

## The biodiversity of fishes at the Islas Marías Biosphere Reserve, Mexico, as determined by baited remote underwater video

### Biodiversidad de peces en la Reserva de la Biosfera Islas Marías, México, determinada por video subacuático remoto cebado con carnada

Brittany Tholan<sup>1</sup>, Peter Carlson<sup>1</sup>, JJ Adolfo Tortolero-Langarica<sup>2</sup>, James T Ketchum<sup>3,4</sup>, Abel Trejo-Ramírez<sup>3</sup>, Erendira Aceves-Bueno<sup>5</sup>, Jennifer E Caselle<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, Santa Barbara, CA, USA.

<sup>2</sup> Tecnológico Nacional de México/IT Bahía de Banderas, Bahía de Banderas, Nayarit, Mexico.

<sup>3</sup> Pelagios-Kakunja-Marine Conservation, La Paz, Baja California Sur, Mexico.

<sup>4</sup> Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.

<sup>5</sup> School of Marine and Environmental Affairs, University of Washington, Seattle, WA, USA.

\* Corresponding author. E-mail: caselle@ucsb.edu

**ABSTRACT.** The Islas Marías Biosphere Reserve, made up of 4 islands in Pacific waters off central Mexico, supports a large diversity of marine life. However, scientific research was restricted for decades by the occupation of Isla María Madre by the Federal Penitentiary Colony of Mexico from 1905 to 2019. Aside from a list of coastal fish species published in 2011, little has been published about the fish biodiversity in the area. While the limited access to the archipelago may have acted as a *de-facto* marine reserve, there is evidence that fishing continued both legally for the benefit of the colony and illegally by trespassing vessels. In order to establish baseline ecological data for future conservation planning, we used baited remote underwater video (BRUV) surveys at all 4 islands during 3 expeditions to the archipelago in 2018. A total of 131 BRUV surveys representing ~150 h of footage were analyzed to create the most current compilation of species and abundance data on coastal marine fishes at Islas Marías. Ninety-nine species were identified, 3 of which were additions to the previous assessment. We found strong separation of fish communities based on both habitat and depth, and an association between hard-bottom habitats and high biodiversity of reef fishes. With the declaration of Islas Marías as a natural reserve and relocation of the prison in 2019, there is an opportunity for the reserve to become a priority area for marine conservation on the Pacific coast of Mexico. Spatial analyses of fish biodiversity at Isla María Cleofas can help develop sustainable management strategies at a time when the governmental jurisdiction of the iconic archipelago is uncertain.

**Key words:** Islas Marías Biosphere Reserve, BRUV, Tropical Eastern Pacific, marine conservation, biodiversity.

**RESUMEN.** La Reserva de la Biosfera Islas Marías, compuesta por 4 islas en aguas del Pacífico frente a la costa central mexicana, sustenta una gran diversidad de vida marina. Sin embargo, la investigación científica ha sido restringida durante décadas por la presencia de la colonia penal federal en isla María Madre desde 1905 hasta 2019. Además de una lista de especies de peces costeros publicada en 2011, se ha publicado poco sobre la biodiversidad de peces en el área. Si bien el acceso limitado al archipiélago pudo haber creado una reserva marina *de facto*, hay evidencia de que la pesca continuó, tanto legalmente para el beneficio de la colonia, como ilegalmente por embarcaciones externas. Con el fin de establecer datos ecológicos de referencia para futuros planes de conservación, en 2018 realizamos monitoreos mediante el uso de video subacuático remoto con carnada (BRUV, por sus siglas en inglés) durante 3 expediciones a las 4 islas. Las imágenes resultantes de 131 monitoreos con el sistema BRUV (~150 h) se analizaron para compilar una lista actualizada de especies y datos de abundancia de peces marinos costeros en islas Marías. Se identificaron 99 especies, 3 de las cuales fueron complementarias a la evaluación previa. Los resultados mostraron una fuerte separación de la comunidad de peces con base en el tipo de hábitat y la profundidad, así como una asociación entre hábitats de fondo duro y la alta diversidad de peces arrecifales. Con el decreto de islas Marías como reserva natural y la reubicación de la prisión en 2019, existe la oportunidad de que la reserva se convierta en un área prioritaria para la conservación marina en la costa mexicana del Pacífico. Los análisis espaciales de la biodiversidad en isla María Cleofas pueden ayudar en el desarrollo de estrategias de manejo sustentable ante la presente incertidumbre de jurisdicción gubernamental en este icónico archipiélago.

**Palabras clave:** Reserva de la Biosfera Islas Marías, BRUV, Pacífico Oriental Tropical, conservación marina, biodiversidad.

## INTRODUCTION

The Tropical Eastern Pacific (TEP), a marine region that runs from the Gulf of California to northern Peru, is characterized by high endemism of coastal marine species on both regional and local scales because of its relative isolation (Briggs 1974, Grigg and Hey 1992, Allen and Robertson

## INTRODUCCIÓN

El Pacífico Oriental Tropical (POT), una región marina que se extiende desde el golfo de California hasta el norte del Perú, se caracteriza por un alto endemismo de especies marinas costeras tanto a escala regional como a escala local debido a su relativo aislamiento (Briggs 1974, Grigg y Hey

1994, Hastings 2000, Hastings and Robertson 2001, Nasar et al. 2016). Many islands throughout this region have been identified as “stepping stones” of shallow water habitat, facilitating the movements and migrations of mobile fish species as well as larval dispersal throughout the TEP (Ketchum and Reyes-Bonilla 1997, 2001). The region is also home to many iconic species such as migratory sharks and sea turtles which are groups of conservation concern (CONANP-SEMARNAT 2010). In recognition of the importance of biodiversity in this region, several islands and archipelagos within the TEP have been the subject of recent conservation efforts (Ketchum and Reyes-Bonilla 1997, Jones 2013, Friedlander et al. 2019, Morales-de-Anda et al. 2020), while others remain virtually unstudied.

In this study we examine the biodiversity and community structure of fishes and the emergent habitat correlations at the uniquely positioned and largely understudied Islas Mariás (Mexico), an archipelago in the TEP. Also known as the Tres Mariás Islands, Islas Mariás is located ~132 km offshore of Nayarit state, in a position centrally located between northern and southern marine bioregions (Fig. 1) (Robertson and Cramer 2009, CONANP-SEMARNAT 2010). The archipelago’s high biodiversity and rates of endemism in both the marine and terrestrial realms attracted the attention of both national and international conservation groups, and it was declared a UNESCO World Heritage Site in 2010 following its designation as a Biosphere Reserve (Mexico) in 2000 (CONANP-SEMARNAT 2010, UNESCO 2012). However, the unique history of the archipelago may have restricted the exploitation of the abundant marine resources since long before the establishment of the reserve (CONANP-SEMARNAT 2010). The largest of the 4 islands, Isla María Madre, served as the site of the Federal Penitentiary of Mexico from 1905 to 2019, and the restricted access coupled with enforcement through military occupation may have functioned as a *de facto* marine reserve for all 4 islands (CONANP-SEMARNAT 2010, Times 2019). Despite this, 2 activities may have threatened the preservation of marine species at Islas Mariás. First, domestic fishing, “exclusively with manual lines and for the development of the Penitentiary Complex”, was permitted within certain zones of the Biosphere Reserve (CONANP-SEMARNAT 2011). Second, there is evidence of shark fishing at Islas Mariás in both recent (Pérez-Jiménez et al. 2005) and historical contexts, traceable back to the 1940s, and a high demand for shark liver oil (McGoodwin 1976).

Due to the long-time restricted nature of the archipelago, the available scientific research on the marine ecosystems of Islas Mariás is extremely limited (CONANP-SEMARNAT 2010). As the most recent census of fishes was published in 2011 (Erisman et al. 2011), the primary objective of this study was to establish basic ecological data (occurrence and abundance) for the coastal marine fishes of Islas Mariás. Baited remote underwater video (BRUV) surveys were chosen as

1992, Allen y Robertson 1994, Hastings 2000, Hastings y Robertson 2001, Nasar et al. 2016). Muchas islas de esta región han sido identificadas como “refugios de paso” de hábitat de agua poco profunda, ya que facilitan los movimientos y migraciones de especies de peces móviles, así como la dispersión de larvas a lo largo del POT (Ketchum y Reyes-Bonilla 1997, 2001). La región también alberga muchas especies icónicas, como tiburones y tortugas marinas migratorias, que son grupos de interés para la conservación (CONANP-SEMARNAT 2010). En reconocimiento a la importancia de la biodiversidad en esta región, varias islas y archipiélagos dentro del POT han sido el objeto de esfuerzos de conservación recientes (Ketchum y Reyes-Bonilla 1997, Jones 2013, Friedlander et al. 2019, Morales-de-Anda et al. 2020), mientras que otros sitios permanecen prácticamente sin estudiar.

En este estudio examinamos la biodiversidad y la estructura comunitaria de peces y las correlaciones de hábitats emergentes en islas Mariás (México), un archipiélago en el POT que tiene una posición única y que ha sido en gran parte poco estudiada. Las islas Mariás, también conocidas como las islas Tres Mariás, se ubican frente al estado de Nayarit ~132 km mar adentro, en una localización céntrica entre biorregiones marinas al norte y al sur (Fig. 1) (Robertson y Cramer 2009, CONANP-SEMARNAT 2010). La alta biodiversidad y las tasas de endemismo del archipiélago en los ámbitos marino y terrestre atrajeron la atención de grupos conservacionistas nacionales e internacionales, y fue declarado Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO en 2010 tras su designación como Reserva de la Biosfera (México) en el año 2000 (CONANP-SEMARNAT 2010, UNESCO 2012). Sin embargo, la particular historia del archipiélago pudo haber restringido la explotación de los abundantes recursos marinos desde mucho antes del establecimiento de la reserva (CONANP-SEMARNAT 2010). La más grande de las 4 islas, isla María Madre, sirvió como el sitio de la Penitenciaría Federal de México de 1905 a 2019, y el acceso restringido junto con su implementación a través de la ocupación militar pudo haber funcionado como una reserva marina *de facto* para las 4 islas (CONANP-SEMARNAT 2010, Times 2019). A pesar de esto, 2 actividades pudieron haber amenazado la preservación de especies marinas en islas Mariás. En primer lugar, estaba permitida la pesca doméstica, “exclusivamente con líneas manuales y para el desarrollo del Complejo Penitenciario”, dentro de determinadas zonas de la Reserva de la Biosfera (CONANP-SEMARNAT 2011). En segundo lugar, existe evidencia de la pesca de tiburones en islas Mariás en contextos tanto recientes (Pérez-Jiménez et al. 2005) como históricos, que se remontan a la década de 1940, y una alta demanda de aceite de hígado de tiburón (McGoodwin 1976).

Debido al periodo prolongado del carácter restringido del archipiélago, la investigación científica existente sobre los ecosistemas marinos de islas Mariás es extremadamente limitada (CONANP-SEMARNAT 2010). Dado que el censo de

a non-invasive, easily repeatable method for evaluating fish populations (Harvey and Shortis 1996, MacNeil et al. 2020) in such a way that aims to maximize observations of large predators (i.e., sharks) that tend to avoid divers (Willis and Babcock 2000, Colton and Swearer 2010) and nocturnal predators that may be attracted to the bait (Bassett and Montgomery 2011). The secondary objective of this study was to examine the effects of habitat and depth on biodiversity and fish community assemblage. Considering previous assessments on community structure and biodiversity in the TEP (Aburto-Oropeza and Balart 2001, Charles and Denice 2002, Dominici-Arosemena and Wolff 2006, Palacios and Zapata 2014), we hypothesized that biodiversity would vary significantly between all habitat types (reef, patchy, cobble, sand, and water column) and that community assemblages at different habitats and depths would also prove significantly different from one another.

This study comes shortly after the declaration of Islas Marias as a natural preserve and conservation area in March 2019, which initiated the relocation of the federal penitentiary to the mainland (Rodríguez-Mega 2019). With the removal of the prison, there is an opportunity for Islas Marias to become a priority area for marine conservation efforts in Pacific waters off Mexico. Therefore, the final intention of this assessment is to inform future plans for protecting the marine areas and vital ecological interactions at Islas Marias.

## MATERIALS AND METHODS

### BRUV unit deployment

In 2018 three single-camera BRUV units were deployed repeatedly during 3 separate expeditions to Islas Marias in March ( $n = 30$ ), June ( $n = 52$ ), and late July/early August ( $n = 49$ ). Each unit contained a GoPro Hero 4 video camera in underwater housing rated to 40 m and was baited with 1 kg of local reef fish, cut and contained within a semi-mesh bait canister to allow a bait plume to form (Fig. 2). By design, the units floated approximately 1 m off the substrate. BRUV surveys were allowed to record on the bottom for a soak time of approximately 60 min, although the soak time varied between videos and in all cases, the entirety of the video was viewed. In order to ensure independence of replicate surveys, BRUV units were positioned at least 700 m apart. While more testing is needed in the range of attraction of bait plumes, Cappo et al. (2004b) devised a formula using factors such as soak time, local currents, and the body lengths and swimming speeds of fishes. Considering those calculations (and a soak time of 60 min), the authors opted to space the BRUV units 450 m apart (Cappo et al. 2004b). The BRUV surveys were set at depths between 5 and 40 m during daylight hours (06:00 AM to 18:00 PM). In total, 131 BRUV drops were watched: 97 at María Cleofas, 12 at María Madre, 11 at María Magdalena, 6 at San Juanito, 4 in the channel

peces más reciente se publicó en 2011 (Erisman et al. 2011), el objetivo principal de este estudio fue establecer datos ecológicos básicos (ocurrencia y abundancia) de los peces marinos costeros de islas Marias. Se eligió el monitoreo con video subacuático remoto con carnada (BRUV, por sus siglas en inglés) como un método no invasivo y fácilmente repetible para evaluar las poblaciones de peces (Harvey y Shortis 1996, MacNeill et al. 2020) de tal manera que se maximizan las observaciones de grandes depredadores (i.e., tiburones) que tienden a evitar a los buzos (Willis y Babcock 2000, Colton y Swearer 2010) y de depredadores nocturnos que pueden ser atraídos por la carnada (Bassett y Montgomery 2011). El objetivo secundario de este estudio fue examinar los efectos del hábitat y la profundidad sobre la biodiversidad y las agrupaciones de las comunidades de peces. Considerando las evaluaciones previas sobre la estructura de las comunidades y la biodiversidad en el POT (Aburto-Oropeza y Balart 2001, Charles y Denice 2002, Dominici-Arosemena y Wolff 2006, Palacios y Zapata 2014), planteamos la hipótesis de que la biodiversidad variaría significativamente entre todos los tipos de hábitats (arrecifes, con parches, guijarros, arena y columna de agua) y que las agrupaciones de las comunidades en diferentes hábitats y profundidades también presentarían diferencias significativas entre sí.

Este estudio surge poco después de la declaración de islas Marias como reserva natural y área de conservación en marzo de 2019, que dio inicio al traslado de la Penitenciaría Federal al continente (Rodríguez-Mega 2019). Con la remoción de la prisión, islas Marias puede convertirse en un área prioritaria para los esfuerzos de conservación marina en las aguas del Pacífico frente a México. Por lo tanto, la intención final de esta evaluación es informar los planes futuros para proteger las áreas marinas y las interacciones ecológicas vitales en islas Marias.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Despliegue de la unidad BRUV

En 2018, se desplegaron repetidamente 3 unidades BRUV con cámara durante 3 expediciones diferentes a islas Marias en marzo ( $n = 30$ ), junio ( $n = 52$ ) y finales de julio/principios de agosto ( $n = 49$ ). Cada unidad contenía una cámara de video GoPro Hero 4 en una carcasa submarina con capacidad de 40 m, y 1 kg de carnada de peces de arrecife locales, cortados y contenidos en un envase de carnada de semi-malla para permitir que se formara una pluma de carnada (Fig. 2). Por diseño, las unidades flotaban aproximadamente a 1 m del sustrato. Para el monitoreo con BRUV, se grabó en el fondo durante un tiempo de inmersión de aproximadamente 60 min, aunque el tiempo de inmersión varió entre los videos y, en todos los casos, se revisó la totalidad del video. Para garantizar la independencia de los monitoreos repetidos, las unidades BRUV se colocaron al menos a 700 m de distancia. Si bien se necesitan más pruebas para conocer

between San Juanito and María Madre, and 1 without GPS coordinates (Fig. 2). Of these, 9 did not observe any fish.

### Video analysis

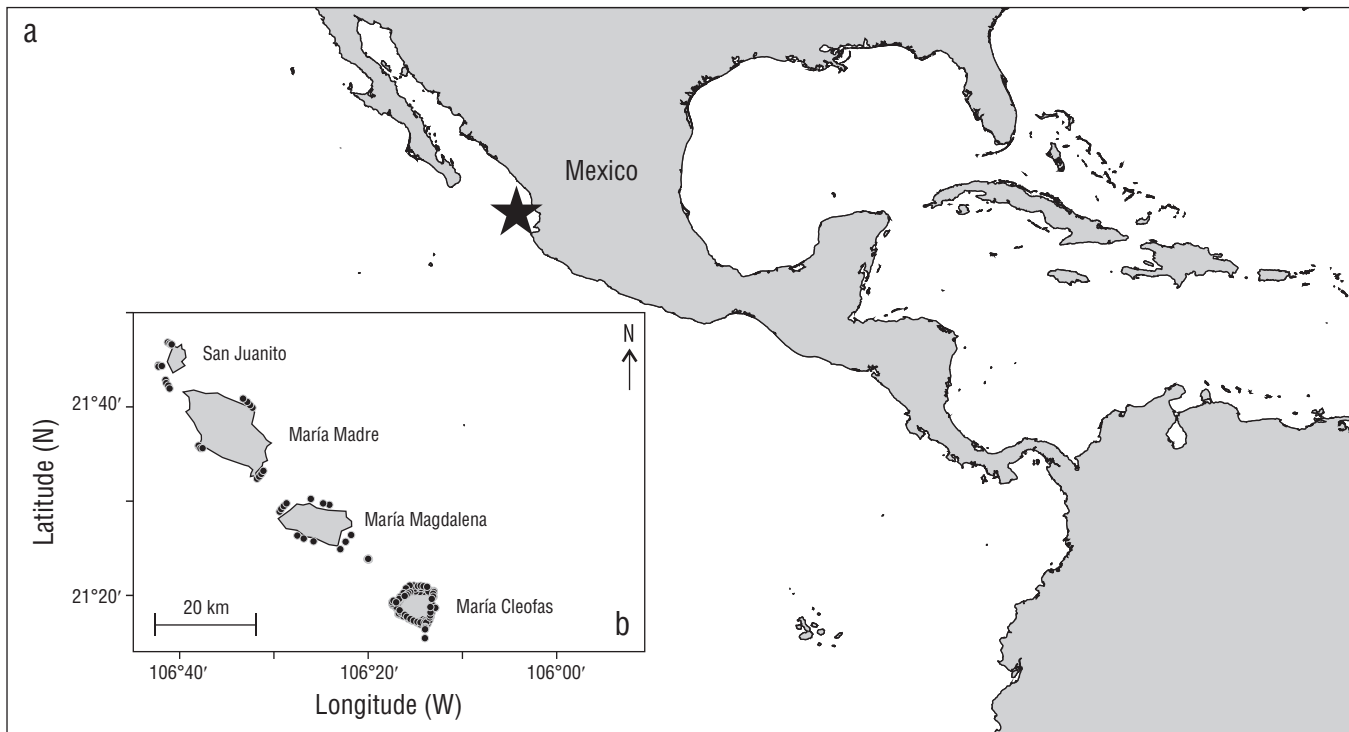
The videos recorded by the BRUV surveys were analyzed using SeaGIS EventMeasure v.5.32 software. All fishes observed were identified to the lowest taxonomic group according to Robertson and Allen (2015). In order to quantify fishes, we recorded the maximum number of individuals of a species present in a single frame ( $N_{max}$ ) (Willis and Babcock 2000). Without the ability to discern individuals or distinguish multiple sightings of the same fish,  $N_{max}$  is typically used in BRUV analysis as a conservative measure of abundance (Willis and Babcock 2000). The mean video length was ~71 min and the mode was 64 min. There was no significant trend in the relationship between drop biodiversity and video length (as measured by bottom time).

In order to make comparisons between fish communities, one of 4 benthic habitat categories was assigned to each video based on the amount of rock visible. The “reef” category

el alcance de atracción de las plumas de carnada, Cappo et al. (2004b) idearon una ecuación utilizando factores como el tiempo de inmersión, las corrientes locales y la longitud del cuerpo y la velocidad de nado de los peces. Considerando esos cálculos (y un tiempo de inmersión de 60 min), los autores optaron por espaciar las unidades BRUV con 450 m entre cada unidad (Cappo et al. 2004b). Los monitoreos con BRUV se realizaron a profundidades de entre 5 y 40 m durante las horas luz (06:00 AM a 18:00 PM). En total, se revisaron 131 inmersiones de BRUV: 97 en María Cleofas, 12 en María Madre, 11 en María Magdalena, 6 en San Juanito, 4 en el canal entre San Juanito y María Madre y 1 sin coordenadas GPS (Fig. 2). De estas, en 9 no observó ningún pez.

### Análisis de los videos

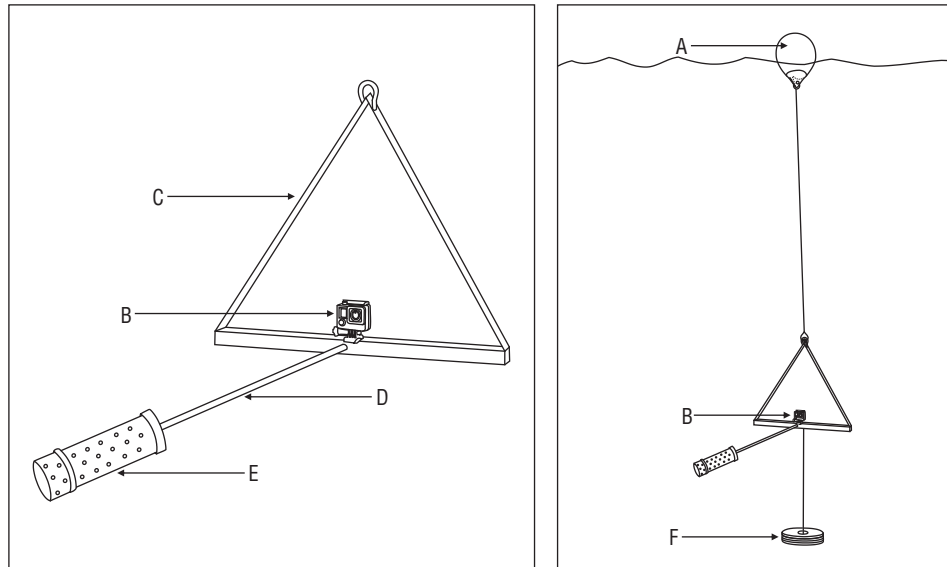
Los videos grabados durante los monitoreos con BRUV se analizaron utilizando el *software* SeaGIS EventMeasure v.5.32. Todos los peces observados fueron identificados al grupo taxonómico más bajo según Robertson y Allen (2015). Para cuantificar los peces, registramos el número máximo



**Figure 1.** (a) A map of the Tropical Eastern Pacific (TEP) region, with the star representing the location of Islas Marias within the TEP. (b) The study location at Islas Marias Biosphere Reserve, Mexico. We analyzed 131 BRUV surveys from all 4 islands in the archipelago, but surveys were most spatially intensive at Isla María Cleofas, the southernmost island. Black dots represent the locations of all BRUV surveys.

**Figura 1.** (a) Un mapa de la región del Pacífico Oriental Tropical (POT). La estrella representa la ubicación de islas Marias dentro del POT. (b) La ubicación del estudio en la Reserva de la Biosfera Islas Marias, México. Analizamos 131 monitoreos con BRUV de las 4 islas del archipiélago, pero los monitoreos fueron espacialmente más intensivos en isla María Cleofas, la isla más al sur. Los puntos negros representan las ubicaciones de todos los monitoreos con BRUV.





**Figure 2.** Diagram of the typical BRUV unit deployed at Islas Marias. A surface float (A) marks the location of each BRUV unit. The single camera (B) is a GoPro Hero 4 in underwater housing rating to 40 m. The camera is mounted to a metal frame (C). The bait arm (length = 1 m) (D) extends within view of the camera. Either a semi-mesh bait canister or mesh bait bag (E) contains 1 kg of local reef fish. An anchor (F) keeps the unit positioned ~1 m off the substrate.

**Figura 2.** Diagrama de la unidad BRUV típica desplegada en islas Marias. Un flotador de superficie (A) marca la ubicación de cada unidad BRUV. La cámara (B) es una GoPro Hero 4 con una carcasa subacuática con un alcance de hasta 40 m. La cámara está montada en un marco de metal (C). El brazo de la carnada (longitud = 1 m) (D) se extiende dentro de la vista de la cámara. Ya sea un envase de carnada con una semi malla o una bolsa de carnada de malla (E) contiene 1 kg de peces de arrecife local. Un ancla (F) mantiene la unidad posicionada a ~1 m del sustrato.

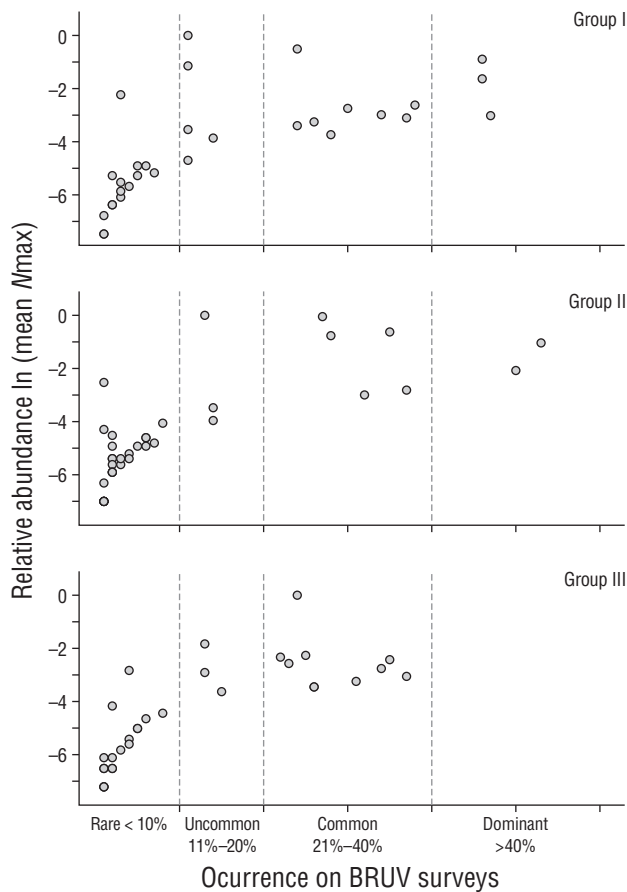
( $n = 41$ ) was defined as habitat where the clear majority of cover was either bedrock or large boulders—any habitat with visible relief and little to no visible sand. “Patchy” ( $n = 20$ ) was defined as habitat that may have had significant relief due to large boulders but also contained large patches of sand (~50%–80% cover sand). “Cobble” ( $n = 15$ ) substrate was defined by a majority (>50%) cover of coral rubble, small rocks, and shell fragments. “Sand” ( $n = 32$ ) habitat had zero relief and no appearance of reef or large swaths of cobble within view. A fifth category, “water column,” ( $n = 23$ ), was assigned to drops that were positioned in the midwater with no benthic substrate visible.

### Abundance and frequency of occurrence

As a measure of abundance, the mean  $N_{\max}$  for each species was calculated over all 121 surveys, including those in which the particular species was absent (includes zeroes), and these values were used in all statistical analyses. We also standardized  $N_{\max}$  relative to the most abundant member in each trophic group and used these values only for a comparison with frequency of occurrence (Fig. 3, see Aburto-Oropeza et al. 2001). Trophic groups were assigned using diet information from FishBase and Robertson and Allen (2015). Group I comprised herbivores, planktivores, and low-level omnivores (i.e., diet consists of algae, plankton, sponges, tunicates,

de individuos de una especie presentes en un solo fotograma ( $N_{\max}$ ) (Willis y Babcock 2000). Sin la capacidad de discernir individuos o distinguir múltiples avistamientos del mismo pez,  $N_{\max}$  se usa típicamente en el análisis de BRUV como una medida conservadora de abundancia (Willis y Babcock 2000). La duración promedio del video fue de ~71 min y la moda fue de 64 min. No hubo una tendencia significativa en la relación entre la biodiversidad de las inmersiones y la duración del video (medida por el tiempo en el fondo).

Para hacer comparaciones entre las comunidades de peces, se le asignó una de las 4 categorías de hábitat bentónico a cada video con base en la cantidad de roca visible. La categoría de “arrecife” ( $n = 41$ ) se definió como un hábitat donde la mayor parte de la cobertura era roca madre o grandes rocas —cualquier hábitat con relieve visible y poca o nada de arena visible—. “En parches” ( $n = 20$ ) se definió como un hábitat que podía haber tenido un relieve significativo debido a grandes rocas, pero que también contenía grandes parches de arena (~50%–80% de cobertura de arena). El sustrato de “guijarros” ( $n = 15$ ) se definió por una cobertura mayoritaria (>50%) de escombros de coral, rocas pequeñas y fragmentos de conchas. El hábitat de “arena” ( $n = 32$ ) tenía un relieve nulo y no se percibían arrecifes o grandes franjas de guijarros visibles. Una quinta categoría, “columna de agua” ( $n = 23$ ), se asignó a las inmersiones que se posicionaron a media agua sin sustrato bentónico visible.



**Figure 3.** The relationship between frequency of occurrence (% BRUV surveys present on) and relative abundance (mean  $N_{\max}$ ) on a log scale for groups I, II, and III. Group I: herbivores, planktivores, and low-level omnivores (i.e., diet consists of algae, plankton, sponges, tunicates, bryozoans, hydroids, or other sessile invertebrates). Group II: low-level predators (i.e., diet consists of benthic mobile invertebrates including crustaceans, echinoderms, mollusks, and cephalopods). Group III: mid-level and top-level predators (i.e., piscivores). Occurrence categories are as follows: rare ( $\leq 10\%$  of surveys), uncommon (11%–20% of surveys), common (21%–40% of surveys), dominant ( $> 40\%$  of surveys).

**Figura 3.** La relación entre la frecuencia de ocurrencia (% de los monitoreos con BRUV en la cual estuvo presente) y la abundancia relativa ( $N_{\max}$  media) en una escala logarítmica para los grupos I, II y III. Grupo I: herbívoros, planctívoros y omnívoros de bajo nivel (i.e., la dieta se compone de algas, plancton, esponjas, tunicados, briozoos, hidroides u otros invertebrados sésiles). Grupo II: depredadores de bajo nivel (i.e., la dieta consiste en invertebrados móviles bentónicos que incluyen crustáceos, equinodermos, moluscos y cefalópodos). Grupo III: depredadores de nivel medio y superior (i.e., piscívoros). Las categorías de la frecuencia de ocurrencia son las siguientes: escasa ( $\leq 10\%$  de los monitoreos), poco común (11%–20% de los monitoreos), común (21%–40% de los monitoreos), dominante ( $> 40\%$  de los monitoreos).

## Abundancia y frecuencia de ocurrencia

Como medida de abundancia, se calculó la  $N_{\max}$  promedio para cada especie a partir de los 121 monitoreos, incluidos aquellos en los que la especie en particular estaba ausente (incluye ceros), y estos valores se utilizaron en todos los análisis estadísticos. También estandarizamos  $N_{\max}$  en relación con el miembro más abundante en cada grupo trófico y usamos estos valores solo para una comparación con la frecuencia de ocurrencia (Fig. 3, ver Aburto-Oropeza et al. 2001). Se usó la información de dietas reportada por Fish-Base y Robertson y Allen (2015) para asignar los grupos tróficos. El grupo I comprendió herbívoros, planctívoros y omnívoros de bajo nivel (i.e., la dieta está compuesta por algas, plancton, esponjas, tunicados, briozoos, hidroides u otros invertebrados sésiles). El grupo II comprendió depredadores de bajo nivel (i.e., la dieta está compuesta por invertebrados móviles bentónicos como crustáceos, equinodermos, moluscos y cefalópodos). El grupo III comprendió depredadores de nivel medio y superior (i.e., piscívoros).

La frecuencia de ocurrencia se calculó para cada especie para describir la prevalencia de una especie en particular en nuestro estudio y se definió como el porcentaje de monitoreos en los que se observó una especie. Las especies se agruparon en 4 categorías de ocurrencia con base en la separación natural de los datos: escasa ( $\leq 10\%$  de los monitoreos), poco común (11%–20% de los monitoreos), común (21%–40% de los monitoreos), dominante ( $> 40\%$  de los monitoreos).

## Variación en las agrupaciones de las comunidades

Se utilizó un escalamiento multidimensional no métrico (EMD-NM) para visualizar las diferencias en las comunidades de peces. Solo se incluyeron especies con al menos 5 individuos observados a lo largo de nuestro estudio, y solo se utilizaron los monitoreos en los que se observó al menos un pez de la lista de especies reducida (71 especies y 119 inmersiones). Los valores de  $N_{\max}$  se transformaron a raíz cuarta y se calculó una disimilitud de Bray-Curtis para comparar las comunidades de peces grabadas en cada video de monitoreo. Para visualizar mejor cualquier relación con el hábitat, se agregaron envolventes convexas según la categoría del hábitat. Se realizó un análisis de varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANDEVA) de 2 vías con 999 permutaciones para probar las diferencias en las agrupaciones de las comunidades por hábitat y profundidad. Con el fin de evaluar las diferencias entre los hábitats, y en particular para evaluar la disimilitud entre las comunidades de los arrecifes y las del hábitat con parches, el PERMANDEVA también se utilizó para realizar comparaciones pareadas entre todos los tipos de hábitat. Dieciséis monitoreos con BRUV no tuvieron datos de profundidad y fueron excluidos del análisis PERMANDEVA para un total de 103 inmersiones. Los valores  $P$  reportados a partir de las comparaciones pareadas utilizan la corrección de Bonferroni para

bryozoans, hydroids, or other sessile invertebrates). Group II comprised low-level predators (i.e., diet consists of benthic mobile invertebrates, including crustaceans, echinoderms, mollusks, and cephalopods). Group III comprised mid-level and top-level predators (i.e., piscivores).

The frequency of occurrence was calculated for each species to describe how prevalent a particular species was in our study and was defined as the percentage of surveys on which a species was observed. Species were grouped into 4 occurrence categories based on natural separations in the data: rare ( $\leq 10\%$  of surveys), uncommon (11%–20% of surveys), common (21%–40% of surveys), dominant ( $>40\%$  of surveys).

### Variation in community assemblages

Nonmetric multidimensional scaling (nMDS) was used to visualize differences in the fish communities. Only species with at least 5 individuals observed throughout our study were included, and only surveys that observed at least 1 fish from the reduced species list were used (71 species and 119 drops).  $N_{\max}$  values were fourth root transformed and a Bray–Curtis dissimilarity was calculated to compare fish communities recorded on each video survey. To better visualize any relationships with habitat, convex hulls based on habitat category were added. A two-way permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) test with 999 permutations was performed to test for differences in community assemblage by habitat and depth. In order to assess differences between habitats, and particularly to assess the dissimilarity between reef and patchy communities, the PERMANOVA was also used to make pairwise comparisons among all habitat types. Sixteen BRUV surveys did not have depth data and were excluded from the PERMANOVA analysis for a total of 103 drops. Reported  $P$ -values from the pairwise comparisons use the Bonferroni correction for multiple comparisons. All multi-variate analyses were done in R v.4.0.1 using the metaMDS function in the *Vegan* package v.2.5-6 (R Core Team 2018).

### Biodiversity and species richness

We calculated the Shannon diversity index ( $H'$ ) for each drop using the equation below, where  $p_i$  is the proportion of individuals of species  $i$  to the total number of individuals:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad .$$

To test for differences in biodiversity by habitat, we employed a pairwise Wilcoxon rank sum test in R v.4.0.1 *stats* package. Reported  $P$ -values have the Bonferroni adjustment for multiple comparisons. We mapped species richness,  $H'$  and habitat type at Isla María Cleofas, where surveys were most spatially intensive and nearest to shore ( $n = 89$  nearshore drops around Isla María Cleofas of 97 total drops) (Fig. 1).

comparaciones múltiples. Todos los análisis multivariados se realizaron en R v.4.0.1 utilizando la función metaMDS en el paquete *Vegan* v.2.5-6 (R Core Team 2018).

### Biodiversidad y riqueza de especies

Calculamos el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para cada inmersión usando la siguiente ecuación, donde  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  respecto al número total de individuos:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad .$$

Para probar las diferencias en la biodiversidad por hábitat, empleamos una prueba pareada de la suma de rangos de Wilcoxon en el paquete R v.4.0.1 *stats*. Los valores  $P$  reportados tienen el ajuste de Bonferroni para comparaciones múltiples. Se cartografió la riqueza de especies,  $H'$  y el tipo de hábitat en la isla María Cleofas, donde los monitoreos fueron espacialmente más intensivos y más cercanos a la costa ( $n = 89$  inmersiones cercanas a la costa alrededor de la isla María Cleofas de 97 inmersiones totales) (Fig. 1).

### Distribución espacial de tiburones

Debido a la larga historia de la pesca de tiburones en la isla María Cleofas (McGoodwin 1976), y a la evidencia más reciente de que la pesca de tiburones continúa en la cercana isla Isabel y quizás también en todo el archipiélago (Pérez-Jiménez et al. 2005), estábamos particularmente interesados en las especies de tiburones en islas Mariás. Además de los análisis descritos anteriormente, nuestro objetivo era descubrir (1) qué especies de tiburones están presentes en islas Mariás y (2) cuáles eran las distribuciones espaciales de estas especies dentro del contexto de islas Mariás. Al desagregar la distribución espacial de los tiburones y discutir los resultados específicamente, nuestro objetivo es apoyar a los esfuerzos futuros de monitoreo y conservación de los principales depredadores apicales.

## RESULTADOS

### Abundancia y frecuencia de ocurrencia

Se identificaron 99 especies de peces de 35 familias a partir de los monitoreos con BRUV (Tabla 1). Carangidae (jureles) y Labridae (lábridos) fueron las familias con mayor riqueza específica con 13 y 12 especies, respectivamente. Lutjanidae (pargos) siguió con 7 especies y Haemulidae (roncos), Pomacentridae (damiselas) y Serranidae (cabrillas) tuvieron 6 especies cada una. En cuanto a la frecuencia de ocurrencia, predominaron 5 especies: *Balistes polylepis* (pez puerco), *Sufflamen verres* (bota amarilla), *Arothron meleagris* (botete aletas punteadas), *Acanthurus xanthopterus* (barbero aleta amarilla) y *Prionurus punctatus* (barbero cochinito).

## Spatial distribution of sharks

Due to the long history of shark fishing at Isla María Cleofas (McGoodwin 1976), and to more recent evidence that shark fishing continues at nearby Isabel Island and perhaps all of Islas Marías as well (Pérez-Jiménez et al. 2005), we were particularly interested in the shark species at Islas Marías. In addition to the analyses described above, we aimed to discover (1) what shark species are present at Islas Marías and (2) what the spatial distributions of these species were within the context of Islas Marías. By disaggregating the spatial distribution of sharks and specifically discussing the results, our goal is to aid future monitoring and conservation efforts of the important apex predators.

## RESULTS

### Abundance and frequency of occurrence

Ninety-nine fish species from 35 families were identified from the BRUV surveys (Table 1). Carangidae (jacks) and Labridae (wrasses) were the most speciose families with 13 and 12 species, respectively. Lutjanidae (snappers) followed with 7 species and Haemulidae (grunts), Pomacentridae (damsel fishes), and Serranidae (groupers) had 6 species each. In terms of frequency of occurrence, 5 species were dominant: *Balistes polylepis* (finescale triggerfish), *Sufflamen verres* (orangeside triggerfish), *Arothron meleagris* (guineafowl puffer), *Acanthurus xanthopterus* (yellowfin surgeonfish), and *Prionurus punctatus* (yellowtail surgeonfish). These are all conspicuous reef-associated fish in trophic groups I and II, feeding mainly on benthic invertebrates. Group III (piscivores) did not contain any dominant species (Fig. 3). Overall, 23 species were common, 11 were uncommon, and 60 were rare.

The most abundant species in each group were as follows (Table 1): group I = *Decapterus muroadsi* (amberstripe scad) (mean  $N_{\max} = 14.55$ , max  $N_{\max} = 900$ ), group II = *Haemulon maculicauda* (spottail grunt) (mean  $N_{\max} = 9.10$ , max  $N_{\max} = 300$ ), group III = *Lutjanus viridis* (blue and gold snapper) (mean  $N_{\max} = 11.22$ , max  $N_{\max} = 150$ ) (Table 1). Other highly abundant species in group I were *Paranthias colonus* (Pacific creolefish) and *P. punctatus*; in group II, *Halichoeres dispilus* (Chameleon wrasse), *Mulloidichthys dentatus* (Mexican goatfish), and *Thalassoma lucasanum* (Cortez rainbow wrasse) (Table 1). In group III, only *L. viridis* was highly abundant. In total, 8 species were highly abundant within their group, 33 species were moderately abundant, and 58 species had low abundance.

### Variation in community assemblages

We found strong separation between reef and sand communities, while the 3 other communities (patchy, rubble, and water column) encompass a wider breadth of species present

Todos estos son peces conspicuos asociados a los arrecifes en los grupos tróficos I y II, pues se alimentan principalmente de invertebrados bentónicos. El grupo III (piscívoros) no contenía ninguna especie dominante (Fig. 3). En general, 23 especies fueron comunes, 11 poco comunes y 60 escasas.

Las especies más abundantes en cada grupo fueron las siguientes (Tabla 1): grupo I = *Decapterus muroadsi* (macarela mexicana) (promedio de  $N_{\max} = 14.55$ , máxima de  $N_{\max} = 900$ ), grupo II = *Haemulon maculicauda* (burrito roncador) (promedio de  $N_{\max} = 9.10$ , máxima de  $N_{\max} = 300$ ), grupo III = *Lutjanus viridis* (rayito) (promedio de  $N_{\max} = 11.22$ , máxima de  $N_{\max} = 150$ ) (Tabla 1). Otras especies muy abundantes del grupo I fueron *Paranthias colonus* (colradito) y *P. punctatus*; en el grupo II, *Halichoeres dispilus* (camaleón), *Mulloidichthys dentatus* (salmonete barbón) y *Thalassoma lucasanum* (arcoiris) (Tabla 1). En el grupo III, solo *L. viridis* fue muy abundante. En total, 8 especies fueron altamente abundantes dentro de su grupo, 33 especies fueron moderadamente abundantes y 58 especies tuvieron baja abundancia.

### Variación en las agrupaciones de las comunidades

Encontramos una fuerte separación entre las comunidades de arrecifes y las de arena, mientras que las otras 3 comunidades (parches, escombros y columna de agua) agruparon una gama más amplia de las especies presentes en este estudio (Fig. 4). Estas observaciones fueron apoyadas por un análisis de PERMANDEVA que presentó un efecto significativo del hábitat ( $P < 0.001$ ) y la profundidad ( $P < 0.001$ ) (Tabla S1). Una comparación por pares de cada tipo de hábitat mostró una diferencia significativa entre todos los tipos de hábitat excepto entre la arena y la columna de agua (Tabla S2). La fuerte separación a lo largo del eje  $x$  del diagrama EMD-NM sigue un patrón general de las comunidades de fondo duro asociadas a arrecifes a la izquierda y las comunidades de fondo blando de la columna de agua a la derecha. Para explorar las especies que impulsan estas comunidades, agregamos las 10 puntuaciones de las especies más altas en cada dirección al diagrama (i.e., los valores negativos más bajos y positivos más altos del eje  $x$ ). La magnitud de la puntuación de una especie en particular fue representada por la longitud de cada flecha (Fig. 4).

### Biodiversidad y riqueza de especies

Los índices de diversidad de Shannon graficados por hábitat muestran una progresión desde la mayor biodiversidad en el hábitat de fondo duro hasta la menor biodiversidad en el hábitat de fondo blando (Fig. 5). En la Figura 5, las líneas sobre hábitats particulares indican pares en los que no pudimos detectar una diferencia significativa en la diversidad observada. No pudimos detectar una diferencia en el  $H'$  promedio de 2 pares: parches y guijarros, y arena y columna de agua. La biodiversidad de los arrecifes fue



**Table 1.** List of coastal marine fishes at Islas Marias, Mexico, as determined by BRUV surveys, inclusive of “water column” drops and shark tagging efforts during the same time period. Families are ordered alphabetically within groups. Group I: herbivores, planktivores, and low-level omnivores (i.e., diet consists of algae, plankton, sponges, tunicates, bryozoans, hydroids, or other sessile invertebrates). Group II: low-level predators (i.e., diet consists of benthic mobile invertebrates including crustaceans, echinoderms, mollusks, and cephalopods). Group III: mid-level and top-level predators (i.e., piscivores). Occurrence (%) = percent of BRUV surveys on which the species was observed. Occurrence (Category) is based on percent occurrence: rare ( $\leq 10\%$  of surveys), uncommon ( $11\%–20\%$  of surveys), common ( $21\%–40\%$  of surveys), dominant ( $>40\%$  of surveys). Mean  $N_{\max}$  is the maximum number of individuals in each species per drop, averaged over all 121 drops with fish present, inclusive of zeroes. • = observed on tagging study. Bolded species were previously unlisted on Erisman et al. (2011). Bolded and starred species are range extensions. Starred species names are a combined species category.

**Tabla 1.** Lista de peces marinos costeros en las Islas Marias, México, según lo determinado por los monitoreos con BRUV, los cuales incluyen las inmersiones para visualizar la “columna de agua” y los esfuerzos de marcaje de tiburones durante el mismo periodo de tiempo. Las familias están ordenadas alfabéticamente dentro de los grupos. Grupo I: herbívoros, planctívoros y omnívoros de bajo nivel (i.e., la dieta se compone de algas, plancton, esponjas, tunicados, briozoos, hidroides u otros invertebrados sésiles). Grupo II: depredadores de bajo nivel (i.e., la dieta consiste en invertebrados móviles bentónicos que incluyen crustáceos, equinodermos, moluscos y cefalópodos). Grupo III: depredadores de nivel medio y superior (i.e., piscívoros). Ocurrencia (%) = porcentaje de monitoreos con BRUV en las que se observó la especie. La frecuencia de ocurrencia (categoría) se basa en el porcentaje de la presencia: escasa ( $\leq 10\%$  de los monitoreos), poco común ( $11\%–20\%$  de los monitoreos), común ( $21\%–40\%$  de los monitoreos), dominante ( $> 40\%$  de los monitoreos). La  $N_{\max}$  media es el número máximo de individuos de cada especie por inmersión, promediado entre las 121 inmersiones con peces presentes, incluidos los ceros. • = observado en el estudio de marcaje. Las especies en negritas no estaban incluidas previamente en Erisman et al. (2011). Las especies en negritas y con asterisco son extensiones de la distribución. Los nombres de especies con asteriscos son una categoría de especies combinada.

Group	Family	Species	Common name	Common name in Nayarit/Jalisco	Occurrence (%)	Occurrence (Category)	mean $N_{\max}$
I	Acanthuridae	<i>Prionurus punctatus</i>	Yellowtail surgeonfish	Barbero cochinito/calandria	46	D	5.95
		<i>Acanthurus xanopterus</i>	Yellowfin surgeonfish	Barbero aleta amarilla/cirujano/navajero	46	D	2.84
	Balistidae	<i>Acanthurus nigricans</i>	Whitecheek surgeonfish	Barbero carablanca	14	U	0.31
	Carangidae	<i>Melichthys niger</i>	Black triggerfish	Puerco/bota	1	R	0.01
		<i>Decapterus muroadsi</i>	Amberstripe sead		11	U	14.55
	Chaetodontidae	<i>Johrmandallia nigrirostris</i>	Blacknosed butterflyfish	Mariposa barbero	30	C	0.93
		<i>Chaetodon humeralis</i>	Threeband butterflyfish	Mariposa tres bandas	34	C	0.74
		<i>Forcipiger flavissimus</i>	Longnose butterflyfish		6	R	0.11
	Channidae	<i>Chanos chanos</i>	Milkfish	Sábalo	2	R	0.07
		<i>Kyphosus ocyurus</i>	Bluestriped chub	Verdecillo	3	R	1.56
	Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans/Kyphosus vaigiensis*</i>	Cortez sea chub/brassy chub	Chopa/cagona/chopa gris/chopa rayada/cagona	28	C	0.35
		<i>Alopiurus scriptus</i>	Scribbled leatherjacket filefish	Huarache/bota pinta	11	U	0.13
	Ostraciidae	<i>Alopiurus monoceros</i>	Unicorn leatherjacket filefish	Bota de altura/lija	3	R	0.06
		<i>Ostracion meleagris</i>	Whitespotted boxfish	Cofre moteado	2	R	0.02
	Pomacanthidae	<i>Holocanthus passer</i>	King angelfish	Ángel real	37	C	0.65
		<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Cortez angelfish	Ángel	7	R	0.08

Table 1 (Cont.)

Group	Family	Species	Common name	Common name in Nayarit/Jalisco	Occurrence (%)	Occurrence (Category)	mean Nmax
	Pomacentridae	<i>Chromis atrilobata</i>	Scissortail damselfish	Cola de tijera	11	U	4.63
		<i>Stegastes flavilatus</i>	Beaubrummel	Damisela cola amarilla	26	C	0.56
		<i>Abudefduf troschelli</i>	Panamic sergeant major	Petaca banderita	11	U	0.42
		<i>Stegastes acapulcoensis</i>	Acapulco major	Damisela agricultor	5	R	0.11
		<i>Microspathodon dorsalis</i>	Giant damselfish	Damisela gigante	5	R	0.07
		<i>Chromis limbaughi</i>	Limbaugh's damselfish	Castañeta mexicana	1	R	0.02
	Scaridae	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Ember parrotfish	Loro bicolor/logro violáceo	38	C	1.06
		<i>Scarus perrico</i>	Bumphead parrotfish	Loro jorobado/perico	4	R	0.05
		<b><i>Carotomus carolinus*</i></b>	<b>Carolines parrotfish</b>		3	R	0.04
		<i>Scarus compressus</i>	Azure parrotfish	Loro chato/guacamaya	1	R	0.01
Serranidae		<i>Paranthias colonus</i>	Pacific creolefish	Coloradito/viejita	24	C	8.74
Tetraodontidae		<i>Arothron meleagris</i>	Guineafowl puffer	Botete aletas punteadas	47	D	0.71
		<i>Arothron hispidus</i>	White-spotted puffer	Botete panza rayada	3	R	0.03
		<i>Canthigaster punctatissima</i>	Spotted sharpnosed puffer	Botete bonito	2	R	0.02
Zanclidae		<i>Zanclus cornutus</i>	Moorish idol	Ídolo moro	24	C	0.49
<b>II</b>	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	Finescale triggerfish	Bota/pez puero	53	D	3.22
		<i>Sufflamen verres</i>	Orangeside triggerfish	Taxi/bota amarilla	50	D	1.14
		<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Stone triggerfish	Bota morada/capulima	37	C	0.55
Carangidae		<i>Selar crumenophthalmus</i>	Bigeye scad	Charrito ojón/ojotón	1	R	0.12
		<i>Carangoides orthogrammus</i>	Island trevally	Jurel isleño/verdecillo	1	R	0.01
		<b><i>Carangoides otrynter</i></b>	<b>Threadfin pompano</b>	Pámpano de hebra	1	R	0.01
Dasyatidae		<i>Dasyatis dipterura</i>	Diamond stingray		6	R	0.07
		<i>Dasyatis longus</i>	Longtail stingray	Raya látigo	2	R	0.04
Diodontidae		<i>Diodon holocanthus</i>	Longspined porcupinefish	Pez erizo mapache	14	U	0.17
		<i>Chilomycterus reticulatus</i>	Spotfin burrfish		4	R	0.05
		<i>Diodon hystrix</i>	Spotfin porcupinefish	Pez erizo pecosco	2	R	0.02

Table 1 (Cont.)

Group	Family	Species	Common name	Common name in Nayarit/Jalisco	Occurrence (%)	Occurrence (Category)	mean Nmax
	Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	Pacific spadefish	Mona/chavelito/zopilote negro	2	R	0.04
	Haemulidae	<i>Haemulon maculicauda</i>	Spottail grunt	Rasposa/burrito roncador	13	U	9.10
		<i>Haemulon steindachneri</i>	Chere-chere grunt	Burro latino/ronco amarillo	1	R	0.73
		<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Greybar grunt	Burro almejero/bacoco rayado	14	U	0.28
		<i>Haemulon flaviguttatum</i>	Yellowspotted grunt	Burro de Cortés/ronco manchado	2	R	0.07
		<i>Anisotremus taeniatus</i>	Panama porkfish	Chopilla/sol de China/comisario	1	R	0.02
		<i>Haemulon scudderii</i>	Grey grunt	Burro pecoso/roncador pecoso	1	R	0.01
	Labridae	<i>Halichoeres dispilus</i>	Chameleon wrasse	Camaleón	27	C	8.67
		<i>Thalassoma lucasanum</i>	Cortez rainbow wrasse	Arcoiris	28	C	4.23
		<i>Halichoeres nicholsi</i>	Spinster wrasse	Solterona	32	C	0.45
		<i>Halichoeres chierchiae</i>	Wounded wrasse	Señorita herida	8	R	0.16
		<i>Novaculichthys taenourus</i>	Rockmover wrasse		6	R	0.09
		<i>Thalassoma grammaticum</i>	Sunset wrasse		6	R	0.09
		<i>Halichoeres adustus</i>	Black wrasse	Señorita negra	7	R	0.07
		<i>Halichoeres notospilus</i>	Banded wrasse	Señorita listada	3	R	0.03
		<i>Halichoeres melanotis</i>	Golden wrasse		2	R	0.02
		<i>Halichoeres insularis</i>	Socorro wrasse		1	R	0.01
		<i>Inistius pavo</i>	Peacock wrasse	Cuchillo pavo real	1	R	0.01
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	Mexican goatfish	Chivo/salmonete barbón	35	C	4.87
		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	Bigscale goatfish		2	R	0.10
	Myliobatidae	<i>Rhinoptera steindachneri</i>	Pacific cownose ray		2	R	0.02
	Priacanthidae	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	Glasseye snapper	Sol ojón	1	R	0.01
	Serranidae	<i>Alphestes immaculatus</i>	Pacific mutton hamlet	Guaseta/granada/jabonero	5	R	0.07
		<i>Alphestes multiguttatus</i>	Rivulated mutton hamlet		2	R	0.03
	Tetraodontidae	<b><i>Sphoeroides lobatus</i></b>	<b>Longnose puffer</b>	Botete verrugoso	3	R	0.04
	Torpedinidae	<i>Narcine entemedor</i>	Giant electric ray	Guitarra eléctrica	4	R	0.04

Table 1 (Cont.)

Group	Family	Species	Common name	Common name in Nayarit/Jalisco	Occurrence (%)	Occurrence (Category)	mean Nmax
III	Belontiidae	<i>Strongylura exilis</i>	Californian needlefish	Agujón/pez de aguja	1	R	0.01
		<i>Bothus leopardinus</i>	Pacific leopard flounder		1	R	0.02
	Carangidae	<i>Caranx caballus</i>	Green jack	Chile verde/cocinero	13	U	1.79
		<i>Caranx melampygus</i>	Bluefin trevally	Pantalón	22	C	1.09
		<i>Caranx sexfasciatus</i>	Bigeye trevally	Ojo de perra/jurel ojón	2	R	0.17
		<i>Seriola rivoliana</i>	Longfin yellowtail	Medregal/castel	8	R	0.13
		<i>Gnathanodon speciosus</i>	Golden trevally	Chocho amarillo/palometa	6	R	0.11
		<i>Alectis ciliaris</i>	African pompano	Caballo	3	R	0.03
		<i>Elagatis bipinnulata</i>	Rainbow runner	Albacora/macarela	2	R	0.02
		<i>Trachinotus rhodopus</i>	Gafftopsail pompano	Palmilla/pámpano rayado	1	R	0.02
	<i>Caranx caninus</i>	Pacific crevalle jack	Jurel toro	1	R	0.01	
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus obscurus</i> •	Dusky shark	Tiburón arenero,gambuso,obscure/zarco	NA	NA	NA	
	<i>Galeocerdo cuvier</i> •	Tiger shark	Tiburón tigre/tintorera	NA	NA	NA	
	<i>Triaenodon obesus</i>	Whitetip reef shark	Cazón coralero trompacorta/tintorera punta aleta blanca	4	R	0.04	
Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii/Fistularia corneta</i> *	Bluespotted cornetfish/Pacific cornetfish	Corneta	23	C	0.86	
	<i>Ginglymostoma unami</i>	Nurse shark	Tiburón gata	31	C	0.44	
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Mexican hogfish	Vieja mexicana/perrita	26	C	0.36	
	<i>Lutjanus viridis</i>	Blue and gold snapper	Cuico/rayito	24	C	11.22	
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>	Yellow snapper	Parga/calandrio/alazán	35	C	0.99	
	<i>Lutjanus inermis</i>	Golden snapper	Sandriita/rubia	4	R	0.66	
	<i>Lutjanus guttatus</i>	Spotted rose snapper	Flamenco/lunarejo	13	U	0.61	
	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	Mexican barred snapper	Coconaco/pargo rayado	26	C	0.36	
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Pacific dog snapper	Pargo colmillón/pargo mulato	5	R	0.07	
	<i>Lutjanus aratus</i>	Mullet snapper	Morena verde	2	R	0.02	
Muraenidae	<i>Gymnothorax castaneus</i>	Panamic green moray		37	C	0.53	



Table 1 (Cont.)

Group	Family	Species	Common name	Common name in Nayarit/Jalisco	Occurrence (%)	Occurrence (Category)	mean $N_{max}$
	Nemtistiidae	<i>Nemastistius pectoralis</i>	Roosterfish	Gallo/papagayo	4	R	0.05
	Rhinobatidae	<i>Rhinobatos productus</i>	Shovelnose guitarfish	Diablo	1	R	0.01
	Scombridae	<i>Euthynnus lineatus</i>	Black skipjack	Barrilete/bonito negro	5	R	0.07
		<i>Scomberomorus sierra</i>	Pacific sierra	Sierra/terrucho	1	R	0.02
	Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i>	Pacific graysby	Enjambre/cuevero	25	C	1.17
		<i>Epinephelus labriformis</i>	Starry grouper	Maranguana	34	C	0.71
		<i>Serranus psittacinus</i>	Barred serrano	Serrano	15	U	0.30
	Urotrygonidae	<i>Urobatis halleri</i>	Round stingray	Raya redonda	2	R	0.02

in this study (Fig. 4). These observations were supported by a PERMANOVA analysis that found a significant effect of habitat ( $P < 0.001$ ) and depth ( $P < 0.001$ ) (Table S1). A pairwise comparison of each habitat type showed a significant difference between all types except sand and water column (Table S2). The strong separation along the  $x$ -axis of the nMDS plot follows a general pattern of hard bottom, reef associated communities on the left and soft bottom, water column communities on the right. To explore the species driving these communities, we added the top 10 species scores in each direction to the plot (i.e., lowest negative and highest positive  $x$ -axis values). The magnitude of a particular species score was represented by the length of each arrow (Fig. 4).

### Biodiversity and species richness

Shannon diversity indices plotted by habitat show a progression from highest biodiversity in hard-bottom habitat to lowest biodiversity in soft-bottom habitat (Fig. 5). In Figure 5, lines above particular habitats indicate pairs where we failed to detect a significant difference in observed diversity. We failed to detect a difference in the average  $H'$  of 2 pairs: patchy and cobble, and sand and water column. Reef biodiversity was significantly greater than biodiversity in all other habitat types, although all habitat types had high variation, indicating that species are likely using multiple habitat types. Biodiversity in patchy and cobble habitats was significantly greater from sand and water column habitats.

Biodiversity and species richness were not uniform around Isla María Cleofas, but rather showed distinct hotspots and cool spots (Fig. 6a, b). The northeast, the south, and the area around an offshore rock had the highest fish diversity and richness, which roughly corresponded to reef habitat (Fig. 6a, c). Conversely, the lowest diversity and richness areas roughly corresponded to sand habitat (Fig. 6a, c). The visual similarity in the 2 geographic patterns can be partially attributed to the Shannon diversity index ( $H'$ ), which accounts for both richness and evenness in a single metric.

### Spatial distribution of sharks

The BRUV surveys observed 2 species of shark, both of which are reef-associated: *Ginglymostoma cirratum* (nurse shark) and *Triaenodon obesus* (whitetip reef shark). While *T. obesus* made an appearance in 4% of drops, *G. cirratum* was more common, occurring in 31% of drops and often interacting with the bait. Spatially, *G. cirratum* was present at all 4 islands and around most of the perimeter of Isla María Cleofas, except for a sandy patch along the eastern edge of the island (Fig. 7). *Triaenodon obesus* was observed at María Madre ( $n = 12$  drops) and María Cleofas ( $n = 97$  drops), although never in a drop that did not also have *G. cirratum* present. In addition, 2 other shark species were observed while fishing and tagging sharks off María Cleofas:

significativamente mayor que la biodiversidad en todos los demás tipos de hábitats, aunque todos los tipos de hábitats tuvieron una alta variación, lo que indica que es probable que las especies estén utilizando múltiples tipos de hábitats. La biodiversidad en los hábitats con parches y de guijarros fue significativamente mayor que en los hábitats de arena y columna de agua.

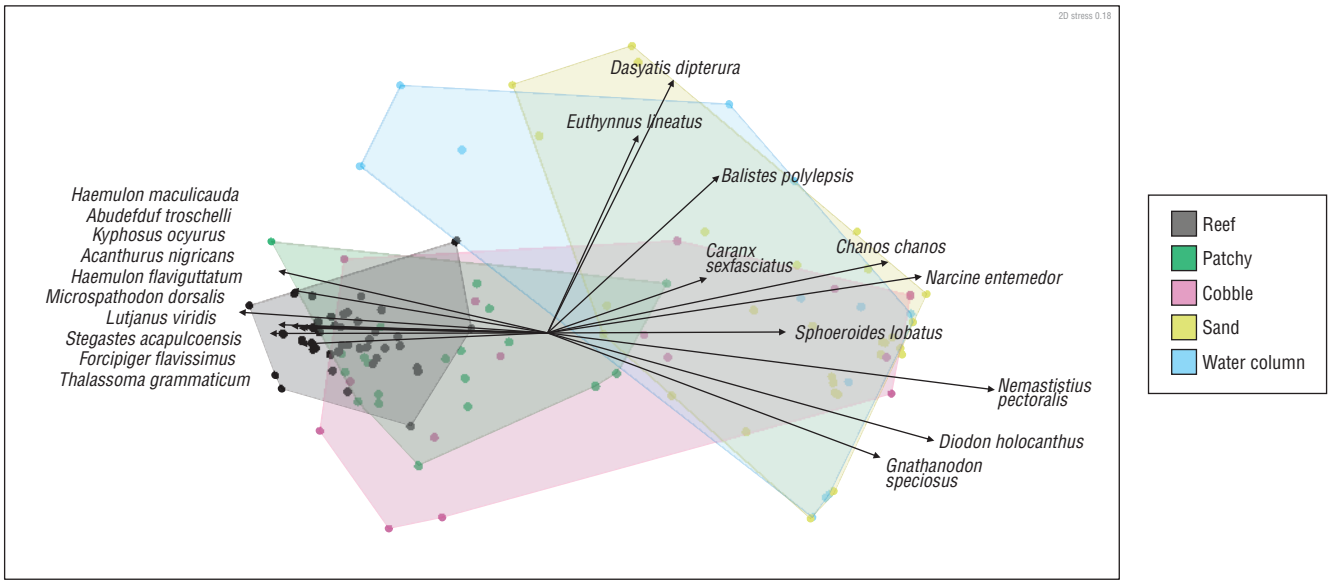
La biodiversidad y la riqueza de especies no fueron uniformes alrededor de isla María Cleofas, sino que mostraron distintos puntos de biodiversidad alta (puntos calientes) y baja (puntos fríos) (Fig. 6a, b). El noreste, el sur y el área alrededor de una roca mar adentro tenían la mayor diversidad y riqueza de peces; estas áreas correspondían aproximadamente al hábitat de arrecifes (Fig. 6a, c). Por el contrario, las áreas de menor diversidad y riqueza correspondieron aproximadamente al hábitat de arena (Fig. 6a, c). La similitud visual en los 2 patrones geográficos se puede atribuir parcialmente al índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), que explica tanto la riqueza como la uniformidad en una sola métrica.

### Distribución espacial de tiburones

En los monitoreos con BRUV se observaron 2 especies de tiburones, ambas asociadas a los arrecifes: *Ginglymostoma cirratum* (tiburón nodriza) y *Triaenodon obesus* (tintorera punta aleta blanca). Mientras que *T. obesus* apareció en el 4% de las inmersiones, *G. cirratum* fue más común, pues se presentó en el 31% de las inmersiones y a menudo interactuó con la carnada. Especialmente, *G. cirratum* estuvo presente en las 4 islas y alrededor de la mayor parte del perímetro de isla María Cleofas, excepto en un parche arenoso a lo largo del borde este de la isla (Fig. 7). Se observó a *T. obesus* en María Madre ( $n = 12$  inmersiones) y María Cleofas ( $n = 97$  inmersiones), aunque nunca en una inmersión en la que no se observara también a *G. cirratum*. Además, otras 2 especies de tiburones fueron observadas mientras se pescaban y marcaban tiburones frente a María Cleofas: *Carcharhinus obscurus* (tiburón arenoso) y *Galeocerdo cuvier* (tiburón tigre).

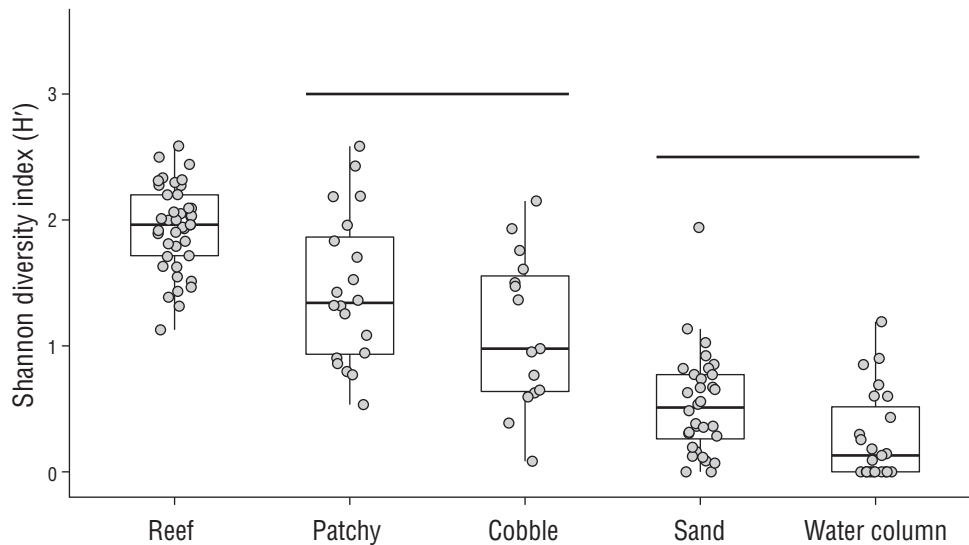
### DISCUSIÓN

Un objetivo general de este estudio era proporcionar datos biológicos que pudieran informar las estrategias de manejo futuras en islas Marías. El archipiélago de las islas Marías ha sido menos estudiado que otras islas fuera de la costa de México (e.g., islas Revillagigedo) y en el POT (e.g., Clipperton, Cocos, Malpelo y las islas Galápagos) (Grove y Lavenberg 1997, Ketchum y Reyes-Bonilla 1997, Edgar et al. 2004, Bessudo et al. 2011, Friedlander et al. 2012, Quimbayom et al. 2017, Crane et al. 2018, Claudino-Sales 2019, Friedlander et al. 2019) a pesar de la relativa facilidad de acceso desde México continental. Agregamos a la lista anterior de especies de peces (Erisman et al. 2011) las



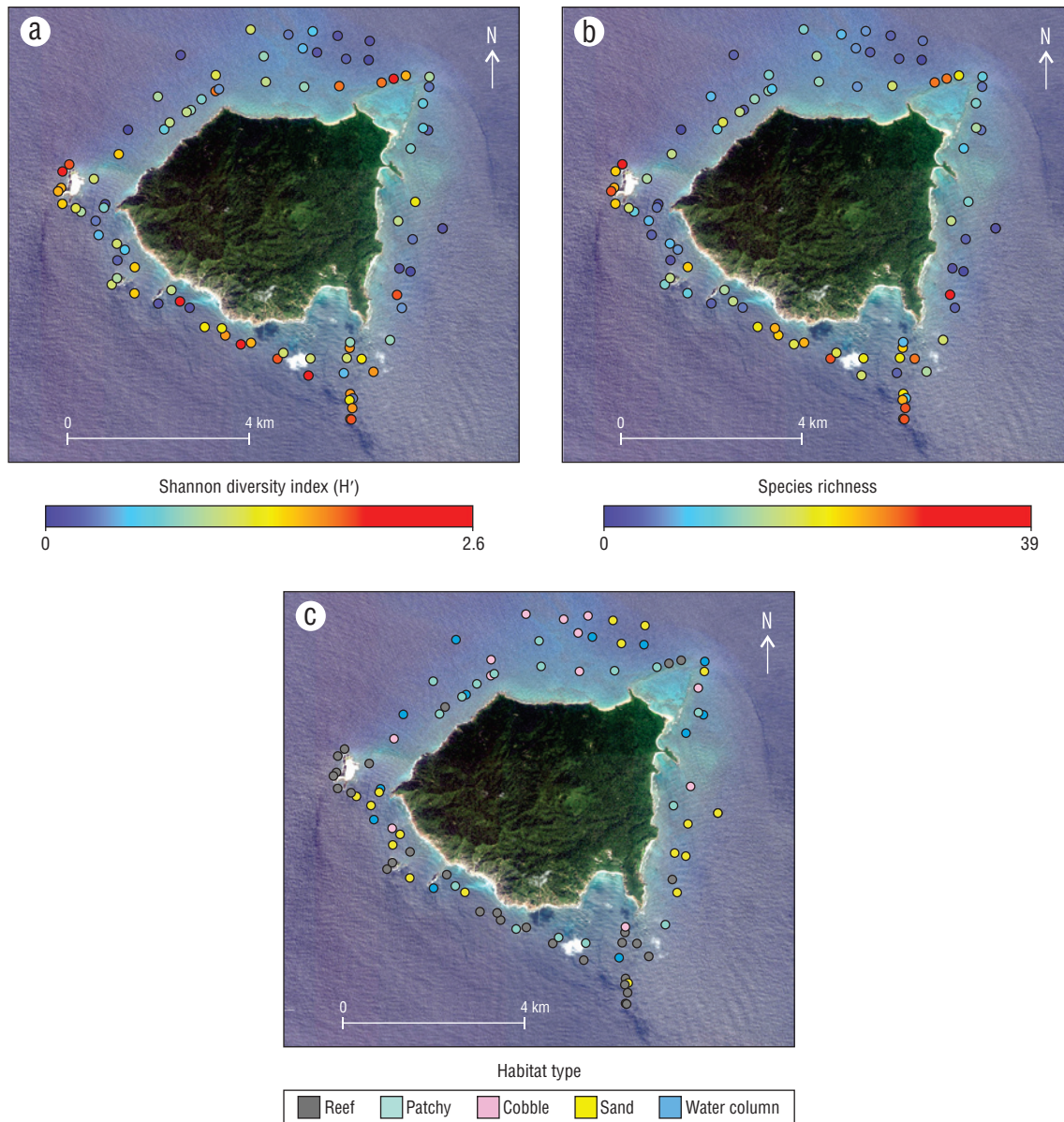
**Figure 4.** A non-metric multidimensional scaling (nMDS) plot of the Bray–Curtis dissimilarity of fish communities by habitat type. Data were fourth root transformed. Convex hulls encircle the outermost points of each habitat designation. The top 10 drivers of reef and sand communities (with the most negative and positive nMDS1 scores, respectively) are labeled, vectors to scale of nMDS1 scores.

**Figura 4.** Una gráfica de escalamiento multidimensional no métrico (EMD-NM) de la disimilitud de Bray–Curtis de las comunidades de peces por tipo de hábitat. Los datos se transformaron a raíz cuarta. Las envolventes convexas rodean los puntos más externos de cada designación de hábitat. Los 10 principales impulsores de las comunidades de arrecifes y arena (con las puntuaciones EMD-NM1 más negativas y positivas, respectivamente) están etiquetados como vectores a escala de las puntuaciones EMD-NM1.



**Figure 5.** Boxplots of Shannon diversity indices by habitat. The lower and upper hinges represent the 25th and 75th percentiles and the middle line represent the median of the data. Points are jittered for better visualization. We ran a pairwise Wilcoxon rank sum test on the data; lines connect habitats that are not significantly different.

**Figura 5.** Diagramas de caja de los índices de diversidad de Shannon por hábitat. Las bisagras inferior y superior representan los percentiles 25 y 75 y la línea media representa la mediana de los datos. Los puntos están desplazados para una mejor visualización. Realizamos una prueba de la suma de rangos de Wilcoxon por pares con los datos; las líneas conectan hábitats que no son significativamente diferentes.



**Figure 6.** A spatial plot of (a) Shannon diversity ( $H'$ ), (b) species richness, and (c) habitat designations at Isla María Cleofas.

**Figura 6.** Un diagrama espacial de (a) la diversidad de Shannon ( $H'$ ), (b) la riqueza de especies y (c) las designaciones de hábitat en isla María Cleofas.

*Carcharhinus obscurus* (dusky shark) and *Galeocerdo cuvier* (tiger shark).

## DISCUSSION

An overarching goal of this study was to provide biological data that could inform future management strategies at Islas Marías. The Islas Marías archipelago has been less well-studied than other offshore islands of Mexico (e.g., Revillagigedo Islands) and the TEP (e.g., Clipperton, Cocos, Malpelo, and Galapagos Islands) (Grove and Lavenberg 1997, Ketchum and Reyes-Bonilla 1997, Edgar et al. 2004,

observaciones de 3 nuevos registros. También hicimos un monitoreo intensivo de una isla, isla María Cleofas, y proporcionamos información espacial detallada sobre la diversidad y el hábitat de los peces, observaciones que pueden utilizarse para tomar decisiones de conservación y gestión dentro de la isla, así como para orientar la investigación marina futura.

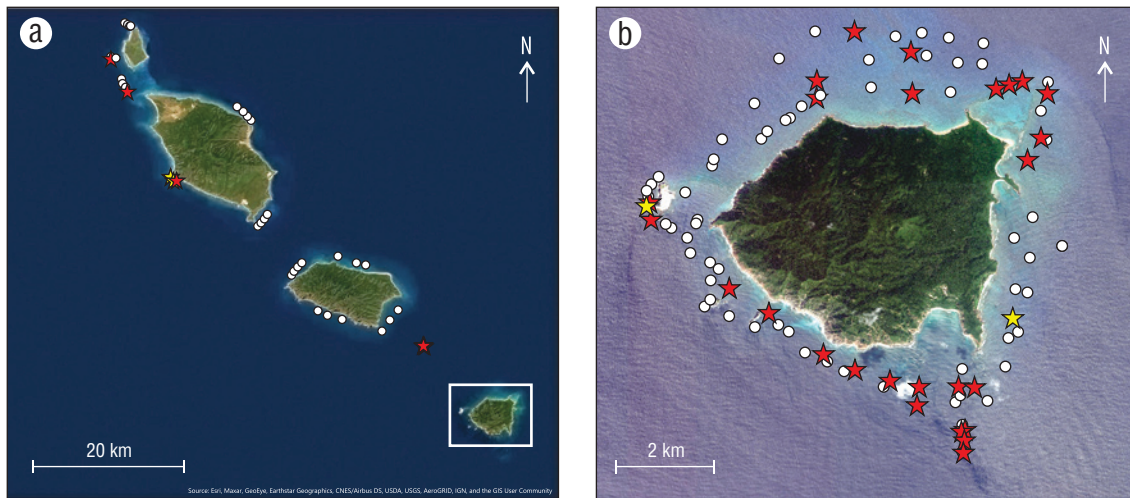
Nuestra observación de una mayor diversidad de peces en hábitats con mayores cantidades de roca respalda una gran cantidad de investigaciones que indican que incluso una pequeña cantidad de estructura puede influir positivamente en la biodiversidad de las comunidades de peces de arrecife (Roberts y Ormond 1987, McLain y Pratt 1999,



Bessudo et al. 2011, Friedlander et al. 2012, Quimbayom et al. 2017, Crane et al. 2018, Claudino-Sales 2019, Friedlander et al. 2019) despite the relative ease of access from mainland Mexico. We added to the previous fish species list (Erismán et al. 2011) with observations of 3 new records. We also intensively surveyed one island, Isla María Cleofas, and provide detailed spatial information on fish diversity and habitat, observations that can be utilized for within island conservation and management decisions as well as guiding future marine research.

Our observation of higher fish diversity in habitats with greater amounts of rock supports an abundance of research that even a small amount of structure can positively influence biodiversity of reef fish communities (Roberts and Ormond 1987, McLain and Pratt 1999, Charles and Denice 2002). High-relief reefs may be a potentially high-value target for protection. The effect of intermediate amounts of rock (i.e., cobble and patchy habitats in this study) on biodiversity and fish community composition is less certain (Sale 1980, Charles and Denice 2002). We found that the island of María Cleofas contains a diversity of benthic habitat types—from extensive sandy areas to high-relief rock reefs and intermediate habitat types with cobble and patchy rock/sand. While high-relief rock contained the greatest abundance, diversity, and richness, the other habitats supported unique and important species as well. At María Cleofas, in particular, we show spatial “hot spots” that have high levels of diversity and species richness. These areas are often

Charles y Denice 2002). Los arrecifes de alto relieve pueden ser un objetivo de protección de valor potencialmente alto. El efecto de cantidades intermedias de roca (i.e., hábitats de guijarros y con parches en este estudio) sobre la biodiversidad y la composición de la comunidad de peces es menos certero (Sale 1980, Charles y Denice 2002). Encontramos que la isla de María Cleofas contiene una diversidad de tipos de hábitat bentónicos —desde extensas áreas arenosas hasta arrecifes rocosos de alto relieve y tipos de hábitats intermedios con guijarros y con parches de rocas/arena—. Aunque la roca de alto relieve contenía la mayor abundancia, diversidad y riqueza, los otros hábitats también albergaron especies únicas e importantes. En María Cleofas, en particular, mostramos “puntos calientes” espaciales que tienen altos niveles de diversidad y riqueza de especies. Estas áreas a menudo están asociadas a sustratos de fondo duro y de parches. En particular, encontramos una gran diversidad y riqueza cerca de 2 pináculos emergentes mar adentro en el oeste y el sur de la isla. Los patrones que observamos en la diversidad ( $H'$ ) en todos los tipos de hábitat se reflejaron en gran medida en la estructura de la comunidad. La comunidad de arrecifes se diferenciaba de las de todos los demás tipos de hábitat, mientras que las comunidades de parches y de guijarros presentaron solo diferencias significativas marginales (Tabla S2) entre ellas y una superposición en el espacio EMD-NM con el arrecife y la columna de agua/arena. También encontramos, como era de esperar, que las comunidades de arena de fondo blando son bastante diferentes en su



**Figure 7.** The spatial distribution of sharks at Islas Marías. Stars indicate drops where at least one shark species was present; white dots represent all other drops. Red stars indicate the presence of the *Ginglymostoma cirratum* (nurse shark). Yellow stars indicate the presence of *Triaenodon obesus* (whitetip reef shark) in addition to *G. cirratum*. There were no drops in which *T. obesus* was observed exclusively. (a) Full extent map and drops at the 3 northern islands of the Marías Archipelago. (b) Zoom-in to the 89 drops nearshore of Isla María Cleofas.

**Figura 7.** La distribución espacial de los tiburones en islas Marías. Las estrellas indican inmersiones en las que al menos una especie de tiburón estuvo presente; los puntos blancos representan todas las demás inmersiones. Las estrellas rojas indican la presencia del *Ginglymostoma cirratum* (tiburón nodriza). Las estrellas amarillas indican la presencia de *Triaenodon obesus* (tintorera punta aleta blanca) además de *G. cirratum*. No hubo inmersiones en las que se observó *T. obesus* exclusivamente. (a) Mapa de la extensión completa y de las inmersiones en las 3 islas del norte del archipiélago de las Marías. (b) Ampliación de las 89 inmersiones cercanas a la costa de isla María Cleofas.

associated with hard-bottom and patchy substrates. In particular, we found high diversity and richness near 2 offshore emergent pinnacles in the west and the south of the island. The patterns we observed in diversity ( $H'$ ) across habitat types were largely reflected in the community structure. The reef community differed from those in all other habitat types, whereas the patchy and cobble communities were only marginally significantly different (Table S2) from one another and showed overlap in nMDS space with both reef and sand/water column. We also found, not surprisingly, that soft-bottom, sand communities are quite different in their composition. Sand and water column communities were characterized by rays (i.e., *Dasyatis dipterura*, *Narcine entemedor*), puffers and porcupine fish (i.e., *Diodon holocanthus*, *Spherooides lobatus*), and reef-associated pelagics (i.e., *Nemastistius pectoralis*, *Gnathanodon speciosus*, *Chanos chanos*, *Caranx sexfasciatus*, *Euthynnus lineatus*). As most of the species observed in the sand and water column (20 out of 22) were also observed on hard-bottom habitats (reef and patchy), the observed differences in community structure are likely not due to a novel suite of species in the sand and water column, but rather to a soft-bottom community that utilizes a variety of habitats.

Intermediate habitat types such as coral rubble, rocky cobbles, and patchy substrates are particularly interesting because these habitats may be increasing with environmental disturbances such as warming events causing deterioration of coral reefs (Glynn and Colgan 1992) and destructive fishing practices that can level structural components of reefs (Mangi and Roberts 2006). On the coast of Oaxaca, while mean fish abundance tended to increase with rock cover, fish biodiversity increased in locations with increased amounts of coral rubble (López-Pérez et al. 2012). In our study cobble habitats showed an intermediate level of biodiversity, between reef and sand communities. Cobble communities occupied one of the widest community spaces on our nMDS plot, suggesting that if cobble substrate is becoming more prevalent in the TEP, it may still be able to support a wide breadth of the fish community. With potential for future habitat loss, studies that focus on the role of intermediate benthic substrates (such as patchy or cobble in this study) will be important in assessing fish communities and their ability to support historic levels of biomass and diversity.

### BRUV method testing

In order to test the capabilities of the BRUV method in capturing reef community structure, the distribution–abundance relationship was plotted by trophic group in Figure 3. The BRUVs captured 3 broad trophic levels of fishes, from herbivores/omnivores to low-level predators to mid-level and top-level predators/piscivores. The relationship between frequency of occurrence and relative abundance within a trophic group follows the same general trends in all 3 trophic groups and is in line with community structure

composición. Las comunidades de arena y columna de agua se caracterizaron por rayas (i.e., *Dasyatis dipterura*, *Narcine entemedor*), peces globo y peces erizo (i.e., *Diodon holocanthus*, *Spherooides lobatus*) y peces pelágicos asociados a los arrecifes (i.e., *Nemastistius pectoralis*, *Gnathanodon speciosus*, *Chanos chanos*, *Caranx sexfasciatus*, *Euthynnus lineatus*). Como la mayoría de las especies observadas en la arena y la columna de agua (20 de 22) también se observaron en los hábitats de fondos duros (arrecifes y parches), las diferencias observadas en la estructura de la comunidad probablemente no se deben a un nuevo conjunto de especies en la arena y la columna de agua, sino a una comunidad de fondo blando que utiliza una variedad de hábitats.

Los tipos de hábitats intermedios como los escombros de coral, los guijarros rocosos y los sustratos en parches son particularmente interesantes porque estos tipos de hábitats pueden estar aumentando con las perturbaciones ambientales, como los eventos de calentamiento que causan el deterioro de los arrecifes de coral (Glynn y Colgan 1992) y las prácticas de pesca destructivas que pueden aplanar los componentes estructurales los de arrecifes (Mangi y Roberts 2006). En la costa de Oaxaca, mientras que la abundancia media de peces tendió a aumentar con la cobertura rocosa, la biodiversidad de peces aumentó en lugares con mayores cantidades de escombros de coral (López-Pérez et al. 2012). En nuestro estudio, los hábitats de guijarros mostraron un nivel intermedio de biodiversidad, entre las comunidades de arrecifes y las de arena. Las comunidades de guijarros ocuparon uno de los espacios de las comunidades más amplios en nuestro diagrama EMD-NM, lo que sugiere que, si el sustrato de guijarros es cada vez más prevalente en el POT, es posible que aún pueda sustentar una amplia gama de la comunidad de peces. Con la potencial pérdida de hábitat en el futuro, los estudios que se centran en el papel de los sustratos bentónicos intermedios (como los parches o los guijarros en este estudio) serán importantes para evaluar las comunidades de peces y su capacidad para soportar niveles históricos de biomasa y diversidad.

### Pruebas del método BRUV

Para probar las capacidades del método BRUV para captar la estructura de la comunidad de arrecifes, la relación distribución-abundancia fue graficada por grupo trófico en la Figura 3. Los BRUV capturaron 3 niveles tróficos amplios de peces, desde herbívoros/omnívoros a depredadores de bajo nivel hasta depredadores/piscívoros de nivel medio y superior. La relación entre la frecuencia de ocurrencia y la abundancia relativa dentro de un grupo trófico sigue las mismas tendencias generales en los 3 grupos tróficos y concuerda con la teoría de la estructura de las comunidades (Preston 1948). Estas tendencias observadas son (1) la mayoría de las especies se agrupan cerca del origen y se presentan de manera escasa y, cuando lo hacen, con baja abundancia, y (2) la presencia y abundancia están correlacionadas

theory (Preston 1948). These observed trends are (1) most species cluster near the origin, occurring rarely and, when they do, in low abundance, and (2) occurrence and abundance are positively correlated, indicating that only a few species dominate and occur in relatively high abundance. Although there was an extreme lack of top-level predators at Islas Mariás (only *T. obsesus* and *E. lineatus* qualify), we have reason to believe this is an observed trend at Islas Mariás (see: *The richness (or lack thereof) of sharks*) and that the BRUV surveys are useful in capturing a variety of community assemblages and trophic groups over a variety of habitats.

### Novel observations

Three species observed on the BRUV surveys were absent from the previous list of fishes at Islas Mariás (Erisman et al. 2011). These were *Carangoides otrynter* (threadfin pompano), *S. lobatus* (longnose pufferfish), and *Calotomus carolinus* (Caroline's parrotfish). The differing life strategies of these species (a benthopelagic piscivore, omnivorous reef fish, and corallivore) suggest the ability of BRUV surveys to detect a variety of new species in a variety of habitats. While the ranges of *C. otrynter* and *S. lobatus* previously were supposed to include the islands (Robertson and Allen 2015), this is the first recording of *C. carolinus* within 90 km of the central Mexican mainland. *Calotomus carolinus* is present throughout the Indian and southern Pacific oceans, from Madagascar to the Galapagos Islands, and in Pacific waters off Mexico at the Revillagigedo Islands, Clipperton Atoll, and the southern tip of the Baja California Peninsula (Robertson and Allen 2015).

Notwithstanding previous (non-BRUV) studies in the TEP that either failed to observe *Gymnothorax castaneus* (Panamic green moray) or reported it as rare (Aburto-Oropeza and Balart 2001, Campos-Dávila et al. 2005, Erisman et al. 2011), *G. castaneus* occurred commonly on the BRUV surveys. In fact, the nocturnal mesopredator was the seventh most frequently occurring species out of the 99 species observed. Although observed in low numbers, with a mean  $N_{\max}$  of 0.53 and a relative abundance of 0.05 in its group, *G. castaneus* individuals often interacted with the camera and bait in an aggressive manner (Fig. 8). With the advantage of bait, BRUV surveys tend to attract significantly more olfactory species than diver surveys, and in particular, this result supports evidence that BRUVs lure moray eels out of their diurnal hiding places (Bardach et al. 1959, Bassett and Montgomery 2011). In addition to establishing more accurate baselines of cryptic fishes, estimating the abundances of morays more accurately through BRUV analysis may better detail the effects of the removal of apex predators in Pacific waters off Mexico, as there is some speculation that as coastal shark populations decline worldwide (MacNeil et al. 2020), eels may become increasingly abundant and important predators (Pinheiro et al. 2017).

positivamente, lo que indica que solo pocas especies dominan y presentan una abundancia relativamente alta. Aunque hubo una ausencia extrema de depredadores de alto nivel en islas Mariás (solo *T. obsesus* y *E. lineatus* califican), tenemos razones para creer que esta es una tendencia observada en islas Mariás (ver: *La riqueza (o falta de ella) de tiburones*) y que los monitoreos con BRUV son útiles para captar una variedad de agrupaciones de comunidades y grupos tróficos en una variedad de hábitats.

### Observaciones novedosas

Los monitoreos con BRUV mostraron 3 especies que estaban ausentes en la lista anterior de los peces de islas Mariás (Erisman et al. 2011). Estas fueron *Carangoides otrynter* (pámpano de hebra), *S. lobatus* (botete berrugoso) y *Calotomus carolinus* (pococho perico). Las diferentes estrategias de vida de estas especies (un piscívoro bentopelágico, un pez de arrecife omnívoro y un coralívoro) sugieren que los monitoreos con BRUV tienen la capacidad para detectar una variedad de nuevas especies en una variedad de hábitats. Aunque anteriormente se suponía que las distribuciones de *C. otrynter* y *S. lobatus* incluían las islas (Robertson y Allen 2015), este es el primer registro de *C. carolinus* dentro de los 90 km del centro de México continental. *Calotomus carolinus* está presente en los océanos Índico y Pacífico Sur, desde Madagascar hasta las islas Galápagos, y en aguas del Pacífico frente a México en las islas Revillagigedo, el atolón Clipperton y el extremo sur de la península de Baja California (Robertson y Allen 2015).

A pesar de que en los estudios previos (sin BRUV) en el POT no se observó a *Gymnothorax castaneus* (Morena verde) ni fue reportada como escaza (Aburto-Oropeza y Balart 2001, Campos-Dávila et al. 2005, Erisman et al. 2011), *G. castaneus* se presentó comúnmente en los monitoreos con BRUV. De hecho, el mesodepredador nocturno fue la séptima especie más frecuente de las 99 especies observadas. Aunque se observó un bajo número de individuos, con una  $N_{\max}$  media de 0.53 y una abundancia relativa de 0.05 en su grupo, los individuos de *G. castaneus* con frecuencia interactuaron con la cámara y la carnada de manera agresiva (Fig. 8). Con la ventaja de la carnada, los monitoreos con BRUV tienden a atraer significativamente más especies olfativas que los monitoreos con buzos y, en particular, este resultado respalda la evidencia de que los BRUV atraen a las morenas y estas salen de sus escondites diurnos (Bardach et al. 1959, Bassett y Montgomery 2011). Además de establecer líneas base más precisas de peces crípticos, estimar la abundancia de morenas con mayor precisión a través del análisis con BRUV puede detallar mejor los efectos de la eliminación de depredadores apicales en las aguas del Pacífico frente a México, ya que se especula que a medida que las poblaciones de tiburones costeros disminuyen en todo el mundo (MacNeil et al. 2020), las anguilas pueden convertirse en depredadores cada vez más abundantes e importantes (Pinheiro et al. 2017).





**Figure 8.** *Gymnothorax castaneus*, a cryptic mesopredator, is not so cryptic on the BRUV surveys.

**Figura 8.** *Gymnothorax castaneus*, un mesodepredador críptico, no es tan críptico en los monitoreos con BRUV.

### The richness (or lack thereof) of sharks

Previous studies indicate that Islas Mariás is within the natural ranges of 21 species of shark present elsewhere in the TEP (Robertson and Allen 2015). Yet, many large shark species known to be present in the region were not observed either in our BRUV surveys or in parallel shark tagging efforts during the expeditions, despite the previous success of BRUV surveys in evaluating shark populations worldwide (Cappo et al. 2004a, Bradley et al. 2017, MacNeil et al. 2020). While tagging efforts resulted in observations of one dusky shark (*Carcharhinus obscurus*) and 5 tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*), the BRUV surveys only observed 2 species of shark, *Ginglymostoma cirratum* (nurse shark) and *T. obesus* (whitetip reef shark), both which are reef-associated. The latter is not surprising considering that BRUV surveys were designed to target benthic fish communities. However, 22 BRUV drops viewed the water column at Isla María Cleofas, a historical shark fishing ground (McGoodwin 1976), and these, too, failed to detect any large pelagic sharks. Erisman et al.'s 2010 expedition also observed far fewer pelagic sharks than expected, only 2 scalloped hammerheads (*Sphyrna lewini*) and 1 bull shark (*Carcharhinus leucas*) in addition to the reef-associated *G. cirratum* and *T. obesus* (Erisman et al. 2011). The low abundance of sharks, when considered jointly with the evidence of ongoing shark-fishing in the area (Pérez-Jiménez et al. 2005, CONANP-SEMARNAT 2010), seems to indicate

### La riqueza (o falta de ella) de los tiburones

Estudios previos indican que islas Mariás se encuentra dentro de las distribuciones naturales de 21 especies de tiburones presentes en otras partes del POT (Robertson y Allen 2015). Sin embargo, muchas especies de tiburones grandes que se sabe están presentes en la región no se observaron ni en nuestros monitoreos con BRUV ni en los esfuerzos paralelos de marcaje de tiburones durante las expediciones, a pesar del éxito anterior de los monitoreos con BRUV en la evaluación de las poblaciones de tiburones en todo el mundo (Cappo et al. 2004a, Bradley et al. 2017, MacNeil et al. 2020). Aunque los esfuerzos de marcaje dieron como resultado la observación de un tiburón arenero (*Carcharhinus obscurus*) y 5 tiburones tigre (*Galeocerdo cuvier*), en los monitoreos con BRUV solo se observaron 2 especies de tiburones, *Ginglymostoma cirratum* (tiburón nodriza) y *T. obesus* (tintorera punta aleta blanca), ambos asociados a los arrecifes. La presencia de este último no es sorprendente considerando que los monitoreos con BRUV se diseñaron para dirigirse a las comunidades de peces bentónicos. Sin embargo, 22 inmersiones de BRUV capturaron la columna de agua en isla María Cleofas, un sitio de pesca de tiburones histórico (McGoodwin 1976), y en estas tampoco se detectaron tiburones pelágicos grandes. En la expedición de Erisman et al. (2010) también se observó una cantidad de tiburones pelágicos mucho menor de lo esperado, solo 2 tiburones martillo común (*Sphyrna lewini*) y 1 tiburón toro (*Carcharhinus leucas*), además de los



local overfishing of these slow-growing predators. This growing body of evidence raises concerns about the conservation merits of the Biosphere Reserve, and it is apparent that future monitoring efforts will need to employ various techniques to detect changes in apex predator populations.

### Conservation recommendations

Recently, Islas Mariás was declared a natural preserve and conservation area, including planning for the relocation of the Federal Penitentiary to the mainland (Rodríguez-Mega 2019). The opportunity now exists for Islas Mariás to become a priority area for marine conservation efforts in Pacific waters off Mexico. Our study highlights the presence of a diverse fish community, but we also note signs of overfishing despite the multiple reserve designations (Mexico Biosphere Reserve and UNESCO World Heritage Site) and the reputation as a *de facto* reserve of the “prison islands.” The lack of sharks in our BRUV surveys and our tagging efforts was particularly concerning in that many well-protected offshore islands and reefs in Mexico, such as Revillagigedo (Becerril-García et al. 2020, Ketchum et al. 2020) and Cabo Pulmo (Ketchum et al. 2020), show much higher shark abundance. Further research is necessary to better understand the causes of such observations. In particular, it is necessary to assess the effect of global change and local-scaled anthropogenic threats including but not limited to legal and illegal fishing, sportfishing, and other tourism activities. Additionally, future studies should assess the seasonal and long-term annual variability of fishes at Islas Mariás, in relation to seasonal upwelling events, interannual El Niño/Southern Oscillation events, and other oceanographic factors, which may impact fish community assemblages and functional composition (Lopez-Sandoval et al. 2009, Morales-de-Anda et al. 2020).

Due to its distance from the coast, and the absence of large human population centers, this archipelago has the potential to become an emblematic site for marine conservation in Mexico. However, its current and future marine conservation status seems uncertain. Our study will aid in the development of appropriate management strategies tailored to the spatial characteristics of the area and will also help in promoting conservation efforts in this archipelago.

### ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by the Kirby Jones Family Foundation. The Nature Conservancy contributed to the coordination of partners involved in this project. The authors would like to thank the authorities from Islas Mariás (Secretaría de Gobernación, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP]) and the Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (Mexico) and CONANP for the permits granted to carry out scientific work at the islands. We also

tiburones asociados a los arrecifes *G. cirratum* y *T. obsesus* (Erisman et al. 2011). La baja abundancia de tiburones, cuando se considera junto con la evidencia de la pesca de tiburones que continua en el área (Pérez-Jiménez et al. 2005, CONANP-SEMARNAT 2010), parece indicar una sobrepesca local de estos depredadores de crecimiento lento. Este creciente volumen de evidencia genera preocupaciones sobre los méritos de conservación de la Reserva de la Biosfera, y es evidente que los esfuerzos de monitoreo futuros deberán emplear varias técnicas para detectar cambios en las poblaciones de depredadores apicales.

### Recomendaciones para la conservación

Recientemente, islas Mariás fue declarada una reserva natural y un área para la conservación, lo cual incluye la planificación para la reubicación del Penitenciario Federal al continente (Rodríguez-Mega 2019). Ahora existe la oportunidad para que islas Mariás se convierta en un área prioritaria para los esfuerzos de conservación marina en las aguas del Pacífico frente a México. Nuestro estudio destaca la presencia de una comunidad de peces diversa, pero también destacamos signos de sobrepesca a pesar de las múltiples designaciones de reserva (Reserva de la Biosfera de México y Patrimonio de la Humanidad de la UNESCO) y la reputación como una reserva *de facto* de las “islas prisión”. La ausencia de tiburones en nuestros monitoreos con BRUV y nuestros esfuerzos de marcaje fue particularmente preocupante porque muchas islas y arrecifes mar adentro bien protegidos en México, como Revillagigedo (Becerril-García et al. 2020, Ketchum et al. 2020) y Cabo Pulmo (Ketchum et al. 2020), presentan una abundancia de tiburones mucho mayor. Se necesitan más investigaciones para entender mejor las causas de estos hallazgos. En particular, es necesario evaluar el efecto del cambio global y las amenazas antropogénicas a escala local que incluyen, pero no se limitan a, la pesca legal e ilegal, la pesca deportiva y otras actividades turísticas. Además, los estudios futuros deben evaluar la variabilidad estacional y anual de largo plazo de los peces en las islas Mariás, en relación con los eventos de surgencia estacional, los eventos interanuales de El Niño/Oscilación del Sur y otros factores oceanográficos, los cuales pueden afectar la agrupación de las comunidades de peces y la composición funcional (Lopez-Sandoval et al. 2009, Morales-de-Anda et al. 2020).

Por su distancia de la costa y la ausencia de grandes núcleos de población humana, este archipiélago tiene el potencial de convertirse en un sitio emblemático para la conservación marina en México. Sin embargo, su estado de conservación marina actual y futuro parece incierto. Nuestro estudio ayudará a desarrollar estrategias de manejo apropiadas adaptadas a las características espaciales del área y también a promover los esfuerzos de conservación en este archipiélago.

thank Grupo Cleofas, La Punta Outdoors, and Protección y Restauración de Islas y Zonas Naturales for logistical support and use of field facilities during the expedition. Thank you to Amílcar Cupul-Magaña for the local names of fishes, as well as Ben Victor and D Ross Robertson for help with fish identifications. Thank you to Octavio Aburto and Ismael Mascarenas for their help with data collection. Lastly thanks to the crew of the María Cleofas and all the members of the field team, including photographer Sam Shimizu-Jones. This manuscript benefitted from the reviews of 3 anonymous reviewers.

## REFERENCES

- Aburto-Oropeza O, Balart EF. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Mar Ecol.* 22(4):283–305.  
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01747.x>
- Allen GR, Robertson DR. 1994. *Fishes of the tropical eastern Pacific*. Honolulu (HI): University of Hawaii Press. 332 p.
- Bardach JE, Winn HE, Menzel DW. 1959. The role of the senses in the feeding of the nocturnal reef predators *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. *Copeia*. 1959(2):133–139.  
<https://doi.org/10.2307/1440065>
- Bassett DK, Montgomery JC. 2011. Investigating nocturnal fish populations *in situ* using baited underwater video: With special reference to their olfactory capabilities. *J Exp Mar Biol Ecol.* 409(1–2):194–199.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.08.019>
- Becerril-García EE, Hoyos-Padilla EM, Henning B, Salinas-De León P. 2020. Sharks, rays, and chimaeras of the Revillagigedo National Park: An update of new and confirmed records. *J Fish Biol.* 97(4): 1228–1232.  
<https://doi.org/10.1111/jfb.14457>
- Bessudo S, Soler GA, Klimley PA, Ketchum J, Arauz R, Hearn A, Guzmán A, Calmettes B. 2011. Vertical and horizontal movements of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) around malpelo and Cocos Islands (Tropical Eastern Pacific) using satellite telemetry = Movimientos verticales y horizontales del tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) alrededor de las islas Malpelo y Cocos (Pacífico Oriental Tropical) usando telemetría satelital. *Bol Invest Mar Cost.* 40(Supl. Esp.):91–106.  
<https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2011.40.0.133>
- Bradley D, Papastamatiou YP, Caselle JE. 2017. No persistent behavioural effects of scuba diving on reef sharks. *Mar Ecol Prog Ser.* 567:173–184.  
<https://doi.org/10.3354/meps12053>
- Briggs JC. 1974. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill.
- Campos-Dávila L, Cruz-Escalona VH, Galván-Magaña F, Abitia-Cárdenas A, Gutiérrez-Sánchez FJ, Balart EF. 2005. Fish assemblages in a Gulf of California marine reserve. *B Mar Sci.* 77(3):347–362.
- Cappo M, Meekan MG, Perry MB, McCauley RD, Harvey ES. 2004a. Traditional fishing puts the bite on sharks. *Australasian Science.* 25:29–32.
- Cappo M, Speare P, De'ath G. 2004b. Comparison of baited remote underwater video stations (BRUVS) and prawn (shrimp) trawls for assessments of fish biodiversity in inter-reefal areas of the Great Barrier Reef Marine Park. *J Exp Mar Biol Ecol.* 302(2):123–152.  
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.006>

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por la Kirby Jones Family Foundation. The Nature Conservancy contribuyó a la coordinación de los socios involucrados en este proyecto. Los autores desean agradecer a las autoridades de islas Marías (Secretaría de Gobernación, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP]) y a la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (México) y CONANP por los permisos concedidos para realizar trabajos científicos en las islas. También agradecemos a Grupo Cleofas, La Punta Outdoors, y Protección y Restauración de Islas y Zonas Naturales por el apoyo logístico y el uso de las instalaciones de campo durante la expedición. Gracias a Amílcar Cupul-Magaña por los nombres locales de los peces, así como a Ben Victor y D Ross Robertson por su ayuda con la identificación de los peces. Gracias a Octavio Aburto e Ismael Mascarenas por su ayuda con la recopilación de los datos. Por último, gracias a la tripulación del María Cleofas y a todos los miembros del equipo de campo, incluido el fotógrafo Sam Shimizu-Jones. Este manuscrito se benefició de las revisiones de 3 revisores anónimos.

Traducido al español por Claudia Michel-Villalobos.

- Charles AA, Denice NR. 2002. Diversity in coral reef fish communities: the effects of habitat patchiness revisited. *Mar Ecol Prog Ser.* 227:87–96.  
<https://doi.org/10.3354/meps227087>
- Claudino-Sales V. 2019. Malpelo fauna and flora sanctuary, Colombia. In: Claudino-Sales V (ed.), *Coastal World Heritage Sites*. Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 315–320.
- Colton MA, Swearer SE. 2010. A comparison of two survey methods: differences between underwater visual census and baited remote underwater video. *Mar Ecol Prog Ser.* 400:19–36.  
<https://doi.org/10.3354/meps08377>
- [CONANP-SEMARNAT] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Mexico). 2010. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Islas Marías, México [Conservation and Management Program for the Marías Islands Biosphere Reserve, Mexico]. Mexico City: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- [CONANP-SEMARNAT] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Mexico). 2011. Acuerdo por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Islas Marías [Agreement by which the summary of the Management Program of the Islas Marías Biosphere Reserve is disclosed]. Mexico City: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales 50 pp. Section 2.
- Crane NL, Tariel J, Caselle JE, Friedlander AM, Robertson DR, Bernardi G. 2018. Clipperton Atoll as a model to study small marine populations: Endemism and the genomic consequences of small population size. *PLOS ONE.* 13(6):e0198901.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198901>

- Dominici-Arosemena A, Wolff M. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panama): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol Mar Res.* 60:287–305.  
<https://doi.org/10.1007/s10152-006-0045-4>
- Edgar GJ, Banks S, Fariña JM, Calvopiña M, Martínez C. 2004. Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *J Biogeogr.* 31:1107–1124.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01055.x>
- Erismán BE, Galland GR, Mascarenas I, Moxley J, Walker HJ, Aburto-Oropeza O, Hastings PA, Ezcurra E. 2011. List of coastal fishes of Islas Mariás archipelago, Mexico, with comments on taxonomic composition, biogeography, and abundance. *Zootaxa.* 2985(1):26–40.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2985.1.2>
- Friedlander AM, Giddens J, Ballesteros E, Blum S, Brown EK, Caselle JE, Henning B, Jost C, Salinas-de-León P, Sala E. 2019. Marine biodiversity from zero to a thousand meters at Clipperton Atoll (Île de La Passion), Tropical Eastern Pacific. *PeerJ.* 7:e7279  
<https://doi.org/10.7717/peerj.7279>
- Friedlander AM, Zgliczynski BJ, Ballesteros E, Aburto-Oropeza O, Bolaños A, Sala E. 2012. The shallow-water fish assemblage of Isla del Coco National Park, Costa Rica: structure and patterns in an isolated, predator-dominated ecosystem. *Rev Biol Trop.* 60(Suppl. 3):321–338.
- Glynn PW, Colgan MW. 1992. Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Niño and coral reef development in the Eastern Pacific. *Am Zool.* 32(6):707–718.  
<https://doi.org/10.1093/icb/32.6.707>
- Grigg RW, Hey R. 1992. Paleooceanography of the Tropical Eastern Pacific Ocean. *Science.* 255(5041):172–178.  
<https://doi.org/10.1126/science.255.5041.172>
- Grove JS, Lavenberg RJ. 1997. The fishes of the Galápagos Islands. Redwood City (CA, USA): Stanford University Press. p. 863 p.
- Harvey ES, Shortis MR. 1996. A system for stereo-video measurement of subtidal organisms. *Mar Technol Soc J.* 29:10–22.
- Hastings PA. 2000. Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zool J Linn Soc.* 128(3):319–335.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb00166.x>
- Hastings PA, Robertson DR. 2001. Systematics of tropical eastern Pacific fishes. *Rev Biol Trop.* 49(Suppl 1):209.
- Jiménez Prado P, Béarez P. 2004. Marine fishes of continental Ecuador. SIMBIOE/NAZCA/IFEA.
- Jones PJS. 2013. A governance analysis of the Galápagos Marine Reserve. *Mar Policy.* 41:65–71.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2012.12.019>
- Ketchum JT, Hoyos-Padilla M, Aldana-Moreno A, Ayres K, Galván-Magaña F, Hearn A, Lara-Lizardi F, Muntaner-Lopez G, Grau M, Trejo-Ramírez A, et al. 2020. Shark movement patterns in the Mexican Pacific: A conservation and management perspective. In: Larson S, Lowry D (eds.), *Conservation of Mexican Sharks, Advances in Marine Biology.* London (UK): Academic Press.
- Ketchum JT, Reyes Bonilla H. 1997. Biogeography of hermatypic corals of the Archipiélago Revillagigedo, Mexico. In: Lessios HA, Macintyre IG (eds.), *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium; 1996 Jun 24–29, Panama City, Panama:* Smithsonian Tropical Research Institute. p. 471–476.
- Ketchum JT, Reyes Bonilla H. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, México. *Rev Biol Trop.* 49:803–848.
- Knudsen SW, Clements KD. 2013. Revision of the fish family Kyphosidae (Teleostei: Perciformes). *Zootaxa.* 3751(1):1–101.  
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3751.1.1>
- López-Pérez RA, Calderon-Aguilera LE, Zepeta-Vilchis RC, López Pérez Maldonado I, López Ortiz AM. 2012. Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *J Appl Ichthyol.* 29(2):437–448.  
<https://doi.org/10.1111/jai.12029>
- Lopez-Sandoval D, Rubén J, Lara-Lara R, Álvarez-Borrego S. 2009. Phytoplankton production by remote sensing in the region off Cabo Corrientes, Mexico = Producción fitoplanctónica por sensores remotos en la región frente a Cabo Corrientes, México. *Hidrobiológica.* 19(3):185–192.
- MacNeil MA, Chapman DD, Heupel M, Simpfendorfer CA, Heithaus M, Meekan M, Harvey E, Goetze J, Kiszka J, Bond ME et al. 2020. Global status and conservation potential of reef sharks. *Nature.* 583:801–806.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2519-y>
- Mangi SC, Roberts CM. 2006. Quantifying the environmental impacts of artisanal fishing gear on Kenya's coral reef ecosystems. *Mar Pollut Bull.* 52(12):1646–1660.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.06.006>
- McGoodwin JR. 1976. Society, economy, and shark-fishing crews in rural Northwest Mexico. *Ethnology.* 15(4):377–391.  
<https://doi.org/10.2307/3773306>
- McLain DK, Pratt AE. 1999. Nestedness of coral reef fishes across a set of fringing reefs. *Oikos.* 85(1):53–67.  
<https://doi.org/10.2307/3546791>
- Morales-de-Anda D, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza FA, Aguilar-Betancourt C, González-Sansón G, Rodríguez-Troncoso AP. 2020. Reef fish functional composition and metrics reveal spatial differences in three protected islands in the Eastern Pacific. *Mar Ecol Progr Ser.* 635:139–150.  
<https://doi.org/10.3354/meps13186>
- Nasar J, Ketchum J, Peñaherrera C, Arauz R, Bessudo S, Espinoza E, Soler G, Shillinger G, Green J, Hoyos M, et al. 2016. Tracking iconic migratory species among UNESCO World Heritage sites in the Eastern Tropical Pacific. In: Casier R, Douvère F (eds.), *The Future of the World Heritage Convention for Marine Conservation.* Paris (France): United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. p. 57–65.
- Palacios MM, Zapata FA. 2014. Fish community structure on coral habitats with contrasting architecture in the Tropical Eastern Pacific. *Rev Biol Trop.* 62(Suppl. 1):343–357.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16360>
- Pérez-Jiménez JC, Sosa-Nishizaki O, Furlong-Estrada E, Corro-Espinosa D, Venegas-Herrera A, Barragán-Cuencas OV. 2005. Artisanal shark fishery at "Tres Marias" Islands and Isabel Island in the Central Mexican Pacific. *J Northw Atl Fish Sci.* 35:333–343.  
<https://doi.org/10.2960/J.v35.m489>
- Pinheiro E, Layman CA, Castello JP, Leite TS. 2017. Trophic role of demersal mesopredators on rocky reefs in an equatorial Atlantic Ocean island. *J Appl Ichthyol* 33(1):47–53.  
<https://doi.org/10.1111/jai.13204>
- Preston FW. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology.* 29(3):254–283.  
<https://doi.org/10.2307/1930989>
- Quimbayo JP, Mendes TC, Kulbicki M, Floeter SR, Zapata FA. 2017. Unusual reef fish biomass and functional richness at Malpelo, a remote island in the Tropical Eastern Pacific. *Environ Biol Fish.* 100:149–162.  
<https://doi.org/10.1007/s10641-016-0557-y>

- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; accessed 2018 Dec. <https://www.R-project.org>.
- Roberts CM Ormond RFG. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar Ecol Prog Ser.* 41(1):1–8. <https://doi.org/10.3354/meps041001>
- Robertson DR, Allen GR. 2015. Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system. Balboa (Panamá): Smithsonian Tropical Research Institute; accessed 2018 Dec 04. <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/en/pages>.
- Robertson DR, Cramer KL. 2009). Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Mar Ecol Prog Ser.* 380:1–17. <https://doi.org/10.3354/meps07925>
- Rodríguez-Mega E. 2019. Mexican ecologists push to transform prison island into nature reserve. *Nature.* 568(7752):287–288. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-01030-y>
- Sale PF. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr. Mar Biol Annu Rev.* 18:367–421.
- Times TY. 2019 Mar 18. Mexico ships inmates out of “Las Islas Marías” last island penal colony in the Americas. *The Yucatan Times*; accessed 2019 Dec 04; <https://www.theyucatanimes.com/2019/03/mexico-ships-inmates-out-of-las-islas-marias-last-island-penal-colony-in-the-americas/>.
- Topp RW. 1970. Behavior and color change of the rudderfish, *Kyphosus elegans*, in the Gulf of Panama. *Copeia.* 1970(4):763–765. <https://doi.org/10.2307/1442322>
- [UNESCO] United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. 2012. Islas María. Ecological sciences for sustainable development. [Place unknown]: UNESCO; accessed 2019 Jul 31. <http://www.unesco.org/new/en/natural-sciences/environment/ecological-sciences/biosphere-reserves/latin-america-and-the-caribbean/mexico/islas-María/> 2019).
- Willis TJ, Babcock RC. 2000. A baited underwater video system for the determination of relative density of carnivorous reef fish. *Mar Freshwater Res.* 51(8):755–763. <https://doi.org/10.1071/mf00010>

*Received February 2020,  
accepted September 2020.*



## APPENDIX

### A note on *Kyphosus elegans* and *Kyphosus vaigiensis*

*Kyphosus elegans* (Cortez sea chub) and *Kyphosus vaigiensis* (bronze sea chub) are related species of chub (family Kyphosidae) both present at Islas Mariás and in the TEP that sometimes school together (Grove and Lavenberg 1997, Robertson and Allen 2015). As the species exhibit color change behavior (Topp 1970, Jiménez Prado and Béarez 2004,) and are only distinguishable by slight variances in color in the same phase (Robertson and Allen 2015), *K. elegans* and *K. vaigiensis* are reported on the BRUV surveys as one category: *Kyphosus elegans/vaigiensis*. *Kyphosus ocyurus*, while more closely related to *K. vaigiensis* (Knudsen and Clements 2013), has a distinct shape and color pattern and remained reported in a separate category.

## APÉNDICE

### Una nota sobre *Kyphosus elegans* y *Kyphosus vaigiensis*

*Kyphosus elegans* (chopa de Cortés) y *Kyphosus vaigiensis* (chopa rayada) son especies emparentadas de cacho (familia Kyphosidae) presentes en las islas Mariás y en el POT que a veces se agrupan en cardúmenes (Grove y Lavenberg 1997, Robertson y Allen 2015). Como las especies exhiben un comportamiento de cambio de color (Topp 1970, Jiménez Prado y Béarez 2004) y solo se distinguen por ligeras variaciones de color en la misma fase (Robertson y Allen 2015), *K. elegans* y *K. vaigiensis* se reportan en los monitoreos con BRUV como una categoría: *Kyphosus elegans/vaigiensis*. *Kyphosus ocyurus*, aunque está más estrechamente relacionado con *K. vaigiensis* (Knudsen y Clements 2013), tiene una forma y un patrón de color distintos y se reportó en una categoría separada.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

**Table S1.** Summary of the permutational multivariate analysis of variance results on depth (continuous) and habitat type (reef, patchy, cobble, sand, water column) of the Bray–Curtis dissimilarity matrix (fourth root transformed).

**Tabla S1.** Resumen de los resultados del análisis de varianza multivariado basado en permutaciones de la profundidad (continua) y el tipo de hábitat (arrecife, parches, guijarro, arena, columna de agua) de la matriz de disimilitud de Bray–Curtis (transformada a raíz cuarta).

Environmental factors	d.f.	Sum sq.	Pseudo- <i>F</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>
Habitat	4	9.550	10.40	0.29	0.001
Depth	1	0.962	4.18	0.029	0.001

d.f., degrees of freedom; Sum sq., sum of squares; Pseudo-*F*, *F* value by permutation; *P*-values based on 999 permutations.

**Table S2.** Pairwise permutational multivariate analysis of variance comparison tests of habitat types. Reported *P*-values use the Bonferroni correction for multiple comparisons.

**Tabla S2.** Pruebas del análisis de varianza multivariado basado en permutaciones por pares de los tipos de hábitat. Los valores *P* reportados utilizan la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples.

Pairwise comparisons		Fish community matrix	Shannon diversity index
Habitat 1	Habitat 2	<i>P</i> -value	<i>P</i> -value
Reef	Patchy	0.01	<0.01
	Cobble	0.01	<0.01
	Sand	0.01	<0.01
	Water column	0.01	<0.01
Patchy	Cobble	0.02	1.00
	Sand	0.01	<0.01
	Water column	0.01	<0.01
Cobble	Sand	0.03	0.03
	Water column	0.11	<0.01
Sand	Water column	1.00	0.07