



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ANÁLISIS DE LA BIODIVERSIDAD
EN ARRECIFES ROCOSOS EN LA ZONA DE TRANSICIÓN
TROPICAL-SUBTROPICAL DEL PACÍFICO MEXICANO

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología Marina)

Presenta

Verónica Cristina García Hernández

La Paz, Baja California Sur, Agosto de 2014

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 26 del Mes de Agosto del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Análisis de la biodiversidad en arrecifes rocosos en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano"

Presentada por el alumno:

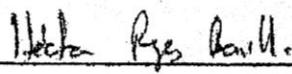
Verónica Cristina García Hernández

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Biología Marina

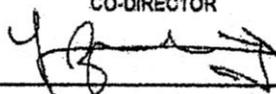
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA


Dra. Elisa Serviere Zaragoza
CO-DIRECTOR DE TESIS


Dr. Héctor Reyes Bonilla
CO-DIRECTOR


Dr. Eduardo Ríos Jara
CO-TUTOR


Dr. Eduardo Francisco Balart Páez
CO-TUTOR


Dr. Salvador Lluch Cota
CO-TUTOR


DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Comité tutorial

El presente trabajo fue co-dirigido por:

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Universidad Autónoma de Baja California Sur

Cotutores:

Dr. Eduardo Ríos Jara

Universidad de Guadalajara

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Comité Revisor de Tesis:

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Universidad Autónoma de Baja California Sur

Dr. Eduardo Ríos Jara

Universidad de Guadalajara

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Jurado del Examen de Grado:

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Universidad Autónoma de Baja California Sur

Dr. Eduardo Ríos Jara

Universidad de Guadalajara

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Suplentes:

Dr. Luis Gerardo Hernández Moreno

Universidad Autónoma de Baja California Sur

Dr. Alejandro Manuel Maeda Martínez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Resumen

En el medio marino, las costas rocosas son reconocidas por su alta diversidad de especies y particularmente las zonas de transición representan áreas de mezcla biótica, provocado por las variaciones naturales históricas y ecológicas que permiten la presencia de taxones de diferentes regiones y que presentan rasgos biológicos diferentes. Las costas de Nayarit y Jalisco se encuentran en una zona de transición como resultado de la convergencia de dos grandes corrientes oceánicas, Corriente de California y Corriente Costera de Costa Rica. Un estudio intensivo nos permitió describir los ensamblajes de macroalgas, macroinvertebrados (moluscos, crustáceos y equinodermos) y de peces en dos arrecifes rocosos: Islas Marietas y Tehuamixtle, en la zona de transición tropical-subtropical en el norte del Pacífico de México, utilizando índices ecológicos tradicionales (riqueza, diversidad y uniformidad) y complementando con índices de distinción taxonómica. Adicionalmente, los cambios temporales en la composición y estructura de crustáceos fueron analizados a detalle por ser el grupo con mayor diversidad y abundancia, y para macroalgas se incorporó un análisis espacial y temporal por grupos funcionales: morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional. Se colectó el material biológico de 10 cuadrantes (25×25 cm) ubicados aleatoriamente a lo largo de dos transectos de 50 m paralelos a la línea de costa, a una profundidad de entre 6 y 12 m. Se identificaron 204 especies: 22 macroalgas, 55 moluscos, 78 crustáceos, 11 equinodermos y 38 peces. La estructura de la comunidad de macroalgas, macroinvertebrados y peces fue similar entre los sitios. Macroalgas, moluscos y peces fueron más diversos en verano y crustáceos y equinodermos fueron más diversos en el invierno. Con respecto a las macroalgas, en función de la morfología, predominaron las algas coralinas articuladas; se registraron diferencias significativas en todos los tipos morfológicos entre sitios, eso permite suponer que son sensibles a las condiciones específicas de cada sitio de muestreo (tamaño de rocas, condición isla vs costa); por el tipo de estrato, dominaron las macroalgas arbustivas en sitios y temporadas y por la periodicidad estacional se encontró que dominaron las especies anuales, típicas de hábitats con fluctuaciones marcadas de temperatura. Nuestros resultados y la literatura sugieren un patrón latitudinal de menores cambios estacionales en equinodermos y crustáceos en las altas respecto a bajas latitudes en el Pacífico mexicano. Específicamente para crustáceos, en Islas Marietas se revisaron 1,179 individuos, pertenecientes a 41 especies. Las familias mejor representadas fueron Porcellanidae (2 géneros y 4 especies) y Xanthidae (3 géneros y 4 especies). En Tehuamixtle se procesaron 2,938 individuos, para un total de 67 especies. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae (5 géneros y 8 especies) y Xanthidae (5 géneros y 6 especies). En ambos sitios se obtuvo una marcada diferenciación estacional, con valores mayores en los índices ecológicos y taxonómicos en invierno respecto al verano.

Abstract

In the marine environment, rocky coasts are recognized for their high species diversity and particularly the transition zones represent areas of biotic mixing caused by historical and natural ecological variations that allow the presence of taxa from different regions and with different biological traits. The coasts of Nayarit and Jalisco are in a transition zone as a result of the convergence of two major ocean currents, California Current and Costa Rica Coastal Current. An intensive study allowed us to describe assemblages of macroalgae, macroinvertebrates (molluscs, crustaceans, and echinoderms), and fish at two rocky reefs, Islas Marietas and near Tehuamixtle in the area of tropical-subtropical transition in the Mexican North Pacific, using traditional indices (richness, diversity and evenness) and supplemented by indices of taxonomic distinction. Macroalgae, molluscs, and fish were more diverse in summer and crustaceans and echinoderms were more diverse in the winter. Specifically for crustaceans, off the Marietas Islands 1,179 individuals that belong to 41 species were reviewed. The families were Porcellanidae (2 genera and 4 species) and Xanthidae (3 genera and 4 species). In Tehuamixtle 2,938 individuals were processed for a total of 67 species. The families with the highest number of species were Porcellanidae (5 genera and 8 species) and Xanthidae (5 genera and 6 species). At both sites, a marked seasonal difference was obtained with higher values in the ecological and taxonomic indices in winter compared with summer. Regarding macroalgae, based on morphology articulated coralline algae predominated; significant differences were recorded in all morphological types between sites which suggests they are sensitive to the specific conditions of each sampling site (size rocks, Island condition *vs* coast), by the type of strata, shrub macroalga dominated sites and seasons, and by seasonality annual species typical of habitats with marked temperature fluctuations dominated. Our results and the literature suggest a latitudinal pattern of minor seasonal changes in echinoderms and crustaceans in high compared to low latitudes in the Mexican Pacific. Because crustacean taxa were more diverse and abundant, they were analyzed in more detail. With respect to macroalgae we considered morphology, type of strata, and seasonal periodicity to form functional groups because the distribution and abundance of functional groups correlate with physical factors of the environment but not with taxa. Biological material 10 quadrants (25 × 25 cm) were randomly collected along two transects of 50 m parallel to the shoreline at a depth from 6 to 12 m. A total of 204 species were identified: 22 macroalgae, 55 molluscs, 78 crustaceans, 11 echinoderms and 38 fish. The community structure of macroalgae, macroinvertebrates and fish was similar between sites.

DEDICATORIA

A mi hija:

Perla Yolotzin Coronado García

A mi familia:

*Severiana Hernández Arce, Ramón García Sánchez,
Jorge Eduardo García Hernández, Ramón García Hernández
y a mis adorados sobrinos: Luis, Dylan, Gael y Ximena.
Con mención especial para César Ramón Meza Arreola.*

AGRADECIMIENTOS

Este documento es la suma de trabajo de muchas personas y por cuestiones de amnesia sé que omitiré algunos nombres, por lo cual me disculpo.

Agradezco:

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Becario 95021) por el apoyo económico otorgado para la realización del doctorado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por la oportunidad de formar parte del programa de Estudios de Doctorado y por el proyecto (CIB EP19) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT proyectos 25992 y 179327) que financiaron parte del proyecto.

A la Dirección General de Educación Superior Tecnológica por la beca-comisión para realizar estudios de doctorado y por al apoyo al proyecto 3333.10-P que financió parte de este trabajo.

A la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación por el Permiso de Pesca de Fomento No. DGOPA.00543.020211.-0170 para la colecta de material biológico.

Al personal de la Dirección de Posgrado por la excelente atención y apoyo en todos los procesos administrativos durante mi estancia en el doctorado.

Al personal del Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas que tuvo injerencia en los procesos administrativos durante el trámite semestral de la beca-comisión para la realización del doctorado.

A mis directores de Tesis: Dra. Elisa Serviere Zaragoza y Dr. Héctor Reyes Bonilla por su apoyo y confianza, por profesionalismo, tenacidad y sentido de compromiso durante este proyecto.

A mis tutores: Dr. Salvador E. Lluch Cota, Dr. Eduardo Francisco Balart Páez, Dr. Eduardo Ríos Jara, Dra. Elisa Serviere Zaragoza y Dr. Héctor Reyes Bonilla, porque más allá del reconocimiento académico que les profeso, va mi admiración por la excelencia de su calidad humana. Gracias por su apoyo, su confianza, su trabajo, su compromiso y su disposición en todo momento.

A Alejandra Piñón y Alejandra Mazariegos Villarreal del CIBNOR, Patricia Salazar y Adrián Maldonado Gasca del ITBB, Carmen Esqueda, Norma Arcelia Barrientos y Cristian Galván del Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura, Departamento de Ecología, Universidad de Guadalajara. Margarita Hermoso Salazar, Manuel Ayón Parente, Michel Hendrickx y César Ramón Meza Arreola por todo el apoyo para la identificación y validación de las identificaciones taxonómicas. Al Sr. Florencio “puñitos” y su familia, quienes fueron un apoyo invaluable en el trabajo de campo en Tehuamixtle.

No menos importante es el agradecimiento para esas personas que me brindaron su tiempo, su confianza, su amistad, su cariño: Silvia Montes (¿Qué habría sido de mi sin tu apoyo?), Pablo Hernández, Lorena Vilorio, Magali Gómez, Alejandra Piñón, Guillermo Vinatier, Ana Bricia, Luz María Cruz, Grecia Vázquez.

Contenido

COMITÉ TUTORIAL	I
RESUMEN	II
ABSTRACT.....	IV
DEDICATORIA	V
AGRADECIMIENTOS.....	VI
CONTENIDO	VIII
LISTA DE FIGURAS	XI
LISTA DE TABLAS.....	XIII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES.....	2
FLORA.....	3
FAUNA	3
3. JUSTIFICACIÓN.....	4
4. OBJETIVOS	5
4.1. OBJETIVO GENERAL.....	5
4.2. OBJETIVOS PARTICULARES.....	5
5. HIPÓTESIS	5
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	5
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	5
6.1.1. <i>Islas Marietas, Nayarit.....</i>	<i>8</i>
6.1.2. <i>Tehuamixtle, Jalisco.....</i>	<i>9</i>
6.2. OBTENCIÓN DE MUESTRAS	10
6.2.1. <i>Macroalgas y macroinvertebrados.....</i>	<i>10</i>
6.2.2. <i>Peces</i>	<i>10</i>
6.3. TRABAJO DE LABORATORIO	10
6.4. ATRIBUTOS ECOLÓGICOS.....	12
6.4.1. <i>Ecología comunitaria</i>	<i>12</i>
6.5. ATRIBUTOS TAXONÓMICOS.....	14
6.5.1. <i>Índices de Diversidad Taxonómica</i>	<i>14</i>
6.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	15

6.7. CASO DE ESTUDIO: CRUSTÁCEOS.....	15
6.8. CLASIFICACIÓN DE MACROALGAS POR MORFOLOGÍA DEL TALO, TIPO DE ESTRATO Y PERIODICIDAD ESTACIONAL	16
6.8.1. <i>Morfología.....</i>	16
6.8.2 <i>Estrato</i>	18
6.8.3. <i>Periodicidad estacional.....</i>	18
7. RESULTADOS	19
7.1. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE ARRECIFES	19
7.2. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES: ISLAS MARIETAS VS TEHUAMIXTLE.....	22
7.3. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN ARRECIFES ROCOSOS: VERANO VS INVIERNO	26
7.4. DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES POR GRUPO TAXONÓMICO	27
7.4.1. <i>Macroalgas</i>	27
7.4.2. <i>Moluscos</i>	28
7.4.3. <i>Crustáceos.....</i>	28
7.4.4. <i>Equinodermos.....</i>	29
7.4.5. <i>Peces</i>	29
7.5 PORCENTAJE DE DISIMILITUD ENTRE ISLAS MARIETAS Y TEHUAMIXTLE Y VERANO E INVIERNO35	
7.6. COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE SITIOS (ISLAS MARIETAS VS TEHUAMIXTLE) Y TEMPORADAS (VERANO VS INVIERNO) (NMDS)	35
7.7. ESTUDIO DE CASO: CRUSTÁCEOS.....	39
7.8. CLASIFICACIÓN DE LAS MACROALGAS POR SU MORFOLOGÍA, TIPO DE ESTRATO Y PERIODICIDAD ESTACIONAL	45
7.7.1. <i>Morfología.....</i>	45
7.8.2. <i>Tipo de estrato.....</i>	45
7.8.3. <i>Periodicidad estacional.....</i>	45
8. DISCUSIÓN.....	52
9. CONCLUSIONES:	56
10. LITERATURA CITADA.....	57
APÉNDICE 1. Biomasa promedio de macroalgas (gr 0.0625 m⁻²)y densidad de moluscos, crustáceos, equinodermos y peces (org 0.0625 m⁻²) en dos arrecifes rocosos tropicales en Islas Marietas, Nayarit (IM) y Tehuamixtle, Jalisco (TE).	70
APÉNDICE. 2. Densidad promedio de crustáceos (org / 0.0625 m²) por temporada en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.....	85

11. ANEXOS	91
ANEXO 1. ARTÍCULO ACEPTADO: COMPARISON OF ECOLOGICAL DIVERSITY AND SPECIES COMPOSITION OF MACROALGAE, BENTHIC MACROINVERTEBRATES, AND FISH ASSEMBLAGES BETWEEN TWO TROPICAL ROCKY REEFS.....	91
ANEXO 2. ARTÍCULO SOMETIDO: COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE CRUSTÁCEOS EN ISLAS MARIETAS, NAYARIT Y TEHUAMIXTLE, JALISCO, MÉXICO.	138

LISTA DE FIGURAS

Fig.		pág
1	Ubicación de Islas Marietas (A) y Tehuamixtle (B) en las costas de Nayarit y Jalisco, respectivamente.	7
2	Temperatura mensual promedio en Bahía de Banderas (línea: promedio de 1982-2013, línea punteada: 2010, líneas cortas: 2011) y precipitación. Los datos de precipitación pluvial corresponden a la región más cercana al sitio de estudio (Lerma, Santiago, Pacífico) de acuerdo a CNA, 2012.	8
3	Abundancia total por taxa en arrecifes rocosos durante un ciclo anual en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	19
4	Curvas de acumulación de especies para macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en dos arrecifes rocosos, durante un ciclo anual en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	21
5	Abundancia total de macroinvertebrados y peces durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos, en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	23
6	Promedio (\pm EE) de riqueza de especies (S), abundancia relativa de especies (N) e índice de Shannon (H') durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos, en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	24
7	Promedio (\pm EE) del índice de Pielou (J'), índice de distinción taxonómica, (Δ^+), y variación del índice de distinción taxonómica (Δ^+) durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	25
8	Riqueza específica total por taxa entre temporadas durante un ciclo anual en dos arrecifes tropicales en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	26

9	Densidad total por taxa entre temporadas durante un ciclo anual en dos arrecifes tropicales en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	27
10	Escala multidimensional no métrica por taxa en dos arrecifes rocosos: IM: Islas Marietas; TE: Tehuamixtle. Triángulos negros: verano, triángulos gris: invierno para cada taxa.	36
11	Curvas de acumulación de especies de crustáceos observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos Chao1 y Bootstrap en Islas Marietas, Nayarit.	39
12	Curvas de acumulación de especies de crustáceos observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos Chao1 y Bootstrap en Tehuamixtle, Jalisco.	40
13	Clasificación de las macroalgas por grupo funcional, en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	46
14	Clasificación de las macroalgas por grupo funcional, entre temporadas, en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.	47

LISTA DE TABLAS

Tabla		pág
I	Grupos funcionales de algas por morfología del talo y tipo de estrato (Adaptado de Littler y Littler, 1984; Steneck, 1988; Steneck y Dethier, 1994).	17
II	PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis de la S , riqueza; N , biomasa in gr de peso húmedo para macroalgas y número de organismos para animales; J' , equidad de Pielou; H' , diversidad de Shannon-Waver; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica; Λ^+ , variación de distinción taxonómica de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en dos arrecifes rocosos: IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle; temporadas: verano e invierno. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).	31
III	Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa para cada taxa entre sitios y temporadas con la contribución de disimilaridad para cada taxa (IM: Islas Marietas, TE: Tehuamixtle), durante un ciclo anual.	37
IV	PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis en las dos localidades de estudio para la S , riqueza; N , número de organismos; J' , equidad; H' , diversidad de Shannon-Weaver; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica; Λ^+ , variación de distinción taxonómica de crustáceos. Diferencias entre temporadas, ** $P < 0.01$.	41
V	Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa de crustáceos con la contribución de disimilaridad entre temporadas para cada sitio.	43
VI	Grupos funcionales de algas por morfología del talo, tipo de estrato y periodicidad estacional (Adaptado de Littler y Littler, 1984; Steneck, 1988; Steneck y Dethier, 1994) en Islas Marietas y Tehuamixtle.	48
VII	PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis de la N , biomasa in gr de peso húmedo de macroalgas, en función de grupos funcionales (morfología, tipo de estrato y periodicidad) en dos arrecifes rocosos tropicales: IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle; temporadas: verano e invierno. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).	50

1. INTRODUCCIÓN

Las superficies rocosas someras representan uno de los ecosistemas con mayor diversidad ambiental y específica. Son, a su vez, uno de los ecosistemas mejor estudiados ya que la mayor parte del trabajo científico marino descriptivo y experimental se ha realizado en los arrecifes rocosos de los mares templados (Dayton, 1971; Menge, 1976; Wootom, 1993; Underwood, 2000). Son ambientes complejos y heterogéneos donde existen ensamblajes de organismos bentónicos, de flora y fauna, altamente variables en composición y estructura (Kaehler y Williams, 1998) que al mismo tiempo compiten intensamente por espacio y alimento. Estos ensamblajes varían en distribución y abundancia a diferente escala de tiempo y espacio (Menge, 1976; Dayton y Tegner, 1984; Underwood y Chapman, 1998).

Las distribuciones geográficas de los seres vivos poseen límites y estos se repiten en los distintos taxones. Estos patrones biogeográficos permiten el reconocimiento de conjuntos de taxones integrados espacio-temporalmente debido a una historia común y que caracterizan las diferentes áreas geográficas; algunas comunidades bióticas poseen una composición compleja, constituyendo zonas de transición que se localizan en los límites entre regiones biogeográficas (Morrone, 2005).

Las zonas de transición son las fronteras entre condiciones climáticas (Morrone, 2005) como la tropical y subtropical. Esto provoca una fuerte estacionalidad, de tal forma que las condiciones tropicales tienden a prevalecer durante el verano y las condiciones subtropicales durante el invierno (Carpizo-Ituarte *et al.*, 2011). En el océano, estas zonas de transición son áreas representadas por la mezcla biótica, promovida por variaciones históricas y ecológicas que permiten la presencia de taxa de diferentes regiones, con características biológicas diferentes (Zajac *et al.*, 2003; Morrone, 2009; Anderson *et al.*, 2012). Estas zonas merecen una atención especial, ya que comúnmente corresponden con los límites entre las regiones biogeográficas, por lo general en la escala de miles de kilómetros, donde se producen intensas interacciones bióticas (Ruggiero y Ezcurra, 2003; Anderson *et al.*, 2012).

Las costas de Nayarit y Jalisco, localizadas en el Pacífico central de México, se encuentran en una zona de transición como resultado de la convergencia de dos grandes corrientes oceánicas, la Corriente de California y la Corriente Costera de Costa Rica, las cuales son estacionales e interactúan transportando calor, nutrientes y biomasa entre ambas regiones oceánicas (Fernandez-Eguarte *et al.*, 1993). En esta zona de transición, el estudio de los arrecifes rocosos

ha estado en su mayoría dedicado a la recopilación de información básica sobre la distribución y abundancia de determinados grupos taxonómicos y sólo algunos ejemplos existen donde estos sistemas se analizan a nivel de ecosistema (CONANP, 2007).

Los ecosistemas son generalmente analizados a partir de la riqueza y abundancia de sus especies ya que son una expresión mediante la cual se obtiene una idea rápida y sencilla de su diversidad (Magurran, 1988; Gaston, 1996). Para las macroalgas, además de su riqueza y abundancia se han considerado su morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional para formar grupos funcionales y poder así, predecir e identificar patrones en la estructura comunitaria (Steneck y Dethier, 1994), debido a que la distribución y abundancia de los grupos funcionales se correlacionan con los factores físicos del ambiente (Gray, 1974; Whitlatch y Obrebski, 1980), no así con los grupos taxonómicos (Díaz-Pulido y McCook, 2008).

En las costas de Nayarit y Jalisco, los estudios sobre la composición de especies y abundancia de macroalgas (Enciso-Padilla y Serviere-Zaragoza, 2006), moluscos (Ríos-Jara *et al.*, 2006, 2008a), crustáceos (Gasca, 2009), equinodermos (Ríos-Jara *et al.*, 2008b, Ríos-Jara *et al.*, 2013) y peces (Castro-Aguirre *et al.*, 2006, Chávez-Comparán *et al.*, 2006) han mostrado que esta zona está habitada por especies de diferentes dominios biogeográficos, a saber, el Golfo de California, el Pacífico Oriental Tropical e incluso algunas especies de clima templado que se mueven hacia el sur durante el invierno (Robertson y Allen, 2008).

El objetivo del presente estudio es comparar la estructura y composición de los ensamblajes de la flora bentónica, macroinvertebrados (moluscos, crustáceos y equinodermos) y peces utilizando índices ecológicos tradicionales (riqueza, diversidad y equidad), así como índices de diversidad taxonómica; además de comparar la estructura y composición de las macroalgas en función de su morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional, en dos arrecifes rocosos de Nayarit (Islas Marietas) y Jalisco (Tehuamixtle), para probar la hipótesis de que la fuerte estacionalidad que existe en este tipo de sistemas de transición provoca intensa variación estacional en la composición y dominancia de especies en todos los grupos taxonómicos estudiados.

2. ANTECEDENTES

A continuación, se hace referencia a trabajos orientados al conocimiento de las especies de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en las costas de Nayarit y Jalisco.

Flora

Los primeros reportes de algas marinas para las costas de Nayarit y Jalisco provienen de recolectas realizadas por (Dawson, 1944). Desde entonces y hasta 2006 se habían reportado 294 especies pertenecientes a tres Divisiones: 181 de Rhodophyta, 61 de Chlorophyta y 52 Heterocontophyta para ambas costas en 38 trabajos (Enciso-Padilla y Serviere-Zaragoza, 2006). Posteriormente, Mendoza-González *et al.* (1994) integraron un listado de macroalgas de la costa sur de Jalisco (97 Rhodophyta, 28 Chlorophyta, 27 Heterocontophyta). En esta región la ficoflora es pobre en número de especies, en comparación con los registros para las costas de la península de Baja California. Las razones pueden ser múltiples; playas con sustratos inestables de cantos rodados, extensos playones de arena, alta insolación, pastoreo intenso y algunas descargas fluviales importantes (Pedroche y Senties, 2003).

Fauna

Existen varios inventarios de moluscos, (Ríos-Jara *et al.*, 2006, 2008a) y reportes de nuevas especies (Gosliner *et al.*, 2007) y algunos sobre la biología reproductiva de cefalópodos como *Octopus hubbsorum* (Sánchez, 2003; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009). También hay trabajos sobre la importancia pesquera de los moluscos en la región (Arizpe-Covarrubias, 1992; Ríos-Jara *et al.*, 2006). Por lo que respecta a crustáceos hay varios listados taxonómicos (Wicksten y Hendrickx, 2003; García-Madrigal, 2007; Gasca, 2009) y algunos nuevos registros (Martínez-Guerrero, 2007). Se ha estudiado la variación estacional de las jaibas (Portunidae; Landa-Jaime *et al.*, 2001), así como desarrollado análisis pesqueros de las langostas (Pérez-González, 2002). El grupo de equinodermos del Pacífico mexicano presenta una considerable diversidad (Ríos-Jara *et al.*, 2008b, 2013), y su reconocimiento en diversos hábitats ha sido posible gracias a los estudios taxonómicos e inventarios de Caso (1983) y Solís-Marín *et al.* (1993).

Las investigaciones ictiológicas en esta área son escasas (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006). Esto podría deberse a la relativa dificultad que representa la recolecta de especímenes en su medio natural o la ausencia de grupos de investigación ícticos cercanos hasta fechas recientes. Por tanto, los inventarios ictiofaunísticos se han complementado con información obtenida de las actividades pesqueras de diversa índole que se realizan en áreas muy localizadas. Esto genera un importante sesgo, resultado de la captura selectiva de especies de valor comercial, por lo que en muchos casos se han omitido aquellas que no tienen valor económico pero que son importantes

dentro del ecosistema marino, como los peces de arrecife (Solís-Gil y Jiménez-Quiroz, 2006; Castro-Aguirre *et al.*, 2006; Chávez-Comparán *et al.*, 2006; Galván-Villa *et al.*, 2010).

3. JUSTIFICACIÓN

En la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano convergen tres importantes sistemas de corrientes, lo que propicia la presencia de especies del Golfo de California, del Pacífico mexicano norte y del Pacífico mexicano centro y sur. Las investigaciones en esta zona se han orientado al conocimiento, distribución y abundancia de las especies de grupos particulares de manera aislada y muy pocos abordan los ensamblajes de los principales grupos de invertebrados y peces en conjunto. El presente trabajo se enfoca en el análisis de la estructura de la comunidad de macroalgas, invertebrados (moluscos, crustáceos y equinodermos) y peces a partir de índices ecológicos y taxonómicos, y particularmente, las macroalgas son analizadas a partir de su morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional. Lo anterior, en uno de los ecosistemas con mayor diversidad ambiental y biótica, los arrecifes rocosos. Los estudios ecológicos y taxonómicos son imprescindibles para comprender el funcionamiento de los ecosistemas en espacio y tiempo, de tal forma que será crucial el conocimiento de los ensamblajes de flora y fauna de los arrecifes rocosos para entender esta área de transición tropical-subtropical.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Analizar la composición y estructura de las comunidades marinas bentónicas (macroalgas, moluscos, crustáceos y equinodermos) y de peces en dos arrecifes rocosos, ubicados en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano, durante un ciclo anual.

4.2. OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir la estructura de estos grupos taxonómicos a partir de la riqueza de especies, abundancia, índices ecológicos y la distinción taxonómica de dos diferentes arrecifes rocosos durante un ciclo anual.
- Analizar la variación temporal de la composición y estructura de crustáceos a partir de la riqueza de especies, índices ecológicos y taxonómicos de dos arrecifes rocosos.
- Analizar la estructura de la comunidad de macroalgas en función de su morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional en dos arrecifes rocosos, durante un ciclo anual.

5. HIPÓTESIS

La influencia de diferentes masas de agua (Corriente de California, Corriente de Costanera de Costa Rica y la Corriente del Golfo de California) en el norte del Pacífico Tropical Mexicano tendrá un efecto estacional importante en la composición y estructura de los ensamblajes de flora (macroalgas) y fauna (moluscos, crustáceos, equinodermos y peces) de los arrecifes rocosos de dos localidades, de la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en dos arrecifes rocosos, Islas Marietas, Nayarit en Bahía de Banderas y Tehuamixtle, Jalisco al sur de Bahía de Banderas (Fig. 1) en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano. Estos sitios difieren en su estatus de protección

ambiental, Islas Marietas es un área RAMSAR oceánica y con categoría de Parque Nacional desde 2005. Tehuamixtle es un sitio costero y no se encuentra en algún estatus de conservación.

Bahía de Banderas y sus zonas aledañas se encuentran entre dos provincias zoogeográficas (Provincia de Cortés y Provincia Mexicana) (Briggs, 1974), lo que propicia la presencia de especies que se encuentran en el límite sureño y norteño de su distribución. Bahía de Banderas es una de las más grandes del litoral centro-occidental del Pacífico mexicano, con una extensión aproximada de 4,289 km², anchura promedio de 32 km (norte-sur) y longitud de casi 42 km (este-oeste). La costa norte se localiza en el estado de Nayarit y se extiende desde Punta Mita hasta la boca del Río Ameca. Las áreas al sur del Ameca y a lo largo de la costa sur se ubican en el estado de Jalisco, con sus límites en Cabo Corrientes (Moncayo *et al.*, 2006).

La circulación oceánica en el área varía estacionalmente, debido a que es el punto de convergencia de tres importantes sistemas de corrientes marinas: a) la Corriente de California que fluye hacia el sur con aguas frías y de baja salinidad; b) la Corriente de Costa Rica que fluye hacia el norte, con aguas cálidas de salinidad intermedia (Badán, 1997) y c) las masas de agua densa y cálida del Golfo de California, la cual es transportada hacia el sur (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997); aunque la circulación predominante de las aguas costeras es hacia el noroeste (Moncayo-Estrada *et al.*, 2006).

La parte norte de Bahía de Banderas se caracteriza por ser somera, incrementando la profundidad gradualmente hacia el suroeste, hasta alcanzar profundidades de varios cientos de metros entre Mismaloya y Cabo Corrientes. La profundidad máxima es de 1,436 m (INEGI-SPP, 1983).

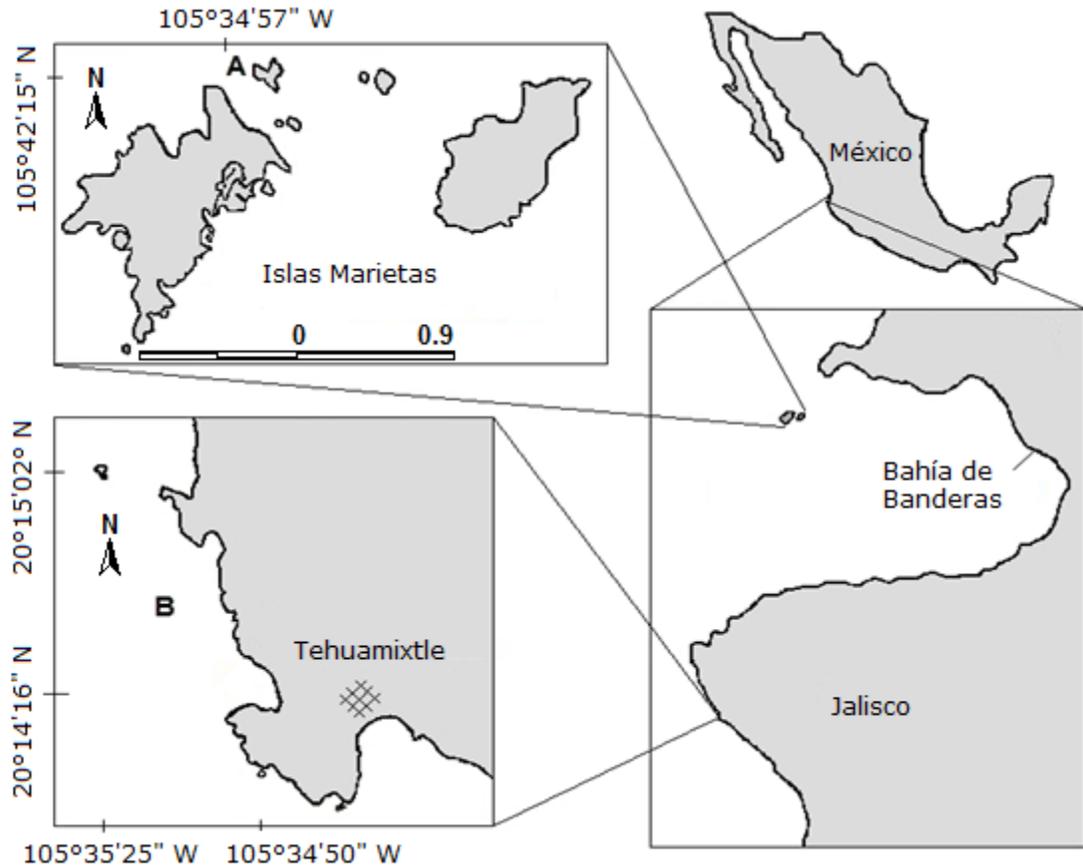


Fig. 1. Ubicación de Islas Marietas(A) y Tehuamixtle (B) en las costas de Nayarit y, Jalisco, respectivamente.

Los datos de temperatura (Reynolds *et al.*, 2012) y precipitación (CNA, 2012) muestran dos periodos estacionales (Verano e Invierno o lluvias y secas) (Fig. 2). La salinidad cerca de la costa se encuentra fuertemente afectada por la entrada de agua dulce de los ríos y vinculada a unas condiciones bien definidas, un período de lluvias (junio-octubre) y el período de secas (noviembre-mayo) (Hernández-Herrera *et al.*, 2005).

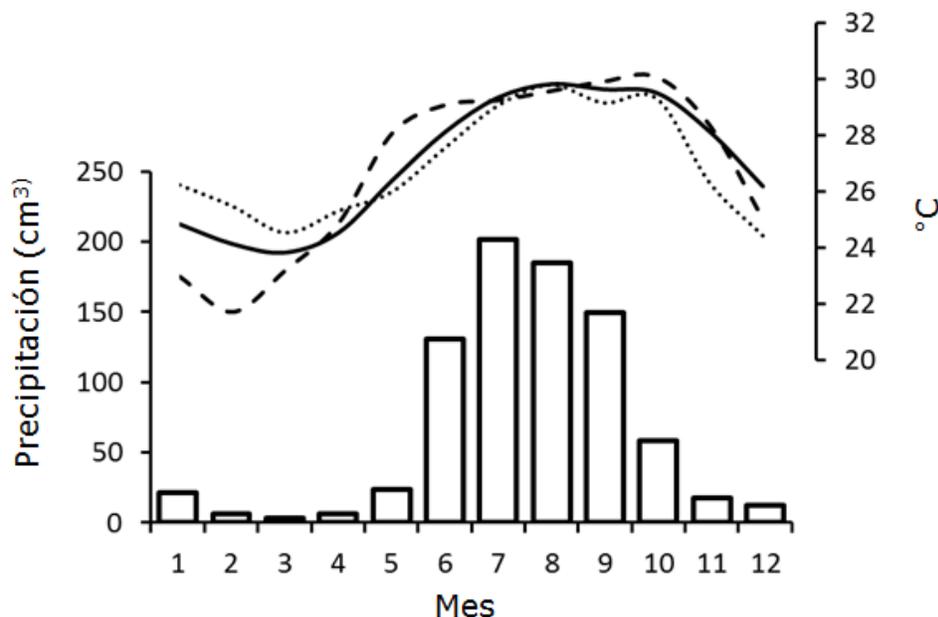


Fig. 2. Temperatura mensual promedio en Bahía de Banderas (línea continua: promedio de 1982-2013, línea punteada: 2010, líneas cortas: 2011) y precipitación. Los datos de precipitación pluvial corresponden a la región más cercana al sitio de estudio (Lerma, Santiago, Pacífico) de acuerdo a CNA (2012).

6.1.1. Islas Marietas, Nayarit

Las Islas Marietas ($20^{\circ}42' N$, $105^{\circ}34' O$) (Fig. 1a) se encuentran ubicadas en el Estado de Nayarit, a 9.5 km al suroeste de la costa de Punta de Mita; consta de dos islas (Isla Redonda e Isla Larga), dos islotes (El Morro y la Corbeteña) y un par de rocas (La Ampolla y Los Morros Cuates). Su orientación principal es noreste-suroeste (Ferrusquía-Villa Franca, 1993) y pertenece a la provincia hidrográfica de la boca del Golfo de California (Anderson *et al.*, 1976). Este pequeño archipiélago ha sido declarado área natural protegida, con la categoría de parque nacional (Diario Oficial de la Federación, 2005). Según la carta batimétrica (SEMAR, 1994), en las Islas Marietas las aguas circundantes no alcanzan profundidades mayores a los 60 metros. Las aguas adyacentes se consideran costeras de tipo somero y se encuentran sobre la plataforma continental (Salinas y Bourillón, 1988). El régimen de mareas en Bahía de Banderas, donde se localizan las Islas Marietas, son del tipo semidiurno mixto, dos pleamares y dos bajamares de diferente amplitud, con un intervalo de mareas de 1.42 m aproximadamente, durante mareas

vivas (CICESE, 2004). Los datos del termógrafo que se colocó en Islas Marietas, de Septiembre 2010 a Agosto 2011, a una profundidad aproximada de 6 m y programado para registrar la temperatura cada 30 minutos, indican que la temperatura más baja se registró en Febrero (19.4°C) y la más alta en Julio (29.7°C). La temperatura superficial del agua varía de 22.2°C en abril a 34.4°C en agosto; el registro más bajo en el agua fue de 18°C a 14 m de profundidad y el más alto de 31°C a la misma profundidad (CONANP, 2007). La transparencia del agua se ve afectada debido a la presencia de zonas arenosas cercanas a los arrecifes, las cuales son removidas por las corrientes originadas temporalmente por el oleaje imperante. La transparencia promedio del agua obtenida con disco de Secchi varió entre 3.3 a 6.8 m, siendo el mínimo de 2 m en septiembre y el máximo de 9 m en diciembre (CONANP, 2007). La salinidad es ligeramente modificada, por el incremento en el aporte de agua dulce de la bahía por parte de ríos y arroyos, durante la temporada de lluvia. El máximo se observa en diciembre (36 ups) y el mínimo en septiembre (30.2 ups) (CONANP, 2007). Probablemente, dada su condición de isla, se observan rocas de menor tamaño que en Tehuamixtle (la mayoría ≥ 30 cm).

6.1.2. *Tehuamixtle, Jalisco*

Tehuamixtle (20°14' N, 105°34'O) (Fig. 1b) es un campo pesquero (Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Tehuamixtle, S.C. de R.L.), situado en el municipio de Cabo Corrientes en el Estado de Jalisco, con una extensión de playa de 16 km. Aunque no hay estudios oceanográficos y/o geológicos para este sitio en particular, esta zona se caracteriza por presentar una amplia variedad de hábitats disponibles, tales como zonas someras de playa arenosas, áreas de litoral pedregoso, acantilados, parches de zonas arrecifales rocosas y coralinas, así como de aguas abiertas. Con respecto a la temperatura y la salinidad podemos considerar condiciones muy similares a las de Islas Marietas debido a la cercanía (50 km en línea recta). Sin embargo, las condiciones de visibilidad pueden ser nulas en época de lluvia, debido al aporte de sedimentos que proveen los ríos adyacentes. Las playas están expuestas a la influencia directa de las corrientes marinas y al oleaje, y el fondo marino se caracteriza por rocas de gran tamaño (≥ 1 m en su parte más larga).

6.2. Obtención de muestras

6.2.1. Macroalgas y macroinvertebrados

En Islas Marietas y Tehuamixtle la colecta de material biológico se llevó a cabo durante la temporada de lluvias (Septiembre del 2010 y Julio del 2011) y durante la temporada de secas (Diciembre del 2010 y Marzo del 2011) que corresponden a la temporada de verano e invierno, respectivamente (Hernández-Herrera *et al.*, 2005). En ambas localidades, el sitio de colecta se ubicó con un GPS en la primera salida, regresando al mismo sitio en las siguientes visitas. En cada sitio, la recolecta de material biológico (macroalgas, crustáceos, moluscos y equinodermos) se realizó en 20 cuadrantes (25 x 25 cm) a lo largo de dos transectos de 50 m paralelos a la costa, (10 cuadrantes en un transecto entre 6-9 m y 10 cuadrantes en el segundo transecto entre 9-12 m) (N=20), para un total de 160 cuadrantes. Se colectó todo el material contenido en cada cuadrante raspando la superficie rocosa con una espátula (Fernández y Jiménez, 2006) y tomando los organismos manualmente mediante buceo autónomo SCUBA. Todo el material biológico fue colocado en una red tipo bolsa con luz de malla de 1 mm, el cual posteriormente se depositó en bolsas de plástico etiquetadas previamente y se conservó en una solución de formol al 10% con agua de mar (1:9).

6.2.2. Peces

En cada sitio se tomaron dos videos a lo largo de 50 x 2 m (100 m²), durante cada visita. Un buzo filmó los peces observados a lo largo del transecto de banda, durante periodos que variaron entre 4 a 5 minutos, dependiendo de la complejidad del hábitat y las condiciones ambientales. Posteriormente, los videos fueron revisados para contar e identificar todos los individuos, en toda el área muestreada (100 m²).

6.3. Trabajo de Laboratorio

En el laboratorio, la epifauna de cada muestra se separó de la flora empleando un tamiz de 1 mm al lavar la muestra con agua dulce. Las especies de macroflora se separaron por especie y se registró el peso húmedo de cada una con una balanza electrónica (g \pm 0.01), y se conservaron en formol al 4%. Las macroalgas fueron identificadas a partir de su morfología externa e interna, así como de las estructuras reproductivas de los especímenes con el uso de un

microscopio, usando claves y descripciones de especies de la región (Setchell y Gardner, 1920; 1924; 1930; 1937; Dawson, 1944; 1950; 1953; 1954; 1959; 1960; 1961; 1962; 1963a; 1963b; 1966; Hollenberg y Dawson, 1961). El nombre de las especies de macroalgas se revisó en el sitio de internet Algae Base⁽¹⁾ (Guiry Guiry, 2008) y se ordenaron siguiendo un arreglo sistemático hasta familia (Wynne, 1986) y, los géneros y especies se ordenaron alfabéticamente dentro de cada familia.

Los especímenes de cada especie de moluscos, crustáceos y equinodermos fueron contados para cada muestra. Posteriormente se conservaron en alcohol al 70%. Los macroinvertebrados se identificaron de acuerdo con las claves de identificación disponibles en la literatura para moluscos (Warmke y Abbot, 1962; Abbott, 1974; Humphrey, 1975; Abbott, 1994; Díaz y Puyana, 1994; Abbott y Morris, 1995; Pointier y Lamy, 1998, Skoglund, 2001; 2002, Coan y Valentich-Scott, 2012); para crustáceos (Hendrickx, 1999; Bowman y Abele, 1982; Guinot, 1977; 1978; Serène, 1984; Williams *et al.*, 1977; Manning y Holthuis, 1981) y para equinodermos (Caso, 1961; 1978; 1980; 1983; Kertstitch, 1989; Gotshall, 1987; Hickman, 1998). El nombre de cada especie se revisó en Sistema Internacional de Información Taxonómica⁽²⁾.¹

En el caso de peces, los videos fueron revisados para llevar a cabo la identificación y cuantificación hasta el mínimo nivel taxonómico posible, siguiendo las claves y guías de identificación para el grupo (Gotshall, 1987; Thomson *et al.*, 1979; Allen y Robertson, 1994; Allen *et al.*, 2005; Robertson y Allen, 2006) y confirmadas por un especialista del grupo. Las categorías taxonómicas superiores a género siguieron a Nelson (2006) y los nombres específicos se revisaron de acuerdo a Page *et al.* (2013).

La identificación de especies de los distintos grupos fue corroborada por especialistas; en el caso de macroalgas (Serviere-Zaragoza, E. CIBNOR); moluscos (Ríos-Jara, E. CUCBA); crustáceos (Hernández-Moreno, L.G. UABCS; Ayón-Parente M. CUCBA; Hermoso-Salazar A.M. CONABIO; Hendrickx, M. UNAM); equinodermos (Herrero-Perézrul, D. CICIMAR) y peces (Balart, E.F. CIBNOR).

Para confirmar la representatividad del inventario de especies se construyeron curvas de rarefacción de especies a partir de muestras aplicando las pruebas jackknife 1 y bootstrap (Badii *et*

¹ www.algaebase.org

² www.itis.gov

al., 2007) utilizando PRIMER v6 (PRIMER-E, Plymouth, UK; Clarke y Gorley, 2006). El jacknife se basa en frecuencia de las especies raras en la comunidad; es decir, considera solo las especies únicas en cada cuadrante (Krebs, 1999). El modelo para calcular el número de especies para Jacknife es:

$$\hat{S} = s + \left(\frac{n-1}{n}\right)k$$

Donde:

\hat{S} = riqueza de especies estimado para Jacknife

s = Número total de especies observadas en n cuadrantes

n = Número total de cuadrantes colectados

k = Número de especies únicas

El modelo para calcular la riqueza de especies para Bootstrap es:

$$B(\hat{S}) = S + \sum (1 - p_i)^n$$

Donde:

$B(\hat{S})$ = Riqueza de especies estimado para Bootstrap

S = Número de especies observado en los datos originales

p_i = Proporción de los n cuadrantes que tienen i especies presentes

6.4. Atributos ecológicos

6.4.1. Ecología comunitaria

Para describir los ensamblajes de especies encontrados, se calcularon la riqueza de especies (S), el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de equidad de Pielou (J') por separado para cada grupo taxonómico.

La Riqueza de especies es, quizá, el atributo más frecuentemente utilizado a la hora de describir una taxocenosis, ya que es una expresión mediante la cual se obtiene una idea rápida y sencilla de su diversidad (Magurran, 1988; Gastón, 1996).

El índice de Shannon-Wiener expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre al predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988; Peet, 1974; Baev y Penev, 1995). El cálculo asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. El índice adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie y el logaritmo (Log_{10}) de S, cuando hay más especies (Magurran, 1988; Neuman y Starlinger, 2001).

$$H' = -\sum P_i * \text{Lg}_{10} P_i$$

Donde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

P_i = Abundancia relativa

Lg_{10} = Logaritmo base diez

El índice de equidad mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (Moreno, 2001). Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988).

El índice de equidad se calcula de la siguiente manera:

$$J = H'/H' \text{ max}$$

Donde:

J = índice de equidad de Pielou

H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener

$H' \text{ max} = \text{Lg}_{10} (S)$.

S = número de especies

6.5. Atributos taxonómicos

6.5.1. Índices de Diversidad Taxonómica

Se calculó el promedio de distinción taxonómica (Δ^+) y la variación de la distinción taxonómica (Λ^+) para cada grupo taxonómico y agrupando todos los taxa.

El índice de distinción taxonómica (Δ^+) es un buen indicador de la biodiversidad, ya que captura la variación no sólo del número de especies, sino también de la relación taxonómica de las especies que componen cada muestra. Representa la longitud de la trayectoria taxonómica promedio medida entre cualquier par de especies aleatoriamente elegido (Clarke y Warwick, 1998). Su ventaja es que es calculado a partir de datos cualitativos (presencia/ausencia), no presenta dependencia con el esfuerzo de muestreo, por lo que puede ser comparado entre distintos estudios. El índice de distinción taxonómica (Δ^+) es calculado por la fórmula:

$$\Delta^+ = 2 \frac{\sum_{i < j} \omega_{ij}}{s(s-1)}$$

Donde

s = es el número de especies

ω_{ij} = es el “peso de la distintividad” entre cada par de especies desde i hasta j

La variación de la distinción taxonómica es una medida complementaria que cuantifica el grado en que las especies están distribuidas taxonómicamente, la fórmula para calcular esta variación es:

$$\Lambda^+ = \frac{\sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2}{s(s-1)} = \frac{\sum_{i \neq j} \omega_{ij}^2}{s(s-1)} - \bar{\omega}^2$$

Donde:

$$\bar{\omega} = \frac{\sum_{i \neq j} \omega_{ij}}{s(s-1)} \equiv \Delta^+$$

6.6. Análisis estadístico

Para el análisis estadístico se elaboró una base de datos con todas las especies de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces. El árbol taxonómico fue elaborado incluyendo los cinco grupos taxonómicos y se consideraron 21 categorías taxonómicas. Las categorías taxonómicas fueron tomadas de www.algaebase.org para macroalgas, www.itis.gov para macroinvertebrados y Nelson (2006) para peces. Todos los análisis de diversidad taxonómica fueron analizados utilizando PRIMER v6 a partir del peso proporcional de cada nivel taxonómico.

Se realizó un análisis de variancia de permutación multivariada (PERMANOVA, Anderson, 2001) para determinar diferencias en la estructura de la comunidad de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en términos de los índices estimados (S , riqueza de especies; N , Abundancia; H' , índice de Shannon-Wiener; J' , índice de Pielou; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica y Λ^+ , la variación de la distinción taxonómica analizando cada grupo taxonómico de manera independiente. El coeficiente de Bray-Curtis fue utilizado para comparar la similitud en la composición de especies entre sitios y temporadas. Además, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), que es una técnica multivariante de interdependencia que trata de representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos. El NMDS es un método de ordenación adecuado para datos que no son normales o que están en una escala discontinua o arbitraria. Una ventaja del NMDS frente a otras técnicas de ordenación es que, al estar basada en rangos de distancias, tiende a linealizar la relación entre las distancias ambientales y las distancias biológicas (esto es, calculadas a partir de una matriz de sitios x especies). Finalmente, se realizó un análisis SIMPER (Análisis de porcentaje de disimilaridad) para identificar a las especies que contribuyen a la diferencia entre sitios y temporadas. Todos los análisis de ordenación fueron realizados con el software PRIMER 6.0.

6.7. Caso de estudio: Crustáceos

Debido a que los crustáceos fueron el taxa con mayor diversidad y abundancia, se analizaron los cambios temporales en la composición y estructura con mayor detalle.

6.8. Clasificación de macroalgas por morfología del talo, tipo de estrato y periodicidad estacional

Cada una de las especies de macroalgas identificadas fue clasificada con base en su morfología del talo (Steneck, 1994), tipo de estrato (Dayton *et al.*, 1984) y periodicidad estacional (Sears y Wilce, 1975). Esto debido a que las características anatómicas de las macroalgas están íntimamente ligadas a sus características ecológicas, fisiológicas y de desarrollo, por lo que el arreglo en estas categorías proporciona un mejor entendimiento de cómo se forman y varían los ensamblajes en tiempo y espacio (Littler y Littler, 1984; Steneck y Dethier, 1994).

6.8.1. Morfología

La clasificación por grupos funcionales dada por Steneck (1994) se basa en las características anatómicas y morfológicas de las algas; divide a las algas en siete grupos funcionales que progresan en complejidad y estos son: algas unicelulares, algas filamentosas con filamentos uniseriados o ligeramente corticados que pueden o no estar delicadamente ramificados, algas foliosas que pueden tener forma de hoja o tubulares y una o varias células de grueso y macroalgas corticadas que presentan una médula de múltiples capas de células y una corteza bien definida, e incluye formas erectas fuertemente ramificadas, que pueden ser de textura fibrosa o rígida (Tabla 1). Las macroalgas carnosas presentan múltiples capas de médula y corteza y tienden a ser gruesas y cartilaginosas o coriáceas, lo que les da la suficiente firmeza como para ser relativamente grandes y presentan una mayor diferenciación morfológica en estipe, talo y filoides. Las coralinas articuladas y algas costrosas (calcificadas y carnosas) se separan de los anteriores debido a la presencia de carbonato de calcio dentro y/o en la superficie de sus paredes celulares y/o su hábito postrado. El grupo de coralinas articuladas se encuentra construido por algas con segmentos calcificados unidos por intergenículas flexibles, de tal forma que se flexionan y doblan en respuesta al estrés físico. Y las algas costrosas incluyen formas postradas, epilíticas e incrustantes que pueden estar calcificadas o ser extremadamente duras y no calcificadas, se caracterizan por presentar una razón área – volumen baja (Littler y Littler, 1984; Steneck, 1988; Steneck y Dethier, 1994). En el presente trabajo no se incluyen algas del primer grupo funcional.

Tabla I. Grupos funcionales de algas por morfología del talo y tipo de estrato (Adaptado de Littler y Littler, 1984; Steneck, 1988; Steneck y Dethier, 1994).

Clave	Morfología	Tamaño del talo	Ejemplos
GF1	Microalga (una célula)	$10^{-6} - 10^{-5}$	Cianobacterias Diatomeas
GF2	Filamentosas (uniseriadas o ramificadas)	$10^{-3} - 10^{-2}$	<i>Cladophora, Bryopsis, Ectocarpus, Sphacelaria</i>
GF2.5	Filamentos ligeramente corticados	$10^{-3} - 10^{-2}$	<i>Ceramium, Gelidiella, Polysiphonia</i>
GF3	Foliosas (una o múltiples capas de células,)	10^{-1}	<i>Monostroma, Ulva Enteromorpha, Hypoglossum, Myriogramme</i>
GF3.5	Foliosas corticadas (con forma de hoja y corteza definida)	10^{-1}	<i>Dictyota, Padina</i>
GF4	Macroalgas corticadas (médula y corteza de múltiples capas)	10^{-1}	<i>Codium, Rosenvingea, Colpomenia, Asparagopsis, Champia, Galaxaura, Hypnea</i>
GF5	Macroalgas carnosas (rígidas y gruesas, de mayor tamaño y complejidad)	$10^{-1} - 10^1$	<i>Sargassum, Macrocystis, Eisenia, Pelvetia, Fucus</i>
GF6	Coralinas articuladas (flexibles y erectas, con CaCO ₂ en tejidos)	10^{-1}	<i>Halimeda, Amphiroa, Corallina, Jania</i>
GF7	Costrosas (postradas y gruesas, con o sin CaCO ₂)	10^{-1}	<i>Lithothamnion, Lithophyllum, Peysoniella, Ralfsia</i>

6.8.2 *Estrato*

Las categorías de algas por tipo de estrato dividen a las especies de algas de acuerdo a sus adaptaciones morfológicas y forma de crecimiento en céspedes algales, algas arbustivas, algas costrosas y epifitas (Dayton *et al.*, 1984; Steneck, 1988). Los céspedes algales están formados por algas que se encuentran densamente agrupadas y estas pueden ser filamentosas con una altura menor a 10 mm, o estar compuestos por tufos compactos monoespecíficos de algas carnosas o coralinas articuladas de más de 0.5 cm de alto hasta <5.0 cm (Hay, 1981). En este grupo se incluyeron aquellas especies que tienen ejes postrados y producen porciones erectas dispersas y a aquellas algas que tienen un sujetador y que no crecen agregadas ni alcanzan grandes tamaños (“runners” e individuos en la clasificación de Hay, 1981), ya que ambas se encuentran creciendo mezcladas con las algas formadoras de tapetes. Las algas arbustivas se refiere a las algas foliosas, corticadas o carnosas mayores a 3 cm de altura que se encuentran creciendo sobre el sustrato entre los céspedes algales. Las algas costrosas, son algas que crecen pegadas a las rocas y pueden estar calcificadas o no. Las algas epifitas, son aquellas algas que viven sobre otras plantas, ocupando el espacio proporcionado por ellas y sombreándolas, usualmente son formas filamentosas o foliosas.

6.8.3. *Periodicidad estacional*

Las especies fueron categorizadas en tres grupos con respecto a su periodicidad estacional (anuales estacionales, anuales no estacionales y pseudoperennes; Sears y Wilce, 1975). Esta clasificación se basa en la longevidad del talo, forma de la planta durante la estación adversa y el periodo en el cual cada especie se encuentra presente en los ensamblajes. Se ha utilizado para reconocer la influencia de los cambios ambientales en el desarrollo algal y la influencia temporal de las plantas en el ensamblaje (Sears y Wilce, 1975). Las especies anuales estacionales, son aquellas que se encuentran en una época determinada, viven menos de un año, y pasan la estación adversa en un estado juvenil o de resistencia, o se encuentran completamente ausentes de la comunidad. Las especies anuales no estacionales persisten por menos de un año, pero las poblaciones se presentan durante todo el año como resultado de generaciones que se traslapan. Las algas pseudoperennes, son especies que se encuentran durante todo el año y durante las temporadas adversas se pueden encontrar en una forma reducida (Silva, 1962).

7. RESULTADOS

7.1. Diversidad y composición de especies de arrecifes

Se identificaron un total de 204 especies en los cinco grupos: macroalgas (22), moluscos (55), crustáceos (78), equinodermos (11) y peces (38) en los dos arrecifes rocosos, Islas Marietas y Tehuamixtle (Apéndice 1). Para el periodo de estudio se estimó una biomasa total de 548.46 g de macroalgas y se identificaron 7,262 organismos, de los cuales el 56.8% fueron crustáceos, 18.3% equinodermos, 16.8% son peces y solo el 7.9% fueron moluscos (Fig. 3, Apéndice 1).

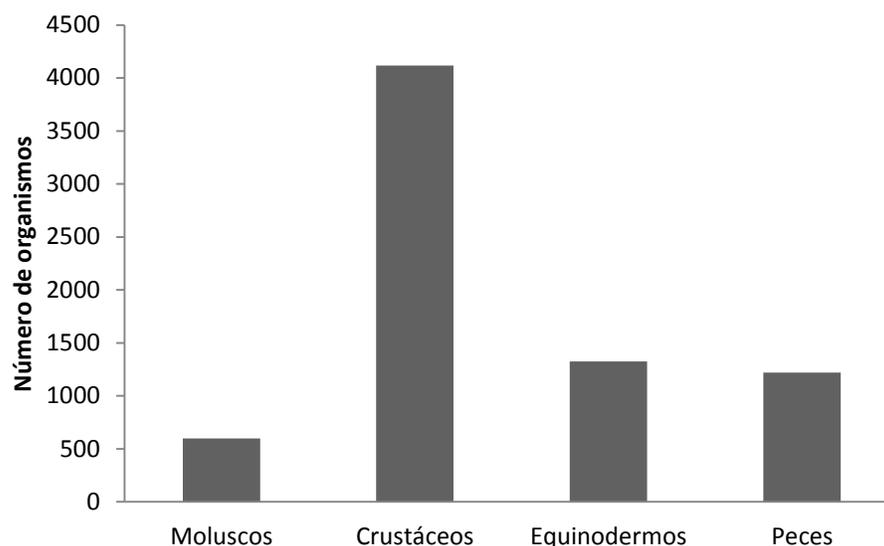


Fig. 3. Abundancia total por taxa en arrecifes rocosos durante un ciclo anual en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

Las especies más importantes por su biomasa total dentro de las macroalgas fueron *Padina durvallaei*, *Bossiella californica*, *Sargassum liebmannii* y *Botryocladia uvarioides*; por su abundancia total para moluscos son *Hipponix pilosus*, *Lithophaga aristata*, *Septifer zeteki* y *Modiolus capax*; para crustáceos *Balanus* sp., *Paracerceis sculpta*, *Teleophrys cristulipes*, *Xanthodius stimpsoni* y *Pilumnus pygmaeus*; para equinodermos *Ophiocnida hispida*, *Ophiothela mirabilis*, *Ophiothrix spiculata* y *Ophiocoma alexandri* y para peces *Halichoeres dispilus*, *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes flavilatus* y *Chromis atrilobata* (Apéndice 1).

De acuerdo al análisis de curvas de acumulación de especies, los muestreos representan más del 80% de las especies esperadas. Basado en las pruebas Jackknife 1 y Bootstrap, las curvas

de acumulación de especies registraron un valor máximo de 24 y 23 especies para macroalgas, mientras que para moluscos fue de 84 y 67; para crustáceos 102 y 89, para equinodermos 12 y 11 y para peces 50 y 46 especies (Fig. 4).

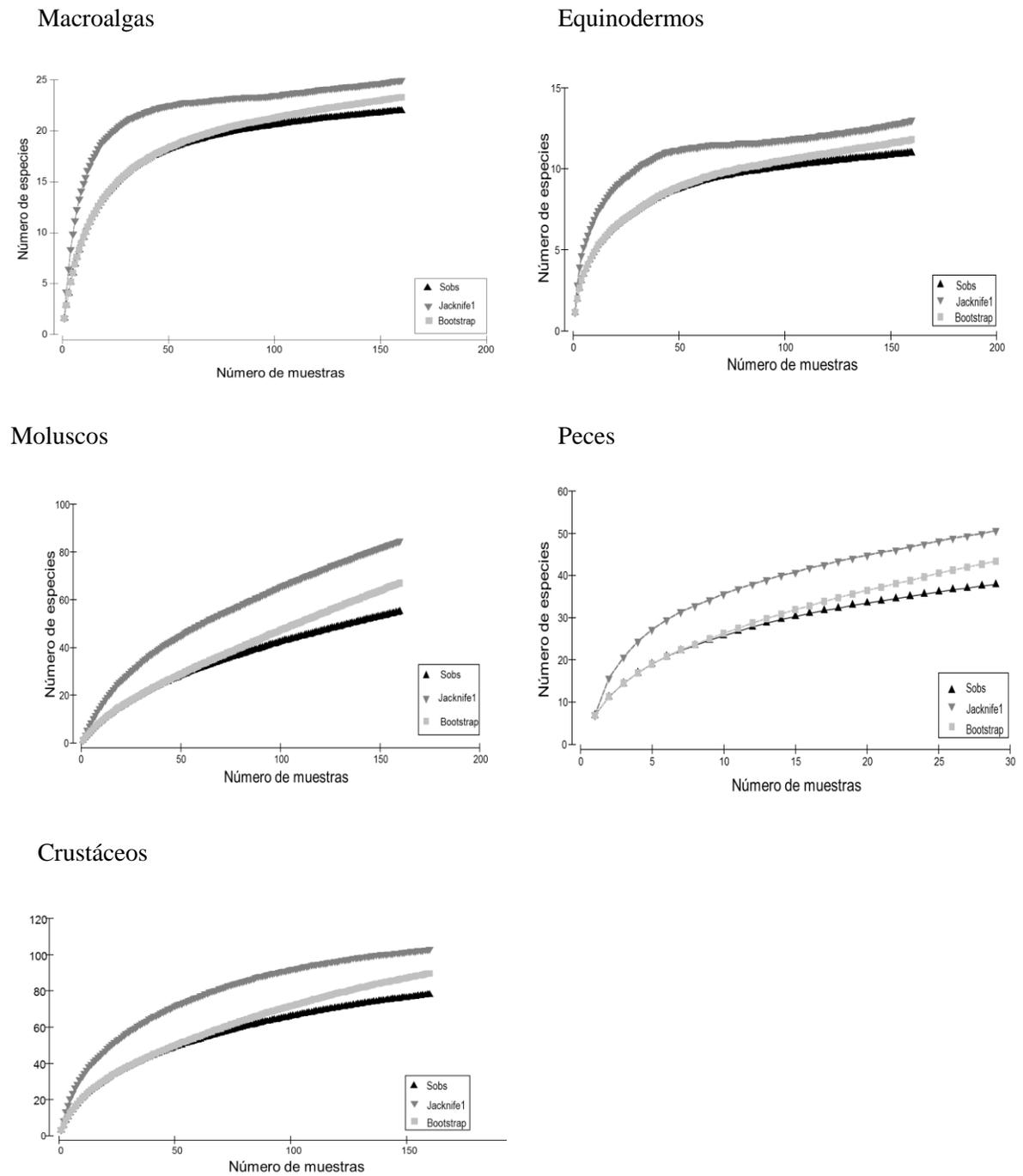


Fig. 4. Curvas de acumulación de especies para macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en dos arrecifes rocosos, durante un ciclo anual en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

7.2. Diversidad y composición de especies: Islas Marietas vs Tehuamixtle

Del total de especies, 134 se presentaron en Islas Marietas (IM) y 155 en Tehuamixtle (TE). En IM los moluscos dominaron con 42 especies, seguido de los crustáceos con 41 especies; mientras que, en TE los crustáceos dominaron con 67 especies, después los moluscos con 33 especies, seguidos por el grupo de peces, macroalgas y equinodermos para ambos sitios (Apéndice 1). En Tehuamixtle, las abundancias para moluscos y crustáceos son mayores con respecto a Islas Marietas, pero menores para equinodermos y peces (Fig. 5, Apéndice 1).

Los valores promedio de diversidad (H') variaron de 0.07 en macroalgas hasta 0.70 en crustáceos. En Islas Marietas, las macroalgas y equinodermos presentaron valores más altos; mientras que los moluscos, crustáceos y peces mostraron valores más bajos con respecto a Tehuamixtle. En Islas Marietas, los valores fueron disminuyendo en el siguiente orden: peces, crustáceos, moluscos, macroalgas y equinodermos; mientras que en Tehuamixtle el orden fue crustáceos, peces, moluscos, equinodermos y macroalgas (Fig. 6).

Los valores de equidad (J') fluctuaron entre 0.16 en macroalgas y 0.70 en peces. Con respecto a las estimaciones del índice de equidad, para cada grupo taxonómico entre sitios, mostraron una tendencia igual al índice de Shannon (H') (Fig. 6, 7).

En Islas Marietas, el orden en que disminuyó el valor del índice (J') también fue igual que para (H'); sin embargo, en Tehuamixtle disminuyó en el siguiente orden: peces, crustáceos, moluscos, equinodermos y macroalgas (Fig. 6, 7).

Los mayores valores del promedio de distinción taxonómica (Δ^+) y la variación de la distinción taxonómica (Λ^+) correspondieron al grupo de las macroalgas. En el resto de los grupos, Δ^+ fue disminuyendo en el siguiente orden peces, crustáceos, moluscos y equinodermos en ambos sitios. El valor más alto de Λ^+ fue para peces, seguido de moluscos, crustáceos y equinodermos en IM; en TE también el valor más alto fue para peces, seguido de crustáceos, moluscos y equinodermos (Fig. 7).

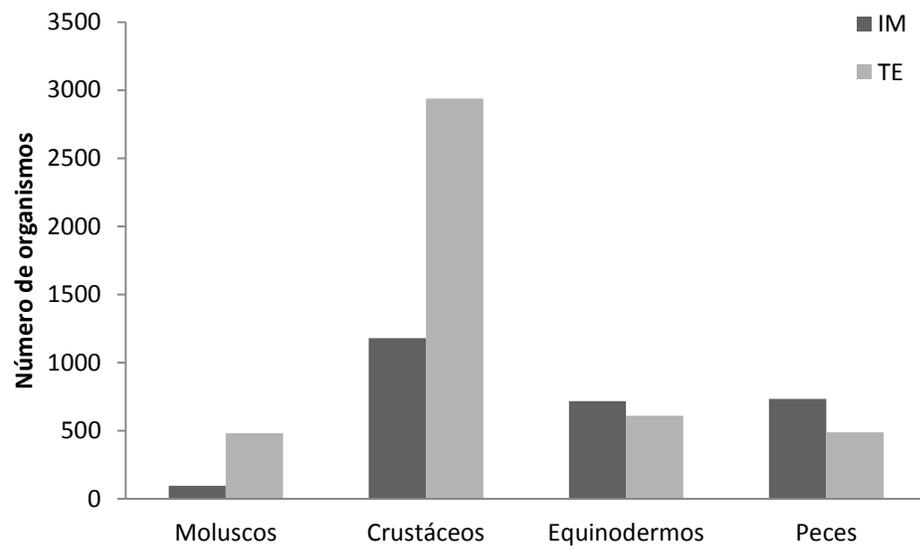


Fig. 5. Abundancia total de macroinvertebrados y peces durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos, en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

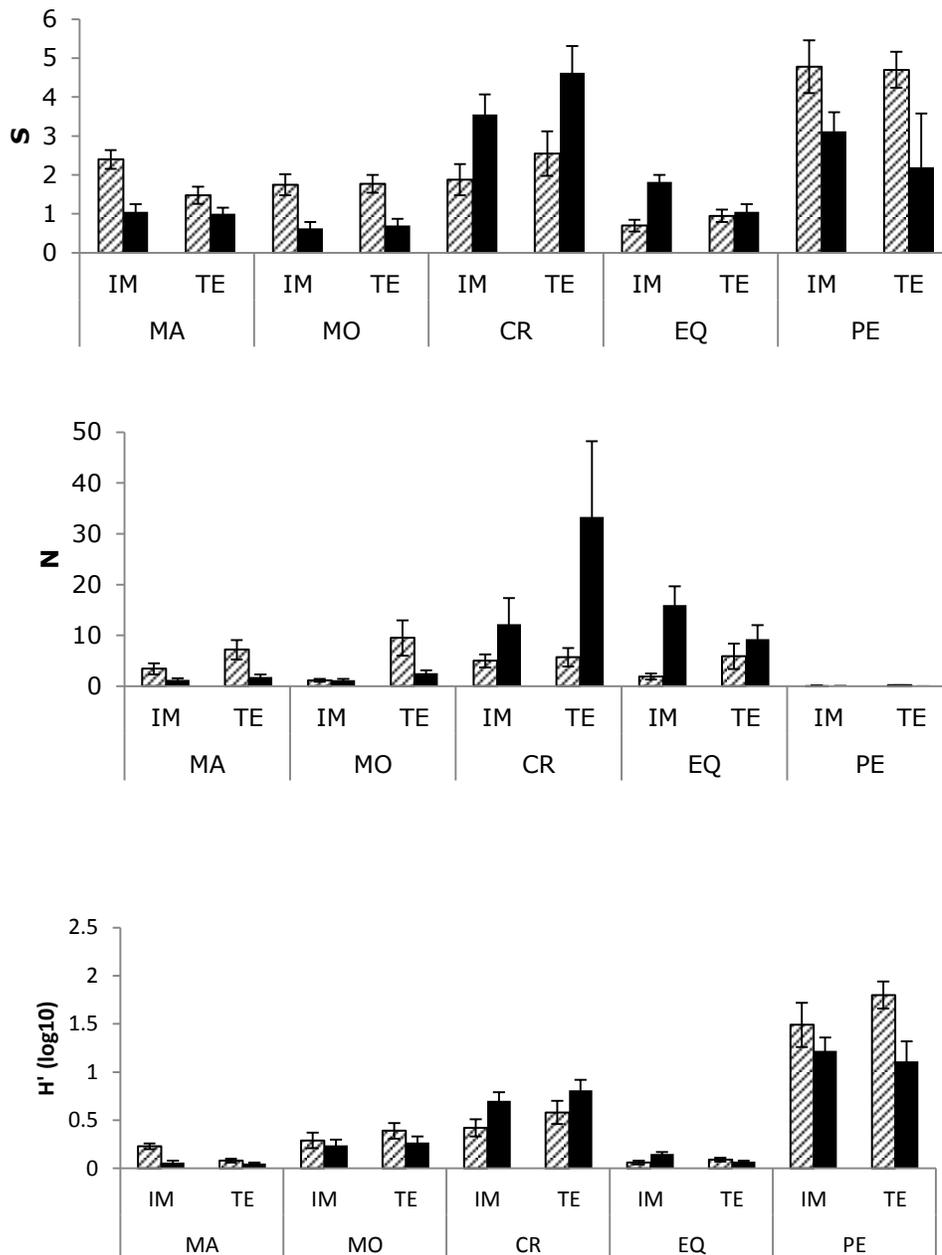


Fig. 6. Promedio (\pm EE) de riqueza de especies (S), abundancia relativa de especies (N) e índice de Shannon (H') durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos, en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco. (Barras con líneas: Verano, Barras negras: Invierno).

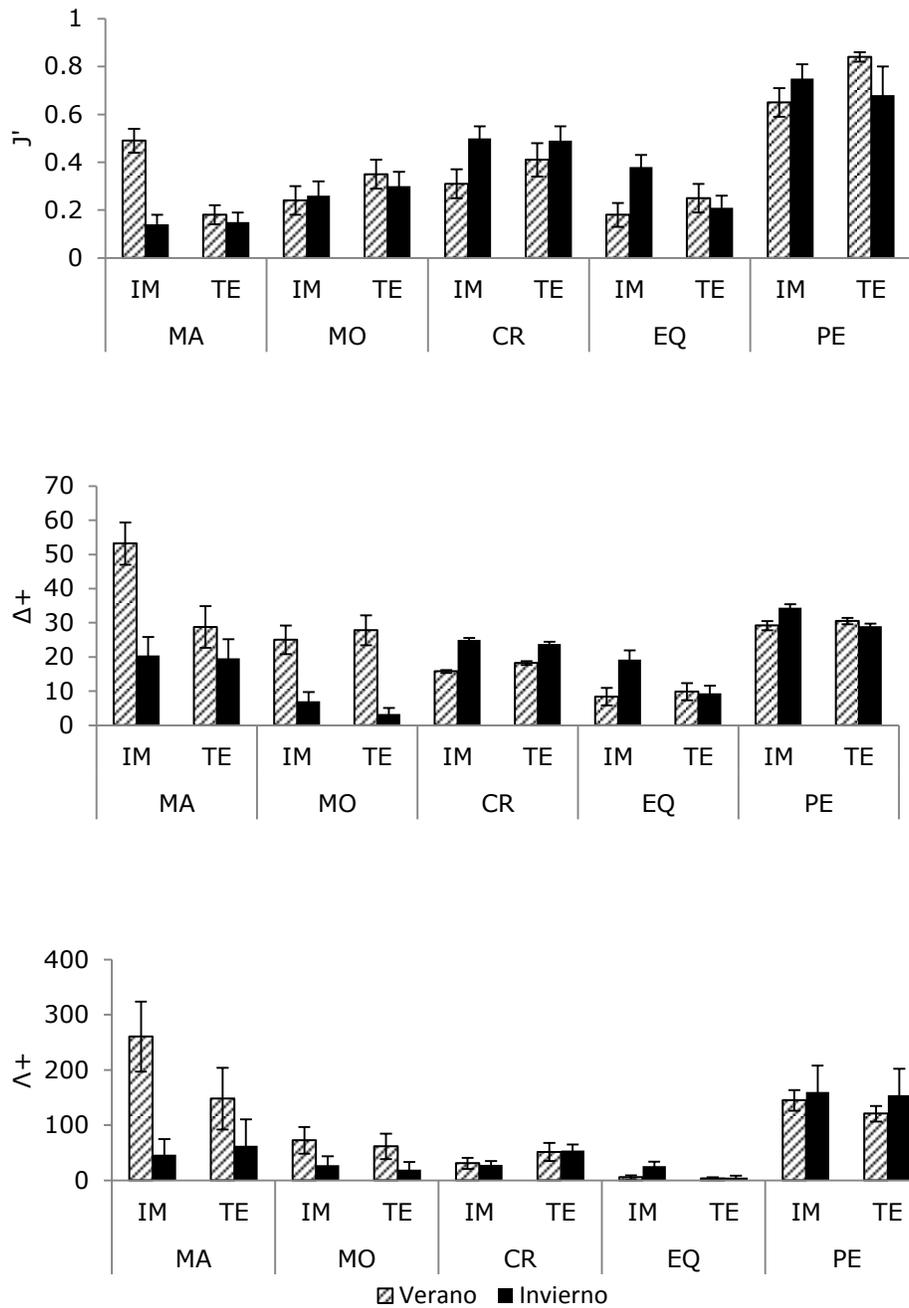


Fig. 7. Promedio (\pm EE) del índice de Pielou (J'), índice de distinción taxonómica, (Δ^+), y variación del índice de distinción taxonómica (Δ^+) durante un ciclo anual en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

7.3. Diversidad y composición de especies en arrecifes rocosos: verano vs invierno

Del total de especies, 147 se presentaron en verano y 141 en invierno. En verano dominaron los crustáceos con 52 especies, seguidos de moluscos (41 especies) y peces (28). En invierno dominaron los crustáceos (64) seguidos de peces (28 especies) y moluscos (24 especies) (Fig. 8). Con respecto a las abundancias, en verano dominaron los peces, seguidos de moluscos y crustáceos; en invierno dominaron los crustáceos, seguidos por equinodermos y peces. En cuanto a la riqueza específica, durante el verano fueron más abundantes las macroalgas, moluscos y peces, mientras que en invierno estuvieron mejor representados los crustáceos y los equinodermos. Con respecto a la abundancia, la densidad de crustáceos y equinodermos fue mayor en invierno; mientras que en verano la densidad de moluscos y peces estuvo mejor representada (Fig. 9).

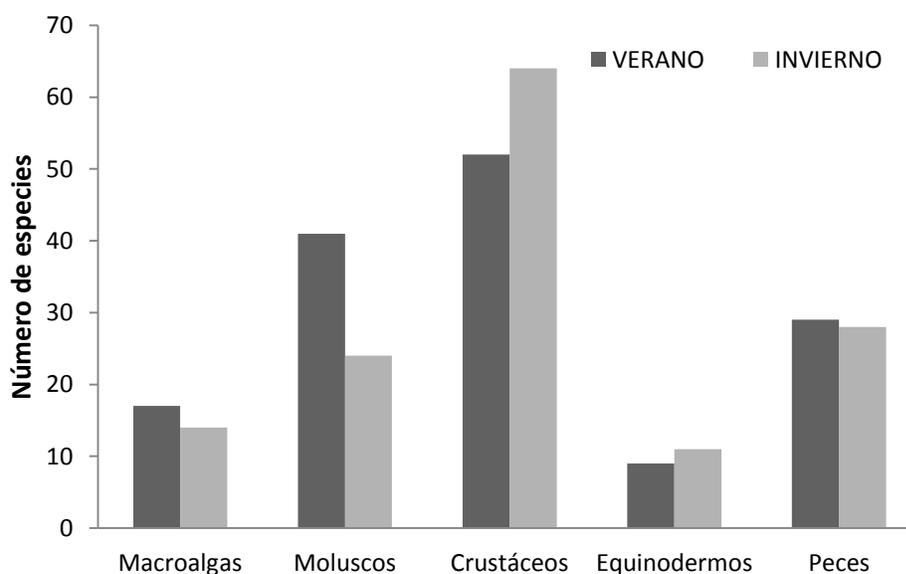


Fig. 8. Riqueza específica total por taxa entre temporadas durante un ciclo anual en dos arrecifes tropicales en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

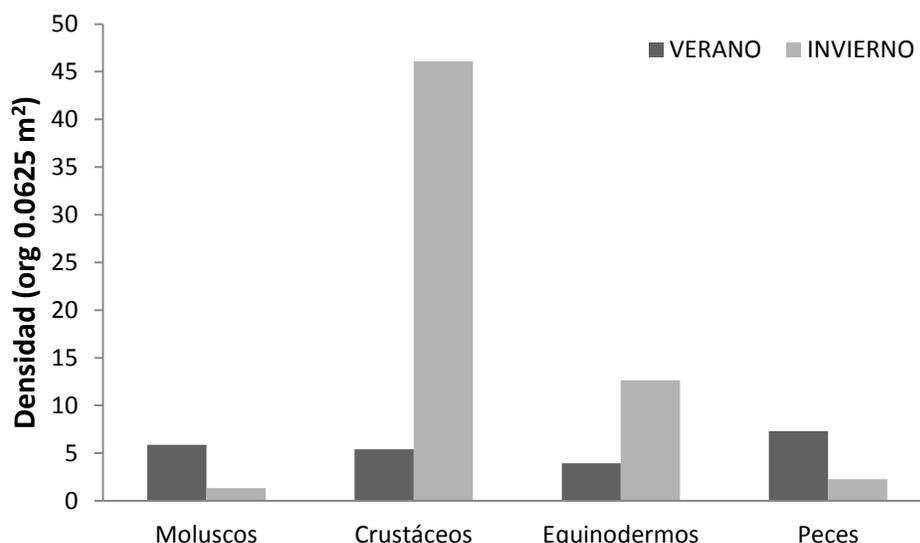


Fig. 9. Densidad total por taxa entre temporadas durante un ciclo anual en dos arrecifes tropicales en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

7.4. Diversidad y composición de especies por grupo taxonómico

7.4.1. Macroalgas

La riqueza específica y la biomasa de macroalgas son mayores en Tehuamixtle, con respecto a Islas Marietas. De las 22 especies identificadas, 15 están presentes en IM, con 5 especies exclusivas y 17 en TE, con 7 especies exclusivas. La biomasa promedio en Islas Marietas es de 9.44 g / 0.0625 m², mientras que en Tehuamixtle fue de 17.97 g / 0.0625 m². Durante el verano se registraron 17 especies, con 8 especies exclusivas y en invierno 14 especies, con 5 especies exclusivas (Apéndice I).

Las especies más representativas por su abundancia en Islas Marietas son *Bossiella californica*, *Botryocladia uvariodes* y *Gelidiella* sp.; mientras que en Tehuamixtle las especies más importantes por su abundancia son *Sargassum liebmannii*, *Padina gymnospora*, *Padina durvillaei* y *Bossiella californica* (Apéndice 1).

Los valores promedio del índice de Shannon entre sitios y temporadas variaron de 0.05 hasta 0.15; mientras que los valores del índice de Pielou fueron de 0.14 hasta 0.33. Para los índices taxonómicos los valores fueron de 20.05 a 40.9 en Δ^+ y de 54.07 a 204.0 para Λ^+ . Todos

los índices mostraron diferencias estadísticamente significativas entre verano e invierno (Fig. 6, 7; Tabla II).

7.4.2. *Moluscos*

La riqueza específica es mayor en IM aunque la abundancia es mayor en TE. De las 55 especies identificadas, 42 están presentes en IM, con 21 especies exclusivas y 33 en TE, con 13 especies exclusivas. La densidad promedio en Islas Marietas es de 2 org / 0.0625 m², mientras que en Tehuamixtle fue de 5.24 org/ 0.0625 m² (Apéndice 1). Durante el verano se registraron 41 especies, con 31 especies exclusivas y en invierno 24 especies, con 14 especies exclusivas. Mostrando diferencias significativas en densidad (N) entre IM y TE y en riqueza (S) entre verano e invierno (Tabla II).

Las especies más representativas por su abundancia en Islas Marietas son *Lithophaga aristata*, *Septifer zeteki* y *Conus nux*; mientras que en Tehuamixtle las especies más importantes por su abundancia son *Hipponix imbricatus*, *Lithophaga aristata* y *Septifer zeteki* (Apéndice I).

Los valores promedio del índice de Shannon entre sitios y temporadas variaron de 0.26 hasta 0.34; mientras que los valores del índice de Pielou fueron de 0.25 hasta 0.30. Para los índices taxonómicos los valores fueron de 5.22 a 26.4 en Δ^+ y de 23.7 a 67.0 para Λ^+ , con diferencias estadísticamente significativas entre temporadas (Fig. 6, 7; Tabla II).

7.4.3. *Crustáceos*

La riqueza específica y la abundancia son mayores en TE con respecto a IM. De las 78 especies identificadas 41 se encuentran en IM con 11 especies exclusivas y 67 especies en TE con 37 especies exclusivas. En invierno se registró el mayor número de especies (64) y la mayor densidad (46.07 org/0.0625 m²), mientras que en verano solo se registraron 52 especies con una densidad de 5.41 org/ 0.0625 m²; con diferencias estadísticamente significativas entre temporadas (Apéndice 1, Tabla II).

Las especies más representativas por su abundancia en Islas Marietas son *Acantholobulus mirafloresensis*, *Phimochirus* sp. y *Pisidia magdalenensis*; mientras que en Tehuamixtle las especies más importantes por su abundancia son *Pilumnus pygmaeus*, *Acantholobulus mirafloresensis* y *Phimochirus* sp. (Apéndice I).

Los valores promedio del índice de Shannon entre sitios y temporadas variaron de 0.22

hasta 0.70; mientras que los valores del índice de Pielou fueron de 0.36 hasta 0.50, con diferencias estadísticas entre temporadas. Mientras que para los índices taxonómicos los valores fueron de 17.0 a 24.4 en Δ^+ y de 29.62 a 53.73 para Λ^+ . Todos los índices muestran diferencias estadísticamente significativas entre verano e invierno (Fig. 6, 7; Tabla II).

7.4.4. *Equinodermos*

La riqueza específica y la abundancia son mayores en Islas Marietas con respecto a Tehuamixtle. De las 11 especies identificadas, 10 están presentes en IM, con 2 especies exclusivas y 9 en TE, con 1 especie exclusiva (Tabla II). La densidad promedio en Islas Marietas es de 8.96 org/0.0625 m², mientras que en Tehuamixtle fue de 7.62 org /0.0625 m² (Apéndice 1). Durante el verano se registraron 9 especies, ninguna exclusiva de la localidad y en invierno 11 especies, con 2 especies exclusivas. Mostrando diferencias estadísticamente significativas en (S) y (N) entre verano e invierno (Apéndice 1; Tabla II).

Las especies más representativas por su abundancia en Islas Marietas son *Ophiocnida hispida*, *Ophiocoma alexandri* y *Ophiothela mirabilis*; mientras que en Tehuamixtle las especies más importantes por su abundancia son *Ophiocnida hispida*, *Ophiothela mirabilis* y *Ophiothrix spiculata* (Apéndice I).

Los valores promedio del índice de Shannon entre sitios y temporadas variaron de 0.07 hasta 2.71; mientras que los valores del índice de Pielou fueron de 0.22 hasta 4.89 con diferencias significativas en (H' y J') entre IM y TE y en (J') entre verano e invierno. Mientras que para los índices taxonómicos los valores fueron de 9.10 a 14.32 en Δ^+ y de 4.21 a 15.63 para Λ^+ , presentando diferencias significativas en Δ^+ entre verano e invierno y en (Λ^+) entre IM y TE y verano e invierno. Es el único grupo taxonómico que presenta diferencias estadísticamente significativas en todos los índices en la interacción sitio/temporada (Fig. 6, 7; Tabla II).

7.4.5. *Peces*

De las 38 especies identificadas, 26 están presentes en IM, con 9 especies exclusivas y 29 en TE, con 12 especies exclusivas (Tabla I). La densidad promedio en Islas Marietas fue de 4.95 org /0.0625 m², mientras que en Tehuamixtle fue de 4.62 org/0.0625 m² (Apéndice 1). Durante el verano se registraron 28 especies, con 10 especies exclusivas y en invierno 28 especies, con 9

especies exclusivas. Se registraron diferencias estadísticamente significativas en (S) y (N) entre temporadas (Apéndice 1; Tabla II).

Las especies más representativas por su abundancia en Islas Marietas son *Halichoeres dispilus*, *Thalassoma lucasanum* y *Chromis atrilobata*; mientras que en Tehuamixtle las especies más importantes por su abundancia son *Halichoeres dispilus*, *Thalassoma lucasanum* y *Stegastes flavilatus* (Apéndice I).

Los valores promedio del índice de Shannon entre sitios y temporadas variaron de 0.58 hasta 1.65 bits/ind; mientras que los valores del índice de Pielou fueron de 0.71 hasta 0.83; en los índices taxonómicos, los valores variaron de 29.53 a 31.99 en Δ^+ y de 134.0 a 156.9 en Λ^+ (Fig. 6, 7).

Tabla II. PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis de la S, riqueza; N, biomasa en gr de peso húmedo y número de organismos; J' , equidad de Pielou; H' , diversidad de Shannon-Waver; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica; Λ^+ , variación de distinción taxonómica de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en dos arrecifes rocosos tropicales: IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle; temporadas: verano e invierno. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

Índices	Sitios			Temporadas			Sitios X Temporadas		
	F	<i>P</i>	d.f.	F	<i>P</i>	d.f.	F	<i>P</i>	d.f.
Macroalgas									
S	2.82	0.072	1, 159	8.86	0.005**	1, 159	0.95	0.330	1, 159
N	2.37	0.063	1, 159	6.39	>0.01**	1, 159	2.31	0.066	1, 159
H'	0.78	0.403	1, 159	9.88	>0.01**	1, 159	0.77	0.405	1, 159
J'	0.69	0.439	1, 159	9.85	0.001**	1, 159	0.77	0.404	1, 159
Δ^+	0.74	0.410	1, 159	10.52	>0.01**	1, 159	0.98	0.313	1, 159
Λ^+	0.363	0.662	1, 159	9.91	>0.01**	1, 159	0.37	0.655	1, 159
Moluscos									
S	0.62	0.455	1, 159	18.51	>0.01**	1, 159	0.33	0.627	1, 159

N	4.69	0.015**	1, 159	0.87	0.394	1, 159	2.90	0.066	1, 159
H'	3.62	0.058	1, 159	0.36	0.604	1, 159	0.85	0.365	1, 159
J'	3.66	0.053	1, 159	0.40	0.556	1, 159	0.85	0.381	1, 159
Δ^+	0.04	0.931	1, 159	28.7	>0.01**	1, 159	0.55	0.447	1, 159
Λ^+	1.72	0.152	1, 159	9.38	>0.01**	1, 159	1.27	0.274	1, 159
Crustáceos									
S	0.36	0.698	1, 159	6.35	0.003**	1, 159	1.13	0.301	1, 159
N	0.47	0.694	1, 159	6.99	>0.01**	1, 159	1.03	0.354	1, 159
H'	0.32	0.617	1, 159	10.54	0.001**	1, 159	0.34	0.601	1, 159
J'	0.15	0.783	1, 159	10.66	>0.01**	1, 159	0.43	0.536	1, 159
Δ^+	0.03	0.895	1, 159	11.67	>0.01**	1, 159	0.22	0.683	1, 159
Λ^+	0.83	0.385	1, 159	10.57	>0.01**	1, 159	0.83	0.391	1, 159

Equinodermos									
S	1.27	0.229	1, 159	7.14	0.004**	1, 159	7.25	0.004**	1, 159
N	3.02	0.051	1, 159	4.94	0.012**	1, 159	7.36	0.002**	1, 159
H'	11.23	>0.01**	1, 159	0.68	0.423	1, 159	22.31	>0.01**	1, 159
J'	7.56	0.002**	1, 159	5.56	0.011**	1, 159	14.54	>0.01**	1, 159
Δ^+	1.50	0.192	1, 159	6.39	0.007**	1, 159	6.24	0.011**	1, 159
Λ^+	7.79	0.003**	1, 159	7.83	0.003**	1, 159	5.46	0.012**	1, 159
Peces									
S	0.88	0.361	1, 159	6.17	0.007**	1, 159	3.32	0.968	1, 159
N	1.59	0.168	1, 159	6.31	0.002**	1, 159	3.27	0.993	1, 159
H'	1.69	0.190	1, 159	1.37	0.233	1, 159	3.56	0.883	1, 159
J'	2.18	0.065	1, 159	1.17	0.294	1, 159	4.30	0.961	1, 159
Δ^+	1.77	0.267	1,	1.63	0.166	1,	4.74	0.997	1,

			159			159			159
Λ^+	0.26	0.893	$\frac{1}{159}$	2.20	0.073	$\frac{1}{159}$	3.97	0.998	$\frac{1}{159}$

7.5 Porcentaje de disimilitud entre Islas Marietas y Tehuamixtle y verano e invierno

Para macroalgas, de las 22 especies identificadas, solo 5 aportaron más del 50% de disimilitud y las especies que contribuyen con la mayor disimilaridad son *Bossiella californica* y *Amphiroa beauvoisii*. De las especies de moluscos, solo 3 especies de 55 representaron cerca del 50% de disimilitud; *Lithophaga aristata* y *Septifer zeteki* son las especies que contribuyen con la mayor disimilaridad. Para crustáceos, de 78 especies, 5 aportaron más del 50% de disimilitud; *Acantholobulus mirafloresensis* y *Pimochirus* sp. contribuyen con la mayor disimilaridad. Para equinodermos, 1 especie (*Ophiocnida hispida*) representó más del 60% y contribuye con la mayor disimilaridad. Para peces se registraron 3 especies que representaron cerca del 50% de disimilaridad, *Halichoeres dispilus* y *Thalassoma lucasanum* contribuyen mayormente (Tabla III).

7.6. Composición de especies entre sitios (Islas Marietas vs Tehuamixtle) y temporadas (Verano vs Invierno) (NMDS)

Con el análisis NMDS podemos observar que la estructura de la comunidad fue relativamente homogénea para cada grupo entre IM y TE, debido a que la dispersión de los datos no presenta segregación en función de los sitios de muestreo. En contraste, todos los ensamblajes fueron diferentes entre verano e invierno, excepto para equinodermos (Fig. 10).

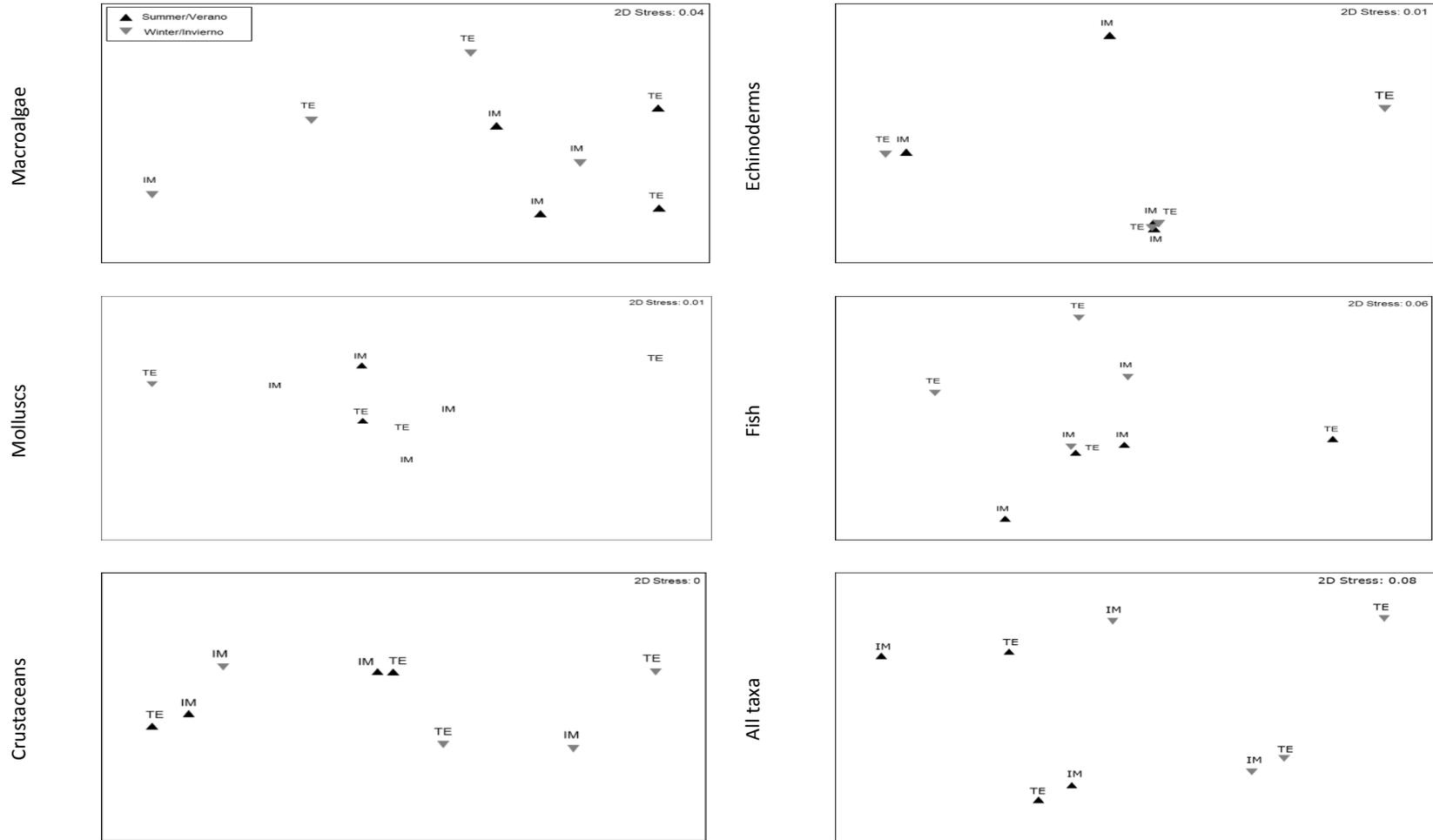


Fig. 10. Escala multidimensional no métrica por taxa en dos arrecifes rocosos tropicales: IM: Islas Marietas; TE: Tehuamixtle. Triángulos negros: verano, triángulos gris: invierno para cada taxa.

Tabla III. Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa para cada taxa entre sitios y estaciones con la contribución de disimilaridad para cada taxa (IM: Islas Marietas, TE: Tehuamixtle), durante un ciclo anual.

Taxa	IM	TE	Prom	(SD)	% Contrib	% Acum	Verano	Invierno	Prom	(SD)	% Contrib	% Acum
Macroalgas												
<i>Bossiella californica</i>	0.68	0.75	25.03	0.70	25.93	25.93	1.10	0.33	26.77	0.73	27.58	27.58
<i>Amphiroa beauvoisii</i>	0.19	0.09	6.50	0.34	6.74	32.67	0.18	0.10	5.83	0.34	6.01	33.59
<i>Padina caulescens</i>	0.01	0.39	6.46	0.31	6.70	39.36	–	0.40	5.55	0.29	5.72	39.31
<i>Padina mexicana</i>	0.09	0.11	6.34	0.34	6.57	45.93	0.08	0.12	6.77	0.35	6.97	46.28
<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i>	0.11	–	6.12	0.34	6.34	52.27	0.11	–	7.30	0.37	7.52	53.8
TOTAL	1.08	1.34			52.28		1.47	0.83			53.8	
Moluscos												
<i>Lithophaga aristata</i>	0.88	0.74	26.68	0.82	27.82	27.82	0.85	0.76	26.68	0.83	27.70	27.70
<i>Septifer zeteki</i>	0.24	0.33	12.23	0.50	12.75	40.58	0.35	0.21	12.02	0.50	12.48	40.18
<i>Hipponix imbricatus</i>	–	3.04	8.47	0.35	8.84	49.41	3.04	–	8.51	0.34	8.84	49.01
TOTAL	1.12	4.11			49.41		4.24	0.97			49.02	
Crustáceos												

<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	4.05	4.41	17.39	0.67	18.01	18.01	1.39	7.08	15.88	0.64	16.42	16.42
<i>Phimochirus</i> sp.	4.05	3.45	10.66	0.49	11.04	29.04	0.03	7.48	11.93	0.52	12.33	28.75
<i>Pilumnus pygmaeus</i>	0.53	20.81	8.07	0.40	8.35	37.40	0.01	21.33	8.92	0.43	9.22	37.97
<i>Petrolisthes manimaculis</i>	0.29	0.75	6.89	0.47	7.13	44.53	0.21	0.83	7.34	0.47	7.59	52.65
<i>Pisidia magdalenensis</i>	2.10	1.06	5.70	0.42	6.43	50.96	0.11	3.05	6.86	0.43	7.09	52.65
TOTAL	10.49	26.07			50.96		1.75	39.77			52.65	
Equinodermos												
<i>Ophiocnida hispida</i>	6.74	5.56	54.71	1.56	61.14	61.14	1.99	10.31	56.78	1.63	62.54	62.54
TOTAL	6.74	5.56			61.14		1.99	10.31			62.54	
Peces												
<i>Halichoeres dispilus</i>	15.73	5.93	20.22	0.98	24.57	24.57	18.58	5.65	21.14	1.09	25.86	25.86
<i>Thalassoma lucasanum</i>	8.53	4.57	10.92	0.82	13.28	37.85	11.75	3.00	10.68	1.04	13.06	38.92
<i>Stegastes flavilatus</i>	2.93	5.21	7.31	0.92	8.89	46.74	7.25	1.76	7.97	1.12	9.75	48.67
TOTAL	27.19	11.14			46.74		37.58	10.41			48.67	

7.7. Estudio de caso: Crustáceos

En Islas Marietas se recolectaron 1,179 individuos, pertenecientes a 41 especies distribuidas en 31 géneros, 20 familias, 4 órdenes y 2 clases. Las familias mejor representadas fueron Porcellanidae (2 géneros y 4 especies) y Xanthidae (3 géneros y 4 especies). El orden Decapoda, con 11 familias, presentó el mayor número de especies (30), seguido del orden Isopoda con 2 familias y 4 especies (Apéndice 2). El valor máximo de riqueza esperada con los estimadores Chao 1 y Bootstrap fue de 45 y 46 especies respectivamente, indicando que la representatividad del muestreo fue de más del 89 % de las especies esperadas (Fig. 11).

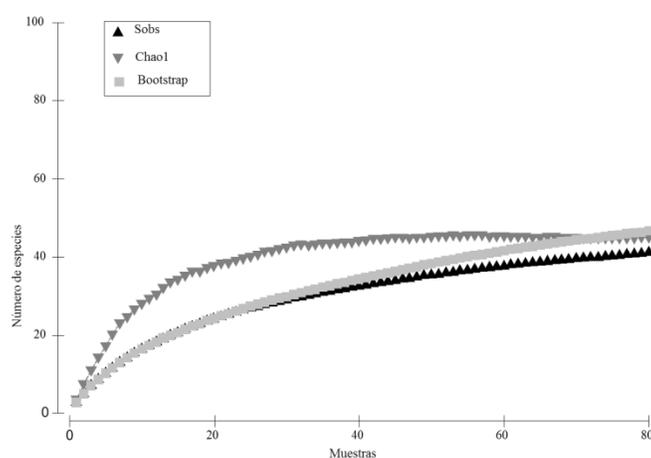


Figura 11. Curvas de acumulación de especies de crustáceos observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos Chao1 y Bootstrap en Islas Marietas, Nayarit.

Las especies más abundantes fueron los cangrejos *Acantholobolus mirafloresensis*, *Phimochirus* sp. y *Pisidia magdalenensis*. La riqueza de especies, abundancia, índice de diversidad de Shannon-Wiener y equidad, así como la distinción taxonómica promedio, presentaron valores significativamente mayores en invierno con respecto al verano (Tabla IV).

En Tehuamixtle se revisaron 2,938 individuos. En total, se identificaron 67 especies pertenecientes a 47 géneros, 30 familias, 7 órdenes y 2 clases. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae (5 géneros y 8 especies) y Xanthidae (5 géneros y 6 especies). El orden Decapoda, presentó el mayor número de especies (42), agrupadas en 13 familias, seguido del orden Isopoda con 8 especies y 4 familias (Apéndice 2). El valor máximo de riqueza esperada

fue de 83 (Chao 1) y 78 (Bootstrap), estimando la representatividad del muestreo con más del 80 % de las especies esperadas (Fig. 12). Las especies más abundantes fueron los cangrejos *Pilumnus pygmaeus*, *Acantholobulus mirafloresensis* y *Phimochirus* sp. De manera similar a lo observado en Islas Marietas, los índices ecológicos y taxonómicos presentaron diferencias significativas, con valores más altos en invierno con respecto al verano (Tabla IV).

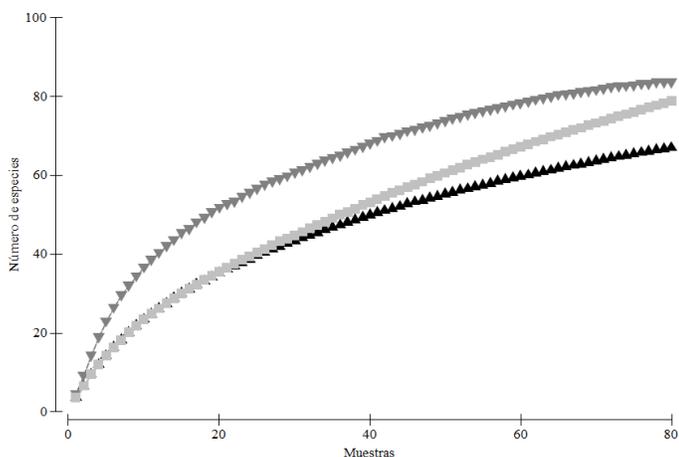


Figura 12. Curvas de acumulación de especies de crustáceos observada (Sobs) y curvas de riqueza de especies determinadas con los estimadores no paramétricos Chao1 y Bootstrap en Tehuamixtle, Jalisco.

Tabla IV. PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis en las dos localidades de estudio para la S , riqueza; N , número de organismos; J' , equidad; H' , diversidad de Shannon-Weaver; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica; Λ^+ , variación de distinción taxonómica de crustáceos. Diferencias entre temporadas, $***P < 0.01$.

	Islas Marietas			Tehuamixtle		
	Verano	Invierno	Total	Verano	Invierno	Total
S	1.87 (0.40)	3.55 (0.52)**	2.71(0.34)	2.55 (0.57)	4.62 (0.69)**	3.58 (0.46)
N	5.0 (1.3)	24.45 (5.13)**	14.73 (2.8)	5.7 (1.8)	67.6 (29.8)**	36.72 (15.28)
H' (Log_{10})	0.42 (0.09)	0.70 (0.09)**	0.56 (0.07)	0.58 (0.12)	0.81 (0.11)**	0.70 (0.08)
J'	0.31 (0.06)	0.50 (0.05)**	0.41 (0.04)	0.41 (0.07)	0.49 (0.06)**	0.45 (0.05)
Δ^+	15.75 (3.22)	25.05 (2.86)**	20.41 (2.20)	18.24 (3.36)	23.78 (2.76)**	21.01 (2.18)
Λ^+	30.84 (10.08)	28.38 (6.50)	29.62 (5.96)	51.34 (16.36)	54.12 (10.79)**	52.73 (9.73)

En total se identificaron 78 especies para ambos sitios, agrupadas en 58 géneros, 33 familias, 5 órdenes y 2 clases. Todos los índices fueron mayores en Tehuamixtle con respecto a los valores estimados en Islas Marietas, aunque no hubo diferencias significativas (Tabla IV). El NMDS presentó un valor de estrés menor a 0.01 y muestra que, en general, la composición de la comunidad se agrupa respondiendo a la variación entre temporadas, a excepción de una muestra para las islas (Fig. 4). Esto último, en coincidencia con las diferencias estadísticamente significativas en todos los indicadores entre temporadas en ambos sitios (Tabla IV). De acuerdo con el análisis SIMPER, 3 de las 78 especies contribuyeron con el 50% a la disimilitud entre temporadas en Islas Marietas, mientras que en Tehuamixtle 7 especies contribuyeron con el 54% a la disimilitud (Tabla V).

Tabla V. Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa de crustáceos con la contribución de disimilaridad entre temporadas para cada sitio.

Islas Marietas						
Taxa	Verano	Invierno	Prom. Diss	D.E. Diss	% Contrib	% Acum
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	2.58	5.53	23.72	0.88	24.84	24.84
<i>Phimochirus</i> sp.	0.05	8.05	15.60	0.67	16.34	41.18
<i>Pisidia magdalenensis</i>	0.05	4.15	8.71	0.42	9.12	50.30
Tehuamixtle						
<i>Pilumnus pygmaeus</i>	0.03	41.60	12.47	0.50	12.84	12.84
<i>Petrolisthes manimaculis</i>	0.30	1.20	9.53	0.56	9.82	22.66
<i>Phimochirus</i> sp.	-	6.90	8.21	0.37	8.45	31.12
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	0.20	8.63	7.10	0.38	7.31	38.43
<i>Ochtholambrus stimpsoni</i>	0.63	0.85	5.46	0.37	5.63	44.05

<i>Pitho sexdentata</i>	0.10	1.25	5.46	0.54	5.62	49.68
<i>Pisidia magdalenensis</i>	0.18	1.95	4.99	0.58	5.14	54.82

7.8. Clasificación de las macroalgas por su morfología, tipo de estrato y periodicidad estacional

7.7.1. Morfología

Con respecto a la clasificación de las macroalgas por su morfología predominaron las macroalgas coralinas con 5 especies. En IM dominaron las macroalgas coralinas articuladas (38%), seguidas de las corticadas (26%); mientras que en TE dominaron las foliosas (38%), seguidas de las coralinas articuladas (28%), sin mostrar diferencias estadísticamente significativas (Fig. 13). Durante el verano predominaron las macroalgas foliosas (29%), las carnosas (29%) y las coralinas articuladas (26%); mientras que durante el invierno dominaron las algas de tipo coralinas articuladas (60%) seguidas de las foliosas (37%) (Fig. 142); entre temporadas las coralinas articuladas y las foliosas corticadas mostraron diferencias estadísticamente significativas y en la interacción sitio/temporada se obtuvieron diferencias para las coralinas articuladas, foliosas articuladas y filamentos (Tabla V).

7.8.2. Tipo de estrato

Para el tipo de estrato, las macroalgas arbustivas fueron las dominantes con 16 especies (Tabla VI) y con más del 60% de la biomasa en cada sitio y temporada (Fig. 13 y 14). Las macroalgas tipo césped mostraron diferencias entre sitios (IM: 37%, TE: 25%), temporadas (IM: 21%, TE: 20%) y entre la interacción sitio-temporada (Tabla VII). Las epífitas se presentaron en TE, con solo alrededor del 10% de la biomasa en verano e invierno (Fig. 13 y 14).

7.8.3. Periodicidad estacional

Por su periodicidad, las especies dominantes fueron las que muestran una distribución anual estacional con 13 especies (Tabla VI). En IM se observa que no hubo un grupo notablemente diferente; mientras que en TE dominaron las especies no estacionales (59%) (Fig. 13). Tanto en el verano como en el invierno predominaron las algas no estacionales (52% y 54% respectivamente) (Fig. 14). Las macroalgas no estacionales mostraron diferencias significativas entre sitios (IM: 31%, TE: 59%) temporadas y entre la interacción sitio/temporada y las estacionales presentaron diferencias entre verano (29%) e invierno (13%) y entre la interacción sitio temporada (Tabla VII).

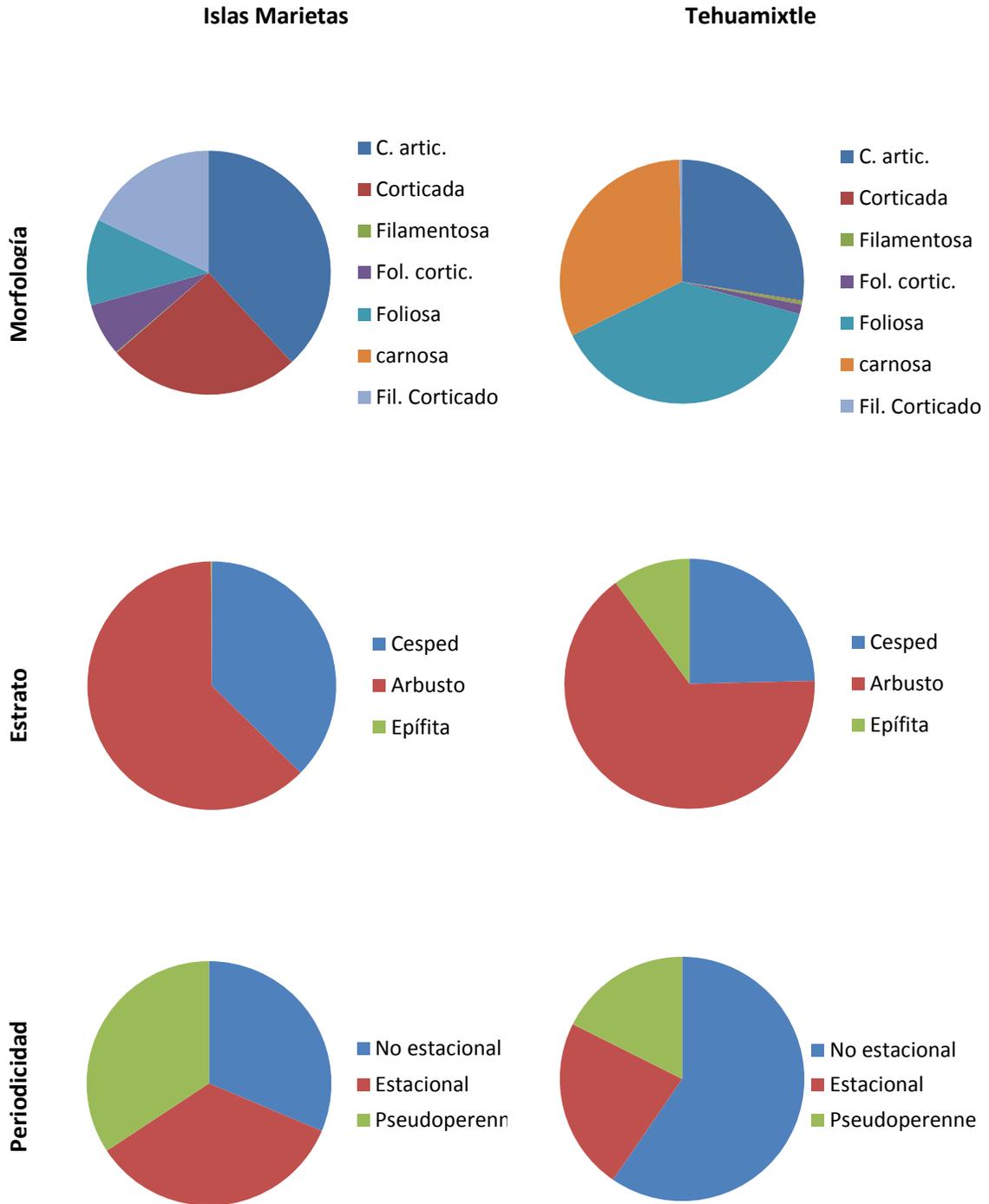


Fig. 13. Clasificación de las macroalgas por grupo funcional, en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

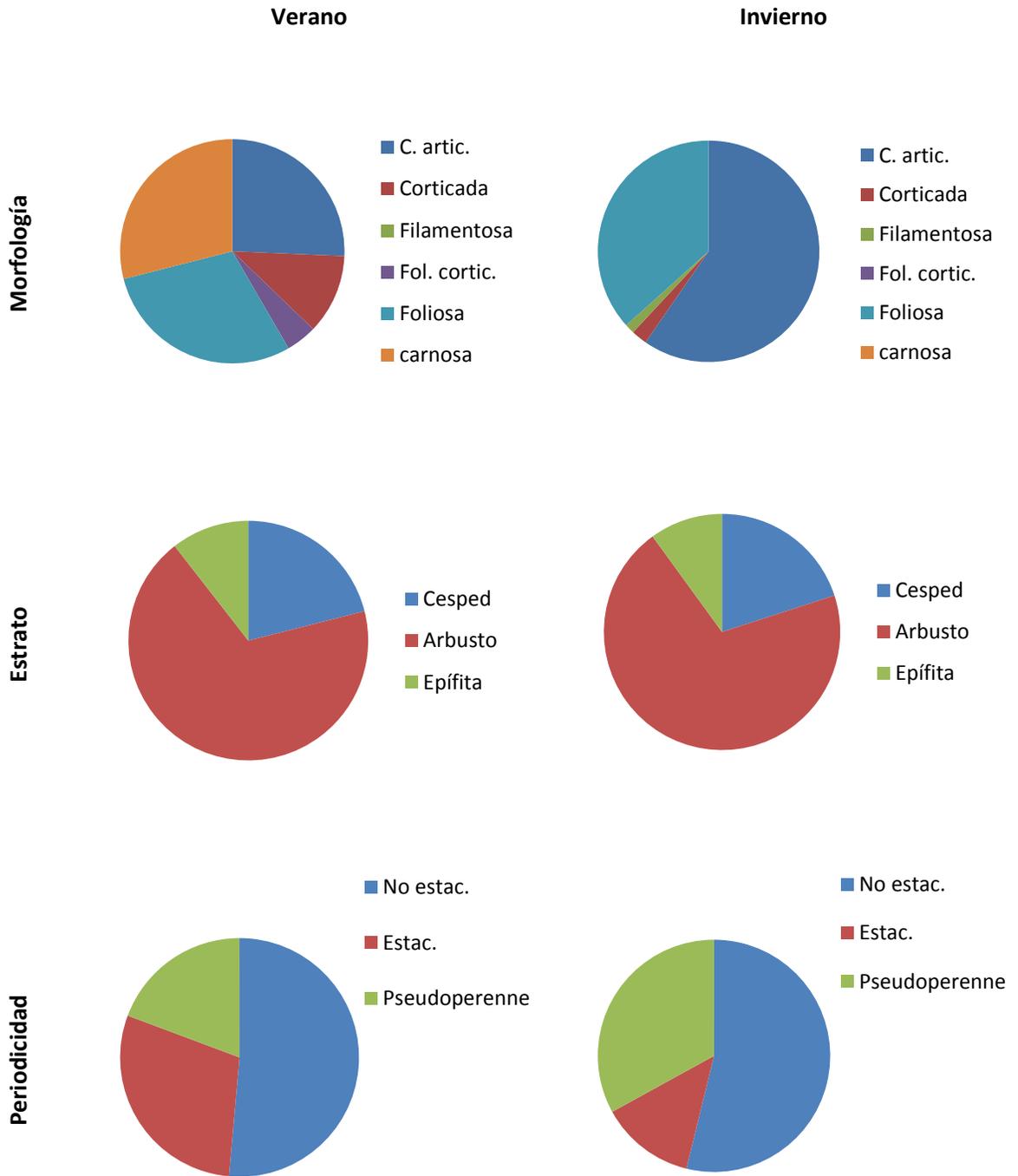


Fig. 14. Clasificación de las macroalgas por morfología, estrato y periodicidad estacional entre temporadas, en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

Tabla VI. Grupos funcionales de algas por tipo de estrato y morfología del talo en dos arrecifes rocosos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco (Adaptado de Littler y Littler, 1984; Steneck, 1988; Steneck y Dethier, 1994).

Macroalgas	Morfología	Estrato	Periodicidad estacional
Chlorophyta			
<i>Codium decorticatum</i>	Corticada	Arbusto	Estacional
<i>Codium dichotomun</i>	Corticada	Arbusto	Estacional
<i>Chaetomorpha linum</i>	Filamentosa	Epífita	Estacional
<i>Halimeda discoidea</i>	C. articulada	Arbusto	Estacional
<i>Rhizoclonium riparum</i>	Filamentosa	Epífita	Estacional
<i>Ulva californica</i>	Foliosa	Arbusto	Estacional
Rhodophyta			
<i>Amphiroa beauvoisii</i>	C. articulada	Cesped	No estacional
<i>Bossiella californica</i>	C. articulada	Cesped	No estacional
<i>Botryocladia pseudodichotoma</i>	Corticada	Arbusto	Estacional
<i>Botryocladia uvariodes</i>	Corticada	Arbusto	Estacional
<i>Bryothamnium pacifium</i>	Foliosa	Arbusto	Pseudoperennes
<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i>	C. articulada	Cesped	No estacional
<i>Gelidiella</i> sp.	Fi. corticado	Arbusto	Pseudoperennes
<i>Gelidium</i> sp.	Fo. corticada	Arbusto	Estacional
<i>Gymnogongrus</i> sp.	Fo. corticada	Arbusto	Estacional
<i>Jania tenella</i>	C. articulada	Cesped	No estacional

Phaeophyta			
<i>Dictyota implexa</i>	Foliosa	Arbusto	Estacional
<i>Padina caulescenes</i>	Foliosa	Arbusto	Estacional
<i>Padina crispata</i>	Foliosa	Arbusto	Pseudoperennes
<i>Padina durvillaei</i>	Foliosa	Arbusto	Pseudoperennes
<i>Padina gymnospora</i>	Foliosa	Arbusto	Estacional
<i>Sargassum liebamni</i>	Carnosa	Arbusto	No estacional

Tabla VII. PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis de la N, biomasa en gr de peso húmedo de macroalgas, en función de grupos funcionales (morfología, tipo de estrato y periodicidad) en dos arrecifes rocosos tropicales: IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle; temporadas: verano e invierno. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

	Sitios			Temporadas			Sitios X Temporadas		
	F	<i>P</i>	d.f.	F	<i>P</i>	d.f.	F	<i>P</i>	d.f.
Morfología									
Coralina	1.01	0.32	1, 159	0.49	0.59	1, 159	0.55	0.54	1, 159
Coralina articulada	11.13	<0.001**	1, 159	14.65	<0.001**	1, 159	5.01	0.008**	1, 159
Filamentos corticados	6.76	0.003**	1, 159	2.60	0.06	1, 159	0.37	0.733	1, 159
Foliosas corticadas	3.85	0.02*	1, 159	4.54	0.01*	1, 159	16.39	>0.001**	1, 159
Filamentos	3.24	0.03*	1, 159	3.10	0.039	1, 159	8.77	<0.001**	1, 159
Estrato									
Cesped	9.77	<0.001**	1, 159	12.57	<0.001**	1, 159	6.38	0.003**	1, 159
Arbusto	1.78	0.13	1, 159	2.51	0.06	1, 159	8.89	<0.001**	1, 159
Epífita	3.24	0.04*	1,	1.64	0.15	1,	0.68	0.48	1,

			159			159			159
Periodicidad estacional									
Estacionales	0.78	0.47	1, 159	4.73	0.006**	1, 159	10.01	>0.001**	1, 159
No estacionales	7.23	0.001**	1, 159	10.99	>0.0001**	1, 159	4.38	0.01**	1, 159
Pseudoperennese	1.68	0.16	1, 159	2.15	0.10	1, 159	0.42	0.68	1, 159

8. DISCUSIÓN

En este trabajo, a partir de la riqueza, abundancia, índices ecológicos (H' , J') e índices taxonómicos (Δ^+ y Λ^+), se describieron los ensamblajes de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en arrecifes rocosos en la zona de transición tropical-subtropical en Pacífico mexicano. El principal resultado es que se pueden apreciar dos panoramas generales que emergen del análisis: espacialmente, existe alta similitud entre los conjuntos de la mayoría de los taxa en ambos sitios, pero al mismo tiempo hubo diferencias significativas en la composición entre verano e invierno.

La similitud espacial general conlleva a considerar la región de estudio como homogénea desde el punto de vista de la identidad de la comunidad biológica. Esto indica que los factores ambientales que controlan ambas zonas deben ser similares, que puede haber alta conectividad entre áreas y que ambas pertenecen a la misma poza de especies (Shackell *et al.*, 2012). Por otro lado, las diferencias estacionales parecen ser un reflejo de factores biológicos de la historia de vida de cada taxón. Se observó que macroalgas, moluscos y peces fueron más diversos en el verano y los crustáceos y equinodermos en invierno. Una tendencia similar, se observó para algas y peces en el Golfo de California, en los periodos más cálidos presentaron mayor diversidad (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Alvarez-Filip *et al.*, 2007; Galván-Villa *et al.*, 2011; López-Pérez *et al.*, 2012; Mateo-Cid y Mendoza-González, 1991, 1992; Mendoza-González *et al.*, 1994). Para los moluscos, las diferencias de riqueza y distinción taxonómica entre las estaciones del año pueden ser debido al reclutamiento local, según lo sugerido por Olabarría *et al.* (2001), ya que ambos índices alcanzan valores más altos en la estación cálida (primavera-verano), cuando se produce el pico reproductivo para la mayoría de las especies de bivalvos en la zona (Osuna *et al.*, 2008). Lo anterior nos permite inferir un patrón en la estructura de la comunidad de estos taxa en la región.

Los casos de crustáceos y equinodermos coinciden con lo reportado por Ramírez-Luna *et al.* (2002) y Zamorano y Leyte-Morales (2005), quienes mencionan que para Huatulco, ubicada en la parte sur del Pacífico mexicano (16° N) muestran mayor riqueza de especies, diversidad de Shannon-Wiener (H') y la abundancia durante el invierno, quienes atribuyen esto a los vientos Tehuanos y a las surgencias, que pueden traer consigo efectos importantes en el medio marino, incrementando la productividad primaria. Aunque, Hernández *et al.* (2009) reportaron no estacionalidad en la diversidad de invertebrados asociadas a los arrecifes en Bahía de La Paz

(24°N), en este caso puede ser por efecto del huracán John. Por lo anterior, podemos inferir un patrón en la estructura de la comunidad de estas taxa en la región.

El cambio en la composición de especies fue confirmado en el análisis de ordenación y la prueba SIMPER, caracterizados por diferencias en la abundancia y ocurrencia de 13 especies en cuatro grupos taxonómicos (moluscos, crustáceos, equinodermos y peces). Estos resultados indican que aunque se trata de sitios diferentes en su condición de isla y costa, la composición de la fauna parece estar condicionada por otros factores, como la temperatura.

Los índices taxonómicos fueron consistentes con los índices ecológicos, con diferencias estadísticamente significativas solo entre temporadas. Con ellos es posible discriminar entre especies y sirven como indicadores proximales adecuados de función ecológica (Arvanitidis *et al.*, 2009). Entonces, dado que los índices para cada uno de los cinco grupos no difieren entre los sitios, pero sí entre verano e invierno, podemos decir que las características ecológicas de la región de estudio son similares. La distinción taxonómica fue mayor entre temporadas, es decir, el rango de las funciones ejecutadas por las especies se vuelve más complejo para algas y moluscos en verano y más compleja en invierno para los otros grupos. Probablemente esto puede ser explicado por la historia evolutiva y ecológica de cada taxa (Zajac *et al.*, 2003, Morrone, 2009, Anderson *et al.*, 2012), en función del reclutamiento local (Olabarría *et al.*, 2001), disponibilidad de alimento y respuesta a las variaciones ambientales (Zamorano y Leyte-Morales, 2005). Los peces no parecen cambiar su rango de funciones ecológicas en el área de estudio, incluso cuando cambia su estructura, pues hay diferencias significativas en la riqueza, abundancia, diversidad y equidad. Esto sugiere una potencial alta redundancia ecológica en los ensamblajes (Micheli y Halpern, 2005),

De los cinco grupos taxonómicos, los crustáceos fueron el grupo dominante en función de la riqueza específica (38% de las especies identificadas) y de la abundancia (56.8% del total de organismos colectados). En este estudio, el esfuerzo aplicado en el muestreo de crustáceos rebasó el 80% de eficiencia en la detección de especies en ambos sitios (Fig. 11, 12), por lo que se espera que futuros muestreos en otras localidades de la bahía, a diferentes profundidades o sobre distintos sustratos en las zonas de estudio, seguramente permitirán registrar más especies y complementar el inventario que hasta ahora se tiene. De las 78 especies de crustáceos registradas en los sitios de estudio, el grupo más numeroso fue el de los decápodos con 53 especies (67.9%, Apéndice 1), lo cual representa aproximadamente el 3% de las especies de decápodos reportadas para México (un total de 1,597, Álvarez *et al.*, 2014). Otros trabajos, se han realizado sólo con

decápodos de ambientes particulares, como por ejemplo, el realizado en Barra de Navidad, Jalisco (Álvarez del Castillo *et al.*, 1992), los desarrollados en arrecifes coralinos en Huatulco (Ramírez-Luna *et al.*, 2002) y en el suroeste del golfo de California (Hernández *et al.*, 2010).

En Islas Marietas, Hernández *et al.* (2013) reportaron apenas 14 especies de decápodos (camarones y cangrejos) en asociación con corales, una cifra muy inferior a la encontrada en el presente trabajo (Apéndice 1). Además, llama la atención que en un informe realizado para Humedales Ramsar no se citan crustáceos como componentes de la fauna en dichas islas (Anónimo, 2003). Estas diferencias deben estar asociadas al intenso esfuerzo de muestreo realizado durante la presente investigación en esa zona insular, que permitió observar mayor número de taxa.

En este trabajo las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae y Xanthidae, lo que coincide con lo reportado en otros arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico americano (Hendrickx, 1993; Boschi, 2000). En contraste, los camarones Caridea estuvieron poco representados en ambos sitios, aunque han sido registrados en diferentes localidades del Pacífico mexicano principalmente en sustratos coralinos (Hermoso-Salazar, 1999; Hernández *et al.*, 2013). Dicha diferencia posiblemente se debe a la selectividad de los carideos por asociarse con otros invertebrados como corales o asteroideos, mientras que en el presente estudio el sustrato muestreado fue principalmente un fondo rocoso con crecimientos macroalgales.

Por su parte, las especies que presentaron mayor abundancia en el presente estudio, no han sido registradas como especies dominantes en otras localidades arrecifales del occidente de México (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1989; Álvarez del Castillo *et al.*, 1992; Ramírez-Luna *et al.*, 2002), y la discrepancia puede estar relacionada al método de colecta y al sustrato donde se realizaron los muestreos del presente estudio, esto es arrecifes rocosos vs arrecifes coralinos. En corales hay camarones simbioses que no son encontrados en otros ambientes (Hernández *et al.*, 2010).

Entre localidades de muestreo, la riqueza de crustáceos fue mayor en Tehuamixtle que en las Islas Marietas, pero no significativamente. En este sentido, Cruz-García *et al.* (2013) mencionaron que la fauna de isópodos en las Islas Marietas correspondía a especies que habían sido registradas en litorales de la costa mexicana del Pacífico y que posiblemente se dispersaron a las islas debido a la relativa cercanía de ellas con el macizo continental. Lo anterior, sugiere que quizá los crustáceos registrados colonizaron las Marietas por migraciones desde el litoral

continental, de ahí que la mayor cantidad de especies ahí. Además en zonas continentales hay más microhabitats que en islas, lo que favorece la mayor riqueza (Correa-Sandoval y Carvacho-Bravo, 1992; Lara-Lara *et al.*, 2008).

Grupos funcionales en macroalgas

Todos los tipos de macroalgas, en función de la morfología, muestran diferencias estadísticamente significativas entre sitios (Tabla V). Eso permite suponer que la forma de las macroalgas es sensible a las condiciones específicas de cada sitio de muestreo, como la condición de isla (IM) y sitio costero (TE) y rocas de mayor tamaño en TE, comparado con IM.

Las algas coralinas articuladas presentaron el mayor porcentaje en IM (38%) (Fig. 11 y 12). La presencia de algas coralinas indica que hay mayor estabilidad en las asociaciones macroalgales (Moreira-González *et al.*, 2003). En TE las algas foliosas mostraron el mayor porcentaje (38%) (Fig. 11 y 12) este tipo representan asociaciones de macroalgas más inestables (Moreira-González *et al.*, 2003). Mientras que las algas corticadas estuvieron mejor representadas en IM, lo cual puede ser un reflejo de la diferencia en el tamaño de las rocas entre ambos sitios, aunque en IM las rocas son de menor tamaño, hay mayor disponibilidad de sustrato para este tipo de algas que en TE.

Con respecto al tipo de estrato, dominaron las macroalgas arbustivas tanto en IM y TE como en verano e invierno, estas son consideradas pioneras en los primeros estadios de la sucesión (Littler y Littler, 1984); seguidas por los céspedes, que en costas tropicales y subtropicales alcanzan su mayor desarrollo y son las responsables de la mayor diversidad y productividad bentónica (Airoldi, 1998).

Con respecto a la periodicidad se encontró que dominaron las especies anuales, típicas de hábitats con fluctuaciones marcadas de temperatura (Sears y Wilce, 1975; Mathieson y Penninman, 1986). Esta es una estrategia que permite a las especies evitar las condiciones adversas al estar ausentes de la comunidad, o bien resistir en una forma reducida o juvenil, la cual puede presentar un rango de tolerancia más amplio a las condiciones ambientales (Littler y Littler, 1981).

9. CONCLUSIONES:

- 1) Espacialmente, existe una alta similitud entre los conjuntos de la mayoría de los taxones en ambos sitios, y por el contrario, hay una diferencia significativa en la composición entre temporadas (verano vs invierno).
- 2) Macroalgas, moluscos y peces fueron más diversos en verano; crustáceos y equinodermos fueron más diversos en invierno.
- 3) Los índices taxonómicos fueron consistentes con los índices ecológicos (riqueza, diversidad de Shannon y equidad de Pielou), con diferencias estadísticamente significativas solo entre temporadas
- 4) De los 5 grupos taxonómicos, los crustáceos fueron el grupo dominante en función de la riqueza específica (38% de las especies identificadas) y de la abundancia (56.8% del total de organismos colectados).
- 5) En ambos sitios, la composición y estructura de los ensamblajes de crustáceos cambio significativamente de una temporada a otra, obteniéndose mayores valores en los índices ecológicos y taxonómicos en invierno (temporada fría) en comparación con el verano (temporada cálida).
- 6) las macroalgas, considerando la morfología, parecen ser sensibles a las condiciones específicas de cada sitio de muestreo (diferencias en el tamaño de las rocas, condición de isla vs sitio costero).
- 7) Con respecto al tipo de estrato, dominaron las macroalgas arbustivas en sitios y temporadas
- 8) Con respecto a la periodicidad se encontró que dominaron las especies anuales, típicas de hábitats con fluctuaciones marcadas de temperatura.

10. LITERATURA CITADA

- Abbott, R.T. 1974. American Seashells: The Marine Mollusca of the Atlantic and Pacific Coast of North America. Second Edition. Van Nostrand Reinhold Co. New York.
- Abbott, R. 1994. Conchas marinas del Mundo. Trillas, Guías del Saber, México. 173p.
- Abbott, R.T., P.A. Morris. 1995. Peterson Shells of the Atlantic & Gulf Coast & The West Indies. Field Guides. Houghton Mifflin Co. New York
- Aburto-Oropeza, O., E. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology* 22(4): 283-305.
- Airoldi, L. 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79: 2759-2770.
- Allen, G.R., D.S. Robertson. 1994. Fishes of the tropical Eastern Pacific. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii.
- Allen, G.R., R. Steene, P. Human, N. De Loach. 2005. Reef fish identification: tropical Pacific. New World Publications, Incorporated. Jacksonville, Florida. 470 p.
- Álvarez del Castillo, C. M., M. Hendrickx, S. Rodríguez. 1992. Crustáceos decápodos de la laguna Barra de Navidad, Jalisco, México. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 27:1-9.
- Alvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla, L.E. Calderon-Aguilera. 2007. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology* 27: 253-262.
- Alvárez, F., J.L. Villalobos, M. E. Hendricks, E. Escobar-Briones, G. Rodríguez-Almaraz, E. Campos. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85: S208-S219.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson, James R., Ernest E. Hardy, John T. Roach, Richard E. Witmer. 1976. A Land Use and Land Cover Classification System For Use With Remote Sensor Data. USGS Professional Paper 964. A revision of the land use classification system as presented in the USGS Circular 671.

- Anderson, R.J., J.J. Bolton, A.J. Smit, da Silva Neto. 2012. The seaweeds of Angola: The transition between tropical and temperate marine floras on the west coast of southern Africa, *African Journal of Marine Science* 34(1): 1-13.
- Arizpe-Covarrubias, O. 1992. Los moluscos y su importancia comercial en el Pacífico mexicano. Libros Universitarios 1. Serie Didáctica.
- Badán, A. 1997. La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. En: M.F. Lavín (ed). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana, México.* pp. 99-112.
- Badii, M.H., J. Castillo, A. Wong, J. Landeros. 2007. Precisión de los índices estadísticas: Técnicas de Jackknife & Bootstrap. *InnOvaciones de Negocios*. 4(1): 63-78.
- Baev, P.V., L.D. Penev. 1995. BIODIV: Program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Pensoft, Sofia, Bulgaria
- Bowman, T.E., L.G. Abele. 1982. Classification of the Recent Crustacea. Pages 1-27 in *Systematics, the fossil record, and biogeography* (L. G. Abele, ed.), *The biology of Crustacea, Volume 1* (D. E. Bliss, gen. ed.). Academic Press, New York.
- Boschi, E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13:1-63.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York. 475 p.
- Carpizo-Ituarte, E., V. Vizcaino-Ochoa, G. Chi-Barragán, O. Tapia-Vázquez, A.L. Cupul-Magaña, P. Medina-Rosas. 2011. Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*. 37(1): 97-112
- Carriquiry, J.D., H. Reyes-Bonilla. 1997. Estructura y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 23(2):227-248.
- Caso, M.E. 1961. Los Equinodermos de México. Tesis doctoral Fac. Ciencias Univ. Nal. Autón. México. 388 p.
- Caso, M.E. 1978. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte 1. Órdenes Cidaroida y Aulodonta; Parte 2, Órdenes Stiridonta y Camarodonta. *Anales del Centro de Ciencias del*

- Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publicación Especial 1. 244 p.
- Caso, M.E. 1980. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte 3. Orden Clypeasteroidea. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.. Publicación Especial 4. 252 p.
- Caso, M.E. 1983. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte 4. Órdenes Cassiduloida y Spatangoida. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publicación Especial 6. 200 p.
- Castro-Aguirre, J.L., A.F. González-Acosta, J. de la Cruz-Aguero, R. Moncayo-Estrada. 2006. Ictiofauna marina-costera del Pacífico central mexicano: análisis preliminar de su riqueza y relaciones biogeográficas. En: Jiménez-Quiróz MC y E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 149-208. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.
- Chávez-Comparán, J.C., E. Espino-Barr, B. Lara-Chávez. 2006. Peces de arrecifes rocosos de las Bahías de Manzanillo y Santiago Colima, México. En: Jiménez-Quiróz MC & E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 174-179. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.
- CICESE. 2004. Predicción de mareas en México. <http://oceanografía.cicese.mx/predmar>
- Clarke, K., R. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Ivybridge.
- Clarke, K., R. Warwick. 1998. Quantifying structural redundancy in ecology communities. *Oecologia* 113: 278-289.
- CNA. 2012. Atlas del agua en México, 2012, 32 pp. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional del Agua, México.
- Coan, E.V., P. Valentich-Scott. 2012. Bivalve seashells of tropical west America. Marine Bivalve Mollusks from Baja California to Northern Perú. Santa Barbara Museum of Natural History, 1258 pp.
- CONANP. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Islas Marietas. 2007. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 155 pp.

- Correa-Sandoval, F. y A. Carvacho-Bravo. 1992. Efecto de la "Barrera de las Islas" en la distribución de los braquiuros (Crustácea: Decapoda) en el Golfo de California. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 20:1-12.
- Cruz-García, R., A.L. Cupul-Magaña, M.E. Hendrickx y A.P. Rodríguez-Troncoso. 2013. Abundance of three species of isópoda (Peracarida, Isopoda) associated with coral reef environment in Pacific Mexico. *Crustaceana* 86:1664-1674.
- Dawson, E.Y. 1944. The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition*. 3:189-464.
- Dawson, E.Y. 1950. A review of Ceramium along the Pacific coast of North America with special reference to its Mexican representatives. *Farlowia*. 4:113-138.
- Dawson, E.Y. 1953. Marine red algae of Pacific México, Part 1. Bangiales to Corallinaceae Subf Corallinoideae. *Allan Hancock Pacific Expedition*. 17:1-239.
- Dawson, E.Y. 1954. Marine red algae of Pacific México. Part 2. Cryptonemiales (Cont.). *Allan Hancock Pacific Expedition*. 17:241-397.
- Dawson, E.Y. 1959. Marine algae from the 1958. Cruise of the Stella Polaris in the Gulf of California. *Contribution in Science. Los Angeles County Musseum*. 2742:1-39.
- Dawson, E.Y. 1960. Marine red algae of Pacific México. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pacific Naturalist*. 252:(1??)3-125.
- Dawson, E.Y. 1961. Marine red algae of Pacific México, Part 4. Gigartinales. *Pacific Naturalist*. 2:191-343.
- Dawson, E.Y. 1962. Marine red algae of Pacific México. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. *Allan Hancock Pacific Expedition*. 26:1-207.
- Dawson, E.Y. 1963a. Marine red algae of Pacific México. Part 6. Rhodymeniales. *Nova Hedwigia*. 555:437-476.
- Dawson, E.Y. 1963b. Marine red algae of Pacific México. Part 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae. *Nova Hedwigia*. 6:401-481.
- Dawson, E.Y. 1966. New records of marine algae from the Gulf of California. *Journal of The Arizona-Nevada Academy Sciences*. 4:55-65.

- Dayton, P.K. 1971. Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs* 41:351-389.
- Dayton, P.K., M.J. Tegner. 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224: 283-285.
- Dayton, P.K., V. Currie, T. Gerrodette, B.D. Keller, R. Rosenthal, D.V. Tresca. 1984. Patch Dynamics and Stability of Some California Kelp Communities. *Ecological Monographs* 54:254-289.
- DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN 2005.
- Díaz, J.M., M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe Colombiano, Invermar-Fundación Natura-Colciencias Bogotá, Colombia.
- Díaz-Pulido, G., L. McCook. 2008. Macroalgae (Seaweeds) in Chin. A, (ed) The state of the Great Barrier On-Line, Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville.
- Enciso-Padilla, I., E. Serviere-Zaragoza. 2006. Macroalgas del límite norte del Pacífico tropical mexicano. En: Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Jiménez-Quiroz y Espino-Barr. SAGARPA. México. 622pp.
- Fernández, J., M. Jiménez. 2006. Estructura de la comunidad de moluscos y relaciones tróficas en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 54(3):121-130.
- Galván-Villa, C.M., Arreola-Robles, J.L., Ríos-Jara, E., F. A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45 (2): 311-324,
- Galván-Villa, C.M., E. López-Uriarte, J.L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiología* 21: 135-146.
- García-Madriral. M.S. 2007. Annotated checklist of the amphipods (Peracaridad: Amphipoda) from the tropical eastern Pacific, en M.E. Hendrickx (ed.), *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico este* 4(2). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, pp. 63-195

- Gasca, R. 2009. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in Mexican waters of the Pacific Ocean, *Pacific Science* 63: 83-95.
- Gastón, K.J. 1996. Species richness: measure and measurement. En: E.J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A Biology of numbers and difference*. Blackwell Science
- Gosliner, T.M., M.M. González-Duarte, J.L. Cervera. 2007. Revision of the systematics of *Babakina* Roller, 1973 (Mollusca: Opisthobranchia) with the description of a new species and a phylogenetic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151:671-689.
- Gotshall, W.D. 1987. Marine animals of Baja California. A guide to the common fishes and invertebrates. *Sea Challengers*. Monterey, California. 113 p.
- Gray, J.S. 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 12:223-261
- Guinot, D. 1977. Propositions pour une nouvelle classification des Crustacés Décapodes Brachyours. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. Ser. D* 285: 1049-1052.
- Guinot, D. 1978. Principes d'une classification évolutive des Crustacés Décapodes Brachyours. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 112:211-292
- Guiry, M.D., G.M. Guiry. 2008. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2008: <http://www.algaebase.org>
- Hay, M.E. 1981. The Functional Morphology of Turf-Forming Seaweeds: Persistence in Stressful Marine Habitats. *Ecology* 62:739-750.
- Hendrickx, M. E. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. *In* Biodiversidad Marina y Costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México. p. 271-318.
- Hendrickx, M.E. 1999. Los cangrejos braquiuros del Pacífico Mexicano (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea). *Del Pacífico mexicano*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Inst. Cienc. Mar Limnol., UNAM, México. 274p.
- Hermoso-Salazar A.M. 1999. Camarones carideos (Crustacea: Decapoda) intermareales del Pacífico Tropical mexicano: de Isla María Madre a las bahías de Huatulco. Tesis de Maestría UNAM. México, 185 p.

- Hernández, L., E.F. Balart, H. Reyes-Bonilla. 2009. Checklist of reef decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in the southern Gulf of California, Mexico. *Zootaxa* 2119: 39-50.
- Hernández, L., G. Ramírez-Ortiz, H. Reyes-Bonilla. 2013. Coral-associated decapods (Crustacea) from the Mexican tropical Pacific coast. *Zootaxa* 3609 (5): 451-464.
- Hernández-Herrera, R., S. Ibarra-Obando, M. Mora-Navarro. 2005. Macroalgae community structure in southern coast of Jalisco, México. *Scientia-CUCBA* 7(2): 139-154.
- Hickman, C.P. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Sugar Spring, Virginia. 83p.
- Hollenberg, G.J., E.Y. Dawson. 1961. Marine red algae of Pacific México. Part 5. The genus *Polysiphonia*. *Pacific Naturalist*. 2:345-375.
- Kaehler, S., G.A. Williams. 1998. Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 172: 61-71.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Inc., Menlo Park, Calif.
- Landa-Jaime, V., Michel-Morfin. J. E., J. Arciniega-Flores. 2001. Variación estacional de los crustáceos de la familia portunidae en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Bol. Centro de Inv. Biol.*, 35(2): 178-197.
- Littler, M.M., D.S. Littler. 1981. Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gul of California: Relatively constant vs. environmentally fluctuating systems. *Marine Ecology* 4:145-158.
- Littler, M.M., D.S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal fuctional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74:13-34.
- Lara-Lara, J.R., J.A. Arreola-Lizárraga, L.E. Calderon-Aguilera, V.F. Camacho-Ibar, G. De La Lanza-Espino, A. Escofet-Giansone, M.I. Espejel-Carvajal, M. Guzmán-Arroyo, L.B. Ladah , M. López-Hernández, A.E. Meling-López, P. Moreno-Casasola Barceló, H. Reyes-Bonilla, E. Ríos-Jara, J.A. Zertuche-González. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. *In* Capital Natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. J. Soberón, G.

- Halfpeter y J. Llorente (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 109-134
- López-Pérez, R., L. Calderon-Aguilera, R. Zepeta-Vilchis, I. López Pérez Maldonado, A.M. López-Ortiz. 2012. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 29: 437-448.
- López-Uriarte, E., E. Ríos-Jara. 2009. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) along the central Mexican Pacific coast. *Bulletin of Marine Science*. 84:109-121.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Chapman & Hall, London.
- Manning, R.B., L.B. Holthuis. 1981. *West african brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda)*. Smithsonian Institution Press.
- Martínez-Guerrero, B. 2007. Nuevos registros de camarones carídeos intermareales (Crustacea: Caridea) de la costa de Oaxaca, México. Pp: 47-53, In: Hendrickx, M.E. (ed.). *Contribuciones al estudio de los Crustáceos del Pacífico este 4(2)*, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- Mateo-Cid, L., A. Mendoza-González. 1991. Algas marinas bentónicas de la costa del estado de Colima, México. *Acta Botánica Mexicana* 13: 9-30.
- Mateo-Cid, L., A. Mendoza-González. 1992. Algas marinas bentónicas de la Costa Sur de Nayarit, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 13-28.
- Mathieson, A.C. C.A. Penninman. 1986. Species composition and seasonally of New England seaweeds along an open coastal-estuarine gradient. *Bot. Mar.* 29:161-176.
- Mendoza-González, A.C., L.E. Mateo-Cid, L. Huerta-Múzquiz. 1994. Algas marinas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 99-115.
- Menge, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46(4): 355-393.
- Moncayo-Estrada, R., J. Castro-Aguirre, J. De La Cruz- Agüero. 2006. Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía de Banderas, México. *Rev. Mex. Biod.* 77: 67-80.

- Moreira-González AR, 2003. Variación de la composición y abundancia de macroalgas en la Bahía de Cienfuegos, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 24(2):83-94.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Morrone, J.J. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. 301 pp. Columbia University Press. New York.
- Nelson, J. 2006. *Fishes of the world*, 601 pp. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Olabarria, C., J.L. Carballo, C. Vega. 2001. Spatio-temporal changes in the trophic structure of rocky intertidal mollusc assemblages on a tropical shore. *Ciencias Marinas*. 27(2): 235-254.
- Osuna, L.S., P.A. Garzón, J.I.O. López, D. Voltolina. 2008. Moluscos bivalvos de la Bahía de Altata y Estero Tetuán, Sinaloa. In: Corrales VA & J Milán (coord). *La investigación científica, tecnológica y social en la UAS*, pp. 131-133. Ed. Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán.
- Page, L.M., H. Espinosa-Pérez, L.T. Findley, C.R. Gilbert, R.N. Lea, N.E. R.L. Mandrak, J.S., Mayden. Nelson. 2013. *Common and Scientific Names of Fishes from the United States, Canada, and Mexico*, 7th edition. American Fisheries Society, Special Publication 34. Bethesda, Maryland. 243 p.
- Pedroche, .F.F., A. Sentíes. 2003. Ficología marina mexicana. *Diversidad y Problemática actual. Hidrobiología* 13(1):23-32.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- Pérez-González, R., L.M. Valadez, M.I. Borrego, R. Muñoz, J.F. Arbola. 2002. Reglamentación en la pesquería de las langostas *Panulirus gracilis* y *P. inflatus* en las costas mexicanas del Pacífico. En *Manejo de recursos pesqueros*. Editado por R. E. Pérez-González: La pesca de langostas con redes agalleras en la parte baja del Golfo de California, México. 78 Morán-Angulo, S. Santos-Guzmán, M. T. Bravo-Mercado y J. R. Ramírez Zavala. Universidad Autónoma de Sinaloa/SEMARNAT/ANUIES/Gobierno del Estado de Sinaloa. pp. 408-419.

- Pointier, J. P., D. Lamy, 1998. Guide des coquillages des Antilles. PLB, Guadeloupe. pp 1-223 incl. numerous color text figures + map + 2 pp. afterleaf (unpaginated). Sept.
- Ramírez-Luna, S., G. De la Cruz-Agüero, N. Barrientos-Luján. 2002. Variación espacio temporal de Porcellanidae, Mojoidea y Xanthoidea asociados a corales *Pocillopora* en bahías de Huatulco, México. En: Hendrickx ME (ed). Contributions to the study of East Pacific Crustaceans, Volume 1: 233-254. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Mazatlán, Sinaloa.
- Reynolds, R., N. Rayner, T. Smith, D. Stokes, W. Wang. 2012. An improved in situ and satellite SST analysis for climate. Journal of Climate 16: 1609-1625. <<ftp://ftp.cdc.noaa.gov/Datasets/noaa.oisst.v2/sst.mnmean.nc>>.
- Ríos-Jara E., M. Perez-Peña, E. López-Uriarte, I. Enciso-Padilla y E. Juárez-Carrillo. 2006. Biodiversidad de moluscos marinos de la costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región. En: Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. Jiménez-Quiroz y Espino-Barr. SAGARPA. México. 622p.
- Ríos-Jara, E. López-Uriarte, E., C.M. Galván-Villa. 2008a. Bivalve molluscs from the continental shelf of Jalisco and Colima, Mexican Central Pacific. American Malacological Bulletin 26: 119-131
- Ríos-Jara, E., C.M. Galván-Villa, F.A. Solís-Marín. 2008b. Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 79: 131-141.
- Ríos-Jara, E., C. Galván-Villa, F. Rodríguez-Zaragoza, E. López-Uriarte, D. Bastida-Izaguirre, F. Solís-Marín. 2013. Los equinodermos (Echinodermata) de bahía Chamela, Jalisco, México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 84: 263-279.
- Robertson, D.S., G.R. Allen. 2006. Shorefishes of the tropical Eastern Pacific: an information system. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa, Panamá. www.stri.si.edu/sftep
- Robertson, D., G. Allen. 2008. Peces costeros del Pacífico oriental tropical: Sistema de información en línea. Versión 1.0 (2008). Instituto Smithsonian de Investigaciones. www.neotropicalfishes.org.
- Ruggiero. A., E. Ezcurra. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: Morrone JJ & J Llorente (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, pp. 141-154. Las prensas de Ciencias, UNAM, México

- Salinas, M., L.F. Bourillon. 1988. Taxonomía, Diversidad y Distribución de los cetáceos de la Bahía de Banderas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 211p.
- Skoglund, C. 2001. Panamic Province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2000. I Bivalvia, II Polyplacophora. *The Festivus* 32:1-140.
- Skoglund, C. 2002. Panamic Province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2001. III Gastropoda. *The Festivus* 33: 1-286.
- Shackell, N., J. Fisher, K. Frank, P. Lawton. 2012. Spatial scale of similarity as an indicator of metacommunity stability in exploited marine systems. *Ecological Applications* 22: 336-348.
- Sears, J.R., R.T. Wilce, 1975. Sublittoral, benthic marine algae of southern Cape Cod and adjacent island: Seasonal Periodicity, Associations, Diversity, and Floristic Composition. *Ecological Monographs* 45:337-365.
- Serène, R. 1984. Crustacès dècapodes brachyours de l'Océan Indien occidental et de la Mer Rouge, Xanthoidea: Xanthidae et Trapeziidae. Avec un adendum par Crosnier (A.): Carpiliidae et Menippidae. *Faune Tropicale XXIV*: 1-400
- Setchell, W.A., N.L. Gardner, 1920. The marine algae of the Pacific coast of north America. Part II Chlorophyceae. *University of California Publications in Botany*. 8:139-374.
- Setchell, W.A., N.L. Gardner. 1924. Phycological contributions, VII. *University of California Publications in Botany*. 13113:1-13.
- Setchell, W.A., N.L. Gardner. 1930. Marine algae of the Revillagigedo Islands expedition in 1925. *California Academy of Sciences* 19:109-215.
- Setchell, W.A., N.L. Gardner. 1937. The templeton crocker expedition of California Academy of Sciences, 1932 No. 31. A Preliminary report on the algae. *Proceedings of California Academy Sciences, Serie IV*. 22:65-98.
- Silva, C.P. 1962. Comparison of algal floristic patterns in the Pacific with those in the Atlantic and Indian Oceans, with special reference to *Codium*. *Proceedings of the Ninth Pacific Science Congress, Bangkok*
- Solís-Gil, C., M.E. Jiménez-Quiróz. 2006. Estructura de la comunidad de peces de arrecife de Bahía de Banderas, México (1996). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y

- Michoacán. Jiménez-Quiroz MC y Espino-Barr E.(Eds.). CRIP Manzanillo, INAPESCA, SAGARPA, México, 166-173.
- Solís-Marín, F.A., M.D. Herrero-Pérezrul, A. Laguarda-Figueras, J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y equinoideos de México (Echinodermata). *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. p. 91-105.
- Steneck, R.S. 1988. Herbivory on coral reefs: a synthesis. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, 1:37-49.
- Steneck, R.S., M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69:476-498.
- Thomson, A.D., L. Findley, A. Kerstitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortez. The University of Arizona Press. Tucson. 302p.
- Underwood, A.J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 51-76.
- Underwood, A.J., M.G. Chapman. 1998. Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine Freshwater Research* 49:241-254.
- Villalobos-Hiriart J. L., J. C. Nates R., A. C. Diaz B., M. D. Valle M., P. Flores H., E. Lira F., P. Schmidtsdorf. 1989. Listados faunísticos de México I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las Islas del Golfo de California, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México*. 114 pp.
- Warmke, G.L., R.T. Abbott. 1962. *Caribbean Seashells*. Dover, Nueva York, 348p.
- Whitlatch, R.B., S. Obrebski. 1980. Feeding selectivity and coexistence in two deposit-feeding gastropods. *Mar. Biol.* 58:219-225.
- Wicksten, M.K., M.E. Hendricks. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the eastern tropical Pacific. *In*: Hendrickx M. (ed). *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico Este, México*: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 49-76.

- Williams, A.B., J. Shaw., T. Hopkins. 1977. *Stilbomastax*, a new genus of spider crab (Majidae: Tychinae) from the West Indies region, with notes on American relatives. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 90(4): 884-893.
- Wootom, JT. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist* 141: 71-89
- Wynne, M.J., 1986. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic. *Canadian Journal of Botany* 64:2239-2281.
- Zajac, R.M., R.S. Lewis, L.J. Poppe, D.C. Twichell, J. Vozarik, M.L. DiGiacomo-Cohen. 2003. Responses of infaunal populations to benthoscape structure and the potential importance of transition zones. *Limnology Oceanographic* 48(2): 829-842.
- Zamorano, P., G.E. Leyte-Morales. 2005. Cambios en la diversidad de equinodermos asociados al arrecife coralino en La Entrega, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar* 27: 19-28.

Apéndice 1. Biomasa promedio de macroalgas (gr 0.0625 m⁻²)y densidad de moluscos, crustáceos, equinodermos y peces (org 0.0625 m⁻²) en dos arrecifes rocosos tropicales en Islas Marietas, Nayarit (IM) y Tehuamixtle, Jalisco (TE).

CLASE/			SITIOS		TEMPORADAS	
ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	IM	TE	VERANO	INVIERNO
MACROALGAE						
Ulvophyceae						
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva californica</i> Wille 1899	-	<0.01	<0.001	-
Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müller) Kützing 1845	0.003	-	0.003	-
		<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey 1849	-	0.013	-	0.013
Bryopsidales	Codiaceae	<i>Codium brandegeei</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	-	<0.01	-	<0.001
		<i>Codium simulans</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	-	0.008	-	0.009
	Halimedaceae	<i>Halimeda discoidea</i> Decaisne 1842	0.017	-	0.002	0.015
Phaeophyceae						
Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i> (C. Agardh) Greville 1830	0.111	0.001	0.112	-
		<i>Padina caulescens</i> Thivy 1945	0.034	0.084	0.002	0.115

		<i>Padina crispata</i> Thivy 1945	0.085	0.111	0.076	0.121
		<i>Padina durvillei</i> Bory Saint-Vincent 1827	-	0.576	0.576	-
		<i>Padina mexicana</i> E.Y. Dawson 1944	0.041	0.621	0.642	0.019
Fucales	Sargassaceae	<i>Sargassum liebmannii</i> J. Agardh 1847	-	1.45	1.45	-
Florideophyceae						
Geliadales	Pterocladaceae	<i>Pterocladia capillacea</i> (S.G. Gmelin) Bornet 1876	0.063	0.059	0.121	-
Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa beauvoisii</i> J.V. Lamouroux 1816	0.189	0.09	0.176	0.103
		<i>Bossiella californica</i> (Decaisne) P.C. Silva 1957	0.682	0.747	1.102	0.327
		<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i> (Decaisne) Kützing 1858	0.003	0.006	0.003	0.007
		<i>Jania tenella</i> (Kützing) Grunow 1874	0.009	0.388	-	0.398
Rhodymeniales	Faucheaceae	<i>Gloiocladia conjuncta</i> (Setchel & N.L. Gardner) R.E. Norris 1991	0.101	-	0.101	-
	Rhodymeniaceae	<i>Botryocladia pseudodichotoma</i> (Farlow) Kylin 1931	0.026	-	-	0.026
		<i>Botryocladia uvarioides</i> E.Y. Dawson 1944	0.574	-	0.574	-
	Lomentariaceae	<i>Gelidiopsis tenuis</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	0.425	0.015	0.316	0.124

Ceramiales	Rhodomelaceae	<i>Bryothamnion pacificum</i> Taylor 1945	-	0.324	0.06	0.264
MOLLUSCS						
Aplacophora			0.01	0.05	0.063	-
Polyplacophora			0.01	0.013	0.025	-
Gastropoda						
Archaeogastropoda	Fissurellidae	<i>Fissurella nigrocincta</i> Carpenter, 1856	0.013	-	0.013	-
Neotaenioglossa	Calipteraeidae	<i>Crucibulum monticulus</i> S.S. Berry, 1969	0.025	0.05	0.075	-
	Turritellidae	<i>Turritella leucostoma</i> Valenciennes, 1832	0.013	-	0.013	-
	Epitoniidae	<i>Opalia funiculata</i> (Carpenter, 1857)	-	0.013	-	0.013
	Hipponicidae	<i>Hipponix imbricatus</i> Edmonson, 1933	-	3.038	3.038	-
	Triviidae	<i>Trivia pacifica</i> (Sowerby, 1832)	0.013	-	-	0.013
	Cypraeidae	<i>Cypraea albuginosa</i> Gray, 1825	0.013	-	-	0.013
		<i>Cypraea arabicula</i> Lamarck, 1811	0.038	0.013	0.05	-
		<i>Cypraea isabellamexicana</i> Stearns, 1893	0.013	-	0.013	-
	Muricidae	<i>Hexaplex regius</i> (Swainson, 1821)	0.013	-	0.013	-
		<i>Mancinella speciosa</i> (Valenciennes, 1832)	-	0.05	0.05	-

	<i>Mancinella triangularis</i> (Blainville, 1832)	-	0.05	0.05	-
Buccinidae	<i>Colubraria</i> sp.	0.013	-	-	0.013
Columbellidae	<i>Columbella aureomexicana</i> (Howard, 1963)	0.013	-	0.013	-
	<i>Columbella fuscata</i> Sowerby, 1832	0.013	0.05	0.05	0.013
	<i>Columbella haemastoma</i> Sowerby, 1832	0.013	-	0.013	-
	<i>Columbella major</i> (Sowerby, 1832)	0.013	-	-	0.013
	<i>Columbella sonsonatensis</i> (Mörch, 1860)	-	0.013	-	0.013
	<i>Columbella</i> sp. (juvenil) Lamarck, 1799	0.05	0.025	0.075	-
Conidae	<i>Conus archon</i> Broderip, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus gladiator</i> Broderip, 1833	0.063	0.025	0.05	0.038
	<i>Conus nux</i> Broderip, 1833	0.075	0.05	0.075	0.05
	<i>Conus purpuracens</i> Sowerby, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus princeps</i> Linnaeus, 1758	0.013	0.013	0.025	-
	<i>Conus tiaratus</i> Sowerby, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus vittatus</i> Hwass, 1792	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus ximenes</i> Gray, 1839	-	0.013	-	0.013

	Fascioliariidae	<i>Latirus hemphilli</i> Hertlein & Strong, 1951	-	0.013	0.013	-
		<i>Leucozonia cerata</i> (Wood, 1828)	0.038	0.038	0.075	-
		<i>Opeatostoma pseudodon</i> (Burrow, 1815)	0.013	0.113	0.1	0.025
Neogastropoda	Olividae	<i>Olivella gracilis</i> (Broderip & Sowerby, 1828)	0.013	-	-	0.013
	Marginellidae	<i>Volvarina taeniolata</i> Morch, 1860	0.013	-	0.013	-
	Cystiscidae	<i>Persicula phrygia</i> (Sowerby, 1846)	0.038	0.025	0.05	0.013
	Mitridae	<i>Mitra tristis</i> Broderip, 1836	0.013	-	0.013	-
Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla gouldiana</i> Pilsbry, 1895	0.013	-	0.013	-
Bivalvia						
Arcoida	Arcidae	<i>Acar gradata</i> (Broderip & Sowerby, 1829)	0.013	-	0.013	-
	Arcidae		0.013	0.038	0.05	-
	Glycymerididae	<i>Glycymeris multicostata</i> (Sowerby, 1833)	0.013	0.013	0.025	-
Mytiloida	Mytilidae	<i>Lithophaga aristata</i> (Dillwyn, 1817)	0.875	0.738	0.85	0.763
		<i>Lithophaga plumula</i> (Hanley, 1843)	0.013	-	-	0.013
		<i>Modiolus capax</i> (Conrad, 1837)	0.05	0.288	0.338	-
		<i>Mytella guyanensis</i> (Lamarck, 1819)	0.038	0.05	0.075	0.013

		<i>Mytella strigata</i> (Hanley, 1843)	0.013	0.013	0.013	0.013
		<i>Septifer zeteki</i> Hertlein & Strong, 1946	0.238	0.325	0.35	0.213
Pterioida	Pteriidae	<i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley, 1856)	0.025	-	-	0.025
Limoida	Limidae	<i>Lima tetrica</i> Gould, 1851	0.013	-	0.013	-
Veneroida	Carditidae	<i>Cardites grayi</i> Dall, 1903	0.05	-	0.038	0.013
	Veneridae	<i>Chione</i> sp.	-	0.013	0.013	-
	Psammobiidae	<i>Gari regularis</i> (Carpenter, 1864)	0.013	-	0.013	-
	Semelidae	<i>Abra tepocana</i> Dall, 1915	0.013	-	0.013	-
	Cardiidae	<i>Trachycardium pristipleura</i> (Dall 1901)	0.013	-	0.013	-
	Cardiidae		-	0.013	0.013	-
Pholadomyoidea	Pandoridae		0.038	0.05	0.088	-
CRUSTACEANS						
Maxillopoda						
Sessilia	Balanidae	<i>Balanus</i> sp. 1	-	0.063	0.063	-
		<i>Balanus</i> sp. 2	-	0.338	0.3	0.038
		<i>Balanus</i> sp. 3	0.013	0.013	0.013	0.013

		<i>Megabalanus</i> sp.	0.05	0.088	0.063	0.075
Malacostraca						
Amphipoda	Ampithoidae		0.025	-	-	0.025
	Anamixidae		-	0.038	0.038	-
	Caprellidae		0.025	0.063	0.075	0.013
	Gammaridae		0.025	0.025	0.025	0.025
	Lysianassidae		-	0.05	0.025	0.025
	Megaluropidae		0.075	0.013	0.013	0.075
	Melitidae		0.5	0.613	0.663	0.45
	Philantidae	<i>Pariphinotus scabrosus</i> (J. L. Barnard, 1969)	-	0.013	-	0.013
	Podoceridae		-	0.013	-	0.013
Tanaidacea	Tanaidacea		-	0.013	-	0.013
Isopoda	Anthuridae	Anthuridae sp. 1	0.025	-	0.025	-
		Anthuridae sp. 2	-	0.025	0.025	-
		Anthuridae sp. 3	-	0.013	0.013	-
	Cirolanidae	Cirolanidae sp. 1	-	0.013	0.013	-

		Cirolanidae sp. 2	0.125	0.025	0.138	0.013
		Cirolanidae sp. 3	0.063	0.038	0.025	0.075
		Cirolanidae sp. 4	0.013	0.063	0.038	0.038
	Idoteidae		-	0.063	0.013	0.05
	Sphaeromatidae	<i>Paracerceis sculpta</i> (Holmes, 1904)	-	0.025	-	0.025
Mysida	Mysidae	<i>Mysida</i> sp.				
Stomatopoda	Gonodactyloidae	<i>Neogonodactylus stanchi</i> (Schmitt, 1940)				
Decapoda	Acidopsidae	<i>Acidops fimbriatus</i> Stimpson, 1871	-	0.05	0.025	0.025
	Alpheidae	<i>Alpheus cf. websteri</i> Kingsley, 1880	0.25	0.888	0.575	0.563
		<i>Alpheus malleator</i> Dana, 1852	-	0.038	-	0.038
		<i>Alpheus</i> sp.	0.088	0.188	0.088	0.188
	Dairidae	<i>Daira americana</i> Stimpson, 1860	-	0.025	0.025	-
	Diogenidae	<i>Calcinus californiensis</i> Bouvier, 1898	0.05	0.05	0.088	0.013
		<i>Clibanarius lineatus</i> (Milne, 1848)	-	0.038	-	0.038
		<i>Paguristes</i> sp.	0.038	-	0.038	-
		<i>Trizopagurus magnificus</i> (Bouvier, 1898)	-	0.075	-	0.075

Epialtidae	<i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834	0.013	0.175	0.013	0.175
	<i>Epialtoides paradigmus</i> Garth, 1958	-	0.013	-	0.013
	<i>Epialtus minimus</i> Lockington, 1877	0.038	-	0.025	0.013
	<i>Pitho sexdentata</i> Bell, 1835	0.05	0.675	0.1	0.625
Inachidae	<i>Eucinetops rubellutus</i> Rathbun, 1923	-	0.013	0.013	-
	<i>Ericerodes casoae</i> Hendricks, 1987	0.15	0.225	0.1	0.275
	<i>Ericerodes veleronis</i> Garth, 1948	-	0.125	-	0.125
	<i>Stenorhynchus debilis</i> Smith, 1871	0.413	0.138	-	0.55
	<i>Inachoides laevis</i> Stimpson, 1860	0.025	0.025	-	0.05
Majidae	<i>Microphrys platysoma</i> (Stimpson, 1860)	-	0.013	-	0.013
	<i>Mithrax pygmaeus</i> Bell, 1835	-	0.013	-	0.013
	<i>Teleophrys cristulipes</i> Stimpson, 1860	0.038	-	0.038	-
Oziidae	<i>Eupilumnus xantusii</i> Stimpson, 1860	-	0.138	0.025	0.113
Paguridae	<i>Phimochirus</i> sp.	4.05	3.45	0.025	7.475
Palaemonidae	<i>Brachycarpus biunguiculatus</i> (Lucas, 1846)	-	0.013	0.013	-
	<i>Pontonia margarita</i> (Smith, 1869)	0.013	0.013	-	0.025

Panopeidae	<i>Acantholobulus mirafloresensis</i> (Abele & Kim, 1989)	4.05	4.413	1.388	7.075
	<i>Lophoxanthus lamellipes</i> (Stimpson, 1860)	0.025	0.038	0.05	0.013
Parthenopidae	<i>Ochtholambrus stimpsoni</i> (Garth, 1958)	0.188	0.738	0.325	0.6
	<i>Parthenope</i> sp.	0.088	0.1	0.1	0.088
	<i>Solenolambrus arcuatus</i> Stimpson, 1871	-	0.025	-	0.025
Pilumnidae	<i>Pilumnus pygmaeus</i> Boone, 1927	0.525	20.813	0.013	21.325
	<i>Pilumnus stimpsonii</i> Miers, 1886	-	0.013	-	0.013
Pinnotheridae	<i>Calyptreaa theresgranti</i> (Glassell, 1933)	0.063	-	0.05	0.013
Porcellanidae	<i>Clastotoechus diffractus</i> (Haig, 1957)	-	0.013	0.013	-
	<i>Neopisosoma dohenyi</i> Haig, 1960	0.013	-	-	0.013
	<i>Orthochela pumila</i> Glassell, 1936	-	0.213	0.088	0.125
	<i>Pachycheles biocellatus</i> (Lockington, 1878)	-	0.063	0.05	0.013
	<i>Pachycheles spinidactylus</i> Haig, 1957	-	0.013	-	0.013
	<i>Petrolisthes edwardsii</i> (De Saussure, 1853)	-	0.025	-	0.025
	<i>Petrolisthes haigae</i> Chace, 1962	-	0.013	-	0.013
	<i>Petrolisthes hians</i> Nobili, 1901	0.013	0.025	0.025	0.013

	<i>Petrolisthes manimaculis</i> Glassell, 1945	0.288	0.75	0.213	0.825
	<i>Petrolisthes polymitus</i> Glassell, 1937	0.038	-	0.025	0.013
	<i>Petrolisthes sanfelipensis</i> Glassell, 1936	0.2	-	-	0.2
	<i>Pisidia magdalenensis</i> (Glassell, 1936)	2.1	1.063	0.113	3.05
Trapeziidae	<i>Trapezia bidentata</i> (Forskål, 1775)	0.013	-	0.013	-
Xanthidae	<i>Heteractaea lunata</i> (Lucas, 1844)	-	0.025	0.013	0.013
	<i>Lipaesthesius leeanus</i> Rathbun, 1898	-	0.025	0.025	-
	<i>Medaeus spinulifer</i> (Rathbun, 1898)	0.013	0.025	0.013	0.025
	<i>Paractaea sulcata</i> Stimpson, 1860	0.025	0.013	0.013	0.025
	<i>Platypodiella rotundata</i> Stimpson, 1860	-	0.1	-	0.1
	<i>Xanthodius stimpsoni</i> (A. Milne-Edwards, 1879)	0.025	-	-	0.025
Xanthidae		0.925	0.225	0.125	1.025
		-	0.013	-	0.013
		-	0.013	-	0.013

ECHINODERMS

Echinoidea

Cidaroida	Cidariidae	<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valenciennes, 1846)	0.113	0.013	0.075	0.05
Ophiuroidea						
Ophiurida	Ophiocomidae	<i>Ophiocoma aethiops</i> Lütken, 1859	0.088	0.038	0.063	0.063
		<i>Ophiocoma alexandri</i> Lyman, 1860	0.713	0.275	0.225	0.763
	Ophionereididae	<i>Ophionereis annulata</i> (Le Conte, 1851)	0.013	-	-	0.013
		<i>Ophionereis perplexa</i> Ziesenhenne, 1940	0.063	0.013	0.038	0.038
	Ophiactidae	<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller & Troschel, 1842)	-	0.05	0.038	0.013
		<i>Ophiactis simplex</i> (LeConte, 1851)	0.1	0.113	0.088	0.125
	Amphiuridae	<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	0.013	-	-	0.013
		<i>Ophiocnida hispida</i> (Le Conte, 1851)	6.738	5.568	1.988	10.318
	Ophiotrichidae	<i>Ophiothela mirabilis</i> Verrill, 1867	0.525	0.875	1.188	0.213
		<i>Ophiothrix spiculata</i> Le Conte, 1851	0.6	0.684	0.247	1.038
FISH						
Chondrichthyes						
Myliobatiformes	Urolophidae	<i>Urobatis concentricus</i> Osburn & Nichols, 1916	0.025	0.011	-	0.036
	Dasyatidae	<i>Dasyatis dipterura</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	-	0.006	-	0.006

Actinopterygii						
Anguiliformes	Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i> (Ahl, 1789)	0.006	-	-	0.006
		<i>Echidna nocturna</i> (Cope, 1872)	0.013	-	0.006	0.006
		<i>Gymnothorax castaneus</i> (Jordan & Gilbert, 1883)	0.006	-	-	0.006
Beryciformes	Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i> Valenciennes, 1846	-	0.138	-	0.138
Perciformes	Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1876)	0.013	-	0.013	-
		<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1840)	0.238	0.305	0.406	0.136
		<i>Serranus psittacinus</i> Valenciennes, 1846	0.056	-	-	0.056
	Carangidae	<i>Caranx sexfasciatus</i> Quoy & Gaimard, 1825	-	0.033	0.033	-
		<i>Gnathanodon speciosus</i> (Forsskål, 1775)	-	0.008	0.008	-
	Lutjanidae	<i>Lutjanus viridis</i> (Valenciennes, 1846)	-	0.513	0.513	-
	Haemulidae	<i>Haemulon flaviguttatum</i> Gill, 1862	-	0.148	0.058	0.09
	Sciaenidae	<i>Pareques cf. viola</i> (Gilbert, 1898)	-	0.025	-	0.025
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i> Gill, 1862	-	0.075	0.075	-
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860	0.248	0.114	0.146	0.216

	<i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Gill, 1862)	0.065	0.167	0.188	0.044
Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846	0.027	0.005	0.015	0.018
	<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Gill, 1863)	0.013	-	-	0.013
Cirrhitidae	<i>Cirrhitus rivulatus</i> Valenciennes, 1846	-	0.005	-	0.005
Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	-	0.042	0.042	-
	<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862	0.565	0.106	0.565	0.106
	<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)	0.044	0.1	0.115	0.029
	<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)	0.308	0.64	0.771	0.178
	<i>Stegastes rectifraenum</i> (Gill, 1862)	0.135	0.11	0.188	0.058
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	0.129	0.288	0.373	0.044
	<i>Halichoeres chierchiae</i> Di Caporiacco, 1948	0.308	0.015	0.31	0.013
	<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)	1.617	0.823	1.856	0.584
	<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	0.048	-	0.035	0.013
	<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)	0.158	0.092	0.206	0.044
	<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)	0.873	0.754	1.308	0.319
Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan & Evermann, 1898	0.021	0.025	0.04	0.006

	Acanthuridae	<i>Acanthurus nigricans</i> (Linnaeus, 1758)	0.006	-	0.006	-
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i> Steindachner 1876	-	0.008	0.008	-
	Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i> (Lacepède, 1798)	0.019	0.005	-	0.024
		<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)	0.006	0.008	0.015	-
		<i>Sphoeroides lobatus</i> (Steindachner, 1870)	0.006	-	0.006	-
	Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	-	0.053	0.013	0.04

Apéndice. 2. Densidad promedio de crustáceos (org / 0.0625 m²) por temporada en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

CLASE/ORDEN/FAMILIA	ESPECIE	ISLAS MARIETAS		TEHUAMIXTLE	
		VERANO	INVIERNO	VERANO	INVIERNO
MAXILLOPODA					
<i>Sessilia</i>					
Balanidae	<i>Balanus</i> sp. 1	-	-	0.0063	-
	<i>Balanus</i> sp. 2	-	-	0.0300	0.0038
	<i>Balanus</i> sp. 3	-	0.0013	0.0013	-
	<i>Megabalanus</i> sp.	0.0038	0.0013	0.0025	0.0063
MALACOSTRACA					
<i>Amphipoda</i>					
Ampithoidae		-	0.0025	-	-
Anamixidae		-	-	0.0038	-
Caprellidae		0.0013	0.0013	0.0063	-
Gammaridae		0.0013	0.0013	0.0013	0.0013
Lysianassidae		-	-	0.0025	0.0025
Megalurotidae		0.0013	0.0063	-	0.0013

Melitidae		0.0338	0.0163	0.0325	0.0288
Philantidae	<i>Pariphinotus scabrosus</i> (J. L. Barnard, 1969)	-	-	-	0.0013
Podoceridae		-	-	-	0.0013
Tanaidacea		-	-	-	0.0013
<i>Isopoda</i>					
Anthuridae	Anthuridae sp. 1	0.0025	-	-	-
	Anthuridae sp. 2	-	-	0.0025	-
	Anthuridae sp. 3	-	-	0.0013	-
Cirolanidae	Cirolanidae sp. 1	-	-	0.0013	-
	Cirolanidae sp. 2	0.0113	0.0013	0.0025	-
	Cirolanidae sp. 3	0.0025	0.0038	-	0.0038
	Cirolanidae sp. 4	-	0.0013	0.0038	0.0025
Idoteidae		-	-	0.0013	0.0050
Sphaeromatidae	<i>Paracerceis sculpta</i> (Holmes, 1904)	-	-	-	0.0025
<i>Mysida</i>					
Mysidae	<i>Mysida</i> sp.	-	-	-	0.0013
Stomatopoda					
Gonodactyloidae	<i>Neogonodactylus stanschi</i> (Schmitt, 1940)	-	-	-	0.0013

<i>Decapoda</i>					
Acidopsidae	<i>Acidops fimbriatus</i> Stimpson, 1871	-	-	0.0025	0.0025
Alpheidae	<i>Alpheus cf. websteri</i> Kingsley, 1880	0.0088	0.0163	0.0488	0.0400
	<i>Alpheus malleator</i> Dana, 1852	-	-	-	0.0038
	<i>Alpheus</i> sp.	0.0013	0.0075	0.0075	0.0113
Dairidae	<i>Daira americana</i> Stimpson, 1860	-	-	0.0025	-
Diogenidae	<i>Calcinus californiensis</i> Bouvier, 1898	0.0038	0.0013	0.0050	-
	<i>Clibanarius lineatus</i> (Milne, 1848)	-	-	-	0.0038
	<i>Paguristes</i> sp.	0.0038	-	-	-
	<i>Trizopagurus magnificus</i> (Bouvier, 1898)	-	-	-	0.0075
Epialtidae	<i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834	0.0013	-	-	0.0175
	<i>Epialtoides paradigmus</i> Garth, 1958	-	-	-	0.0013
	<i>Epialtus minimus</i> Lockington, 1877	0.0025	0.0013	-	-
	<i>Pitho sexdentata</i> Bell, 1835	0.0050	-	0.0050	0.0625
Inachidae	<i>Eucinetops rubellutus</i> Rathbun, 1923	-	-	0.0013	-
	<i>Ericerodes casoae</i> Hendricks, 1987	0.0038	0.0113	0.0063	0.0163
	<i>Ericerodes veleronis</i> Garth, 1948	-	-	-	0.0125
	<i>Stenorhynchus debilis</i> Smith, 1871	-	0.0413	-	0.0138

	<i>Inachoides laevis</i> Stimpson, 1860	-	0.0025	-	0.0025
Majidae	<i>Microphrys platysoma</i> (Stimpson, 1860)	-	-	-	0.0013
	<i>Mithrax pygmaeus</i> Bell, 1835	-	-	-	0.0013
	<i>Teleophrys cristulipes</i> Stimpson, 1860	0.0038	-	-	-
Oziidae	<i>Eupilumnus xantusii</i> Stimpson, 1860	-	-	0.0025	0.0113
Paguridae	<i>Phimochirus</i> sp.	0.0025	0.4025	-	0.3450
Palaemonidae	<i>Brachycarpus biunguiculatus</i> (Lucas, 1846)	-	-	0.0013	-
	<i>Pontonia margarita</i> (Smith, 1869)	-	0.0013	-	0.0013
Panopeidae	<i>Acantholobulus mirafloresensis</i> (Abele & Kim, 1989)	0.1288	0.2763	0.0100	0.4313
	<i>Lophoxanthus lamellipes</i> (Stimpson, 1860)	0.0025	-	0.0025	0.0013
Parthenopidae	<i>Ochtholambrus stimpsoni</i> (Garth, 1958)	0.0013	0.0175	0.0313	0.0425
	<i>Parthenope</i> sp.	0.0025	0.0063	0.0075	0.0025
	<i>Solenolambrus arcuatus</i> Stimpson, 1871	-	-	-	0.0025
Pilumnidae	<i>Pilumnus pygmaeus</i> Boone, 1927	-	0.0525	0.0013	2.0800
	<i>Pilumnus stimpsonii</i> Miers, 1886	-	-	-	0.0013
Pinnotheridae	<i>Calyptraeatheres granti</i> (Glassell, 1933)	0.0050	0.0013	-	-
Porcellanidae	<i>Clastoechochus diffractus</i> (Haig, 1957)	-	-	0.0013	-

	<i>Neopisosoma dohenyi</i> Haig, 1960	-	0.0013	-	-
	<i>Orthochela pumila</i> Glassell, 1936	-	-	0.0088	0.0125
	<i>Pachycheles biocellatus</i> (Lockington, 1878)	-	-	0.0050	0.0013
	<i>Pachycheles spinidactylus</i> Haig, 1957	-	-	-	0.0025
	<i>Petrolisthes edwardsii</i> (De Saussure, 1853)	-	-	-	0.0025
	<i>Petrolisthes haigae</i> Chace, 1962	-	-	-	0.0013
	<i>Petrolisthes hians</i> Nobili, 1901	-	0.0013	0.0025	-
	<i>Petrolisthes manimaculis</i> Glassell, 1945	0.0063	0.0225	0.0150	0.0600
	<i>Petrolisthes polymitus</i> Glassell, 1937	0.0025	0.0013	-	-
	<i>Petrolisthes sanfelipensis</i> Glassell, 1936	-	0.0200	-	-
	<i>Pisidia magdalenensis</i> (Glassell, 1936)	0.0025	0.2075	0.0088	0.0975
Trapeziidae	<i>Trapezia bidentata</i> (Forskål, 1775)	0.0013	-	-	-
Xanthidae	<i>Heteractaea lunata</i> (Lucas, 1844)	-	-	0.0013	0.0013
	<i>Lipaesthesius leeanus</i> Rathbun, 1898	-	-	0.0025	0.0025
	<i>Medaeus spinulifer</i> (Rathbun, 1898)	-	0.0013	0.0013	0.0013
	<i>Paractaea sulcata</i> Stimpson, 1860	0.0013	0.0014	-	0.0013
	<i>Platypodiella rotundata</i> Stimpson, 1860	-	-	-	0.0100
	<i>Xanthodius stimpsoni</i> (A. Milne-	-	0.0025	-	-

	Edwards,1879)				
Xanthidae		0.0038	0.0888	0.0088	0.0138

11. ANEXOS

Anexo 1. Artículo aceptado: **Comparison of ecological diversity and species composition of macroalgae, benthic macroinvertebrates, and fish assemblages between two tropical rocky reefs.**

Comparison of ecological diversity and species composition of macroalgae, benthic macroinvertebrates, and fish assemblages between two tropical rocky reefs

Comparación de la diversidad ecológica y composición de especies de ensamblajes de macroalgas, macroinvertebrados bentónicos y peces en dos arrecifes rocosos tropicales

Verónica C. García-Hernández^{1,2}, Héctor Reyes-Bonilla³, Eduardo F. Balart¹, Eduardo Ríos-Jara⁴, Salvador E. Lluch-Cota¹ y Elisa Serviere-Zaragoza^{1,*}

¹Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, B.C.S. 23096, México.

²Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas Nayarit, Bahía de Banderas, Nayarit. 63734,

México. ³Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., 23080, México.

⁴Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Predio Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México.

*Corresponding author: serviere04@cibnor.mx, Tel: (+52)-612-123-8484, Fax: (+52)-612-125-3635, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Instituto Politécnico Nacional 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur, La Paz, B.C.S. 23096, México

RESUMEN

En el medio marino, las costas rocosas son reconocidas por su alta diversidad de especies y particularmente las zonas de transición representan áreas de mezcla biótica, provocado por las variaciones naturales históricas y ecológicas que permiten la presencia de taxones de diferentes regiones y que presentan rasgos biológicos diferentes. Un estudio intensivo nos permitió describir los ensamblajes de macroalgas, macroinvertebrados (moluscos, crustáceos y equinodermos) y de peces en dos arrecifes rocosos: Islas Marietas y Tehuamixtle, en la zona de transición tropical-templado en el norte del Pacífico de México, utilizando índices ecológicos tradicionales (riqueza, diversidad y uniformidad) y complementando con índices de distinción taxonómica. Se colectó el material biológico de 10 cuadrantes (25×25 cm) ubicados aleatoriamente a lo largo de dos transectos de 50 m paralelos a la línea de costa, a una profundidad de entre 6 y 12 m. Se identificaron 204 especies: 22 macroalgas, 55 moluscos, 78 crustáceos, 11 equinodermos y 38 peces. La estructura de la comunidad de macroalgas, macroinvertebrados y peces fue similar entre los sitios. Macroalgas, moluscos y peces fueron más diversos en verano y crustáceos y equinodermos fueron más diversos en el invierno. Nuestros resultados y la literatura sugieren un patrón latitudinal de menores cambios estacionales en equinodermos y crustáceos en las altas respecto a bajas latitudes en el Pacífico mexicano.

Palabras clave: Biodiversidad, macrobentos, arrecifes rocosos, distintividad taxonómica

ABSTRACT

Within the marine environment, the rocky shores are recognized for their high species diversity and particularly transitional zones represent areas of biotic mix, promoted by historical and ecological natural variations that allow the presence of taxa from different regions and which present dissimilar biological traits. An extensive survey describes the benthic macroalgae, macroinvertebrates (molluscs, crustaceans, and echinoderms), and fish assemblages at two rocky reefs, Islas Marietas and near Tehuamixtle, in a tropical-temperate transitional zone in the Pacific waters of central Mexico using traditional ecological indices (richness, diversity, and evenness) and complementary taxonomic distinctness indices. Biological material inside each of ten randomly-chosen quadrants (25 × 25 cm) placed along two 50 m transects oriented parallel to the coastline, between 6 and 2 m depth was collected. From field collections, 204 species were identified: macroalgae (22), molluscs (55), crustaceans (78), echinoderms (11), and fish (38). The structure of macroalgae, macroinvertebrates and fishes was similar between sites. Species of macroalgae, molluscs, and fishes were more diverse in summer; crustaceans and echinoderms were more diverse in winter. Our results and the literature suggest a latitudinal pattern of lower seasonal changes in echinoderms and crustaceans at high latitudes, as compared to southern regions of the tropical Pacific off Mexico.

Key words: Biodiversity, macrobenthos, rocky reefs, taxonomic distinctness

INTRODUCTION

Rocky shores are widely recognized for their high species diversity; they are among the best understood marine ecosystems, concentrating many descriptive and experimental scientific works (Dayton 1971, Menge 1976, Wootom 1993, Underwood 2000). Rocky reefs are complex environments with benthic assemblages of flora and fauna showing high heterogeneity in their composition and structure at different scales of time and space (Kaehler & Williams 1998), and immerse in diverse interactions such as predation and competition for food and space (Menge 1976, Dayton & Tegner 1984, Underwood & Chapman 1998).

Transitional zones are the boundaries between climatic realms, in this case the tropical and subtropical. This situation results in strong seasonality, as the tropical conditions tend to prevail during the summer and subtropical during the winter. In the ocean, they represent areas of biotic mix, promoted by historical and ecological natural variations that allow the presence of taxa from different regions and which present dissimilar biological traits (Zajac *et al.* 2003, Morrone 2009, Anderson *et al.* 2012). These zones deserve special attention because they commonly correspond to boundaries between biogeographic regions, typically in the scale of thousands of kilometers, where intense biotic interactions occur (Ruggiero & Ezcurra 2003, Anderson *et al.* 2012).

In the northern part of the Mexican tropical Pacific, the study of rocky reefs benthic communities has been mostly devoted to the collection of basic information about the distribution and abundance of particular taxonomic groups, and only few examples exists where these systems are analyzed at the ecosystem level (CONANP

2007). Species composition and abundance of macroalgae (Enciso-Padilla & Serviere-Zaragoza 2006), molluscs (Ríos-Jara, *et al.* 2006), crustaceans (Gasca, 2009), echinoderms (Ríos-Jara *et al.* 2008, Ríos-Jara *et al.* 2013) and fishes (Castro-Aguirre *et al.* 2006; Chávez-Comparán *et al.* 2006) have independently shown that this area is inhabited by species from different biogeographic domains, namely the Gulf of California, the Eastern Tropical Pacific, and even some temperate species that move southward during the winter (Robertson & Allen 2008).

Our objective was to compare the structure and composition of benthic flora, macroinvertebrates, and fish assemblages at two rocky reefs located in the transitional area between the tropical and subtropical northeastern Pacific, using traditional ecological indices (richness, diversity, and evenness) as well as taxonomic distinctness indices (which offer complementary information), to test the hypothesis that because of the strong seasonality that exists in these type of transitional systems, all taxonomic groups would show very intense seasonal differences in species composition and dominance.

MATERIALS AND METHODS

Study sites and sampling

We studied two sites from the Bahía de Banderas, Mexico area: Islas Marietas and near Tehuamixtle (Fig. 1), these areas are located between the Cortes and Mexican biogeographic provinces (Briggs 1974). Both sites show rocky reefs at depths of 6 to 12

m. Main differences between sites include physiographic conditions and the environmental protection status; Islas Marietas is considered a RAMSAR area, while Tehuamixtle receives no specific conservation efforts.

The mesoscale ocean circulation is determined by the convergence of three ocean current systems: (a) the cold California Current flowing to the Southeast, (b) the warm Costa Rica Current, flowing northward, and (c) the warm water from the Gulf of California that reaches the area during fall and winter (Badán 1997). Strong annual amplitude in the climate signal results in well-defined winter and summer seasons (CNA 2012). We recorded *in situ* water temperatures along an annual cycle using HOBO sensors, located at 6 m depth and programmed to register every 30 minutes, registering monthly mean values between 19.4°C in February and 29.7°C in July (*unpublished data*). Salinity near the coastline is strongly affected by rivers runoff and seasonal precipitation; a rainy period during June to October and a dry period during the rest of the year (November to May; Hernández-Herrera *et al.* 2005). Long term, low resolution water temperature data (Reynolds *et al.* 2012), also showed a well-defined seasonal cycle.

Structure of the assemblages and statistical analysis

To cover both spatial and temporal differences, Islas Marietas and Tehuamixtle were visited two times during the summer (September 2010 and July 2011) and also twice in winter (December 2010 and March 2011). At each visit, we collected by hand (scuba-diving) all macroalgae, molluscs, crustaceans, and echinoderms specimens inside

each of ten randomly-chosen quadrants (25×25 cm) placed along two 50 m transects oriented parallel to the coastline, at two depths 6-9 m and 9-12 m depth ($n= 20$), for a total of 160 quadrants. The specimens were placed in labeled plastic bags and preserved in a 0.10 formalin-seawater (1:9) solution.

For fishes, two videos were taken along the 50×2 m belt transects at each site and visit. In the videos, a diver filmed the fishes observed along the belt transect, during periods ranging between 4 to 5 min, depending on the habitat complexity and the environmental conditions. The videos were later revised to count all individuals and identify the species in the entire sampled area (100 m^2).

In the laboratory, we weighted the fronds of each macroalgae sample (± 0.1 g), and counted all molluscs, crustaceans, and echinoderms. All samples were identified to the lowest possible taxonomic level.

To confirm the completeness of the species inventory we applied Jackknife 1 and Bootstrap statistical tests using PRIMER-6 software (PRIMER-E, Ivybridge, UK; Clarke & Gorley 2006). To describe the community structure for each group and sample, we computed classic descriptors: species richness (S), abundance (N ; total wet weight in grams for the macroalgae, and total number of molluscs, crustaceans, echinoderms, and fish individuals), Shannon-Wiener diversity index (H'), and evenness (J'). Also, we estimated average taxonomic distinctness (Δ^+) and variation in taxonomic distinctness (Λ^+) at each transect, based on presence-absence records. These measures provide a summary of the relatedness between organisms and incorporate the identity of species from a sample by considering the average path length between all pairs of species,

measured through a Linnaean classification tree. The Δ^+ index requires only a species list for calculation and a detailed taxonomic classification. It is unbiased to differences in species richness, and to sampling effort (Clarke & Warwick 1998).

For Δ^+ and Λ^+ , taxonomic trees were prepared to include macroalgae, molluscs, crustaceans, echinoderms, and fish at all taxonomic levels. The classifications were based on Algaebase², the International Taxonomic Information System³ for macroinvertebrates, and Nelson (2006) for fish. When a higher taxonomic category was non-existent in a particular species (i.e., suborder or subfamily), we assigned dummy names for the taxa that needed it, in order to standardize the topology tree and have a common format. All analyses of taxonomic diversity were performed using PRIMER-6 software (PRIMER-E, Ivybridge, UK; Clarke & Gorley 2006) and assuming proportional weight to each higher taxonomic level.

Once the values of all indices were calculated, we used a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA; Anderson 2001) to determine the community structure differences for macroalgae, molluscs, crustaceans, echinoderms, and fishes, analyzing each taxonomic group independently, and using sites and seasons as factors. Later, the Bray-Curtis coefficient was used to compare composition similarity between sites and seasons and a non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination based on the full matrix was built to graphically represent the assemblage's patterns. As a complement, we used the SIMPER test (dissimilarity percentage analysis;

² www.algaebase.org

³ www.itis.gov

calculated with PRIMER-6) to identify those species that contributed the most to the qualitative differences found between sites and seasons.

RESULTS

We identified 204 species from the collected and observed samples: macroalgae (22 species), molluscs (55), crustaceans (78), echinoderms (11), and fish (38). For macroalgae, the most abundant families were Dictyotaceae (5 species) and Corallinaceae (4 species). Among molluscs, the best represented were Conidae (8 species), Collumbellidae (6 species), and Mytilidae (6 species). Among crustaceans, the best represented were Porcellanidae (12 species), Xanthidae (7 species), and Alpheidae (3 species). Among echinoderms, each of the five families presented two species, and for fishes, the most represented were Labridae (6 species) and Pomacentridae (5 species). Appendix 1 shows all taxa at each site and season.

According to the analysis of species accumulation curves, sampling accounted for over 80 percent of the expected species richness. Based on the Jackknife 1 and Bootstrap tests, the species accumulation curves reached a maximum value of 24 and 23 species for macroalgae; while for molluscs it was 84 and 67; for crustaceans 102 and 89; for echinoderms 12 and 11, and for fish 50 and 46 species.

Results of the PERMANOVA test indicated that the community structure of macroalgae, macroinvertebrates, and fishes tend to be relatively similar between sites (Table 1); and only the molluscs (N) and the echinoderms (H' , J'' and Λ^+) showed significant statistical differences (Table 1). Interestingly, for macroalgae and

echinoderms the highest S , H' , J' , and Δ^+ occurred at Islas Marietas, while for the remaining macroinvertebrates (molluscs and crustaceans), all indices were higher at Tehuamixtle (Figs. 2 and 3). Finally, for fish S , N , Δ^+ and Λ^+ were higher at the island (Marietas), while the remaining indices (H' and J') were higher at the coastal site (Table 1, Figs. 2 and 3).

The assemblages of macroalgae, macroinvertebrates, and fishes were different between seasons. For macroalgae, all indices were statistically higher in summer and the same trend was observed for S , Δ^+ and Λ^+ in molluscs. In the case of crustaceans and echinoderms all indices were statistically different between seasons, but higher diversity was registered during the winter. The fish group showed statistical differences only in S and N , with the higher values during the summer (Table 1; Figs. 2 and 3). Finally, the echinoderms were the only group where significant differences in H' and Δ^+ were found between sites and season (Table 1).

The NMDS showed that community structure was relatively homogeneous for each group when comparing sites, as the values dispersion showed no particular pattern. In contrast, all assemblages were different between seasons, except for echinoderms (Fig. 4). According to the SIMPER analysis, the species that contribute the most to the dissimilarity between sites and seasons are the macroalgae *Bossiella californica* and *Amphiroa beauvoisii*, the molluscs *Lithophaga aristata* and *Septifer zeteki*, the crustaceans *Acantholobulus mirafloresensis* and *Pimochirus* sp., the echinoderms *Ophiocnida hispida*, *Ophiocoma alexandri*, and *Ophiotrix spiculata*, and the fishes *Halichoeres dispilus* and *Thalassoma lucasanum* (Table 2). Together, the NMDS and the

dominant species depicted in the SIMPER analyses confirmed that faunal composition between sites is similar (Table 2, Fig. 4).

DISCUSSION

Two general picture emerge from the analysis in this tropical-temperate transitional zone in the Pacific waters off central Mexico. Spatially, there is a high similarity among the assemblages of most taxa in both sites, and on the contrary, a significant seasonal difference in composition and assemblage's descriptor between sites. The overall spatial similarity entails to consider this region as homogeneous from a biological community perspective (Caro *et al.* 2010). This indicates that the environmental factors controlling both areas are similar, that there may be high connectivity among areas, and that they share the regional species pool (Shackell *et al.* 2012). In the other hand, seasonal differences seem to be a reflex of the recruitment strategies of each taxa. Thus, macroalgae, molluscs and fishes were more diverse in summer, and crustaceans and echinoderms in winter. A similar trend, that is higher diversity during warmer periods, had been reported for algae and fishes for the region (Aburto-Oropeza & Balart 2001, Alvarez-Filip *et al.* 2007, Galvan-Villa *et al.* 2011, López-Pérez *et al.* 2012, Mateo-Cid & Mendoza-González 1991, 1992; Mendoza-González *et al.* 1994). Reyes-Bonilla and Alvarez-Filip (2008) found the same pattern in reef fishes based on taxonomic distinctness. For molluscs, the differences in richness and taxonomic distinctness between seasons can be due to local recruitment, as suggested by Olabarría *et al.* (2001),

since both indices reach higher values in the warm season (spring-summer), when the reproductive peak for most bivalve species in the area occur (Osuna *et al.* 2008).

The cases of crustaceans and echinoderms contrast, in first instance, with the previous reports. Ramírez-Luna *et al.* (2002) and Zamorano & Leyte-Morales (2005) mention that for Huatulco, Mexico, located in the southern part of the Mexican Pacific (16°N), the crustaceans and echinoderms show higher species richness, H' , and abundance during the winter, a pattern that is similar to our results. However, Hernández *et al.* (2009) reported no seasonality in the diversity of reef-associated invertebrates in Bahía de La Paz (24°N). We suggest there is a latitudinal pattern of seasonal change among echinoderms and crustaceans along the coasts of the Mexican Pacific. Future observations toward the south and north may confirm our hypothesis.

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks to Alejandra Mazariegos Villarreal at CIBNOR, Patricia Salazar and Adrián Maldonado at ITBB, and Carmen Esqueda, Norma Arcelia Barrientos and Cristian Galván at Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura, Departamento de Ecología, Universidad de Guadalajara. Margarita Hermoso Salazar, Manuel Ayón Parente, Michel Hendrickx, and César Ramón Meza Arreola provided technical support. Ira Fogel from CIBNOR provided editorial services and advice. Funding was provided by the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB EP19), Dirección General de Educación Superior Tecnológica (Project 3333.10-P), and Consejo Nacional de

Ciencia y Tecnología (CONACYT grants 25992 and 179327). V.C.G.H. is a recipient of a doctoral fellowship (CONACYT 95021).

LITERATURE CITED

- Aburto-Oropeza O & E Balart. 2001.** Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology* 22(4): 283-305.
- Alvarez-Filip L, H Reyes-Bonilla & LE Calderon-Aguilera. 2007.** Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology* 27: 253-262.
- Anderson MJ. 2001.** A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson RJ, JJ Bolton, AJ Smit & da Silva Neto 2012.** The seaweeds of Angola: The transition between tropical and temperate marine floras on the west coast of southern Africa, *African Journal of Marine Science* 34(1): 1-13.
- Badán A. 1997.** La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. In: Lavín MF (ed). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía 3. Cap 5: 99-112.* Unión Geofísica Mexicana, México.
- Briggs J. 1974.** *Marine zoogeography*, 475 pp. McGraw-Hill, New York.
- Caro A, S Navarrete & J Castilla. 2010.** Ecological convergence in a rocky intertidal shore metacommunity despite high spatial variability in recruitment regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 18528-18532.

- Casas-Valdez M, R Núñez-López, M Cruz-Ayala, I Sánchez-Rodríguez, R Vázquez-Borja & G López. 2000.** Biodiversity and biogeographic affinities of the algal flora of Baja California Sur: A synthesis of the literature. In: Munawar M, S Lawrence, I Munawar & D Malley (eds). Aquatic ecosystems of Mexico: Status and scope, pp. 273-282. Econovision World Monograph Series, Backhuys Publishers, Leiden.
- Castro-Aguirre JL, AF González-Acosta, J de la Cruz-Agüero, R Moncayo-Estrada. 2006.** Ictiofauna marina-costera del Pacífico central mexicano: análisis preliminar de su riqueza y relaciones biogeográficas. En: Jiménez-Quiróz MC & E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 149-208. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.
- Chavez-Comparán JC, E Espino-Barr & B Lara-Chávez. 2006.** Peces de arrecifes rocosos de las Bahías de Manzanillo y Santiago Colima, México. En: Jiménez-Quiróz MC & E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 174-179. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.
- Clarke K & R Gorley. 2006.** PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Ivybridge.
- Clarke K & R Warwick. 1998.** Quantifying structural redundancy in ecology communities. *Oecologia* 113: 278-289.
- Clarke K & R Warwick. 2001.** A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216: 265-278.

- CNA. 2012.** Atlas del agua en México, 2012, 32 pp. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional del Agua, México.
- CONANP. 2007.** Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Islas Marietas. 2007, 155 pp. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Dayton PK. 1971.** Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- Dayton PK & MJ Tegner. 1984.** Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224: 283-285.
- Duffy J & J Stachowicz. 2006.** Why biodiversity is important to oceanography: potential roles of genetic, species, and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series* 311: 179-189.
- Enciso-Padilla I & E Serviere-Zaragoza. 2006.** Macroalgas del límite norte del Pacífico tropical mexicano. En: Jiménez-Quiróz MC & E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 299-310. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.
- Galván-Villa CM, E López-Uriarte & JL Arreola-Robles. 2011.** Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiología* 21: 135-146.
- Gasca R. 2009.** Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in Mexican waters of the Pacific Ocean, *Pacific Science* 63: 83-95.

- Hernández-Herrera R, S Ibarra-Obando & M Mora-Navarro. 2005.** Macroalgae community structure in southern coast of Jalisco, México. *Scientia-CUCBA* 7(2): 139-154.
- Hernández L, EF Balart & H Reyes-Bonilla. 2009.** Checklist of reef decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in the southern Gulf of California, Mexico. *Zootaxa* 2119: 39-50.
- Kaehler S & GA Williams. 1998.** Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 172: 61-71.
- López-Pérez R, L Calderon-Aguilera, R Zepeta-Vilchis, I López Pérez Maldonado & AM López-Ortiz. 2012.** Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 29: 437-448.
- Mateo-Cid L & A Mendoza-González. 1991.** Algas marinas bentónicas de la costa del estado de Colima, México. *Acta Botánica Mexicana* 13: 9-30.
- Mateo-Cid L & A Mendoza-González. 1992.** Algas marinas bentónicas de la Costa Sur de Nayarit, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 13-28.
- Menge BA. 1976.** Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46(4): 355-393.
- Mendoza-González AC, LE Mateo-Cid & L Huerta-Múzquiz. 1994.** Algas marinas bentónicas de Mazatlán, Sinaloa, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 99-115.

- Montgomery D. 1991.** Design and analysis of experiments, 650 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Morrone JJ. 2009.** Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. 301 pp. Columbia University Press. New York.
- Mouillot D, NAJ Graham, S Villéger, NWH Mason & DR Bellwood. 2013.** A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(3): 167-177.
- Nelson J. 2006.** Fishes of the world, 601 pp. John Wiley & Sons, Hoboken.
- Olabarría C, J Caraballo & C Vega. 2001.** Cambios espacio-temporales en la estructura trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencias Marinas* 27: 235-254.
- Osuna LS, PA Garzón, JIO López & D Voltolina. 2008.** Moluscos bivalvos de la Bahía de Altata y Estero Tetuán, Sinaloa. In: Corrales VA & J Milán (coord). *La investigación científica, tecnológica y social en la UAS*, pp. 131-133. Ed. Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán.
- Ramírez-Luna S, G De la Cruz-Aguero & N Barrientos-Luján. 2002.** Variación espacio temporal de Porcellanidae, Mojoidea y Xanthoidea asociados a corales *Pocillopora* en bahías de Huatulco, México. En: Hendrickx ME (ed). *Contributions to the study of East Pacific Crustaceans, Volume 1*: 233-254. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Mazatlán, Sinaloa.

Reyes-Bonilla H & L Alvarez-Filip. 2008. Long-term changes in taxonomic distinctness and trophic structure of reef fishes at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, pp. 790-794. Ed. Bernhardt Riegl. National Coral Reef Institute, Nova Southeastern University, Fort Lauderdale.

Reynolds R, N Rayner, T Smith, D Stokes & W Wang. 2012. An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *Journal of Climate* 16: 1609-1625. <<ftp://ftp.cdc.noaa.gov/Datasets/noaa.oisst.v2/sst.mnmean.nc>>.

Ríos-Jara E, M Perez-Peña, E López-Urriarte, I Enciso-Padilla & E Juárez-Carrillo. 2006. Biodiversidad de moluscos marinos de la costa de Jalisco y Colima, con anotaciones sobre su aprovechamiento en la región. En: Jiménez-Quiróz MC & E Espino-Barr (eds). Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, pp. 103-120. Instituto Nacional de la Pesca, CRIP-Manzanillo, SAGARPA, México.

Ríos-Jara E, CM Galván-Villa, FA Solís-Marín. 2008. Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 131-141.

Ríos-Jara E, C Galván-Villa, F Rodríguez-Zaragoza, E López-Urriarte, D Bastida-Izaguirre & F Solís-Marín. 2013. Los equinodermos (Echinodermata) de bahía Chamela, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 263-279.

- Robertson D & G Allen. 2008.** Peces costeros del Pacífico oriental tropical: Sistema de información en línea. Versión 1.0 (2008). Instituto Smithsonian de Investigaciones. www.neotropicalfishes.org.
- Ruggiero A & E Ezcurra. 2003.** Regiones y transiciones biogeográficas: Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: Morrone JJ & J Llorente (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, pp. 141-154. Las prensas de Ciencias, UNAM, México
- Sarukhan J. 2009.** Capital Natural de México. Volumen II: Estado de conservación y tendencias de cambio, 817 pp. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Shackell N, J Fisher, K Frank & P Lawton. 2012.** Spatial scale of similarity as an indicator of metacommunity stability in exploited marine systems. *Ecological Applications* 22: 336-348.
- Somerfield PJ, SJ Cochrane, S Dahle & TH Pearson. 2006.** Free-living nematodes and macrobenthos in a high-latitude glacial fjord. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 284-296.
- Somerfield PJ, KR Clarke, RM Warwick & NK Dulvy. 2008.** Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. *ICES Journal of Marine Science* 65: 1462-1468.
- Underwood AJ. 2000.** Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 51-76.

- Underwood AJ & MG Chapman. 1998.** Variation in algal assemblages on wave exposed rocky shores in New South Wales. *Marine Freshwater Research* 49: 241-254
- Wootom JT. 1993.** Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist* 141: 71-89
- Zamorano P & GE Leyte-Morales. 2005.** Cambios en la diversidad de equinodermos asociados al arrecife coralino en La Entrega, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar* 27: 19-28.
- Zajac RM, RS Lewis, LJ Poppe, DC Twichell, J Vozarik & ML DiGiacomo-Cohen. 2003.** Responses of infaunal populations to benthoscape structure and the potential importance of transition zones. *Limnology Oceanographic* 48(2): 829-842.
- Zar J. 1999.** Biostatistical analysis, 662 pp. Prentice Hall, Upper Saddle River.

Figure legends

Figure 1. Study sites. (A) Islas Marietas in the State of Nayarit and (B) Tehuamixtle in the State of Jalisco / Sitios de estudio (A) Islas Marietas en el Estado de Nayarit y (B) Tehuamixtle en el Estado de Jalisco.

Fig. 2. Mean (\pm SE) of species richness (S), relative species abundance (N), and Shannon Index (H') at 2 sites during 2 seasons in the southeastern Gulf of California. IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle. / Promedio (\pm EE) de riqueza de especies (S), abundancia relativa de especies (N) e índice de Shannon (H') en 2 sitios durante 2 estaciones en el sur del Golfo de California. IM: Islas Marietas, TE: Tehuamixtle.

Fig. 3. Mean (\pm SE) of Pielou's Index (J'), taxonomic distinctness index (Λ^+), and variation in the taxonomic distinctness (Λ^+) at 2 sites during 2 seasons in the southeastern Gulf of California. IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle. / Promedio (\pm EE) del índice de Pielou (J'), índice de distintividad taxonómica, (Λ^+), y variación del índice de distintividad taxonómica (Λ^+) en 2 sitios durante 2 estaciones en el sur del Golfo de California. IM: Islas Marietas, TE: Tehuamixtle.

Fig. 4. Nonmetric multi-dimensional scaling plot for taxa at two sites and two seasons in the southeast of the Gulf of California. IM = Islas Marietas; TE = Tehuamixtle. Black triangles: summer, gray triangles: winter / Escala multidimensional no métrica por taxa en dos sitios en dos estaciones en el sur del Golfo de California. IM: Islas Marietas; TE: Tehuamixtle. Triángulos negros: verano, triángulos gris: invierno.

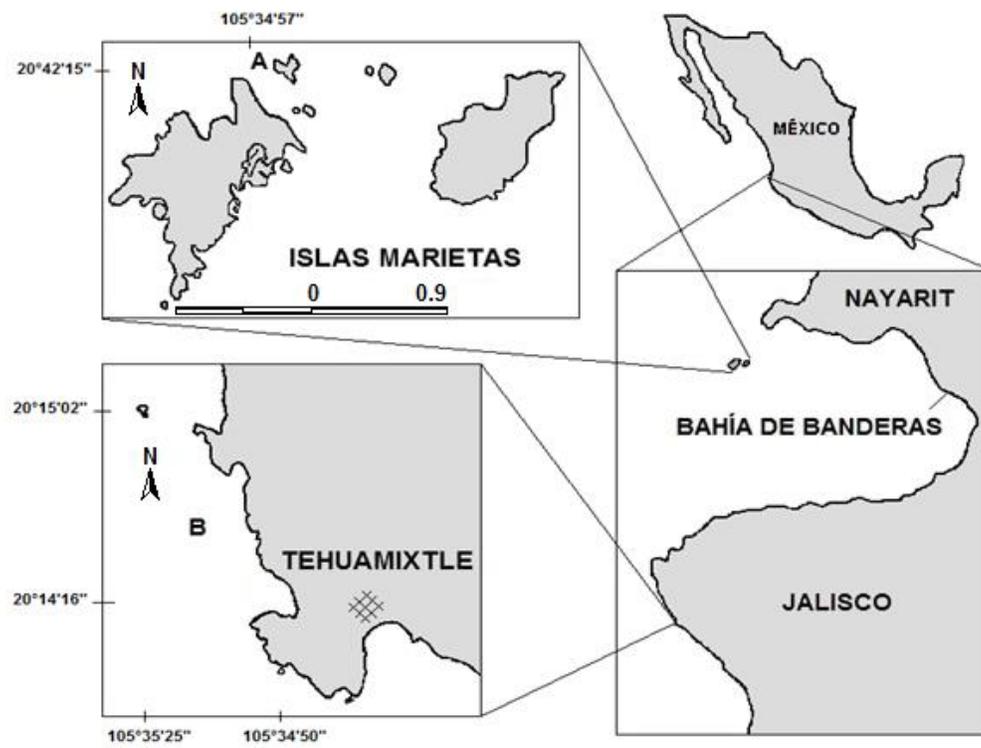


Fig. 1.

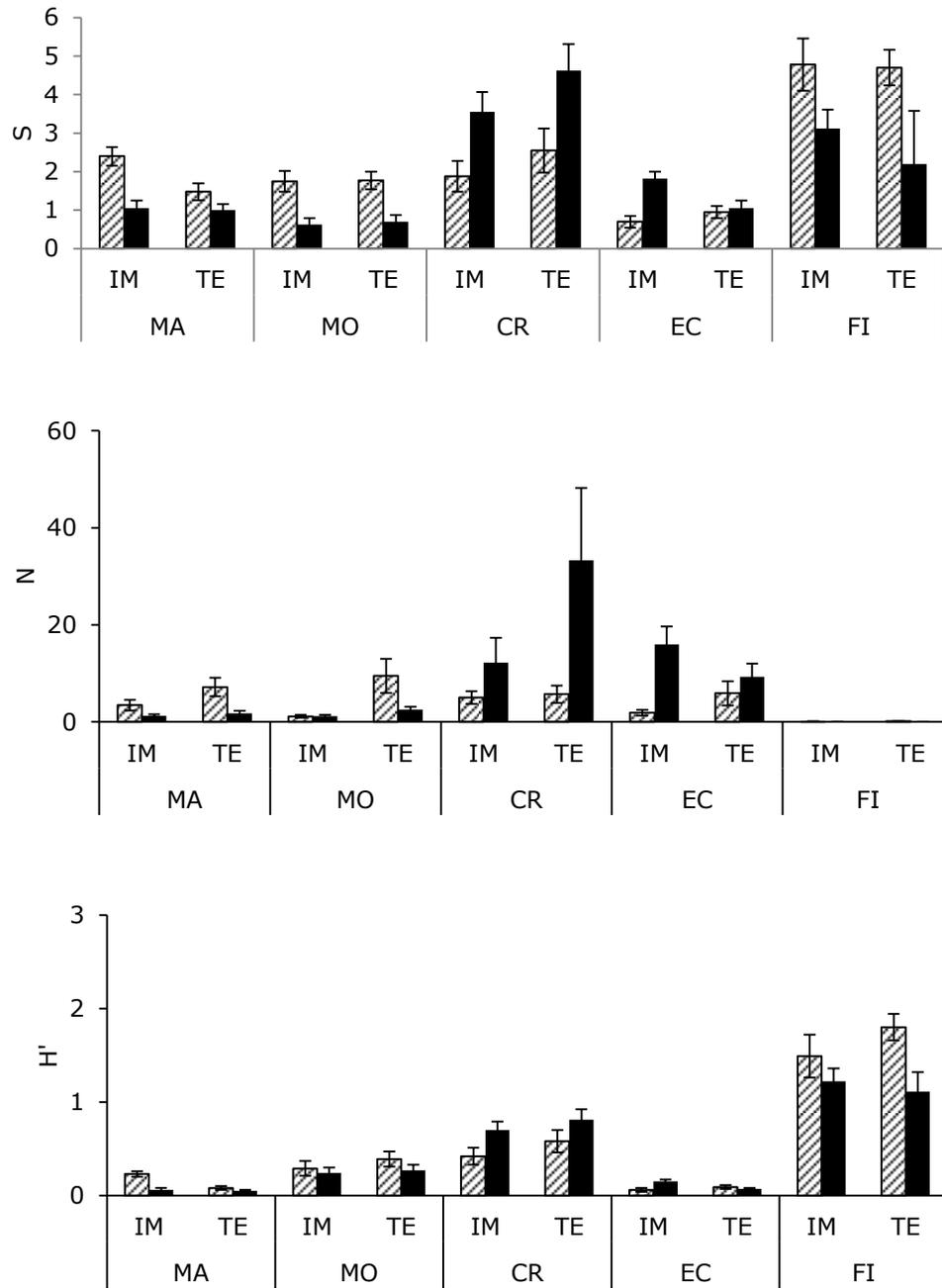


Fig. 2

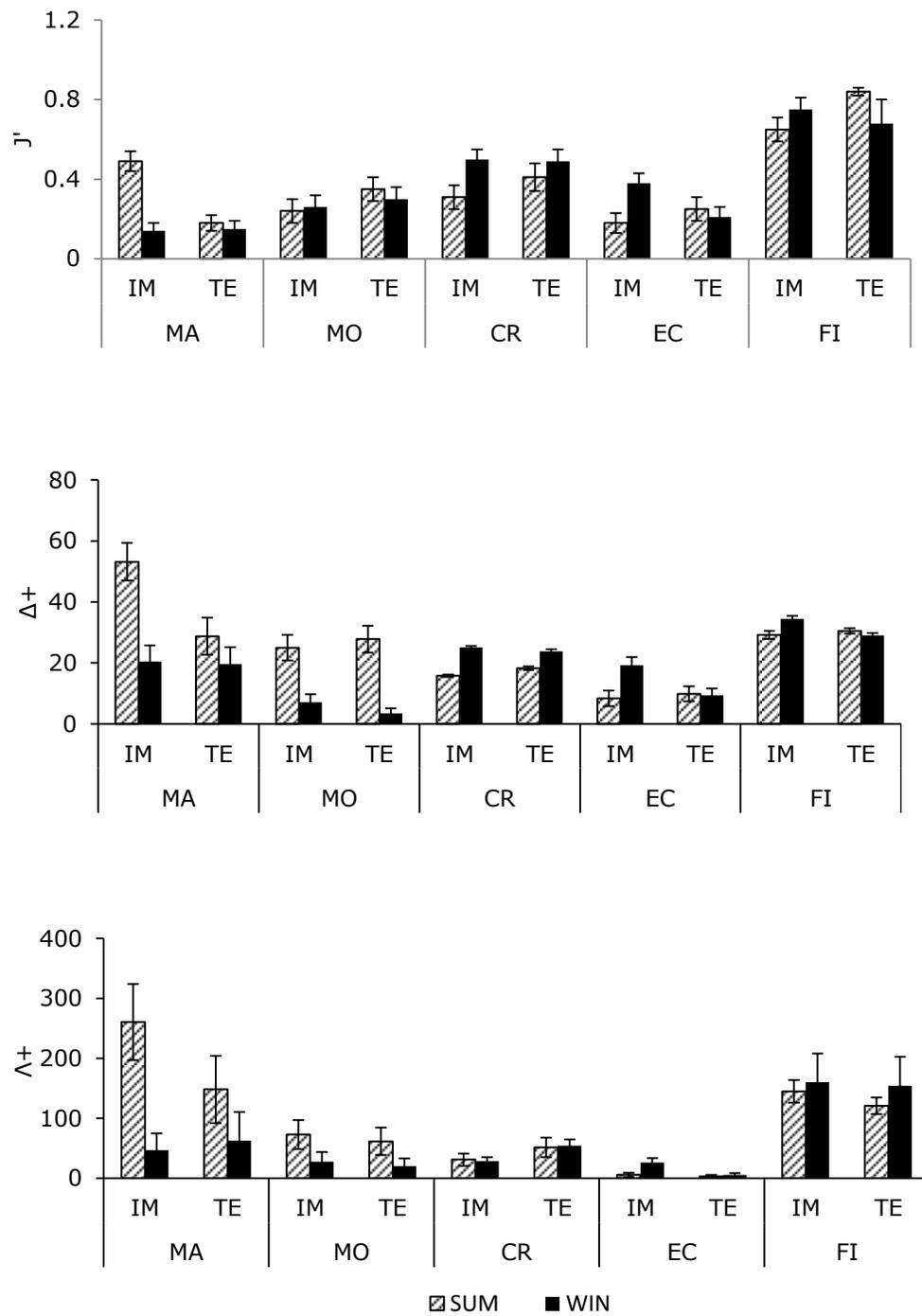


Fig. 3.

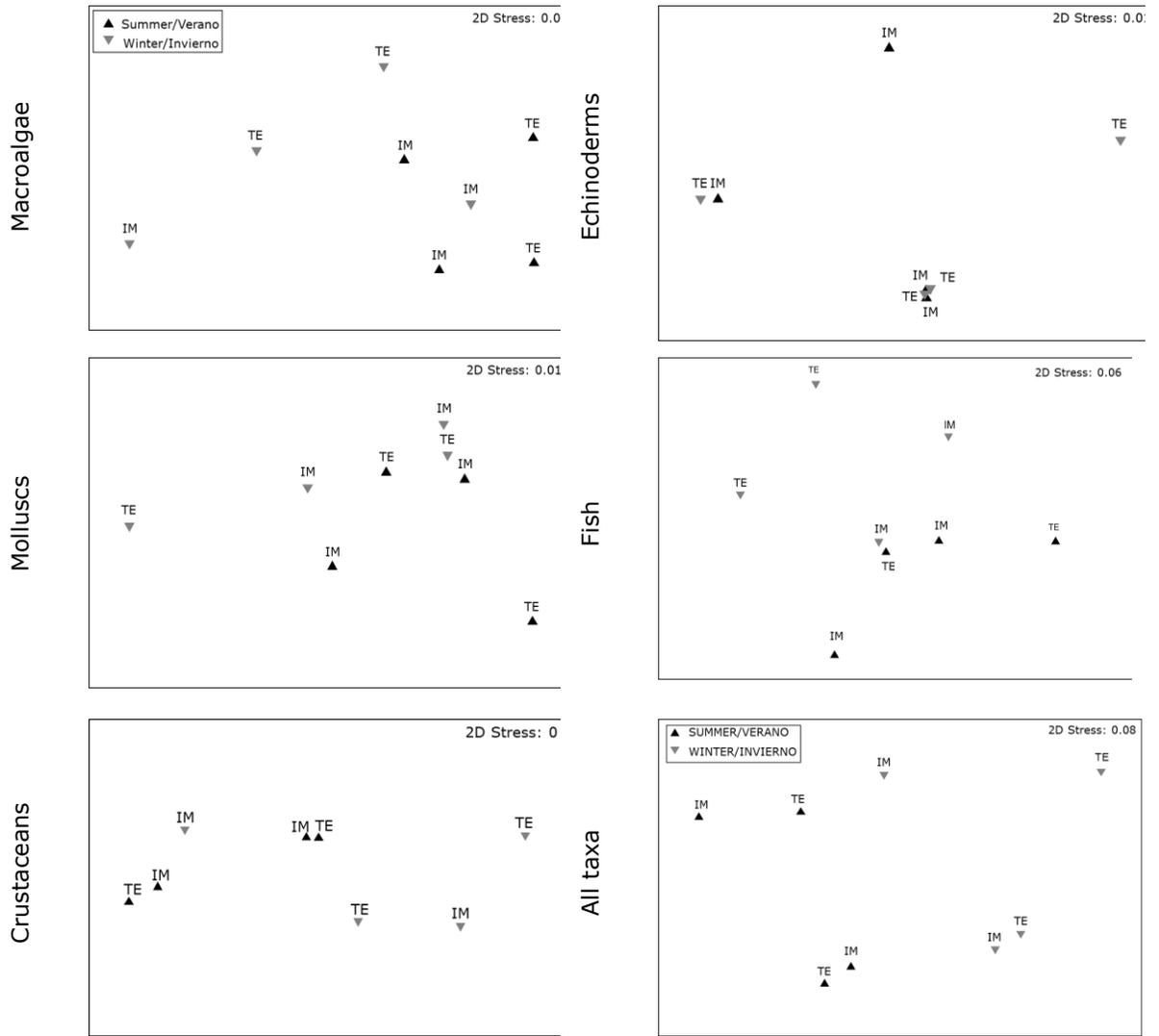


Fig. 4

Table 1. PERMANOVA based on Bray-Curtis dissimilarities of S, richness; N, biomass in grams wet weight; J', Pielous evenness; H', Shannon-Waver diversity; Δ^+ , average taxonomic distinctness; Λ^+ , variation in taxonomic distinctness of macroalgae, molluscs, crustaceans, echinoderms and fish at 2 sites during 2 seasons in the southeastern Gulf of California. IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$) / PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis de la S, riqueza; N, biomasa in gr de peso húmedo y número de organismos; J', equidad de Pielou; H', diversidad de Shannon-Waver; Δ^+ , promedio de distintividad taxonómica; Λ^+ , variación de distintividad taxonómica de macroalgas, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces en 2 sitios durante 2 estaciones al sureste del Golfo de California. IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle. (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

Index	Site			Seasons			Site X season		
	F	P	d. f.	F	P	d. f.	F	P	d. f.
Macroalgae									
S	2.82	0.072	1, 1, 5, 9	8.86	0.005**	1, 1, 5, 9	0.95	0.330	1, 1, 5, 9
N	2.37	0.063	1, 1, 5, 9	6.39	>0.01**	1, 1, 5, 9	2.31	0.066	1, 1, 5, 9
H'	0.78	0.403	1, 1, 5, 9	9.88	>0.01**	1, 1, 5, 9	0.77	0.405	1, 1, 5, 9
J'	0.69	0.439	1, 1, 5, 9	9.85	0.001**	1, 1, 5, 9	0.77	0.404	1, 1, 5, 9
Δ^+	0.74	0.410	1, 1, 5, 9	10.52	>0.01**	1, 1, 5, 9	0.98	0.313	1, 1, 5, 9
Λ^+	0.363	0.662	1, 1, 5, 9	9.91	>0.01**	1, 1, 5, 9	0.37	0.655	1, 1, 5, 9

Molluscs									
S	0.6 2	0.455	1, 1 5 9	18.51	>0.01 **	1, 1 5 9	0.33	0.627	1, 1 5 9
N	4.6 9	0.015 **	1, 1 5 9	0.87	0.394	1, 1 5 9	2.90	0.066	1, 1 5 9
H'	3.6 2	0.058	1, 1 5 9	0.36	0.604	1, 1 5 9	0.85	0.365	1, 1 5 9
J'	3.6 6	0.053	1, 1 5 9	0.40	0.556	1, 1 5 9	0.85	0.381	1, 1 5 9
Δ^+	0.0 4	0.931	1, 1 5 9	28.7	>0.01 **	1, 1 5 9	0.55	0.447	1, 1 5 9
Λ^+	1.7 2	0.152	1, 1 5 9	9.38	>0.01 **	1, 1 5 9	1.27	0.274	1, 1 5 9
Crustaceans									
S	0.3 6	0.698	1, 1 5 9	6.35	0.003 **	1, 1 5 9	1.13	0.301	1, 1 5 9
N	0.4 7	0.694	1, 1 5 9	6.99	>0.01 **	1, 1 5 9	1.03	0.354	1, 1 5 9
H'	0.3 2	0.617	1, 1 5 9	10.54	0.001 **	1, 1 5 9	0.34	0.601	1, 1 5 9
J'	0.1 5	0.783	1, 1 5 9	10.66	>0.01 **	1, 1 5 9	0.43	0.536	1, 1 5 9
Δ^+	0.0 3	0.895	1, 1 5 9	11.67	>0.01 **	1, 1 5 9	0.22	0.683	1, 1 5 9

Λ^+	0.8 3	0.385	1, 1 5 9	10.57	>0.01 **	1, 1 5 9	0.83	0.391	1, 1 5 9
Echinoderms									
S	1.2 7	0.229	1, 1 5 9	7.14	0.004 **	1, 1 5 9	7.25	0.004 **	1, 1 5 9
N	3.0 2	0.051	1, 1 5 9	4.94	0.012 **	1, 1 5 9	7.36	0.002 **	1, 1 5 9
H'	11. 23	>0.01 **	1, 1 5 9	0.68	0.423	1, 1 5 9	22.3 1	>0.01 **	1, 1 5 9
J'	7.5 6	0.002 **	1, 1 5 9	5.56	0.011 **	1, 1 5 9	14.5 4	>0.01 **	1, 1 5 9
Δ^+	1.5 0	0.192	1, 1 5 9	6.39	0.007 **	1, 1 5 9	6.24	0.011 **	1, 1 5 9
Λ^+	7.7 9	0.003 **	1, 1 5 9	7.83	0.003 **	1, 1 5 9	5.46	0.012 **	1, 1 5 9
Fish									
S	0.8 8	0.361	1, 1 5 9	6.17	0.007 **	1, 1 5 9	3.32	0.968	1, 1 5 9
N	1.5 9	0.168	1, 1 5 9	6.31	0.002 **	1, 1 5 9	3.27	0.993	1, 1 5 9
H'	1.6 9	0.190	1, 1 5 9	1.37	0.233	1, 1 5 9	3.56	0.883	1, 1 5 9
J'	2.1 8	0.065	1, 1 5 9	1.17	0.294	1, 1 5 9	4.30	0.961	1, 1 5 9

Δ^+	1.7 7	0.267	1, 1 5 9	1.63	0.166	1, 1 5 9	4.74	0.997	1, 1 5 9
Λ^+	0.2 6	0.893	1, 1 5 9	2.20	0.073	1, 1 5 9	3.97	0.998	1, 1 5 9

Table 2. Summary of results from SIMPER tests, showing the relative abundance values for taxa between sites and seasons with the contribution of each taxa to the dissimilarity / Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa para cada taxa entre sitios y estaciones con la contribución de disimilaridad para cada taxa.

Taxa	IM	TE	Av. Diss	Diss (SD)	% Contrib	Cum %	Summer	Winter	Av. Diss	Diss (SD)	% Contrib	Cum %
Macroalgae												
<i>Bossiella californica</i>	0.68	0.75	25.03	0.70	25.93	25.93	1.10	0.33	26.77	0.73	27.58	27.58
<i>Amphiroa beauvoisii</i>	0.19	0.09	6.50	0.34	6.74	32.67	0.18	0.10	5.83	0.34	6.01	33.59
<i>Padina caulescens</i>	0.01	0.39	6.46	0.31	6.70	39.36	–	0.40	5.55	0.29	5.72	39.31
<i>Padina mexicana</i>	0.09	0.11	6.34	0.34	6.57	45.93	0.08	0.12	6.77	0.35	6.97	46.28
<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i>	0.11	–	6.12	0.34	6.34	52.27	0.11	–	7.30	0.37	7.52	53.8
TOTAL	1.08	1.34			52.28		1.47	0.83			53.8	
Molluscs												
<i>Lithophaga aristata</i>	0.88	0.74	26.68	0.82	27.82	27.82	0.85	0.76	26.68	0.83	27.70	27.70
<i>Septifer zeteki</i>	0.24	0.33	12.23	0.50	12.75	40.58	0.35	0.21	12.02	0.50	12.48	40.18
<i>Hippoxis imbricatus</i>	–	3.04	8.47	0.35	8.84	49.41	3.04	–	8.51	0.34	8.84	49.01
TOTAL	1.12	4.11			49.41		4.24	0.97			49.02	
Crustaceans												
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	4.05	4.41	17.39	0.67	18.01	18.01	1.39	7.08	15.88	0.64	16.42	16.42
<i>Phimochirus</i> sp.	4.05	3.45	10.66	0.49	11.04	29.04	0.03	7.48	11.93	0.52	12.33	28.75
<i>Pilumnus pygmaeus</i>	0.53	20.81	8.07	0.40	8.35	37.40	0.01	21.33	8.92	0.43	9.22	37.97
<i>Petrolisthes manimaculis</i>	0.29	0.75	6.89	0.47	7.13	44.53	0.21	0.83	7.34	0.47	7.59	52.65

<i>Pisidia magdalenensis</i>	2.10	1.06	5.70	0.42	6.43	50.96	0.11	3.05	6.86	0.43	7.09	52.65
TOTAL	10.49	26.07			50.96		1.75	39.77			52.65	
Echinoderms												
<i>Ophiocnida hispida</i>	6.74	5.56	54.71	1.56	61.14	61.14	1.99	10.31	56.78	1.63	62.54	62.54
TOTAL	6.74	5.56			61.14		1.99	10.31			62.54	
Fish												
<i>Halichoeres dispilus</i>	15.73	5.93	20.22	0.98	24.57	24.57	18.58	5.65	21.14	1.09	25.86	25.86
<i>Thalassoma lucasanum</i>	8.53	4.57	10.92	0.82	13.28	37.85	11.75	3.00	10.68	1.04	13.06	38.92
<i>Stegastes flavilatus</i>	2.93	5.21	7.31	0.92	8.89	46.74	7.25	1.76	7.97	1.12	9.75	48.67
Total	27.19	11.14			46.74		37.58	10.41			48.67	

Appendix 1. Abundance of macroalgae (g 0.0625 m²), molluscs, crustaceans, echinoderms (org 0.0625 m²) and fish (fish 10 m²) species in the southern Gulf of California (IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle) / Abundancia de macroalgas (g 0,0625 m²), moluscos, crustáceos, equinodermos (org 0,0625 m²) y peces (fish 10 m²) en el sur del Golfo de California (IM = Islas Marietas, TE = Tehuamixtle).

CLASSE/			SITES		SEASONS	
ORDEN	FAMILY	SPECIE	IM	TE	SUMMER	WINTER
MACROALGAE						
Ulvophyceae						
Ulvales	Ulvaceae	<i>Ulva californica</i> Wille 1899	-	<0.01	<0.001	-
Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müller) Kützing 1845	0.003	-	0.003	-
		<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey 1849	-	0.013	-	0.013
Bryopsidales	Codiaceae	<i>Codium brandegeei</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	-	<0.01	-	<0.001
		<i>Codium simulans</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	-	0.008	-	0.009
	Halimedaceae	<i>Halimeda discoidea</i> Decaisne 1842	0.017	-	0.002	0.015
Phaeophyceae						
Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i> (C. Agardh) Greville 1830	0.111	0.001	0.112	-

		<i>Padina caulescens</i> Thivy 1945	0.034	0.084	0.002	0.115
		<i>Padina crispata</i> Thivy 1945	0.085	0.111	0.076	0.121
		<i>Padina durvillei</i> Bory Saint-Vincent 1827	-	0.576	0.576	-
		<i>Padina mexicana</i> E.Y. Dawson 1944	0.041	0.621	0.642	0.019
Fucales	Sargassaceae	<i>Sargassum liebmannii</i> J. Agardh 1847	-	1.45	1.45	-
Florideophyceae						
Geliadales	Pterocladaceae	<i>Pterocladia capillacea</i> (S.G. Gmelin) Bornet 1876	0.063	0.059	0.121	-
Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa beauvoisii</i> J.V. Lamouroux 1816	0.189	0.09	0.176	0.103
		<i>Bossiella californica</i> (Decaisne) P.C. Silva 1957	0.682	0.747	1.102	0.327
		<i>Corallina officinalis</i> var. <i>chilensis</i> (Decaisne) Kützing 1858	0.003	0.006	0.003	0.007
		<i>Jania tenella</i> (Kützing) Grunow 1874	0.009	0.388	-	0.398
Rhodymeniales	Faucheaceae	<i>Gloiocladia conjuncta</i> (Setchel & N.L. Gardner) R.E. Norris 1991	0.101	-	0.101	-
	Rhodymeniaceae	<i>Botryocladia pseudodichotoma</i> (Farlow) Kylin 1931	0.026	-	-	0.026
		<i>Botryocladia uvarioides</i> E.Y. Dawson 1944	0.574	-	0.574	-
	Lomentariaceae	<i>Gelidiopsis tenuis</i> Setchel & N.L. Gardner 1924	0.425	0.015	0.316	0.124

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

Ceramiales	Rhodomelaceae	<i>Bryothamnion pacificum</i> Taylor 1945	-	0.324	0.06	0.264
MOLLUSCS						
Aplacophora			0.013	0.05	0.063	-
Polyplacophora			0.013	0.013	0.025	-
Gastropoda						
Archaeogastropoda	Fissurellidae	<i>Fissurella nigrocineta</i> Carpenter, 1856	0.013	-	0.013	-
Neotaenioglossa	Caliptraeidae	<i>Crucibulum monticulus</i> S.S. Berry, 1969	0.025	0.05	0.075	-
	Turritellidae	<i>Turritella leucostoma</i> Valenciennes, 1832	0.013	-	0.013	-
	Epitoniidae	<i>Opalia funiculata</i> (Carpenter, 1857)	-	0.013	-	0.013
	Hipponicidae	<i>Hipponix imbricatus</i> Edmonson, 1933	-	3.038	3.038	-
	Triviidae	<i>Trivia pacifica</i> (Sowerby, 1832)	0.013	-	-	0.013
	Cypraeidae	<i>Cypraea albuginosa</i> Gray, 1825	0.013	-	-	0.013
		<i>Cypraea arabicula</i> Lamarck, 1811	0.038	0.013	0.05	-
		<i>Cypraea isabellamexicana</i> Stearns, 1893	0.013	-	0.013	-
	Muricidae	<i>Hexaplex regius</i> (Swainson, 1821)	0.013	-	0.013	-
		<i>Mancinella speciosa</i> (Valenciennes, 1832)	-	0.05	0.05	-

	<i>Mancinella triangularis</i> (Blainville, 1832)	-	0.05	0.05	-
Buccinidae	<i>Colubraria</i> sp.	0.013	-	-	0.013
Columbellidae	<i>Columbella aureomexicana</i> (Howard, 1963)	0.013	-	0.013	-
	<i>Columbella fuscata</i> Sowerby, 1832	0.013	0.05	0.05	0.013
	<i>Columbella haemastoma</i> Sowerby, 1832	0.013	-	0.013	-
	<i>Columbella major</i> (Sowerby, 1832)	0.013	-	-	0.013
	<i>Columbella sonsonatensis</i> (Mörch, 1860)	-	0.013	-	0.013
	<i>Columbella</i> sp. (juvenil) Lamarck, 1799	0.05	0.025	0.075	-
Conidae	<i>Conus archon</i> Broderip, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus gladiator</i> Broderip, 1833	0.063	0.025	0.05	0.038
	<i>Conus nux</i> Broderip, 1833	0.075	0.05	0.075	0.05
	<i>Conus purpuracens</i> Sowerby, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus princeps</i> Linnaeus, 1758	0.013	0.013	0.025	-
	<i>Conus tiaratus</i> Sowerby, 1833	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus vittatus</i> Hwass, 1792	-	0.013	-	0.013
	<i>Conus ximenes</i> Gray, 1839	-	0.013	-	0.013

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

	Fasciariidae	<i>Latirus hemphilli</i> Hertlein & Strong, 1951	-	0.013	0.013	-
		<i>Leucozonia cerata</i> (Wood, 1828)	0.038	0.038	0.075	-
		<i>Opeatostoma pseudodon</i> (Burrow, 1815)	0.013	0.113	0.1	0.025
Neogastropoda	Olividae	<i>Olivella gracilis</i> (Broderip & Sowerby, 1828)	0.013	-	-	0.013
	Marginellidae	<i>Volvarina taeniolata</i> Morch, 1860	0.013	-	0.013	-
	Cystiscidae	<i>Persicula phrygia</i> (Sowerby, 1846)	0.038	0.025	0.05	0.013
	Mitridae	<i>Mitra tristis</i> Broderip, 1836	0.013	-	0.013	-
Cephalaspidea	Bullidae	<i>Bulla gouldiana</i> Pilsbry, 1895	0.013	-	0.013	-
Bivalvia						
Arcoida	Arcidae	<i>Acar gradata</i> (Broderip & Sowerby, 1829)	0.013	-	0.013	-
	Arcidae		0.013	0.038	0.05	-
	Glycymerididae	<i>Glycymeris multicostata</i> (Sowerby, 1833)	0.013	0.013	0.025	-
Mytiloida	Mytilidae	<i>Lithophaga aristata</i> (Dillwyn, 1817)	0.875	0.738	0.85	0.763
		<i>Lithophaga plumula</i> (Hanley, 1843)	0.013	-	-	0.013
		<i>Modiolus capax</i> (Conrad, 1837)	0.05	0.288	0.338	-
		<i>Mytella guyanensis</i> (Lamarck, 1819)	0.038	0.05	0.075	0.013

		<i>Mytella strigata</i> (Hanley, 1843)	0.013	0.013	0.013	0.013
		<i>Septifer zeteki</i> Hertlein & Strong, 1946	0.238	0.325	0.35	0.213
Pterioida	Pteriidae	<i>Pinctada mazatlanica</i> (Hanley, 1856)	0.025	-	-	0.025
Limoida	Limidae	<i>Lima tetrica</i> Gould, 1851	0.013	-	0.013	-
Veneroida	Carditidae	<i>Cardites grayi</i> Dall, 1903	0.05	-	0.038	0.013
	Veneridae	<i>Chione</i> sp.	-	0.013	0.013	-
	Psammobiidae	<i>Gari regularis</i> (Carpenter, 1864)	0.013	-	0.013	-
	Semelidae	<i>Abra tepocana</i> Dall, 1915	0.013	-	0.013	-
	Cardiidae	<i>Trachycardium pristipleura</i> (Dall 1901)	0.013	-	0.013	-
	Cardiidae		-	0.013	0.013	-
Pholadomyoidea	Pandoridae		0.038	0.05	0.088	-
CRUSTACEANS						
Malacostraca						
Amphipoda	Ampithoidae		0.025	-	-	0.025
	Anamixidae		-	0.038	0.038	-
	Caprellidae		0.025	0.063	0.075	0.013

	Gammaridae		0.025	0.025	0.025	0.025	
	Lysianassidae		-	0.05	0.025	0.025	
	Megaluropidae		0.075	0.013	0.013	0.075	
	Melitidae		0.5	0.613	0.663	0.45	
	Philantidae	<i>Pariphinotus scabrosus</i> (J. L. Barnard, 1969)	-	0.013	-	0.013	
	Podoceridae		-	0.013	-	0.013	
Decapoda	Acidopsidae	<i>Acidops fimbriatus</i> Stimpson, 1871	-	0.05	0.025	0.025	
	Alpheidae	<i>Alpheus cf. websteri</i> Kingsley, 1880	0.25	0.888	0.575	0.563	
		<i>Alpheus malleator</i> Dana, 1852	-	0.038	-	0.038	
		<i>Alpheus</i> sp.	0.088	0.188	0.088	0.188	
	Dairidae	<i>Daira americana</i> Stimpson, 1860	-	0.025	0.025	-	
	Diogenidae	<i>Calcinus californiensis</i> Bouvier, 1898	0.05	0.05	0.088	0.013	
		<i>Clibanarius lineatus</i> (Milne, 1848)	-	0.038	-	0.038	
		<i>Paguristes</i> sp.	0.038	-	0.038	-	
			<i>Trizopagurus magnificus</i> (Bouvier, 1898)	-	0.075	-	0.075
	Epialtidae	<i>Acanthonyx petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834	0.013	0.175	0.013	0.175	

	<i>Epialtoides paradigmus</i> Garth, 1958	-	0.013	-	0.013
	<i>Epialtus minimus</i> Lockington, 1877	0.038	-	0.025	0.013
	<i>Pitho sexdentata</i> Bell, 1835	0.05	0.675	0.1	0.625
Inachidae	<i>Eucinetops rubellutus</i> Rathbun, 1923	-	0.013	0.013	-
	<i>Ericerodes casoae</i> Hendricks, 1987	0.15	0.225	0.1	0.275
	<i>Ericerodes veleronis</i> Garth, 1948	-	0.125	-	0.125
	<i>Stenorhynchus debilis</i> Smith, 1871	0.413	0.138	-	0.55
	<i>Inachoides laevis</i> Stimpson, 1860	0.025	0.025	-	0.05
Majidae	<i>Microphrys platysoma</i> (Stimpson, 1860)	-	0.013	-	0.013
	<i>Mithrax pygmaeus</i> Bell, 1835	-	0.013	-	0.013
	<i>Teleophrys cristulipes</i> Stimpson, 1860	0.038	-	0.038	-
Oziidae	<i>Eupilumnus xantusii</i> Stimpson, 1860	-	0.138	0.025	0.113
Paguridae	<i>Phimochirus</i> sp.	4.05	3.45	0.025	7.475
Palaemonidae	<i>Brachycarpus biunguiculatus</i> (Lucas, 1846)	-	0.013	0.013	-
	<i>Pontonia margarita</i> (Smith, 1869)	0.013	0.013	-	0.025
Panopeidae	<i>Acantholobulus mirafloresensis</i> (Abele & Kim, 1989)	4.05	4.413	1.388	7.075

	<i>Lophoxanthus lamellipes</i> (Stimpson, 1860)	0.025	0.038	0.05	0.013
Parthenopidae	<i>Ochtholambrus stimpsoni</i> (Garth, 1958)	0.188	0.738	0.325	0.6
	<i>Parthenope</i> sp.	0.088	0.1	0.1	0.088
	<i>Solenolambrus arcuatus</i> Stimpson, 1871	-	0.025	-	0.025
Pilumnidae	<i>Pilumnus pygmaeus</i> Boone, 1927	0.525	20.813	0.013	21.325
	<i>Pilumnus stimpsonii</i> Miers, 1886	-	0.013	-	0.013
Pinnotheridae	<i>Calyptraea theresgranti</i> (Glassell, 1933)	0.063	-	0.05	0.013
Porcellanidae	<i>Clastocheilus diffractus</i> (Haig, 1957)	-	0.013	0.013	-
	<i>Neopisosoma dohenyi</i> Haig, 1960	0.013	-	-	0.013
	<i>Orthochela pumila</i> Glassell, 1936	-	0.213	0.088	0.125
	<i>Pachycheles biocellatus</i> (Lockington, 1878)	-	0.063	0.05	0.013
	<i>Pachycheles spinidactylus</i> Haig, 1957	-	0.013	-	0.013
	<i>Petrolisthes edwardsii</i> (De Saussure, 1853)	-	0.025	-	0.025
	<i>Petrolisthes haigae</i> Chace, 1962	-	0.013	-	0.013
	<i>Petrolisthes hians</i> Nobili, 1901	0.013	0.025	0.025	0.013
	<i>Petrolisthes manimaculis</i> Glassell, 1945	0.288	0.75	0.213	0.825

		<i>Petrolisthes polymitus</i> Glassell, 1937	0.038	-	0.025	0.013
		<i>Petrolisthes sanfelipensis</i> Glassell, 1936	0.2	-	-	0.2
		<i>Pisidia magdalenensis</i> (Glassell, 1936)	2.1	1.063	0.113	3.05
	Trapeziidae	<i>Trapezia bidentata</i> (Forskål, 1775)	0.013	-	0.013	-
	Xanthidae	<i>Heteractaea lunata</i> (Lucas, 1844)	-	0.025	0.013	0.013
		<i>Lipaesthesius leeanus</i> Rathbun, 1898	-	0.025	0.025	-
		<i>Medaeus spinulifer</i> (Rathbun, 1898)	0.013	0.025	0.013	0.025
		<i>Paractaea sulcata</i> Stimpson, 1860	0.025	0.013	0.013	0.025
		<i>Platypodiella rotundata</i> Stimpson, 1860	-	0.1	-	0.1
		<i>Xanthodius stimpsoni</i> (A. Milne-Edwards, 1879)	0.025	-	-	0.025
	Xanthidae		0.925	0.225	0.125	1.025
Isopoda	Anthuridae	Anthuridae sp. 1	0.025	-	0.025	-
		Anthuridae sp. 2	-	0.025	0.025	-
		Anthuridae sp. 3	-	0.013	0.013	-
	Cirolanidae	Cirolanidae sp. 1	-	0.013	0.013	-
		Cirolanidae sp. 2	0.125	0.025	0.138	0.013

		Cirolanidae sp. 3	0.063	0.038	0.025	0.075
		Cirolanidae sp. 4	0.013	0.063	0.038	0.038
	Idoteidae		-	0.063	0.013	0.05
	Sphaeromatidae	<i>Paracerceis sculpta</i> (Holmes, 1904)	-	0.025	-	0.025
Mysida	Mysidae	<i>Mysida</i> sp.	-	0.013	-	0.013
Stomatopoda	Gonodactyloidae	<i>Neogonodactylus stanchi</i> (Schmitt, 1940)	-	0.013	-	0.013
Tanaidacea	Tanaidacea		-	0.013	-	0.013
Maxillopoda						
Sessilia	Balanidae	<i>Balanus</i> sp. 1	-	0.063	0.063	-
		<i>Balanus</i> sp. 2	-	0.338	0.3	0.038
		<i>Balanus</i> sp. 3	0.013	0.013	0.013	0.013
		<i>Megabalanus</i> sp.	0.05	0.088	0.063	0.075
ECHINODERMS						
Echinoidea						
Cidaroida	Cidariidae	<i>Eucidaris thouarsii</i> (Valenciennes, 1846)	0.113	0.013	0.075	0.05
Ophiuroidea						

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

Ophiurida	Ophiocomidae	<i>Ophiocoma aethiops</i> Lütken, 1859	0.088	0.038	0.063	0.063
		<i>Ophiocoma alexandri</i> Lyman, 1860	0.713	0.275	0.225	0.763
	Ophionereididae	<i>Ophionereis annulata</i> (Le Conte, 1851)	0.013	-	-	0.013
		<i>Ophionereis perplexa</i> Ziesenhenne, 1940	0.063	0.013	0.038	0.038
	Ophiactidae	<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller & Troschel, 1842)	-	0.05	0.038	0.013
		<i>Ophiactis simplex</i> (Le Conte, 1851)	0.1	0.113	0.088	0.125
	Amphiuridae	<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828)	0.013	-	-	0.013
		<i>Ophiocnida hispida</i> (Le Conte, 1851)	6.738	5.568	1.988	10.318
	Ophiotrichidae	<i>Ophiothela mirabilis</i> Verrill, 1867	0.525	0.875	1.188	0.213
		<i>Ophiothrix spiculata</i> Le Conte, 1851	0.6	0.684	0.247	1.038
FISH						
Chondrichthyes						
Myliobatiformes	Urolophidae	<i>Urobatis concentricus</i> Osburn & Nichols, 1916	0.025	0.011	-	0.036
	Dasyatidae	<i>Dasyatis dipterura</i> (Jordan & Gilbert, 1880)	-	0.006	-	0.006
Actinopterygii						
Anguiliformes	Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i> (Ahl, 1789)	0.006	-	-	0.006

		<i>Echidna nocturna</i> (Cope, 1872)	0.013	-	0.006	0.006
		<i>Gymnothorax castaneus</i> (Jordan & Gilbert, 1883)	0.006	-	-	0.006
Beryciformes	Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i> Valenciennes, 1846	-	0.138	-	0.138
Perciformes	Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1876)	0.013	-	0.013	-
		<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1840)	0.238	0.305	0.406	0.136
		<i>Serranus psittacinus</i> Valenciennes, 1846	0.056	-	-	0.056
	Carangidae	<i>Caranx sexfasciatus</i> Quoy & Gaimard, 1825	-	0.033	0.033	-
		<i>Gnathanodon speciosus</i> (Forsskål, 1775)	-	0.008	0.008	-
	Lutjanidae	<i>Lutjanus viridis</i> (Valenciennes, 1846)	-	0.513	0.513	-
	Haemulidae	<i>Haemulon flaviguttatum</i> Gill, 1862	-	0.148	0.058	0.09
	Sciaenidae	<i>Pareques cf. viola</i> (Gilbert, 1898)	-	0.025	-	0.025
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i> Gill, 1862	-	0.075	0.075	-
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860	0.248	0.114	0.146	0.216
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Gill, 1862)	0.065	0.167	0.188	0.044
	Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846	0.027	0.005	0.015	0.018
		<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Gill, 1863)	0.013	-	-	0.013

	Cirrhitidae	<i>Cirrhitus rivulatus</i> Valenciennes, 1846	-	0.005	-	0.005
	Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	-	0.042	0.042	-
		<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862	0.565	0.106	0.565	0.106
		<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)	0.044	0.1	0.115	0.029
		<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)	0.308	0.64	0.771	0.178
		<i>Stegastes rectifraenum</i> (Gill, 1862)	0.135	0.11	0.188	0.058
	Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	0.129	0.288	0.373	0.044
		<i>Halichoeres chierchiae</i> Di Caporiacco, 1948	0.308	0.015	0.31	0.013
		<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)	1.617	0.823	1.856	0.584
		<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	0.048	-	0.035	0.013
		<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)	0.158	0.092	0.206	0.044
		<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)	0.873	0.754	1.308	0.319
	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan & Evermann, 1898	0.021	0.025	0.04	0.006
		Acanthuridae	<i>Acanthurus nigricans</i> (Linnaeus, 1758)	0.006	-	0.006
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i> Steindachner 1876	-	0.008	0.008	-
	Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i> (Lacepède, 1798)	0.019	0.005	-	0.024

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

	<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)	0.006	0.008	0.015	-
	<i>Sphoeroides lobatus</i> (Steindachner, 1870)	0.006	-	0.006	-
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	-	0.053	0.013	0.04

Anexo 2. Artículo sometido: **Composición y estructura de las comunidades de crustáceos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco, México.**

Composición y estructura de las comunidades de crustáceos en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco, México

Composition and structure of crustacean communities of Islas Marietas, Nayarit and Tehuamixtle, Jalisco, Mexico

Verónica C. García-Hernández^{1,2}, Héctor Reyes-Bonilla³, Luis Hernández³, Eduardo F. Balart¹, Eduardo Ríos-Jara⁴, Salvador E. Lluch-Cota¹, Elisa Serviere-Zaragoza^{1*}

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Instituto Politécnico Nacional 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur, La Paz, B.C.S. 23096, México.

ebalart04@cibnor.mx, sluch@cibnor.mx, serviere04@cibnor.mx*

²Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas Nayarit, Bahía de Banderas, Nayarit. 63734, México. vgarcia@itbahiadebanderas.edu.mx

³Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., 23080, México.

hreyes@uabcs.mx, lghm@uabcs.mx

⁴Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Predio Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México. edurios@cucba.edu.mx

Resumen. En este estudio se describe la composición y estructura de las comunidades de crustáceos en dos arrecifes rocosos localizados en el área de Bahía de Banderas, Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco. La caracterización de crustáceos se hizo a partir de los muestreos realizados en Septiembre y Diciembre, 2010 y Marzo y Julio, 2011. Para cada sitio y temporada se estimó la riqueza de especies (S), abundancia (N), índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y equidad (J'), así como la distinción taxonómica promedio (Δ^+) y su variación (Λ^+). En Islas Marietas se revisaron 1,179 individuos, pertenecientes a 41 especies. Las familias mejor representadas fueron Porcellanidae (2 géneros y 4 especies) y Xanthidae (3 géneros y 4 especies). En Tehuamixtle se procesaron 2,938 individuos, para un total de 67 especies. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae (5 géneros y 8 especies) y Xanthidae (5 géneros y 6 especies). En ambos sitios se obtuvo una marcada diferenciación estacional, con valores mayores en los índices ecológicos y taxonómicos en invierno respecto al verano.

Palabras clave: Diversidad, ecología, distinción taxonómica

Abstract. In this study the composition and structure of communities of crustaceans at two rocky reefs located in the area of Bahía de Banderas, Islas Marietas, Nayarit and Tehuamixtle, Jalisco were described. Characterization of crustaceans was made from the samples taken in September and December 2010 and March and July 2011. For each site and season, species richness (S), abundance (N), Shannon-Wiener diversity index (H') evenness (J'), as the average taxonomic distinction ($\Delta +$) and its variation ($\Lambda +$) were estimated. In Islas Marietas, 1,179 individuals were obtained, belonging to 41 species. The families Porcellanidae (2 genera and 4 species) and Xanthidae (3 genera and 4 species) were the best represented. In Tehuamixtle, 2,938 individuals belonging to 67 species were reviewed. The families Porcellanidae (5 genera and 8 species) and Xanthidae (5 genera and 6 species) had the major number of species. At both sites a marked seasonal difference was obtained, with higher values in the ecological and taxonomic indices in winter compared with summer.

Key words: Biodiversity, ecology, taxonomic distinctness

Introducción

Los crustáceos pertenecen al grupo de los artrópodos, y se caracterizan por tener un caparazón duro que sirve de exoesqueleto, dos pares de antenas en la región cefálica y un par de apéndices multiarticulados en cada segmento del cuerpo (Brusca y Brusca, 2003). Se han descrito cerca de 18,000 especies de crustáceos, de las cuales unas 3,000 son fósiles y de las 15,000 restantes la gran mayoría son marinos, aunque se encuentran también representantes en agua dulce y algunas especies son terrestres (Brusca y Brusca, 2003). Las formas más comunes y familiares de crustáceos son los camarones, los langostinos, las langostas y los cangrejos (Hendrickx y Harvey, 1999). La gran diversidad morfológica de los crustáceos es reflejo de la diversidad de nichos que pueden ocupar, lo cual les permite desempeñar diferentes funciones ecológicas en los ecosistemas, incluyendo el jugar papeles como parásitos, herbívoros, carnívoros y omnívoros (Brusca, 1980). Por todo lo anterior, los crustáceos son importantes componentes de las comunidades bentónicas al fungir como transmisores de energía hacia los consumidores superiores como peces, aves y mamíferos, incluyendo al hombre.

En las costas del Pacífico tropical mexicano, la gran mayoría de los estudios sobre crustáceos se han realizado en el Golfo de California abarcando análisis ecológicos, taxonómicos, pesqueros y de distribución geográfica (Wicksten y Hendrickx, 2003; García-Madriral, 2007; Gasca, 2009). En contraste, en el área comprendida entre Bahía de Banderas (Nayarit-Jalisco) a Chiapas, existe un limitado conocimiento del grupo, destacándose algunos trabajos sobre grupos particulares o ampliaciones de distribución (Martínez-Guerrero, 2007; Jarquín-González y García-Madriral, 2010;

Hernández et al., 2013) y evaluaciones de especies con importancia pesquera como langostas (Pérez-González, 2002) y jaibas (Landa-Jaime et al., 2001). Además, recientemente se reportó la abundancia de tres especies de isópodos en Islas Marietas, Nayarit, las cuales muestran una relación positiva entre la temperatura del agua y la densidad total de individuos (Cruz-García et al., 2013). Para la región citada del Pacífico tropical mexicano, los estudios de corte sinecológico sobre la fauna de crustáceos se reducen a la publicación de Álvarez del Castillo et al. (1992) quienes registraron 19 familias y 74 especies, en Barra de Navidad, Jalisco, de las que las familias Xanthidae (17 especies) y Porcellanidae (12 especies) fueron las de mayor riqueza específica.

Dado que la mayoría de los trabajos relativos a crustáceos presentes en la costa central y sur del Pacífico mexicano se han orientado al registro y distribución de los distintos grupos taxonómicos, el objetivo de la presente contribución fue analizar la composición y estructura de crustáceos de dos arrecifes rocosos de la costa central del Pacífico mexicano a lo largo de un ciclo anual. Este puede ser considerado como el primer estudio de su tipo para la región citada, el cual contribuirá a mejorar el conocimiento sobre crustáceos en la región.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en dos arrecifes rocosos ubicados en el área de Bahía de Banderas: Islas Marietas, Nayarit y el campo pesquero de Tehuamixtle, Jalisco a 50 km al sur de las islas (Fig. 1). Las islas son consideradas sitio RAMSAR y área natural protegida con la categoría de Parque Nacional desde 2005, mientras que

Tehuamixtle no está bajo algún esquema de conservación. En el área general, la circulación oceánica varía estacionalmente debido a que es el punto de convergencia de tres importantes sistemas de corrientes marinas: a) la Corriente de California que fluye hacia el sur con aguas frías y de baja salinidad; b) la Corriente de Costa Rica que fluye hacia el norte, con aguas cálidas de salinidad intermedia (Badán Dangon, 1997) y c) las masas de agua densa y cálida del Golfo de California, la cual es transportada hacia el sur. Estas masas de agua convergen en esta región y se unen a la Contracorriente Nor-ecuatorial (Carriquiry y Reyes, 1997). El área es también una zona de transición entre dos provincias zoogeográficas y en consecuencia una zona de mezcla de especies del Golfo de California, Pacífico tropical y especies de regiones templadas (Robertson y Allen, 2008). Los registros diarios de temperatura del agua de mar a 6 metros de profundidad mostraron una variación promedio mensual de 19.4°C en Febrero (invierno) hasta 29.7°C en Julio (verano) (*datos no publicados*). La salinidad cerca de la costa es fuertemente afectada por el aporte de agua dulce de ríos y arroyos durante la temporada de lluvias de Junio a Octubre, con un periodo de secas el resto del año (Noviembre a Mayo; Hernández-Herrera et al., 2005).

Trabajo de campo y laboratorio. Considerando la estacionalidad oceánica, Islas Marietas y Tehuamixtle fueron visitados dos veces durante el verano (Septiembre 2010 y Julio 2011) y dos durante el invierno (Diciembre 2010 y Marzo 2011). En cada viaje, se colectaron a mano mediante técnicas de buceo autónomo, todos los especímenes de flora y fauna presentes en 10 cuadrantes ubicados al azar (25 x 25 cm) a lo largo de dos transectos de 50 m orientados paralelamente a la línea de costa, a dos profundidades

6-8 m y 9-12 m (n=20), para un total de 160 cuadrantes para ambos sitios y fechas. Los especímenes se depositaron en bolsas de plástico y se preservaron en una solución de formol y agua de mar (1:9) para su transporte y posterior análisis. En el laboratorio, los especímenes fueron separados y se registró el número de individuos por especie. Posteriormente, los especímenes fueron identificados al mínimo nivel taxonómico posible (Manning y Holthuis, 1981; Bowman y Abele, 1982; Hendrickx, 1999). A pesar de que algunos ejemplares no fueron determinados a especie, las características morfológicas de las formas, permitieron considerarlas como entidades diferentes por lo que así fueron incluidas en los análisis ecológicos.

Análisis de datos. Se realizaron curvas de acumulación de especies mediante los estimadores no paramétricos Chao 1 y Bootstrap para evaluar la eficiencia del muestreo en cada uno de los sitios. Las curvas se construyeron con 10 000 aleatorizaciones sin reemplazo mediante el programa PRIMER-6 (PRIMER-E, Ivybridge, UK; Clarke y Gorley, 2006).

La estructura de la comunidad de crustáceos se describió a partir de la riqueza de especies (S), abundancia (N), índice de diversidad de Shannon-Wiener ($H' \log_{10}$) y equidad (J'). También se estimó la distinción taxonómica promedio (Δ^+) y su variación (Λ^+) para cada sitio y temporada. Estos últimos indicadores evidencian la relación entre los organismos incorporando la identidad de cada especie dentro de la muestra, y calculando la longitud promedio entre pares de todas las especies, de acuerdo a un árbol taxonómico construido a partir de la clasificación Linneana. El índice de distinción taxonómica requiere sólo la lista de especies para su cálculo y no considera el

esfuerzo de muestreo (Clarke y Warwick, 1998). Para los análisis de distinción taxonómica se elaboró una matriz de agregación con cinco niveles taxonómicos (especie, género, familia, orden y clase) con base en la clasificación para crustáceos propuesta por el Sistema Internacional de Información Taxonómica (International Taxonomic Information System, ITIS⁴) Los análisis de Δ^+ y Λ^+ se realizaron en PRIMER-6.

Una vez que todos los índices fueron estimados, se realizó un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA; Anderson, 2001) para determinar diferencias en la estructura de la comunidad usando temporada como factor en cada sitio. Además, se utilizó el coeficiente de Bray-Curtis para comparar la similitud entre sitios y temporadas a través de un modelo de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), y finalmente, se aplicó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) calculado con PRIMER-6. Este análisis se utilizó para identificar las especies que contribuyeron mayormente a las diferencias entre las temporadas de cada sitio.

Resultados

En Islas Marietas se recolectaron 1,179 individuos, pertenecientes a 41 especies distribuidas en 31 géneros, 20 familias, 4 órdenes y 2 clases. Las familias mejor representadas fueron Porcellanidae (2 géneros y 4 especies) y Xanthidae (3 géneros y 4 especies). El orden Decapoda, con 11 familias, presentó el mayor número de especies (30), seguido del orden Isopoda con 2 familias y 4 especies (Apéndice I). El

¹www.itis.gov

valor máximo de riqueza esperada con los estimadores Chao 1 y Bootstrap fue de 45 y 46 especies respectivamente, indicando que la representatividad del muestreo fue de más del 89 % de las especies esperadas (Fig. 2a). Las especies más abundantes fueron los cangrejos *Acantholobulus mirafloresensis*, *Phimochirus* sp. y *Pisidia magdalenensis*. La riqueza de especies, abundancia, índice de diversidad de Shannon-Wiener y equidad, así como la distinción taxonómica promedio, presentaron valores significativamente mayores en invierno con respecto al verano (Cuadro I).

En Tehuamixtle se revisaron 2,938 individuos. En total, se identificaron 67 especies pertenecientes a 47 géneros, 30 familias, 7 órdenes y 2 clases. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae (5 géneros y 8 especies) y Xanthidae (5 géneros y 6 especies). El orden Decapoda, presentó el mayor número de especies (42), agrupadas en 13 familias, seguido del orden Isopoda con 8 especies y 4 familias (Apéndice I). El valor máximo de riqueza esperada fue de 83 (Chao 1) y 78 (Bootstrap), teniéndose que la representatividad del muestreo fue de más del 80 % de las especies esperadas (Fig. 2b). Las especies más abundantes fueron los cangrejos *Pilumnus pygmaeus*, *Acantholobulus mirafloresensis* y *Phimochirus* sp. De manera similar a lo observado en Islas Marietas, los índices ecológicos y taxonómicos presentaron diferencias significativas, con valores más altos en invierno con respecto al verano (Cuadro I).

En total se identificaron 78 especies para ambos sitios, agrupadas en 58 géneros, 33 familias, 5 órdenes y 2 clases. Todos los índices fueron mayores en Tehuamixtle con respecto a los valores estimados en Islas Marietas, aunque no hubo

diferencias significativas (Cuadro I). Todos los valores de Δ^+ y Λ^+ se encuentran dentro del intervalo del 95% de confianza en ambos sitios (Fig. 3). El NMDS presentó un valor de estrés menor a 0.01 y muestra que, en general, la composición de la comunidad se agrupa respondiendo a la variación entre temporadas, a excepción de una muestra para las islas (Fig. 4). Esto último, en coincidencia con las diferencias estadísticamente significativas en todos los indicadores entre temporadas en ambos sitios (Cuadro I). De acuerdo con el análisis SIMPER, 3 de las 78 especies contribuyeron con el 50% a la disimilitud entre temporadas en Islas Marietas, mientras que en Tehuamixtle 7 especies contribuyeron con el 54% a la disimilitud (Cuadro II).

Discusión

En este estudio, el esfuerzo aplicado rebasó el 80% de eficiencia en la detección de especies en ambos sitios (Fig. 2), por lo que se espera que futuros muestreos en otras localidades de la bahía, a diferentes profundidades o sobre distintos sustratos en las zonas de estudio, seguramente permitirán registrar más especies de crustáceos y complementar el inventario que hasta ahora se tiene. De las 78 especies de crustáceos registradas en los sitios de estudio, el grupo más numeroso fue el de los decápodos con 53 especies (67.9%, Apéndice 1), lo cual representa aproximadamente el 3% de las especies marinas de decápodos reportadas para México (un total de 1,597, Álvarez et al., 2014). Otros trabajos, se han realizado sólo con decápodos de ambientes particulares, como por ejemplo, el realizado en Barra de Navidad, Jalisco, que es una localidad cercana ($19^{\circ} 11'N$ y $104^{\circ}40'O$) al área del presente estudio (Álvarez del Castillo et al.,

1992) y los desarrollados en arrecifes coralinos en Huatulco (Ramírez-Luna et al., 2002) y en el suroeste del golfo de California (Hernández et al., 2010).

En Islas Marietas, Hernández et al. (2013) reportaron apenas 14 especies de decápodos (camarones y cangrejos) en asociación con corales, una cifra muy inferior a la encontrada en el presente trabajo (Apéndice 1). Además, llama la atención que en un informe realizado para Humedales Ramsar no se citan crustáceos como componentes de la fauna en dichas islas (Anónimo, 2003). Estas diferencias deben estar asociadas al intenso esfuerzo de muestreo realizado durante la presente investigación en esa zona insular, que permitió observar mayor número de taxa. Una vez, mas los resultados aquí presentados resaltan la necesidad de orientar esfuerzos mas finos al análisis del elenco sistemático de crustáceos en las islas, así como para ampliar nuestro conocimiento en el resto del Pacífico mexicano.

En este trabajo las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae y Xanthidae, lo que coincide con lo reportado en otros arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico americano (Hendrickx, 1993; Boschi, 2000). En contraste, los camarones Caridea estuvieron poco representados en ambos sitios estudiados en la costa de Jalisco, aunque han sido registrados en diferentes localidades del Pacífico mexicano principalmente en sustratos coralinos (Hermoso-Salazar, 1999; Hernández et al., 2013). Dicha diferencia posiblemente se debe a la selectividad de los carideos por asociarse con otros invertebrados como corales o asteroideos, mientras que en el presente estudio el sustrato muestreado fue principalmente un fondo rocoso con crecimientos macroalgales.

Por su parte, las especies que presentaron mayor abundancia en el presente estudio, no han sido registradas como especies dominantes en otras localidades arrecifales del occidente de México (Villalobos-Hiriart et al., 1989; Álvarez del Castillo et al., 1992; Ramírez-Luna et al., 2002), y la discrepancia puede estar relacionada al método de colecta y al sustrato donde se realizaron los muestreos del presente estudio, esto es arrecifes rocosos vs arrecifes coralinos. En corales hay camarones simbioses que no son encontrados en otros ambientes (Hernández et al., 2010).

Entre localidades de muestreo, la riqueza de crustáceos fue mayor en Tehuamixtle que en las Islas Marietas, pero no significativamente. En este sentido, Cruz-García et al. (2013) mencionaron que la fauna de isópodos en las Islas Marietas correspondía a especies que habían sido registradas en litorales de la costa mexicana del Pacífico y que posiblemente se dispersaron a las islas debido a la relativa cercanía de ellas con el macizo continental. Lo anterior, sugiere que quizá los crustáceos registrados en el presente estudio colonizaron las Marietas por migraciones desde el litoral continental, de ahí que la mayor cantidad de especies en la localidad continental. Además en zonas continentales hay más microhabitats que en islas, lo que favorece la mayor riqueza (Correa-Sandoval y Carvacho-Bravo., 1992; Lara-Lara et al., 2008).

En ambos sitios, la composición y estructura de los ensamblajes de crustáceos cambio significativamente de una temporada a otra, obteniéndose mayores valores en los índices ecológicos y taxonómicos en invierno (temporada fría) en comparación con el verano (temporada cálida, Cuadro I). Al respecto, Ramírez-Luna et al. (2002) reportaron una mayor riqueza, diversidad de Shannon-Wiener y abundancia de

especies de decápodos durante invierno en Huatulco, localidad ubicada en la porción sur del Pacífico tropical mexicano (16°N). Futuros trabajos permitirán confirmar los cambios en los ensamblajes de crustáceos en distintas escalas temporales en el Pacífico mexicano.

Agradecimientos

A Alejandra Mazariegos Villarreal y Alejandra Piñon del CIBNOR por su apoyo técnico en trabajo de laboratorio y campo. A Patricia Salazar, Adrián Maldonado y Joel Flores Anduaga† del Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas por su apoyo en los muestreos. A Carmen Esqueda, Norma Arcelia Barrientos y Cristian Galván del Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura, Departamento de Ecología, Universidad de Guadalajara por apoyo en laboratorio. A Manuel Ayón-Parente, CUCBA por su apoyo en la identificación de cangrejos anomuros; a A.M. Hermoso-Salazar, CONABIO y M. Hendrickx, M. UNAM por su apoyo en la validación de los demás crustáceos. Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Proyecto EP019), a la Dirección General de Educación Superior Tecnológica (Proyecto 3333.10-P), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT; por la beca 25992 y el proyecto 179327). V.C.G.H. fue becaria CONACYT 95021. Permiso de Pesca de Fomento SAGARPA DGOPA.00543.020211.-0170.

Literatura citada

- Álvarez del Castillo, C. M., M. Hendrickx y S. Rodríguez. 1992. Crustáceos decápodos de la laguna Barra de Navidad, Jalisco, México. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 27:1-9.
- Alvárez, F., J. L. Villalobos, M. E. Hendricks, E. Escobar-Briones, G. Rodríguez-Almaraz y E. Campos. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl.* 85: S208-S219.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Badán Dangon, A. R. F. 1997. La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. *In Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía # 3. Cap 5*, M. F. Lavín (ed). Unión Geofísica Mexicana, México. p. 99-112.
- Boschi, E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13:1-63.
- Bowman, T. E. y L. G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. *In The biology of Crustacea: Systematics, the fossil record, and biogeography*, D.E. Blis (ed.). Academic Press, New York. p. 1-27.
- Brusca, R. C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona, Tucson, Arizona. 513 p.
- Brusca, R. y G. Brusca. 2003. *Invertebrados* 2º ed. Interamericana. España. 1005 p.

- Carriquiry, J. D. y H. Reyes-Bonilla. 1997. Estructura y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas* 23(2):227-248.
- Clarke, K. y R. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Ivybridge, UK.
- Clarke, K. y R. Warwick. 1998. Quantifying structural redundancy in ecology communities. *Oecologia* 113:278-289.
- Correa-Sandoval, F. y A. Carvacho-Bravo. 1992. Efecto de la “Barrera de las Islas” en la distribución de los braquiuros (Crustácea: Decapoda) en el Golfo de California. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 20:1-12.
- Cruz-García, R., A. L. Cupul-Magaña, M. E. Hendrickx y A. P. Rodríguez-Troncoso. 2013. Abundance of three species of isópoda (Peracarida, Isopoda) associated with coral reef environment in Pacific Mexico. *Crustaceana* 86:1664-1674.
- García-Madrugal, M. S. 2007. Clave ilustrada para las familias de anfípodos gamáridos (Peracarida: Amphipoda) litorales del Pacífico oriental tropical y glosario de términos. *Ciencia y Mar* 11: 3–27.
- Gasca, R. 2009. Hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in Mexican waters of the Pacific Ocean, *Pacific Science* 63:83-95.
- Hendrickx, M. E. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. *In* Biodiversidad Marina y Costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México. p. 271-318.

- Hendrickx, M. E. 1999. Los cangrejos braquiuros del Pacífico Mexicano (Crustacea: Brachyura: Majoidea y Parthenopoidea) del Pacífico mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 178 p.
- Hendrickx, M.E. y A.W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. *Belgian Journal of Zoology* 129: 363-389.
- Hendrickx, M. E. y A. W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Belgian Journal of Zoology*. 129:363-389.
- Hermoso-Salazar A. M. 1999. Camarones carideos (Crustacea: Decapoda) intermareales del Pacífico Tropical mexicano: de Isla María Madre a las bahías de Huatulco. Tesis de Maestría UNAM. México, 185 p.
- Hernández-Herrera, R., S. Ibarra-Obando, M. Mora-Navarro. 2005. Macroalgae community structure in southern coast of Jalisco, México. *Scientia-CUCBA* 7(2):139-154.
- Hernández, L., E. F. Balart y H. Reyes-Bonilla. 2009. Effect of hurricane John (2006) on the invertebrates associated with corals in Bahía de La Paz, Gulf of California. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft. Lauderdale, Florida. 301–304.
- Hernández, L., H. Reyes-Bonilla y E.F. Balart. 2010. Efecto del blanqueamiento de coral por baja temperatura en los crustáceos decápodos asociados a arrecifes del suroeste del Golfo de California. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:S113–S119.

- Hernández, L., G. Ramírez-Ortiz y H. Reyes-Bonilla. 2013. Coral-associated decapods (Crustacea) from the Mexican tropical Pacific coast. *Zootaxa* 3609 (5): 451-464.
- Jarquín-González, J. y M.S. García-Madrigal. 2010. Tanaidáceos (Crustacea: Peracarida) de los litorales de Guerrero y Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: S51-S61.
- Landa-Jaime, V., J. E. Michel-Morfin y J. Arciniega-Flores. 2001. Variación estacional de los crustáceos de la familia portunidae en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Bol. Centro de Inv. Biol* 35(2):178-197.
- Lara-Lara, J. R., J. A. Arreola-Lizárraga, L. E. Calderon-Aguilera, V. F. Camacho-Ibar, G. De La Lanza-Espino, A. Escofet-Giansone, M. I. Espejel-Carvajal, M. Guzmán-Arroyo, L. B. Ladah, M. López-Hernández, A. E. Meling-López, P. Moreno-Casasola Barceló, H. Reyes-Bonilla, E. Ríos-Jara y J. A. Zertuche-González. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. *In* Capital Natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 109-134
- Manning, R. B. y L. B. Holthuis. 1981. West african brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306:1-379.
- Martínez-Guerrero, B. 2007. Nuevos registros de camarones carídeos intermareales (Crustacea: Caridea) de la costa de Oaxaca, México. *In* Contribuciones al estudio de los Crustáceos del Pacífico este, M. E. Hendrickx (ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. p. 47-53.

- Pérez-González, R. 2002. Analysis of *Panulirus inflatus* (Bouvier) and *P. gracilis* (Streets) lobster catches on the Mexican Pacific coast. Proc. III Workshop Mexico-Cuba'97. Spiny lobsters of America. Ciencias del Mar, UAS, 15.
- Ramírez-Luna S., G. De la Cruz-Aguero y N. Barrientos-Luján. 2002. Variación espacio-temporal de Porcellanidae, Mojoidea y Xanthoidea asociados a corales *Pocillopora* en bahías de Huatulco, México. Contribuciones al estudio de los Crustáceos del Pacífico Este. 1:233-254.
- Robertson, D. y G. Allen. 2008. Peces costeros del Pacífico oriental tropical: Sistema de información en línea. Versión 1.0 (2008). Instituto Smithsonian de Investigaciones. www.neotropicalfishes.org.
- Villalobos-Hiriart J. L., J. C. Nates R., A. C. Diaz B., M. D. Valle M., P. Flores H., E. Lira F. y P. Schmidtsdorf V. 1989. Listados faunísticos de México I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las Islas del Golfo de California, México. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 114 pp.
- Wicksten, M. K. y M. E. Hendrickx. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific. Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 2:49-76.
- Cuadro I. PERMANOVA basado en la disimilaridad de Bray-Curtis en las dos localidades de estudio para la S , riqueza; N , número de organismos; J' , equidad; H' , diversidad de Shannon-Weaver; Δ^+ , promedio de distinción taxonómica; Λ^+ , variación de distinción taxonómica. Diferencias entre temporadas, $**P < 0.01$.

	Islas Marietas			Tehuamixtle		
	Verano	Invierno	Total	Verano	Invierno	Total
S	1.87 (0.40)	3.55 (0.52)**	2.71(0.34)	2.55 (0.57)	4.62 (0.69)**	3.58 (0.46)
N	5.0 (1.3)	24.45 (5.13)**	14.73 (2.8)	5.7 (1.8)	67.6 (29.8)* *	36.72 (15.28)
H' (Log ₁₀)	0.42 (0.09)	0.70 (0.09)**	0.56 (0.07)	0.58 (0.12)	0.81 (0.11)**	0.70 (0.08)
J'	0.31 (0.06)	0.50 (0.05)**	0.41 (0.04)	0.41 (0.07)	0.49 (0.06)**	0.45 (0.05)
Δ^+	15.75 (3.22)	25.05 (2.86)**	20.41 (2.20)	18.24 (3.36)	23.78 (2.76)**	21.01 (2.18)
Λ^+	30.84 (10.08)	28.38 (6.50)	29.62 (5.96)	51.34 (16.36)	54.12 (10.79)**	52.73 (9.73)

Cuadro II. Resumen de los resultados del SIMPER, mostrando los valores de abundancia relativa entre temporadas con la contribución de disimilaridad entre temporadas para cada sitio.

Islas Marietas						
Taxa	Verano	Invierno	Prom. Diss	D.E. Diss	% Contrib	% Acum
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	2.58	5.53	23.72	0.88	24.84	24.84
<i>Phimochirus</i> sp.	0.05	8.05	15.60	0.67	16.34	41.18
<i>Pisidia magdalenensis</i>	0.05	4.15	8.71	0.42	9.12	50.30
Tehuamixtle						
<i>Pilumnus pygmaeus</i>	0.03	41.60	12.47	0.50	12.84	12.84
<i>Petrolisthes manimaculis</i>	0.30	1.20	9.53	0.56	9.82	22.66
<i>Phimochirus</i> sp.	-	6.90	8.21	0.37	8.45	31.12
<i>Acantholobulus mirafloresensis</i>	0.20	8.63	7.10	0.38	7.31	38.43

<i>Ochtholambrus stimpsoni</i>	0.63	0.85	5.46	0.37	5.63	44.05
<i>Pitho sexdentata</i>	0.10	1.25	5.46	0.54	5.62	49.68
<i>Pisidia magdalenensis</i>	0.18	1.95	4.99	0.58	5.14	54.82

Apéndice. 1. Densidad promedio de crustáceos (org/ 0.0625 m²) por temporada en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

Clase/Orden/Familia	Especie	Islas Marietas		Tehuamixtle	
		Verano	Invierno	Verano	Invierno
MAXILLOPODA					
<i>Sessilia</i>					
Balanidae	<i>Balanus</i> sp. 1	-	-	0.0063	-
	<i>Balanus</i> sp. 2	-	-	0.0300	0.0038
	<i>Balanus</i> sp. 3	-	0.0013	0.0013	-
	<i>Megabalanus</i> sp.	0.0038	0.0013	0.0025	0.0063

MALACOSTRAC

A

Amphipoda

Ampithoidae	-	0.0025	-	-
Anamixidae	-	-	0.0038	-
Caprellidae	0.0013	0.0013	0.0063	-
Gammaridae	0.0013	0.0013	0.0013	0.0013
Lysianassidae	-	-	0.0025	0.0025
Megaluropidae	0.0013	0.0063	-	0.0013
Melitidae	0.0338	0.0163	0.0325	0.0288

Pariphinotus

	<i>scabrosus</i> (J. L.	-	-	-
	Barnard, 1969)			0.0013
Philantidae				
Podoceridae		-	-	-
Tanaidacea		-	-	-

Isopoda

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

Anthuridae	Anthuridae sp. 1	0.0025	-	-	-
	Anthuridae sp. 2	-	-	0.0025	-
	Anthuridae sp. 3	-	-	0.0013	-
	Cirolanidae sp.				
Cirolanidae	1	-	-	0.0013	-
	Cirolanidae sp.				
	2	0.0113	0.0013	0.0025	-
	Cirolanidae sp.				
	3	0.0025	0.0038	-	0.0038
	Cirolanidae sp.				
	4	-	0.0013	0.0038	0.0025
Idoteidae		-	-	0.0013	0.0050
	<i>Paracerceis</i>				
	<i>sculpta</i>	-	-	-	0.0025
Sphaeromatidae	(Holmes, 1904)				
	<i>Mysida</i>				
Mysidae	<i>Mysida</i> sp.	-	-	-	0.0013

Stomatopoda

Neogonodactylu

s stanschi - - - 0.0013

Gonodactyloidae (Schmitt, 1940)

Decapoda

Acidops

fimbriatus - - 0.0025 0.0025

Acidopsidae Stimpson, 1871

Alpheus cf.

websteri 0.0088 0.0163 0.0488 0.0400

Alpheidae Kingsley, 1880

Alpheus

malleator Dana, - - - 0.0038

1852

Alpheus sp. 0.0013 0.0075 0.0075 0.0113

Daira

americana - - 0.0025 -

Dairidae Stimpson, 1860

	<i>Calcinus</i>				
	<i>californiensis</i>	0.0038	0.0013	0.0050	-
Diogenidae	Bouvier, 1898				
	<i>Clibanarius</i>				
	<i>lineatus</i> (Milne, 1848)	-	-	-	0.0038
	<i>Paguristes</i> sp.	0.0038	-	-	-
	<i>Trizopagurus</i>				
	<i>magnificus</i> (Bouvier, 1898)	-	-	-	0.0075
	<i>Acanthonyx</i>				
	<i>petiverii</i> H. Milne Edwards, 1834	0.0013	-	-	0.0175
Epialtidae					
	<i>Epialtoides</i>				
	<i>paradigmus</i> Garth, 1958	-	-	-	0.0013
	<i>Epialtus</i>				
	<i>minus</i>	0.0025	0.0013	-	-

	Lockington,				
	1877				
	<i>Pitho</i>				
	<i>sexdentata</i> Bell,	0.0050	-	0.0050	0.0625
	1835				
	<i>Eucinetops</i>				
	<i>rubellutus</i>	-	-	0.0013	-
Inachidae	Rathbun, 1923				
	<i>Ericerodes</i>				
	<i>casoae</i>	0.0038	0.0113	0.0063	0.0163
	Hendricks, 1987				
	<i>Ericerodes</i>				
	<i>veleronis</i> Garth,	-	-	-	0.0125
	1948				
	<i>Stenorhynchus</i>				
	<i>debilis</i> Smith,	-	0.0413	-	0.0138
	1871				
	<i>Inachoides</i>				
	<i>laevis</i> Stimpson,	-	0.0025	-	0.0025

García-Hernández et al. Crustáceos en arrecifes rocosos

	1860				
	<i>Microphrys</i>				
	<i>platysoma</i>	-	-	-	0.0013
	(Stimpson,				
Majidae	1860)				
	<i>Mithrax</i>				
	<i>pygmaeus</i> Bell,	-	-	-	0.0013
	1835				
	<i>Teleophrys</i>				
	<i>cristulipes</i>	0.0038	-	-	-
	Stimpson, 1860				
	<i>Eupilumnus</i>				
	<i>xantusii</i>	-	-	0.0025	0.0113
Oziidae	Stimpson, 1860				
Paguridae	<i>Phimochirus</i> sp.	0.0025	0.4025	-	0.3450
	<i>Brachycarpus</i>				
	<i>biunguiculatus</i>	-	-	0.0013	-
Palaemonidae	(Lucas, 1846)				
	<i>Pontonia</i>	-	0.0013	-	0.0013

	<i>margarita</i>				
	(Smith, 1869)				
	<i>Acantholobulus</i>				
	<i>mirafloresensis</i>	0.1288	0.2763	0.0100	0.4313
Panopeidae	(Abele & Kim, 1989)				
	<i>Lophoxanthus</i>				
	<i>lamellipes</i>	0.0025	-	0.0025	0.0013
	(Stimpson, 1860)				
	<i>Ochtholambrus</i>				
	<i>stimpsoni</i>	0.0013	0.0175	0.0313	0.0425
Parthenopidae	(Garth, 1958)				
	<i>Parthenope</i> sp.	0.0025	0.0063	0.0075	0.0025
	<i>Solenolambrus</i>				
	<i>arcuatus</i>	-	-	-	0.0025
	Stimpson, 1871				
	<i>Pilumnus</i>				
Pilumnidae	<i>pygmaeus</i>	-	0.0525	0.0013	2.0800

	Boone, 1927				
	<i>Pilumnus</i>				
	<i>stimpsonii</i>	-	-	-	0.0013
	Miers, 1886				
	<i>Calyptraeathere</i>				
	<i>s granti</i>	0.0050	0.0013	-	-
Pinnotheridae	(Glassell, 1933)				
	<i>Clastotoechus</i>				
	<i>diffRACTUS</i> (Haig,	-	-	0.0013	-
Porcellanidae	1957)				
	<i>Neopisosoma</i>				
	<i>dohenyi</i> Haig,	-	0.0013	-	-
	1960				
	<i>Orthochela</i>				
	<i>pumila</i> Glassell,	-	-	0.0088	0.0125
	1936				
	<i>Pachycheles</i>				
	<i>biocellatus</i>	-	-	0.0050	0.0013
	(Lockington,				

1878)

Pachycheles

spinidactylus - - - 0.0025

Haig, 1957

Petrolisthes

edwardsii (De - - - 0.0025

Saussure, 1853)

Petrolisthes

haigae Chace, - - - 0.0013

1962

Petrolisthes

hians Nobili, - 0.0013 0.0025 -

1901

Petrolisthes

manimaculis 0.0063 0.0225 0.0150 0.0600

Glassell, 1945

Petrolisthes

polymitus 0.0025 0.0013 - -

Glassell, 1937

	<i>Petrolisthes</i>				
	<i>sanfelipensis</i>	-	0.0200	-	-
	Glassell, 1936				
	<i>Pisidia</i>				
	<i>magdalenensis</i>	0.0025	0.2075	0.0088	0.0975
	(Glassell, 1936)				
	<i>Trapezia</i>				
	<i>bidentata</i>	0.0013	-	-	-
Trapeziidae	(Forskål, 1775)				
	<i>Heteractaea</i>				
	<i>lunata</i> (Lucas,	-	-	0.0013	0.0013
Xanthidae	1844)				
	<i>Lipaesthesius</i>				
	<i>leanus</i>	-	-	0.0025	0.0025
	Rathbun, 1898				
	<i>Medaeus</i>				
	<i>spinulifer</i>	-	0.0013	0.0013	0.0013
	(Rathbun, 1898)				
	<i>Paractaea</i>	0.0013	0.0014	-	0.0013

Figura 4. Escala multidimensional no métrica para crustáceos en verano (▲) e invierno (▼) en Islas Marietas, Nayarit y Tehuamixtle, Jalisco.

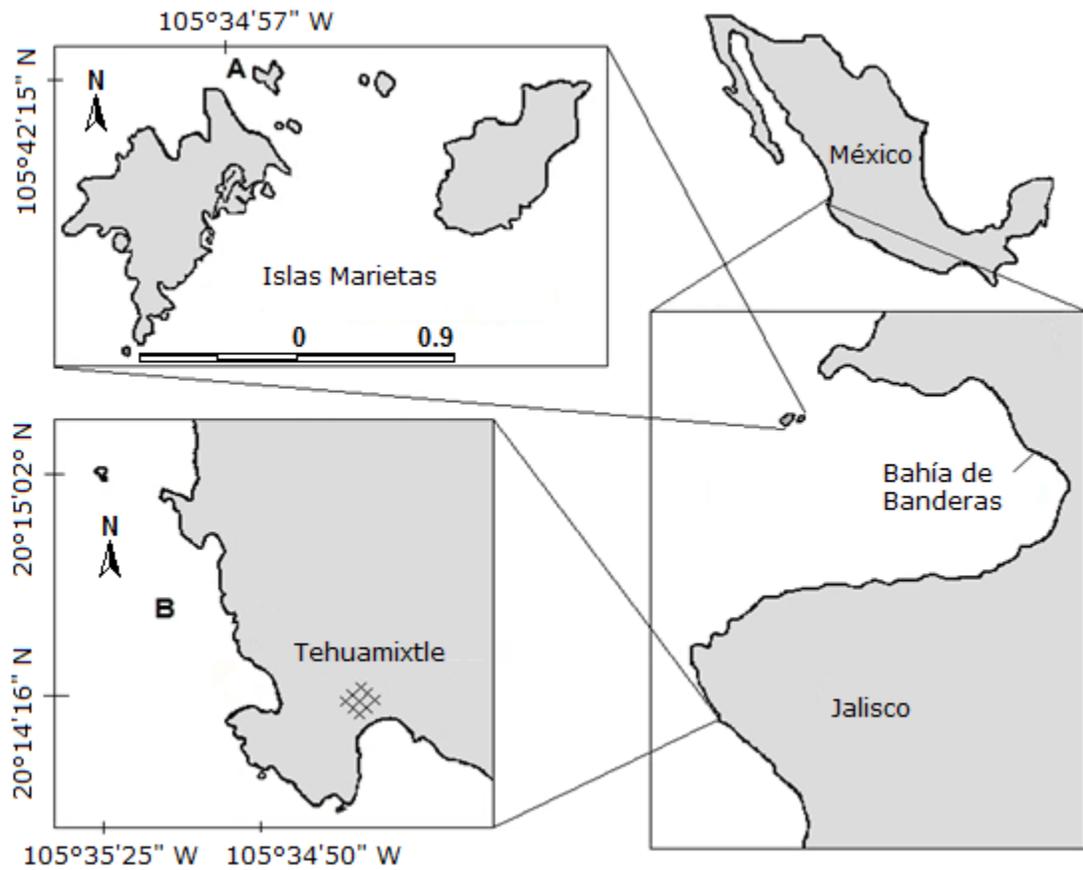


Fig. Figura 1.

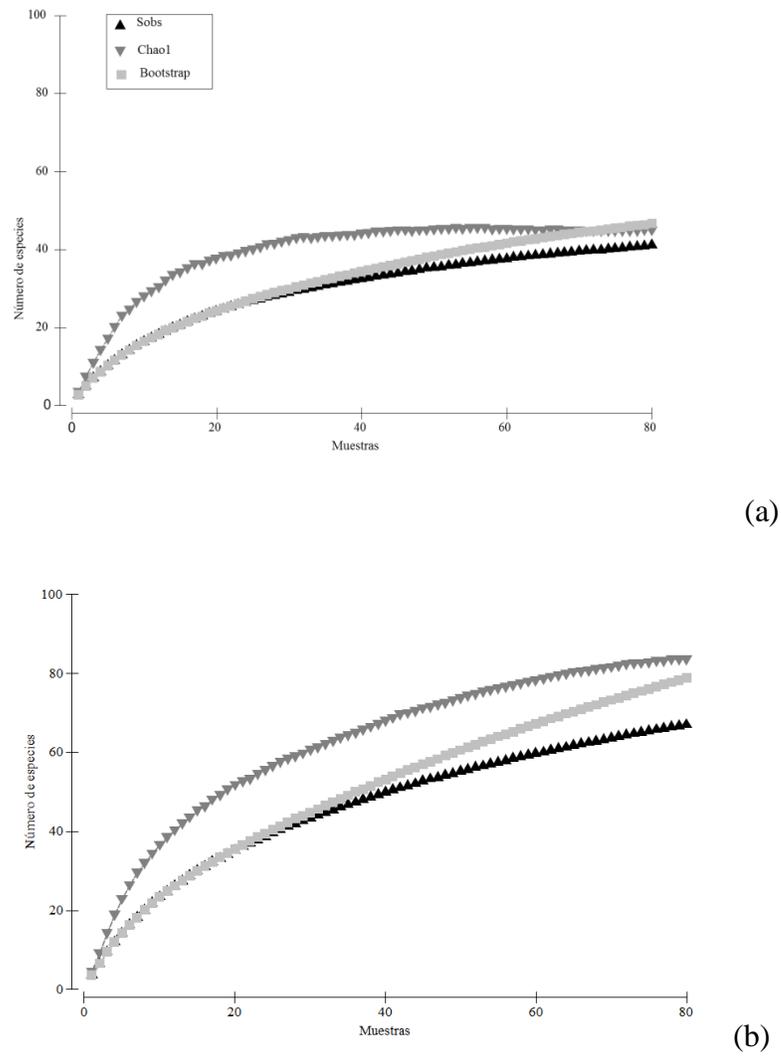


Figura 2.

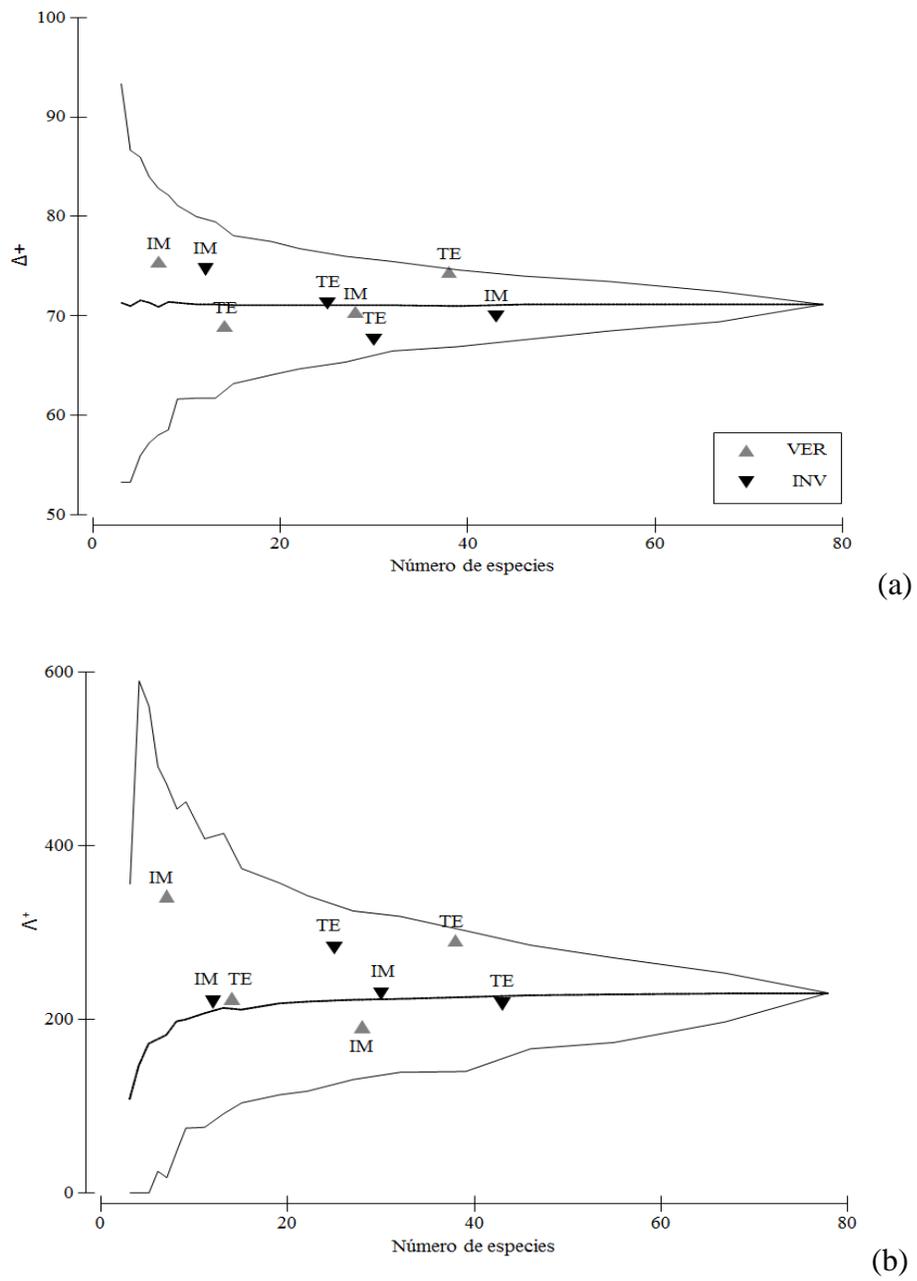


Figura 3.

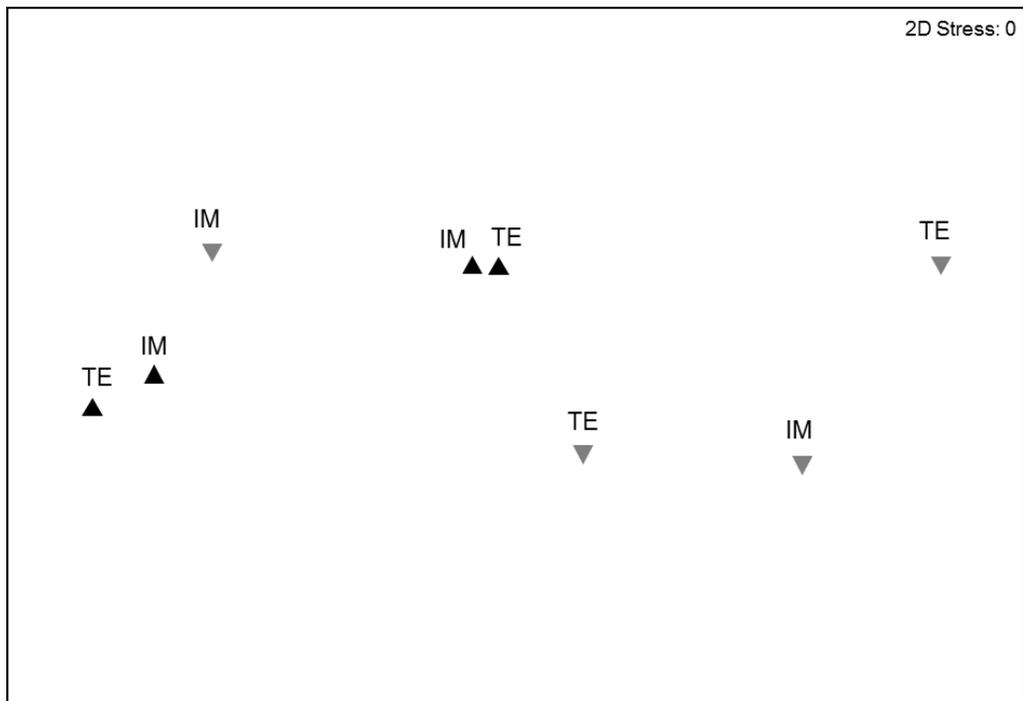


Figura. 4.