

Ichthyofauna in Maguey Bay, Oaxaca, Mexico, and its relationship with habitat structure

Ictiofauna de la bahía Maguey, Oaxaca, México, y su relación con la estructura del hábitat

Luis Gibran Juárez-Hernández^{1*}, Margarito Tapia-García^{2†}, José Martín Ramírez-Gutiérrez³

¹ Centro Universitario CIFE, Calle Tabachín, no. 514, Bellavista, 62140 Cuernavaca, Morelos, Mexico.

² Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco, no. 186, Leyes de Reforma, Iztapalapa, 09340 Mexico City, Mexico.

³ Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70-305, 04510 Mexico City, Mexico.

* Corresponding author: E-mail: gibbjuarez@gmail.com

ABSTRACT. The growing degradation of coral ecosystems calls on the need for biotic inventories and biodiversity quantifications in order to develop and implement conservation and management strategies. Therefore, the present study describes the composition, structure, and spatio-temporal variation of the fish community in Maguey Bay. Visual censuses were performed to sample 47 transects between January 2005 and May 2006. A total of 60 species, 47 genera, and 29 families were identified. While no temporal differences in fish composition or structure were found (analysis of similarity = 0.034, $P = 0.163$), abundance was greater during the dry season and the number of species and diversity were larger during the rainy season. Spatially, differences were found in fish composition and structure (analysis of similarity = 0.310, $P = 0.001$) and in abundance, number of species, and diversity. Abundance, species richness, and diversity were associated with habitat characteristics (diversity of substrate, coral coverage, depth, wave exposure). This study adds to existing information on fish fauna in Maguey Bay, and since data were taken before any disturbances occurred in this region, it should be helpful for analyzing the magnitude and direction of changes in the fish community.

Key words: ichthyofauna, diversity, Maguey Bay, Huatulco, structure.

RESUMEN. La degradación progresiva de los ecosistemas coralinos hace necesaria la elaboración de inventarios bióticos y la cuantificación de la biodiversidad para el desarrollo y la aplicación de estrategias de conservación y manejo. Acorde a lo anterior, el presente estudio describe la composición, la estructura y la variación espaciotemporal de la comunidad íctica de la bahía Maguey. Se realizaron 47 transectos mediante la técnica de censos visuales entre enero de 2005 y mayo de 2006. Se identificaron 60 especies, 47 géneros y 29 familias. Temporalmente, la composición y estructura íctica no presentó diferenciación (análisis de similitud = 0.034, $P = 0.163$); sin embargo, la mayor abundancia se presentó en la época de secas, y el mayor número de especies y la mayor diversidad se presentaron en la época de lluvias. Espacialmente, hubo diferencias en la composición y estructura íctica (análisis de similitud = 0.310, $P = 0.001$), así como en la abundancia, el número de especies y la diversidad. La abundancia, la riqueza de especies y la diversidad estuvieron relacionadas con los atributos del hábitat (diversidad del sustrato, cobertura coralina, profundidad y exposición al oleaje). Esta contribución incrementa la información existente de la ictiofauna de esta bahía y, al ser precedente a los disturbios acontecidos en esta localidad, se espera que sea funcional para análisis que revelen la magnitud y la dirección de los cambios en la comunidad íctica.

Palabras clave: ictiofauna, diversidad, bahía Maguey, Huatulco, estructura.

INTRODUCTION

Coral reefs are the most diverse marine ecosystems (Plaisance et al. 2011, Fisher et al. 2015), and they are considered to be the most vulnerable (Bridge et al. 2013, Hughes et al. 2018a). Coral reefs have decreased over 50% over the past 40 years (Jackson et al. 2014, Hughes et al. 2018b), and an estimated one-third of the reef-building coral species are in danger of extinction (Carpenter et al. 2008, Plaisance et al. 2011). The ongoing and growing degradation of these ecosystems has been reflected by the loss of biodiversity (Ostrander et al. 2000, Tratalos and Austin 2001, Munday 2004), and it has greatly affected the fish fauna that inhabit

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son los ecosistemas marinos de mayor diversidad (Plaisance et al. 2011, Fisher et al. 2015) y son considerados los más vulnerables (Bridge et al. 2013, Hughes et al. 2018a). Se precisa que los arrecifes coralinos han disminuido en más del 50% en los últimos 40 años (Jackson et al. 2014, Hughes et al. 2018b), y se estima que más de una tercera parte de las especies de coral que construyen arrecifes están en peligro de extinción (Carpenter et al. 2008, Plaisance et al. 2011). La degradación creciente y constante de estos ecosistemas se ha manifestado en la pérdida de la biodiversidad (Ostrander et al. 2000, Tratalos y

and depend on these systems (Mumby et al. 2004, Graham et al. 2015, Samoilyls et al. 2018). Hixon (2009) indicated that roughly 31% of fish species are in danger of extinction and 24% fall in one of the threatened categories.

Given the critical situation of coral reefs, which involves serious environmental crisis and biodiversity loss (Martínez-Meyer et al. 2014), developing biotic inventories and quantifying biodiversity become essential in developing and implementing pertinent and successful conservation and utilization strategies (Perrings et al. 2011, López-Pérez et al. 2012, Lubchenco and Grorud-Colvert 2015). This is particularly important in areas that are subject to ongoing impacts and where little is known about local biodiversity.

Huatulco Bays, in the state of Oaxaca, is considered one of the most important coral reef regions on the Pacific coast of Mexico, since it is home to a large diversity of echinoderm, coral, and fish species (López-Pérez et al. 2014; Juárez-Hernández and Tapia-García 2017, 2018a). However, as López-Pérez et al. (2019) reported, information about its biodiversity is still scarce and fragmented. It is important to note that the coral communities in this region have undergone a variety of alterations due to both natural (Glynn and Leyte-Morales 1997; Lirman et al. 2001; López-Pérez et al. 2002, 2016) and anthropogenic factors (López-Pérez et al. 2002, Granja-Fernández and López-Pérez 2008, Juárez-Hernández and Tapia-García 2018b). In particular, coastal development in the region has been reported to have rapidly increased over the past 20 years (Robles-Zavala and Chang-Reynoso 2018), and this has undoubtedly had an adverse impact on the coral communities and their biodiversity.

The ichthyofauna in Huatulco Bays has been estimated to be composed of 150 to 186 species (López-Pérez et al. 2014, 2019; Juárez-Hernández and Tapia-García 2018a). In this bay complex, Maguey Bay is notable for high richness in coral and fish (López-Pérez et al. 2010, 2014; Juárez-Hernández and Tapia-García 2017). While Maguey Bay has been one of the most widely studied areas (2004–2012) (López-Pérez et al. 2012, 2014; Juárez-Hernández et al. 2013; Juárez-Hernández and Tapia-García 2017), information about the ichthyofauna in it is incomplete, since there is no information for the year 2005. Additionally, it is important to mention that this bay experienced siltation disturbance in 2009 because of the entrance of sediments associated with coastal development projects, and this contributed to high mortality in corals and decreased abundance, number of species and diversity in fish communities (Juárez-Hernández and Tapia-García 2018b).

The present study was designed to provide information about the composition and structure of the fish community in Maguey Bay and its spatiotemporal variation across an annual cycle (2005–2006). This information expands upon existing ichthyofauna records for this area, and since data were taken before any disturbances occurred, it should be

Austin 2001, Munday 2004), y tiene un amplio efecto sobre los peces que habitan y dependen de estos sistemas (Mumby et al. 2004, Graham et al. 2015, Samoilyls et al. 2018). Hixon (2009) indicó que alrededor del 31% de las especies de peces se encuentra en peligro de extinción y el 24% se encuentran ubicadas dentro de alguna categoría de amenaza.

Ante esta situación crítica de los arrecifes coralinos, que implica una grave crisis ambiental y pérdida de biodiversidad (Martínez-Meyer et al. 2014), el desarrollo de inventarios bióticos y la cuantificación de la biodiversidad son fundamentales para desarrollar y aplicar estrategias de conservación y aprovechamiento pertinentes y exitosas (Perrings et al. 2011, López-Pérez et al. 2012, Lubchenco y Grorud-Colvert 2015). Esto es particularmente importante en áreas que están sujetas a impactos continuos y donde se sabe poco sobre su biodiversidad.

La zona de bahías de Huatulco, en el estado de Oaxaca, es considerada una de las regiones de arrecifes coralinos de mayor relevancia en la costa mexicana del Pacífico, ya que alberga una gran diversidad de especies de equinodermos, corales y peces (López-Pérez et al. 2014; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017, 2018a). Sin embargo, como lo precisa López-Pérez et al. (2019), la información acerca de la biodiversidad asociada es aún escasa y está fragmentada. Es importante destacar que las comunidades coralinas de esta región han sufrido diversas alteraciones por factores naturales (Glynn y Leyte-Morales 1997; Lirman et al. 2001; López-Pérez et al. 2002, 2016) y antropogénicos (López-Pérez et al. 2002, Granja-Fernández y López-Pérez 2008, Juárez-Hernández y Tapia-García 2018b). En particular, se ha reportado que el desarrollo costero en la región ha aumentado rápidamente durante los últimos 20 años (Robles-Zavala y Chang-Reynoso 2018), lo que indudablemente ha tenido impactos adversos en las comunidades coralinas y en la biodiversidad asociada.

Se estima que la ictiofauna de las bahías de Huatulco está compuesta de 150 a 186 especies (López-Pérez et al. 2014, 2019; Juárez-Hernández y Tapia-García 2018a). De este conjunto de bahías, destaca bahía Maguey por su riqueza coralina e íctica (López-Pérez et al. 2010, 2014; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017). Si bien bahía Maguey ha sido de las más estudiadas (2004–2012) (López-Pérez et al. 2012, 2014; Juárez-Hernández et al. 2013; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017), la información respecto a su ictiofauna está incompleta, ya que para el año 2005 no se cuenta con información. Adicionalmente, es importante mencionar que esta bahía experimentó perturbación en 2009 debido al ingreso de sedimentos asociados a obras de desarrollo costero, y esto propició mortalidad en la comunidad coralina y provocó decrementos en la abundancia, el número de especies y la diversidad en la comunidad íctica (Juárez-Hernández y Tapia-García 2018b).

El objetivo del presente estudio fue brindar información referente a la composición y estructura de la comunidad íctica de la bahía Maguey, y su variación espaciotemporal en

helpful for analyzing the magnitude and direction of changes in the fish community.

MATERIALS AND METHODS

The Huatulco Bays region is located in the central portion of the coast of Oaxaca, Mexico (Fig. 1). Given the great coral diversity (11 hermatypic coral species) and the widespread coral coverage (approximately 45.9 ha) of coral communities in this area, these bays have been considered an important part of the Pacific coast of Mexico (López-Pérez and Hernández-Ballesteros 2004; Tapia-García et al. 2007a; López-Pérez et al. 2014, 2019). This region has 2 seasons: the dry season (November–April) and the rainy season (May–October) (López-Pérez et al. 2019). Wind surge occurs between October and April in the central portion of the Gulf of Tehuantepec (Trasviña et al. 2003), resulting in sea surface temperatures ranging from 18 to 25 °C, and the Costa Rica Coastal Current is dominant between May and October, resulting in sea surface temperatures exceeding 24 °C (Fiedler and Talley 2006, Tapia-García et al. 2007b). In the Huatulco Bay complex, Maguey Bay is considered one of the richest in coral (8 spp.) and fish (69 spp.) (López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández and Tapia-García 2017). Its main feature is a coral reef area that is smaller than that in the other zones (0.44 ha) and is composed of small patches alternating with rocky and sandy substrates (Juárez-Hernández and Tapia-García 2017).

To characterize the fish communities in Maguey Bay, field work was conducted using prospective sampling to identify sampling points, and the sampling points established by Juárez-Hernández et al. (2013) were considered. Each sampling point was characterized using a 10-m transect that was divided into 4 equal parts, and a diagram of each quadrant was obtained; taking the quadrants all together, the percentage of substrates was estimated for each transect. From this, transects were identified as follows: rocky habitat (T1), rocky-coral habitat (T2), coral-rocky habitat (T3), sandy habitats (T4 and T5), mixed habitat (T6), coral habitat (T7), coral-rocky habitat (T8), and rocky-coral habitat (T9) (Fig. 1). The average distance between transects was 60 m. The visual census technique was used to characterize ichthyofauna in transects measuring 10 m long and 2.5 m wide, with a minimum depth of 1 m (T1, T2, T4, and T5) and a maximum depth of 5 m (T3 and T9). This resulted in a total of 47 transects, which were sampled throughout January (5 transects), May (9 transects), July (9 transects), and September (9 transects) 2005, and February (7 transects) and May (8 transects) 2006. Upon completion of the fish census, each transect was measured for rugosity, diversity of substrate, and degree of wave exposure. Rugosity was estimated using the method proposed by Luckhurst and Luckhurst (1978) and that proposed by Cheney and Côté (2003). To determine rugosity, a 10-m long rope was used, which was carefully placed on the substrate following the

un ciclo anual (2005–2006). Esta información incrementa la información existente referente a la ictiofauna de esta localidad y, al ser precedente a los disturbios acontecidos, se espera que pueda ser funcional para analizar la magnitud y la dirección de los cambios en la comunidad íctica.

MATERIALES Y MÉTODOS

La región de las bahías de Huatulco se localiza en la parte central de la costa de Oaxaca (Fig. 1). Resultado de la alta diversidad (11 especies de corales hermatípicos) y la alta cobertura (aproximadamente 45.9 ha) de las comunidades coralinas en esta zona, estas bahías han sido consideradas un componente relevante de la costa mexicana del Pacífico (López-Pérez y Hernández-Ballesteros 2004; Tapia-García et al. 2007a; López-Pérez et al. 2014, 2019). Esta región presenta 2 épocas climáticas: época de secas (noviembre–abril) y época de lluvias (mayo–octubre) (López-Pérez et al. 2019). De octubre a abril se presenta una surgencia eólica en la parte central del golfo de Tehuantepec (Trasviña et al. 2003), lo que resulta en una variación de la temperatura superficial del agua de mar de 18 a 25 °C, y de mayo a octubre domina la corriente costera de Costa Rica, lo cual resulta en temperaturas del agua de mar superiores a los 24 °C (Fiedler y Talley 2006, Tapia-García et al. 2007b). Del conjunto de bahías de Huatulco, la bahía Maguey ha sido considerada una de las de mayor riqueza coralina (8 spp.) e íctica (69 spp.) (López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández y Tapia-García 2017). Su característica principal es una zona coralina que es de menor tamaño (0.44 ha) que la del resto de las localidades y está constituida por pequeños parches alternados con sustrato rocoso y sustrato arenoso (Juárez-Hernández y Tapia-García 2017).

Para caracterizar la comunidad de peces de la bahía Maguey, el trabajo de campo se realizó mediante muestreos de prospección para identificar los puntos de muestreo, y se consideraron los puntos de muestreo establecidos por Juárez-Hernández et al. (2013). Cada punto de muestreo se caracterizó mediante un transecto de 10 m de largo que se dividió en 4 partes iguales, y se obtuvo un esquema de cada cuadrante; con la conjunción de los cuadrantes, se estimó la proporción de sustratos en cada transecto. De esta forma, los transectos se identificaron de la siguiente manera: ambiente rocoso (T1), ambiente rocoso-coralino (T2), ambiente coralino-rocoso (T3), ambientes arenosos (T4 y T5), ambiente mixto (T6), ambiente coralino (T7), ambiente coralino-rocoso (T8) y ambiente rocoso-coralino (T9) (Fig. 1). La distancia promedio entre los puntos de muestreo fue de 60 m. La técnica de censos visuales fue empleada para caracterizar la ictiofauna en transectos que midieron 10 m de largo y 2.5 m de ancho y cuya profundidad mínima era de 1 m (T1, T2, T4 y T5) y la máxima de 5 m (T3 y T9). En total, se realizaron 47 transectos, los cuales se distribuyeron enero (5 transectos), mayo (9 transectos), julio (9 transectos) y septiembre (9 transectos) de 2005, y febrero (7 transectos) y

contour and was then measured in length with a tape measure. The ratio of total length and the length obtained by the contour determined the rugosity. The diversity of the substrate was evaluated by considering the number of elements in each transect (coral, rock, and sand), and the degree of wave exposure was characterized according to the observed intensity of the waves (none, low, moderate, and high) (Table 1). Depending on habitat characteristics, transects with similar substrate proportions (rocky-coral habitat T2 and T9) (rocky-coral habitat T3 and T8) were treated as independent units, since they individually have distinctive features, such as location, degree of exposure to waves, and depth.

The species were identified according to Allen and Robertson (1998) and Amezcua-Linares (2009). The species taxonomic status was verified with Fricke et al. (2020a), and the taxonomic arrangement was based on Fricke et al. (2020b). The geographic distribution of the species was verified with databases from Fishbase (Froese and Pauly 2019) and the Fish System of the Eastern Pacific (Robertson and Allen 2015). Species accumulation curves were generated using a non-parametric estimator based on abundance (Chao 1), and the maximum value was used to determine the percentage of representativeness of the study (Soberón and Llorente 1993). The curves were constructed with 10,000 randomizations using the EstimateS v.9 program (Colwell 2013). The performance of the Chao 1 estimator was determined by calculating bias and accuracy in accordance with Walther and Moore (2005), where a near-zero value indicated less bias and greater accuracy.

Abundance (N), number of species, diversity of Shannon and Wiener (1963) ($H'n$), and diversity of Fisher et al. (1943)

mayo (8 transectos) de 2006. Al finalizar el censo de peces, en cada transecto se estimó la rugosidad, la diversidad del sustrato y el grado de exposición al oleaje. La rugosidad se estimó mediante el método propuesto por Luckhurst y Luckhurst (1978) y el método propuesto por como Cheney y Côté (2003). Para determinar la rugosidad, se utilizó una cuerda de 10 m de largo, la cual se colocó cuidadosamente sobre el sustrato siguiendo su contorno y luego se midió en longitud con una cinta métrica. La relación de la longitud total entre la longitud obtenida por el contorno proporcionó la rugosidad. La diversidad del sustrato se estimó considerando el número de elementos presentes en cada transecto (coral, roca y arena), y el grado de exposición al oleaje se categorizó acorde a la intensidad del oleaje observado (nulo, bajo, moderado, alto) (Tabla 1). De acuerdo con las características del hábitat, los transectos con proporciones de sustrato similares (hábitat coralino rocoso T2 y T9) (hábitat coralino rocoso T3 y T8) fueron tratados como unidades independientes, ya que individualmente tienen aspectos distintivos como ubicación, grado de exposición al oleaje y profundidad.

Las especies censadas fueron identificadas de acuerdo con los trabajos de Allen y Robertson (1998) y Amezcua-Linares (2009). El estatus taxonómico de las especies se verificó de acuerdo con Fricke et al. (2020a), y para el arreglo taxonómico, se consideró lo propuesto por Fricke et al. (2020b). La distribución geográfica de las especies se verificó en las bases de datos Fishbase (Froese y Pauly 2019) y Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical (Robertson y Allen 2015). Se realizaron curvas de acumulación de especies mediante el estimador no paramétrico basado en la abundancia (Chao 1) y el valor máximo de este

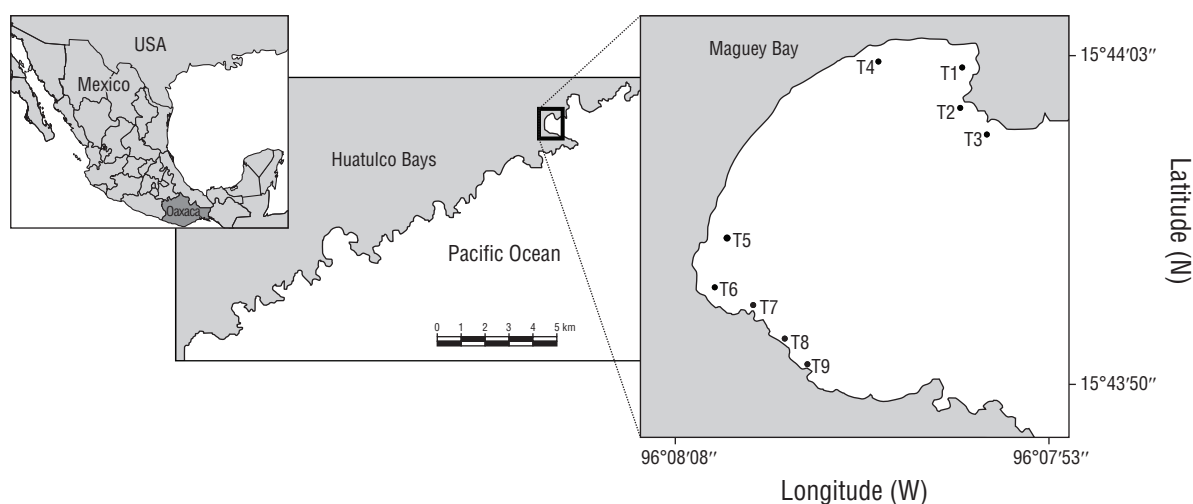


Figure 1. Geographic location of Maguëy Bay and distribution of sampling points (transects). T1 = rocky habitat, T2 = rocky-coral habitat, T3 = coral-rocky habitat, T4 and T5 = sandy habitats, T6 = mixed habitat, T7 = coral habitat, T8 = coral-rocky habitat, T9 = rocky-coral habitat.

Figura 1. Ubicación geográfica de la bahía Maguëy y distribución de puntos de muestreo (transectos). T1 = hábitat rocoso, T2 = hábitat rocoso-coralino, T3 = hábitat coralino-rocoso, T4 y T5 = hábitats arenosos, T6 = hábitat mixto, T7 = hábitat coralino, T8 = hábitat coralino-rocoso, T9 = hábitat rocoso-coralino.

Table 1. Habitat characteristics by transect sampled in Maguey Bay during the 2005–2006 cycle.

Tabla 1. Características del hábitat por transecto muestreado en la bahía Maguey durante el ciclo 2005–2006.

Transect	Diversity of substrate	Rugosity (mean)	Depth (mean)	Coral coverage (%)	Rocky coverage (%)	Sandy coverage (%)	Wave exposure
T1 (rocky habitat)	1	2.4	1.2	0	100	0	1
T2 (rocky-coral habitat)	2	3.0	1.7	30	70	0	2
T3 (coral-rocky habitat)	2	2.1	4.8	55	45	0	3
T4 (sandy habitat)	1	1.1	1.1	0	0	100	1
T5 (sandy habitat)	1	1.6	1.9	0	0	100	3
T6 (mixed habitat)	3	2.4	2.2	2	18	80	2
T7 (coral habitat)	1	1.3	2.5	100	0	0	2
T8 (coral-rocky habitat)	2	2.7	3.6	85	15	0	3
T9 (rocky-coral habitat)	2	3.3	5.3	40	60	0	4

(α) were calculated. Spatial and temporal analyses of these characteristics were performed using one-way analysis of variance (ANOVA) or the Kruskal–Wallis test, with the respective multiple comparison tests (Tukey, Dunn). The application relevance of the variance analysis was determined depending on whether the normality and homoscedasticity assumptions were met. The degree of similarity of the ichthyofauna among transects and months was assessed using the Bray–Curtis index (Clarke and Warwick 1994). The existence of spatial differences (transects) and temporal differences (months) was determined by generating a non-metric multidimensional scale (nMDS) for visual detection. An analysis of similarities (ANOSIM) was used to identify significant differences in the spatiotemporal composition and abundance of fish. When ANOSIM indicated significant differences, a similarity percentage (SIMPER) analysis was conducted to identify the species responsible for the differences. These analyses were performed using a similarity matrix and the Bray–Curtis index, with the PRIMER v.5 packet (Clarke and Gorley 2006).

The Spearman coefficient correlation was used to evaluate how community characteristics and species abundance were related with the characteristics of the habitat (diversity of substrate, rugosity, depth, degree of wave exposure, and percentage of rock, coral, and sand). The degree of correlation between the species abundance matrix and the habitat characteristics matrix was analyzed using the RELATE routine (Clarke 1993) with 999 permutations in the PRIMER v.5 packet (Clarke and Gorley 2006). Finally, a canonical correspondence analysis was performed to analyze the influence of habitat characteristics on species. Before proceeding with this analysis, habitat attributes were standardized using ranges. The significance of the canonical axes and the first axis were evaluated using the Monte Carlo test with 999 permutations. These analyses were performed with the PAST v.4.05 packet (Hammer et al. 2001).

determinó el porcentaje de representatividad del estudio (Soberón y Llorente 1993). Las curvas se construyeron con 10,000 aleatorizaciones mediante el programa EstimateS v.9 (Colwell 2013). El desempeño del estimador Chao 1 se determinó mediante el cálculo del sesgo y exactitud de acuerdo con la propuesta de Walther y Moore (2005), considerando que un valor cercano a cero revela menor sesgo y mayor exactitud.

Se calculó la abundancia (N), el número de especies, la diversidad de Shannon y Wiener (1963) ($H'n$) y la diversidad acorde a Fisher et al. (1943) (α). El análisis de estos atributos a nivel espacial y temporal se efectuó mediante el análisis de varianza (ANDEVA) de una vía o la prueba de Kruskal–Wallis, con sus respectivas pruebas de comparación múltiple (Tukey, Dunn). La pertinencia de aplicación del análisis de varianza fue determinada por el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad. La evaluación del grado de similitud de la ictiofauna respecto a transectos y meses se realizó mediante el índice de Bray–Curtis (Clarke y Warwick 1994). Se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (EMNM) con el objetivo de detectar visualmente la existencia de diferencias espaciales (transectos) y temporales (meses). A la par, se efectuó un análisis de similitud (ANOSIM) para la identificación de diferencias significativas en términos de composición y abundancia íctica espaciotemporal. Si el ANOSIM denotaba diferencias significativas, se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para identificar las especies responsables de la diferenciación. Estos análisis se realizaron empleando la matriz de similitud mediante el índice de Bray–Curtis, con el paquete PRIMER v.5 (Clarke y Gorley 2006).

Se empleó el coeficiente de correlación de Spearman para evaluar la relación de los atributos comunitarios y la abundancia de las especies respecto a los atributos del hábitat (diversidad del sustrato, rugosidad, profundidad, grado de exposición al oleaje y proporción de roca, coral y arena).

RESULTS

A total of 4,030 fishes corresponding to 60 species, 47 genera, 29 families, 15 orders, and 2 classes were identified during this study (Table 2). The order Perciformes had the most species, of which 8 and 6 species belonged to the families Pomacentridae and Labridae, respectively (Table 2). The genera with the most number of species were *Halichoeres* with 4 species, and *Haemulon*, *Lutjanus*, and *Stegastes* with 3 species each (Table 2). Regarding the number of species indicated by the Chao 1 richness estimator, the maximum expected richness value was 64 species. The performance of the estimator was optimal given that bias and accuracy were close to zero (0.0670 and 0.0044, respectively).

According to the temporal analysis, abundance (N) ranged from 416 to 1,235 individuals, with the minimum value in May ($\bar{x} = 46.22$) and the maximum in January ($\bar{x} = 153.20$) (Fig. 2). The largest number of species ($\bar{x} = 12.11$) and diversity ($H'n: \bar{x} = 1.80$; $\alpha: \bar{x} = 4.51$) occurred in September, while the lowest values for number of species ($\bar{x} = 9.14$) and diversity ($H'n, \bar{x} = 1.61$; $\alpha: \bar{x} = 2.96$) occurred in February (Fig. 2). Four species (*Stegastes acapulcoensis*, *Thalassoma lucasanum*, *Microspathodon dorsalis*, and *Chromis atrilobata*) were the most abundant in July, September, February, and May 2006 (Fig. 3).

A significant difference in species abundance was found (ANOVA = 3.146, $P = 0.010$), which was evidenced by the abundance in January vs. May (2006) (Tukey = 4.335, $P < 0.050$). No temporal differences were found in the number of species (Kruskal–Wallis, $P > 0.05$) or $H'n$ (ANOVA, $P > 0.050$) (α) (ANOVA, $P > 0.050$). The order of the months did not present a clear pattern of differentiation (Fig. 4), which is consistent with the findings in ANOSIM (ANOSIM = 0.034, $P > 0.050$).

In terms of the spatial analysis, species abundance (N) by type of habitat ranged from 45 to 649 individuals, with the minimum in sandy habitats (T5) ($\bar{x} = 9.250$) and (T4) ($\bar{x} = 11.000$) and the maximum in a rocky-coral habitat (T9) ($\bar{x} = 129.600$) (Fig. 2). The largest number of species value was found in the coral habitat (T7) ($\bar{x} = 15.400$) and the smallest in the sandy habitats (T5) ($\bar{x} = 3.000$) and (T4) ($\bar{x} = 4.500$) (Fig. 2). The mixed habitat (T6) had the highest diversity ($H'n: \bar{x} = 1.990$; $\alpha: \bar{x} = 5.100$) and one of the sandy habitat (T5) had the lowest ($H'n: \bar{x} = 0.910$; $\alpha: \bar{x} = 2.110$) (Fig. 2). *Stegastes acapulcoensis*, *T. lucasanum*, *C. atrilobata*, and *M. dorsalis* had the largest relative abundances in the transects with rock and coral (T2, T3, T6, T7, T8, and T9) (Fig. 5), while *Mugil curema* and *Diodon holocanthus* had the greatest abundance in sandy habitats (Fig. 5).

A statistical comparison of the transects showed significant differences for species abundance (Kruskal–Wallis = 24.020, $P < 0.010$), richness (ANOVA = 9.792, $P < 0.001$), and diversity ($H'n$: Kruskal–Wallis = 24.980, $P < 0.050$; α : Kruskal–Wallis = 23.890, $P < 0.050$). These differences

El grado de correlación entre la matriz de abundancia de especies y la matriz de características del hábitat se analizó usando la rutina RELATE (Clarke 1993) con 999 permutaciones en el paquete PRIMER v.5 (Clarke y Gorley 2006). Finalmente, se realizó un análisis canónico de correspondencias para analizar la influencia de las características del hábitat sobre las especies. Para este análisis, los atributos del hábitat se estandarizaron utilizando rangos. La significancia de los ejes canónicos y el primer eje se evaluaron mediante la prueba de Monte Carlo con 999 permutaciones. Estos análisis se realizaron con el paquete PAST v.4.05 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Un total de 4,030 peces correspondientes a 60 especies, 47 géneros, 29 familias, 15 órdenes y 2 clases fueron identificados durante este estudio (Tabla 2). El orden Perciformes fue el que presentó el mayor número de especies, de las cuales 8 y 6 especies pertenecieron a las familias Pomacentridae y Labridae, respectivamente (Tabla 2). Los géneros con mayor número de especies fueron *Halichoeres* con 4 especies y *Haemulon*, *Lutjanus* y *Stegastes* con 3 especies cada uno (Tabla 2). Referente al número de especies proporcionado por el estimador de riqueza Chao 1, el valor máximo de riqueza esperada fue de 64 especies. El desempeño del estimador fue óptimo, ya que el sesgo y la exactitud presentaron un valor cercano a cero (0.0670 y 0.0044, respectivamente).

Acorde al análisis temporal, la abundancia (N) varió de 416 a 1,235 individuos, con el valor mínimo en mayo ($\bar{x} = 46.22$) y el máximo en enero ($\bar{x} = 153.20$) (Fig. 2). El mayor número de especies ($\bar{x} = 12.11$) y diversidad ($H'n: \bar{x} = 1.80$; $\alpha: \bar{x} = 4.51$) se presentó en septiembre, mientras que en febrero se registró el menor número de especies ($\bar{x} = 9.14$) y diversidad ($H'n: \bar{x} = 1.61$; $\alpha: \bar{x} = 2.96$) (Fig. 2). Cuatro especies (*Stegastes acapulcoensis*, *Thalassoma lucasanum*, *Microspathodon dorsalis* y *Chromis atrilobata*) fueron las más abundantes en julio, septiembre, febrero y mayo de 2006 (Fig. 3).

Se encontró una diferencia significativa en la abundancia de especies (ANDEVA = 3.146, $P = 0.010$), la cual fue evidenciada por la abundancia de enero vs. mayo (2006) (Tukey = 4.335, $P < 0.050$). No se encontraron diferencias temporales en el número de especies (Kruskal–Wallis, $P > 0.050$) o diversidad ($H'n$) (ANDEVA, $P > 0.050$) (α) (ANDEVA, $P > 0.050$). El orden de los meses no presentó un patrón claro de diferenciación (Fig. 4), lo que corresponde a los hallazgos del análisis de similitudes (ANOSIM = 0.034, $P > 0.050$).

En cuanto al análisis espacial, la abundancia de especies (N) por tipo de hábitat varió de 45 a 649 individuos, con el mínimo en los hábitats arenosos (T5) ($\bar{x} = 9.250$) y (T4) ($\bar{x} = 11.000$) y el máximo en un hábitat rocoso-coralino (T9) ($\bar{x} = 129.600$) (Fig. 2). El mayor número de especies se encontró en el hábitat coralino (T7) ($\bar{x} = 15.400$) y el menor

Table 2. Systematic list of the Maguey Bay ichthyofauna during the 2005–2006 cycle.

Tabla 2. Listado sistemático de la ictiofauna de la bahía Maguey durante el ciclo 2005–2006.

Class	Order	Family	Species		
Elasmobranchii	Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Hypanus longus</i> (Garman, 1880)		
		Urotrygonidae	<i>Urobatis concentricus</i> Osburn & Nichols, 1916 <i>Urotrygon rogersi</i> (Jordan & Starks, 1895)		
		Gymnuridae	<i>Gymnura marmorata</i> (Cooper, 1864)		
Actinopteri	Anguilliformes	Muraenidae	<i>Gymnomuraena zebra</i> (Shaw, 1797) <i>Muraena lentiginosa</i> Jenyns, 1842		
		Ophichthidae	<i>Quassiremus nothochir</i> (Gilbert, 1890)		
	Clupeiformes	Clupeidae	<i>Harengula thrissina</i> (Jordan & Gilbert, 1882)		
	Siluriformes	Ariidae	<i>Cathorops dasycephalus</i> (Günther, 1864)		
	Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i> Gilbert, 1890		
	Holocentriformes	Holocentridae	<i>Sargocentron suborbitale</i> (Gill, 1863)		
			<i>Fistularia commersonii</i> Rüppell, 1838		
			<i>Caranx caballus</i> Günther, 1868 <i>Caranx caninus</i> Günther, 1867 <i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793) <i>Trachinotus rhodopus</i> Gill, 1863		
	Beloniformes	Hemiramphidae	<i>Hemiramphus saltator</i> Gilbert & Starks, 1904		
	Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836		
	Blenniiformes	Bleniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i> Jordan & Evermann, 1898		
	Acanthuriformes	Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846		
		Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i> Günther, 1860 <i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Gill, 1862)		
			Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i> (Linnaeus, 1758)	
			Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i> Valenciennes, 1835 <i>Prionurus laticlavus</i> (Valenciennes, 1846)	
		Tetraodontiformes	Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758 <i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	
	Tetraodontidae			<i>Arothron meleagris</i> (Anonymous, 1798) <i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)	
	Balistidae		<i>Balistes polylepis</i> Steindachner, 1876 <i>Sufflamen verres</i> (Gilbert & Starks, 1904)		
			Centrarchiformes	Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans</i> (Peters, 1869) <i>Kyphosus vaigiensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)
				Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i> (Bleeker, 1855) <i>Cirrhitis rivulatus</i> Valenciennes, 1846 <i>Oxycirrhites typus</i> Bleeker, 1855
	Perciformes	Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i> (Steindachner, 1877) <i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1840)		
		Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)		

Table 2 (Cont.)

	<i>Lutjanus colorado</i> Jordan & Gilbert, 1882
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i> Gill, 1862
Gerreidae	<i>Eucinostomus currani</i> Zahuranec, 1980
	<i>Gerres simillimus</i> Regan, 1907
Haemulidae	<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1862)
	<i>Haemulon scudderii</i> Gill, 1862
	<i>Haemulon sexfasciatum</i> Gill, 1862
Pomacentridae	<i>Abudefduf concolor</i> (Gill, 1862)
	<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)
	<i>Chromis atrilobata</i> Gill, 1862
	<i>Microspathodon bairdii</i> (Gill, 1862)
	<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)
	<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Fowler, 1944)
	<i>Stegastes flavilatus</i> (Gill, 1862)
	<i>Stegastes rectifraenum</i> (Gill, 1862)
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)
	<i>Halichoeres chierchiae</i> Di Caporiacco, 1948
	<i>Halichoeres dispilus</i> (Günther, 1864)
	<i>Halichoeres nicholsi</i> (Jordan & Gilbert, 1882)
	<i>Halichoeres notospilus</i> (Günther, 1864)
	<i>Thalassoma lucasanum</i> (Gill, 1862)

were associated with sandy (T4, T5) and rocky (T1) habitats (Table 3).

The order of the transects indicated that sandy and rocky habitats (T4, T5, T1) had low similarity to the other habitats (ANOSIM = 0.310, $P < 0.001$) (Fig. 4). The comparison test for ANOSIM also found that the greatest differences occurred between sandy habitats (T4 and T5) and the other habitats (Table 4). This corresponded to the average dissimilarity values (over 80%) in the SIMPER analysis, which indicated that the dominant species were mostly responsible for this difference (Table 4). One aspect worth noting on this analysis, as well as on the nMDS, is the dissimilarity between the transects located in the inner part of the bay (T2 and T8) versus those in the outer areas that were subject to more wave exposure (T9 and T3). The larger abundance of *C. atrilobata* and *Prionurus laticlavus* was responsible for this dissimilarity (Fig. 5).

The analysis of relative abundance and the frequency of the spatiotemporal occurrence showed that *S. acapulcoensis*, *T. lucasanum*, *M. dorsalis*, and *C. atrilobata* were the dominant species, since they accumulated over 75% of the total abundance in the system and presented a spatial and temporal frequency of more than 80%. Abundance was found to be related to rugosity ($\rho = 0.383$, $P < 0.010$), diversity of substrate ($\rho = 0.374$, $P < 0.010$), depth ($\rho = 0.361$, $P < 0.010$), coral coverage ($\rho = 0.315$, $P < 0.050$), and rocky

en los hábitats arenosos (T5) ($\bar{x} = 3.000$) y (T4) ($\bar{x} = 4.500$) (Fig. 2). El hábitat mixto (T6) registró la mayor diversidad ($H'n$: $\bar{x} = 1.990$; α : $\bar{x} = 5.100$) y uno de los hábitats arenosos (T5) presentó la menor ($H'n$: $\bar{x} = 0.910$; α : $\bar{x} = 2.110$) (Fig. 2). Cuatro especies (*Stegastes acapulcoensis*, *T. lucasanum*, *C. atrilobata* y *M. dorsalis*) presentaron la mayor abundancia relativa en los hábitats compuestos de roca y coral (T2, T3, T6, T7, T8 y T9) (Fig. 5), mientras que *Mugil curema* y *Diodon holocanthus* registraron su mayor abundancia en hábitats arenosos (Fig. 5).

La comparación estadística de los hábitats mostró diferencias significativas para la abundancia de las especies (Kruskal-Wallis = 24.020, $P < 0.010$), la riqueza (ANDEVA = 9.792, $P < 0.001$) y la diversidad ($H'n$: Kruskal-Wallis = 24.980, $P < 0.050$; α : Kruskal-Wallis = 23.890, $P < 0.050$). Estas diferencias se asociaron a los hábitats arenosos (T4, T5) y rocosos (T1) (Tabla 3).

La ordenación de los transectos indicó que los hábitats arenosos y rocosos (T4, T5, T1) presentaron baja similitud con los otros hábitats (ANOSIM = 0.310, $P < 0.001$) (Fig. 4). La prueba de comparación para el ANOSIM también mostró que la mayor diferencia se presentó entre los hábitats arenosos (T4 y T5) y los otros hábitats (Tabla 4). Esto se correspondió con los valores promedio de disimilitud (más del 80%) en el SIMPER, que indicó que las especies dominantes fueron las principales responsables de esta

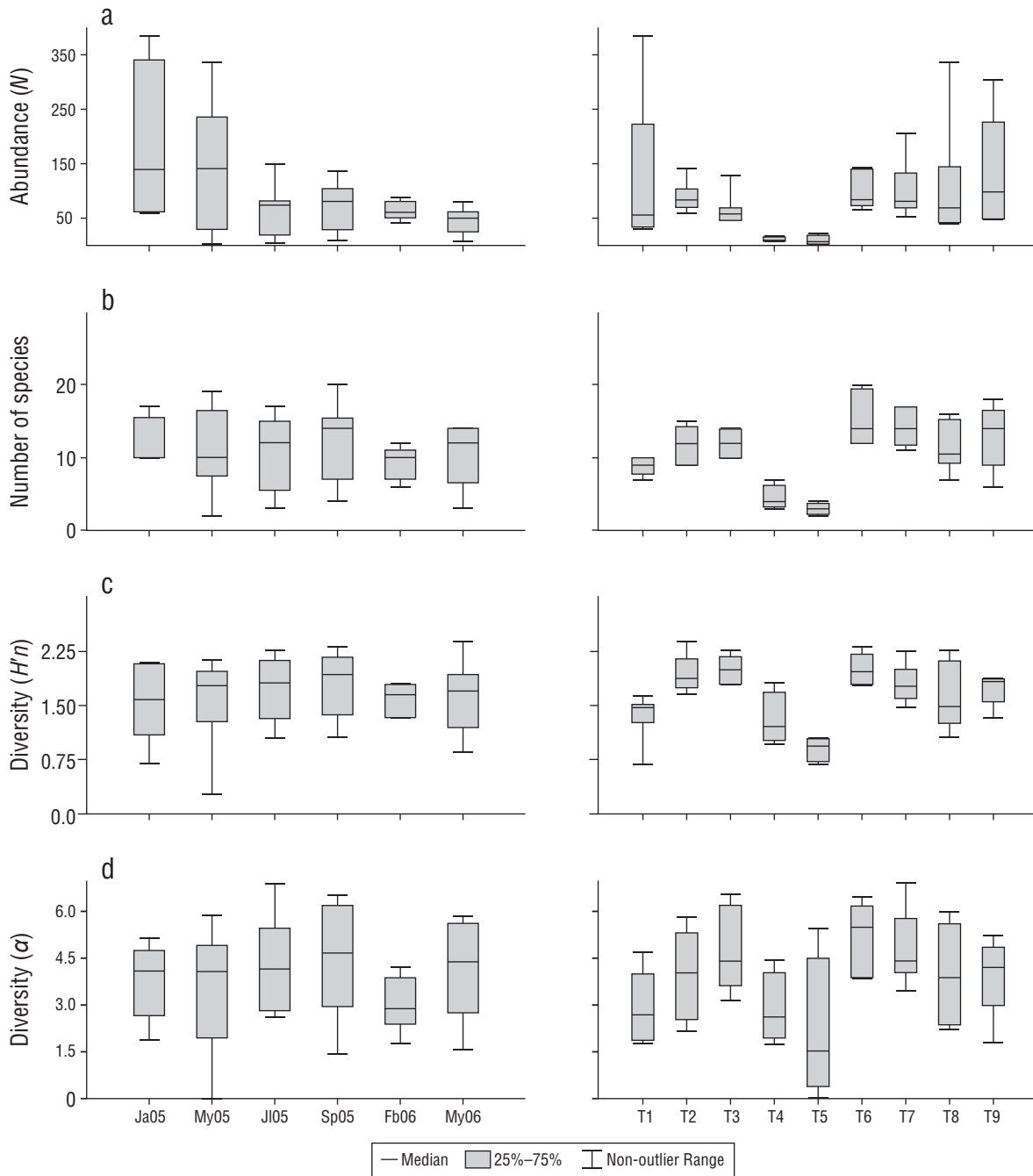


Figure 2. Temporal (months) and spatial (transects) variations in the abundance (number of individuals, N) (a), number of species (b), and diversity according to the Shannon–Wiener index ($H'n$) (c) and the Fisher index (α) (d) of the fish community in Maguey Bay. Ja05 = January 2005, My05 = May 2005, Jl05 = July 2005, Sp05 = September 2005, Fb06 = February 2006, My06 = May 2006. T1 = rocky habitat, T2 = rocky-coral habitat, T3 = coral-rocky habitat, T4 and T5 = sandy habitats, T6 = mixed habitat, T7 = coral habitat, T8 = coral-rocky habitat, T9 = rocky-coral habitat.

Figura 2. Variación temporal (meses) y espacial (transectos) en la abundancia (número de individuos, N) (a), número de especies (b) y diversidad de acuerdo con el índice de Shannon-Wiener ($H'n$) (c) y el índice de Fisher (α) (d) de la comunidad de peces de bahía Maguey. Ja05 = enero de 2005, My05 = mayo de 2005, Jl05 = julio de 2005, Sp05 = septiembre de 2005, Fb06 = febrero de 2006, My06 = mayo de 2006. T1 = hábitat rocoso, T2 = hábitat rocoso-coralino, T3 = hábitat coralino-rocoso, T4 y T5 = hábitats arenosos, T6 = hábitat mixto, T7 = hábitat coralino, T8 = hábitat coralino-rocoso, T9 = hábitat rocoso-coralino.

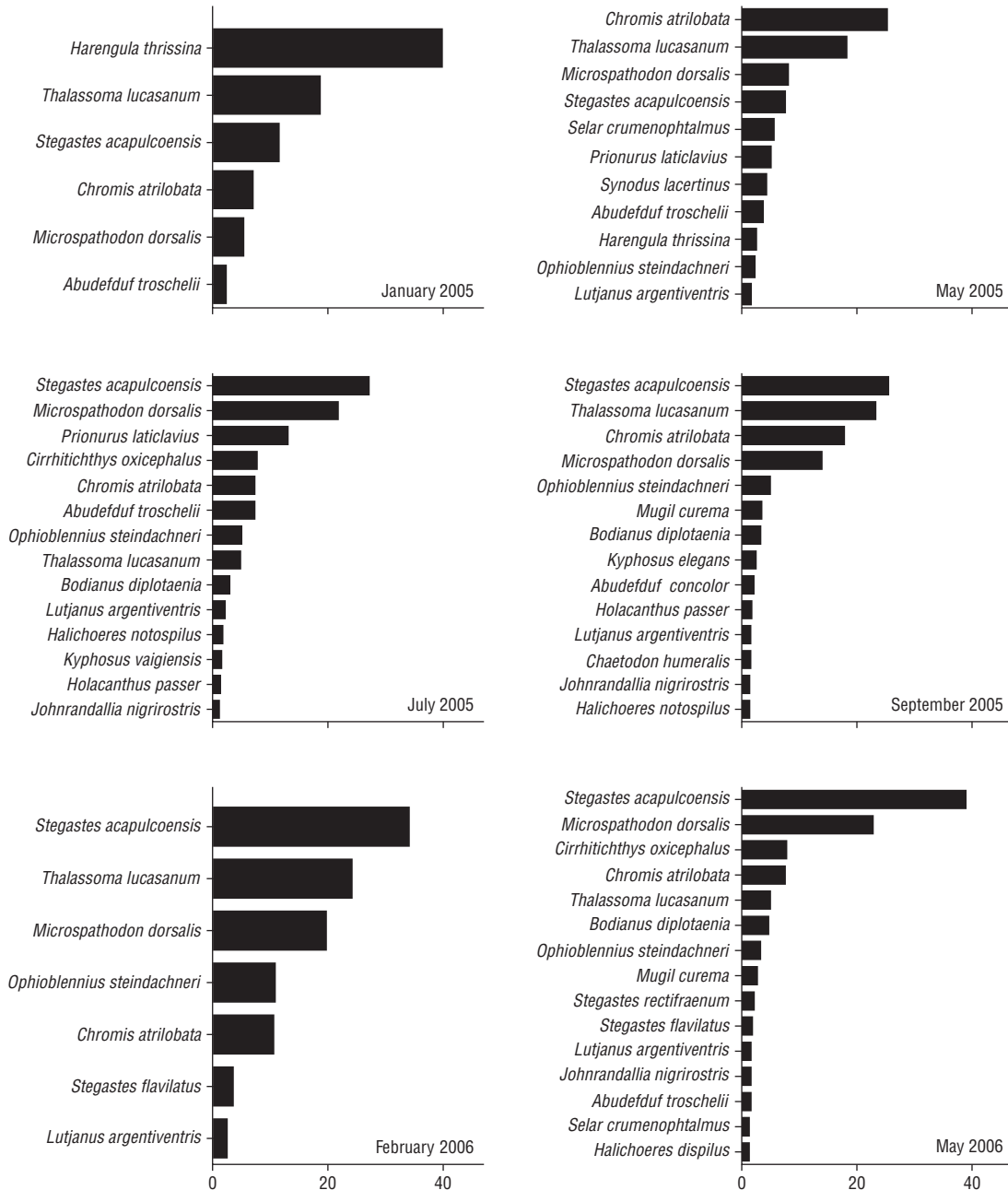


Figure 3. Species that made up 90% of the relative abundance by month in Maguey Bay.

Figura 3. Especies que integraron más del 90% de la abundancia relativa por mes en la bahía Maguey.

coverage ($\rho = 0.307, P < 0.050$). The number of species was related to coral coverage ($\rho = 0.553, P < 0.001$), depth ($\rho = 0.517, P < 0.001$), diversity of substrate ($\rho = 0.485, P < 0.001$), and wave exposure ($\rho = 0.386, P < 0.010$). Diversity according to $H'n$ was related to the diversity of substrate ($\rho = 0.541, P < 0.001$), depth ($\rho = 0.457, P < 0.010$), coral coverage ($\rho = 0.406, P < 0.010$), and wave exposure ($\rho = 0.324, P < 0.050$), while diversity according to α was related to coral coverage ($\rho = 0.378, P < 0.010$), diversity of

diferencia (Tabla 4). Un aspecto para destacar revelado por este análisis, así como por el EMNM, es la disimilitud entre hábitats que se ubican al interior de la bahía (T2 y T8) respecto a los que se localizan al exterior y están sujetos a una mayor exposición al oleaje (T9 y T3). La mayor abundancia de *C. atrilobata* y *Prionurus laticlavius* fue responsable de esta diferencia (Fig. 5).

El análisis de la abundancia relativa y la frecuencia de ocurrencia espacio-temporal reveló que *S. acapulcoensis*,

substrate ($\rho = 0.541, P < 0.050$), and depth ($\rho = 0.457, P < 0.050$). This study found that abundance, number of species, and diversity ($H'n$) were negatively related to sandy coverage ($\rho = -0.456, P < 0.010$; $\rho = -0.410, P < 0.010$; $\rho = -0.315, P < 0.050$; respectively).

An abundance of over 49% of species was correlated with certain habitat characteristics (Table 5). The abundance of *Holacanthus passer*, *Kyphosus elegans*, *Lutjanus novemfasciatus*, *P. laticlavus*, and *Suflamen verres* was related to depth and wave exposure (Table 5). The abundance of *Haemulon sexfaciatum*, *Kyphosus vaigiensis*, and *Microspathodon bairdii* was related to depth (Table 5). The

T. lucasanum, *M. dorsalis* y *C. atrilobata* fueron las especies dominantes, ya que constituyeron más del 75% de la abundancia total dentro del sistema y presentaron una frecuencia de ocurrencia espacial y temporal mayor que el 80%. Se encontró que la abundancia se relacionó con la rugosidad ($\rho = 0.383, P < 0.010$), la diversidad de sustrato ($\rho = 0.374, P < 0.010$), la profundidad ($\rho = 0.361, P < 0.010$), la cobertura de coral ($\rho = 0.315, P < 0.050$) y la cobertura rocosa ($\rho = 0.307, P < 0.050$). El número de especies se relacionó con la cobertura coralina ($\rho = 0.553, P < 0.001$), la profundidad ($\rho = 0.517, P < 0.001$), la diversidad de sustrato ($\rho = 0.485, P < 0.001$) y la exposición al oleaje ($\rho = 0.386, P < 0.010$). La diversidad según $H'n$ mostró relación con la diversidad de sustrato ($\rho = 0.541, P < 0.001$), la profundidad ($\rho = 0.457, P < 0.010$), la cobertura coralina ($\rho = 0.406, P < 0.010$) y la exposición al oleaje ($\rho = 0.324, P < 0.050$), mientras que la diversidad según α se relacionó con la cobertura coralina ($\rho = 0.378, P < 0.010$), la diversidad de sustrato ($\rho = 0.541, P < 0.050$) y la profundidad ($\rho = 0.457, P < 0.050$). Este estudio encontró que la abundancia, el número de especies y la diversidad ($H'n$) se relacionaron negativamente con la cobertura arenosa ($\rho = -0.456, P < 0.010$; $\rho = -0.410, P < 0.010$; $\rho = -0.315, P < 0.050$; respectivamente).

La abundancia de más del 49% de las especies se relacionó con ciertas características del hábitat (Tabla 5). La abundancia de *Holacanthus passer*, *Kyphosus elegans*, *Lutjanus novemfasciatus*, *P. laticlavus* y *Suflamen verres* se relacionó con la profundidad y la exposición al oleaje (Tabla 5). La abundancia de *Haemulon sexfaciatum*, *Kyphosus vaigiensis* y *Microspathodon bairdii* se relacionó con la profundidad (Tabla 5). La abundancia de *Arothron meleagris*, *Cephalopholis panamensis*, *Canthigaster punctatissima*, *Cirrhitus rivulatus*, *Lutjanus colorado*, *Ophioblennius steindachneri*, *T. lucasanum* y *Zanclus cornutus* estuvo influenciada por la cobertura coralina (Tabla 5). La cobertura coralina y la exposición al oleaje influenciaron la abundancia de *C. atrilobata*.

Existió correlación entre la matriz de abundancia de especies y la matriz de características del hábitat ($\rho = 0.512, P < 0.008$). De acuerdo con el análisis de correspondencia canónica, los atributos del hábitat explicaron más del 86% de la variación de la comunidad de peces en la bahía Maguey. Según la prueba de Monte Carlo, tanto el primer eje como la suma de todos los ejes canónicos fueron significativos ($P < 0.05$). En este sentido, el primer y el segundo eje explicaron más del 65% de la variación. El primer eje se relacionó con la cobertura arenosa, mientras que el segundo eje se relacionó con la exposición al oleaje, la profundidad, la cobertura coralina y la diversidad del sustrato. El diagrama de ordenación permitió distinguir 3 asociaciones relacionadas con el tipo de cobertura (arenosa, rocosa y mixta) y el conjunto de especies asociadas a cada una de estas (Fig. 6). La primera asociación correspondió a hábitats arenosos (T4 y T5) y especies características de estos (Fig. 6). La segunda asociación se relacionó con la cobertura rocosa y el hábitat

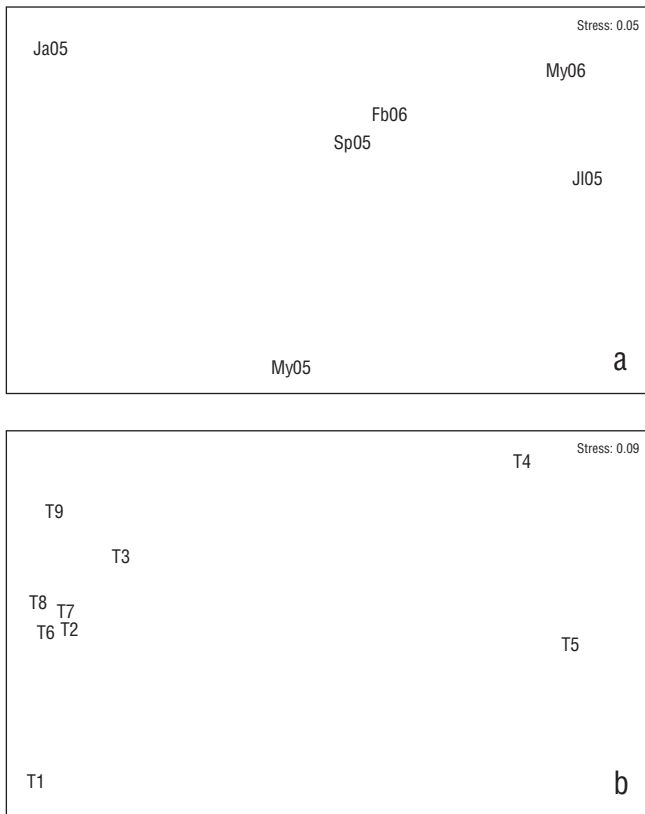


Figure 4. Non-metric multidimensional scale of months (a) and transects (T) (b). Ja05 = January 2005, My05 = May 2005, JI05 = July 2005, Sp05 = September 2005, Fb06 = February 2006, My06 = May 2006. T1 = rocky habitat, T2 = rocky-coral habitat, T3 = coral-rocky habitat, T4 and T5 = sandy habitats, T6 = mixed habitat, T7 = coral habitat, T8 = coral-rocky habitat, T9 = rocky-coral habitat.

Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico de los meses (a) y transectos (T) (b). Ja05 = enero de 2005, My05 = mayo de 2005, JI05 = julio de 2005, Sp05 = septiembre de 2005, Fb06 = febrero de 2006, My06 = mayo de 2006. T1 = hábitat rocoso, T2 = hábitat rocoso-coralino, T3 = hábitat coralino-rocoso, T4 y T5 = hábitats arenosos, T6 = hábitat mixto, T7 = hábitat coralino, T8 = hábitat coralino-rocoso, T9 = hábitat rocoso-coralino.

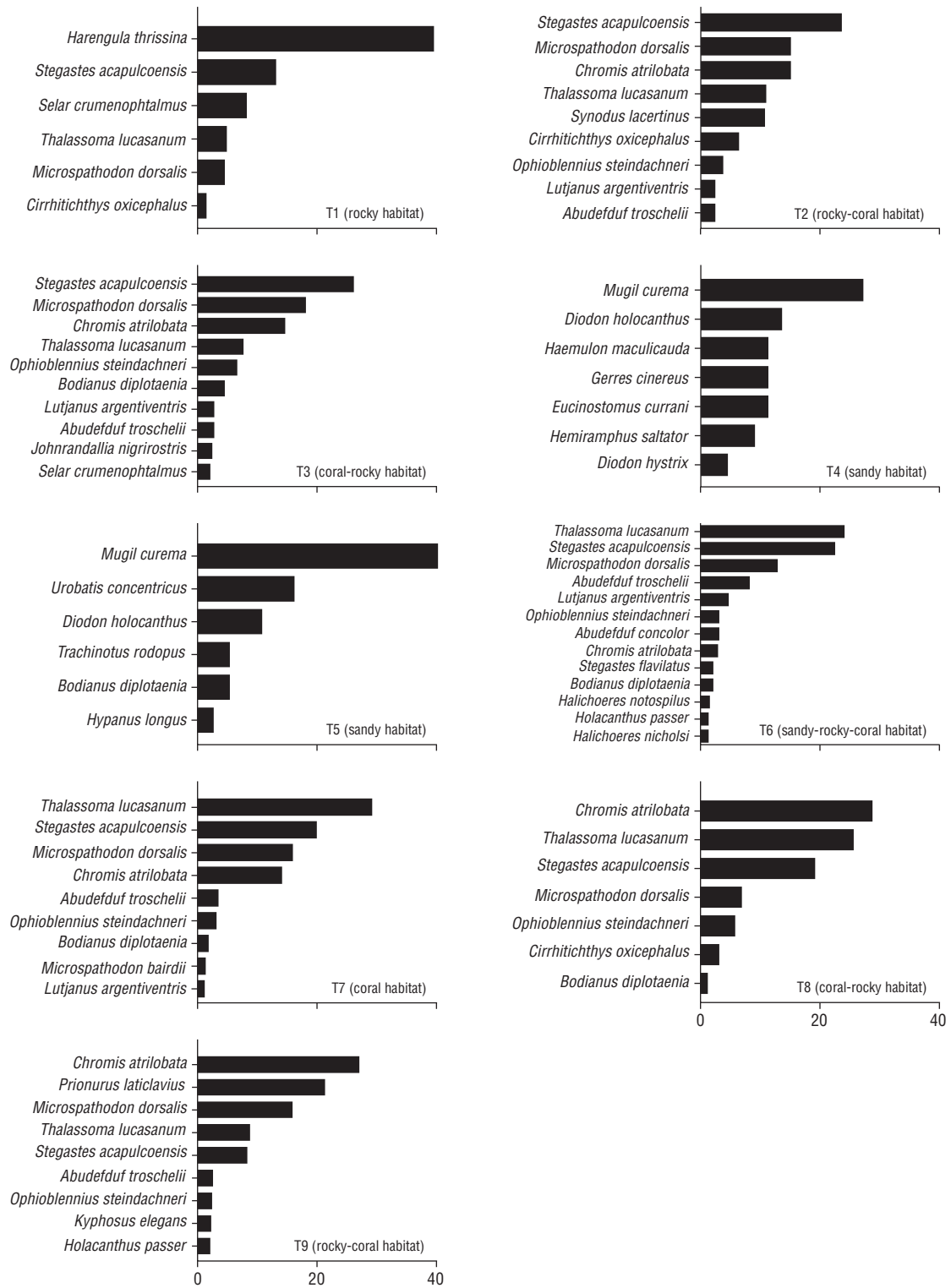


Figure 5. Species that made up 90% of relative abundance, per transect sampled in Maguay Bay.

Figura 5. Especies que integraron más del 90% de la abundancia relativa por transecto (T) muestreado en la bahía Maguay.

abundance of *Arothron meleagris*, *Cephalopholis panamensis*, *Canthigaster punctatissima*, *Cirrhitus rivulatus*, *Lutjanus colorado*, *Ophioblennius steindachneri*, *T. lucasanum*, and *Zanclus cornutus* was influenced by the coral coverage (Table 5). Coral coverage and wave exposure also affected the abundance of *C. atrilobata*.

There was a correlation between the matrix for species abundance and the matrix for habitat characteristics ($\rho = 0.512$, $P < 0.008$). According to the canonical correspondence analysis, habitat attributes explained more than 86% of the fish community variation in Maguey Bay. According to the Monte Carlo test, the first axis and the sum of all canonical axes were significant ($P < 0.05$). In this sense, the first and second axes explained more than 65% of the variation. The first axis was related to sandy coverage, while the second axis was related to wave exposure, depth, coral coverage, and substrate diversity. The ordering diagram allowed us to distinguish 3 associations related to the type of coverage (sandy, rocky, and mixed) and the set of species associated with each of these (Fig. 6). The first association corresponded to sandy habitats (T4 and T5) and their characteristic species (Fig. 6). The second association was related to rocky cover and rocky habitat (T1) and the set of associated species (Fig. 6). The third association was

rocoso (T1) y el conjunto de especies asociadas (Fig. 6). La tercera asociación se relacionó con los hábitats rocoso-coralino/coralino-rocoso (T2, T9, T3, T8), coralino (T7) y mixto (T6). Al respecto, se observó la asociación de determinadas especies (*P. latidlavius*, *L. novemfasciatus*, *K. elegans*, *K. vaigiensis*, *H. passer*) a los atributos de profundidad y exposición al oleaje, y fue en el hábitat rocoso-coralino (T9) donde ambos atributos presentaron una mayor magnitud (Fig. 6). Desde esta perspectiva, se observó la relación para los hábitats con mayor cobertura coralina y rugosidad (T7, T3 y T8) y el conjunto de especies relacionadas a estas características del hábitat (Fig. 6).

DISCUSIÓN

La bahía Maguey ha sido considerada una de las más importantes del complejo de las bahías de Huatulco debido a la diversidad de corales y peces que en ella habitan (López-Pérez et al. 2010; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017, 2018a). El presente estudio lo confirma al haber identificado un total de 60 especies de peces. Inicialmente, se consideraron 61 especies, ya que se incluyó a *Prionurus punctatus*; sin embargo, el conteo se redujo a 60 especies porque, según Ludt et al. (2019), *P. punctatus* es un sinónimo menor de

Table 3. Results of the multiple comparison tests (Tukey, Dunn) between transects (T) by community parameters. *: $P < 0.050$; **: $P < 0.010$; ***: $P < 0.001$; T1: rocky habitat; T2: rocky-coral habitat; T3: coral-rocky habitat; T4 and T5: sandy habitats; T6: mixed habitat; T7: coral habitat; T8: coral-rocky habitat; T9: rocky-coral habitat.

Tabla 3. Resultados de las pruebas de comparación múltiple (Tukey, Dunn) entre transectos (T) por atributo de la comunidad. *: $P < 0.050$; **: $P < 0.010$; ***: $P < 0.001$; T1: hábitat rocoso, T2: hábitat rocoso-coralino, T3 = hábitat coralino-rocoso, T4 y T5 = hábitats arenosos, T6 = hábitat mixto, T7 = hábitat coralino, T8 = hábitat coralino-rocoso, T9 = hábitat rocoso-coralino.

Abundance (<i>N</i>) (Dunn's test)	Number of species (Tukey's test)	Diversity (<i>Hn</i>) (Dunn's test)	Diversity (α) (Dunn's test)
T4 vs. T1*	T1 vs. T6**	T1 vs. T3**	T1 vs. T6*
T4 vs. T2**	T4 vs. T2***	T1 vs. T6**	T1 vs. T7*
T4 vs. T6***	T4 vs. T3***	T4 vs. T2*	T4 vs. T6*
T4 vs. T7**	T4 vs. T6***	T4 vs. T3**	T5 vs. T3***
T4 vs. T8*	T4 vs. T7***	T4 vs. T6*	T5 vs. T6**
T4 vs. T9**	T4 vs. T8**	T5 vs. T2***	T5 vs. T7*
T5 vs. T1**	T4 vs. T9***	T5 vs. T3***	
T5 vs. T2**	T5 vs. T2***	T5 vs. T6***	
T5 vs. T6***	T5 vs. T3***	T5 vs. T7**	
T5 vs. T7***	T5 vs. T6***	T5 vs. T8*	
T5 vs. T8*	T5 vs. T7***	T5 vs. T9**	
T5 vs. T9**	T5 vs. T8***		
	T5 vs. T9***		

Table 4. Results of the analysis of similarity (ANOSIM) and the similarity percentage (SIMPER) analysis by transect sampled in Maguey Bay during the 2005–2006 cycle.**Tabla 4.** Resultados del análisis de similitud (ANOSIM) y del análisis porcentual de similitud (SIMPER) por transecto muestreado en la bahía Maguey durante el ciclo 2005–2006.

ANOSIM (pairwise test)				SIMPER analysis	
Transects	<i>R</i>	<i>P</i>	Average dissimilarity	Species that made up 80% of the differentiation	
T1	T4	0.996	0.005	98.92	<i>Stegastes acapulcoensis</i> , <i>Harengula thrissina</i> , <i>Thalassoma lucasanum</i> , <i>Microspathodon dorsalis</i>
T1	T5	0.742	0.005	98.53	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>Harengula thrissina</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>M. dorsalis</i>
T1	T9	0.256	0.039	77.18	<i>Harengula thrissina</i> , <i>Chromis atrilobata</i> , <i>Prionurus laticlavus</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>S. acapulcoensis</i>
T2	T4	1.000	0.005	99.71	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>Synodus larcetinus</i>
T2	T5	0.762	0.005	99.19	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i>
T2	T9	0.295	0.024	62.86	<i>C. atrilobata</i> , <i>P. laticlavus</i> , <i>S. acapulcoensis</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>M. dorsalis</i>
T3	T4	1.000	0.008	98.79	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i>
T3	T5	0.688	0.008	98.77	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i>
T4	T6	1.000	0.008	99.61	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>Abudefduf troschelii</i>
T4	T7	1.000	0.005	99.56	<i>T. lucasanum</i> , <i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> ,
T4	T8	1.000	0.005	99.91	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i>
T4	T9	1.000	0.008	98.95	<i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>P. laticlavus</i> , <i>S. acapulcoensis</i>
T5	T6	0.770	0.008	99.16	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>A. troschelii</i>
T5	T7	0.770	0.005	99.30	<i>T. lucasanum</i> , <i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> ,
T5	T8	0.770	0.005	99.24	<i>S. acapulcoensis</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>M. dorsalis</i> ,
T5	T9	0.688	0.008	98.72	<i>M. dorsalis</i> , <i>C. atrilobata</i> , <i>P. laticlavus</i> , <i>S. acapulcoensis</i>
T6	T9	0.284	0.048	65.53	<i>C. atrilobata</i> , <i>T. lucasanum</i> , <i>P. laticlavus</i> , <i>S. acapulcoensis</i> , <i>M. dorsalis</i>

related to rocky-coral/coral-rocky (T2, T9, T3, T8), coral (T7), and mixed (T6) habitats. In this regard, certain species (*P. laticlavus*, *L. novemfasciatus*, *K. elegans*, *K. vaigiensis*, and *H. passer*) were associated with the depth and wave exposure attributes, with both attributes having a greater magnitude in the rocky-coral habitat (T9) (Fig. 6). From this perspective, the relationship was observed for the habitats with the greatest coral coverage and rugosity (T7, T3, and T8) and the set of species related to these habitat characteristics (Fig. 6).

DISCUSSION

Maguey Bay has been considered one of the most important bays in the Huatulco Bay complex because of the diversity of coral and fish in it (López-Pérez et al. 2010;

P. laticlavus. El número de especies identificadas en el presente estudio representa más del 35% de la composición ictiofaunística de las bahías de Huatulco (Juárez-Hernández y Tapia-García 2018a). La comparación del valor de la riqueza esperada (Chao 1) y el número de especies registradas indicó que este estudio incluyó el 93.75% de la riqueza global estimada para esta bahía, lo cual se considera un porcentaje satisfactorio.

De las especies de peces encontradas en el presente estudio, 59 han sido reportadas previamente en el área de estudio (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007; López-Pérez et al. 2010; Juárez-Hernández et al. 2013; Ramos-Santiago y Tapia-García 2017; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017, 2018a), y *Cathorops dasycephalus* no había sido reportada previamente. Según Robertson y Allen (2015), *Cathorops dasycephalus* se distribuye desde el golfo de California hasta

Juárez-Hernández and Tapia-García 2017, 2018a). The present study confirms this, having identified a total of 60 fish species. Initially 61 species were considered, as *Prionurus punctatus* was included; however, the count was reduced to 60 species because according to Ludt et al. (2019), *P. punctatus* is a junior synonym of *P. laticlavus*. The number of species identified in the present study represents over 35% of the composition of ichthyofauna in the Huatulco Bays complex

Ecuador y se sabe que forma parte de la ictiofauna del estado de Oaxaca (del Moral-Flores et al. 2017) y es característica de fondos arenosos (Robertson y Allen 2015, Froese y Pauly 2019). Esto también fue observado en el presente estudio, ya que se registró en el ambiente arenoso (T5).

Respecto a las familias y especies dominantes en nuestro estudio, los hallazgos se corresponden con lo reportado para esta localidad (Juárez-Hernández et al. 2013) y bahías

Table 5. Relation between abundance of species and habitat characteristics in Maguey Bay during the 2005–2006 cycle. *: $P < 0.05$.

Tabla 5. Relación entre la abundancia de especies y las características del hábitat en la bahía Maguey durante el ciclo 2005–2006. *: $P < 0.05$.

Species	Diversity of substrate	Rugosity	Depth	Coral coverage	Rocky coverage	Sandy coverage	Wave exposure
<i>Abudefduf concolor</i>	0.736*	0.158	0.115	-0.275	-0.107	0.309	-0.081
<i>Arothron meleagris</i>	-0.123	-0.051	0.250	0.881*	-0.358	-0.447	0.243
<i>Abudefduf troschelii</i>	0.680*	0.227	0.397	0.029	-0.031	0.000	0.028
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0.556	0.443	0.429	0.520	0.339	-0.689*	0.226
<i>Chromis atrilobata</i>	0.297	0.601	0.613	0.697*	0.061	-0.620	0.653*
<i>Caranx caballus</i>	-0.354	0.113	-0.360	-0.337	0.680*	-0.248	-0.500
<i>Cephalopholis panamensis</i>	0.354	0.172	0.396	0.783*	-0.344	-0.378	0.417
<i>Canthigaster punctatissima</i>	-0.354	-0.420	0.120	0.634*	-0.354	-0.248	-0.125
<i>Cirrhitus rivulatus</i>	-0.158	-0.029	-0.143	0.715*	-0.186	-0.444	0.000
<i>Diodon holocanthus</i>	-0.521	-0.690*	-0.470	-0.496	-0.521	0.810*	-0.295
<i>Haemulon maculicauda</i>	-0.069	-0.524	-0.436	-0.450	-0.409	0.685*	-0.534
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0.702*	0.263	0.000	0.153	0.019	-0.141	-0.018
<i>Holacanthus passer</i>	0.572	0.622	0.882*	0.196	0.122	-0.256	0.644*
<i>Haemulon sexfaciatum</i>	0.177	0.549	0.840*	0.052	0.266	-0.248	0.625
<i>Kyphosus vaigiensis</i>	0.622	0.574	0.748*	-0.159	0.176	-0.004	0.456
<i>Kyphosus elegans</i>	0.265	0.576	0.875*	0.092	0.263	-0.278	0.682*
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.672*	0.346	0.070	-0.235	0.345	-0.073	-0.240
<i>Lutjanus colorado</i>	-0.354	-0.420	0.120	0.634*	-0.354	-0.248	-0.125
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0.177	0.549	0.840*	0.052	0.266	-0.248	0.625*
<i>Microspathodon bairdii</i>	0.264	0.173	0.832*	0.561	-0.064	-0.412	0.484
<i>Mugil curema</i>	-0.549	-0.563	-0.318	-0.534	-0.441	0.779*	-0.049
<i>Microspathodon dorsalis</i>	0.421	0.580	0.714*	0.533	0.335	-0.696*	0.332
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0.495	0.549	0.250	0.736*	0.154	-0.724*	0.332
<i>Prionurus laticlavus</i>	0.193	0.551	0.843*	0.045	0.263	-0.240	0.624*
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	0.403	0.473	0.029	0.453	0.413	-0.691*	-0.141
<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.739*	0.279	-0.025	-0.313	0.049	0.219	-0.182
<i>Sargocentron suborbitalis</i>	0.267	0.573	0.544	0.408	0.051	-0.375	0.661*
<i>Suflamen verres</i>	0.177	0.549	0.840*	0.052	0.266	-0.248	0.625*
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0.309	0.136	0.174	0.707*	-0.227	-0.406	0.074
<i>Zanclus cornutus</i>	-0.354	-0.420	0.120	0.634*	-0.354	-0.248	-0.125

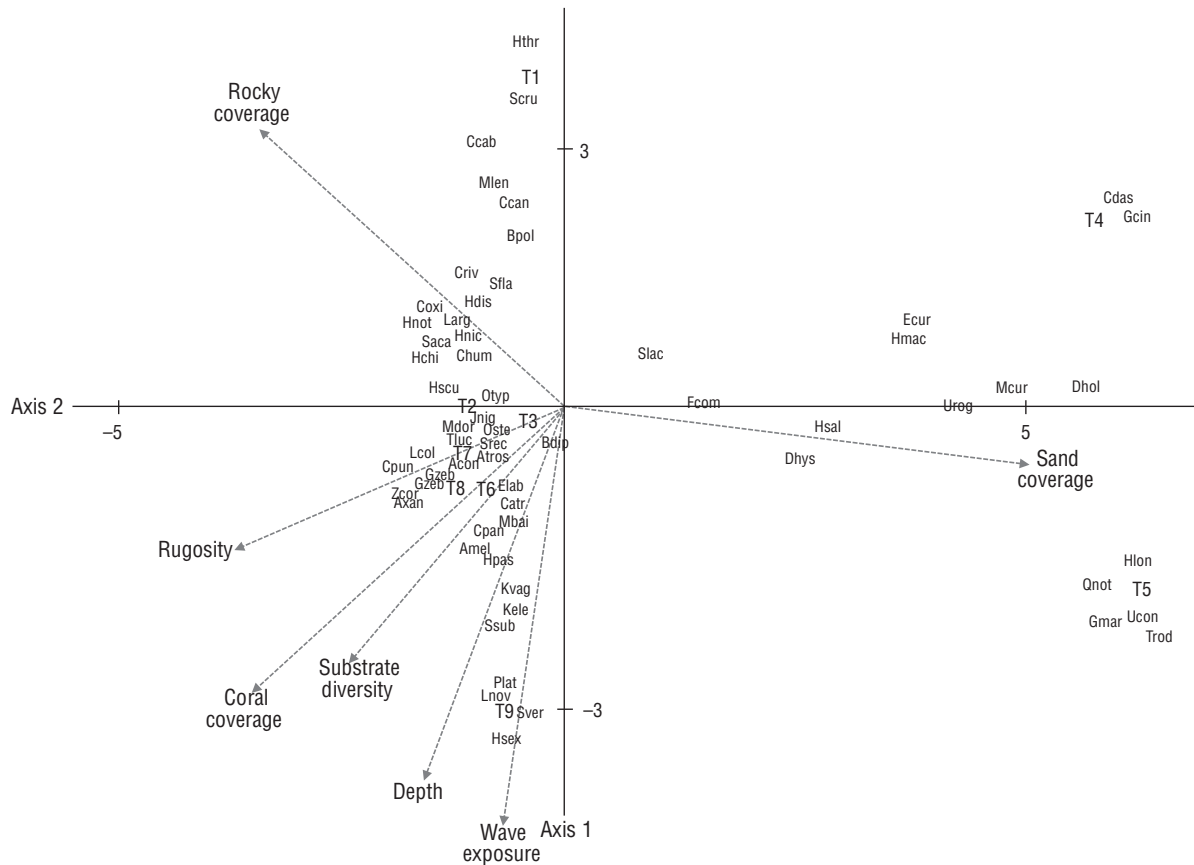


Figure 6. Canonical correspondence analysis showing the species distribution per site and their relationship with habitat characteristics in transects (T) sampled in Maguey Bay during the 2005–2006 cycle. WE = wave exposure. T1 = rocky habitat, T2 = rocky-coral habitat, T3 = coral-rocky habitat, T4 and T5 = sandy habitats, T6 = mixed habitat, T7 = coral habitat, T8 = coral-rocky habitat, T9 = rocky-coral habitat.

Figura 6. Análisis de correspondencia canónica que muestra la distribución de las especies por transecto (T) y su relación con las características del hábitat de la bahía Maguey durante el ciclo 2005–2006. WE = exposición al oleaje. T1 = hábitat rocoso, T2 = hábitat rocoso-coralino, T3 = hábitat coralino-rocoso, T4 y T5 = hábitats arenosos, T6 = hábitat mixto, T7 = hábitat coralino, T8 = hábitat coralino-rocoso, T9 = hábitat rocoso-coralino.

Acon = *Abudefduf concolor*, Amel = *Arothron meleagris*, Atros = *Abudefduf troschelii*, Axan = *Acanthurus xanthopterus*, Bpol = *Balistes polylepis*, Bdip = *Bodianus diplotaenia*, Catr = *Chromis atrilobata*, Ccab = *Caranx caballus*, Ccan = *Caranx caninus*, Cdas = *Cathorops dasycephalus*, Chum = *Chaetodon humeralis*, Coxi = *Cirrhitichthys oxicephalus*, Cpan = *Cephalopholis panamensis*, Cpun = *Canthigaster punctatissima*, Criv = *Cirrhitus rivulatus*, Dhol = *Diodon holocanthus*, Dhys = *Diodon hystrix*, Ecur = *Eucinostomus currani*, Elab = *Epinephelus labriformis*, Fcom = *Fistularia commersonii*, Gcin = *Gerres cinereus*, Gmar = *Gymnura marmorata*, Gzeb = *Gymnomuraena zebra*, Hchi = *Halichoeres chierchiae*, Hdis = *Halichoeres dispilus*, Hmac = *Haemulon maculicauda*, Hnic = *Halichoeres nicholsi*, Hnot = *Halichoeres notospilus*, Hlon = *Hypanus longus*, Hpas = *Holacanthus passer*, Hsal = *Hemiramphus saltator*, Hscu = *Haemulon scudderii*, Hsex = *Haemulon sexfaciatum*, Hthr = *Harengula thrissina*, Jnig = *Johnrandallia nigrirostris*, Kvag = *Kyphosus vaigiensis*, Kele = *Kyphosus elegans*, Larg = *Lutjanus argentiventris*, Lcol = *Lutjanus colorado*, Lnov = *Lutjanus novemfasciatus*, Mbai = *Microspathodon bairdii*, Mcur = *Mugil curema*, Mdor = *Microspathodon dorsalis*, Mlen = *Muraena lentiginosa*, Oste = *Ophioblennius steindachneri*, Otyp = *Oxycirrhites typus*, Plat = *Prionurus laticlavus*, Qnot = *Quassiremus notoichir*, Saca = *Stegastes acapulcoensis*, Scr = *Selar crumenophthalmus*, Sfla = *Stegastes flavilatus*, Slac = *Synodus lacertinus*, Srec = *Stegastes rectifraenum*, Ssub = *Sargocentron suborbitalis*, Sver = *Suflamen verres*, Tluc = *Thalassoma lucasanum*, Trod = *Trachinotus rodopus*, Ucon = *Urobatis concentricus*, Urog = *Urotrygon rogersi*, Zcor = *Zanclus cornutus*.

(Juárez-Hernández and Tapia-García 2018a). The comparison of the expected richness value (Chao 1) and the number of recorded species indicated that this study included 93.75% of the global richness that has been estimated for this bay, which is considered a satisfactory percentage.

Of the 60 fish species found in this study, 59 have been previously reported in the study area (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007; López-Pérez et al. 2010; Juárez-Hernández et al. 2013; Ramos-Santiago and Tapia-García 2017; Juárez-Hernández and Tapia-García 2017, 2018a), and *Cathorops dasycephalus* had not been previously reported. According to Robertson and Allen (2015), *Cathorops dasycephalus* is distributed from the Gulf of California to Ecuador and is known to be part of the Oaxaca ichthyofauna (del Moral-Flores et al. 2017) and to be characteristic of sandy bottoms (Robertson and Allen 2015, Froese and Pauly 2019). Our study also recorded the presence of *Cathorops dasycephalus* in the sandy environment (T5).

With regard to the dominant families and species in our study, the findings are consistent with what has been reported for this locality (Juárez-Hernández et al. 2013), adjacent bays (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007; López-Pérez et al. 2010, 2012; Ramos-Santiago and Tapia-García 2017; Juárez-Hernández and Tapia-García 2017, 2018a), and other regions on the Pacific coasts of Central Mexico (Chávez-Comparán et al. 2010; Galván-Villa et al. 2011, 2016) and Central America (Dominici-Arosemena and Wolff 2006, Benfield et al. 2008, Myers et al. 2011). *Selar crumenophthalmus* and *Harengula thrissina* were not considered to be dominant because of their limited temporal and spatial representation.

A relevant aspect worth mentioning is the similarity between the number of species identified in Maguey Bay and the number of species found in larger regions having more coral coverage (e.g., San Agustín and La Entrega; López-Pérez et al. 2010, Juárez-Hernández and Tapia-García 2017). This is primarily attributed to the patchy distribution of the coral coverage (Juárez-Hernández and Tapia-García 2017), which creates complex three-dimensional areas (Acosta and Robertson 2002; Gratwicke and Speight 2005a, b; Tokeshi and Arakaki 2012), and to the richness of coral species, which is one of the highest in Huatulco Bays (Juárez-Hernández and Tapia-García 2017). In this regard, Álvarez-Filip et al. (2011) noted the relationship between the number of coral species and topographical complexity, where a larger number of coral species increases the topographic complexity, thereby increasing rugosity.

Temporal differences were found in abundance but not in composition, structure, number of species, or diversity. This is primarily attributed to the scarce representation of sampled months in the dry season and secondarily to the low variability in the number of species and the continuous representation of dominant species (*S. acapulcoensis*, *T. lucasanum*, and *M. dorsalis*). The latter is consistent with reports by Juárez-Hernández et al. (2013) and

adyacentes (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007; López-Pérez et al. 2010, 2012; Ramos-Santiago y Tapia-García 2017; Juárez-Hernández y Tapia-García 2017, 2018a), así como para otras regiones de la costa mexicana (Chávez-Comparán et al. 2010; Galván-Villa et al. 2011, 2016) y la costa centroamericana (Dominici-Arosemena y Wolff 2006, Benfield et al. 2008, Myers et al. 2011) del Pacífico. *Selar crumenophthalmus* y *Harengula thrissina* no se consideraron dominantes debido a su limitada representación temporal y espacial.

Un aspecto relevante para mencionar es la similitud entre el número de especies identificadas en la bahía Maguey y el número de especies identificadas en localidades de mayores dimensiones y con una mayor cobertura coralina (e.g., San Agustín y La Entrega; López-Pérez et al. 2010, Juárez-Hernández y Tapia-García 2017). Esto se ha atribuido, principalmente, a la distribución en parches de la cobertura coralina (Juárez-Hernández y Tapia-García 2017), la cual genera áreas tridimensionalmente complejas (Acosta y Robertson 2002; Gratwicke y Speight 2005a, b; Tokeshi y Arakaki 2012), y a la riqueza de especies coralinas, la cual es una de las más altas en las bahías de Huatulco (Juárez-Hernández y Tapia-García 2017). Al respecto, Álvarez-Filip et al. (2011) señalaron la relación entre el número de especies de coral y la complejidad topográfica, donde un mayor número de especies de coral incrementa la complejidad topográfica y, por tanto, la rugosidad.

Las diferencias temporales se encontraron solo en la abundancia y no en la composición, la estructura, el número de especies o la diversidad. Es probable que esto se deba, en primer lugar, a la escasa representatividad o representación en el muestreo de meses de la estación de secas y, en segundo lugar, a la baja variabilidad en el número de especies, así como a la representación continua de especies dominantes (*S. acapulcoensis*, *T. lucasanum* y *M. dorsalis*). Esto último concuerda con lo informado por Juárez-Hernández et al. (2013) y Ramírez-Gutiérrez et al. (2007). La mayor abundancia en la época de secas (enero) y el mayor número de especies y la mayor diversidad en la época de lluvias (julio y septiembre) son consistentes con lo reportado por otros estudios (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007, López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández et al. 2013, Ramos-Santiago y Tapia-García 2017). En cuanto a la mayor abundancia, esta se debió a un incremento en la abundancia de especies residentes (*C. atrilobata* y *T. lucasanum*) y a la migración de especies consideradas visitantes cíclicas (*S. crumenophthalmus* y *Harengula thrissina*) (López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández y Tapia-García 2017), que se vio favorecida por un incremento en la producción planctónica en la región por efecto de los vientos "Tehuano" que transportan agua rica en nutrientes (Monreal-Gómez y Salas de León 1998). En términos de la máxima riqueza y diversidad de especies, probablemente se debieron a las altas temperaturas y una gran producción derivada de los procesos costeros regionales que aumentaron la

Ramírez-Gutiérrez et al. (2007). The greater abundance in the dry season (January) and the larger number of species and diversity in the rainy season (July and September) are in concordance with other studies (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007, López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández et al. 2013, Ramos-Santiago and Tapia-García 2017). Regarding maximum abundance, this was the result of an increase in the abundance of resident species (*C. atrilobata* and *T. lucasanum*) and the migration of species considered to be cyclic visitors (*S. crumenophthalmus* and *Harengula thrissina*) (López-Pérez et al. 2012, Juárez-Hernández and Tapia-García 2017), which was favored by the increased plankton production driven by the effect of the “Tehuano” winds that transport nutrient-rich water to the region (Monreal-Gómez and Salas de León 1998). Regarding maximum species richness and diversity, both were likely the result of high temperatures and large production due to regional coastal processes that increased the availability of resources (Lluch-Cota et al. 1997, Lara-Lara et al. 1998). Ramos-Santiago and Tapia-García (2017) have reported a positive relation between species richness and temperature.

One variation in the identified abundance pattern is that the second highest value occurred during the rainy season (in May 2005), because of an increase in the abundance of resident species (*C. atrilobata* and *T. lucasanum*) and the presence and abundance of species considered cyclic visitors (*S. crumenophthalmus* and *Harengula thrissina*). This is different from the findings by Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) and Ramos-Santiago and Tapia-García (2017), who indicated that an increase in the abundance of resident species and the presence of cyclic visitor species were characteristic of the dry season (November to April). Rodríguez-Sánchez (2006) reported a prolonged effect of the gulf surge during the 2005 dry season, with the final effects being observed as late as May of that year. A factor that supports this statement is that a prolonged surge effect was not observed in May 2006 (Rodríguez-Sánchez 2006), when the abundance of *C. atrilobata*, *T. lucasanum*, and *S. crumenophthalmus* decreased and *Harengula thrissina* was not found.

The lowest species richness and diversity occurred during the dry season (January and February), a finding also reported by Juárez-Hernández et al. (2013) for this area and by other studies in the region (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007, Ramos-Santiago and Tapia-García 2017). Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) indicated that the decreased number of species and diversity during the dry season was due to low temperatures and the migration of species from gregarious habitats (i.e., *S. crumenophthalmus*), which can affect abundance and the presence of resident ichthyofauna because of intense competition for resources.

Spatial differences were detected in the community parameters and in the composition and structure of the fish community. According to the different analyses carried out, these differences were primarily attributed to sandy habitats, where abundance, number of species, and diversity were lowest, as

disponibilidad de recursos (Lluch-Cota et al. 1997, Lara-Lara et al. 1998). Ramos-Santiago y Tapia-García (2017) han reportado una relación positiva entre riqueza de especies y temperatura.

Una variación en el patrón de abundancia identificado es que el segundo valor más alto ocurrió durante la época de lluvias (en mayo de 2005), como resultado de un aumento en la abundancia de especies residentes (*C. atrilobata* y *T. lucasanum*) y de la presencia y la abundancia de especies consideradas visitantes cíclicos (*S. crumenophthalmus* y *Harengula thrissina*). Esto es diferente de los hallazgos de Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) así como Ramos-Santiago y Tapia-García (2017), quienes precisaron que el incremento en la abundancia de las especies residentes y la presencia de las especies visitantes cíclicas son característicos de la época de secas (noviembre a abril). Rodríguez-Sánchez (2006) reportó un efecto prolongado de la surgencia del golfo durante la época de secas de 2005, con los efectos finales observados hasta mayo de ese año. Un elemento que apoya esta afirmación es que, en mayo de 2006, no se observó un efecto prolongado de la surgencia (Rodríguez-Sánchez 2006), lo cual coincide con el decremento en la abundancia de *C. atrilobata*, *T. lucasanum* y *S. crumenophthalmus* y la ausencia de *Harengula thrissina*.

La menor riqueza y diversidad de especies ocurrió durante la época de secas (enero y febrero), y esto coincide con lo reportado por Juárez-Hernández et al. (2013) para esta localidad y otros estudios de la región (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007, Ramos-Santiago y Tapia-García 2017). Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) mencionaron que el número de especies y la diversidad disminuyen durante esta época debido a las bajas temperaturas y a la migración de especies de hábitats gregarios (i.e., *S. crumenophthalmus*), que puede afectar la abundancia y la presencia de la ictiofauna residente debido a la intensa competencia por los recursos.

Especialmente, se detectaron diferencias en los parámetros comunitarios, así como en la composición y la estructura de la comunidad de peces. De acuerdo con los diferentes análisis realizados, estas diferencias se debieron principalmente a los hábitats arenosos, donde la abundancia, el número de especies y la diversidad fueron menores, tal como lo encontraron estudios previos (Juárez-Hernández et al. 2013). Estos hábitats se caracterizan por una falta de rugosidad y poca profundidad, lo que resulta en hábitats homogéneos que atraen menos especies de peces porque proporcionan poca variedad en los refugios y menos recursos (Giakoumi y Kokkoris 2013).

Se encontró que la abundancia se relacionó con las características del hábitat (rugosidad, diversidad de sustrato, profundidad y proporción de sustrato coralino y rocoso). La mayor abundancia se ubicó en el hábitat rocoso-coralino (T9), donde se registró el mayor grado de exposición al oleaje y la mayor profundidad. Se ha considerado que la rugosidad es el factor más importante para explicar la abundancia de las especies (Gratwicke y Speight 2005a,

was previously found (Juárez-Hernández et al. 2013). These habitats are characterized by the lack of rugosity and shallow depths, resulting in homogeneous habitats that attract fewer fish species because they provide little variety in refuge and fewer resources (Giakoumi and Kokkoris 2013).

Abundance was found to be related to habitat characteristics (rugosity, diversity of substrate, depth, and proportion of coral and rocky substrates). The largest abundance was found in the rocky-coral habitat (T9), where the highest degree of wave exposure and deepest depth were found. Rugosity has been considered the most important factor explaining species abundance (Gratwicke and Speight 2005a, Messmer et al. 2011, Mazzuco et al. 2020). Two species (*C. atrilobata* and *P. laticlavus*) were primarily responsible for the greater abundance in this habitat (T9). In particular, as a daytime planktivore, *C. atrilobata* is known to prefer areas with more wave exposure (Hobson 1991), and our correlation analysis confirmed this, as T9 has this characteristic. The distribution pattern we found for this species was consistent with reports by Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) and Galván-Villa et al. (2010). Many authors have indicated that both wave exposure and depth affect composition and structure (Garpe and Öhman 2003, Nanami et al. 2005, Samoilyis et al. 2018). Both characteristics were also found to affect the abundance of certain species (*H. passer*, *K. elegans*, *L. novemfasciatus*, *P. laticlavus*, *Suflamen verres*, *Haemulon sexfaciatum*, *K. vaigiensis*, and *M. bairdii*). In this regard, Thomson et al. (2000) reported that the distribution pattern for *P. laticlavus* was influenced by depth and wave exposure, while Floeter et al. (2007) and Oakley-Cogan (2020) associated species of the family Kiphosidae (*K. vaigiensis* and *K. elegans*) with habitats that had more wave exposure. The relationship between these species and the above-mentioned habitat characteristics was confirmed by the correlation analysis and the canonical correspondence analysis in the present study.

The number of species was associated with coral coverage, depth, diversity of substrate, and wave exposure. A larger number of species was found in the coral habitat (T7), as was also shown by Juárez-Hernández et al. (2013). Several studies have indicated that coral coverage has a large effect on species richness and diversity (Garpe and Öhman 2003, Komyakova et al. 2013), since it provides sites for foraging, spawning, and nesting, as well as providing abundant refuge for fish (Munday 2000, Nanami et al. 2005, Almany 2004). This habitat was found to have a large degree of live coral coverage with little signs of alterations or disturbances. Nevertheless, Juárez-Hernández and Tapia-García (2018b) reported that this habitat was one of the most impacted by the entrance of sediments from coastal development projects in 2009, resulting in coral mortality of over 95%. They also observed a decrease in the abundance, richness, and diversity of fish, particularly in the abundance of *P. laticlavus*, *Cirrhitichthys oxycephalus*, *M. dorsalis*, and *S. acapulcoensis*, which in this study had the largest spatio-temporal abundance (Figs. 4, 5).

Messmer et al. 2011, Mazzuco et al. 2020). Dos especies (*C. atrilobata* y *P. laticlavus*) fueron las principales responsables de la mayor abundancia en este hábitat (T9). En particular, como planctívoro diurno, *C. atrilobata* prefiere áreas con mayor exposición al oleaje (Hobson 1991), lo que fue confirmado por el análisis de correlación, ya que este hábitat (T9) tiene estas características. El patrón de distribución de esta especie fue consistente con lo reportado por Ramírez-Gutiérrez et al. (2007) y Galván-Villa et al. (2010). Varios autores han indicado que la exposición al oleaje y la profundidad influyen la composición y la estructura (Garpe y Öhman 2003, Nanami et al. 2005, Samoilyis et al. 2018). Ambas características también influenciaron la abundancia de ciertas especies (*H. passer*, *K. elegans*, *L. novemfasciatus*, *P. laticlavus*, *Suflamen verres*, *Haemulon sexfaciatum*, *K. vaigiensis* y *M. bairdii*). Al respecto, Thomson et al. 2000 reportaron que el patrón de distribución de *P. laticlavus* está influenciado por la profundidad y la exposición al oleaje, mientras que Floeter et al. (2007) y Oakley-Cogan et al. (2020) asociaron las especies de la familia Kiphosidae (*K. vaigiensis* y *K. elegans*) con hábitats que tienen mayor exposición al oleaje. La relación de estas especies con las características del hábitat mencionadas fue confirmada en el presente estudio mediante el análisis de correlación y el análisis de correspondencia canónica.

El número de especies se relacionó con la cobertura coralina, la profundidad, la diversidad de sustrato y la exposición al oleaje. El mayor número de especies se encontró en el hábitat coralino (T7), lo cual coincide con Juárez-Hernández et al. (2013). Diversos estudios han indicado que la cobertura coralina tiene un gran efecto sobre la riqueza y la diversidad de especies (Garpe y Öhman 2003, Komyakova et al. 2013), ya que proporciona sitios para forrajeo, desove y anidación, así como abundantes refugios para los peces (Munday 2000, Nanami et al. 2005, Almany 2004). Se precisa que este hábitat posee un alto grado de cobertura de coral vivo con escasos signos de alteraciones o perturbaciones. Sin embargo, Juárez-Hernández y Tapia-García (2018b) informaron que este hábitat fue uno de los más impactados por el ingreso de sedimentos derivado de obras de desarrollo costero en 2009, lo que resultó en una mortalidad coralina superior al 95%. También reportaron una disminución en la abundancia, la riqueza y la diversidad de peces, particularmente en la abundancia de *P. laticlavus*, *Cirrhitichthys oxycephalus*, *M. dorsalis* y *S. acapulcoensis*, las cuales en el presente estudio figuraron como las de mayor abundancia espaciotemporal (Figs. 4, 5).

La mayor diversidad ($H'n$, a) se identificó en los hábitats mixtos (T6, T2 y T3), los cuales se caracterizaron por la combinación de más de 2 tipos de sustrato (roca, coral y arena). Esto fue consistente con el análisis de correlación, que indicó que la diversidad de sustrato fue la característica del hábitat que mostró la mayor influencia. Esta relación se puede explicar por el hecho de que la combinación

The greatest diversity ($H'n, \alpha$) was identified for mixed habitats (T6, T2, and T3), which were characterized by the combination of more than 2 types of substrate (rock, coral, and sand). This was consistent with the correlation analysis, which indicated that diversity of substrate was the most influential characteristic. This relationship is explained by the fact that combined substrates make more heterogeneous structures with more diverse microhabitats, resulting in more shelter areas and food and allowing for the coexistence of fish that are characteristic of each substrate (Acosta and Robertson 2002; Gratwicke and Speight 2005a, b; Harborne et al. 2011; Tokeshi and Arakaki 2012; Juárez-Hernández et al. 2013; Ferrari et al. 2018), thereby influencing fish diversity (Levin et al. 2000, Nanami and Nishihira 2002, Mazzuco et al. 2020).

The abundance of fish species and the community parameters evaluated in the present study were influenced by a set of habitat characteristics (diversity of substrate, coral coverage, rocky coverage, rugosity, depth, and wave exposure). The combination of these characteristics resulted in highly complex habitats (Gratwicke and Speight 2005a, b; Tokeshi and Arakaki 2012; Ferrari et al. 2018; Samoilyts et al. 2018; Mazzuco et al. 2020) that supported a larger number of individuals and species (Acosta and Robertson 2002, Almany 2004, Lingo and Szedlmayer 2006, Graham and Nash 2013).

Coral reefs are considered the most vulnerable ecosystems, because of ongoing and growing degradation due to natural and anthropocentric causes (Munday 2004, Bridge et al. 2013, Hughes et al. 2018a). Therefore, biodiversity assessments and knowledge of the processes that influence the composition and structure of their communities are key to the development and implementation of relevant and successful management and conservation strategies (Harborne et al. 2011, Perrings et al. 2011, López-Pérez et al. 2012, Lubchenco and Grorud-Colvert 2015). The information provided in the present study contributes to knowledge about regional ichthyofauna, and having used data taken before disturbances occurred in the study area, it should be helpful for analyzing the magnitude and direction of changes in the fish community.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was carried out through the research project “Ecological diagnosis of the aquatic systems of Mexico, as a basis for its environmental management” of the Hydrobiology department at the Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa Unit. Thanks are due to the authorities of the Huatulco National Park, for the support provided for the authorization and execution of this study, and to the anonymous reviewers, for their valuable suggestions. This work is dedicated to the memory of Margarito Tapia-García, a dear friend, guide, and teacher.

de sustratos genera estructuras más heterogéneas con microhábitats más diversos, lo que da como resultado un mayor número de áreas de refugio y más alimento y permite la coexistencia de peces característicos de cada sustrato (Acosta y Robertson 2002; Gratwicke y Speight 2005a, b; Harborne et al. 2011; Tokeshi y Arakaki 2012; Juárez-Hernández et al. 2013; Ferrari et al. 2018), y, por ende, influencia la diversidad de peces (Levin et al. 2000, Nanami y Nishihira 2002, Mazzuco et al. 2020).

La abundancia de las especies de peces y los parámetros de la comunidad evaluados en el presente estudio estuvieron influenciados por el conjunto de características del hábitat (diversidad de sustrato, cobertura coralina, cobertura rocosa, rugosidad, profundidad y exposición al oleaje). La combinación de estas características resultó en hábitats complejos (Gratwicke y Speight 2005a, b; Tokeshi y Arakaki 2012; Ferrari et al. 2018; Samoilyts et al. 2018; Mazzuco et al. 2020) que soportan un mayor número de individuos y especies. (Acosta y Robertson 2002, Almany 2004, Lingo y Szedlmayer 2006, Graham y Nash 2013).

Los arrecifes coralinos son considerados los ecosistemas más vulnerables, resultado de una degradación continua y creciente debido a causas naturales y antropocéntricas (Munday 2004, Bridge et al. 2013, Hughes et al. 2018a). Por lo tanto, la evaluación de la biodiversidad y el conocimiento de los procesos que influyen en la composición y la estructura de sus comunidades son clave para el desarrollo y la aplicación de estrategias relevantes y exitosas de gestión y conservación (Harborne et al. 2011, Perrings et al. 2011, López-Pérez et al. 2012, Lubchenco y Grorud-Colvert 2015). La información proporcionada por el presente estudio contribuye al conocimiento sobre la ictiofauna regional y, habiendo utilizado datos obtenidos antes de que ocurrieran perturbaciones en esta región, debería ser útil para analizar la magnitud y la dirección de los cambios en la comunidad de peces.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó a través del proyecto de investigación “Diagnóstico ecológico de los sistemas acuáticos de México, como base para su gestión ambiental” del departamento de Hidrobiología de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Se agradece a las autoridades del Parque Nacional Huatulco, por el apoyo brindado para la autorización y la ejecución de este estudio, y a los revisores anónimos, por sus valiosas sugerencias. Este trabajo está dedicado a la memoria de Margarito Tapia-García, querido amigo y profesor guía.

REFERENCES

- Acosta CA, Robertson DN. 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>
- Allen GR, Robertson DR. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. 2nd ed. Mexico: CONABIO, Agrupación Sierra Madre y CEMEX. 45 p.
- Almany GR. 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos.* 106(2):275–284.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13193.x>
- Álvarez-Filip L, Dulvy NK, Côté IM, Watkinson AR, Gill JA. 2011. Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecol Appl.* 21(6):2223–2231.
<https://doi.org/10.1890/10-1563.1>
- Amezúa-Linares F. 2009. *Peces demersales del Pacífico de México*. Mexico: Instituto de Ciencias Marinas y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 184 p.
- Benfield S, Baxter L, Guzman HM, Mair JM. 2008. A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *J Mar Biol Ass UK.* 88(7):1331–1341.
<https://doi.org/10.1017/S0025315408002002>
- Bridge TCL, Hughes TP, Guinotte JM, Bongaerts P. 2013. Call to protect all coral reefs. *Nat Clim Change.* 3(6):528–530.
<https://doi.org/10.1038/nclimate1879>
- Carpenter KE, Abrar M, Aeby G, Aronson RB, Banks S, Bruckner A, Chiriboga A, Cortés J, Delbeck C, DeVantier L, et al. 2008. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science.* 321(5888):560–563.
<https://doi.org/10.1126/science.1159196>
- Chávez-Comparán JC, Patiño-Barragán M, Calderón-Riveroll G, Lezama-Cervantes C, Lara-Chávez B, Ibarra-Casillas M, Bautista-Laureano S. 2010. Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Rev Cub Inves Pesq.* 27(1):72–78.
- Cheney KL, Côté IM. 2003. Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. *J Exp Mar Biol Ecol.* 287(1):1–12.
[https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(02\)00500-2](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(02)00500-2)
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol.* 18(1):117–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. *PRIMER V5: User Manual/Tutorial*. Plymouth (UK): PRIMER-E Plymouth. 192 p.
- Clarke KR, Warwick RM. 1994. *Change in Marine Communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth (UK): PRIMER-E Plymouth. 176 p.
- Colwell RK. 2013. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.1.0: University of Connecticut: accessed 2019 Jul 25. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
- Del Moral-Flores LF, Anislado-Tolentino V, Martínez-Ramírez E, Pérez-Ponce de León G, Ramírez-Antonio E, González-Medina G. 2017. *Ictiofauna marina de Oaxaca, México: listado sistemático y afinidades zoogeográficas = Marine ichthyofauna from Oaxaca, Mexico: systematic checklist and zoogeographic affinities*. *Acta Universitaria.* 27(1):3–25.
<https://doi.org/10.15174/au.2017.1069>
- Dominici-Arosemena A, Wolff M. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol Mar Res.* 60(4):287–305.
<https://doi.org/10.1007/s10152-006-0045-4>
- Ferrari R, Malcolm HA, Byrne M, Friedman A, Williams SB, Schultz A, Jordan AR, Figueira WF. 2018. Habitat structural complexity metrics improve predictions of fish abundance and distribution. *Ecography.* 41(7):1077–1091.
<https://doi.org/10.1111/ecog.02580>
- Fiedler PC, Talley LD. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog Oceanogr.* 69(2–4):143–180.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J Anim Ecol.* 12(1):42–58.
<https://doi.org/10.2307/1411>
- Fisher R, O’Leary RA, Low-Choy S, Mengersen K, Knowlton N, Brainard RE, Caley MJ. 2015. Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Curr Biol.* 25(4):500–505.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, Ferreira CE, Zalmon IR. 2007. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environ Biol Fishes.* 78(2):147–160.
- Fricke R, Eschmeyer WN, Fong JD. 2020b. *Genera/Species by family/subfamily in Eschmeyer’s catalog of fishes*. California: California Academy of Sciences: accessed 2021 Feb 11. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Fricke R, Eschmeyer WN, Van der Laan R. 2020a. *Eschmeyer’s catalog of Fishes, electronic version*. California: California Academy of Sciences: accessed 2019 Feb 3. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Froese R, Pauly D. 2019. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. Place unknown: Fishbase: accessed 2019 Jan 15. www.fishbase.org
- Galván-Villa CM, Arreola-Robles JL, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México = Reef fish assemblages and their relation with the benthic habitat of Isabel Island, Nayarit, México. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 45(2):311–324.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572010000200013>
- Galván-Villa CM, López-Uriarte E, Arreola-Robles JL. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica.* 21(2):135–146.
- Galván-Villa C, Ríos-Jara E, Bastida-Izaguirre D, Hastings PA, Balart EF. 2016. Annotated checklist of marine fishes from the Sanctuary of Bahía Chamela, Mexico with occurrence and biogeographic data. *ZooKeys.* 554:139–157.
<http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.554.6106>
- Garpe KC, Öhman MC. 2003. Coral and fish distribution patterns in Mafia Island Marine Park, Tanzania: fish–habitat interactions. *Hydrobiologia.* 498:191–211.
- Giakoumi S, Kokkoris GD. 2013. Effects of habitat and substrate complexity on shallow sublittoral fish assemblages in the Cyclades Archipelago, North-eastern Mediterranean Sea. *Mediterr Mar Sci.* 14(1):58–68.
- Glynn PW, Leyte-Morales GE. 1997. Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev Biol Trop.* 45(3):1033–1047.
- Graham NAJ, Jennings S, MacNeil M, Mouillot D, Wilson SK. 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature.* 518(7537):94–97.
<https://doi.org/10.1038/nature14140>
- Graham NAJ, Nash KL. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs.*

- 32(2):315–326.
<https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Granja-Fernández MR, López-Pérez RA. 2008. Sedimentación en comunidades arrécales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Rev Biol Trop*. 56(3):1179–1187.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v56i3.5702>
- Gratwicke B, Speight MR. 2005a. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol*. 66(3):650–667.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00629.x>
- Gratwicke B, Speight MR. 2005b. Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Mar Ecol Prog Ser*. 292:301–310.
<https://doi.org/10.3354/meps292301>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron*. 4(1):1–9.
- Harborne AR, Mumby PJ, Kennedy EV, Ferrari R. 2011. Biotic and multi-scale abiotic controls of habitat quality: their effect on coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser*. 437:201–214.
<https://doi.org/10.3354/meps09280>
- Hixon MA. 2009. Garden of ghosts. In: Hayes R (ed.), *Thoreau's legacy: American stories about global warming*. Cambridge (MA): Union of Concerned Scientists/Penguin Classics Book Partnership. p. 50–51.
- Hobson ES. 1991. Trophic relationships of fishes specialized to feed on zooplankters above coral reefs. In: Sale PF (ed.), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. San Diego (CA): Academic Press, Inc. p. 69–95.
<https://doi.org/10.1016/b978-0-08-092551-6.50009-x>
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC, et al. 2018a. Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*. 359(6371):80–83.
<https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Hughes TP, Kerry JT, Baird AH, Connolly SR, Dietzel A, Eakin CM, Heron SF, Hoey AS, Hoogenboom MO, Liu G, et al. 2018b. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*. 556:492–496.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Jackson JBC, Donovan MK, Cramer KL, Lam VV (eds.). 2014. *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012*. Gland (Switzerland): International Union for Conservation of Nature, Global Coral Reef Monitoring Network. 306 p.
- Juárez-Hernández LG, Tapia-García M. 2017. Variación espacial en número de especies, abundancia y diversidad de peces en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Rev Biol Trop*. 65(4):1407–1418.
<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v65i4.27637>
- Juárez-Hernández LG, Tapia-García M. 2018a. Listado ictiofaunístico de las bahías del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. *Arx misc zool*. 16:96–111.
<https://doi.org/10.32800/amz.2018.16.0096>
- Juárez-Hernández LG, Tapia-García M. 2018b. Cambios en la comunidad de peces por efecto del desarrollo costero en el Parque Nacional Huatulco (México). *Rev Biol Trop*. 66(4):1569–1579.
<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i4.31908>
- Juárez-Hernández LG, Tapia-García M, Luna-Monsivais B. 2013. Estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta, Huatulco, Oaxaca = Structure of fish communities in Maguey and Cacaluta bays, Huatulco, Oaxaca. *Rev Mex Bio*. 84(4):1243–1257.
<https://doi.org/10.7550/rmb.28910>
- Komyakova V, Munday PL, Jones GP. 2013. Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *Plos one*. 8:e83178.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083178>
- Lara-Lara JR, Robles-Jarero EG, Bazán-Guzmán MC, Millan-Núñez E. 1998. Productividad del fitoplancton. In: Tapia-García M (ed.), *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*. Mexico: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. p. 51–58.
- Levin PS, Tolimieri N, Nicklin M, Sale PF. 2000. Integrating individual behavior and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behav Ecol*. 11(5):565–571.
<https://doi.org/10.1093/beheco/11.5.565>
- Lingo ME, Szedlmayer ST. 2006. The influence of habitat complexity on reef fish communities in the northeastern Gulf of Mexico. *Environ Biol Fish*. 76(1):71–80.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9009-4>
- Lirman D, Glynn PW, Baker AC, Leyte-Morales GE. 2001. Combined effects of three sequential storms on the Huatulco coral reef tract, Mexico. *Bull Mar Sci*. 69(1):267–278.
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Aparicio-Cid C, Zepeta-Vilchis RC, Torres-Huerta AM, Benítez-Villalobos F, López-López DA, Cruz-Antonio C, Valencia-Méndez O. 2014. Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Rev Mex Bio*. 85(4):1145–1159.
<https://doi.org/10.7550/rmb.43848>
- López-Pérez A, Granja-Fernández R, Valencia-Méndez O, Aparicio-Cid C, Torres-Huerta AM, Barrientos-Luján NA, Benítez-Villalobos F, Hernández L. 2019. Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. In: Ibanez A (ed.), *Mexican Aquatic Environments*. Switzerland: Springer. p. 119–144.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-11126-7_5
- López-Pérez A, Guendulain-García S, Granja-Fernández R, Hernández-Urraca V, Galván-Rowland L, Zepeta-Vilchis R, López-López D. 2016. Reef community changes associated with the 2009–2010 El Niño in the southern Mexican Pacific. *Pac Sci*. 70(2):175–190.
<https://doi.org/10.2984/70.2.4>
- López-Pérez RA, Calderón-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>
- López-Pérez RA, Hernández-Ballesteros LM. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western México. *Bull Mar Sci*. 75(3):453–472.
- López-Pérez RA, Hernández-Ballesteros LM, Herrera-Escalante T. 2002. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, Bahías de Huatulco, Oaxaca. *Ciencia y Mar*. 16(6):33–38.
- López-Pérez RA, López Pérez-Maldonado I, López-Ortiz AM, Barranco-Servin LM, Barrientos-Villalobos J, Leyte-Morales GE. 2010. Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa*. 2422(1):53–62.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2422.1.5>
- Lubchenco J, Grorud-Colvert K. 2015. Making waves: The science and politics of ocean protection. *Science*. 350(6259):382–383.
<https://doi.org/10.1126/science.aad5443>
- Lluch-Cota SE, Álvarez-Borrego S, Santamaría-del-Ángel EM, Müller-Karger FE, Hernández-Vázquez S. 1997. The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: spatial and temporal variation of satellite-derived photosynthetic pigments = El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: Variación espaciotemporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Cienc Mar*. 23(3):329–340.
<http://doi.org/10.7773/cm.v23i3.809>

- Luckhurst BE, Luckhurst K. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar Biol.* 49(4):317–323.
<https://doi.org/10.1007/bf00455026>
- Ludt WB, Bernal MA, Kenworthy E, Salas E, Chakrabarty P. 2019. Genomic, ecological, and morphological approaches to investigating species limits: A case study in modern taxonomy from Tropical Eastern Pacific surgeonfishes. *Ecol Evol.* 9(7):4001–4012.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5029>
- Martínez-Meyer E, Sosa-Escalante JE, Álvarez-Noguera F. 2014. El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Rev Mex Bio.* S85:1–9.
<https://doi.org/10.7550/rmb.43248>
- Mazzucco ACA, Stelzer PS, Bernardino AF. 2020. Substrate rugosity and temperature matters: patterns of benthic diversity at tropical intertidal reefs in the SW Atlantic. *PeerJ.* 8:e8289.
<https://doi.org/10.7717/peerj.8289>
- Messmer V, Jones GP, Munday PL, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Brooks AJ. 2011. Habitat biodiversity as a determinant of fish community structure on coral reefs. *Ecology.* 92(12):2285–2298.
<https://doi.org/10.1890/11-0037.1>
- Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA. 1998. Dinámica y estructura termohalina. In: Tapia-García M (ed.). *El Golfo de Tehuantepec: El Ecosistema y sus Recursos.* Mexico: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. p. 13–26
- Mumby PJ, Edwards AJ, Arias-González JE, Lindeman KC, Blackwell PG, Gall A, Gorczynska MI, Harborne AR, Pescod CL, Renken H, et al. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature.* 427(6974):533–536.
<https://doi.org/10.1038/nature02286>
- Munday PL. 2000. Interactions between habitat use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes of the genus *Gobiodon*. *Environ Biol Fish.* 58(4):355–369.
<https://doi.org/10.1023/a:1007689314926>
- Munday PL. 2004. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biol.* 10(10):1642–1647.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00839.x>
- Myers MC, Wagner J, Vaughan C. 2011. Long-term comparison of the fish community in a Costa Rican rocky shore marine reserve. *Rev Biol Trop.* 59(1):233–246.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v59i1.3193>
- Nanami A, Nishihira M. 2002. The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: Effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. *Environ Biol Fish.* 63(4):353–372.
<https://doi.org/10.1023/a:1014952932694>
- Nanami A, Nishihira M, Suzuki T, Yokochi H. 2005. Species-specific habitat distribution of coral reef fish assemblages in relation to habitat characteristics in an Okinawan coral reef. *Environ Biol Fish.* 72(1):55–65.
<https://doi.org/10.1007/s10641-004-4188-3>
- Oakley-Cogan A, Tebbett SB, Bellwood DR. 2020. Habitat zonation on coral reefs: Structural complexity, nutritional resources and herbivorous fish distributions. *PLOS ONE.* 15:e0233498.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233498>
- Ostrander GK, Armstrong KM, Knobbe ET, Gerace D, Scully EP. 2000. Rapid transition in the structure of a coral reef community: The effects of coral bleaching and physical disturbance. *Proc Natl Acad Sci.* 97(10):5297–5302.
<https://doi.org/10.1073/pnas.090104897>
- Perrings C, Naeem S, Ahrestani FS, Bunker DE, Burkill P, Canziani G, Elmquist T, Fuhrman JA, Jaksic FM, Kawabata Z, et al. 2011. Ecosystem services, targets, and indicators for the conservation and sustainable use of biodiversity. *Front Ecol Environ.* 9(9):512–520.
<https://doi.org/10.1890/100212>
- Plaisance L, Caley MJ, Brainard RE, Knowlton N. 2011. The diversity of coral reefs: What are we missing? *Plos One.* 6(10):e25026.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025026>
- Samoilys M, Roche R, Koldey H, Turner J. 2018. Patterns in reef fish assemblages: Insights from the Chagos Archipelago. *Plos One.* 13:e0191448.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191448>
- Shannon CE, Weaver W. 1963. *The mathematical theory of communication.* Illinois: University of Illinois Press. 144 p.
- Soberón MJ, Llorente BJ. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv Biol.* 7(3):480–488.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- Ramírez-Gutiérrez M, Tapia-García M, Ramos-Santiago E, Ulloa R. 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Rev Chil Hist Nat.* 80(4):419–430.
<http://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000400003>
- Ramos-Santiago E, Tapia-García M. 2017. Estructura de la comunidad de peces en la bahía la Entrega. Oaxaca, México. *Bol Inves Mar Cos.* 46(1):7–28.
<https://doi.org/10.25268/bimc.invemmar.2017.46.1.708>
- Robertson DR, Allen GR. 2015. *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0.* Balboa (Panama): Instituto de Investigaciones Tropicales: accessed 2019 Jan 25. <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/pages>
- Robles-Zavala E, Chang-Reynoso AG. 2018. The recreational value of coral reefs in the Mexican Pacific. *Ocean Coast Manage.* 157:1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.02.010>
- Rodríguez-Sánchez EO. 2006. Interpretación oceanográfica de una zona costera de México usando imágenes de satélite de la temperatura de la superficie del mar. Informe final de servicio social: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Mexico. 17 p.
- Tapia-García M, García-Abad MC, Carranza-Edwards A, Vázquez-Gutiérrez F. 2007b. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofis Int.* 46(4):249–260.
<https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2007.46.4.49>
- Tapia-García M, Stender K, Juárez-Hernández LG. 2007a. Guía de identificación de los corales pétreos de las Bahías de Huatulco. Colección “Manuales de Identidad de la CONANP”. Mexico: CONANP-SEMARNAT. 15 p.
- Thomson DA, Findley LT, Kerstitch AN. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez: the rocky-shore fishes of the Gulf of California. Texas (USA): University of Texas Press. 407 p.
- Tokeshi M, Arakaki S. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia.* 685:27–47.
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0832-z>
- Trasviña A, Barton ED, Vélez HS, Brown J. 2003. Frontal subduction of a cool surface water mass in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofis Int.* 42(1):101–114.
<https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2003.42.1.364>
- Tratalos JA, Austin TJ. 2001. Impacts of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. *Biol Conserv.* 102(1):67–75.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00085-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00085-4)
- Walther BA, Moore JL. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography.* 28(6):815–829.
<https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04112.x>

Received 17 December 2020,
 accepted 23 April 2021.