

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



**Evaluación de la diversidad de inventario y diferenciación de peces de
arrecife del Pacífico Central Mexicano**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

FRANCISCO PADILLA ISLAS

DIRECTOR: DR. FABIÁN ALEJANDRO RODRÍGUEZ ZARAGOZA

ASESOR: DR. AMÍLCAR LEVÍ CUPUL MAGAÑA

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JALISCO, OCTUBRE 2015



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias
Coordinación de Carrera de la Licenciatura en Biología

C. FRANCISCO PADILLA ISLAS.
PRESENTE

Manifiestamos a usted, que con esta fecha, ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: "**Evaluación de la diversidad de inventario y diferenciación de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano**", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos, que ha sido aceptado como director de dicho trabajo: **Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza** y como asesor a **Dr. Amilcar Levi Cupul Magaña**.

Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 18 de septiembre de 2015.


DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN


DRA. CLAUDIA AURORA URIBE MÚ.
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

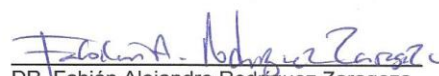
FORMA F

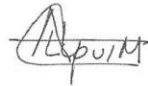
Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha.
 Presidente del Comité de Titulación.
 Licenciatura en Biología.
 CUCBA.
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad Tesis e Informes, opción Tesis con el título: "Evaluación de la diversidad de inventario y diferenciación de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano" que realizó el pasante Francisco Padilla Islas con número de código 399489391 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

ATENTAMENTE
 Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 29 de septiembre de 2015.


 DR. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza
 Director/a del trabajo,


 DR. Amílcar Leví Cupul Magaña
 Asesor

Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dr. Eduardo Ríos Jara		29/09/15
Dr. Ernesto López Uriarte		29/09/15
M.C. Cristian Moisés Galván Villa		29/09/15
Supl. M.C. Elva Guadalupe Robles Jarero		29/09/15



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se lo dedico a mis padres Eva Islas Cornelio y Francisco Padilla Espinoza y a mis hermanos Lizette, Evelin y Erick, gracias por existir, los amo.

Con amor para mis otras dos mamás la Licha y la Güera, por ser pieza clave en esto.

Al Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza, por la dirección del presente trabajo, por todo el apoyo brindado, por su amistad y consejos.

Así como a los sinodales Dr. Eduardo Ríos Jara, Dr. Ernesto López Uriarte, M.C. Cristian Moisés Galván Villa, M.C. Martín Pérez Peña, por sus contribuciones.

A mis compañeros de la carrera: Iván, Olivia, Gloria, Susana, Pepe el chino, Botellas, José Diego, al Cholo, al Cabbage patch, al Puato, Filo, Fito, Chueco, Chas, Marraguais, Ren, Oso, Bolis, Flippie, la China, Pedraza, Álvaro, al Lento, al Borre, Petra, Guss, la Amiguilla, Diana y Pato. Y a los profesores: Fabián, Hermila, Jacobo, Librado, Sataráin, Honorio, Tito, Aarón, América, Cecí, Maciel, Ángel, Carvajal, Miguel, Gina, Ruth Padilla. Por hacer de cada segundo que pase en esta institución algo valioso.

**Evaluación de la diversidad de inventario y diferenciación de peces de
arrecife del Pacífico Central Mexicano**

AUTOR
FRANCISCO PADILLA ISLAS

DIRECTOR
DR. FABIÁN ALEJANDRO RODRÍGUEZ ZARAGOZA

ASESOR
DR. AMÍLCAR LEVÍ CUPUL MAGAÑA

SINODALES
DR. EDUARDO RÍOS JARA
DR. ERNESTO LÓPEZ URIARTE
M.C. CRISTIAN MOISÉS GALVÁN VILLA
M.C. MARTÍN PÉREZ PEÑA (SUPLENTE)

CONTENIDO	PÁGINA
ÍNDICE GENERAL	I
ÍNDICE DE FIGURAS	III
ÍNDICE DE CUADROS	IV
ÍNDICE DE ÁPENDICES	V
RESUMEN	VI
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	6
3. JUSTIFICACIÓN	10
4. OBJETIVO GENERAL	12
4.1. OBJETIVOS PARTICULARES	12
5. HIPÓTESIS	13
6. MATERIALES Y MÉTODOS.	14
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	14
6.2. TRABAJO DE CAMPO	17
6.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	22
6.3.1. EVALUACIÓN DEL ESFUERZO DE MUESTREO	22
6.3.2. PARTICIÓN ADITIVA DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA	23
6.3.3. BIODIVERSIDAD VS. VARIABLES AMBIENTALES Y ESPACIALES	25
7. RESULTADOS	28
7.1. ESFUERZO DE MUESTREO Y RIQUEZA DE ESPECIES	28
7.2. RAREZA DE ESPECIES	31
7.3. PARTICION ADITIVA DE LA BIODIVERSIDAD	33

7.3.1. PARTICIÓN ADITIVA POR SITIO DE MUESTREO	33
7.3.2. PARTICIÓN ADITIVA POR ZONAS	34
7.3.3. PARTICIÓN ADITIVA POR ESTADOS	34
7.3.4. PARTICIÓN ADITIVA DEL PACÍFICO CENTRAL MEXICANO	35
7.4. VARIACIÓN ESPACIAL DE LA DIVERSIDAD DE PECES	38
8. DISCUSIÓN	41
8.1. DIVERSIDAD DE PECES	41
8.2. DIVERSIDAD DE PECES VS. VARIABLES AMBIENTALES Y ESPACIALES	44
8.3. CONSERVACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE PECES DEL PACÍFICO CENTRAL MEXICANO	48
9. CONCLUSIONES	53
10. LITERATURA CITADA	55
11. APÉNDICE A. RAREZA DE ESPECIES PARA EL PACÍFICO CENTRAL MEXICANO Y POR ESTADOS	69

ÍNDICE DE FIGURAS	Página
Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo. 1) Isla Isabel, Nayarit; 2) Islas Marietas, Nayarit; 3) Bahía de Chamela, Jalisco; 4) Cuestecomate-Punta Melaque, Jalisco; 5) Bahía del Cenicero y Bahía Santiago, Colima; 6) Faro de Bucerías, Michoacán; y 7) Caleta de campos, Michoacán. Los códigos de los sitios se pueden consultar en el Cuadro 1	18
Figura 2. Curvas de acumulación de especies observadas y esperadas con los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2. A) Escala regional del Pacífico Central Mexicano. Escala de estados: B) Nayarit; C) Colima; D) Jalisco; E) Michoacán	30
Figura 3. Rareza de especies por estado y para el Pacífico Central Mexicano. Se presenta el número de especies singletons, doubletons, únicas y duplicadas	32
Figura 4. Partición aditiva de la diversidad de especies de peces a nivel de sitios de muestreo. O = componente de la diversidad observada; E = componente de la diversidad estimada con los modelos nulos; ns = no existen diferencias significativas ($p > 0.05$); * = diferencia significativa de $0.0005 < p < 0.05$, ** = diferencia significativa de $p < 0.0001$. Los códigos de los sitios corresponden a los del Cuadro 1	36
Figura 5. Particiones aditivas de la diversidad de peces a través de las escalas de zona, estado y regional (Pacífico Central Mexicano). O = componente de la diversidad observada; E = componente de la diversidad estimada con los modelos nulos; ns = no existen diferencias significativas; * = diferencia significativa de $0.0005 < p < 0.05$; ** = diferencia significativa de $p < 0.0001$. Los códigos de las zonas se presentan en el Cuadro 1	37

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Coordenadas de los sitios de muestreo. Entre paréntesis se muestran los códigos de los sitios	21
Cuadro 2. Diseño de muestreo de las particiones aditivas de peces en el Pacífico Central Mexicano	24
Cuadro 3. Partición aditiva de la variación espacial de la diversidad de peces de al nivel de sitio muestreo en el Pacífico Central Mexicano. Se utilizaron regresiones parciales para analizar la variación de la riqueza de especies. Los valores los coeficientes de determinación (r^2) y de las fracciones de la variación explicada están representados en porcentaje. Las fracciones son: [a] = variación ambiental pura; [b] = variación ambiental estructurada espacialmente; [c] = variación espacial pura, y [d] = variación no explicada. Variación total explicada (VT) = [a + b + c]; variación ambiental (VA) = [a + b]; variación espacial (VE) = [b + c]. Las variables en negritas representan una significancia estadística en un $p < 0.05$	40

ÍNDICE DE APÉNDICES

Apéndice A. Rareza de especies total para el Pacífico Central Mexicano y por estados.

	Página
Cuadro A1. Rareza de especies para el Pacífico Central Mexicano	69
Cuadro A2. Rareza de especies para el estado de Michoacán	70
Cuadro A3. Rareza de especies para el estado de Colima	71
Cuadro A4. Rareza de especies para el estado de Nayarit	72
Cuadro A5. Rareza de especies para el estado de Jalisco	73

Resumen

La evaluación de la diversidad de peces es fundamental para promover las estrategias de manejo y conservación de los ecosistemas de arrecifes de coral y rocosos con asociación de corales. Una estrategia para su análisis es el uso de particiones aditivas que permitan conocer la contribución de los componentes de su diversidad biológica, lo cual es de utilidad para medir los efectos de las actividades humanas sobre los ecosistemas. El objetivo de este trabajo es evaluar la diversidad alfa (α), beta (β) y gama (γ) de peces de arrecife de los ecosistemas de coral de Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán. Para ello se analizaron datos obtenidos durante muestreos realizados en diferentes meses de febrero a septiembre del año 2010 y 2011, donde se registró la riqueza y abundancia de peces (transectos en banda de 2 x 40 m), así como la cobertura de corales y otros grupos bentónicos (5 cuadrantes de 1 m² por transectos de 40 m). Se aplicaron particiones aditivas de la riqueza (S) con base en un diseño anidado desbalanceado de 267 transectos, 40 sitios, ocho zonas y cuatro estados. Se construyeron modelos nulos con 10,000 aleatorizaciones basadas en individuos sin ponderación de muestras. Asimismo, se hicieron regresiones parciales para analizar la variación de la riqueza de especies (S) con respecto a dos conjuntos de variables, uno ambiental (organismos bentónicos, sustratos y profundidad) y otro espacial. Se registraron un total 48,265 individuos correspondientes a 109 especies y 42 familias de peces. Las particiones mostraron que la escala de Estados fue la que mayormente contribuyó en número de especies (39) a la diversidad β , por lo que β_4 tuvo la mayor dependencia de escala dentro del

análisis, lo cual sugiere que el recambio de especies entre los estados tiene gran importancia sobre la diversidad de esta región de Pacífico mexicano. La renovación de especies entre sitios ($\beta_2 = 23$ especies) y transectos ($\beta_1 = 19$ especies) fueron las que siguieron en importancia. Las particiones de la variación de la diversidad α_1 fueron explicadas por un componente ambiental puro (40-57%), mientras que las diversidades β_1 y α_2 las explicó un componente ambiental estructurado espacialmente. Las variables ambientales más importantes fueron los corales *Porites*, *Pocillopora*, *Pavona*, así como las coberturas del coral muerto, hidrocorales, céspedes algales, algas calcáreas costosas, macroalgas carnosas, roca y arena.

1. Introducción

En la actualidad una de las estrategias utilizadas para evaluar la biodiversidad y los patrones de su distribución es la construcción de modelos predictivos (Mateo *et al.*, 2011). La variación espacial de la biodiversidad es la respuesta de un conjunto de procesos que interactúan a escalas temporales y espaciales distintas. Algunos de los procesos que influyen en la distribución de las especies son las variaciones ambientales (e.g. cambios de temperatura, geomorfología, patrones oceanográficos) y la respuesta de las especies a la energía disponible (Currie, 1991), así como la interacción entre las especies y los elementos estructurales (biológicos y ambientales) del hábitat (Bell *et al.*, 1991).

Además para una evaluación detallada de la biodiversidad se requiere conocer los diferentes componentes que la integran, (Whittaker, 1972). La diversidad α (alfa) es la riqueza de especies dentro de una comunidad; la diversidad β (beta) es el grado de recambio en la composición de especies entre diferentes comunidades y dentro en un paisaje; y la diversidad γ (gama) es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante de la suma de la diversidades α y β (Whittaker, 1972). En este caso, un paisaje es definido como un área heterogénea pero distinguible, integrada por un conjunto de ecosistemas que interactúan y que se repiten de manera similar (Forman y Gordon, 1986).

Para explorar los patrones de la biodiversidad se necesitan diseños de muestreo y análisis jerárquicos anidados: mediante este tipo de muestreos y análisis se puede identificar si estos patrones son relativamente homogéneos en

las diferentes escalas espaciales. Además permiten analizar la diversidad γ como un factor que puede ser descompuesto de manera aditiva en escalas menores (diversidad α y β). Debido a que la diversidad total es la suma de la diversidad local y la de cada ambiente ($\gamma = \alpha + \beta$); esto se cumple, sí y sólo sí, la diversidad α promedio es menor que la diversidad γ (Lande, 1996). Esta estrategia metodológica es de gran utilidad en la medición y el control de los efectos de las actividades humanas sobre las comunidades bióticas, también es de gran utilidad para conocer el recambio de especies relacionado con la estructura del paisaje (Veech *et al.*, 2002; Gering *et al.*, 2003).

Los estudios de particiones aditivas de la biodiversidad marina que analizan la contribución de los componentes α , β y γ han sido realizados en arrecifes de coral (Belmaker *et al.*, 2008; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008; Zvuloni *et al.*, 2010; Acosta-González *et al.*, 2013; Francisco-Ramos y Arias-González, 2013) y arrecifes rocosos con asociaciones de comunidades de coral (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011). Los arrecifes de coral son ecosistemas muy productivos y heterogéneos, debido a que albergan a una gran cantidad de especies (Connell, 1978). En realidad este tipo de arrecifes cuentan con la mayor concentración y diversidad de peces de los océanos (Sale, 2004). Los peces de arrecife están íntimamente asociados con el sustrato rocoso y de coral, donde pueden encontrar zonas de alimentación, refugio y reproducción (Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Aburto-Oropeza y Balart, 2001).

Los peces de arrecife son uno de los componentes más conspicuos de los arrecifes rocosos y coralinos; y en gran medida, son los responsables de dirigir la

transferencia de energía dentro de las redes tróficas locales y entre los biomas colindantes (Ackerman y Bellwood, 2000). Además tienen funciones ecológicas fundamentales ya que modifican la estructura comunitaria por los distintos gremios tróficos que conforman. Asimismo, los peces de arrecife tienen una riqueza específica y patrones de distribución similares a otros organismos, por lo que éstos también se relacionan con variables ambientales y espaciales comunes en las escalas locales y regionales (Bellwood y Hughes, 2004). Por lo menos 100 familias de peces óseos tienen representantes en los arrecifes de coral y el orden Perciformes predomina en cuanto a riqueza y abundancia de especies (Leis, 1991). No obstante, sólo ocho familias se relacionan estrechamente con los ambientes de arrecifes de coral y rocosos, estas son: Labridae, Scaridae, Pomacentridae, Acanthuridae, Signatidae, Zanclidae, Chaetodontidae y Pomacanthidae (Choat y Bellwood, 1991; Sale, 1991).

En general, la complejidad del ambiente y la diversidad de sustratos, son variables que influyen en los patrones de distribución y abundancia de los peces de arrecifes de coral (Sale y Douglas, 1984). Los ensamblajes de peces de arrecifes rocosos comparten algunas características con las especies de arrecifes de coral, principalmente su estrecha interrelación con los organismos bentónicos y la utilización de diferentes tipos de sustrato (Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011).

El sustrato provee un hábitat propicio para algas e invertebrados, los cuales son un recurso alimenticio importante para los peces. Además, la arquitectura del sustrato incide en la formación de mosaicos o fragmentos del bentos, que dan como resultado una mayor complejidad en las inter-relaciones de los peces

(Hixon y Beets, 1989; Friedlander *et al.*, 2003). De esta manera, la composición, abundancia y distribución de los peces de arrecife son el resultado de los elementos estructurales de bentos, como los corales, algas, esponjas, roca, arena, entre otros; así como de la complejidad del sustrato, la profundidad y el grado de exposición a corrientes y oleaje (Caley, 1995; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008; Arias-González *et al.*, 2011). Otros procesos biológicos como el reclutamiento, la depredación y la competencia, también son fundamentales para la estructura de la comunidad en los arrecifes (Hixon y Beets, 1989; Sale, 2004).

En el Pacífico mexicano, las formaciones de arrecifes de coral y los arrecifes rocosos albergan una gran diversidad de peces (Robinson y Thomson, 1992). A pesar de que la mayoría de los arrecifes de esta región son del tipo rocoso, los ensamblajes de peces de arrecifes de coral han sido los más estudiados (e.g. Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Ramírez-Gutiérrez *et al.*, 2007; Galván-Villa, 2008; Galván-Villa *et al.*, 2010; Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011; Galván-Villa, 2015). Actualmente se sabe que la estructura de los ensamblajes de peces del Pacífico Central Mexicano está influenciada fuertemente por eventos ambientales y antropocéntricos (Brown, 1987; Maragos *et al.*, 1996).

Los eventos ambientales incluyen los procesos climatológicos y oceanográficos, de los cuales se consideran como los más importantes: la Corriente de California, la Contracorriente Norecuatorial y las tormentas tropicales y huracanes. Por otro lado, el blanqueamiento de coral se genera como una respuesta fisiológica al estrés generado por los cambios en la temperatura del océano, o bien, por la exposición a la intemperie. En el Pacífico mexicano, los

blanqueamientos de coral son comunes durante los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) que favorecen anomalías térmicas positivas (Meekan *et al.*, 1999; Godínez *et al.*, 2000; Magaña *et al.*, 2003). Adicionalmente, los disturbios humanos causan deterioro de los arrecifes debido a los sedimentos terrígenos suspendidos, la contaminación por nutrientes, la descontrolada extracción de especies, la fragmentación y recolección de fragmentos de colonias, entre otros (Cortés, 1997; Salazar-Vallejo, 2002). Además, estos disturbios actúan de manera sinérgica con el excesivo y descontrolado uso comercial y turístico de estos hábitats. De manera general, todos estos disturbios ambientales y humanos tienen un impacto directo sobre los ensamblajes de peces – a pesar de su gran abundancia y diversidad – ya que son sensibles a la pérdida y fragmentación de sus hábitats (Espinosa-Pérez, 1993; Ceballos *et al.*, 2009). Todo ello afecta la composición, abundancia y distribución de las especies de peces en los arrecifes, y en consecuencia, la condición de todo el ecosistema.

Para entender los procesos que influyen en la diversidad de los ensamblajes de peces en los sistemas arrecifales es necesario determinar la escala más relevante en la contribución de la riqueza de especies (Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, 2008). La partición aditiva es la separación de la diversidad en cada uno de sus componentes, los cuales se extienden a través de las múltiples escalas espaciales que puede presentar la biodiversidad (Lande, 1996), además son una manera de evaluar estadísticamente los patrones de diversidad espacial (Veech *et al.*, 2002; Crist *et al.*, 2003).

2. Antecedentes

Existen trabajos que utilizan las particiones aditivas de la biodiversidad en sistemas de arrecifes, con la finalidad de conocer sus patrones de variación espacial y las contribuciones de la diversidad α , β y γ . Por ejemplo, Belmaker *et al.* (2008) utilizaron particiones aditivas a una escala regional en distintas áreas del Indo-Pacífico (Golfo de Aqaba, Mar Rojo; Tanzania, Océano Índico; y Gran Barrera Arrecifal, Australia), para analizar la diversidad de peces arrecifales y su relación directa con los corales vivos. En dicho trabajo encontraron que para los peces que viven en los corales, la variación espacial es un importante motor del intercambio de especies a lo largo de un gradiente, ya que es atribuible a la heterogeneidad del medio ambiente influenciada por la estructura del ensamblaje de corales.

Por su parte, Zvuloni *et al.* (2010) encontraron que los conjuntos de corales pétreos no varían al azar a través de las escalas espaciales, por lo que corroboraron que en los diseños jerárquicos, la diversidad β tiende a aumentar su contribución conforme incrementa la escala espacial. De manera similar, Francisco-Ramos y Arias-González (2013) realizaron un estudio de particiones aditivas de peces de arrecifes en la cuenca del Mar Caribe, donde sus resultados resaltaron la importancia de las eco-regiones, como una escala espacial que es fundamental para conservar la diversidad de peces al nivel local y regional, ya que los ensamblajes de peces son más homogéneos a esa escala.

Por otro lado, existen también trabajos de particiones aditivas de peces de arrecife en otras partes de México, como es en el Caribe mexicano: i) Rodríguez-

Zaragoza y Arias-González (2008) realizaron un estudio en 11 sitios arrecifales a lo largo de esta región y evidenciaron que la renovación de especies (diversidad β) es mayor a escala de sitio, debido a la alta heterogeneidad encontrada dentro de cada hábitat arrecifal, lo que favorece agregaciones intra-específicas. ii) Acosta-González *et al.* (2013) analizaron el cambio de la diversidad de peces y el cambio de fase en un periodo de tiempo de 10 años en el arrecife de coral de Majahual localizado en el Caribe mexicano. Estos autores evidenciaron que en este sitio se presentó una importante pérdida de diversidad β de peces, debido a las disminuciones de la cobertura de coral, diversidad de corales y de la heterogeneidad de los grupos morfofuncionales coralinos.

Los estudios de particiones aditivas de peces de arrecife son pocos en el área de estudio de esta tesis, que corresponde al litoral entre Nayarit y Michoacán (Figura 1). Galván-Villa (2010) trabajó en tres Áreas Marinas Protegidas (AMPs) (los sistemas insulares de Isla Isabel, Islas Marietas e islas de Bahía Chamela) y encontró que la mayor diversidad β de peces fue entre muestras y entre AMPs. Además mostró que la estructura de los ensamblajes de las tres áreas presenta una similitud alta en cuanto a las especies dominantes, pero debido al gran número de especies raras, mientras que los valores de abundancia y biomasa presentaron diferencias significativas. Rodríguez-Zaragoza *et al.* (2011) realizaron una evaluación de la diversidad de peces de los arrecifes del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, donde encontraron que el recambio de especies a escala de sitios es la que mejor explica la variación de la riqueza y diversidad de especies. Asimismo, estos autores evidenciaron que las especies raras tienen una contribución alta a la diversidad biológica en todas las escalas analizadas, así

como demostraron que los elementos del hábitat, en particular las especies de coral, influyen la diversidad α y β de peces de arrecife.

En el Pacífico Central Mexicano existe una importante contribución de trabajos referentes a la ictiofauna de sistemas de arrecifes, que consideran la elaboración de listas taxonómicas (Aguilar-Palomino *et al.*, 1996; Allen y Robertson, 1994; Mariscal-Romero, 2002, Ríos-Jara *et al.*, 2008), biología y biogeografía de las especies (Castro-Aguirre *et al.*, 1978 y 1999; Madrid y Sánchez, 1997); así como catálogos de especies principalmente comerciales y datos de captura pesquera (e.g. Fischer *et al.*, 1995; Rojo-Vázquez y Ramírez-Rodríguez, 1997; Lucano-Ramírez *et al.*, 2001; Espino-Barr *et al.*, 2003; Moncayo-Estrada *et al.*, 2006; González-Díaz y Soria-Barreto, 2013). Debido a esto se tiene un conocimiento amplio sobre la identidad y riqueza de especies en la región. Sin embargo, en muchos casos se han omitido aquellas que no tienen valor económico pero que son importantes dentro de los ecosistemas marinos (e.g. Yáñez-Arancibia, 1978; Castro-Aguirre, 1978; Aguilar-Palomino *et al.*, 1996; Amezcua-Linares, 1996; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Galván-Magaña *et al.*, 2000; Solís-Gil y Escobedo-Quintero, 2002; Mariscal-Romero, 2002; Chávez-Comparan, 2008).

Los trabajos que examinan la estructura de los ensamblajes de peces arrecifales en el área de estudio son también escasos. Por ejemplo, Galván-Villa (2011) analizó la estructura de la comunidad de peces de Playa Mora en Tenacatita, Jalisco, donde se pone de manifiesto la amplia capacidad que tienen los sustratos de coral vivo para albergar una gran cantidad especies de peces e invertebrados. Cupul-Magaña (2008) relaciona la estructura de las comunidades

de peces y su relación con las comunidades coralinas de la costa de Nayarit menciona que las familias que habitan de forma permanente en esta área, y que además, se relacionan con más frecuencia en las zonas arrecifales son: Labridae, Pomacentridae, Scaridae, Acanthuridae, Haemulidae y Lutjanidae. Además este autor registró por primera vez a las especies *Stethojulis bandanensis* y *Thalassoma virens*, lo cual corrobora la teoría del brinco entre islas (“stepping stones” en inglés) como Malpelo, Galápagos, Cocos, Clipperton y el Archipiélago de Revillagigedo, que han permitido explicar la distribución de diversas especies marinas del Indo-Pacífico hacia la costa oriental del Pacífico (Robertson *et al.*, 2004).

Por su parte, Galván-Villa *et al.* (2010) examinaron más a fondo la relación del ensamblaje de peces y su relación con los elementos morfofuncionales del bentos en Isla Isabel. Ellos encontraron que la distribución espacial de la composición y abundancia de peces arrecifales alrededor de la Isla Isabel se deben en gran parte a la estructura del hábitat, especialmente en escalas pequeñas e intermedias.

3. Justificación

La evaluación de la diversidad de peces de arrecifes rocosos y de coral, y su respectiva relación con el hábitat, tienen una relevancia considerable ya que provee de información sobre los procesos que determinan la estructura del ensamblaje del ecosistema. Este conocimiento permite entender mejor el efecto que tienen diversas perturbaciones naturales (e.g. Booth y Beretta, 2002; Banaszak *et al.*, 2003; Álvarez-Filip., *et al.*, 2006; Grimsditch y Salm, 2005; Burkepile y Hay, 2008) y humanas (Stallings, 2009) en los ensamblajes de peces. Además, es común observar la acción sinérgica de varios factores de riesgo como la extracción pesquera, sumada a la contaminación e introducción de especies exóticas en ambientes que albergan poblaciones pequeñas y endémicas (Contreras-Balderas *et al.* 2003; Baena *et al.*, 2008; Dulvy *et al.* 2003). Es apremiante profundizar en el estudio de los patrones espacio-temporales de la diversidad de los peces de arrecife para determinar cuáles variables explican los cambios en su diversidad. En este sentido, el presente trabajo tiene una importancia preponderante debido a las amenazas actuales, como son las actividades humanas y los riesgos de procesos climatológicos adversos en los arrecifes rocosos con comunidades de coral del Pacífico Central Mexicano. Actualmente existen huecos de información en el área de estudio de este trabajo, se requieren más investigaciones que analicen la variación espacial de los diferentes componentes de la diversidad de peces de arrecife entre islas y áreas costeras continentales, y que identifiquen cuáles variables potencialmente la explican.

La evaluación de la diversidad de peces es fundamental para promover estrategias de manejo y conservación, por lo que fue importante llevar a cabo un análisis múlti-escala de la diversidad de peces asociados a las comunidades rocosas con asociaciones de coral y arrecifes del Pacífico Central Mexicano. Esto ha permitido probar diferentes hipótesis que explicaron la variación de los diferentes componentes de la biodiversidad, con base en un diseño experimental que compare el impacto humano existente y las características geomorfológicas presentes. Para ello el presente trabajo propone evaluar la diversidad de inventario y la diversidad de diferenciación en distintas escalas espaciales. Esta información permitirá identificar en qué escalas fue más importante la renovación de especies. Además se pretende evaluar cuáles características geomorfológicas y de la estructura del hábitat bentónico, así como las variables espacio-temporales, que tienen una mayor influencia en la estructura de la diversidad de peces del Pacífico Central Mexicano.

4. Objetivo general

Evaluar la diversidad de inventario y diferenciación de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano en múltiples escalas espaciales, para conocer la contribución de sus componentes (diversidad α y β), la dependencia de escala y su relación con variables ambientales y espaciales.

4.1 Objetivos particulares

- Analizar la representatividad de las diversidades α y γ con distintos estimadores no paramétricos de la riqueza de especies
- Evaluar las diversidades α , β y γ con particiones aditivas de la riqueza de especies
- Analizar la relación entre la diversidad de inventario y diferenciación de peces de arrecife con variables ambientales y espaciales, e identificar cuáles de ellas explican la variación de la diversidad α y β de peces con base en modelos de regresiones parciales y una partición aditiva de los coeficientes de determinación.

5. Hipótesis

La variación espacial de la diversidad α , β y γ de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano es explicada por un componente ambiental estructurado espacialmente. Este último es determinado por las características geomorfológicas y la estructura propia del hábitat (corales y otros elementos del bentos), así como por el acomodo espacial de los arrecifes estudiados.

6. Materiales y Métodos

6.1 Área de estudio

De acuerdo a Badan (1997), el Pacífico Central Mexicano (PCM) se extiende desde la boca del Golfo de California hasta la costa sur de Michoacán (Figura 1). Cuenta con más de 600 km de costa y existen una gran cantidad de ambientes costeros como: lagunas costeras, esteros, playas rocosas, playas arenosas, acantilados y farallones (Wyrcki, 1965, 1967). Este litoral está bañado por el agua del Pacífico Oriental Tropical (POT), cuyas corrientes superficiales siguen un patrón variable debido al sistema de vientos prevalecientes.

La región del Pacífico Central Mexicano está influenciada por las corrientes superficiales. La región del Océano Pacífico tropical oriental, entre Cabo Corrientes (20°N y 105°41'O) y Costa Rica (10°N y 84°15'O) ha sido caracterizada durante mucho tiempo por la convergencia de dos sistemas de corrientes superficiales (Badan-Dangon 1998): la Corriente Costera de Costa Rica y la Corriente de California, que al unirse forman parte de la Corriente Norecuatorial (Badan, 1997).

Por ello, el Pacífico Central Mexicano es una zona de convergencia donde se unen aguas de origen subártico acarreadas por ramificaciones de la Corriente de California, aguas superficiales ecuatoriales traídas por la Corriente Costera Mexicana y aguas con alta salinidad generadas en el Golfo de California. La confluencia superficial de estas masas de agua convierte al PCM en una región compleja, una zona de generación de remolinos y filamentos de mesoescala. Estas estructuras de mesoescala han sido evidenciadas mediante el uso de

satélites y se ha sugerido que funcionan como un mecanismo de transporte de aguas de la corriente de California hacia las costas mexicanas (Lavín *et al.*, 2006, 2009).

De esta manera, es posible distinguir tres periodos estacionales en la región del PCM: i) Cuando la temperatura del océano es cálida principalmente entre los meses de julio a diciembre, la Contracorriente Nor-Ecuatorial fluye alrededor del domo de Costa Rica y sube a latitudes de 10° y 20° Norte, mantiene gran influencia con la corriente cálida de Costa Rica, originada como una extensión de la contracorriente ecuatorial (Sverdrup *et al.*, 1942; Wyrтки, 1967). Esta alcanza una temperatura superficial promedio anual de 26 a 28°C, a una profundidad máxima de 50 metros; ii) El segundo periodo corresponde a temperaturas superficiales frías o templadas entre los meses de febrero a mayo, debido a la intensificación de la Corriente de California; iii) El tercer periodo comprendido de Diciembre a Febrero presenta una alta variación de la temperatura superficial del océano debido a la poca influencia de la Corriente de California, y principalmente, a la corriente del Golfo de California (Wyrтки, 1965; De la Lanza Espino, 1991). Debido a los periodos de corrientes estacionales prevalecientes, se considera esta región como una zona de transición entre la Provincia Biogeográfica Californiana hacia el norte, (temperaturas templadas a frías), con la Provincia Biogeográfica Mexicana al sur (temperaturas cálidas).

En la región del Pacífico Central Mexicano predomina el clima cálido subhúmedo con lluvias en verano. Una temperatura media anual superior a los 22°C y una precipitación media de 800 a 1600 mm. Los vientos alisios del noreste son predominantes en la región durante los meses fríos, aun cuando en la costa la

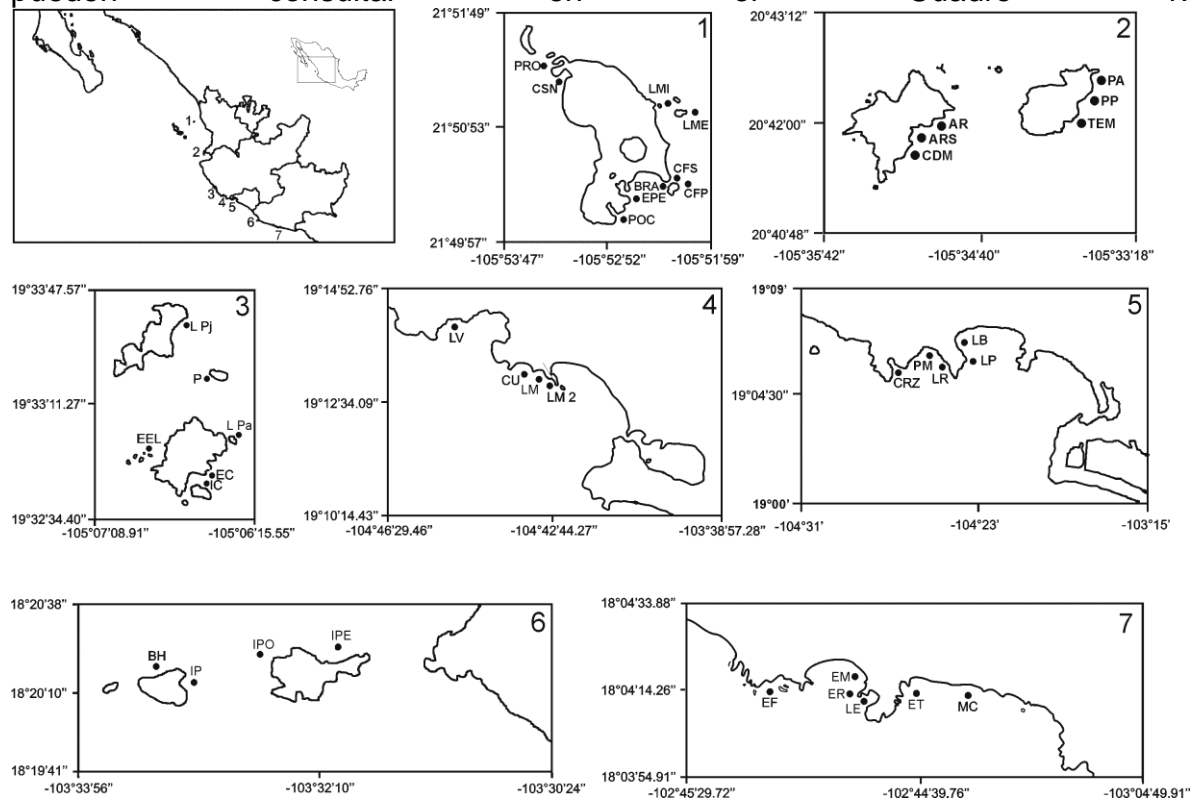
dirección de los vientos predominantes es del noroeste, tendiendo a ser paralelos a la línea de costa. Los ciclones o huracanes se presentan durante verano con un promedio de cinco anualmente. Durante la temporada de invierno, las costas están sujetas a vientos del norte, los cuales son vientos anticiclónicos fríos y secos. El mes más cálido es Agosto con una temperatura promedio de 27.7°C y el mes más frío es Febrero con 19.4°C (González-González, 1993).

La línea costera del PCM es recorrida paralelamente por una franja montañosa semi-continua (Sierra Madre Occidental), ocasionando, una escasa o nula planicie costera. Asimismo, paralela y cercana a la costa se encuentra la trinchera mesoamericana, cuyo lado más próximo al continente es prácticamente vertical, lo que contribuye al estrechamiento de la plataforma continental. El litoral es de tipo costas de colisión, debido a que se encuentra sobre el frente de subducción, donde chocan dos placas tectónicas. Están caracterizadas por presentar montañas jóvenes, ser zonas activas de vulcanismo y sismos, con plataforma continental estrecha, asociada a fallas o trincheras oceánicas (González-González, 1993).

6.2 Trabajo de campo

Los sitios de muestreo dentro del área de estudio fueron: i) Nayarit, se consideraron nueve sitios en Isla Isabel y seis sitios en Islas Marietas; ii) Jalisco, comprende 10 sitios en la zona sur del estado, de los cuales dos corresponden a Isla Cocinas y cuatro a la Isla Pajarera en la Bahía de Chamela, mientras que en Cuestecomate-Melaque se monitorearon cuatro sitios; iii) Colima, con ocho sitios costeros dentro de la Bahía de Manzanillo; iv) Michoacán, comprenden 10 sitios costeros localizados desde el Faro de Bucerías hasta la Caleta de Campos al sur del estado. Las zonas, sitios de muestreo y ubicación se muestran en el Cuadro 1 y la Figura 1.

Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo. 1) Isla Isabel, Nayarit; 2) Islas Marietas, Nayarit; 3) Bahía de Chamela, Jalisco; 4) Cuestecomate-Punta Melaque, Jalisco; 5) Bahía del Cenicero y Bahía Santiago, Colima; 6) Faro de Bucerías, Michoacán; y 7) Caleta de campos, Michoacán. Los códigos de los sitios se pueden consultar en el Cuadro 1.



Los muestreos para la obtención de datos se realizaron durante febrero y septiembre del 2010 en los estados de Michoacán, Colima y Sur de Jalisco. Para las Islas Marietas, los muestreos se realizaron durante los meses de Febrero, Marzo, Mayo y Julio del 2011; y en Isla Isabel, los muestreos fueron en Marzo y Noviembre del 2010. Todos los datos obtenidos de los muestreos de campo se obtuvieron mediante el apoyo económico de los proyectos CONABIO (HJ026), PROMEP (103.5/10/927) y Universidad de Guadalajara (LEMA P3E-2010 y 2011). El diseño de muestreo realizado fue de tipo jerárquico anidado desbalanceado, ya que no en todos los sitios se muestrearon el mismo número de transectos (20 x 2 m); el número de transectos varió entre (3, 5, 6, 10 y 12) debido a las condiciones oceanográficas adversas y a las características geomorfológicas de los sitios. El esfuerzo total de muestreo fue de 267 transectos para un total de 40 sitios muestreados a lo largo del Pacífico Central Mexicano. A Nayarit le corresponden 15 sitios (9 en Isla Isabel y 6 en las Islas Marietas), 10 para el estado de Jalisco (6 en Chamela y 4 en Cuestecomate-Melaque), mientras que para Colima se realizaron muestreos en 5 sitios distribuidos en las Bahías del cenicero y la Bahía de Santiago 3 y 4 respectivamente, y por último en Michoacán se muestrearon 4 sitios en el Faro de Bucerías y 6 en Caleta de Campos.

La riqueza, abundancia y talla de los peces adultos se registró con censos visuales diurnos a lo largo de los transectos. La determinación de las especies se realizó *in situ*, con base en los criterios de Allen y Robertson (1998), Thomson *et al.* (2000), Humann y DeLoach (2004) y Nelson (1994). Así mismo, se muestrearon cinco cuadrantes de 1 m² por transecto para registrar la riqueza y

cobertura de las especies de géneros de coral *Pocillopora* spp., *Porites* spp., *Pavona* spp., y *Psammocora*, así como otros grupos morfofuncionales bentónicos (*Tubastrea coccinea*, macroalgas carnosas, céspedes algales, algas calcáreas articuladas y costrosas, esponjas, octocorales, corales blandos) y los tipos de sustrato (arena, roca y escombros de coral). Además, se registró la profundidad en metros con computadoras de buceo y las coordenadas geográficas de los sitios se obtuvieron con un equipo de geoposición satelital (GPS), las cuales se enumeran de norte a sur en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo.

Estado	Zona	Sitio	Código	Latitud	Longitud	
Nayarit	Isla Isabel (IIN)	Punta Rocosa	(PRO)	21°51'11.02"	105°53'26.74"	
		Caleta Sin Nombre	(CSN)	21°51'8.14"	105°53'21.62"	
		Pocitas	(POC)	21°50'28.32"	105°53'3.98"	
		Ensenada Pescadores	(EPE)	21°50'35.21"	105°52'50.35"	
		Bahía Rabijuncos	(BRA)	21°50'34.44"	105°53'3.80"	
		Costa Fragata Somero	(CFS)	21°50'39.62"	105°52'46.96"	
		Costa Fragata Profundo	(CFP)	21°50'39.01"	105°52'45.70"	
		Las Monas Interno	(LMI)	21°50'58.49"	105°52'43.46"	
		Las Monas Externo	(LME)	21°51'0.6"	105°52'47.3"	
	Islas (IMN)	Marietas	Cueva del Muerto	(CDM)	20°41'50.6"	105°34'58.1"
			Área de Restauración	(AR)	20°41'54.1"	105°34'58.1"
			Área de Restauración Sur	(ARS)	20°41'57.0"	105°34'55.6"
			Túnel Amarradero	(TAM)	20°41'58.1"	105°33'57.1"
			Plataforma <i>Pavonas</i>	(PP)	20°42'05.2"	105°33'54"
			Playa del Amor	(PA)	20°42'14.1"	105°33'50.1"
Jalisco	Islas de Bahía Chamela (BCH)	La Pajarera	(Lpj)	19°33'32.34"	105° 6'38.6"	
		Pelicanos	(P)	19°33'18.05"	105° 6'36.8"	
		La Palma	(LPa)	19°33'2.4"	105° 6'23.6"	
		El Elefante	(EEL)	19°32'56.04"	105° 6'47.66"	
		Ensenada Cocinas	(EC)	19°32'48.34"	105° 6'27.14"	
	Cuastecomate-Punta Melaque (CUM)		Isla Cocinas	(IC)	19°32'45.06"	105° 6'29.07"
			La Virgencita	(LV)	19°14'9.28"	104°44'57.16"
			Cuastecomatito	(CU)	19°13'7.03"	104°43'26.88"
			Las Monjas	(LMO)	19°13'2.46"	105°29'35.87"
Las Monjas 2	(LMT)	19°12'59.04"	104°42'53.68"			
Colima	Bahía del Cenicero (BCE)	Carrizales	(CRZ)	19°5'43.8"	104°26'08.94"	
		Paraíso Montemar	(PM)	19°6'7.70"	104°24'25.92"	
		L'Recif	(LR)	19°6'0.79"	104°24'24.34"	
	Bahía de Santiago (BSG)		La Boquita	(LB)	19°6'10.14"	104°23'43.37"
			La Punta	(LP)	19°5'58.63"	104°23'21.44"
Michoacán	Faro de Bucerías (FB)	Barco Hundido	(BH)	18°21'9.07"	103°31'18.52"	
		Isla Pájaros Oeste	(IPO)	18°21'8.96"	103°31'9.16"	
		Isla Pájaros Este	(IPE)	18°21'10.69"	103°31'1.92"	
		Isla Protegida	(IP)	18°21'6.12"	102°31'13.69"	
	Caleta de Campos (CAC)		El Faro	(EF)	18°4'14.76"	102°45'27.69"
			El Manto	(EM)	18°4'19.92"	102°45'15.08"
			El Relis	(ER)	18°4'15.24"	102°44'44.2"
			La Ensenada	(LE)	18°4'11.1"	102°44'37.21"
			El Teolán	(ET)	18°4'14.17"	102°44'17.74"
			Manto de Carrizo	(MC)	18°4'13.61"	102°43'53.2"

6.3 Análisis estadísticos

6.3.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se evaluó al comparar curvas de acumulación de especies observadas contra especies esperadas, estimadas con los siguientes procedimientos no paramétricos: Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2; tanto por estado, como para todo el Pacífico Central Mexicano. Chao 1 estima el número de especies esperadas, considerando, la relación entre el número de especies representadas por un individuo (singletons) y el número de especies representadas por dos individuos en las muestras (doubletons) (Chao, 1993). Chao 2 estima el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies únicas (sólo inciden en una muestra) y el número de especies duplicadas (inciden en dos muestras) (Chao, 1993). Jackknife 1 estima el número de especies esperadas y considera el número de especies únicas, mientras que Jackknife 2 estima una riqueza esperada con base en las especies únicas y las especies duplicadas (Krebs, 1999). La estimación de los procedimientos se realizó en dos escalas espaciales: estados (Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán) y Pacífico Central Mexicano. La construcción de las curvas de acumulación y el cálculo de los estimadores no paramétricos se realizaron mediante el uso del programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2013).

6.3.2 Partición aditiva de la diversidad biológica

Los componentes de la diversidad de peces se analizaron a diferentes escalas espaciales mediante la realización de particiones aditivas con base en los criterios de Lande (1996). La diversidad total de peces se desgregó entre sus componentes y se extendió a través de las escalas espaciales en el siguiente diseño de análisis: i) la diversidad α promedio de los transectos (α_1) y la renovación de especies entre los transectos (β_1); ii) diversidad α promedio por sitio (α_2) y la renovación de especies entre sitios de muestreo (β_2); iii) diversidad α promedio por zonas (α_3) y la renovación de especies entre zonas (β_3) (dos zonas por estado); iv) diversidad α promedio por estado (α_4) y la renovación de especies entre estados (β_4) (Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán); v) la diversidad regional del Pacífico Central Mexicano (diversidad γ) (Cuadro 2).

Este tipo de partición aditiva se puede realizar sólo si la diversidad gama (γ) es igual o mayor que la diversidad alfa (α) promedio, ya que esto asegura que la diversidad beta (β) no tenga valores negativos (Lande, 1996). Por lo tanto, la partición de la diversidad se puede aplicar a la riqueza de especies. Para ello se construyeron modelos nulos con base en los criterios de Crist *et al.* (2003):

$$\gamma = \alpha_1 + \sum_{i=1}^m \beta_i \quad \text{Ecuación 1}$$

donde m es el número de escalas espaciales, α_1 es la diversidad α promedio de los transectos, β_i es la tasa de renovación o la diversidad β en cada nivel espacial, es decir, entre los transectos (β_1) y entre los sitios (β_2).

Para todas las mediciones de diversidad de especies (riqueza y equitatividad), se utilizó el promedio de la diversidad α por muestras en cada nivel espacial y se calculó como:

$$\alpha_1 = \sum_{i=1}^{n_i} D_{ij} q_{ij} \quad \text{Ecuación 2}$$

donde q_{ij} son los transectos ponderados calculados con la proporción del número total de especies identificadas en cada transecto j , y n_i es el número de transectos tomadas en el nivel i del diseño de muestreo jerárquico y D_{ij} es el número de especies en el transecto j (Crist *et al.*, 2003.). La diversidad β en cada escala espacial se estimó utilizando la ecuación 1.

Todas las particiones aditivas consideraron un modelo aleatorio basado en individuos, así como en muestras no ponderadas de un diseño desbalanceado, las cuales se realizaron en el programa PARTITION V3. Los modelos nulos se construyeron con 10,000 combinaciones aleatorias por nivel para estimar los valores de probabilidad (P) entre la diversidad observada y la diversidad esperada (Crist *et al.*, 2003).

Cuadro 2. Diseño de muestreo de las particiones aditivas de peces en el Pacífico Central Mexicano.

Niveles	Escala	No. de muestras	Diversidad de inventario	Diversidad de diferenciación
Región	~600 km.	1	γ	
Estados	100 -190 km.	4	α_4	β_4
Zonas	1.5-45 km.	8	α_3	β_3
Sitios	< 2 km.	40	α_2	β_2
Transectos	50 m.	267	α_1	β_1

6.3.3 Biodiversidad vs. Variables ambientales y espaciales

La variación de la diversidad de inventario (α_1 , y α_2) y diferenciación (β_1) se analizó en la escala espacial de sitios de muestreo con particiones aditivas de regresiones lineales parciales múltiples, siguiendo los criterios de Legendre y Legendre (1998). Este método toma en cuenta que las variables de tipo espacial presentan una estructura o autocorrelación espacial con problemas de colinealidad y falsos gradientes. Por lo tanto, se realizó una partición de la varianza en las siguientes fracciones: la fracción puramente ambiental [a], la fracción ambiental estructurada espacialmente [b], la fracción puramente espacial [c] y la varianza sin explicar [d]. El cálculo de las fracciones se realizó con base en los criterios de Legendre y Legendre (1998). La estimación de la varianza explicada se realizó con el coeficiente de determinación (r^2) de regresiones lineales múltiples. Las variables de respuesta o dependientes (y) fueron la diversidad α_1 de transectos, la diversidad β_1 entre transectos y la diversidad α_2 por sitio. Las variables ambientales (x) fueron aquellas representativas del hábitat arrecifal bentónico (coberturas por género de coral, grupos morfofuncionales bentónicos, tipos de sustrato y profundidad). Las variables espaciales (w) se estimaron con un análisis de tendencia superficial (trend surface analysis, en inglés), donde éstas se representaron con los nueve parámetros de un polinomio de tercer orden (Legendre y Legendre, 1998).

$$y = f(X, Y) = b_0 + b_1X + b_2Y + b_3X^2 + b_4XY + b_5Y^2 + b_6X^3 + b_7X^2Y + b_8XY^2 + b_9Y^3 \quad \text{Ecuación 3}$$

donde X y Y son la longitud y la latitud, respectivamente; y b los coeficientes del polinomio.

Los valores del coeficiente de determinación (r^2) de las regresiones parciales se estimaron de la siguiente forma: i) regresiones lineales múltiples con una variable y vs variables x (VA). ii) regresiones lineales múltiples con una variable y vs variables w (VE). iii) regresiones lineales múltiples con una variable y vs variables $x + w$ (VT). La selección de las variables de respuesta en cada regresión múltiple se hizo con base en el coeficiente de determinación ajustado por los grados de libertad (r^2_{adj}). Los mejores modelos de cada regresión múltiple se obtuvieron con un procedimiento por pasos inteligentes hacia atrás (backward selection, en inglés) entre la variable dependiente vs variables independientes. Para reducir la colinealidad entre las variables independientes se utilizaron sólo aquellas que tuvieron una correlación de Pearson (r) < 0.90 y un factor de inflación de la varianza (VIF) < 10 (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011).

Las fracciones de la partición de la varianza se calcularon mediante las siguientes ecuaciones (Legendre y Legendre, 1998):

$$[a] = VT - VE \quad \text{Ecuación 4}$$

$$[b] = VT - VA \quad \text{Ecuación 5}$$

$$[c] = VT - VE \quad \text{Ecuación 6}$$

$$[d] = 1 - VT \quad \text{Ecuación 7}$$

La fracción $[a]$ fue interpretada como el efecto de las variables ambientales tras haber eliminado su estructura espacial, es decir, la relación causal existente entre las variables no espaciales y la variable de respuesta. Por otro lado, Los valores elevados de la fracción $[b]$ indican falsas correlaciones como consecuencia

de la autocorrelación espacial en las variables. En cambio, con la fracción puramente espacial [c] fue posible evaluar la importancia de condicionantes históricas no medibles que siguen ejerciendo influencia en el patrón espacial actual, o bien, la no inclusión de alguna variable significativa. Por último, la fracción [d] correspondió a la variación no explicada por los modelos. Este análisis de la partición aditiva de la variación de las diversidades α_1 , β_1 y α_2 se realizó sólo a esta escala (sitio de muestreo), ya que los resultados de este estudio demostraron que fue la escala más importante para mantener la diversidad regional de peces del Pacífico Central Mexicano.

7. Resultados

7.1 Esfuerzo de muestreo y riqueza de especies

En el PCM se registraron un total de 48,265 individuos correspondientes a 109 especies y a 42 familias de peces. Las familias que contribuyeron mayormente a la riqueza de la región fueron Haemulidae, Labridae, Pomacanthidae, Lutjanidae y Scaridae con el 40% del inventario total.

La representatividad del esfuerzo total de muestreo del Pacífico Central Mexicano fue del 87.9% de la riqueza promedio esperada con los estimadores no paramétricos que consideran la rareza de especies basada en la incidencia. Por lo tanto, se pueden esperar 15 especies únicas y duplicadas por ser registradas en campo (Figura 2A). En cambio, la representatividad del esfuerzo de muestreo comparado con la riqueza estimada por Chao 1 fue del 95%, lo que sugiere que faltaron cinco especies de singletons y doubletons (Figura 2A).

En la escala por estado, la evaluación del esfuerzo de muestreo y de la riqueza observada correspondió a: i) Nayarit, 90 especies registradas y una representatividad promedio de 82.4% con los estimadores basados en la incidencia y 90.3% con Chao 1. ii) Jalisco con 55 especies que representan el 85.8% del promedio de los valores de Chao 2 y Jackknife 1 y 2, así como un 90.1% con Chao 1. iii) Colima con 62 especies y una representatividad del 70.1% de los estimadores que consideran la incidencia de las especies y un 81.5% con Chao 1. iv) Michoacán con 73 especies registradas que corresponden al 76.6% de la riqueza total esperada basada en la incidencia, así como con un 80.2% con Chao 1 (Figura 2B-2E).

Por otro lado, las zonas con mayor riqueza de especies de peces fueron Islas Marietas con 79 especies e Isla Isabel con 69 especies, mientras que las Bahías de Chamela (Jalisco) y Santiago (Colima) tuvieron el menor número de especies. En la escala de sitio, la riqueza total de especies osciló entre 13 y 51 especies. Las localidades que presentaron el mayor número de especies fueron: Túnel Amarradero (TAM) con 51 especies, Cueva del Muerto (CDM) con 50 y Playa del Amor (PA) con 49 especies. Todos estos sitios corresponden a la zona de Islas Marietas, Nayarit. En contraste, La Palma (20 especies) localizado en Bahía Chamela Jalisco, y Paraíso Montemar (21 especies) ubicado en Bahía Cenicero Colima, fueron los sitios con el número de especies más bajo.

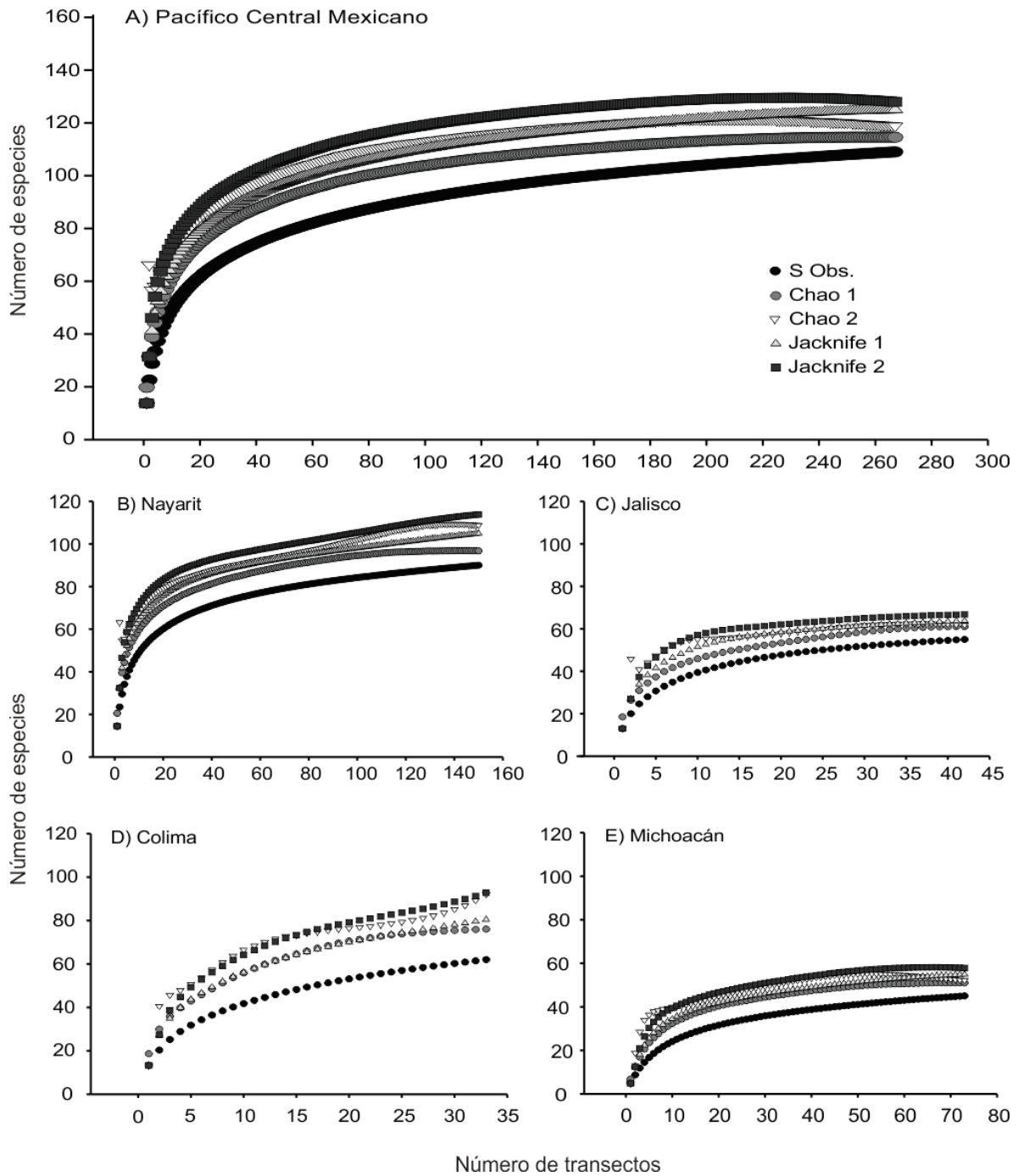


Figura 2. Curvas de acumulación de especies observadas (S Obs.) y esperadas con los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2. A) Escala regional del Pacífico Central Mexicano. Escala de estados: B) Nayarit; C) Colima; D) Jalisco; E) Michoacán.

7.2 Rareza de especies

En general, la rareza total de peces para el Pacífico Central Mexicano fue de 29 especies, que representaron el 26.6% del inventario total registrado para esta región. De esta rareza de especies se identificaron 16 especies únicas, 13 duplicadas, 10 singletons y nueve doubletons (Apéndice A, Cuadro A1). Por otra parte, al nivel de estados se presentaron también porcentajes importantes de especies raras. La mayor rareza se observó en Michoacán con 28 especies correspondientes al 38.3% de riqueza total registrada en el estado. En cambio, en Colima se registró una rareza de 25 especies que fueron el 40.3% de todas las especies observadas en este estado, mientras que en Nayarit la rareza fue de 21 especies, representando sólo un 23.3% de su riqueza total. Por último, en Jalisco se encontró una rareza de 15 especies que son el 27.2% de su inventario total.

En la Figura 3 se muestra la contribución en número de especies para cada una de las categorías de rareza ecológica a nivel de estado y para todo el Pacífico Central Mexicano. Colima fue el estado que contribuyó mayormente a la rareza de las especies, ya que se estimaron los valores más alto de singletons, doubletons y especies únicas, mientras que el valor más alto para las especies duplicadas fue encontrado en Michoacán, en cambio, Jalisco es el estado con la menor cantidad de rarezas ecológicas (Figura 3). Los resultados del análisis de rareza de las especies se presentan en el Apéndice A, Cuadro A2-A5.

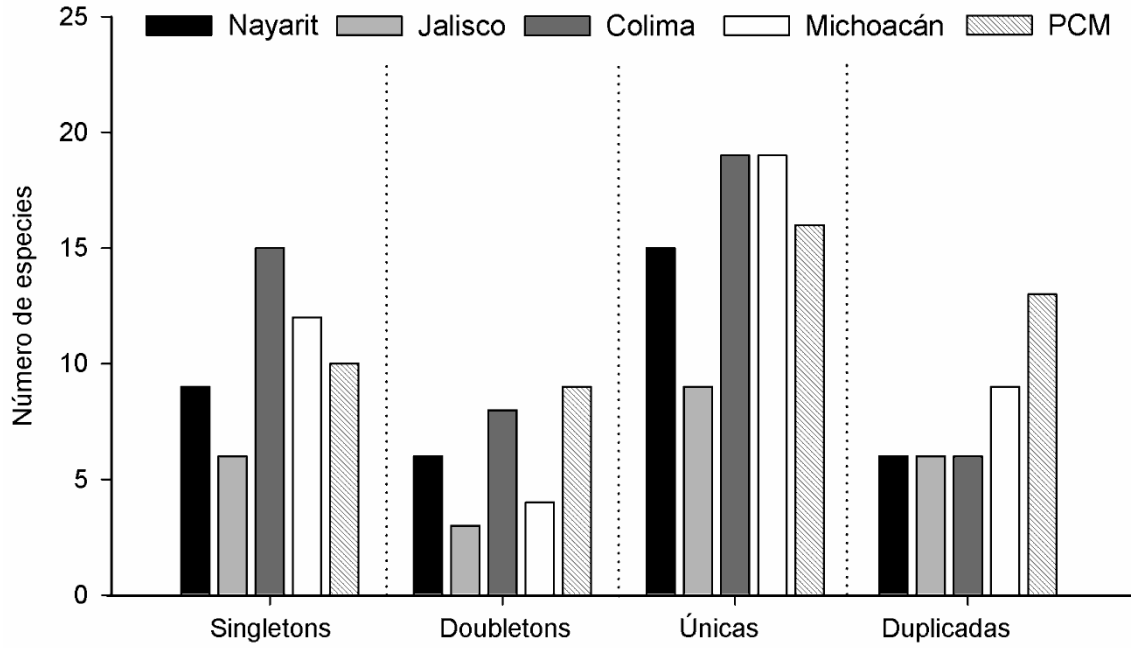


Figura 3. Rareza de especies dada por singletons, doubletons, únicas y duplicadas por estado y para el Pacífico Central Mexicano.

7.3 Partición aditiva de la biodiversidad

7.3.1. Partición aditiva por sitio de muestreo

Los modelos nulos utilizados en las particiones aditivas sugieren que la diversidad α_1 no mostró diferencias significativas con lo encontrado de manera estocástica. En cambio, todas las estimaciones de la renovación de especies entre transectos (diversidad β_1) sí fueron estadísticamente diferentes de lo obtenido por las aleatorizaciones (Figura 4). Sin embargo, los análisis de las particiones aditivas mostraron patrones diferentes en los sitios de muestreo, en relación a la contribución (número de especies) de la diversidad α_1 y diversidad β_1 entre transectos. En la mayoría de los sitios (29 de ellos) se observó un patrón donde la diversidad β_1 tuvo una contribución similar o mayor que la diversidad α_1 , particularmente en todos los sitios de Nayarit, así como en La Palma, La Virgencita y Cuastecomatitos en Jalisco, Carrizales y La Boquita en Colima. En cambio en el estado de en Michoacán se presenta este patrón en la mitad de los sitios (5 en total). Los sitios restantes de Jalisco, Colima y Michoacán mostraron un patrón con mayor contribución de la diversidad α_1 (Figura 4).

Los sitios ubicados en las Islas Marietas en Nayarit, fueron los que poseen las mayores tasas de renovación de especies (diversidad β_1) entre los transectos, con contribuciones de 24 a 35 especies, que corresponden al 61% y 72% (promedio del 66.6%) de la diversidad α_2 . Esto aporta un importante número de especies que favorecen la diversidad total a esta escala. Por ello la diversidad α_2 de estos sitios presentó los valores más altos del Pacífico Central Mexicano (Figura 4).

7.3.2. Partición aditiva por zona

En la escala de zonas la diversidad β fue el componente más importante en la contribución de especies (68-85%), ya que la diversidad α_1 de los transectos presentó una contribución de menos de 16 especies en todas las zonas estudiadas (Figura 5A). Con respecto a la renovación de especies, la diversidad β_2 entre sitios fue el componente que tuvo la contribución más alta en el número de especies en todas las zonas, excepto en Isla Isabel, Bahía de Santiago y Faro de Bucerías donde la diversidad β_1 fue mayor. Los resultados de los modelos nulos mostraron que las diversidades β_2 y β_1 fueron estadísticamente diferentes de obtenido por aleatoriedad, a excepción del intercambio de especies entre transectos en Islas Marietas, Bahía de Chamela y Cuestecomate-Melaque (Figura 5A). Las zonas que tuvieron el mayor intercambio de especies entre sitios (β_2) fueron Bahía del Cenicero e Islas Marietas con contribuciones del 52.7% y 41.6% de la diversidad total por zona (diversidad α_3), respectivamente (Figura 5A).

7.3.3. Partición aditiva por estados

Las particiones aditivas en la escala por estados evidenciaron un patrón similar entre ellos, donde las diversidades β_2 y β_3 fueron los únicos componentes estadísticamente diferentes a lo obtenido por el azar (Figura 5B). La diversidad β_2 fue la que más contribuyó a la diversidad total de los estados (diversidad α_4), con valores de 19 a 31 especies que representan del 32% al 42% (promedio de 36.2%) de la riqueza total. Por su parte, la diversidad β_1 fue el segundo componente en importancia, ya que aportó de 11 a 28 especies con contribuciones del 21% al 31% (promedio de 24.9%), a excepción de Jalisco

donde la diversidad α_1 fue el segundo componente en importancia. En general, la diversidad α_1 fue el tercer componente en contribución a la diversidad α_4 en la mayoría de los estados, aportando de 13 a 15 especies (contribución 16-23%). La diversidad β_3 fue el componente que menos con respecto al número de especies (8-17 especies) y contribución (14% al 23%, promedio de 19%) la contribución de la diversidad α_4 . (Figura 5B).

7.3.4 Partición aditiva del Pacífico Central Mexicano

La partición aditiva de la riqueza de peces del Pacífico Central Mexicano mostró que la diversidad β_4 entre estados fue el componente que más contribuye a mantener la diversidad regional (diversidad γ). Esto se debe porque tuvo un valor de 39 especies que representan un 35.7% de la riqueza regional (Figura 5C). Le siguió en importancia la diversidad β_2 entre sitios con 24 especies y una contribución del 21.1% a la diversidad γ . De forma similar, la diversidad β_1 tuvo un valor promedio de 19 especies, lo que significa una contribución del 17.8% de la variación total a esta escala. En cambio, la diversidades α_1 y β_3 presentaron valores menores que 14 especies que representaron menos del 13% de la riqueza regional (Figura 5C). Los resultados de los modelos nulos mostraron que sólo las diversidades β_3 y β_4 fueron estadísticamente diferentes a lo estimado por aleatoriedad.

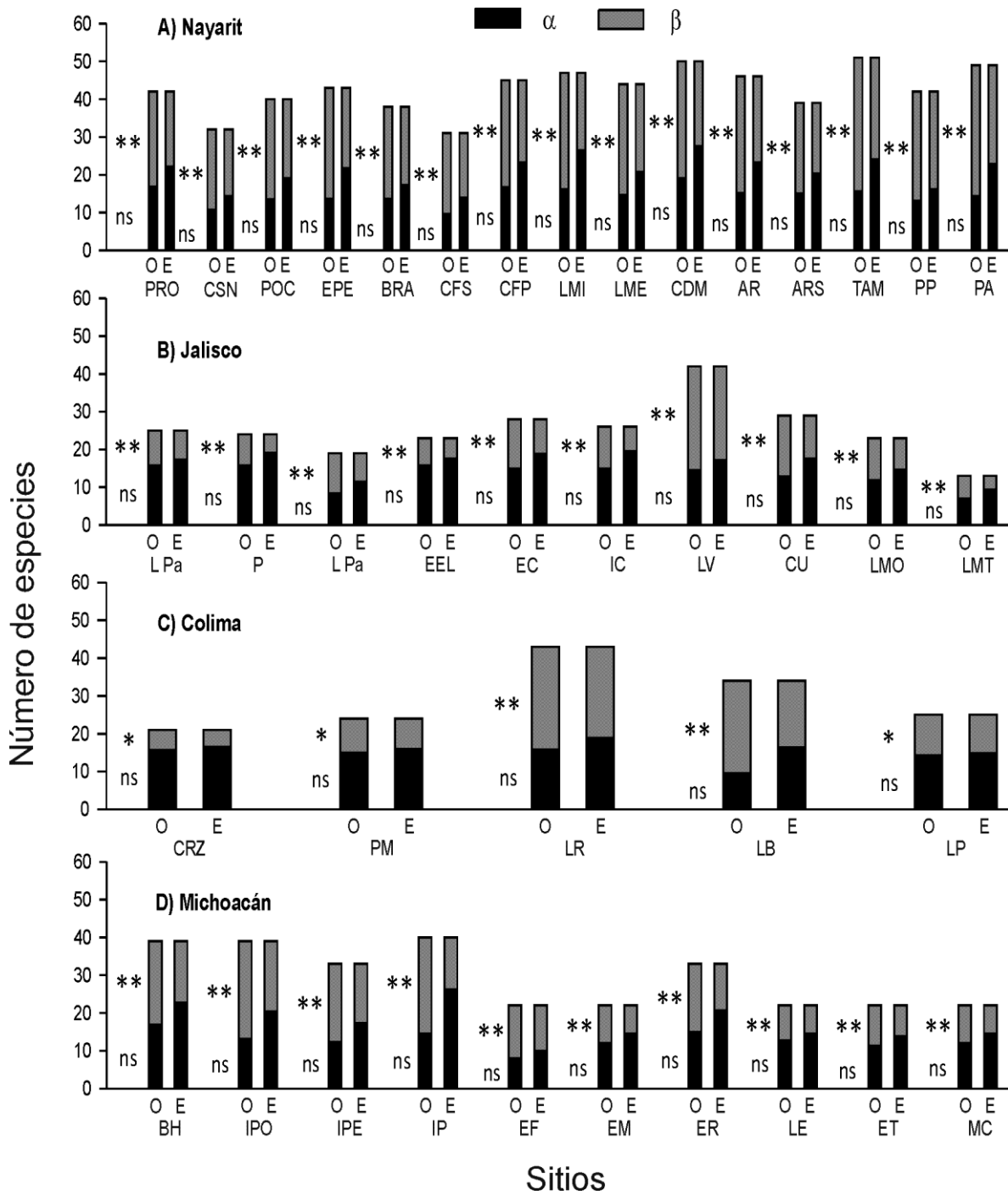


Figura 4. Partición aditiva de la diversidad de especies de peces a nivel de sitios de muestreo. Códigos: O = componente de la diversidad observada; E = componente de la diversidad estimada con los modelos nulos; ns = no existen diferencias significativas ($p > 0.05$); ** = diferencia significativa de $p < 0.0001$; * = diferencia significativa de $0.0005 < p < 0.05$. Los códigos de los sitios corresponden a los del Cuadro 1.

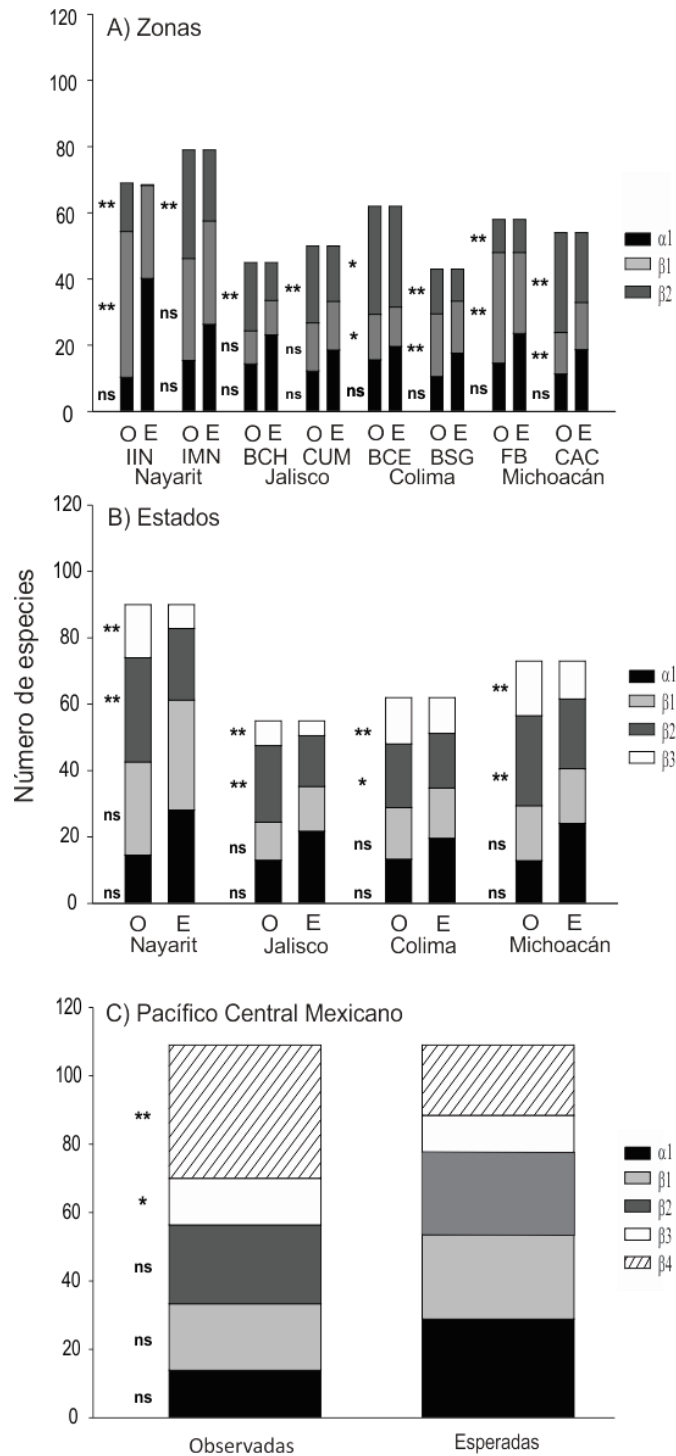


Figura 5. Particiones aditivas de la diversidad de peces a través de las escalas de zona, estado y regional (Pacífico Central Mexicano). Códigos: O = componente de la diversidad observada; E = componente de la diversidad estimada con los modelos nulos; ns = no existen diferencias significativas; ** = diferencias significativas con una $p < 0.0001$; * = diferencias entre $0.0005 < p < 0.05$. Los códigos de las zonas se presentan en el Cuadro 1.

7.4 Variación espacial de la diversidad de peces

Los análisis de regresiones parciales mostraron que la fracción ambiental pura [a] fue la que mejor explicó la variación de la diversidad α_1 (dentro de transectos). En cambio, las diversidades β_1 (entre transectos) y α_2 (dentro de sitios) fueron explicadas por la fracción ambiental estructurada espacialmente [b] (Cuadro 3). En la escala de transecto, la variación total explicada [a+b+c] y la variación ambiental pura [a] de la diversidad α_1 tuvieron el mismo valor (39.7%), debido a que las variables espaciales no tuvieron una relación significativa con esta diversidad. Por lo que la fracción no explicada por el modelo [d] fue alta con un 60.3%. Las variables ambientales que mejor explicaron la variación de la diversidad α_1 fueron las coberturas de *Porites*, *Pocillopora*, *Pavona*, hidrocorales, esponjas, algas calcáreas articuladas y macroalgas (Cuadro 3).

La variación total [a+b+c] de la diversidad β_1 entre transectos fue explicada en un 53.3%. De este porcentaje, un 14.7% correspondió a la fracción ambiental [a], un 28.4% a la explicación ambiental estructurada espacialmente [b] y un 7.2% a las variables espaciales [c]. La variación no explicada por el modelo [d] representó un 46.7%. Las variables ambientales predictivas del modelo fueron: *Porites*, *Pocillopora*, *Pavona*, *T. coccinea*, coral blando, esponjas, céspedes algales, roca y arena. En cambio, las variables espaciales fueron X (longitud) y Y (latitud) (Cuadro 3).

En la escala de sitio de muestreo, la variación total de la diversidad α_2 explicada correspondió a un 53.3%. La explicación de su variación se particionó en [a] = 19.9%, [b] = 24.6% y [c] = 8.8%. En cambio, la variación no explicada [d]

fue del 46.7%. Las variables que mejor explicaron la variación de la diversidad α_2 fueron: *Porites*, *Pocillopora*, *Pavona*, coral blando, hidrocorales, céspedes algales, roca y arena. En cuanto a las variables espaciales fueron: X (longitud) y Y (latitud) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Partición aditiva de la variación espacial de la diversidad de peces al nivel de sitio de muestreo en el Pacífico Central Mexicano. Los valores los coeficientes de determinación (r^2) y de las fracciones de la variación explicada están representados en porcentaje. Las fracciones son: [a] = variación ambiental pura; [b] = variación ambiental estructurada espacialmente; [c] = variación espacial pura y [d] = variación no explicada. Variación total explicada (VT) = [a+b+c]; variación ambiental (VA) = [a+b]; variación espacial (VE) = [b+c]. Las variables en negritas representan una significancia estadística con un valor de $p < 0.05$.

Escala	[a]	[b]	[c]	[d]	VT [a+b+c]	VA [a+b]	VE [b+c]
Diversidad α_1 dentro de transectos	39.7	0	0	60.3	$r^2 = 39.7$ $p = 0.015$	$r^2 = 39.7$ $p = 0.015$	--- Ns
Variables ambientales: <i>POR</i> , <i>POC</i> , <i>PAV</i> , <i>HC</i> , <i>ESP</i> , <i>ACC</i> , <i>MA</i>							
Diversidad β_1 entre transectos	14.7	28.4	7.2	49.7	$r^2 = 50.3$ $p = 0.021$	$r^2 = 43.1$ $p = 0.021$	$r^2 = 35.6$ $p < 0.001$
Variables ambientales: <i>POR</i> , <i>POC</i> , <i>PAV</i> , <i>TCO</i> , <i>CB</i> , <i>ESP</i> , <i>TU</i> , <i>RO</i> , <i>AR</i>							
Variables espaciales: <i>X</i> , <i>Y</i>							
Diversidad α_2 por sitio	19.9	24.6	8.8	46.7	$r^2 = 53.3$ $p = 0.006$	$r^2 = 44.5$ $p = 0.011$	$r^2 = 33.4$ $p < 0.001$
Variables ambientales: <i>POR</i> , <i>POC</i> , <i>PAV</i> , <i>CB</i> , <i>HC</i> , <i>TU</i> , <i>RO</i> , <i>AR</i>							
Variables espaciales: <i>X</i> , <i>Y</i>							

Nota: La diversidad espacial de peces estuvo representada por la riqueza de especies en un vector de una variable de respuesta y . Las variables ambientales fueron incluidas en matrices x , que presentaron los códigos: ESP = Esponjas; CB = coral blando; POR = *Porites*; PAV = *Pavona*; POC = *Pocillopora*; PSA = *Psammocora*.; TCO = *T. coccinea*; HC = hidrocorales; ACA = algas calcáreas articuladas; TU = céspedes algales (turf); MA = Macroalgas; RO = roca; AR = arena. Las variables espaciales correspondieron a matrices w , donde X y Y se obtuvieron a partir de un polinomio de tercer orden con coordenadas geográficas en UTM. La fracción $[a+b+c] = y$ vs $x + w$; $[a+b] = y$ vs x ; $[b+c] = y$ vs w .

8. Discusión

8.1 Diversidad de peces

El modelo global de la partición aditiva de la diversidad de peces del Pacífico Central Mexicano mostró que el recambio de especies entre estados (diversidad β_4) es la escala espacial que contribuye con mayor número de especies a la diversidad y de la región en estudio. La diversidad β_4 aporta, por sí sola, casi la mitad de la riqueza total de especies registrada en el Pacífico Central Mexicano. En otras palabras, estos resultados evidencian que la diversidad de diferenciación entre estados es donde existe la mayor dependencia de escala, lo que potencialmente mantiene la diversidad de peces de esta región. Por lo tanto, este nivel espacial podría ser considerado como prioritario en las estrategias de conservación de los ensamblajes de peces.

La contribución alta de la diversidad β_4 en el modelo global se explica principalmente por los ensamblajes de peces registrados en el estado de Nayarit, que son diferentes a los registrados en los demás estados. Además, en Nayarit se registró la riqueza de especies más alta y la mayor cantidad de especies no compartidas o exclusivas del mismo. Es por esto que Nayarit es el estado que mayor contribuye al recambio total de especies del Pacífico Central Mexicano, así como al nivel de diversidad β_2 entre sitios y diversidad β_1 entre transectos.

La mayor riqueza de especies y la diversidad β alta encontradas en Nayarit y sus zonas (Isla Isabel e Islas Marietas), podrían ser explicadas en gran parte porque estas Islas y costa se encuentran en área de transición entre la Provincia Biogeográfica Corteziana y la Provincia Mexicana (Spalding *et al.*, 2007). Esto

favorece que Islas Marietas e Isla Isabel presenten ensamblajes de peces con especies de distinta afinidad biogeográfica, debido al traslape de sus límites de distribución geográfica. Por otro lado, estas Islas quizás funcionan como islas de brinco (“stepping stones”, en inglés) (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011), lo que potencialmente favorecen la dispersión de varias especies entre ambas provincias biogeográficas. Lo anterior favorece que en Nayarit existan 14 especies que no fueron registradas en los otros estados. Este es un número importante si consideramos que representan el 12.8% de las 109 especies registradas en este trabajo.

Por otro lado, a diversidad β_2 entre los sitios de Nayarit fue el segundo componente más importante para mantener la diversidad global de peces en estas islas. Esto es explicado en gran parte por la heterogeneidad estructural de los hábitats de las Islas Marietas e Isla Isabel. De acuerdo con Rodríguez-Zaragoza *et al.* (2011), la heterogeneidad del hábitat de los sitios en Isla Isabel favorece la existencia de ensamblajes de peces distintos entre ellos, por lo que cada sitio posee una composición y abundancia de especies muy particular. La heterogeneidad de hábitats explica por qué se registraron agregaciones específicas dentro de los sitios de Isla Isabel e Islas Marietas, las cuales son el resultado de la variedad de los elementos estructurales del bentos (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011). En este sentido, los resultados de este trabajo sugieren, en conjunto con lo encontrado por Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011, que en Islas Marietas e Isla Isabel existe potencialmente una mayor heterogeneidad de los hábitats bentónicos con respecto a los demás sitios analizados. Esto explica porque estos sitios presentaron una mayor diversidad β_1 entre transectos, en

comparación con la diversidad α_1 dentro de transectos. Por lo tanto, se puede decir que en Nayarit los procesos biogeográficos y los efectos locales (estructura del hábitat bentónico en cada sitio) son los que explican mayormente la variación de la diversidad de inventario y diferenciación de peces de arrecife. Sin embargo, es importante mencionar que estos resultados deben tomarse con cautela, ya que en las zonas de Nayarit se presentó el mayor esfuerzo de muestreo, y es posible, que nuestros resultados presenten un sesgo al considerar que la riqueza y abundancia de las especies están en función, o bien, son dependientes del número de muestras (Schoener, 1976; Rosenzweig, 1995). El esfuerzo de muestreo en Islas Marietas fue mayor que el de Isla Isabel, y este tamaño de muestreo fue mayor que el realizado en las otras localidades consideradas en el estudio.

En cambio, en los estados de Jalisco, Colima y Michoacán, la diversidad β_2 entre sitios es el componente de la biodiversidad más importante en el nivel de zonas y estados, debido a su contribución en el número de especies. Esto tal vez pueda deberse a procesos locales como la rápida colonización de los hábitats por las especies más abundantes (Summerville, 2005). Así como por su posible relación con la complejidad estructural de las costas rocosas asociadas a comunidades coralinas que proveen ambientes óptimos para el desarrollo de las especies de esta región (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Sánchez-Villegas *et al.*, 2009; Galván-Villa *et al.*, 2010). En este sentido, los procesos locales al nivel de sitio, como es la estructura del hábitat bentónico e interacciones interespecíficas (Galván-Villa *et al.*, 2010; Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011), son los que

posiblemente explican la variación de la diversidad de peces en Jalisco, Colima y Michoacán.

En general, las particiones aditivas para el Pacífico Central Mexicano ponen de manifiesto que las escalas más importantes para mantener la biodiversidad en la región son diversidad β_4 y β_2 , por lo que se puede concluir que las escalas de estados y de sitio son las más importantes para mantener la diversidad de la región estudiada. Esto tiene importantes aplicaciones ya que para lograr la conservación de áreas extensas, como es el área de estudio, sería necesario asegurarse de que exista una red de áreas marinas protegidas que garanticen la conectividad y el intercambio faunístico en las escalas local y regional (Miller *et al.* 2001; Ervin *et al.*, 2010; Galván-Villa, 2010).

8.2 Diversidad de peces vs. variables ambientales y espaciales

Las diversidades α_1 y β_1 al nivel de transectos, así como la diversidad α_2 dentro de los sitios, fueron explicadas mayormente por variables ambientales, tal como fue el caso del componente ambiental puro [a] para α_1 y el componente ambiental estructurado espacialmente [b] para β_1 y α_2 . Por lo tanto, la heterogeneidad del ambiente – o del hábitat bentónico – dentro y entre los sitios juega un papel importante en la distribución de la diversidad de peces de arrecife en esta región, en particular para la diversidad α_1 . En cambio, para las diversidades β_1 y α_2 , la estructura del hábitat bentónico y la variación espacial covarían para explicar la renovación de especies (β_1) y la riqueza total al nivel de sitios de muestreo (α_2). Tal como se mencionó anteriormente, esto se explica también por el traslape de

las dos provincias biogeográficas donde se encuentran las Islas Marietas e Isla Isabel.

Este trabajo evidencia que la diversidad de inventario (α_1 y α_2) y diferenciación (β_1) de peces de arrecife está relacionada principalmente con las coberturas de los corales del género *Porites*, *Pocillopora* y *Pavona*. Este resultado se debe en gran parte a que todos los sitios de muestreo corresponden a ecosistemas rocosos asociados a comunidades coralinas, donde los corales hermatípicos están entre los principales organismos ingenieros autógenos en la conformación del hábitat bentónico. En este tipo de sistemas, los peces están íntimamente asociados con el sustrato de coral y el rocoso, donde pueden encontrar zonas de alimentación, refugio y reproducción (Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011). Por ejemplo esta relación ha sido observada en diferentes especies de peces de arrecife que buscan refugio dentro de los corales en otras partes del Indo-Pacífico (Belmaker *et al.*, 2008). Sin embargo, en el Pacífico mexicano Aburto-Oropeza y Balart (2001) han evidenciado esta relación con las especies *Alphestes immaculatus*, *Canthigaster punctatissima*, *Chaetodon humeralis*, *Halichoeres melanotis*, *Scarus compressus*, *S. ghiban*, *S. perrico*, *S. rubroviolaceus*, *Serranus psittacinus*, entre otras.

En este trabajo se encontró que existen también otras variables ambientales que explican la variación de la diversidad α_1 , β_1 y α_2 de peces, además de la cobertura de coral vivo. La diversidad α_1 se relaciona mayormente con la cobertura de hidrocorales, esponjas, algas calcáreas costrosas y macroalgas carnosas presentes en cada sitio. Pero para la diversidad β_1 , el coral

T. coccinea, los corales blandos, esponjas, céspedes algales, roca y arena son variables ambientales importantes que explican también su variación. En cambio, la diversidad α_2 fue explicada por los corales blandos, hidrocorales, céspedes algales, roca y arena. Todos estos elementos estructurales forman parte de la estructura del hábitat bentónico del arrecife y su presencia aumenta la heterogeneidad del mismo (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011). Esta heterogeneidad del hábitat favorece que las especies de peces se asocien de forma distinta en cada sitio, dependiendo, de la presencia o ausencia de estos elementos estructurales. Estos últimos pueden también aumentar el número de nichos ecológicos, y por lo tanto, contribuir a aumentar la riqueza y rareza de especies (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011; Acosta-González *et al.*, 2013; Galván-Villa *et al.*, 2015).

Este trabajo evidencia que diferentes tipos de asociaciones de algas (e.g. macroalgas carnosas, algas calcáreas costrosas, céspedes algales) y los corales blandos sirven de alimento y de refugio para algunas especies, lo que podría indicar que los peces se desplazan dentro de los sitios en busca de recursos alimenticios o de refugio. Con respecto a esto último, Aburto-Oropeza y Balart (2001) reportaron que: i) *Prionurus punctatus* pastorea céspedes algales; ii) *Halichoeres dispilus* se puede alimentar de rodolitos; *Chromis atrilobata*, *Ephinephelus panamensis*, *Lutjanus argentiventris* y *Paranthias colonus* habitan zonas con corrientes fuertes con fines alimenticios; iii) *Johnrandallia nigrirostris*, y *Pomacanthus zonipectus* buscan áreas donde puedan alimentarse de corales blandos (gorgonias); iv) *Apogon retrosella* y *Stegastes flavilatus* buscan refugio en cuevas o invertebrados sésiles; v) *Calamus brachysomus* habita mayormente el

ecotono entre las rocas y la arena (Aburto-Oropeza y Balart, 2001). Éstos son sólo algunos ejemplos de las relaciones que tienen las especies de peces con los elementos estructurales del bentos, tal como lo sugiere este trabajo. Sin embargo, se puede decir también que los elementos estructurales del hábitat bentónico que se relacionaron en menor medida con las diversidades α_1 , β_1 y α_2 fueron la cobertura de *T. coccinea* e hidrocorales. Éstos quizás podrán ofrecer refugio para los organismos juveniles y especies de talla pequeña de peces.

Con respecto a las variables espaciales analizadas en este trabajo, se muestra que la fracción puramente espacial [c] explica marginalmente parte de la variación de las diversidades α_1 , β_1 y α_2 . Sin embargo, este tipo de variables en conjunto con las variables representativas de la estructura del hábitat arrecifal, explican una porción importante de la variación de la composición y riqueza total de peces al nivel de sitios de muestreo. Esto sugiere que conjuntamente los componentes ambientales y espaciales son importantes para mantener la diversidad de los peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano.

8.3 Conservación de la diversidad de peces del PCM

Las particiones aditivas de la diversidad de peces son una herramienta importante que favorece las estrategias de conservación, debido a la identificación de la dependencia de escala de los diferentes componentes de la biodiversidad (Rodríguez-Zaragoza *et al.*, 2011). Por ejemplo, el análisis de la variación de la diversidad β proporciona información detallada sobre la distribución de los organismos entre diferentes hábitats (Wilson y Shmida, 1984). Asimismo, constituyen un vínculo empírico y teórico entre las diversidades α y γ (Cornell y Lawton, 1992; Loreau, 2000). La diversidad β es también importante en la planificación de la conservación de peces arrecifales, ya que se puede medir en las escalas adecuadas para la gestión (Condit *et al.*, 2002). Además, es un indicador potencial de una gama amplia de funciones y procesos de los ecosistemas, como lo es el recambio de especies. El estudio de esta variación es útil para realizar comparaciones cualitativas o cuantitativas entre regiones, o entre taxas determinados, así como para explorar patrones y procesos ecológicos (Scheiner *et al.*, 2011); lo cual es fundamental para la biología de la conservación (Jost *et al.*, 2010).

Los resultados de este trabajo evidenciaron la importancia de mantener en condiciones adecuadas a los arrecifes de coral, los arrecifes rocosos con asociaciones de comunidades coralinas, y también, a los arrecifes que son sólo de tipo rocoso, para preservar la heterogeneidad de sus hábitats. Esto favorecerá la conservación de la diversidad de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano. De esta manera, la toma de decisiones en cuanto a estrategias de conservación

deberá considerar la variación local y regional de los diferentes componentes de la biodiversidad, para garantizar la conectividad entre los diferentes sistemas arrecifales del Pacífico Central Mexicano a fin de mantener su biodiversidad. Esto tiene implicaciones importantes para la conservación, ya que se ha demostrado que una conectividad alta puede proteger de la extinción a las poblaciones locales y favorece su resiliencia natural contra disturbios naturales y humanos (Morrison y Sandin, 2011).

Isla Isabel e Islas Marietas cuentan con estatus de protección como Parques Nacionales. Las Islas de la Bahía de Chamela tienen un estatus de Santuario pero no tienen un plan de manejo. En cambio, el resto de las localidades y sitios de Jalisco, Colima y Michoacán no tienen un estatus de protección. Este trabajo evidencia que varios de los sitios no protegidos contribuyen de forma importante a la renovación de especies de peces de la región estudiada, y por ello, es relevante fomentar su protección. Actualmente, se conoce que las áreas marinas protegidas (AMPs) son una buena estrategia de manejo, que ha demostrado su utilidad al mantener y propiciar un incremento en la biodiversidad (Johnson *et al.*, 1999; Bohnsack, 2000). Además las AMPs favorecen la regulación de los servicios ecosistémicos como son las pesquerías y las zonas de recreación. Sin embargo, en todos los sitios analizados existen actividades de extracción por pesca artesanal legal e ilegal. Asimismo, se llevan a cabo actividades turísticas de recreación que no cumplen con los principios de sustentabilidad, en particular en las Islas Marietas y en algunos sitios de Bahía Chamela y Bahía Santiago en Manzanillo, Colima. Esto aumenta la necesidad de desarrollar estrategias de conservación y manejo con un enfoque ecosistémico que considere la variación de

la biodiversidad (Hall y Mainprize, 2004; Cury y Christensen, 2005; García y Cochrane, 2005).

Recientemente, existe una creciente preocupación por los impactos que genera la actividad humana sobre la diversidad biológica (Fraser *et al.*, 2009). Esto aumenta la necesidad de proteger los ecosistemas de coral; los cuales son vitales para muchas especies, además de que proveen de una fuente de ingreso, alimentación y protección para millones de personas en el mundo (Grimsditch y Salm, 2005).

A pesar de la importancia los ecosistemas de coral del Pacífico Central Mexicano, éstos han sido objeto de grandes presiones ambientales y humanas. Tal es el caso de los arrecifes de Colima que se ubican dentro de la Bahía de Santiago, muy cerca de uno de los puertos comerciales más grandes del Pacífico mexicano. Estos puertos generan una mayor contaminación marina, la destrucción de hábitats por obras portuarias (e.g. canales, espigones, etc.) y producen cambios en los patrones de circulación y sedimentos locales. Aunado esto existe también una ciudad densamente poblada con un gran desarrollo urbano y turístico, que genera impactos ambientales con posibles consecuencias irreversibles en los ecosistemas marinos (Chávez-Comparan *et al.*, 2008). Esto evidentemente repercute en la fauna marina. Posiblemente esto sea la causa por la que esta área presentó los valores más bajos riqueza y renovación de especies. Por su parte, los sitios del estado de Michoacán presentan también valores bajos de diversidad β al nivel de sitios, lo cual se debe posiblemente a la poca heterogeneidad de sus hábitats, así como a las actividades de extracción (i.e. pesca) sin ningún tipo de regulación, ya que no existe en los sitios una declaratoria de protección.

Como se comentó anteriormente, una alternativa adecuada para abordar esta problemática podría ser la propuesta por Galván-Villa (2010), que es establecer una red de islas protegidas, que permita a las poblaciones de peces interactuar mediante su libre dispersión y permita el flujo de biomasa entre las AMPs. Aunado a lo anterior, se propone explorar la posibilidad de proteger algunos sitios prioritarios, tales como: i) los sitios del faro de Bucerías que incluye algunos islotes cercanos a la costa; ii) el sitio de Carrizales en Bahía Cenicero, Colima, donde actualmente existe al arrecife de coral más grande y mejor conservado de la región de estudio; los sitios de la zona de Cuestecomate-Melaque en Jalisco, que presentan coberturas importantes de corales y sitios de muestreo con una diversidad alta de peces y hábitats bentónicos muy heterogéneos entre sí.

La implementación de AMPs puede tener objetivos biológicos y sociales. Los primeros incluyen rehabilitar hábitats destruidos, sostener la biodiversidad, proteger la vida marina, y proveer un laboratorio para investigación básica natural; mientras que los segundos consideran restaurar las pesquerías, crear experiencias de ecoturismo, generar oportunidades económicas en las comunidades costeras (Christie *et al.*, 2003). Todo esto debe favorecer el bienestar socioeconómico de las poblaciones humanas que utilizan estos ecosistemas de coral. Por lo tanto, se propone explorar la posibilidad de proteger algunos sitios prioritarios, tales como: i) los sitios del faro de Bucerías que incluye algunos islotes cercanos a la costa; ii) el sitio de Carrizales en Bahía Cenicero, Colima, donde actualmente existe al arrecife de coral más grande y mejor conservado de la región de estudio; y los sitios de la zona de Cuestecomate-

Melaque en Jalisco, que presentan coberturas importantes de corales y sitios de muestreo con una diversidad alta de peces y hábitats bentónicos muy heterogéneos entre sí.

9. Conclusiones

- Los resultados evidencian que la diversidad β_4 entre estados es donde existe la mayor dependencia de escala, ya que mantiene la diversidad regional de peces del PCM. Este nivel espacial debe de ser considerado prioritario en las estrategias de conservación de los ensamblajes de peces de esta región.
- La contribución alta de la diversidad β_4 se debe principalmente a los ensamblajes de peces registrados en los sitios y zonas del estado de Nayarit. Los cuales son más ricos en número de especies, y además, por que presentan una composición y abundancia de especies distinta a la de otros estados de esta región. Esto es debido a su ubicación geográfica en el área de traslape de las provincias biogeográficas Corteziana y Mexicana.
- Las particiones aditivas de la diversidad de peces evidenciaron que la escala local al nivel de sitios de muestreo es fundamental para mantener la diversidad de peces dentro de los estados estudiados, así como al nivel de la región del Pacífico Central Mexicano.
- La diversidad α_1 fue explicado por el componente ambiental puro [a], mientras que las diversidades β_1 y α_2 por un componente ambiental estructurado espacialmente [b]. Esto evidencia que la heterogeneidad del ambiente – estructura del hábitat bentónico – dentro y entre los sitios juega

un papel importante en la diversidad de peces. Pero esta estructura del hábitat en conjunto con la variación espacial forman un componente fundamental que determina la distribución, composición y abundancia de peces de arrecife en esta región.

- Este trabajo encontró que la diversidad de inventario y diferenciación de los peces de arrecife está relacionada principalmente con la cobertura de coral, así como con otros elementos del hábitat como son los corales blandos, céspedes algales, algas calcáreas costrosas, macroalgas carnosas, esponjas, roca, arena, entre otros.
- Los resultados de este trabajo evidenciaron la importancia de mantener en condiciones adecuadas a los arrecifes de coral y los arrecifes rocosos con asociaciones de comunidades coralinas. Esto con la finalidad de conservar la diversidad regional de peces de arrecife del Pacífico Central Mexicano. De esta manera, la toma de decisiones, en cuanto a las estrategias de conservación, deberá tomar en cuenta la variación local y la regional de las especies para garantizar la conectividad entre los diferentes sistemas arrecifales del Pacífico Central Mexicano a fin de mantener su biodiversidad.

10. Literatura citada

- Aburto-Oropeza O., Balart E. F. 2001. *Community Structure of reef fish in several habitats of rocky reef in the Gulf of California*. Mar. Ecol. 22(4): 283-305.
- Ackerman J. L., Bellwood D. R. 2000. *Reef fish assemblages: A reevaluation using enclosed rotenone stations*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 206: 227-237.
- Acosta-González G., Rodríguez-Zaragoza F. A., Hernández-Landa R. C., Arias-González J. E. 2013. *Additive diversity partitioning of fish in a Caribbean coral reef undergoing shift transition*. PLOS ONE 8(6):e65665.
- Aguilar-Palomino B., Mariscal-Romero J., González-Sansón G., Rodríguez-Ibarra L.E. 1996. *Ictiofauna demersal de fondos blandos de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México, en la primavera de 1995*. Cienc. Mar. 22(4):469-481.
- Allen G. R., Robertson D. R. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii Press, Honolulu. 332 p.
- Allen G. R., Robertson D. R. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. Segunda edición en español. CONABIO y Agrupación Sierra Madre. México. 327 p.
- Álvarez-Filip L., Reyes-Bonilla H. 2006. *Comparison of community structure and functional diversity of fishes of Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003*. En: Suzuki Y. (ed.), *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa*. pp 216-225.
- Amezcu-Linares F. 1996. *Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico Central de México*. CONABIO, UNAM, México. 184 p.

- Arias-González J. E., Núñez-Lara J. E., Rodríguez-Zaragoza F. A., Legendre P. 2011. *Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe*. Cienc. Mar. 37(1): 87-96.
- Baena M. L., Halffter G., Lira-Noriega A., Soberón J., Galindo-Leal C., Franco-Baqueiro M., Montellano-Ballesteros M. 2008. *Extinción de especies*. En: Capital natural de México, Vol.1: Conocimiento actual de la Biodiversidad. CONABIO, Ciudad de México. pp. 263-282,
- Badan A. 1997. *La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico mexicano*. En: Lavín M. F. (ed). Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía 3, Unión Geofísica Mexicana. pp 99-112.
- Badan-Dangon, A. R. F. (1998) Coastal circulation from the Galápagos to the Gulf of California. En: Allan R. Robinson and Kenneth H. Brink., Editores, "The Sea, Pan-regional. pp 315-343
- Banaszak A. T., Ayala-Schiaffino N., Rodríguez-Román M. A., Enríquez S., Iglesias-Prieto, R. 2003. *The responses of Millepora alcicornis (O. Milleporina, F. Milleporidae) to two bleaching events at Puerto Morelos reef, Mexico*. Rev. Biol. Trop. 51 (Supl.4.): 57- 66.
- Bell S. S., McCoy E. D., Mushinsky H. R. 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London. XX p.
- Bellwood D. R., Hughes T. P., Folke C., Nyström M. 2004. *Confronting the coral reef crisis*. Nature 429: 833-837.

- Belmaker J., Shashar N., Ziv Y., Connolly S. R. 2008. *Regional variation in the hierarchical partitioning of diversity in coral-dwelling fishes*. Ecology 89: 2829-2840.
- Brown, B.E. 1987. *Worldwide death of corals- natural cyclical events or man made pollution*. Mar. Pollut. Bull. 18: 9-13.
- Bohnsack J. A. 2000. *A comparison of the short-term impacts of no-take marine reserves and minimum size limits*. Bull. Mar. Sci. 66(3): 635-650.
- Booth D. J., Berretta G. A. 2002. *Changes in a fish assemblage after a coral bleaching event*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 245: 205-212.
- Burkpile D. E., Hay M. E. 2008. Coral Reefs. In: Jorgensen S. E., Fath B. D. (eds), Encyclopedia of Ecology. Oxford: Elsevier Volumen: 1. pp 784-796.
- Caley M. J. 1995. *Community dynamics of tropical reef fishes: Local patterns between latitudes*. Mar. Ecol. Pro. Ser. 129: 7-18.
- Castro-Aguirre J. L. 1978. *Catálogo Sistemático de los Peces Marinos que Penetran a las Aguas Continentales de México con Aspectos Zoogeográficos y Ecológicos*. Departamento de Pesca. Dirección General del Instituto Nacional de Pesca. Serie Científica, No.19, 20 láminas, 298 p.
- Castro-Aguirre J. L., Espinosa-Pérez H. S., Schmitter-Soto J. J. 1999. *Ictiofauna estuario-lagunar y vicaria de México*. Serie Biotecnologías. IPN, Noriega-Limusa, México, 711 p.
- Ceballos, G. Díaz-Pardo E., Espinosa H., Flores-Villela O., García A., Martínez L., Martínez-Meyer E., Navarro A., Ochoa L. 2009. *Zonas críticas y de alto riesgo para la conservación de la biodiversidad de México*. En: Capital

- natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio, Conabio, Ciudad de México. pp. 575-600,
- Chao A. 1993. *Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates*. Biometrika 80(1): 193-201.
- Chávez-Comparan J. C. 2008. *Catálogo de peces de arrecifes rocosos-coralinos de punta carrizales, Colima, México*. Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima México. 36 p.
- Christie P., Mccay B. J., Millar M. L., Lowe C., White A. T., Stoffle R., Fluharty D. L., McManus L. T., Chuenpagdee R., Pomeroy C., Suman D. O., Blount B. G., Huppert D., Villahermosa R., Oracion E., Lowry K., Pollnac R. B. 2003. *Toward developing a complete understanding: A social science research agenda for marine protected areas*. Fisheries 28(12): 22-26.
- Choat J. H., Bellwood D. R. 1991. *Reef fishes; their history and evolution*. In: Sale P. F. (ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, New York, pp 39-66.
- Colwell R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.1. User's guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Condit R., Pitman N., Leigh Jr. E. G., Chave J., Terborgh J., Foster R. B., Núñez P., Aguilar S., Valencia R., Villa G., Muller-Landau H. C., Losos E., Hubbell S. P. 2002. *Beta-diversity in tropical forest trees*. Science 295: 666-669.
- Connell J. H. 1978. *Diversity in tropical rain forests and coral reefs*. Science 199: 1302-1310.

- Contreras-Balderas S., Almada-Villela P., Lozano-Vilano M. L., García-Ramírez M. E. 2003. *Freshwater fish at risk or extinct in México A checklist and review*. Rev. Fish. Biol. Fish. 12: 241-251.
- Cornell H. V., Lawton J. H. 1992. *Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective*. J. Anim. Ecol. 61:1-12.
- Cortés J. 1997. *Status of the Caribbean coral reefs of Central America*. Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. 1: 335-340.
- Cupul Magaña A. L., O. S. Aranda Mena, P. Medina Rosas y V. Vizcaíno Ochoa, 2000. *Comunidades Coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México*. Revista Mexicoa 2: 15-22.
- Cupul-Magaña A.L., 2008. *Estructura ecológica y patrones de colonización en las comunidades coralinas y arrecifes de la región de Bahía de Banderas, costa sur e islas de Nayarit*. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Nayarit, México. 124 p.
- Currie D. J. 1991. *Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness*. Am. Nat. 137: 27-49.
- Cury P., Chrystensen V. 2005. *Quantitative Ecosystem Indicators for Fisheries Management*. ICES J. Mar. Sci. 62: 307-310.
- Crist T. O., Veech J. A., Gering J. C., Summerville K. S. 2003. *Partitioning species diversity across Landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity*. Am. Nat. 162:734-743.
- De la Lanza–Espino G. (ed) 1991. *Oceanografía de mares mexicanos*. A. G. T. Editor, México D. F. 569 p.

- Dulvy N. K., Sadovy Y. Reynolds J. D. 2003. *Extinction vulnerability in marine populations*. Fish and Fisheries, 4: 25-64.
- Ervin, J.; Sekhran, N.; Dinu, A.; Gidda, S.; Vergeichik M, & Mee, J. (2010). *Protected areas for the 21st century: Lessons from UNDP/GEF's Portfolio*, United Nations Development Programme and Convention on Biological Diversity, ISBN 92'9225'274'7, New York and Montreal
- Espinosa-Pérez H. 1993. *Riqueza y diversidad de peces*. En: Flores O., Navarro A. (eds). *Biología y Problemática de los vertebrados en México*. Ciencias, Número especial (7): 77-84.
- Espino-Barr E., Ruíz-Luna A., Garcia-Boa A. 2003b. *Changes in tropical fish assemblages associated with small-scale fisheries: a case of study in the Pacific off central México*. Rev. Fish. Biol. Fish. 12(4): 393-401.
- Fischer W., Krupp F., Schneider W., Sommer C., Carpenter K. E., Niem V. H. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Vols. II y III. Vertebrados, partes 1 y 2, FAO, Roma. pp. 647-1813.
- Francisco-Ramos V., Arias-González J. E. 2013. *Additive Partitioning of Coral Reef Fish Diversity across Hierarchical Spatial Scales throughout the Caribbean*. PLOS ONE 8(10): e78761
- Fraser H. M., Greenstreet S. P. R., Piet G. J. 2009. *Selecting MPAs to conserve groundfish biodiversity: the consequences of failing to account for catchability in survey trawls*. ICES J. Mar. Sci. 66: 82-89.

- Friedlander A. M., Brown E. K., Jokiel P. L., Smith W. R., Rodgers S. K. 2003. *Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago*. Coral Reefs 22:291-305.
- Forman R. T., M. Gordon. 1986. *Landscape Ecology*. New York, John Wiley & Sons. 620 p.
- García S. M., Cochrane K. L. 2005. *Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines*. ICES J. Mar. Sci. 62: 311e318.
- Galván-Magaña F. R. Gutiérrez-Sánchez L. A. Abitia-Cárdenas, J. Rodríguez-Romero. 2000. *The distribution and affinities of the shore fishes of the Baja California Sur lagoons*. En: Munawar M., Lawrence S., Munawar I. F., Malley I. F. D. (eds.). *Aquatic ecosystems of Mexico: status and scope*. Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishing, Canadá. pp 383-398.
- Galván-Villa C. M. 2008. *Peces crípticos asociados a corales ramosos del género Pocillopora en el arrecife de Playa Mora, Bahía Tenacatita, México*. Ciencia y Mar 11(34): 17-24.
- Galván-Villa C. M. 2010. *Variación espacial de Ensamblajes de Peces y su Importancia en la Conservación de Áreas Marinas Protegidas del Pacífico Central Mexicano*. BIMARENA Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales. C.U.C.B.A. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. 79 p.
- Galván-Villa C. M., Arreola-Robles J. L., Ríos-Jara E., Rodríguez-Zaragoza F. A. 2010. *Ensamblaje de peces arrecifales y su relación con el hábitat*

- bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 45(2): 311-324.
- Galván-Villa, C. M., López-Uriarte E., Arreola-Robles J. L. 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.
- Galván-Villa, C. M. 2015. *Estructura de los ensamblajes de peces arrecifales de tres Áreas Marinas Protegidas del Pacífico Central Mexicano. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 2(4): 69-86.
- Gering J. C., Crist T. O., Veech J. A. 2003. *Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. Conserv. Biol.* 17: 488-499.
- Godínez E., Rojo J., Galván V., Aguilar B. 2000. *Changes in the structure of a coastal fish assemblage exploited by a small scale gillnet fishery during an El Niño-La Niña event. Estuarine. Est. Coas. Shelf Sci.* 51(6): 773-787.
- González-Díaz A. A, Soria-Barreto M. 2013. *Lista sistemática preliminar de los peces del estado de Nayarit, México. Rev. Bio. Ciencias* 2(3): 200-215.
- González-González J. 1993 *Comunidades algales del Pacífico Tropical. En: Salazar-Vallejo S. I., González N.E. (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. pp 420-443.*
- Grimsditch, G. D., Salm R. V. 2005. *Coral Reef Resilience and Resistance to Bleaching. IUCN, Gland, Switzerland. 50 p.*
- Hall S. J., Mainprize B. 2004. *Towards ecosystem-based fisheries management. Fish and Fisheries* 5: 1-20.

- Hixon M. A., Beets J. P. 1989. *Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reef*. Bull. Mar. Sci. 44: 666-680.
- Humann P., Deloach N. 2004. *Reef fish identification, Baja to Panama*. New World Publications, Jacksonville, USA. 343 p.
- Johnson D. R., Funicellin N. A., Bohnsack J. A. 1999. *Effectiveness of an Existing Estuarine No-take Fish Sanctuary within the Kenedy Space Center Florida*. North. Am. J. Fish. Manage. 19(2): 439-453.
- Jost L. 2010. *Independence of alpha and beta diversities*. Ecology 91: 1969-1974.
- Jones G. P. 1988. *Experimental evaluation of the effects of habitat structure and competitive interactions on juveniles of two coral reef fishes*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 123: 115-126.
- Krebs C. J. 1999. *Ecological methodology*. Benjamin/Cummings. Menlo Park, CA, USA. 620 p.
- Lande R. 1996. *Statistic and partitioning on species diversity, and similarity among multiple communities*. Oikos 76: 5-13.
- Lavín M. F., Beier E., Gómez-Valdés J., Godínez V. M., García J. 2006. *On the summer poleward costal current off SW Mexico*. Geophys. Res. Lett. 33(2): L02601.
- Lavín M. F., Castro R., Beier E., Godínez V. M., Amador A., Guest P. 2009. *SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment*. J. Geophys. Res. 114: C02025.
- Legendre P., Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. Second edition. Elsevier Science B. V., Amsterdam, The Netherlands. 853 p.

- Leis J. M. 1991 *The pelagic phase of coral reef fishes: larval biology of coral reef fishes*. In: Sale P. F, (ed), *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, CA, USA. pp 183-230.
- Loreau M. 2000. *Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity*. *Ecol. Lett.* 3: 73-76.
- Lucano Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Aguilar-Palomino B., Rojo-Vázquez J. A. 2001. *Listado de las especies de peces de la región costera de Jalisco y Colima, México*. *Ciencia y Mar* 5(15): 13-20.
- Madrid J., P. Sánchez. 1997. *Patterns in marine communities as shown by artisanal fisheries data on the shelf off the Nexpa River, Michoacán, Mexico*. *Fish. Res.* 33: 149-158.
- Magaña V. O., Vázquez J., Pérez J. L., Pérez B. J. 2003. *Impact of El Niño on precipitation in México*. *Geofísica Internacional* 42(3): 313-330.
- Maragos J.E., Crosby M. P., McManus J. W. 1996. *Coral reefs and biodiversity: a critical and threatened relationship*. *Oceanography* 9: 83-99.
- Mariscal-Romero J. 2002. *Dinámica de las asociaciones de peces demersales de la plataforma continental de Jalisco y Colima, México*. Tesis doctoral, PICP, Universidad de Colima, México. 143 p.
- Meekan M. G., Wellington J. M., Axe L. 1999. *El Niño-Southern Oscillation events produce checks in the otoliths of coral reef fishes in the Galapagos Islands*. *Bull. Mar. Sci.* 64: 383-390.
- Miller, K., Chang E. Johnson N. 2001. *En busca de un enfoque común para el Corredor Biológico Mesoamericano*. World Resources Institute. http://pdf.wri.org/mesoamerica_spanish.pdf

- Moncayo-Estrada R., Castro-Aguirre J. L. y J. de la Cruz-Agüero. 2006. *Lista sistemática de la ictiofauna de Bahía Banderas, México*. Rev. Mex. Biodiv. 77: 67-80.
- Morrison R. A., Sandin S. A. 2011. *Biogeography and Population Connectivity of Coral Reef Fishes*. In: Grillo O (ed). Changing diversity in changing environment. Rijeca. InTech: pp 299-322. [http://www.intechopen.com/books/changing-diversity-in-changing-environment/ biogeography-and-population-connectivity-of-coral-reef-fishes](http://www.intechopen.com/books/changing-diversity-in-changing-environment/biogeography-and-population-connectivity-of-coral-reef-fishes).
- Mateo, R. G., Felicísimo Á. M., Muñoz J. 2011. *Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética*. Rev. chil. hist. nat.84(2): 217-240. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the world*. 3rd Edition. John Wiley and Sons, Inc. New York. United States of America. 600 p.
- Ramírez-Gutiérrez M., Tapia-García M., Ramos-Santiago E. 2007. *Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, México*. Rev. Chil. Hist. Nat. 80(4): 419-430.
- Ríos-Jara E., López-Uriarte E., Pérez-Peña M. Enciso-Padilla I., Arreola-Robles J. L., Hermosillo-González A., Galván-Villa C. M. 2008. *Listados taxonómicos de la biota marina del Parque Nacional Isla Isabel (invertebrados, peces y macroalgas)*. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. 194 p.
- Robinson J. A., Thomson D. A. 1992. *Status of the Pulmo coral reefs in the lower Gulf of California*. Environ. Conserv. 19: 261-264.
- Robertson D. R., Grove J. S., McCosker J. E. 2004. *Tropical transpacific shore fishes*. Pac. Sci. 58(4): 507-565.

- Rodríguez-Zaragoza F. A., Arias-González J.E. 2008. *Additive diversity partitioning of reef fish across multiple spatial scales*. Caribbean J. Sci. 44: 90-101.
- Rodríguez-Zaragoza F. A., Cupul-Magaña A. L., Galván-Villa C. M., Ríos-Jara E., Ortiz M., Robles-Jarero E. G., López-Uriarte E., Arias-González J. E. 2011. *Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool*. Biodiv. Conserv. 20(8):1655-1675.
- Rojo-Vázquez J. A., Ramírez-Rodríguez M. 1997. *Composición específica de la captura con redes de enmalle en Bahía de Navidad, Jalisco, México*. Oceánides 12: 12-126.
- Rosenzweig M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge. 460 p.
- Sánchez-Villegas C. A., Abitia-Cárdenas L. A., Gutiérrez-Sánchez F. J., Galván-Magaña F. 2009. *Rocky-reef fish assemblages at San José Island, Mexico*. Rev. Mex. Biodiv. 80: 169-179.
- Salazar-Vallejo S. I. 2002. Huracanes y biodiversidad costera tropical. Rev. Biol. Trop. 50 (2): 415-428.
- Sale P. F. 1991. *Reef fish communities: open nonequilibrium systems*. In: Sale P. F. (ed). *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, CA, USA. pp 564-598.
- Sale P. F. 2004. *Connectivity, recruitment variation and the structure of the reef fish communities*. Integr. Comp. Biol. 44: 390-399.
- Sale P. F., Douglas W. A. 1984. *Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and relation of community structure*. Ecology 65(2): 409-422.

- Solís-Gil, C., Escobedo-Quintero J. L. 2002. *Índices de diversidad y similitud de comunidades estructura de la comunidad de peces de arrecife de Bahía de Banderas, México*. Temporada 1996. Tesis de Maestría, UAN y U. de G , Tepic, México. 37 p.
- Scheiner S. M., Chiarucci A., Fox G. A., Helmus M. R., McGlenn D. J. Willing M. R. 2011. *The underpinnings of the relationship of species richness with space and time*. Ecol. Monogr. 81: 195-213.
- Schoener T. W. 1976. The species–area relation within archipelagoes: *models and evidence from island land birds*. In: Firth H. J., Calaby J. H. (eds). Proceedings of the XVI International Ornithological Congress. Canberra, ACT: Australian Academy of Science. pp 629–642.
- Spalding M. D., Fox H. E., Allen G. R., Davidson N., Ferdana Z. A., Finlayson M., Halpern B. S., Jorge M. A., Lombana A., Lourie S. A., Martin K. D., McManus E., Molnar J., Recchia C. A., Robertson J. 2007. *Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas*. Bioscience 57(7): 573-582.
- Stallings C. D. 2009. *Fishery-Independent Data Reveal Negative Effects Of Human Population Density on Caribbean Predatory Fish Communities*. PLOS ONE 4(5): e5333.
- Summerville K. S., Crist T. O. 2005. *Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest*. Biodiv. Conserv. 14: 3393-3406.
- Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H. 1942. *The oceans, their physics, chemistry, and general biology*. Prentice-Hall, New York. 1087 pp.

- Thomson D. A., Findley L T., Kerstitch A. N. 2000. *Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California*. The University of Texas Press, Austin, USA. 353 pp.
- Veech J. A., Summerville K. S., Crist T. O., Gering J. C. 2002. *The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea*. *Oikos* 99: 3-9.
- Veech J. A., Crist T. O., Gering J. C., Summerville K. S. 2003. *Intraspecific aggregation decreases local species diversity of arthropods*. *Ecology* 84: 3376-3383.
- Wilson M. V., Shmida A. 1984. *Measuring beta diversity with presence-absence data*. *J. Ecol.* 72: 1055-1064.
- Whittaker R. H. 1972. *Evolution and measurement of species diversity*. *Taxón*, 21(2/3): 213-251.
- Wyrski K. 1965. *Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean*. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin* 9: 271-304.
- Wyrski K. 1967. *Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean*. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 1(2): 117-147.
- Yáñez-Arancibia A. 1978. *Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en las lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México*. Centro de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, Publ. Especial 2. 306 p.
- Zvuloni A., van Woesik R., Loya Y. 2010. *Diversity partitioning of stony corals across multiple spatial scales around Zanzibar Island, Tanzania*. *PLOS ONE* 5: e9941.

Apéndice A. Rareza de especies para el Pacífico Central Mexicano y por estados.

Cuadro A1. Rareza de especies para el Pacífico Central Mexicano.

Especies	Singletons	Doubletons	Únicas	Duplicadas	Rareza total
<i>Abudefduf declivifrons</i>				X	X
<i>Acanthurus nigricans</i>	X		X		X
<i>Anisotremus caesius</i>				X	X
<i>Axoclinus storeyae</i>	X		X		X
<i>Calamus brachysomus</i>			X		X
<i>Cantherhines dumerilii</i>	X		X		X
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	X		X		X
<i>Coryphopterus urospilus</i>				X	X
<i>Elops affinis</i>			X		X
<i>Halichoeres adustus</i>		X		X	X
<i>Halichoeres melanotis</i>		X	X		X
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>		X		X	X
<i>Kyphosus ocyurus</i>			X		X
<i>Labrisomus xanti</i>	X		X		X
<i>Lutjanus inermis</i>				X	X
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>		X		X	X
<i>Microlepidotus brevipinnis</i>				X	X
<i>Myrichthys tigrinus</i>	X		X		X
<i>Nicholsina denticulata</i>		X		X	X
<i>Odontoscion xanthops</i>			X		X
<i>Ostracion meleagris</i>		X		X	X
<i>Pomacanthus zonipectus</i>		X		X	X
<i>Rhinobatos productus</i>	X		X		X
<i>Rypticus bicolor</i>	X		X		X
<i>Rypticus nigripinnis</i>	X		X		X
<i>Scorpaena histrio</i>	X		X		X
<i>Tomicodon zebra</i>		X	X		X
<i>Urobatis concentricus</i>		X		X	X
<i>Urobatis halleri</i>				X	X
Total	10	9	16	13	29

Cuadro A2. Rareza de especies para el estado de Michoacán.

Especies	Singletons	Doubletons	Únicas	Duplicadas	Rareza Total
<i>Abudefduf declivifrons</i>			X		X
<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>	X		X		X
<i>Anisotremus caesius</i>				X	X
<i>Apogon pacificus</i>				X	X
<i>Apogon retrosella</i>			X		X
<i>Axoclinus storeyae</i>	X		X		X
<i>Canthigaster punctatissima</i>				X	X
<i>Caranx caninus</i>				X	X
<i>Caranx sexfasciatus</i>				X	X
<i>Coryphopterus urospilus</i>	X		X		X
<i>Elacatinus puncticulatus</i>			X		X
<i>Fistularia commersonii</i>		X		X	X
<i>Gymnomuraena zebra</i>	X		X		X
<i>Halichoeres melanotis</i>		X	X		X
<i>Hoplopagrus guntherii</i>		X		X	X
<i>Kyphosus elegans</i>	X		X		X
<i>Labrisomus xanti</i>	X		X		X
<i>Lutjanus inermis</i>				X	X
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	X		X		X
<i>Malacoctenus ebisui</i>				X	X
<i>Malacoctenus hubbsi</i>			X		X
<i>Nicholsina denticulata</i>	X		X		X
<i>Odontoscion xanthops</i>			X		X
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	X		X		X
<i>Rypticus bicolor</i>	X		X		X
<i>Scarus perrico</i>	X		X		X
<i>Scorpaena mystes</i>	X		X		X
<i>Stegastes rectifraenum</i>		X	X		X
Total	12	4	19	9	28

Cuadro A3. Rareza de especies para el estado de Colima.

Especies	Singletons	Doubletons	Únicas	Duplicadas	Rareza Total
<i>Alphestes immaculatus</i>	X		X		X
<i>Aluterus scriptus</i>	X		X		X
<i>Apogon pacificus</i>	X		X		X
<i>Apogon retrosella</i>	X		X		X
<i>Cantherhines dumerilii</i>	X		X		X
<i>Caranx caninus</i>	X		X		X
<i>Coryphopterus urospilus</i>		X	X		X
<i>Diodon hystrix</i>		X		X	X
<i>Gymnomuraena zebra</i>	X		X		X
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	X		X		X
<i>Haemulon sexfasciatum</i>		X	X		X
<i>Halichoeres adustus</i>		X		X	X
<i>Malacoctenus hubbsi</i>	X		X		X
<i>Mulloidichthys dentatus</i>			X		X
<i>Myrichthys tigrinus</i>	X		X		X
<i>Ostracion meleagris</i>		X		X	X
<i>Pareques fuscovittatus</i>	X		X		X
<i>Rypticus nigripinnis</i>	X		X		X
<i>Scarus compressus</i>	X		X		X
<i>Scarus perrico</i>		X	X		X
<i>Scarus rubroviolaceus</i>				X	X
<i>Scorpaena histrio</i>	X		X		X
<i>Serranus psittacinus</i>		X		X	X
<i>Sphoeroides lobatus</i>	X		X		X
<i>Urobatis concentricus</i>		X		X	X
Total	15	8	19	6	25

Cuadro A4. Rareza de especies para el estado de Nayarit.

Especies	Singletons	Doubletons	Únicas	Duplicadas	Rareza Total
<i>Abudefduf declivifrons</i>		X	X		X
<i>Acanthurus nigricans</i>	X		X		X
<i>Apogon pacificus</i>			X		X
<i>Calamus brachysomus</i>			X		X
<i>Chaetodipterus zonatus</i>	X		X		X
<i>Elops affinis</i>			X		X
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>		X		X	X
<i>Kyphosus ocyurus</i>			X		X
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	X		X		X
<i>Microlepidotus brevipinnis</i>				X	X
<i>Muraena lentiginosa</i>	X		X		X
<i>Nicholsina denticulata</i>	X		X		X
<i>Pareques fuscovittatus</i>	X		X		X
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	X		X		X
<i>Rhinobatos productus</i>	X		X		X
<i>Scorpaena mystes</i>		X		X	X
<i>Sphoeroides lobatus</i>		X		X	X
<i>Stegastes rectifraenum</i>				X	X
<i>Synodus lacertinus</i>		X		X	X
<i>Tomicodon zebra</i>		X	X		X
<i>Urobatis halleri</i>	X		X		X
Total	9	6	15	6	21

Cuadro A5. Rareza de especies para el estado de Jalisco.

Especies	Singletons	Doubletons	Únicas	Duplicadas	Rareza Total
<i>Aetobatus narinari</i>	X		X		X
<i>Apogon pacificus</i>			X		X
<i>Apogon retrosella</i>				X	X
<i>Balistes polylepis</i>		X	X		X
<i>Caranx caballus</i>				X	X
<i>Fistularia commersonii</i>	X		X		X
<i>Gymnothorax castaneus</i>	X		X		X
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	X		X		X
<i>Malacoctenus hubbsi</i>				X	X
<i>Microspathodon bairdii</i>				X	X
<i>Scarus perrico</i>	X		X		X
<i>Scorpaena mystes</i>	X		X		X
<i>Synodus lacertinus</i>		X		X	X
<i>Urolophus halleri</i>		X	X		X
<i>Zanclus cornutus</i>				X	X
Total	6	3	9	6	15