

# **Universidad de Costa Rica**

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Programa de Licenciatura en Biología  
con énfasis en Recursos Acuáticos

## **Caracterización de la ictiofauna de los sustratos duros de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica**

Raúl E. Rojas Figueroa

Tesis presentada como requisito parcial para optar por el título de Licenciado

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

20 de agosto de 2001

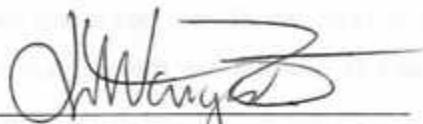
*"De pronto vi pobladas las regiones  
de intensidad, de formas aceradas,  
bocas como una línea que cortaba,  
relámpagos de plata sumergida,  
peces de luto, peces ojivales,  
peces de firmamento tachonado,  
peces cuyos lunares resplandecen,  
peces que cruzan como escalofríos,  
blanca velocidad, ciencias delgadas  
de la circulación, bocas ovales  
de la carnicería y el aumento."*

Pablo Neruda  
Canto General

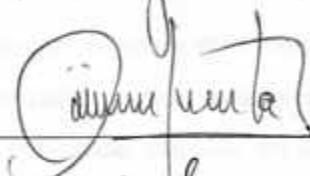
Esta tesis fue aprobada por la comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciado.

Miembros del Tribunal Examinador:

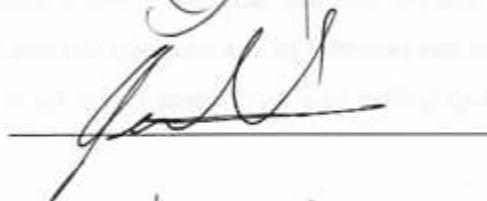
Prof. José A. Vargas Zamora, Ph.D.  
Director del Comité Asesor



Prof. Juan Bautista Chavarria, M.Sc.  
Miembro del Comité



Prof. Gerardo Umaña, M.Sc.  
Miembro del Comité



Prof. Jorge Cortés Núñez, Ph.D.  
Miembro del Tribunal



Prof. Daniel Briceño, M.Sc.  
Director de la Escuela de Biología



Raúl E. Rojas Figueroa  
Postulante



Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 20 de agosto de 2001

## DEDICATORIA

Varias personas son merecedoras de que les dedique este trabajo. Especialmente mi madre, cuyo gran sacrificio material y personal fue lo que verdaderamente me permitió concluir los estudios. Pero sería un poco injusto dedicarlo sólo a ella, pues dejaría sin mención a aquellos profesores que tomaron el riesgo de ir contra la corriente y me dieron su apoyo durante tanto tiempo. También a los pocos compañeros de estudio que aceptaron mi amistad y que al corresponderla, sin saberlo me dieron el aliento que tanto necesitaba cuando las cosas se ponían difíciles. Y a mi ausente amiga T., donde ahora se encuentre, quien me infundió el valor y la determinación para regresar a las aulas luego de años de ausencia.

Pero creo que sobre todo debo dedicarlo los docentes que en uno u otro momento de mi vida han tratado de desanimarme y me han juzgado sólo por mis notas; a ellos, quienes no entienden que un estudiante es mucho más que una calificación o una estadística, también les doy mi más sincera gratitud y les dedico este estudio, pues hoy que veo que pese a ellos continuó con mi vida y eso me hace saberme más fuerte y confiado. Esto es tal vez el aprendizaje más valioso que alguien haya podido darme.

## RESUMEN

Se determinó la abundancia, composición y distribución de 71 especies en 28 familias de la ictiofauna asociada a los arrecifes coralinos y costas rocosas de la parte interna de Golfo Dulce, Costa Rica, mediante censos visuales diurnos en 44 transectos de banda distribuidos en 16 sitios realizados entre febrero y abril de 1996. Se calculó la densidad en número de individuos por unidad de área y se midió: profundidades inicial y final del transecto, pendiente media e índice morfométrico del sustrato (IM); también se hizo algunas observaciones sobre la condición del sustrato.

Labridae y Pomacentridae fueron las familias más numerosas en especies e individuos. Once especies concentraron 90,24% de la abundancia, el resto se encontraron en densidades bajas. *Halichoeres melanotis*, *H. chierchiae* y *Caranx sexfasciatus* fueron las tres más densas, que acumularon conjuntamente 56,29% de la abundancia. En general hubo gran variabilidad de la densidad de las especies. Las de mayor distribución fueron *Abudefduf troschelii*, *Stegastes acapulcoensis*, *H. chierchiae*, *Thalassoma lucasanum* y *Scarus ghobban*. La diversidad ( $H'$ ) y equitatividad ( $J$ ) por estación de muestreo fueron de bajas a moderadas;  $H'$  varió entre 0,32 y 2,41,  $J$  entre 0,12 y 0,84, generalmente entre 0,4 y 0,5. El índice de predominio de Simpson generalmente fue poco menos que 0,32, pero en una estación alcanzó 0,89.

Se hizo un análisis multivariado de los datos mediante clasificación por agrupamiento jerárquico aglomerativo, con confirmación por ordenamiento mediante gradación multidimensional estandarizada (MDS) y análisis de componentes principales (PCA), aplicados a matrices de similitud por índice de Bray-Curtis sobre una selección de las 40 especies más abundantes y con mayor distribución. Se agrupó los sitios muestrados según las características del sustrato o de acuerdo con las densidades de las especies; también para determinar si existen asociaciones de especies características.

Las estaciones se segregaron en dos grupos principales según las características morfométricas del sustrato, para lo que el IM y la pendiente explicaron 85,6% de la variación, pero contra lo esperado, el agrupamiento no tuvo mucha relación con el tipo de material que constituye el sustrato. Según las densidades y distribución de las especies, el agrupamiento fue más heterogéneo y no coincidió mucho con el obtenido según las características del sustrato. Las asociaciones de especies fueron diferentes en el número de especies que las constituyeron y en su distribución y no se dilucidó características particulares en las especies que las definen.

Tanto localmente como en el contexto regional del Pacífico oriental, el número de especies encontradas se considera bajo. Se proponen como hipótesis para explicar la baja diversidad: 1) en general los arrecifes y costas rocosas tienen extensiones muy pequeñas y sin zonación estructural del hábitat, 2) los sustratos coralinos tienen una heterogeneidad estructural moderada, 3) la baja densidad de piscívoros grandes que regulan la abundancia de otras especies, tal vez por causa de la pesca comercial excesiva y 4) la limitada productividad de Golfo Dulce, en vista de la exigua abundancia de peces planctófagos.

Se observó una ligera distribución diferencial de carnívoros, herbívoros y omnívoros, para lo que el grado de exposición al oleaje es tal vez la causa principal, pero en general el principal factor determinante de la distribución de la mayoría de las especies fue la configuración espacial del sustrato, en combinación con la pendiente y la exposición al oleaje.

**Descriptores:** ictiofauna, ecología, diversidad, arrecifes, sustratos duros, Golfo Dulce, métodos multivariados.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. José A. Vargas por su generosa asesoría y consejo durante el desarrollo de este trabajo, así como a los profesores Gerardo Umaña, M.Sc. y Juan Bta. Chavarria, M.Sc., por sus oportunos comentarios y sugerencias. También al Dr. Jorge Cortés, por su muy cuidadosa revisión del manuscrito.

Al Dr. Oscar Quirós University of Kansas Environmental Studies Program in Golfito, Costa Rica, por el apoyo logístico, así como a los estudiantes y compañeros del programa que ayudaron con las mediciones de campo de este estudio.

Al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) por el uso de equipo y programas de cómputo para el análisis de los datos.

Un reconocimiento especial a la Sra. Maritza Solano por los muchos favores e invaluables servicios prestados, sin su desinteresada intervención no habría entendido ni sobrevivido los procedimientos administrativos con los que hube de lidiar durante el desarrollo de la tesis.

## ÍNDICE GENERAL

	Pág.
Miembros del Tribunal	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Índice de figuras	vii
Índice de cuadros	viii
Resumen	ix
Introducción	1
Algunas características de Golfo Dulce y de su biota	1
Algunas observaciones sobre el conocimiento actual de la ictiofauna de Golfo Dulce	3
Objetivos	5
Materiales y métodos	6
Muestreos y mediciones	6
Análisis de los datos	10
Resultados	13
Abundancia y diversidad de especies	13
Clasificación y ordenamiento de las estaciones de acuerdo con el sustrato	19
Clasificación y ordenamiento de las estaciones de acuerdo con la composición de la ictiofauna	24
Asociaciones de especies	28
Discusión	33
Referencias	44
Apéndices	53

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
1. Mapa de Golfo Dulce con las estaciones de muestreo en arrecifes de la parte interna.	7
2. Comparación de las estaciones de muestreo en términos de densidad de peces, especies encontradas y diversidad.	17
3. Dendrograma de clasificación de estaciones de muestreo por análisis de conglomerados, según las características morfométricas del sustrato.	21
4. Diagrama de ordenamiento por MDS de las estaciones de muestreo, según las características morfométricas del sustrato.	22
5. Diagrama de ordenamiento por PCA de las estaciones de muestreo, según las características morfométricas del sustrato.	23
6. Dendrograma de clasificación de estaciones de muestreo por análisis de conglomerados, según la densidad y distribución de 40 especies selectas de peces.	25
7. Diagrama de ordenamiento por MDS de las estaciones de muestreo, según la densidad y distribución de 40 especies selectas de peces	26
8. Dendrograma de clasificación por análisis de conglomerados de 40 especies selectas de peces, según su densidad y distribución en los sitios de muestreo.	29
9. Diagrama de ordenamiento por MDS de las estaciones de muestreo de 40 especies selectas de peces, según su densidad y distribución en los sitios de muestreo	30
10. Distribución de especies de peces, por orden decreciente de densidad promedio en los arrecifes de la parte interna de Golfo Dulce.	33
11. Relación entre número acumulado de especies y área muestreada según números de transectos y estaciones, con curvas de rarefacción.	35

## ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
1. Estaciones de muestreo en los arrecifes.	6
2. Abundancia y dispersión de las especies de peces observadas durante los muestreos.	14
3. Índices de correlación de Pearson entre indicadores de abundancia y dispersión de peces de arrecife.	16
4. Índices de correlación de Pearson entre indicadores de diversidad y densidad de peces por estación de muestreo.	19
5. Características morfométricas del sustrato en las estaciones de muestreo.	20
6. Asociaciones de 40 especies selectas de peces según el análisis de conglomerados aglomerativo jerárquico y ordenamiento por MDS.	31

## INTRODUCCIÓN

El Golfo Dulce es un cuerpo de agua costero de unos 50 km de largo y 10 a 15 km de ancho, con orientación noroeste – sureste, que se localiza aproximadamente entre 8° 27' y 8°45' N y entre 83°07' y 83°30' O, sobre la costa Pacífica suroeste de Costa Rica. Su superficie se ha calculado en aproximadamente 680 km<sup>2</sup> (Cortés 1990) y la de su "cuenca" continental en 2050 km<sup>2</sup>, incluido el espejo de agua (Wolff *et al.* 1996). Estas dimensiones lo hacen uno de los principales cuerpos de agua costeros del país. Sin embargo, y al contrario del Golfo de Nicoya, que es uno de los mejor conocidos a escala mundial (Vargas 1995), Golfo Dulce permanece todavía en un estado comparativamente incipiente de conocimiento científico.

### **Algunas características del Golfo Dulce y de su biota.**

Golfo Dulce es una bahía de origen tectónico, cuya característica morfológica más relevante es una entrada somera ("sill") de aproximadamente 60 m de profundidad, que delimita una sima submarina orientada hacia la parte interna (noreste) del golfo, con paredes casi verticales que corresponden a fallas tectónicas de hasta unos 150 m de alto (Hebbeln *et al.* 1996). Esta configuración reduce significativamente el flujo de agua que ingresa desde mar abierto y limita el recambio en la parte interna. Esto tiene como efecto una muy baja concentración de oxígeno disuelto en profundidades mayores a 100 m; puede presentarse anoxia entre 140 y 170 m, y desde allí hasta el fondo, en una cuenca de aproximadamente 210 m de profundidad (Richards *et al.* 1971). Esta condición hace de Golfo Dulce uno de los tres únicos cuerpos de agua costeros anóxicos conocidos en la zona tropical (Richards 1965, Deuser 1975) y tiene importantes consecuencias sobre la biota de su parte profunda, como lo había señalado Nichols-Driscoll (1976), todo lo cual hace del Golfo Dulce un ecosistema muy singular y digno de estudio.

La anoxia es interrumpida ocasionalmente por entradas de agua más densa a profundidades medias, que luego se hunde por la parte norte del golfo. Estas entradas de agua aportan nitratos y un poco de oxígeno, que promueve la oxidación de materia orgánica y de H<sub>2</sub>S y previene el desarrollo de un ambiente reductor en la parte profunda (Richards *et al.* 1971, Thamdrup *et al.* 1996), fenómeno en el que posiblemente hay participación de algún tipo de actividad bacteriana (Kuever *et al.* 1996). Este estrés intermitente y variable por déficit de oxígeno disuelto hace que la macroinfauna bentónica tenga menor abundancia y diversidad en el fondo de la cuenca que en otras

áreas más someras del golfo o que en sitios a profundidades similares pero fuera de Golfo Dulce, con predominancia de especies que posiblemente son tolerantes a las bajas concentraciones de  $O_2$  (Nichols-Driscoll 1976, León & Vargas 1998). Tal vez por la misma causa los crustáceos están casi ausentes en esta cuenca y en general, Golfo Dulce es más pobre que el Golfo de Nicoya en términos de biomasa por unidad de área y riqueza de especies (Jesse 1996). Asimismo, la ictiofauna del fondo se considera empobrecida, con predominio de individuos pequeños que se encuentran en bajas densidades y que forman tipos de asociaciones exclusivas del Golfo Dulce (Wolff 1996).

Como las aguas anóxicas prevalecen solamente en las partes profundas, ha sido posible el desarrollo de arrecifes coralinos en las márgenes del golfo. Éstos tienen la particularidad de que son pauciespecíficos, con predominio de *Porites lobata* (Cortés 1990, Cortés *et al.* 1994), si bien durante el Holoceno hubo predominio de algunas especies racemosas (Cortés *et al.* 1994); algunos llegan a medir más de una hectárea, extensión considerable en el Pacífico oriental (Glynn *et al.* 1983, Cortés & Murillo 1985). El conjunto de estas características hace de las comunidades coralinas del Golfo Dulce un sitio único en la costa Pacífica de Costa Rica.

Cortés (1990) divide los arrecifes en dos grupos:

1. parte interna, hacia el norte del golfo (Punta Islotes y Punta Bejuco), con menor diversidad de especies de coral, relieve del fondo pronunciado, baja cobertura de coral vivo y alta de coral muerto,
2. parte externa, hacia el sur del golfo (Sándalo y Punta El Bajo), con mayor diversidad de corales, relieve del fondo poco pronunciado y alta cobertura de coral vivo. Cerca de esta zona, hubo un arrecife vivo, al menos hasta 1975, que hoy se encuentra cubierto por sedimentos venidos del río Tigre (Cortés & Murillo 1985).

En la actualidad, gran parte de estos arrecifes se encuentra bajo el impacto directo de la sedimentación de material terrígeno muy fino, principalmente latosoles (Cortés 1990), que son arrastrados por ríos, especialmente el Esquinas. Los sedimentos provienen de terrenos deforestados o dedicados a la agricultura y de caminos construidos en suelos inestables cercanos (Cortés & Murillo 1985) e incluso, algunos derrumbes han caído directamente sobre los arrecifes (Cortés 1991).

La exigua biota en la parte profunda de la cuenca interna, acompañada de formaciones coralinas y manglares en los márgenes del Golfo Dulce, más una actividad pesquera (que tiene una componente pelágica importante) concentrada en las partes más superficiales y que generalmente no sobrepasa 100 m de profundidad (Campos 1989), sugiere un ambiente en el que se mezclan características oceánicas y estuarinas o costeras, con algún predominio de las primeras.

Esto también se nota en algunos componentes del zooplancton de Golfo Dulce. Por ejemplo, von Wangelin & Wolff (1996) encontraron una biomasa pláncica por unidad de volumen mayor en la parte externa que en la interna (al contrario del Golfo de Nicoya), junto con una mezcla de elementos oceánicos y neríticos presentes en el zooplancton costero. También Morales (1996) indica que la distribución de los copépodos tiene un carácter más bien oceánico, especialmente en la parte externa del golfo. Así mismo, con base en el predominio de especies grandes de quetognatos y en los espectros de biomasa más continuos y de mayor ámbito que tiene Golfo Dulce, Hossfeld (1996) afirma que este cuerpo de agua es más pelágico que el Golfo de Nicoya. La presencia de quetognatos grandes holopláncicos (que tienen preferencia por el ambiente oceánico) en la parte interna del Golfo Dulce, es indicadora de una invasión de aguas oceánicas, al menos durante la estación seca. Para Molina-Ureña (1996), el ictioplancton de Golfo Dulce es también más pelágico que el del Golfo de Nicoya, pero a la vez contiene larvas de lo que sería una ictiofauna típica de un ambiente de arrecife coralino, especialmente en la parte interna, aunque no se ha encontrado una zonación distintiva. La composición del ictioplancton, simultáneamente arrecifal y pelágica, sugiere una asociación de plancton poco común para aguas costeras tropicales.

Además, el carácter oceánico parece ser más constante durante el año, lo que da a Golfo Dulce una condición exclusiva en la costa Pacífica de Costa Rica, al contrario de otros cuerpos de agua costeros (por ejemplo, el Golfo de Papagayo) donde la aparición de masas de agua oceánica es un fenómeno meramente estacional. Todo esto es congruente con el modelo trófico teórico de Golfo Dulce elaborado por Wolff *et al.* (1996), en el que destaca un flujo de biomasa y energía dentro del componente pelágico del ecosistema, aunque se encuentra en la zona costera.

#### **Algunas observaciones sobre el conocimiento actual de la ictiofauna del Golfo Dulce.**

Se han llevado a cabo muy pocas investigaciones sobre este tema. Entre 1987 y 1988, Campos (1989) hizo un estudio descriptivo de las pesquerías comerciales del Golfo Dulce mediante datos de capturas pesqueras y muestreos de campo. Aquella investigación pretendía describir la

distribución de la producción pesquera por zonas y por ámbitos de profundidad, discernir cambios estacionales y espaciales en la abundancia de las especies e identificar sus patrones de reclutamiento. Aunque sus resultados no son absolutamente concluyentes y tienen algún sesgo (se analizó estadísticamente las capturas totales sin estandarizarlas como densidad de biomasa o número de individuos, abundancia relativa o captura por unidad de esfuerzo pesquero, lo que justificaría un nuevo análisis estadístico completo de sus datos), algunos hechos pueden dilucidarse en este estudio. Por ejemplo, hay cierta relación entre el tipo de especies capturadas, la zona de pesca, el tipo de sustrato y la profundidad. Como es de esperar, la mayor parte de las capturas (87%) provino de zonas poco profundas, principalmente de la parte externa y de la margen oriental del Golfo Dulce, o de áreas cercanas a las desembocaduras de los mayores ríos. También, 35 de las 177 especies identificadas durante este estudio concentraron 4/5 partes de las capturas y hubo una alta dominancia de unas pocas especies, que son las más euribáticas pero que también suelen concentrarse a menos de 30 m de profundidad. Según este estudio, las especies más abundantes son la macarela (*Scomberomorus sierra*), el tiburón martillo (*Sphyrna lewini*), algunos jureles (Carangidae), los pargos (Lutjanidae), los róbalos (Centropomidae), la corvina agria (*Micropogonias altipinnis*), la lisa (*Mugil curema*) y los roncadores (Haemulidae).

En diciembre de 1993 y febrero de 1994, Wolff (1996) recolectó peces demersales y bentónicos con redes de arrastre en varios sitios del litoral del Pacífico de Costa Rica. En Golfo Dulce encontró una comunidad con relativamente pocas especies: sólo 75 de las 242 recolectadas en el conjunto de todas las estaciones de muestreo durante la misma expedición (con un número teórico esperado de 306 especies). En la cuenca anóxica de Golfo Dulce se encontraron muy pocas especies y a densidades en biomasa y número de individuos sumamente reducidas. Allí predominaban peces muy pequeños, de los que *Cynoscion nanmus* (Sciaenidae) era el más representativo. Sin embargo, la ictiofauna en la entrada somera y en las estaciones más externas y menos profundas guarda cierta similitud con la de otras regiones del litoral Pacífico costarricense. Otros grupos importantes fueron *Synodus* spp. (Synodontidae) y los peces planos (v.g. Paralichthyidae y Achiridae). En general, las especies encontradas son eurióticas y altamente tolerantes a grandes ámbitos de variación en diversos factores ambientales. Ninguna especie es exclusiva de Golfo Dulce (Bussing & López 1996), pero algunos tipos de asociaciones de peces determinados por Wolff (1996) sí son únicos de Golfo Dulce. No se encontró una relación del

número de peces, biomasa y dominancia de las especies con factores abióticos como: temperatura, concentraciones de oxígeno disuelto y de nutrientes, profundidad.

De los peces de arrecifes, sólo se tiene una lista de las especies más representativas de las formaciones de coral, pero no de sitios con sustrato rocoso no coralino. Cortés (1992) menciona 24 especies en 14 familias, de las que Lutjanidae, Carangidae y Haemulidae son las más diversas y el Pomacentridae omnívoro *Abudefduf troschelli* se destaca como la más abundante en Punta Islotes. De éstas, 15 especies son de interés para la pesca artesanal comercial. *Acanthurus* sp. (el más abundante en Sándalo) y *Scarus ghobban* son hervívoros que limitan el desarrollo de algas y otras especies y tienen relevancia ecológica como depredadores de organismos bioerosionadores de coral.

## **Objetivos**

### **Objetivos generales**

Este es un estudio descriptivo cuyos objetivos generales son: 1) caracterizar la ictiofauna de los fondos duros en la parte interna de Golfo Dulce, según la posición geográfica dentro del golfo y en relación con algunas características del sustrato en el arrecife (v.g. coralino o rocoso, configuración morfológica compleja o simple) y 2) hacer una interpretación ecológica que explique la constitución de las asociaciones y la distribución de las especies en el área estudiada.

### **Objetivos específicos**

1. Determinar la composición de la ictiofauna observada en varios sitios con sustrato duro en la línea costera de la parte interna de Golfo Dulce, con base en la densidad de individuos.
2. Describir las diversidad de la ictiofauna en estos sitios.
3. Determinar si las especies de peces en los arrecifes forman asociaciones, según la abundancia y distribución de las especies.
4. Con base en la distribución y abundancia de las especies, determinar cuán similares son los sitios estudiados y si éstos pueden categorizarse según esta similitud.
5. Con base en algunas características del sustrato (heterogeneidad o complejidad morfológica del sustrato, pendiente media y ámbito de profundidades a las que se encuentra el sustrato duro), determinar cuán similares son los sitios estudiados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Muestreos y mediciones

Se determinó la densidad de los peces con censos visuales diurnos en 44 transectos rectilíneos de banda, distribuidos en 16 estaciones de muestreo en arrecifes someros a lo largo de la línea costera en la parte interna del Golfo Dulce. Los recuentos se hicieron siempre durante las mañanas (de las 8 a las 12 hrs.) y generalmente a media marea. La zona estudiada abarcó desde Punta Agua Fria, cerca de la entrada a la ensenada de Golfito, hasta Playa Sándalo, en la Península de Osa (Fig. 1). El muestreo fue aleatorio por bloques y se efectuó durante seis diferentes fechas, de febrero a abril de 1996; la localización y la condición del sustrato (vivo, rocoso, muerto) se detallan en el Cuadro 1.

CUADRO 1

*Estaciones de muestreo en sustratos duros, Golfo Dulce, parte interna.*

Número de estación	localidad	latitud N	longitud O	fecha de muestreo	transectos efectuados	tipo principal de sustrato
1	Punta Agua Fria	83° 12' 45,1"	8° 37' 49,5"	2-III-1996	3	rocoso
2	Punta Gallardo	83° 14' 19,1"	8° 37' 36,1"	2-III-1996	5	rocoso
3	Punta Gallardo (sección oeste)	83° 14' 52,6"	8° 38' 05,4"	16-III-1996	2	rocoso
4	Punta Encanto	83° 15' 16,3"	8° 39' 02,3"	16-III-1996	2	rocoso
5	Punta El Bajo	83° 16' 34,0"	8° 39' 29,1"	16-III-1996	3	rocoso y coralino vivo
6	Playa Cativo	83° 19' 16,7"	8° 40' 26,0"	24-II-1996	2	rocoso y coralino muerto
7	Punta Esquinas	83° 19' 52,6"	8° 41' 00,0"	24-II-1996	5	coralino muerto
8	Punta Medida – Isla Mogo	83° 22' 30,0"	8° 44' 01,0"	13-IV-1996	3	coralino vivo
9	Punta Iglesia Mayor	83° 22' 55,7"	8° 44' 23,4"	13-IV-1996	3	rocoso y coralino parcialmente muerto
10	Punta Islotes – Isla Copey	83° 23' 24,5"	8° 43' 53,3"	13-IV-1996	3	coralino parcialmente vivo
11	Punta Estrella	83° 25' 55,6"	8° 42' 55,6"	20-IV-1996	1	coralino muerto
12	Playa Chal	83° 26' 37,3"	8° 43' 23,3"	20-IV-1996	3	sedimentos suaves y rocoso
13	Punta Gruesa	83° 28' 13,7"	8° 43' 12,7"	20-IV-1996	2	rocoso
14	arrecife Sándalo, sección noreste	83° 20' 48,2"	8° 34' 38,9"	9-III-1996	2	coralino vivo
15	arrecife Sándalo, sección central	83° 20' 36,0"	8° 34' 36,4"	9-III-1996	3	coralino vivo
16	arrecife Sándalo, sección suroeste	83° 20' 21,3"	8° 34' 33,2"	9-III-1996	3	coralino vivo

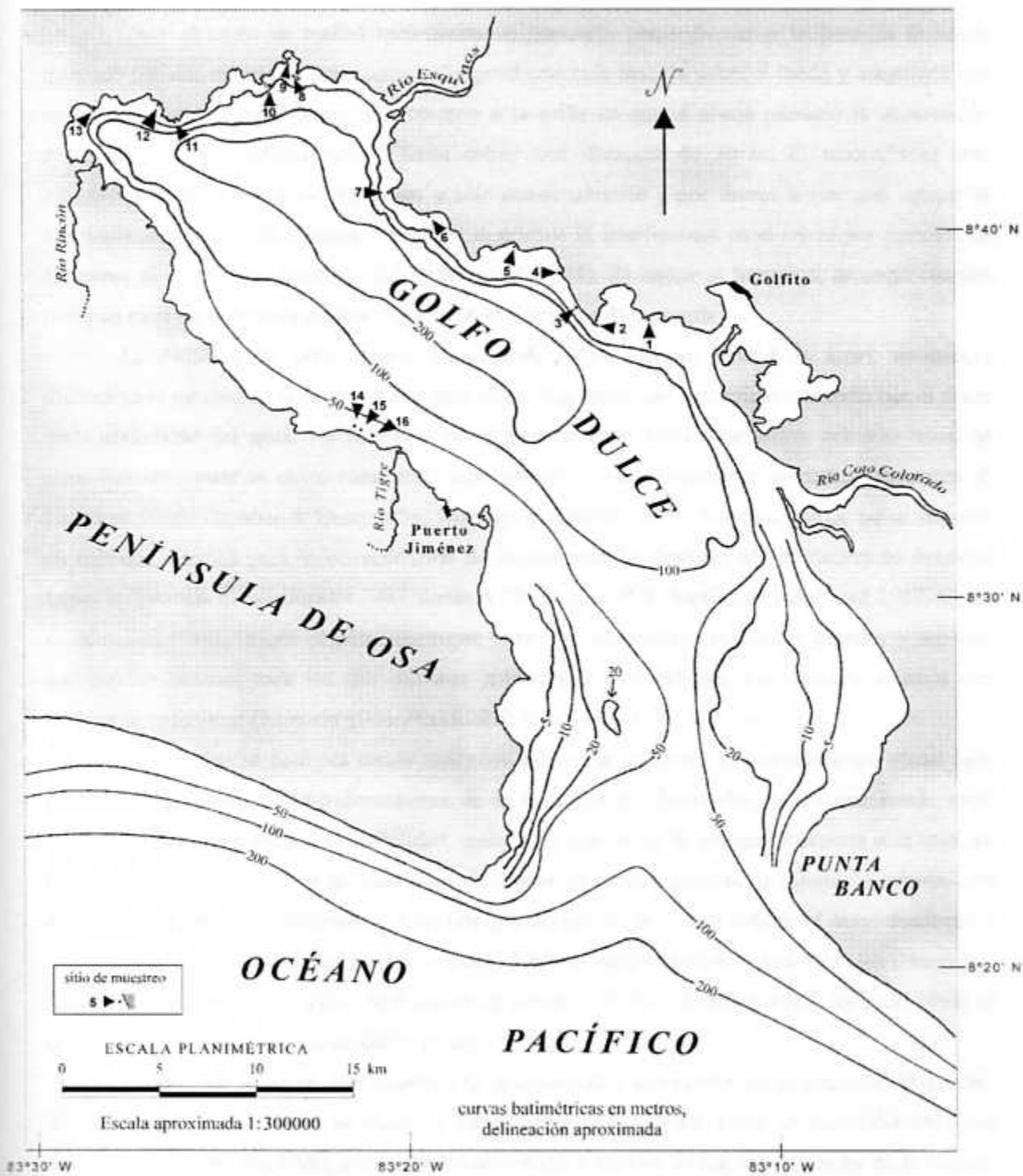


Fig. 1. Mapa de Golfo Dulce, con las estaciones de muestreo en sustratos duros de la parte interna. Véase el Cuadro 1 para una localización más precisa de los sitios estudiados.

Cada recuento se realizó recorriendo un transecto perpendicular a la línea de la costa, marcado por una cuerda de polietileno de longitud conocida tendida sobre el fondo y asegurada con pesos pequeños, desde el punto más cercano a la orilla en que el oleaje permitió la observación hasta el final del sustrato duro o hasta cubrir una distancia de 30 m. El recorrido se hizo generalmente mediante buceo a pulmón y sólo ocasionalmente y por breves lapsos con equipo de aire comprimido (SCUBA), para reducir en lo posible la interferencia en el censo por reacción de los peces al ruido y las burbujas (Chapman *et al.* 1974). Al seguir el transecto, se contó cuantos peces de cada especie fuera posible observar a ambos lados de la cuerda.

La densidad de cada especie (número de individuos por unidad de área), se calculó dividiendo el número total de peces contados entre el producto de la longitud transecto por el doble de la visibilidad del agua. No se estimó las distancias a los peces observados, como es usual en estos métodos, pues se quiso reducir el sesgo inherente a esta estimación subjetiva (Bohnsack & Bannerot 1986, Thresher & Gunn 1986, Jennings & Polunin 1995). También porque no se disponía de métodos alternos para la convalidación de censos visuales basados en estimación de densidad según la distancia al pez (Fowler 1987, Jones & Thompson 1978, McCormick & Choat 1987, Green & Alevison 1989), lo que es particularmente crítico al contabilizar individuos grandes o especies que forman bancos, para los que conviene aplicar una convalidación por métodos alternos con captura de individuos (Kulbicki 1988, Hickford & Schiel 1995).

En su lugar se optó por contar todos los individuos presentes dentro del campo visual (que fuesen identificables), independientemente de la distancia al observador, sobre una banda cuyo ancho está determinado por la visibilidad, medida *in situ* como la máxima distancia a la que era posible observar una lámina de plástico acrílico con un patrón definido de dibujos y colores, con ayuda de una escala en decímetros. Con este procedimiento se espera reducir el sesgo tendiente a sobreestimar la densidad de los peces que suele darse en condiciones de mayor turbidez (Harmelin-Vivien *et al.* 1985, Fowler 1987, McCormick & Choat 1987, Sale & Sharp 1987, Kulbicki 1998) lo que es una situación frecuente en Golfo Dulce.

Un posible sesgo en este muestreo es la tendencia a subestimar peces crípticos (Harmelin-Vivien *et al.* 1985), si bien se examinó detalladamente el sustrato sobre el ancho del transecto durante un segundo recorrido, efectuando movimientos a manera de zig-zag alrededor de la cuerda. Según Kulbicki (1998), otra fuente de error, no cuantificada, sería las diferencias en la detectabilidad de las especies y la tendencia de peces grandes a no alejarse del buzo tan rápidamente

como lo hacen otras más pequeñas, especialmente cuando no hay comportamiento adquirido resultante de la pesca comercial, esto último es una causa importante de sobreestimación de la densidad. Otro sesgo indeterminado es la dificultad del ojo humano para contar rápidamente individuos de especies que forman cardúmenes (Harmelin-Vivien *et al.* 1985), como ocurrió con los hemúlidos, lábridos, carángidos y algunos pomacéntridos. Para éstos se prefirió estimar su número contando los individuos en una fracción del cardumen y luego calculando las veces que esa porción cabría en el cardumen según una escala creciente de múltiplos: 2, 4, 8, 16... o bien: 10, 100, 1000, etc.

En cada estación se hicieron los recuentos a lo largo de uno a cinco transectos, con separaciones de 50 a 100 m entre transectos contiguos. Aunque hubo asistencia de otros buzos durante el muestreo, todos los conteos aquí analizados fueron hechos exclusivamente por un mismo observador.

Se eligió el método de transectos sobre el de conteos desde puntos fijos (*v.g.* Bohnsack & Bannerot 1986), porque se trabajó con la hipótesis preconcebida de que un sustrato más heterogéneo está relacionado con una mayor diversidad de organismos, también porque se quiso abarcar el mayor número posible de especies y de tipos de sustrato duro presentes en una misma área. Además, se sabe que ciertas especies tienden a segregarse unas de otras, aun en áreas muy reducidas y en ámbitos de profundidad estrechos, por lo que el método de conteo desde punto fijo demandaría un número mucho mayor de muestras para no excluir algunas de estas especies.

Para determinar si la abundancia, la diversidad, y la presencia de asociaciones de especies tienen alguna relación con la heterogeneidad espacial o morfológica del sustrato, en cada transecto se calculó un índice morfométrico (IM) del sustrato. El IM se obtuvo colocando una cuerda siguiendo el contorno (relieve) del sustrato a todo lo largo del transecto, luego se midió el largo de esta cuerda totalmente extendida (C). Con el IM se expresa la relación entre el contorno y la longitud rectilínea del transecto (L) según la fórmula:

$$IM = (C - L)/C$$

de modo que el IM carece así de unidades y siempre tendrá un valor entre 0 (sustrato totalmente plano) y 1 (máxima heterogeneidad espacial "teórica" del sustrato). Como  $IM = 1$  es un valor imposible de alcanzar, el índice se encontrará siempre en el intervalo  $0 \leq IM < 1$ .

Además, las profundidades inicial ( $P_i$ ) y final ( $P_f$ ) del transecto fueron medidas con un manómetro y la pendiente media ( $m$ ) del sustrato sobre el transecto se calculó con base en la longitud del transecto ( $L$ ) y, según la fórmula pitagórica:

$$m = (P_f - P_i) / [L^2 - (P_f - P_i)^2]^{1/2}$$

La identificación de las especies se hizo en el sitio, utilizando guías de campo preparadas para este fin, con base en características de forma y color dadas por Thompson *et al.* (1979), Bussing & López (1993) y Allen & Robertson (1994). Además, se utilizó información tomada de Bussing (1985) para identificar las especies de la familia Labridae y de Grove *et al.* (1986) para las de Pomacentridae.

#### Análisis de los datos

El análisis de datos se hizo con técnicas multivariadas, para lo cual se siguió una estrategia en dos partes: una exploración o clasificación de las "entidades estadísticas", seguida de un análisis confirmatorio por ordenación (Field *et al.* 1982, Manly 1986, Everitt & Dunn 1991). Las entidades estadísticas son grupos de datos multivariados; estos grupos consisten en estaciones o sitios de muestreo, o bien, las especies individuales de peces que se distribuyen entre los sitios muestreados. Los datos recolectados se organizaron como matrices de números promedio de peces por unidad de área en cada estación, o como matrices de valores promedio de las características del sustrato medidas en los sitios muestreados.

La clasificación se practicó para: 1) hacer una identificación inicial de las asociaciones o combinaciones de especies de acuerdo con sus densidades y su distribución, 2) organizar los sitios de muestreo según la configuración del sustrato y 3) organizar estos sitios según su similitud en cuanto a la composición de la ictiofauna presente. Esto consistió en un análisis de conglomerados ("cluster analysis") por el método de agrupamiento aglomerativo jerárquico (véase Williams 1971, Rohlf 1974 o Bakus 1990 para una definición).

El ordenamiento se realizó por medio de las técnicas de gradación multidimensional estandarizada (en inglés: non-metric multidimensional scaling, MDS) y de análisis de componentes principales (principal component analysis, PCA), según el modo de aplicación y de interpretación sugeridos por Clarke y Warwick (1994). El ordenamiento por MDS se hizo para dar los valores relativos de las similitudes entre especies y entre sitios, que permitan representar su distribución en

un espacio bidimensional y así comprobar lo determinado por el método de análisis de conglomerados. El PCA se practicó para hacer el ordenamiento en torno a ejes (componentes principales) que combinan varios factores que enfatizan la variancia e interpretan las principales fuentes de variación en los datos.

Generalmente, se aplicó estos métodos a matrices de similitud entre pares de entidades estadísticas, para cuya construcción se escogió el índice de Bray-Curtis porque permite corregir el efecto de un gran número de ceros en las matrices originales y porque es el más apropiado para las técnicas de ordenación y de uso más común en ecología (Beals 1984, Clarke & Warwick 1994). La excepción se hizo con el PCA, que se aplicó sobre datos "crudos" como lo recomiendan Clarke & Warwick (1994).

Para reducir la posible sobre ponderación de las especies más abundantes y la subponderación de las más escasas, se hizo una transformación logarítmica de los datos con la función logarítmica  $\log_e(1+X)$ , con  $X$ =dato, o con la raíz cuarta ( $X^{1/4}$ ). Para estandarizar los datos provenientes de muestras de tamaño desigual, se les expresó como densidades de biomasa o número de individuos por unidad de área. De las matrices se eliminó las especies que, por su escasez o por su exigua distribución, no integran las asociaciones y que interfieren en la clasificación. El criterio de eliminación fue el cumplimiento de al menos tres de las siguientes cuatro condiciones, tomadas de Stephenson & Cook (1980) y Clarke & Warwick (1994): 1) infrecuentes (abundancia menor a 0,025% del total), 2) raras (presencia en no más de dos sitios), 3) no forman parte de un grupo definido, luego de una práctica preliminar de clasificación, y 4) con disimilaridad extrema en las matrices de similitud.

El análisis multivariado de los datos se efectuó mediante algoritmos del paquete informático PRIMER (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research), versión 4.0 (Carr 1996) con licencia de uso cedida por el Plymouth Marine Laboratory (Reino Unido).

La diversidad ( $H'$ ) de la ictiofauna de cada estación se calculó con el índice de Shannon-Weiner (Shannon & Weaver 1949, cit. en Odum 1972):

$$H' = -\sum p_i(\ln p_i)$$

donde  $p_i$  es la proporción de abundancia de la especie "i" en el total de los valores de abundancia.

La equitatividad o uniformidad ( $J'$ ) se utilizó para dar idea de cuán equitativamente están distribuidas las abundancias de las especies encontradas en cada uno de los sitios de muestreo y se calculó con el índice de Pielou (1966):

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

donde  $H'$  es la diversidad observada en la muestra según el índice de Shannon-Weiner arriba explicado y con  $H'_{\max} = \ln S$  como la máxima diversidad teórica posible para el número de especies encontradas en la muestra ( $S$ ).

El predominio ( $P$ ) en la muestra se calculó con el índice de Simpson (1948):

$$P = \sum(n_i / N)^2$$

donde  $n_i$  es el valor de importancia de cada especie "i" según su abundancia y  $N$  el total de valores de importancia de todas las especies en la muestra. El valor  $P$  corresponde a la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una misma muestra sean de una misma especie, lo que aquí puede interpretarse también como una medida de la dominancia de la especie más abundante en comparación con las demás especies que componen la muestra.  $P$  tiene un valor aproximado inversamente proporcional a  $J'$ .

## RESULTADOS

### Abundancia y diversidad de especies

Se anotó la abundancia en número de 76 especies de peces presentes dentro de la banda de 44 transectos. Se descartó los datos de peces que por inidentificables, pequeños y escasos pudieran causar interferencia estadística. Los datos fueron normalizados como densidades por unidad de área (Apéndice 1) y los transectos agrupados como promedios de densidad de individuos por metro cuadrado, correspondientes a 16 estaciones (Apéndice 2). Una lista final de 71 especies, enumeradas por orden decreciente de abundancia (densidad promedio) se muestra en el Cuadro 2. Para el conjunto de estas 71 especies se obtuvo una densidad promedio de  $0,052 \pm 0,158$  peces por metro cuadrado en la zona estudiada.

Calculada la densidad promedio de cada especie con datos de todas las estaciones, se observa que las 11 especies más densas concentran 90,24% de la abundancia, las otras 60 comprenden el restante 9,76% de la abundancia. Los lábridos *Halichoeres melanotis* y *H. chierchiae* y el carángido *Caranx sexfasciatus* fueron las tres especies con mayor densidad promedio, que acumularon 56,29% de la abundancia. Estas especies son también las que tuvieron los máximos registros de densidad por estación, así como las mayores dispersiones estándar respecto al promedio de densidad.

Sin embargo, desde el punto de vista del número de estaciones en que se hallaban presentes, fueron otras especies las más importantes (Cuadro 2). Los pomacéntridos *Abudefduf troschelii* y *Stegastes acapulcoensis* aparecieron en 15 de las 16 estaciones, *Halichoeres chierchiae* y el también lábrido *Thalassoma lucasanum* en 12, el pez loro *Scarus ghobban* (Scaridae) en 11. La mayoría de las especies apareció en un reducido número de estaciones y en bajas densidades: 48 especies (67,6% de ellas) estaban presentes en tres o menos estaciones y la mitad de ellas en sólo un sitio, mientras que únicamente 10 especies (14,1%) estaban en ocho o más estaciones.

De acuerdo con el Cuadro 2, las especies con mayores densidades tienen también cierta tendencia a estar presentes en un mayor número de estaciones. Sin embargo, aunque en general una mayor densidad está asociada a una desviación estándar más alta, ninguno de estos valores tiene una relación clara con el coeficiente de variación (CV), cuyo promedio (2,906) es elevado.

## CUADRO 2

Características de abundancia y dispersión de las especies de peces encontradas durante los muestreos, en orden decreciente de abundancia (densidad de peces por unidad de área), en substratos duros de la parte interna de Golfo Dulce, Costa Rica.  $\delta$ : densidad promedio;  $\sigma$ : desviación típica de la densidad, %: porcentaje de abundancia relativa, máx: densidad máxima registrada, CV: razón de dispersión o coeficiente de dispersión ( $\sigma/\delta$ ), NE: número de estaciones en que se presenta la especie ( $n=16$ ).

Código de especie	nombre científico	familia	$\delta$ (inds·m <sup>-2</sup> )	$\sigma$ (inds·m <sup>-2</sup> )	%	máx (inds·m <sup>-2</sup> )	CV	NE
1	<i>Halichoeres melanotis</i>	Labridae	1,010	3,909	27,234	15,666	3,871	7
2	<i>Halichoeres chierchiae</i>	Labridae	0,701	1,481	18,895	6,057	2,114	12
3	<i>Caranx sexfasciatus</i>	Carangidae	0,377	1,125	10,157	4,359	2,987	3
4	<i>Haemulon maculicauda</i>	Haemulidae	0,308	0,882	8,315	3,570	2,862	7
5	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	Pomacentridae	0,301	0,435	8,128	1,447	1,445	15
6	<i>Abudefduf troschelii</i>	Pomacentridae	0,257	0,210	6,939	0,688	0,816	15
7	<i>Chromis atrilobata</i>	Pomacentridae	0,119	0,316	3,208	1,152	2,657	6
8	<i>Haemulon steindachneri</i>	Haemulidae	0,102	0,234	2,761	0,784	2,287	4
9	<i>Caranx caballus</i>	Carangidae	0,084	0,252	2,267	0,958	3,001	2
10	<i>Thalassoma lucassanum</i>	Labridae	0,044	0,059	1,175	0,225	1,356	12
11	<i>Scarus ghobban</i>	Scaridae	0,043	0,066	1,164	0,258	1,518	11
12	<i>Kyphosus elegans</i>	Kyphosidae	0,041	0,081	1,113	0,243	1,966	4
13	<i>Lutjanus guttatus</i>	Lutjanidae	0,040	0,065	1,077	0,214	1,636	7
14	<i>Lutjanus argentiventris</i>	Lutjanidae	0,037	0,065	1,003	0,242	1,747	9
15	<i>Halichoeres notospilus</i>	Labridae	0,033	0,071	0,879	0,270	2,172	8
16	<i>Haemulon scudderii</i>	Haemulidae	0,027	0,096	0,730	0,385	3,551	2
17	<i>Stegastes leucurus</i>	Pomacentridae	0,024	0,037	0,657	0,132	1,510	8
18	<i>Hemiramphus saltator</i>	Hemiramphidae	0,023	0,091	0,612	0,363	4,000	1
19	<i>Orthopristis chalceus</i>	Haemulidae	0,013	0,046	0,339	0,184	3,642	3
20	<i>Microspathodon dorsalis</i>	Pomacentridae	0,012	0,040	0,336	0,159	3,218	3
21	<i>Halichoeres nicholsi</i>	Labridae	0,010	0,030	0,268	0,121	3,043	4
22	<i>Sargocentron suborbitalis</i>	Holocentridae	0,010	0,019	0,262	0,072	1,928	7
23	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Lutjanidae	0,008	0,016	0,216	0,064	2,009	7
24	<i>Chaetodon humeralis</i>	Chaetodontidae	0,007	0,010	0,188	0,029	1,442	7
25	<i>Epinephelus panamensis</i>	Serranidae	0,007	0,009	0,185	0,029	1,280	9
26	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	Pomacanthidae	0,006	0,009	0,154	0,032	1,553	8
27	<i>Chilomycterus reticulatus</i>	Diodontidae	0,005	0,016	0,144	0,064	3,018	3
28	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Labridae	0,005	0,015	0,131	0,059	3,055	3
29	<i>Abudefduf concolor</i>	Pomacentridae	0,005	0,009	0,126	0,029	1,887	6
30	<i>Sufflamen verres</i>	Balistidae	0,004	0,010	0,114	0,038	2,287	6
31	<i>Anisotremus caesius</i>	Haemulidae	0,004	0,010	0,113	0,035	2,405	4
32	<i>Anisotremus interruptus</i>	Haemulidae	0,004	0,007	0,099	0,028	1,975	6
33	<i>Serranus psittacinus</i>	Serranidae	0,003	0,007	0,074	0,027	2,592	3
34	<i>Segastes flavilatus</i>	Pomacentridae	0,003	0,007	0,071	0,025	2,551	3
35	<i>Holocanthus passer</i>	Pomacanthidae	0,002	0,009	0,066	0,038	3,847	2
36	<i>Apogon pacifici</i>	Apogonidae	0,002	0,009	0,060	0,036	4,000	1
37	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Balistidae	0,002	0,004	0,051	0,012	1,998	4
38	<i>Apogon dovii</i>	Apogonidae	0,002	0,004	0,041	0,011	2,361	3
39	<i>Myripristis leiognathus</i>	Holocentridae	0,001	0,006	0,040	0,024	4,000	1

CUADRO 2 (continuación)

Código de especie	nombre científico	familia	$\delta$ (inds-m <sup>2</sup> )	$\sigma$ (inds-m <sup>2</sup> )	%	máx (inds-m <sup>2</sup> )	CV	NE
40	<i>Lutjanus aratus</i>	Lutjanidae	0,001	0,006	0,039	0,021	3,873	1
41	<i>Gnathanodon speciosus</i>	Carangidae	0,001	0,003	0,038	0,010	2,253	3
42	<i>Tomicodon</i> sp.	Gobiocidae	0,001	0,006	0,038	0,022	4,000	1
43	<i>Johr Randallia nigrirostris</i>	Chaetodontidae	0,001	0,003	0,033	0,012	2,585	3
44	<i>Scorpaena plumieri</i>	Scorpaenidae	0,001	0,002	0,031	0,007	2,196	3
45	<i>Decapterus</i> sp.	Carangidae	0,001	0,004	0,030	0,018	4,000	1
46	<i>Diapterus aureolus</i>	Gerreidae	0,001	0,004	0,030	0,018	4,000	1
47	<i>Lepidonectes clarkhubbsi</i>	Tripterygiidae	0,001	0,003	0,030	0,012	2,916	2
48	<i>Balistes polylepis</i>	Balistidae	0,001	0,002	0,028	0,006	2,164	3
49	<i>Canthigaster punctatissima</i>	Tetraodontidae	0,001	0,002	0,027	0,006	1,967	4
50	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	Muraenidae	0,001	0,002	0,027	0,009	2,435	3
51	<i>Anisotremus taeniatus</i>	Haemulidae	0,001	0,002	0,024	0,008	2,768	2
52	<i>Microspathodon bairdii</i>	Pomacentridae	0,001	0,002	0,023	0,009	2,872	2
53	<i>Caranx caninus</i>	Carangidae	0,001	0,003	0,022	0,013	4,000	1
54	<i>Plagiotremus azaleus</i>	Blennidae	0,001	0,002	0,022	0,008	2,829	2
55	<i>Sphoeroides annulatus</i>	Tetraodontidae	0,001	0,002	0,018	0,007	2,908	2
56	<i>Himantura pacifica</i>	Dasyatidae	0,001	0,002	0,016	0,010	4,000	1
57	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	Cirrhitidae	0,001	0,002	0,016	0,006	2,953	2
58	<i>Albula</i> sp.	Albulidae	0,001	0,002	0,014	0,008	4,000	1
59	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Blennidae	0,001	0,002	0,014	0,008	4,000	1
60	<i>Prionurus laticlavus</i>	Acanthuridae	0,000	0,002	0,011	0,007	4,000	1
61	<i>Scarus compressus</i>	Scaridae	0,000	0,002	0,010	0,006	4,000	1
62	<i>Fistularia commersonii</i>	Fistularidae	0,000	0,001	0,010	0,006	4,000	1
63	<i>Diodon hystrix</i>	Diodontidae	0,000	0,001	0,008	0,005	4,000	1
64	<i>Paranthias colonus</i>	Serranidae	0,000	0,001	0,007	0,004	4,000	1
65	<i>Lutjanus colorado</i>	Lutjanidae	0,000	0,001	0,007	0,004	4,000	1
66	<i>Mycteroperca xenarca</i>	Serranidae	0,000	0,001	0,007	0,004	4,000	1
67	<i>Arothron hispidus</i>	Tetraodontidae	0,000	0,001	0,006	0,004	4,000	1
68	<i>Dasyatis longus</i>	Dasyatidae	0,000	0,001	0,006	0,004	4,000	1
69	<i>Alphestes multiguttatus</i>	Serranidae	0,000	0,001	0,005	0,003	4,000	1
70	<i>Aetobatus narinari</i>	Myliobatidae	0,000	0,001	0,003	0,002	4,000	1
71	<i>Epinephelus labriformis</i>	Serranidae	0,000	0,001	0,003	0,002	4,000	1

Por el contrario y paradójicamente, el Cuadro 3 muestra que la correlación entre CV y número de estaciones en que se encontró cada especie, es mucho mayor que la que hay entre el CV y la densidad media.

Al comparar la densidad de peces de cada estación, la Fig. 2-A hace notoria la obvia estrecha relación entre la densidad total por estación (densidad del conjunto de especies en cada sitio) y el promedio de las densidades individuales (densidad de cada especie) en la misma estación. Esta relación parece más definitiva en los sitios con mayor abundancia de peces, lo que indica que

## CUADRO 3

Matriz de índices de correlación de Pearson entre indicadores de abundancia y dispersión de peces de arrecife en la parte interna de Golfo Dulce, Costa Rica.  $\delta$ : densidad promedio,  $\sigma$ : desviación típica de la densidad, máx: densidad máxima registrada, CV: razón de dispersión o coeficiente de dispersión ( $\sigma/\delta$ ), NE: número de estaciones en que se presenta la especie.

\*: significativamente correlacionados ( $p < 0,001$ , g.l. = 69,  $n = 71$ ).

	$\sigma$ (inds. $\cdot$ m <sup>2</sup> )	máx (inds. $\cdot$ m <sup>2</sup> )	CV	NE
$\delta$ (inds. $\cdot$ m <sup>2</sup> )	0,954 *	0,951 *	-0,089	0,439 *
$\sigma$ (inds. $\cdot$ m <sup>2</sup> )	-	0,999 *	0,030	0,276
máx (inds. $\cdot$ m <sup>2</sup> )		-	0,037	0,267
CV			-	-0,811 *

unas pocas especies concentran gran parte de la abundancia, como ya se había visto con el Cuadro 2. Las mayores densidades se encontraron en la estación 9 (Punta Iglesia Mayor) donde la densidad total fue 16,57 inds. $\cdot$ m<sup>2</sup> y la densidad media por especie 1,18 inds. $\cdot$ m<sup>2</sup>. Le siguió, pero con gran diferencia, el sitio 13 (Punta Gruesa) con densidades total y media de 8,73 y 0,58 inds. $\cdot$ m<sup>2</sup>, respectivamente; el resto de las estaciones tiene densidades más bajas. La menores densidades total (0,17 inds. $\cdot$ m<sup>2</sup>) y media (0,02 inds. $\cdot$ m<sup>2</sup>) ocurrieron en la estación 4 (Punta Encanto).

Sin embargo, la Fig. 2-B muestra que no hay relación entre densidad y número de especies presentes. Las estaciones con las mayores listas de especies son las número 1 (Punta Agua Fria), 2 (Punta Gallardo), 5 (Punta El Bajo) y 8 (entre Isla Mogos y Punta Medida), con 29, 30, 26 y 31 especies, respectivamente. Las estaciones con menos especies son la 10 (entre Punta Islotes e Isla Copey) con sólo ocho especies y la 16, en la sección más al suroeste del arrecife de Sándalo, con siete especies. Como las áreas de superficie muestreadas fueron muy desiguales entre estaciones, se optó por estandarizar el número de especies dividiéndolo por el área muestreada, para tener una

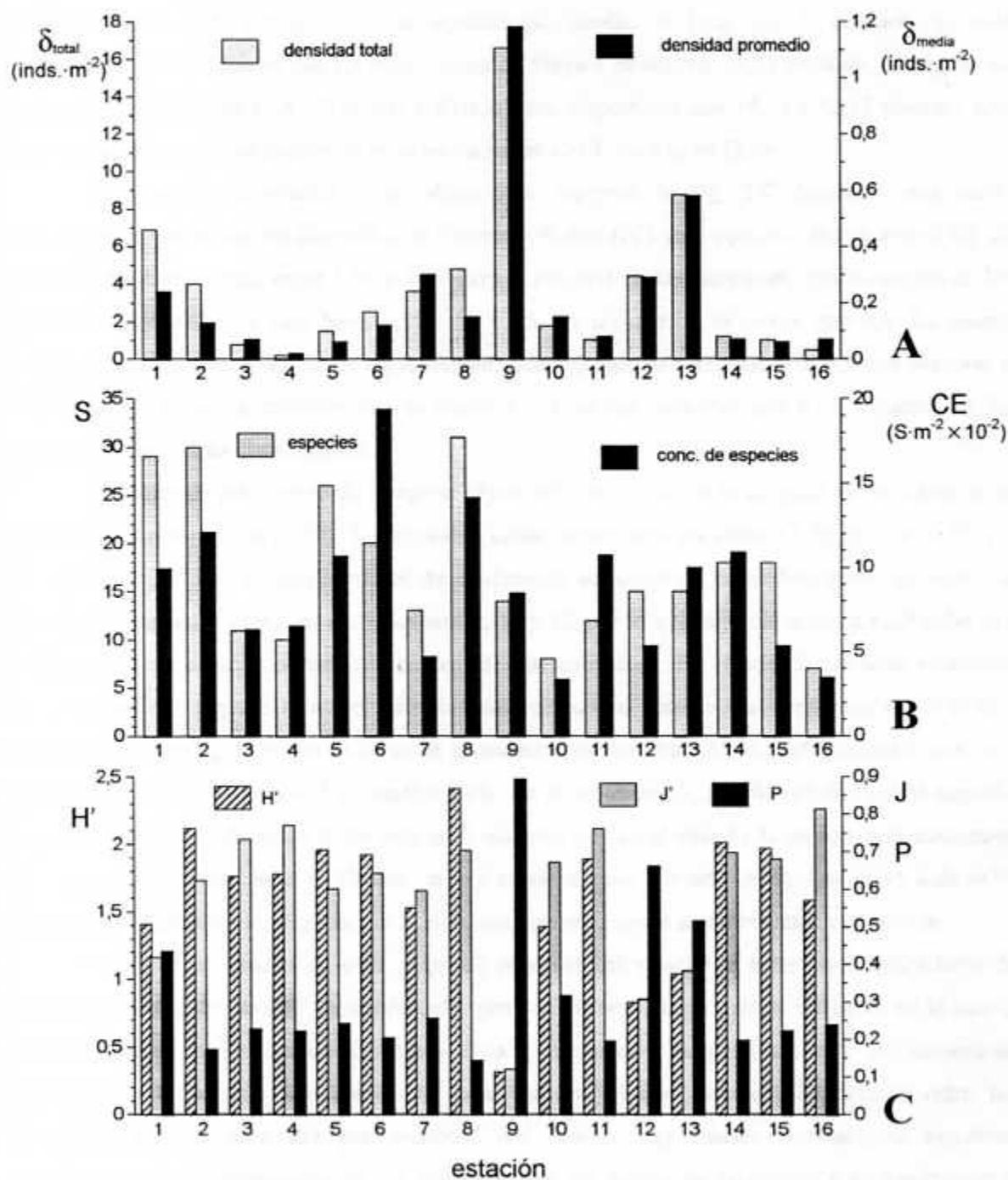


Fig. 2. Comparación de las estaciones de muestreo en términos de (A) densidad de peces, (B) especies observadas y (C) diversidad. S: número de especies observadas, CE: concentración de especies por unidad de área,  $\delta_{total}$ : sumatoria de las densidades de especies observadas por estación,  $\delta_{media}$ : densidad promedio de las especies observadas en cada estación,  $H'$ : índice de diversidad según Shannon-Weiner,  $J'$ : índice de equitatividad de Pielou, P: índice de predominio de Simpson.

medida relativa de la concentración de especies por unidad de área. Así, la estación con más especies por 100 m<sup>2</sup> fue la seis (la zona rocosa de Playa Cativo) con 19,38 especies. Le siguen en orden decreciente los sitios 8 y 2 (Punta Gallardo), con respectivamente 14,13 y 12,12 especies. Los lugares con menor concentración de especies fueron el 10 (3,36) y el 16 (3,49).

En cuanto a diversidad y equitatividad de especies, la Fig. 2-C demuestra una fuerte relación entre los índices de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) y de equitatividad de Pielou ( $J$ ). El índice de diversidad varió entre 1,39 y 2,41 para la mayoría de las estaciones, con excepción de las número 9 (con el índice más bajo: 0,32), 12 y 13, en las que  $H'$  es menor que 0,4. La misma tendencia se notó con el índice de equitatividad, que segregó las estaciones con valores mayores a 0,5 (llegó a 0,84 en la estación 16) de aquellas con índices menores que 0,42 (estación 1). El mínimo fue de 0,12 en el sitio nueve.

El índice de predominio de Simpson ( $P$ ) es inferior a 0,32 en la mayoría de los sitios, pero alto en la estación nueve (0,89). Le siguen en orden decreciente los sitios 12 (0,66), 13 (0,516) y uno (0,435). Los tres mayores valores de predominio se dieron en coincidencia con las mayores densidades promedio y total en las estaciones 9, 12 y 13, por lo que se puede decir que allí hubo una o algunas pocas especies dominantes en densidad de individuos. En efecto, *Halichoeres melanotis* es la especie que registró la mayor densidad durante todo el estudio, en la estación nueve (15,67 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>), mientras que la que le sigue en abundancia en ese sitio, *Abudefduf troschelii*, tuvo una densidad de sólo 0,18 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup> (Apéndice 2-B). En la estación 13, *H. chierchiae* tuvo el segundo más alto registro de densidad (6,06 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) mientras que en el sitio 12 la especie más abundante fue *Haemulon maculicauda* (3,57 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) y en el uno fue *Chromis atrilobata* (1,15 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>). Estas especies están en el grupo de las 11 más abundantes, aunque su distribución es variable.

También en prueba de esto se puede observar las relaciones entre estos indicadores de densidad, número, diversidad, equitatividad y predominio de especies, que se muestran en la matriz de correlaciones de Pearson del Cuadro 4. Esta confirma que, independientemente del número de especies por estación o por unidad de área, hay correlación positiva significativa entre las densidades total y promedio por estación. Así mismo, hay fuertes correlaciones negativas significativas de las densidades total y promedio con los índices de diversidad y de equitatividad; las correlaciones son también significativas, pero de signo inverso, entre las densidades y el índice de predominio. Por otra parte, los índices de diversidad y de equitatividad están fuertemente correlacionados, pero a su vez estos índices tienen gran correlación negativa con el de predominio.

## CUADRO 4

Índices de correlación de Pearson entre indicadores de diversidad y densidad de peces por estación de muestreo en sustratos duros de la parte interna de Golfo Dulce, utilizando datos de 40 especies selectas de peces de arrecife (consúltese los criterios de selección en la sección de materiales y métodos). S: número de especies observadas, CE: especies por unidad de área,  $\delta_{total}$ : sumatoria de las densidades de especies observadas por estación,  $\delta_{media}$ : densidad promedio de las especies observadas en cada estación, H': índice de diversidad según Shannon-Weiner, J: Índice de equitatividad de Pielou, P: índice de predominio de Simpson. \*: significativamente correlacionados ( $p < 0,001$ , g.l. = 14, n = 16).

	CE	$\delta_{total}$ (inds·m <sup>-2</sup> )	$\delta_{media}$ (inds·m <sup>-2</sup> )	H'	J	P
S	0,641 *	0,171	0,085	0,414	-0,143	-0,169
CE	-	0,129	-0,027	0,386	-0,016	-0,211
$\delta_{total}$ (inds/m <sup>2</sup> )		-	0,959 *	-0,717 *	-0,888 *	0,834 *
$\delta_{media}$ (inds/m <sup>2</sup> )			-	-0,817 *	0,861 *	0,877 *
H'				-	0,825 *	-0,950 *
J					-	-0,932 *

Estas relaciones hacen suponer que, vista como un todo, la comunidad de peces de arrecife en la parte interna de Golfo Dulce es de moderada diversidad y equitatividad, pero con fuerte predominio de algunas especies en algunos sitios. Esto sucede cuando algunas pocas especies concentran gran parte de la abundancia total de peces, lo que en efecto ya se había notado con el Cuadro 2.

#### Clasificación y ordenamiento de las estaciones de acuerdo con el sustrato

Las características morfológicas del sustrato medidas en cada estación se resumen en el Cuadro 5. No hay aparentes relaciones entre estas variables, pero una matriz de similitudes entre

CUADRO 5

*Características morfométricas del sustrato de las estaciones de muestreo en los arrecifes de la parte interna de Golfo Dulce. Pi: profundidad inicial, Pf: profundidad final, m: pendiente, IM: índice morfométrico, ΔP: amplitud del ámbito de profundidad ( $|P_f - P_i|$ ).*

Estación	Pi (m)	Pf (m)	m	IM	ΔP (m)
1	1,90	6,70	0,40824	0,32704	4,80
2	1,46	3,04	0,10259	0,13611	1,58
3	0,65	2,55	0,1277	0,13969	1,90
4	0,80	3,40	0,18142	0,14855	2,60
5	1,90	2,50	0,03791	0,05484	0,60
6	0,25	1,40	0,11697	0,03516	1,15
7	0,26	1,50	0,15871	0,07385	1,24
8	2,70	5,20	0,2691	0,03076	2,50
9	3,60	4,20	0,07614	0,10218	0,60
10	0,90	1,70	0,06271	0,11827	0,80
11	1,30	4,00	0,18299	0,33333	2,70
12	0,60	3,10	0,10055	0,00000	2,50
13	0,55	7,88	0,30691	0,06927	7,33
14	2,20	2,45	0,01668	0,20844	0,25
15	1,90	4,40	0,13309	0,27128	2,50
16	1,20	1,90	0,04808	0,15834	0,70

sitios permite clasificar las estaciones en varios grupos. En el dendrograma de la Fig. 3 se observa que la mayoría de las estaciones formaron parte de uno de dos grupos principales definidos a un grado de similitud de Bray-Curtis de 78% o más. A su vez, estos grupos se subdividen cada uno en otros dos a un nivel de similitud de aproximadamente 85%. Dos estaciones (6 y 7) se separan desde el nivel de 68%, y tienen en común el ser muestreos realizados a poca profundidad. Otra estación (13) se segrega desde 77% y cubre un ámbito de profundidades de muestreo mayor que el resto y tiene un índice morfométrico (IM) alto.

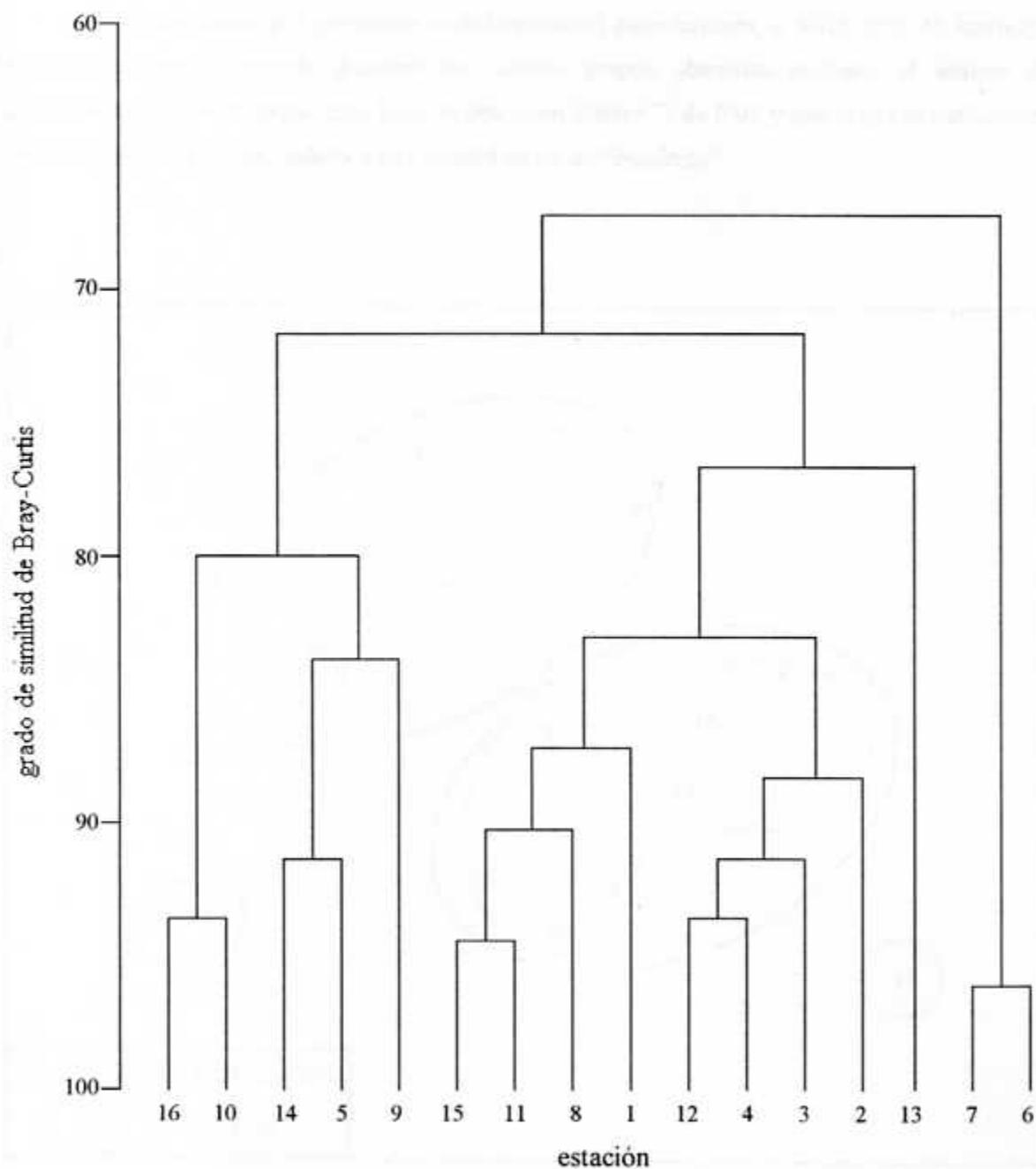


Fig. 3. Dendrograma de clasificación por análisis de conglomerados de las estaciones de muestreo, según características morfológicas del sustrato, con el método aglomerativo jerárquico. La localidad correspondiente a cada número de estación puede consultarse en el Cuadro 1.

El ordenamiento por gradación multidimensional estandarizada, o MDS (Fig. 4), confirma esta clasificación y permite discernir los mismos grupos obtenidos mediante el análisis de conglomerados, con un grado muy bajo de distorsión ("stress") de 0,03 y que según la calificación de Kruskal (1964) correspondería a una bondad de ajuste "excelente".

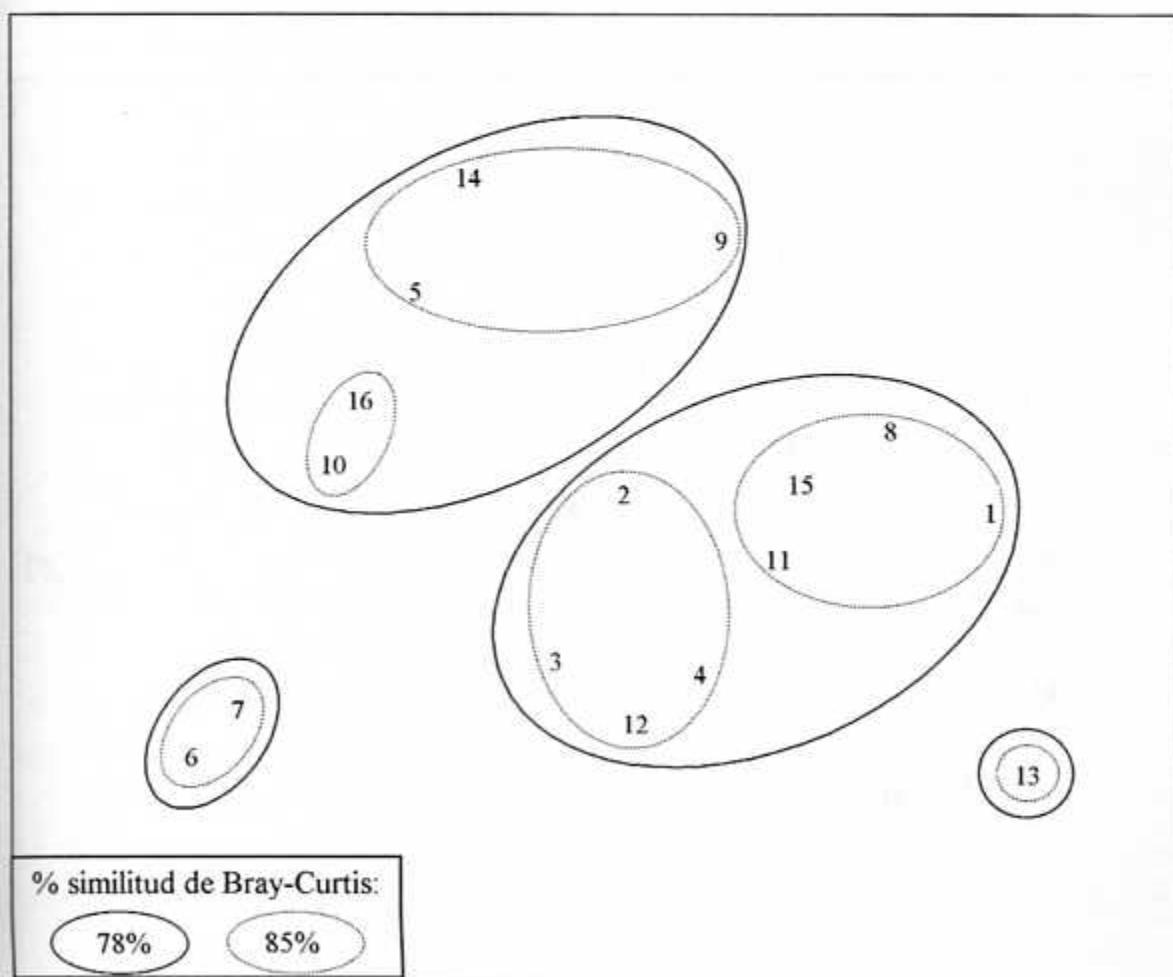


Fig. 4. Diagrama de ordenamiento de las estaciones de muestreo por MDS, según variables morfológicas del sustrato. La localidad correspondiente a cada número de estación puede consultarse en el Cuadro 1. Distorsión=0,03.

Otra confirmación por ordenamiento se hizo con el análisis de componentes principales (PCA) que en la Fig. 5 muestra arreglos de estaciones que guardan relaciones similares a las establecidas por el MDS. Con este método también se identificó las principales fuentes de variación: el primer componente principal ( $PC_1$ ) explica 85,6% de la variación observada, que en combinación con el segundo componente principal ( $PC_2$ ) forma un plano que explica 99,9% de la variación de las variables morfométricas medidas en el sustrato de los sitios de muestreo.

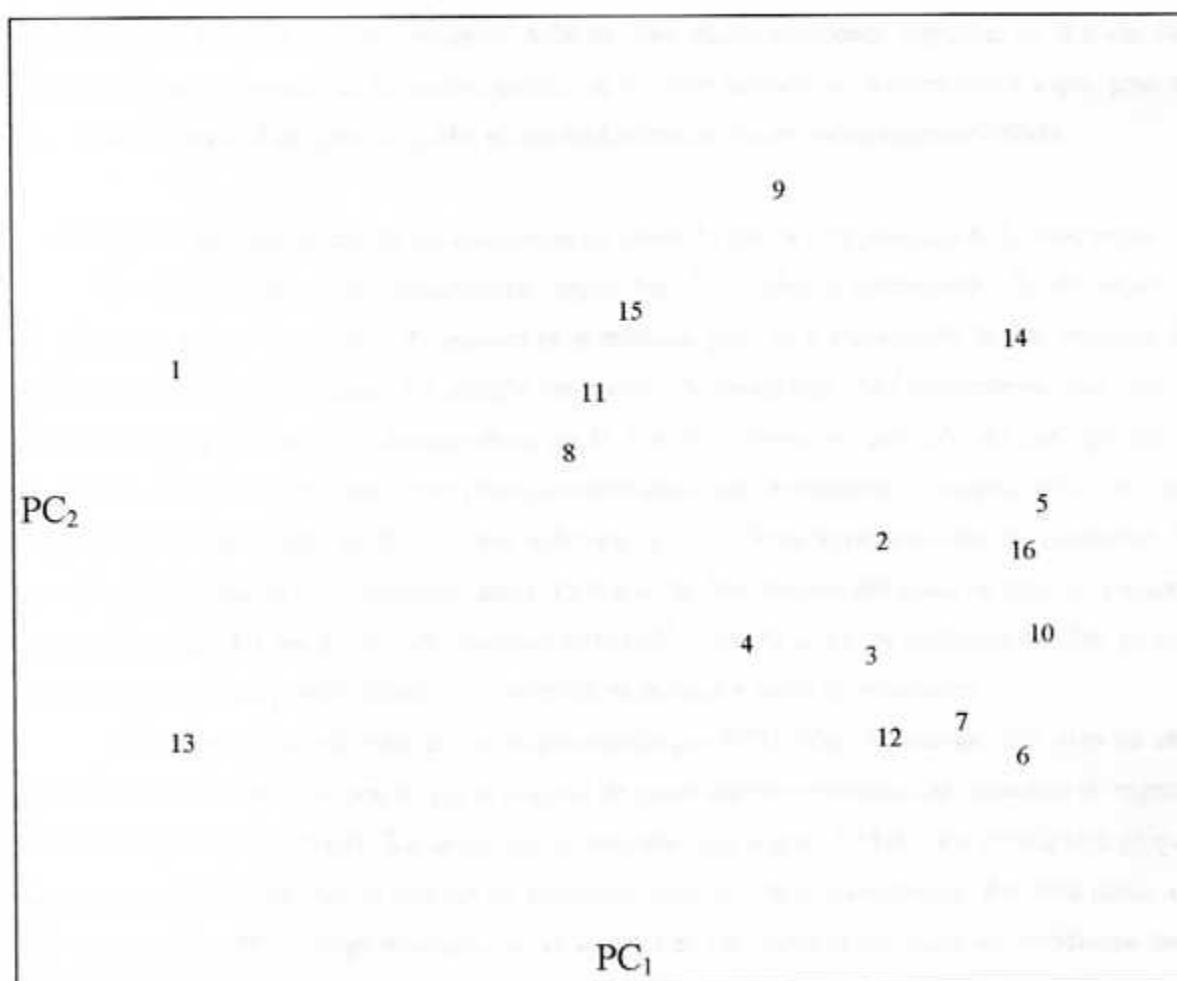


Fig. 5. Diagrama de ordenamiento de las estaciones de muestreo por PCA, según variables morfológicas del sustrato. La localidad correspondiente a cada número de estación puede consultarse en el Cuadro 1. Variación en  $PC_1 = 85,6\%$ , variación en  $PC_2 = 14,3\%$ .

En el PC<sub>1</sub> los mayores coeficientes en las combinaciones lineares de variables ("eigenvalores") corresponden casi por igual a las estaciones con fuerte pendiente media del sustrato (*m*) y alto índice morfométrico (IM). En el PC<sub>2</sub> los mayores coeficientes están relacionados con una mayor amplitud de ámbito de profundidades ( $\Delta P$ ). Según esta figura y las dos precedentes, puede afirmarse que parte de los sitios se segrega en grupos bien definidos. Sin embargo, al tomar en cuenta el material (roca, coral vivo, coral muerto) que constituye el sustrato en cada sitio (Apéndice 3), se nota que éste no tiene relación con los grupos formados por el análisis multivariado. Es decir, la complejidad de la configuración espacial del sustrato no tiene mucha relación con el material que lo constituye. Además, hay varias estaciones dispersas en el plano del PCA que inducen a pensar en la posible existencia de otros factores no contemplados y que, pese al buen grado de bondad de ajuste logrado, el resultado obtenido no es necesariamente válido.

#### **Clasificación y ordenamiento de las estaciones de acuerdo con la composición de la ictiofauna**

Se clasificó los sitios muestreados según las densidades y distribución de 40 especies seleccionadas (véase la sección de materiales y métodos para una explicación de los criterios de selección). Con esto se obtuvo un arreglo de grupos de estaciones más heterogéneo que con la clasificación por sustrato. El dendrograma de la Fig. 6 muestra un conjunto de siete pequeños grupos con dos o tres estaciones muy similares entre ellas, que se formaron principalmente a niveles de similitud (categorizada) de Bray-Curtis inferiores a 15,0. Otros agrupamientos se produjeron en un ámbito más amplio de similitudes, entre 15,0 y 45,0. Por encima del nivel de 54,0 lo hicieron escalonadamente. En los niveles de similitud intermedios, de 30 a 50, se conformaron dos grupos principales con cinco y siete estaciones, separados de otros dos pares de estaciones.

La clasificación coincidió con el ordenamiento por MDS (Fig. 7), aunque éste tuvo un alto grado de distorsión de 0,18 por lo que la bondad de ajuste del procedimiento se considera de regular a insuficiente (Kruskal 1964). Sin embargo, es evidente, que según el MDS, los principales grupos de estaciones obtenidos con el análisis de conglomerados son muy consistentes. Por otra parte, un ordenamiento con PCA (cuyo diagrama no se incluyó en este estudio por tener las estaciones muy dispersas en el plano de ordenación) dio 38,7% de variación explicada por el PC<sub>1</sub> y de 16,71% por el PC<sub>2</sub>. El porcentaje de variación acumulado en el plano de los dos primeros componentes principales (55,4%) sería considerado de "bueno a muy bueno" según Tabachnick & Fidell (1983, citando a Comrey 1973). Sin embargo, muchas de las especies que participaron en las

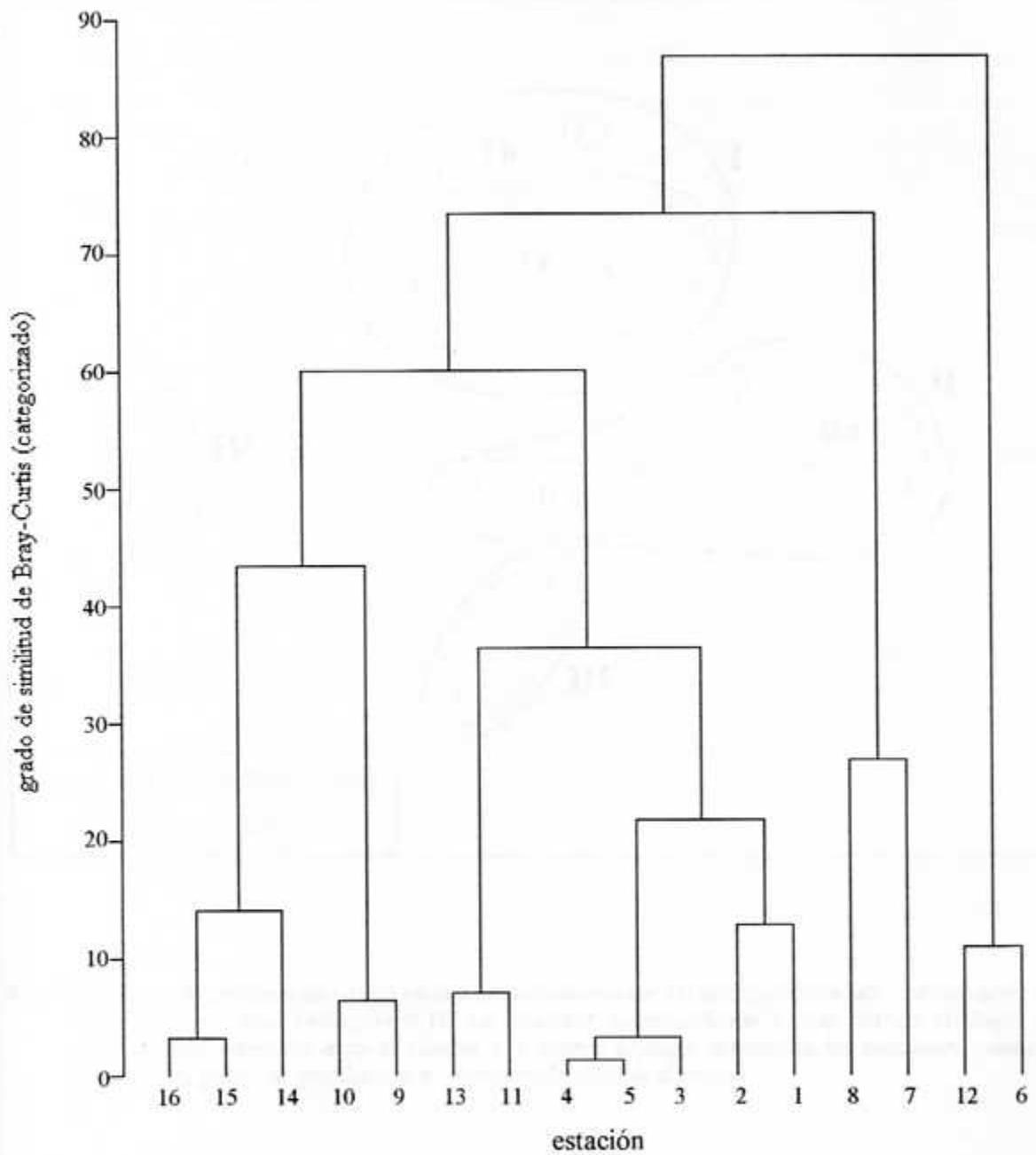


Fig. 6. Dendrograma de clasificación de las estaciones por análisis de conglomerados, según la composición de la ictiofauna, con el método aglomerativo jerárquico. La localidad correspondiente a cada número de estación puede consultarse en el Cuadro 1.

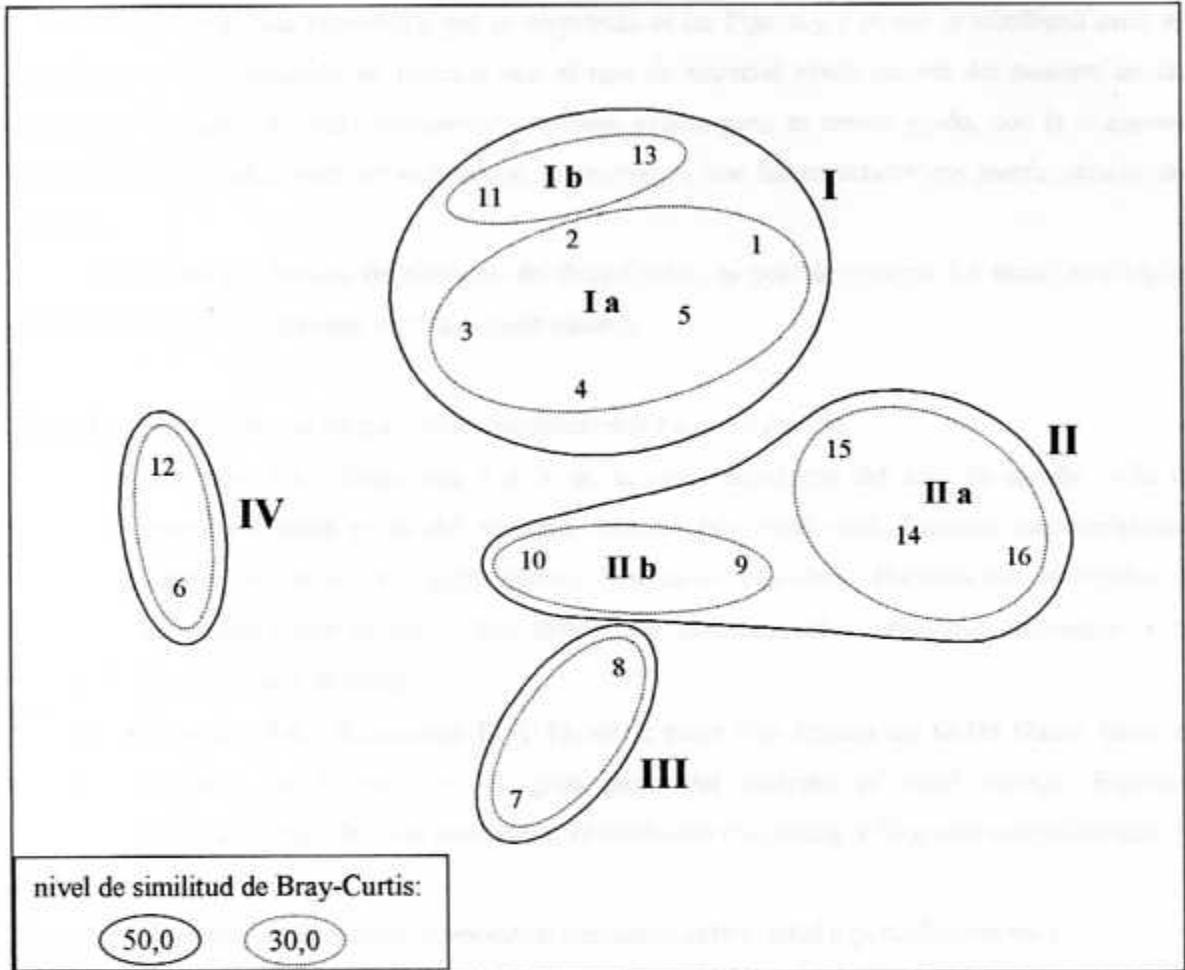


Fig. 7. Diagrama de ordenamiento de las estaciones de muestreo por MDS, según densidades y distribución de 40 especies selectas. Distorsión=0,18. La localidad correspondiente a cada número (arábigo) de estación puede consultarse en el Cuadro 1. Números arábigos denominan las estaciones, números romanos los grupos de estaciones a un determinado nivel de similitud.

combinaciones lineares que conformaron los componentes principales correspondieron con coeficientes que dentro de un mismo PC no mostraron grandes desigualdades, por lo que la interpretación del PCA debería hacerse con mucha reserva. De hecho, sólo unas pocas de las especies más abundantes pueden relacionarse con la variación en los componentes principales.

El resultado más importante que se desprende de las Figs. 6 y 7 es que la ictiofauna varió en abundancia y composición en relación con el tipo de material predominante del sustrato en las estaciones (Apéndice 3). Esta coincidencia también existe, pero en menor grado, con la ubicación dentro del Golfo Dulce, pero no se produce, sin embargo, con las características morfométricas del sustrato.

Con base los índices de similitud de Bray-Curtis, es posible agrupar las estaciones según características de la ictiofauna, de la siguiente manera:

**Grupo I.** Estaciones con sustrato predominantemente rocoso o muerto.

- Subgrupo I-a. Estaciones 1 a 5, en la parte occidental del área de estudio, sólo la estación 5 tiene parte del sustrato cubierto por coral vivo. Especies características: *Caranx caballus*, *C. sexfasciatus*, *Haemulon scudderi*, *Halichoeres notospilus* y *Microspathodon dorsalis*; hay diferencias notables entre estaciones en cuanto a la densidad total de peces.
- Subgrupo I-b. Estaciones 11 y 13, en la parte más interna del Golfo Dulce, hacia el noroeste; en la estación 11 gran parte del sustrato es coral muerto. Especies características: *Chromis atrilobata*, *Halichoeres chierchiae* y *Stegastes acapulcoensis*.

**Grupo II.** Estaciones con sustrato predominantemente coralino, total o parcialmente vivo.

- Subgrupo II-a. Estaciones 14 a 16, en el arrecife Sándalo, parte oriental del Golfo Dulce. La ictiofauna es más pobre en especies, aunque éstas tienen gran uniformidad en cuanto a sus densidades. No se identifican especies verdaderamente distintivas de este conjunto de estaciones, aunque por pequeñas diferencias de densidad se nota más la presencia de *Stegastes acapulcoensis*, *Abudefduf troschelii*, *Lutjanus argentiventris* y *Chaetodon humeralis*.
- Subgrupo II-b. Estaciones 9 y 10, en la parte interna del Golfo Dulce, en dirección al extremo norte de la zona de estudio; el sustrato es una mezcla heterogénea de roca, arena, coral vivo y coral muerto. Especies características: *Halichoeres melanotis* (en muy alta densidad en el sitio 9), *Scarus ghobban* y *Stegastes acapulcoensis*.

Grupo III. Estaciones 7 y 8, cerca de la desembocadura del Río Esquinas, con sustrato de arena y roca; en la estación 8 se observó coral muerto en extensiones importantes. Especies características: *Haemulon steindachneri* y *Anisotremus troscheli*.

Grupo IV. Estaciones 6 y 12; es un grupo muy diferente por la distancia entre estaciones (la 6 en la parte occidental del Golfo, la 12 en el extremo noroeste) y lo diferente de los sustratos (roca con coral muerto en la 6 y sedimento arenoso-lodoso pero compactado en la 12). Especies características: *Haemulon maculicauda* y *Lutjanus guttatus*.

### Asociaciones de especies

La clasificación de las especies mediante análisis de conglomerados permite discernir varias asociaciones pequeñas, pero también muy consistentes. Cada una tiene cinco o menos especies y se formaron a niveles de similitud (Bray-Curtis, categorizada) menores a 50, en un ámbito de 600 (Fig. 8). Muchas de estas asociaciones se mantienen todavía en el nivel de similitud de 150 y comienzan a integrarse sucesivamente en grupos jerárquicos superiores aproximadamente a partir de un nivel de 300.

En el nivel de 275 nueve grupos conservan todavía muchas de las características que definen las asociaciones en los niveles inferiores; a ellos se suma como una especie aparte la anguila morena, *Gymnothorax equatorialis*. Estos grupos son muy variables en la cantidad de especies que los componen, de una a 14 por asociación.

El diagrama de MDS (Fig. 9) mantiene las mismas asociaciones, aunque en algunas agrupaciones las especies guardan distancias entre sí que no corresponden completamente con las relaciones mostradas en el dendrograma de la Fig. 8, lo que se refleja en un grado considerable de distorsión (0,19).

El Cuadro 6 también indica cuáles son estos grupos, ahora identificados con letras de la A a la J, así como las especies que los componen y las estaciones en que se observaron. La asociación D es la más grande (14 especies) y con mayor distribución dentro de la zona de muestreo; otras asociaciones tienen cinco o menos especies con distribución más restringida. Ninguna característica biológica particular emerge de las listas de especies en cada asociación. Las combinaciones de especies no muestran tendencia hacia ninguna familia en particular, nivel trófico, tipo de comportamiento o preferencia por microhábitat. De hecho, las dos familias con mayor número de

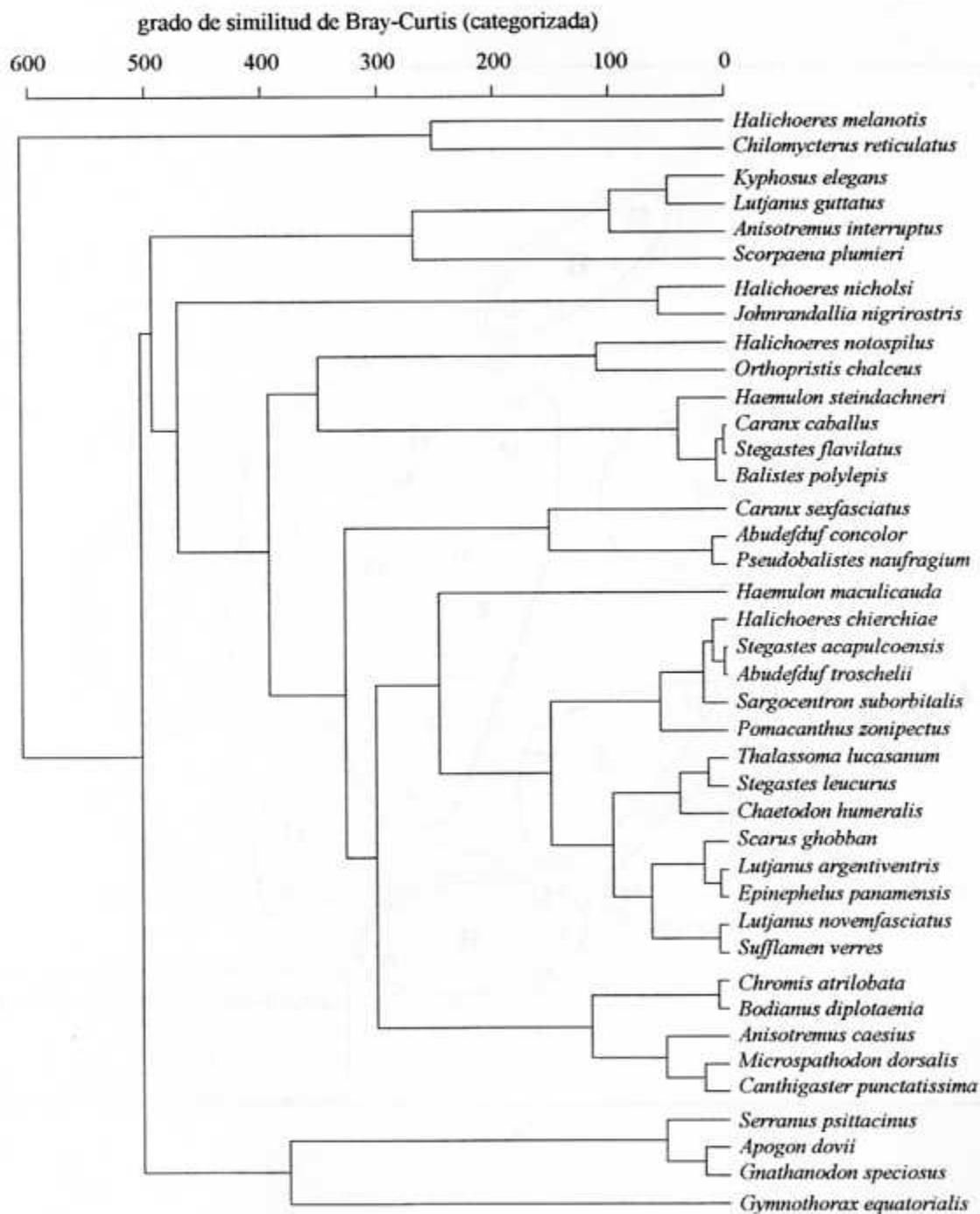


Fig. 8. Dendrograma de clasificación de 40 especies de peces selectas por análisis de conglomerados, según su densidad y distribución, con el método aglomerativo jerárquico

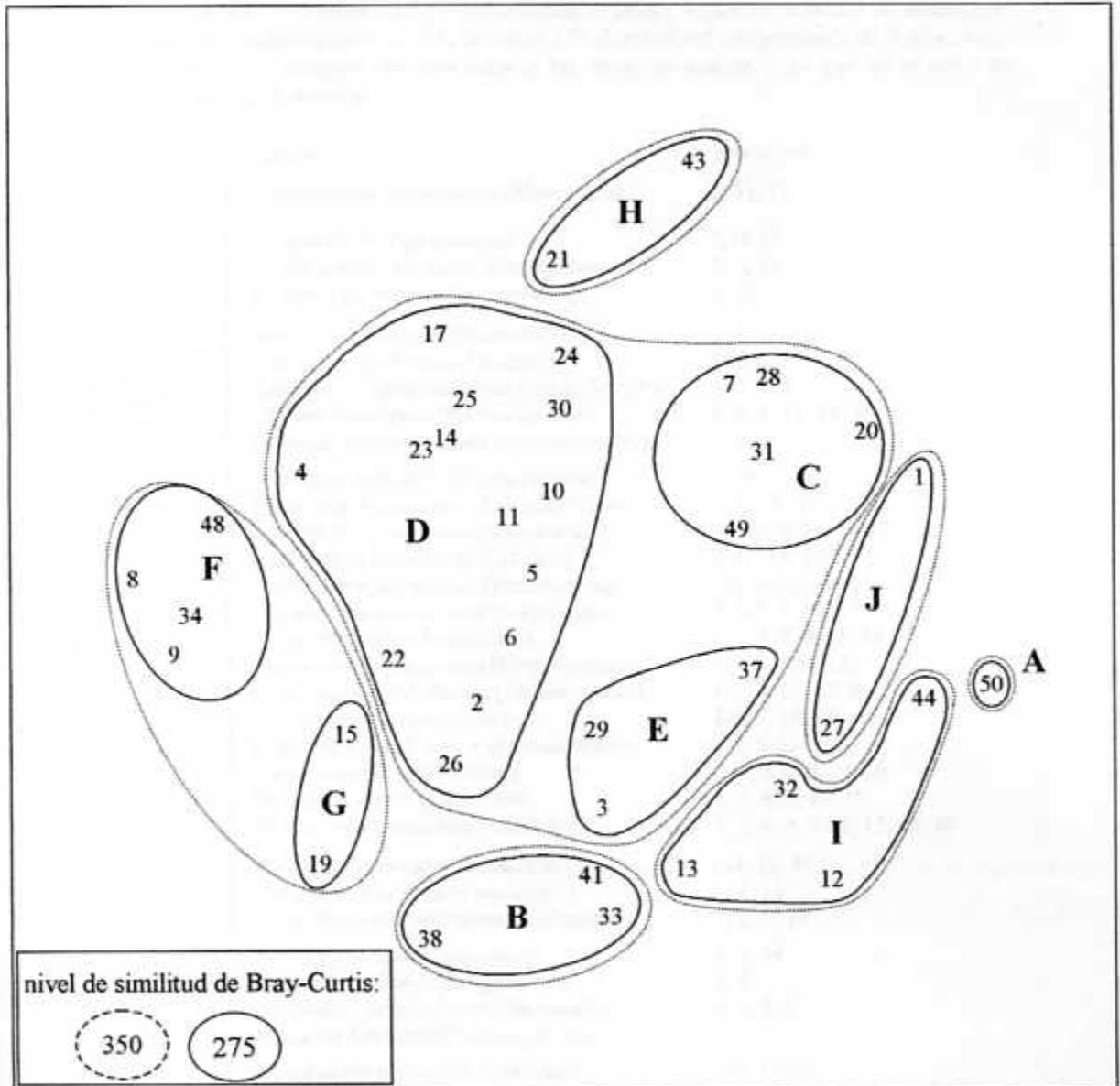


Fig. 9. Diagrama de ordenamiento por MDS para 40 especies selectas, según sus densidades y distribución en los sitios muestreados. Distorsión=0,19. Las letras A-J designan asociaciones de especies definidas al nivel de similitud (Bray-Curtis, categorizado) de 250, cuyos nombres aparecen en los Cuadros 2 y 6.

## CUADRO 6

Asociaciones (A - J) entre 40 especies selectas de peces, según los métodos de análisis de conglomerados jerárquicos y MDS, al nivel 275 de similitud categorizada de Bray-Curtis. Los números de estación corresponden a los sitios de muestreo en que se observó la presencia de cada especie.

grupo	especies	estaciones
A	<i>Gymnothorax equatorialis</i> (Muraenidae)	2, 11, 12
B	<i>Apogon dovii</i> (Apogonidae)	5, 12, 13
	<i>Gnathanodon speciosus</i> (Carangidae)	2, 5, 13
	<i>Serranus psittacinus</i> (Serranidae)	5, 11, 13
C	<i>Anisotremus caesius</i> (Haemulidae)	1, 2, 5, 9
	<i>Bodianus diplotaenia</i> (Labridae)	1, 5, 11
	<i>Canthigaster punctatissima</i> (Tetraodontidae)	1, 2, 3, 5
	<i>Chromis atrilobata</i> (Pomacentridae)	1, 2, 5, 11, 13, 15
	<i>Microspathodon dorsalis</i> (Pomacentridae)	1, 2, 3
D	<i>Abudefduf troschelii</i> (Pomacentridae)	1-15
	<i>Chaetodon humeralis</i> (Chaetodontidae)	1, 5, 12-16
	<i>Epinephelus panamensis</i> (Serranidae)	1, 3-5, 9, 11, 14-16
	<i>Halichoeres chierchiae</i> (Labridae)	2-11, 13, 15
	<i>Haemulon maculicauda</i> (Haemulidae)	3-5, 9-12, 14
	<i>Lutjanus novemfasciatus</i> (Lutjanidae)	1, 3-5, 7, 14, 15
	<i>L. argentiventris</i> (Lutjanidae)	1, 3-5, 7, 9, 11, 14, 15
	<i>Pomacanthus zonipectus</i> (Pomacanthidae)	1-4, 6, 8, 9, 13
	<i>Sargocentron subobitalis</i> (Holocentridae)	1-5, 9, 11, 13-16
	<i>Scarus ghobban</i> (Scaridae)	1-5, 9, 10, 13-16
	<i>Stegastes acapulcoensis</i> (Pomacentridae)	1-6, 8-16
	<i>S. leucurus</i> (Pomacentridae)	1, 2, 4, 5, 8, 14-16
	<i>Sufflamen verres</i> (Balistidae)	1, 2, 4, 5, 14, 15
<i>Thalassoma lucasanum</i> (Labridae)	1, 2, 4, 5, 7-11, 13, 15, 16	
E	<i>Abudefduf concolor</i> (Pomacentridae)	1-4, 10, 13
	<i>Caranx sexfasciatus</i> (Carangidae)	1, 4, 12
	<i>Pseudobalistes naufragium</i> (Balistidae)	1, 2, 4, 10
F	<i>Balistes polylepis</i> (Balistidae)	4, 5, 14
	<i>Caranx caballus</i> (Carangidae)	4, 5
	<i>Haemulon steindachneri</i> (Haemulidae)	4, 5, 7, 8
	<i>Stegastes flavilatus</i> (Pomacentridae)	3-5
G	<i>Halichoeres notospilus</i> (Labridae)	2-7, 11-13
	<i>Orthopristis chalceus</i> (Haemulidae)	3, 4, 9
H	<i>Halichoeres nicholsi</i> (Labridae)	2-4, 15
	<i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Chaetodontidae)	2, 14, 15
I	<i>Anisoremus interruptus</i> (Scorpaenidae)	1, 3, 5, 6, 10, 12
	<i>Kiphusus elegans</i> (Kiphusidae)	1, 2, 6, 12
	<i>Lutjanus guttatus</i> (Lutjanidae)	1, 4, 6, 7, 9, 10, 12
	<i>Scorpaena plumieri</i> (Scorpaenidae)	6, 10, 14
J	<i>Chilomicterus reticulatus</i> (Diodontidae)	9, 13, 14
	<i>Halichoeres melanotis</i> (Halichoeres)	7-10, 14-16

especies encontradas -Pomacentridae y Labridae- están representadas en la mayoría de las asociaciones. Por la variedad de características biológicas de cada grupo, debe verse las agrupaciones más como combinaciones artificiales de especies, producto del método de análisis empleado, que como legítimos gremios ecológicos.

Además, en la Fig. 8 se nota que a partir del nivel de similitud de 275, la aglomeración jerárquica de los grupos se produce de modo más escalonado, lo que indica que las asociaciones sólo se pueden definir bien en los niveles bajos de jerarquía. Esto podría deberse a un fuerte gradiente en algún factor ambiental sin dilucidar, al que la estructura de la comunidad respondería con un cambio gradual, por lo cual esta técnica sería menos eficaz y debería considerarse otras alternativas para identificar las asociaciones (Clarke & Warwick 1994).

La aplicación de un PCA sobre 40 especies selectas (no se muestra aquí el gráfico) arrojó un resultado similar, obtuvo variaciones de 34,9% a lo largo del PC<sub>1</sub> y de 15,1% del PC<sub>2</sub> (49,9% en el plano). Reducir la selección de especies a las 10 más abundantes no logró un aumento visible en la eficiencia, tan sólo en 2,1% para el plano de los dos primeros componentes principales.

En ambos casos, las especies que tuvieron mayores coeficientes en las combinaciones lineales con que se construyó los componentes principales fueron: *Halichoeres melanotis* (Labridae), presente en siete estaciones, *Caranx sexfasciatus* (Carangidae) en tres y *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) en 15. En menor escala: *H. chierchieae* (Labridae) en 12, *Haemulon maculicauda*, en siete, y *H. steindachneri* (Haemulidae) en cuatro. Estas especies, excepto *S. acapulcoensis* forman bancos o agregaciones; de éstas los lábridos y roncadores (hemúlidos) tienden a permanecer dentro de una cierta área, mientras que el jurel (carángido) suele desplazarse con cierta frecuencia.

## DISCUSIÓN

Los rasgos más sobresalientes de esta colección de datos son: alta concentración de la abundancia en unas pocas especies, moderadamente alta abundancia como densidad de peces por unidad de área y bajas diversidad y equitatividad. La Fig. 10 muestra que sólo siete especies tienen densidades promedio superiores a  $0,1 \text{ inds.}\cdot\text{m}^{-2}$  y también que más de dos tercios de las especies encontradas tienen densidades menores a  $0,01 \text{ inds.}\cdot\text{m}^{-2}$ . Esto significa que, considerando el área de la superficie cubierta por los transectos, hay una gran proporción de especies "raras", de las que se contaron sólo tres o menos individuos durante todo el estudio; muchas de ellas sólo tienen un registro de aparición con sólo un individuo.

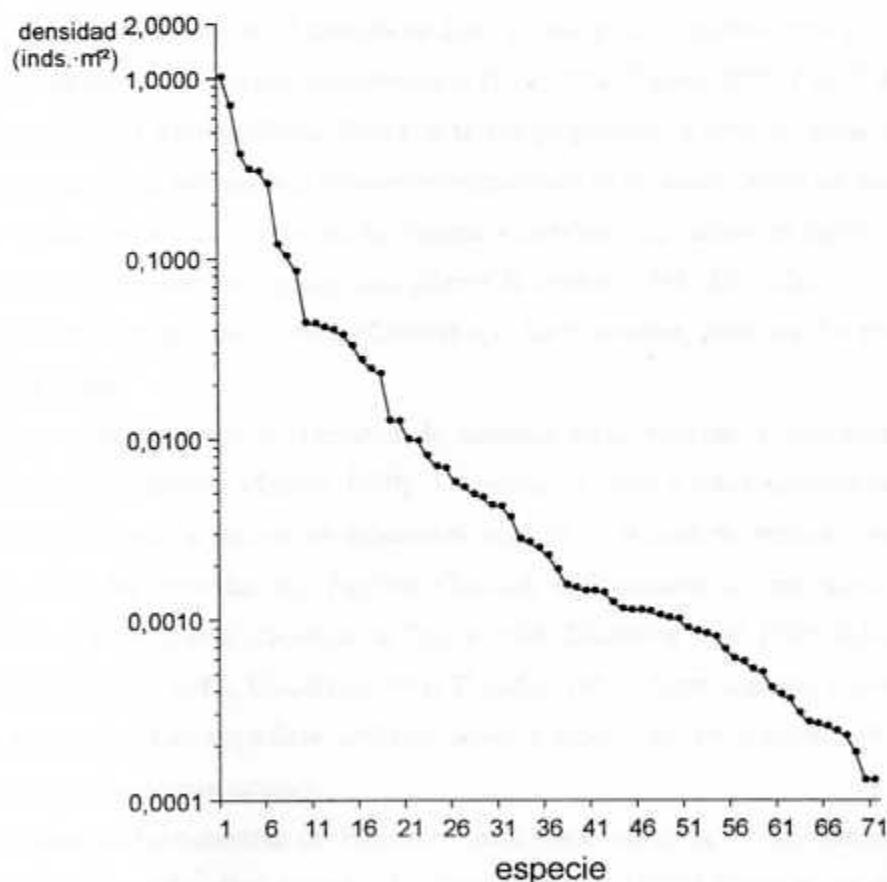


Fig. 10. Distribución de especies, en orden decreciente de densidad promedio. El eje de densidad es en escala logarítmica.

El método de rarefacción de Sanders (1968) permitió hacer dos diferentes estimaciones del número (teórico) de especies, según el modo en que se aplicó. Este número fue de 92 especies, con una extrapolación a 87 transectos, con base en los datos de 44 transectos. Mediante , extrapolación a 30 estaciones y con base en los datos de 16 estaciones, el número teórico obtenido fue de 98 especies. La parte inicial de estas curvas de número acumulado de especies en función de la cantidad de muestras, proyectadas hasta la especie 71, aparece en las Figs. 11-A (transectos) y 11-B (estaciones); en ellas se observa un punto de inflexión entre 62 y 64 especies.

Aunque estas estimaciones son similares, no deben ser tomadas como definitivas por causa de algunas inconveniencias. Las más importantes son: 1-) las áreas cubiertas por los transectos son desiguales (debido a diferencias en la visibilidad del agua y en el ancho del la zona infralitoral con substrato duro) y 2-) el número de transectos varió de una estación a otra. Como las muestras no fueron estandarizadas en cuanto al tamaño de área, se indujo un probable error e imprecisión en el cálculo, especialmente una posible subestimación (Peet 1974, Tipper 1979, Gentil & Dauvin 1988, Jaramillo *et al.* 1995). Otro problema deriva de la alta proporción de especies raras en la muestra, lo que significa que para estimar este número correctamente es necesario hacer un mayor esfuerzo de muestreo, excluir las especies raras de los censos y construir las curvas de especies en función de área con factores de corrección apropiados (Gentil & Dauvin 1988, Jaramillo *et al.* 1995). En este estudio, las estaciones tuvieron mayor eficiencia que los transectos, pues con las primeras se cubre mayor área a la vez.

Hacer comparaciones de números de especies entre regiones o comunidades biológicas diferentes es muy discutible (Tipper 1979). Sin embargo, pese a estas inconveniencias, se puede decir con seguridad que la riqueza de especies de arrecife en la zona de estudio es baja. Esto es una característica de los arrecifes del Pacífico Oriental, en comparación con otras regiones en el Pacífico Central y Occidental (Goldman & Talbot 1976, Gladfelter *et al.* 1980, Sale 1980, Talbot & Gilbert 1981, Springer 1982, Woodland 1983, Thresher 1991). Estas regiones son mucho más ricas en especies y en áreas de superficie similares llegan a superar en tres o cuatro veces el número de especies encontradas en este estudio.

También en los contextos del Pacífico central y oriental, estas 71 especies (o las 98 teóricas) son un número pequeño. Por ejemplo, Gosline & Brock (1965) hicieron un recuento de 306 especies y 35 familias de peces arrecifales en Hawaii, de entre 681 especies de peces marinos que hay en todo ese archipiélago (Randall 1976); Miller & Lea (1976) informaron de 239 especies en 31

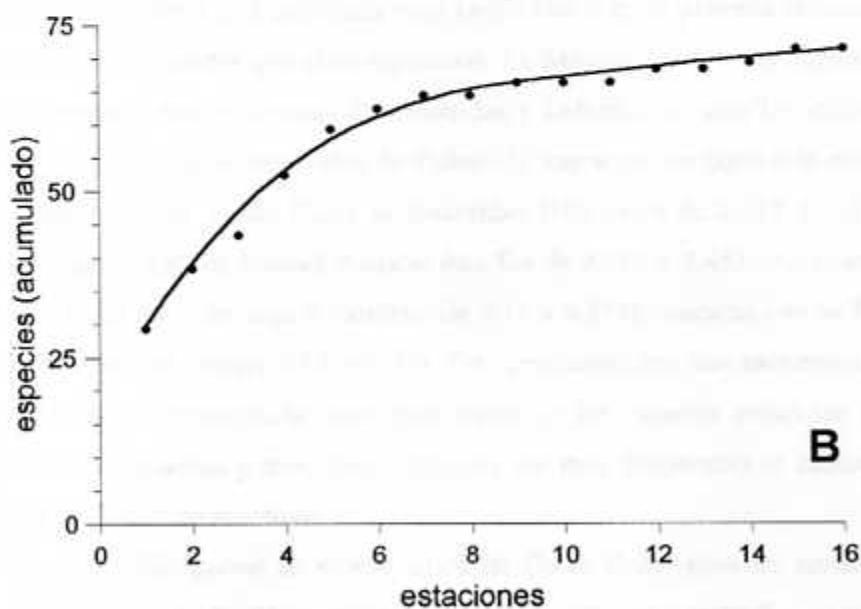
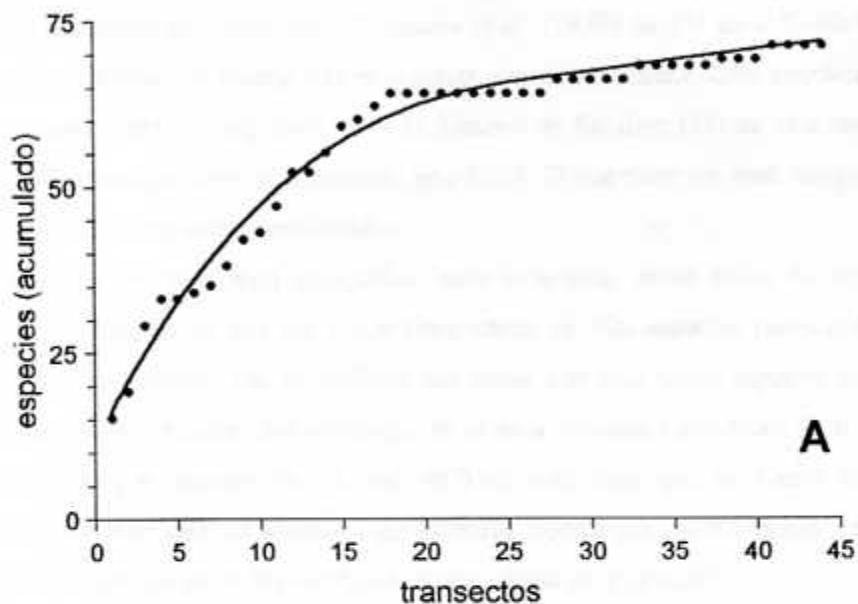


Fig 11. Relación entre número de especies y área muestreada según A-) el número de transectos y B-) el número de estaciones de muestreo. El trazo continuo corresponde a la curva de rarefacción.

familias en las costas de California; Thompson *et al.* (1979) de 271 en el Golfo de California, en 39 familias. Aun teniendo en cuenta que esas zonas son más extensas, debe concluirse que Golfo Dulce es relativamente pobre en especies, pero el número de familias (28) es casi tan alto como en esas regiones. Sin embargo, debe considerarse que Golfo Dulce tiene un área comparativamente mucho menor que las otras regiones mencionadas.

También en una zona geográfica más inmediata, otros sitios tienen mayor riqueza de especies. Por ejemplo, la isla del Coco tiene cerca de 300 especies reconocidas (W.A. Bussing, com. pers.) y la mayoría son arrecifales, las otras son casi todas especies pelágicas que visitan frecuentemente los arrecifes. Sin embargo, en el área inmediata alrededor de la isla, la densidad de peces promedio por especie ( $0,024 \text{ inds. m}^{-2}$ ) es más baja que en Golfo Dulce en número de individuos, mientras que en términos de biomasa podría ser mucho mayor, en virtud del mayor tamaño de las especies en la Isla del Coco (Rojas, datos sin publicar).

En el Parque Nacional Manuel Antonio, Phillips & Pérez-Cruet (1984) hicieron cinco transectos en los que encontraron 39 especies de 21 familias, lo cual es una riqueza de especies proporcionalmente mayor a la calculada para Golfo Dulce en el presente estudio, si se considera el exiguo número de transectos que ellos realizaron. En Manuel Antonio las familias con más especies y mayor abundancia fueron también Pomacetridae y Labridae, aunque los índices de diversidad de Shannon-Weiner ( $H'$ ) y de equitatividad de Pielou ( $J$ ) fueron en ese lugar más elevados que en Golfo Dulce. Mientras que en Golfo Dulce la diversidad ( $H'$ ) varió de 0,317 a 2,41 (con tendencia a valores menores de 2,0) en Manuel Antonio ésta fue de 2,110 a 2,487. Así mismo, la equitatividad ( $J$ ) en Golfo Dulce fue más baja y variable (de 0,12 a 0,814), mientras que en Manuel Antonio fue uniformemente más alta (entre 0,65 y 0,73). Esto concuerda con una característica de la ictiofauna en Golfo Dulce ya mencionada: una gran parte de las especies presentan uno o muy pocos individuos en los recuentos y otras pocas especies son muy dominantes en número, aunque no están en todas las estaciones de muestreo.

En un estudio previo en cuatro sitios de Golfo Dulce (tres en común con este estudio) Cortés (1992) informó de 24 especies, de las que sólo un serránido y un lábrido no fueron encontradas posteriormente. Además, quince de las especies fueron señaladas como de alguna importancia para la pesca comercial. En el presente estudio, 36 (43%) de las 71 especies en lista habían sido anotadas por Campos (1989) como parte de las capturas comerciales, lo que da una similitud por índice de Sørensen de 0,145 entre las listas de especies de estos dos estudios. De estas

especies destacan los jureles *Caranx caballus* y *C. caninus* en prácticamente toda actividad pesquera realizada dentro del Golfo Dulce, así como cinco especies de *Lutjanus*, aunque suelen ser capturadas en la parte más externa del Golfo Dulce y a tamaños muchos mayores que los observados en la parte interna. Sin embargo, el pargo seda, *L. peru*, que es una de las especies más capturadas, no fue observado en la zona de estudio, posiblemente porque los arrecifes allí no alcanzan las profundidades en costa abierta que esta especie prefiere (Bussing & López 1993, Allen & Robertson 1994).

También, 13 especies (18,31% de las 71) fueron encontradas en los muestreos de peces demersales efectuados dentro del Golfo Dulce, por lo que según el índice de Sørensen hay una similitud de 0,145 con la lista de 75 especies de fondo (Bussing & López 1996, Wolff 1996).

En este estudio se encontró cinco de las seis especies de peces que Guzmán (1988) informó como presentes en la Isla del Caño durante noviembre de 1985 y diciembre de 1986, aunque a densidades generalmente más altas. Por ejemplo, *Microspathodon dorsalis* tuvo una densidad promedio de 0,0125 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup> en Golfo Dulce, pero sólo de 0,00135 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup> en la Isla del Caño; la de *Pseudobalistes naufragium* fue de 0,00187 en Golfo Dulce, contra 0,00084 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup> en Isla de Caño; la de *Sufflamen verres* respectivamente 0,00424 y 0,0032 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. La diferencia más dramática la mostró *Stegastes acapulcoensis*: 0,30133 contra sólo 0,00073 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>. Por el contrario, *Arothron hispidus* tuvo una densidad en Golfo Dulce (0,00024 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>) menor que en la Isla del Caño (0,00055 inds. $\cdot$ m<sup>-2</sup>). Curiosamente, su congénere *A. meleagris* no fue observado en Golfo Dulce, pese a cierta plasticidad en su dieta que le permitiría sobrevivir en esta zona, como lo hace ante los cambios en la abundancia de las especies de coral que depreda (Guzmán & Robertson 1989, Guzmán & López 1991).

No parece razonable atribuir estas diferencias en densidad de estos peces a los límites impuestos por la abundancia de recursos alimentarios, que han de ser más abundantes en la Isla del Caño (Cortés 1990, Guzmán y Cortés 1998). La ausencia de depredadores (carnívoros diurnos de segundo orden, o mayor), menores fuentes de disturbios en el ambiente, así como posiblemente una menor abundancia de competidores, es lo que posiblemente permite que ciertas especies aumenten en número. Ello se refleja en la fuerte dominancia de unas pocas especies, como los pomacéntridos *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*.

Al comparar los resultados de este estudio con los numerosos ejemplos dados por Ehrlich (1975) en un trabajo de revisión de literatura especializada, salta a la vista que los carnívoros son

aquí menos abundantes y diversos en comparación con los ejemplos mencionados por este autor. En algunos casos del Caribe y del Océano Índico, la biomasa de los carnívoros alcanza 50% de la fauna, o más (Erllich 1975). En el sur de la Gran Barrera, de Australia, Goldman & Talbot (1976) elevan esta proporción a 54%. Por el contrario, en Golfo Dulce la proporción de carnívoros es menor a 33% en número y es notoria la baja densidad de pargos (Lutjanidae) y meros o cabrillas (Serranidae) y otros piscívoros grandes, que en conjunto no superan 5% de la abundancia total y que se observaron como juveniles o como individuos de talla pequeña. También el número de limpiadores de ectoparásitos que usualmente están asociados con ellos (Ehrlich 1975) es bajo y las agregaciones de estas especies fueron observadas sólo esporádicamente.

Una posible explicación de la pequeña proporción de piscívoros podría atribuirse a la captura comercial de estas especies, especialmente en la parte externa del Golfo Dulce. A causa del desempleo originado en la región por la desaparición de la mayor compañía bananera a principios de la década de 1980, el número de pescadores artesanales aumentó en más de 30% (Martínez 1986). Durante esa época, en la zona sur del Pacífico de Costa Rica la producción pesquera aumentó de 6,0 a 30,5%, del total nacional, entre 1981 y 1986 (Araya & Mora 1988). No se han publicado estudios acerca del efecto del aumento del esfuerzo pesquero sobre las poblaciones ícticas en la región, pero este esfuerzo continúa incrementándose hoy todavía, por lo que es muy probable que actualmente exista sobreexplotación de algunos recursos como los lutjánidos y los serránidos, sobre los que se concentra gran parte de la pesca artesanal costera.

La consecuencia directa de una reducción por pesca de los depredadores grandes de segundo (o mayor) orden sería lógicamente un aumento de la densidad de algunas otras especies, pero a costa de reducir la equitatividad y diversidad. En efecto, este estudio encontró una relativamente alta proporción de carnívoros de primer orden de tamaño pequeño a mediano, como jureles (Carangidae) y roncadores (Haemulidae), así como de hervívoros y omnívoros, especialmente lábridos y pomacéntridos. Situaciones similares han sido documentadas en el Caribe, entre otros, por Munro & Williams (1985), Koslow *et al.* (1988) y Roberts (1995).

Esta observación es más congruente con la hipótesis de la depredación como el factor que determina la estructura y composición de la ictiofauna arrecifal (Holt 1984, 1987; Hixon 1991, Hixon & Beets 1993) que con hipótesis más "tradicionales" sobre el mantenimiento de la diversidad, como por ejemplo: los procesos estocásticos en el prereclutamiento – la "lotería" entre larvas de miembros de un mismo gremio ecológico- (Sale 1977, 1978, 1980, 1991, Talbot *et al.*

1978 ) o la limitación de las poblaciones mediante procesos determinísticos que suceden durante el reclutamiento y postreclutamiento (Williams 1980, Robertson *et al.* 1981, Victor 1983, 1986, Wellington & Victor 1985, Robertson 1991). Con este trabajo no se puede, sin embargo, desestimar el papel que estos procesos (o su ausencia) pudieran jugar en la determinación de la diversidad de Golfo Dulce, aunque no fueron considerados durante este estudio.

Otro conjunto de factores que podrían explicar la baja diversidad, están relacionados con la estructura del hábitat. El sustrato duro generalmente no se extiende más de 30 m desde la línea de la costa, con excepción de los arrecifes de coral en Sándalo, Punta Islotes y Punta Bejuco, cuyas extensiones superan la hectárea (Cortés 1990). Es posible que que la extensión de los arrecifes esté restringida por la profundidad, determinada por taludes casi verticales de 100 o 150 m, donde están las fallas tectónicas que delimitan la sima submarina de Golfo Dulce (Hebbeln *et al.* 1996). Por su reducido tamaño, no hay división estructural del hábitat en cada sitio de muestreo, al contrario de lo que sucede en los grandes arrecifes del Caribe y del Indo-Pacífico, donde hay una fuerte zonación en especies de coral y en estructura del sustrato que determina, a su vez, la consecuente distribución diferencial de los peces y sus gremios ecológicos (Goldman & Talbot 1976, Russ 1984, Alevizon *et al.* 1985a, Lowe-McConnell 1987, Williams 1991, Meekan *et al.* 1995). Según estos estudios, no se podría esperar entonces gran diversidad de peces en Golfo Dulce. Una excepción a este patrón podría constituir la el arrecife de Punta Islitas, que es más amplio y se asienta sobre una estructura de basaltos (Cortés *et al.* 1994), lo que puede conferirle una mayor complejidad espacial.

Por otra parte, aunque en el área estudiada no se detectó una zonación estructural del hábitat dentro de un mismo sitio de muestreo, si se encontró algunas diferencias entre las distintas estaciones. Estas diferencias se relacionan con la complejidad morfométrica del sustrato como un todo (es decir, en su configuración geométrica), en concurso con otros factores como la pendiente y el ámbito de profundidades que abarca el sustrato de cada sitio. Las diferencias en complejidad morfológica fueron lo suficientemente grandes como para permitir una segregación de las estaciones en grupos muy bien definidos.

Algunas investigaciones (Gladfelter & Gladfelter 1978, Likhurst & Luckhurst 1978, Gladfelter *et al.* 1980, Carpenter *et al.* 1981, McManus *et al.* 1981, Jones 1991, Williams 1991, McCormick 1994, McClanahan 1994, Ault & Johnson 1998a, Friedlander & Parrish 1998) indican que una mayor heterogeneidad en la composición del sustrato y en su complejidad espacial llevan a una mayor diversidad y número de peces que habitan el arrecife. También, generalmente se piensa

que en los arrecifes de coral hay mayor diversidad y abundancia de peces que sobre sustratos rocosos, debido a una mayor complejidad estructural del sustrato.

Sin embargo, en Golfo Dulce no se observó esta tendencia en la misma forma que en los estudios mencionados, sino que las mayores diversidades y equitatividades se produjeron en algunas de las zonas rocosas o de sustrato mixto, mientras que en arrecifes de coral fueron un poco más moderadas que en los de sustrato no biogénico. Además, las asociaciones de peces no se distribuyeron exclusivamente sobre la base del índice morfométrico, sino que lo hizo según una determinada combinación de características del sustrato, entre ellas la naturaleza del material que lo forma.

Una posible explicación de este resultado es que los arrecifes coralinos de Golfo Dulce tienen una complejidad morfométrica (valores del IM) intermedia, es decir, las zonas rocosas son más variables y heterogéneas en la estructura espacial del sustrato, teniendo algunas de ellas índices morfométricos superiores a los de zonas coralinas. La razón podría ser que en los arrecifes coralinos de Golfo Dulce hay fuerte predominio de *Porites*, que es de crecimiento masivo y que en la zona de estudio ocupa grandes áreas monoespecíficas y de poca pendiente, mientras que corales racemosos como *Psammocora* y *Pocillopora*, son de menor tamaño y también mucho menos abundantes. Cortés *et al.* (1994), y Cortés (1997) clasifican los arrecifes de la parte interna de Golfo Dulce como de tipo poritado y atribuye algunas características, como la reducida riqueza de especies, la predominancia de corales masivos y la relativamente gran extensión de los arrecifes, al efecto de la baja salinidad del sitio y a que están protegidos de las temperaturas extremas (inducidas por surgencias y el fenómeno de El Niño) que se presentan en otras áreas. Entonces, algunos de los arrecifes rocosos más extensos e inclinados serán también geoméricamente más complejos, con mayor variabilidad morfométrica del sustrato por causa de mezclas variables de roca masiva y disgregada, y algunos crecimientos coralinos aislados que incrementan la heterogeneidad del sustrato. Además, en las costas rocosas se encontró mayores coberturas de algas incrustantes, lo que permitiría una mayor abundancia de herbívoros y omnívoros en estas zonas.

Esto tiene coincidencia con los estudios realizados por Carpenter *et al.* (1981), McManus *et al.* (1981), Bell & Galzin 1984, Bell *et al.* 1985 y Ault & Johnson (1998b) que demuestran que las asociaciones de peces no necesariamente corresponden con las asociaciones de especies de coral ni con la disponibilidad de refugios en el sustrato, aunque diversidad, equitatividad y densidad de peces sí tienen correlación positiva con la cobertura de coral vivo; también, la biomasa de la

ictiofauna tiene una correlación positiva con la heterogeneidad espacial del sustrato, independientemente de las especies que lo constituyen. Esto se comprobó en este estudio al determinar las asociaciones de peces y su distribución por métodos multivariantes.

Cierta evidencia que apoya esta hipótesis proviene de estudios en arrecifes de sustrato artificial (Stone *et al.* 1979, Alevizon *et al.* 1985a, Ambrose & Swarbrick 1989, Carr & Hixon 1997, Rilov & Benayahu 2000) que, aunque tienen asociaciones icticas diferentes, no necesariamente tienen menor densidad y biomasa que arrecifes naturales cercanos. Otra pieza de evidencia muy fuerte la aporta un estudio comparativo de las asociaciones de peces en coladas de lava sumergidas recientes y antiguas de Hawái (Godwin & Kosaki 1989), en donde las coladas más nuevas tienen ictiofaunas menos densas y diversas y coincidentemente, menos crecimientos de coral, al contrario de las más antiguas. Asimismo, Sano *et al.* (1984) hicieron observaciones de campo y experimentos en arrecifes al sur del Japón, donde plagas de *Acanthaster planci* causaron depredación masiva de corales. Allí la depredación causó una pérdida de heterogeneidad y de complejidad estructural de las extensiones de corales racemosos, que resultó en grandes cambios en la ictiofauna asociada, con no sólo desaparición de comedores de pólipos, sino también reducción de la abundancia de peces que utilizan corales racemosos y foliosos como refugio y disminución de la diversidad. Este tipo de estudios apoya, aunque sea indirectamente, la idea de que la menor densidad y riqueza de especies observada en el arrecife Sándalo se debió a un sustrato más homogéneo que el de los arrecifes rocosos.

A propósito de esto, es interesante notar que en el Golfo de Papagayo, y al contrario de Golfo Dulce, los arrecifes son principalmente de tipo pocilopórido, con predominancia de especies racemosas (Cortés 1996-1997, 1997) y que allí Dominici (1999) encontró 75 especies de peces en un área de muestreo considerablemente menor que la estudiada en Golfo Dulce. Aunque las diferencias en el propósito y en los métodos de muestreo de estos dos estudios no permiten una verdadera comparación de los resultados, puede observarse que la composición de la ictiofauna es diferente y que en el Golfo de Papagayo hay mayor densidad y menor concentración de la abundancia en pocas especies. Esto concuerda con la idea de que las estructuras racemosas están relacionadas con una mayor diversidad de la ictiofauna.

Otro factor que probablemente juega un papel en la distribución o zonación de la diversidad de especies es el grado de exposición al oleaje. De acuerdo con un estudio por simulación realizado por Graus & MacIntyre (1989), el oleaje puede controlar la mayor parte de la composición y

diversidad de la ictiofauna, aunque no independientemente, pero sí en interacción con otros factores como la batimetría y la morfología de los arrecifes. Williams (1991), Mc Gehee (1994) y Meekan *et al.* (1995) han aportado evidencia de campo sobre la importancia del oleaje en la determinación de la diversidad y la distribución, pues a diferentes grados de exposición al oleaje encontraron diferentes composiciones de la ictiofauna.

La exposición al oleaje no se cuantificó durante el trabajo de campo del presente estudio, pero es obvia la relación que hay entre la zonación por especies y la ubicación de los sitios muestreados en relación con la dirección del viento y del oleaje en Golfo Dulce. Los arrecifes del margen oriental y del extremo norte del golfo, a barlovento, fueron un poco diferentes en cuanto a la composición de la ictiofauna de los del margen occidental y del extremo noreste, a sotavento, como ya se vió en la sección de resultados. Aunque las diferencias son pequeñas, hay mayor cantidad de peces herbívoros y omnívoros a barlovento, de las familias Pomacentridae, Acanthuridae, Kiphosidae y el escárido *Scarus ghobban*. Por el contrario, carnívoros como los lutjánidos, serránidos y algunos hemúlidos, aunque escasos en número y de tallas más pequeñas que las que tienen en otras partes del Golfo Dulce, fueron ligeramente más numerosos en los arrecifes protegidos, a sotavento. Esto coincide en gran medida con observaciones de Russ (1984), Hay (1991), Jones *et al.* (1991), Williams (1991), Meekan *et al.* (1995) y Letourneur (1996), quienes han hecho hallazgos similares sobre la distribución de la ictiofauna en áreas protegidas y expuestas a oleaje fuerte. Las excepciones las constituyeron aquí carángidos y hemúlidos que forman cardúmenes, notablemente más abundantes a barlovento.

Un grupo trófico que fue aquí menos abundante que lo esperado es el de los planctívoros (al menos en cuanto al número de especies). Por ejemplo, *Chromis atrilobata* es la especie más abundante en el Golfo de Papagayo (Dominici 1999), pero en Golfo Dulce apenas alcanzó el sétimo lugar en orden de abundancia y apareció en pocas estaciones de muestreo. No es claro si su aparente escasez en Golfo Dulce se debió a sesgos o limitaciones del método de muestreo, o a que existe una restricción por algún factor ambiental, como podría ser la abundancia del plancton y su asequibilidad para los planctívoros. Esta última opción es una hipótesis plausible y digna de someterse a prueba en investigaciones ulteriores. De hecho, Quezada (2001, en prep.) ha observado que a lo largo del año se presentan en Golfo Dulce varios lapsos de abundancia de zooplancton alternados con otros de baja producción, determinados por las condiciones oceanográficas de áreas adyacentes, lo que debe significar un estrés alimentario recurrente para los peces zooplanctívoros.

Además, según el modelo trófico que Wolff *et al.* (1996) elaboraron para Golfo Dulce, hay una baja productividad general, el flujo dominante de energía y biomasa está dentro del componente pelágico y el sistema tiene más características de un sistema oceánico abierto que de estuarino o costero. Esta condición afectaría no sólo al plancton que ciertas especies de peces consumen, sino también a la fase de prerreclutamiento (etapa larval pelágica) de los peces, así como la absorción de energía de los pólipos de coral.

Entre las conclusiones finales se puede decir que es posible determinar la distribución y algunas características de la constitución de la ictiofauna de los arrecifes, con base en algunos parámetros ambientales básicos. La importancia de esto consiste en que puede prescindirse de hipótesis y modelos teóricos basados en procesos estocásticos del prerreclutamiento o en la limitación determinista del asentamiento, que sólo son intentos de explicación del mecanismo que integra muchos distintos procesos o fenómenos involucrados en la sobrevivencia de las especies y la integración a las comunidades, pero que tienen poco valor práctico.

Mediante clasificación y ordenamiento con métodos multivariantes es posible determinar la importancia relativa de varias de estos parámetros, cuando actúan simultáneamente en la determinación de los patrones en la estructura de la comunidad íctica y la distribución de las especies. En este trabajo, como en otros, la estructura del sustrato fue la más importante. Un valioso y extenso estudio reciente de Núñez Lara & Arias González (1998) sobre los arrecifes del Caribe Mexicano determinó que la complejidad topográfica y en menor medida la profundidad, la cobertura de coral y la inclinación del sustrato destacaron entre un conjunto de 15 variables por su efecto significativo sobre la distribución de las especies de peces. Estas son precisamente las variables que surgieron como las más relevantes en este estudio.

## REFERENCIAS

- Alevizon, W.S., J.C. Gorham, R. Richardson & S. McCarthy. 1985a. Use of man-made reefs to concentrate snapper (*Lutjanidae*) and grunts (*Haemulidae*) in Bahamian waters. *Bull. Mar. Sci.* 37: 3-10.
- Alevizon, W.S., R. Richardson, P. Pitts & G. Serviss. 1985b. Coral zonation and patterns of community structure in Bahamian reef fishes. *Bull. Mar. Sci.* 36: 304-318.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. Univ. Hawaii Press, Honolulu. 332 p.
- Ambrose, R.F. & S.L. Swarbrick. 1989. Comparison of fish assemblages on artificial and natural reefs of the coast of southern California. *Bull. Mar. Sci.* 44: 718-733.
- Araya, H. & M.G. Mora. 1988. *Panorama pesquero de la región Sur*. Dirección Regional de Recursos Pesqueros y Acuicultura, Oficina Regional de Pesca, Ministerio de Agricultura y Ganadería. Quepos, Costa Rica. 50 p. (mimeo.).
- Ault, T.R. & C.R. Johnson. 1998a. Relationships between habitat and recruitment of three species of damselfish (*Pomacentridae*) at Heron Reef, Great Barrier Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 223: 145-166.
- Ault, T.R. & C.R. Johnson. 1998b. Spatially and temporally predictable fish communities on coral reefs. *Ecol. Monogr.* 68: 25-50.
- Bakus, G.J. 1990. *Quantitative Ecology and Marine Biology*. A.A. Balkema, Rotterdam. 157 p.
- Beals, E.W. 1984. Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Adv. Ecol. Res.* 14: 1-55.
- Bell, J.D. & R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 265-274.
- Bell, J.D., M.L. Harmelin-Vivien & R. Galzin. 1985. Large scale spatial variation in abundance of butterflyfishes (*Chaetodontidae*) on Polynesian reefs. *Proc. 5<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp. Tahiti* 5: 421-426.
- Bohnsack, J.A. & S.P. Bannerot. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *NOAA Technical Report NMFS* 41: 15 p.
- Bussing, W.A. 1985. los peces de la familia Labridae de la costa Pacífica de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: 81-98.

- Bussing, W.A. & M.I. López. 1993. Peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América meridional: guía ilustrada. *Rev. Biol. Trop.* (Publicación especial): 1-164.
- Bussing, W.A. & M.I. López. 1996. Fishes collected during the RV Victor Hensen Costa Rica expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 215-231.
- Campos, J. A. 1989. Evaluación de la pesca artesanal de Golfo Dulce. Primera parte: Golfo interno. Informe final del proyecto. Universidad de Costa Rica, Vicerrectoría de Investigación, Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Proyecto 808 88 561. San José, Costa Rica. 146 p.
- Carpenter, K., R.I. Miclat, V.D. Albaladejo & V.T. Corpuz. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp., Manila 2*: 497-502.
- Carr, M.R. 1996. PRIMER User Manual. Plymouth Marine Laboratory. Plymouth, Devon. s.p.
- Carr, M.H. & M.A. Hixon. 1997. Artificial reefs: the importance of comparisons with natural reefs. *Fisheries* 22: 28-33.
- Chapman, C.J., A.D.F. Johnstone, J.R. Dune & D.J. Creasy. 1974. Reaction of fish to sound generated by diver's open circuit underwater apparatus. *Mar. Biol.* 27: 357-366.
- Clarke K.R. & R.M. Warwick. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, United Kingdom. s.p.
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.* 344: 1-37.
- Cortés, J. 1991. Los arrecifes coralinos del Golfo Dulce, Costa Rica. aspectos geológicos. *Rev. Geol. Amér. Central* 13: 15-24.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos del Golfo Dulce, Costa Rica. aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.* 40: 19-26.
- Cortés, J. 1996-1997. Comunidades coralinas y arrecifes del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. 44(3)/45(1): 623-625.
- Cortés, J. 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs* 16 (Suppl.): S39-S46.
- Cortés, J., I.G. Macintyre & P.W. Glynn. 1994. Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reefs* 13: 65-73.
- Cortés, J. & M.M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 33: 197-202.

- Deuser, W.G. 1975. Reducing environments. p. 1-37. *In*: Riley, J.P. & G. Skirrow (eds.). *Chemical Oceanography*, Vol. 3. Academic Press, Londres.
- Dominici, A. 1999. Estructura poblacional de los peces de arrecifes del Golfo de Papagayo, Guanacaste, Costa Rica, con énfasis en las especies de mayor importancia comercial como ornamentales. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José. 208 p.
- Ehrlich, P.R. 1975. The population biology of coral reef fishes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 211-247.
- Everitt, B.S. & G. Dunn. 1990. *Applied Multivariate Data Analysis*. Arnold, Londres. 304 p.
- Field, J.G., K.R. Clarke & R.M. Warwick. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 37-52.
- Fowler, A.J. 1987. The development of sampling strategies for population studies of coral reef fishes: A case study. *Coral Reefs* 6: 49-58.
- Friedlander, A.M. & J.D. Parrish. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 224: 1-30.
- Gentil, F. & J.-C. Dauvin. 1988. Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement macrobenthique? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. *Vie Milieu* 38: 207-212.
- Gladfelter, W.B. & E.H. Gladfelter. 1978. Fish community structure as a function of habitat structure on West Indian patch reefs. *Rev. Biol. Trop.* 26 (Suppl. 1): 65-84.
- Gladfelter, W.B., J.G. Ogden & E.H. Gladfelter. 1980. Similarity and diversity among coral reef fish communities: a comparison between tropical western Atlantic (Virgin Islands) and tropical central Pacific (Marshall Islands) pocket reefs. *Ecology* 61: 1156-1168.
- Glynn, P.W., E.M. Druffel & R.B. Dunbar. 1983. A dead Central America coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. *J. Mar. Res.* 41: 605-637.
- Goldman, B. & F.H. Talbot. 1976. Aspects of the ecology of coral reef fishes. p. 125-154. *In*: Jones, O.A. & R. Endean (eds.). *Biology and geology of coral reefs*. Vol. III: Biology 2. Academic Press, Nueva York.
- Gosline, W.A., & V.E. Brock. 1965. *Handbook of Hawaiian Fishes*. Univ. Hawaii Press, Honolulu. 208 p.
- Graus, R.R. & I.G. MacIntyre. 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and light energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs* 8: 9-18.

- Green, L.E. & W.S. Alevinson. 1989. Comparative accuracies of visual assessment methods for coral reef fishes. *Bull. Mar. Sci.* 44: 899-912.
- Grove, J.S., D. Gerzon, M.D. Saa & C. Strang. 1986. Distribución y ecología de la familia Pomacentridae (Pisces) en las Islas Galápagos, Ecuador. *Rev. Biol. Trop.* 34: 127-140.
- Guzmán, H.M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 36: 191-207.
- Guzmán, H.M. & J. Cortés. 1989. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *P.S.Z.N.I: Mar. ecol.* 10:23-41.
- Guzmán, H.M. & J.D. López. 1991. Diet of corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 39: 203-206.
- Guzmán, H.M. & D.R. Robertson. 1989. Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55:121-131.
- Godwin, J.R. & R.K. Kosaki. 1989. Reef fish assemblages on submerged lava flows of three different ages. *Pac. Sci.* 43: 289-301.
- Harmelin-Vivien, M.L., J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc & G. Lasserre. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes. *Rev. Ecologie* 40: 467-539.
- Hay, M.E. 1991. Fish seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. p. 96-119. *In: Sale, P. (ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs.* Academic Press, San Diego.
- Hebbeln, D., D.Beese & J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 1-10.
- Hickford, M & D.Schiel. 1995. Catch vs. count: effects of gill netting on reef fish populations in southern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188: 215-232.
- Hixon, M-A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. p- 475-508. *In: Sale, P. (ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs.* Academic Press, San Diego.
- Hixon, M.A. & J.P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.* 63: 77-101.
- Holt, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.* 124: 377-406.
- Holt, R.D. 1987. Prey communities in patchy environments. *Oikos* 50: 276-290.

- Hossfeld, B. 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognata) in Golfo de Nicoya and Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 157-172.
- Jaramillo, E., A. McLachlan & J. Dugan. 1995. Total sample area and estimates of species richness in exposed sandy beaches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 119: 311-314.
- Jesse, S. 1996. Demersal crustacean assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Viktor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 115-134.
- Jennings, S. & N.V.C. Polunin. 1995. Biased underwater visual census biomass estimates for target species in tropical fisheries. *J. Fish. Biol.* 47: 733-736.
- Jones, G.P. 1991. Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. p. 293-230. *In: Sale, P. (ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs.* Academic Press, San Diego.
- Jones, G.P., D.J. Ferrell & P.F. Sale. 1991. Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. p. 156-182. *In: Sale, P. (ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs.* Academic Press, San Diego.
- Jones, R.S. & M.J. Thompson. 1978. Comparison of Florida reef fish assemblages using a rapid visual technique. *Bull. Mar. Sci.* 28: 159-172.
- Kruskal, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness-of-fit to non-metric hypotheses. *Psychometrika* 29: 1-27.
- Kuever, J., C. Wawer, & R. Lillebæk. 1996. Microbiological observations in the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 49-57.
- Kulbicki, M. 1988. Correlation between catch data from bottom longlines and fish census in the south-west lagoon of New Caledonia. *Proc. 6<sup>th</sup> Coral Reef Symp., Townsville* 2: 305-312.
- Kulbicki, M. 1998. How the acquired behaviour of commercial reef fishes may influence the results obtained from visual censuses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 222:11-30.
- Koslow, J.A., F. Hanley & R. Wickland. 1988. Effects of fishing on reef communities at Pedro Bank and Port Royal cays, Jamaica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 43: 201-212.
- León, R. & J.A. Vargas. 1998. Macroinfauna of a tropical fjord-like embayment, Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46 (Supl. 6): 81-90.
- Letourneur, Y. 1996. Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs, Indian Ocean. I. Patterns of spatial distribution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 195: 1-30.

- Lowe-McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 382 p.
- Luckhurst, B.E. & K. Luckhurst. 1978. Analysis of the influence of the substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 49: 317-323.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate Statistical Methods*. Chapman and Hall, Nueva York. 159 p.
- Martínez, F.J. 1986. Principales rasgos del sector pesquero en Golfito. Instituto de Cooperación Iberoamericana, San José. 92 p. (mimeo.).
- McClanahan, T.R. 1994. Kenian coral reef lagoon fish: effects of fishing, substrate complexity, and sea urchins. *Coral Reefs* 13: 231-241.
- McCormick, M.I. 1994. Comparison of field methods for measuring surface topography and their association with a tropical reef fish community. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 112: 87-96.
- McCormick, M.I. & J.H. Choat. 1987. Estimating total abundance of a large temperate-reef fish using visual strip transects. *Mar. Biol.* 96: 469-478.
- McGehee, M.A. 1994. Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth and substrate size off Puerto Rico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105: 243-255.
- McManus, J.W., R.I. Micalat & V.P. Palaganas. 1981. Coral and fish community structure of Sombrero Island, Batangas, Philippines. *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Coral reef Symp., Manila* 2: 271-280.
- Meekan, M.G., A.D.L. Steven & M.J. Fortin. 1995. Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a fringing coral reef. *Coral Reefs* 14: 151-161.
- Miller, D.J. & R.N. Lea. 1976. Guide to the coastal marine fishes of California. *Fish. Bull.* 157: 1-249.
- Molina-Ureña, H. 1996. Ichthyoplankton assemblages in the Gulf of Nicoya and Golfo Dulce embayments, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 173-182.
- Morales, A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica, with comments on their distribution. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 103-114.
- Munro, J.L. & M.B. Williams. 1985. Assessment and management of coral reef fisheries: biological, environmental and socio-economic aspects. *Proc 5<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp., Tahiti* 4: 545-578.
- Nichols-Driscoll, J.A. 1976. Benthic invertebrate communities in Golfo Dulce, an anoxic basin. *Rev. Biol. Trop.* 24: 281-297.

- Núñez Lara, E. & E. Arias González. 1998. The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J. Fish. Biol.* 53 (Suppl. A): 209-221.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología*. 3ª ed. Interamericana, México. 639 p.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- Phillips, P.C. & M.J. Pérez-Cruet. 1984. A comparative survey of reef fishes in Caribbean and Pacific Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 32: 95-102.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13: 131-144.
- Randall, J.E. 1976. The endemic shore fishes of the Hawaiian Islands, Lord Howe Island and Easter Island. *Colloque Commerson 1973. ORSTOM Travaux et Documents* 47: 49-73.
- Richards, F.A., J.J. Anderson & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. *Limnol. Oceanogr.* 16: 43-50.
- Richards, R. 1965. Anoxic basins and fjords. p. 611-645. *In: J.P. Riley & G. Skirrow (eds.) Chemical Oceanography, Vol 1. Academic, Londres.*
- Rivlov, G. & Y. Benayahu. 2000. Fish assemblage on natural versus vertical artificial reefs: the rehabilitation perspective. *Mar. Biol.* 136: 931-942.
- Roberts, C. 1995. Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Cons. Biol.* 9: 988-995.
- Robertson, D.R. 1991. Increases in surgeonfish populations after mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* in Panamá indicate food limitation. *Mar. Biol.* 111: 437-444.
- Robertson, D.R., Green, D.G. & Victor, B.C. 1988. Temporal coupling of reproduction and recruitment of larvae of a Caribbean reef fish. *Ecology* 69: 370-381.
- Rohlf, F.J. 1974. Methods of comparing classifications. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:101-113.
- Russ, G.R. 1984. Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. I. Levels of variability across the entire continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20: 23-34.
- Sale, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111: 337-359.
- Sale, P.F. 1978. Coexistence of coral reef fishes – a lottery for living space. *Env. Biol. Fishes* 3: 85-102.

- Sale, P.F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Ocean. Mar. Biol.* 18: 367-421.
- Sale, P.F. 1991. Reef fish communities: open nonequilibrium systems. p. 564-598. *In*: Sale, P. (ed.). *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego.
- Sale, P.F. & B.J. Sharp. 1983. Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs* 2: 37-42.
- Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102: 243-282.
- Sano, M., M. Shimizu & Y. Nose. 1984. Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pac. Sci.* 38: 51-79.
- Simpson, E.H. 1948. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Springer, V.G. 1982. Pacific Plate biogeography, with special reference to shore fishes. *Smith. Contrib. Zool.* 367: 1-182.
- Stephenson, W. & S.D. Cook. 1980. Elimination of species before cluster analysis. *Australian J. Ecol.* 5: 263-273.
- Stone, R.B., H.L. Pratt, R.O. Parker Jr. & G.E. Davis. 1979. A comparison of fish populations on an artificial and natural reef in the Florida Keys. *Mar. Fish. Rev.*: 1-11.
- Tabachnic, B.G. & L.S. Fidell. 1983. *Using multivariate statistics*. Harper and Row, Nueva York. 509 p.
- Talbot, F.H. & A.J. Gilbert. 1981. A comparison of quantitative samples of coral reef fishes latitudinally and longitudinally in the Indo-West Pacific. *Proc. 4<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp. Manila* 2: 497-502.
- Talbot, F.H., B.C. Russel & G.R.V. Anderson. 1978. Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems?. *Ecol. Monogr.* 48: 425-440.
- Thamdrup, B., D.E. Canfield, T.G. Ferdelman, R.N. Glud & J.K. Gundersen. 1996. A biogeochemical survey of the anoxic basin Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 19-33.
- Thomson, D.A., L.T. Findley & A.N. Kerstich. 1979. *Reef fishes of the Sea of Cortez*. Univ. Arizona Press, Tucson. 302 p.
- Thresher, R.E. 1991. Geographic variability in the ecology of coral reef fishes: evidence, evolution and possible implications. p. 401-436. *In*: Sale, P. (ed.). *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego.

- Thresher, R.E. & J.S. Gunn. 1986. Comparative analysis of visual census techniques of highly mobile, reef-associated piscivores (Carangidae). *Env. Biol. Fish.* 17: 93-116.
- Tipper, J.C. 1979. Rarefaction and rarefaction – the use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology* 5: 423-434.
- Vargas, J.A. 1995. The Gulf of Nicoya estuary, Costa Rica: Past, present and future cooperative research. *Helgol. Meeres.* 49: 821-828.
- Victor, B.C. 1983. Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* 219: 419-420.
- Victor, B.C. 1986. Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment limited coral reef fish population. *Ecol. Monogr.* 56: 145-160.
- von Wangelin, M., & M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 135-155.
- Wellington, G.M. & B.C. Victor. 1985. El Niño mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia* 68: 15-19.
- Williams, W.T. 1971. Principles of clustering. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 303-326.
- Williams, D.McB. 1980. Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree Island lagoon (Great Barrier Reef). *Bull. Mar. Sci.* 30: 159-170.
- Williams, D.McB. 1991. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. p. 437-474. *In: Sale, P. (ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs.* Academic Press, San Diego.
- Wolff, M. 1996. Demersal fish assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Viktor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 187-214.
- Wolff, M., H.J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 215-231.
- Woodland, D.J. 1983. Zoogeography of the Siganidae (Pisces): an interpretation of distribution and richness patterns. *Bull. Mar. Sci.* 33: 713-717.

## APÉNDICE 1-A

Densidades (inds./m<sup>2</sup>) de peces por transecto en los arrecifes de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica; estaciones 1 a 5.

especie	Transecto (núm. estación - transecto)														
	1-a	1-b	1-c	2-a	2-b	2-c	2-d	2-e	3-a	3-b	4-a	4-b	5-a	5-b	5-c
<i>Abudefduf concolor</i>	0	0	0,006	0	0	0	0	0,01667	0,01149	0	0,02904	0,0119	0	0	0
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,218	0,077	0,935	0,14286	0,22857	0,29565	0	0,11667	0,86207	0,17241	0,1597	0,7381	1,034	0	0
<i>Aetobatus narinari</i>	0	0	0,006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alphestes multiguttatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alvula nemoptera</i>	0	0	0	0	0	0	0,04211	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anisotremus caesi</i>	0	0	0,068	0,02143	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,014
<i>Anisotremus interruptus</i>	0	0	0,012	0	0	0	0	0	0,01149	0	0	0	0	0	0,029
<i>Anisotremus taeniatus</i>	0	0	0,025	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,029
<i>Apogon dovii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apogon pacifici</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07143	0	0	0
<i>Arothron hispidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,011	0
<i>Balistes polylepis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0119	0	0	0,014
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,090	0,058	0,031	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,029
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0,013	0	0	0,00714	0	0	0	0	0,01149	0	0	0	0	0	0,014
<i>Caranx caballus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,77381	2,874	0	0
<i>Caranx caninus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,06667	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caranx sexfasciatus</i>	0	3,846	9,231	0	0	0	0	0	0	0	0	2,97619	0	0	0
<i>Chaetodon humeralis</i>	0,038	0,019	0,018	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,023	0
<i>Chilomycterus reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chromis atrilobata</i>	2,179	0,538	0,738	0,17857	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,101
<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0	0,019	0	0,01429	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dasyatis longus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03571	0	0	0
<i>Decapterus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diapterus aureolus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodon hystrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,014
<i>Epinephelus labriformis</i>	0	0	0,006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epinephelus panamensis</i>	0	0	0,025	0	0	0	0	0	0,01149	0	0	0,02381	0	0	0,014
<i>Fistularia commersoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01149	0	0	0	0	0	0
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,05	0	0	0	0	0	0	0,014
<i>Gymnothorax equatorialis</i>	0	0	0	0	0	0,01739	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,63218	0	0,1597	0,22619	0	0	1,063
<i>Haemulon scudder</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,76945	0	0	0	0
<i>Haemulon steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,01626	0,10714	0	0	0,718
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0	0	0	0,01429	0,08571	0	0	0	0,01149	0	0	0,02381	0	0	0
<i>Halichoeres chierchiae</i>	0	0	0	1,67857	0,17143	1,4087	0,08421	0	0,11494	1,72414	0,10163	0,25	0,517	1,862	1,149
<i>Halichoeres melanotis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres notospilus</i>	0	0	0	0,01429	0,11429	0,06957	0	0,08333	0,41379	0,12644	0,08711	0,15476	0	0,011	0,014







## APÉNDICE 1-C

Densidades (inds./m<sup>2</sup>) de peces por transecto en los arrecifes de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica; estaciones 10 a 13.

especie	Transecto (núm. estación – transecto)								
	10-a	10-b	10-c	11	12-a	12-b	12-c	13-a	13-b
<i>Abudefduf concolor</i>	0	0	0,04202	0	0	0	0	0,048	0,01143
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,72829	0,04202	0	0,6085	0,23561	0,32129	0	0,336	1,04
<i>Aetobatus narinari</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alphistes multiguttatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alvula nemoptera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anisotremus coesius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anisotremus interruptus</i>	0	0	0,08403	0	0,01071	0	0	0	0
<i>Anisotremus taeniatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apogon dovii</i>	0	0	0	0	0	0,01071	0	0	0,02286
<i>Apogon pacifici</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arothron hispidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Balistes polylepis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0	0	0	0,00895	0	0	0	0	0
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caranx caballus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caranx caninus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caranx sexfasciatus</i>	0	0	0	0	0,53548	0	0	0	0
<i>Chaetodon humeralis</i>	0	0	0	0	0	0,01071	0	0	0,05714
<i>Chilomycterus reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,128	0
<i>Chromis atrilobata</i>	0	0	0	0,6264	0	0	0	0	0,02286
<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dasyatis longus</i>	0	0	0	0	0,01071	0	0	0	0
<i>Decapterus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diapterus aureolus</i>	0	0	0	0	0,05355	0	0	0	0
<i>Diodon hystrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epinephelus labriformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epinephelus panamensis</i>	0	0	0	0,02865	0	0	0	0	0
<i>Fistularia commersonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,016	0
<i>Gymnothorax equatorialis</i>	0	0	0	0,00895	0	0,01071	0	0	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	0	0	0,04202	0	10,7095	0	0	0	0
<i>Haemulon scudderi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres nicholai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres chierchiae</i>	0,05602	0,21849	0	0,89485	0	0	0	6,4	5,71429
<i>Halichoeres melanotis</i>	0,35014	0	0,08403	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres notospilus</i>	0	0	0	0,02685	0,02142	0	0	0	0







## APÉNDICE 2-A

Densidades (inds./m<sup>2</sup>) de peces por estación (promedio  $\pm$  desviación típica) en los arrecifes de la parte interna del Golfo Dulce, Costa Rica; estaciones 1 a 5.

especie	estación									
	1		2		3		4		5	
	promedio	desviación típica								
<i>Abudefduf concolor</i>	0,00205	0,00355	0,00333	0,00746	0,00575	0,00812	0,02047	0,01212	0	0
<i>Abudefduf troschelii</i>	0,41008	0,46035	0,15675	0,11272	0,41724	0,34624	0,4489	0,409	0,34483	0,59726
<i>Aetobatus narinari</i>	0,00205	0,00355	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alphestes multiguttatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alvula nemoptera</i>	0	0	0,00842	0,01883	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Anisotremus caesi</i>	0,02256	0,03908	0,00429	0,00958	0	0	0	0	0,00958	0,01659
<i>Anisotremus interruptus</i>	0,0041	0,00711	0	0	0,00575	0,00812	0	0	0	0
<i>Anisotremus taeniatus</i>	0,00821	0,01421	0	0	0	0	0	0	0,00958	0,01659
<i>Apogon dovii</i>	0	0	0	0	0	0	0,03571	0,05051	0	0
<i>Apogon pacifici</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00383	0,00663
<i>Arothron hispidus</i>	0	0	0	0	0	0	0,00595	0,00842	0,00479	0,0083
<i>Balistes polylepis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00958	0,01659
<i>Bodianus diplotaenia</i>	0,0594	0,02952	0	0	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Canthigaster punctatissima</i>	0,00427	0,0074	0,00143	0,00319	0,00575	0,00812	0	0	0,95786	1,65905
<i>Caranx caballus</i>	0	0	0	0	0	0	0,38691	0,54717	0	0
<i>Caranx caninus</i>	0	0	0,01333	0,02982	0	0	0	0	0	0
<i>Caranx sexfasciatus</i>	4,35897	4,6367	0	0	0	0	1,4881	2,10448	0	0
<i>Chaetodon humeralis</i>	0,02538	0,01133	0	0	0	0	0	0	0,00766	0,01327
<i>Chilomycterus reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chromis atrilobata</i>	1,15214	0,89532	0,03571	0,07986	0	0	0	0	0,03352	0,05806
<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0,00641	0,0111	0,00286	0,00639	0	0	0	0	0	0
<i>Dasyatis longus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Decapterus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0,01785	0,02525	0	0
<i>Diapterus aureolus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodon hystrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Epinephelus labriformis</i>	0,00205	0,00355	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epinephelus panamensis</i>	0,00821	0,01421	0	0	0,00575	0,00812	0,0119	0,01684	0,00479	0,0083

## APÉNDICE 2 A (continuación)

<i>Fistularia commersonii</i>	0	0	0	0	0,00575	0,00812	0	0	0	0
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0	0	0,01	0,02236	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Gymnothorax equatorialis</i>	0	0	0,00348	0,00778	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	0	0	0	0	0,31609	0,44702	0,19295	0,04702	0,35441	0,61385
<i>Haemulon scudderi</i>	0	0	0	0	0	0	0,38473	0,54408	0	0
<i>Haemulon steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0,5617	0,64284	0,23963	0,41506
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0	0	0,02	0,03725	0,00575	0,00812	0,0119	0,01684	0	0
<i>Halichoeres chierchiaie</i>	0	0	0,66858	0,80677	0,91954	1,13788	0,17582	0,10491	1,17625	0,67282
<i>Halichoeres melanotis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres notospilus</i>	0	0	0,0563	0,04797	0,27012	0,20319	0,12094	0,04784	0,00862	0,0076
<i>Hemiramphus saltator</i>	0	0	0	0	0	0	0,36295	0,51329	0	0
<i>Himantura pacifica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocanthus passer</i>	0,03786	0,02289	0,00143	0,00319	0	0	0	0	0	0
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0	0	0,00286	0,00639	0	0	0	0	0	0
<i>Kyphosus elegans</i>	0,06197	0,09118	0,17739	0,39666	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidonectes clarkhubbsi</i>	0	0	0	0	0,00575	0,00812	0,01191	0,01684	0	0
<i>Lutjanus aratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0,10043	0,12729	0	0	0,08046	0,06503	0,01462	0,02068	0,04789	0,0439
<i>Lutjanus colorado</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus guttatus</i>	0,0641	0,11103	0	0	0	0	0,15404	0,13572	0	0
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0,0641	0,11103	0	0	0,01724	0,00813	0,01452	0,02053	0,00958	0,01659
<i>Microspathodon bairdii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Microspathodon dorsalis</i>	0,1594	0,08481	0,03429	0,05111	0,00575	0,00812	0	0	0	0
<i>Mycteroperca xenarca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myripristis leiognathus</i>	0	0	0	0	0	0	0,02381	0,03367	0	0
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orthopristis chalceus</i>	0	0	0	0	0,18391	0,06503	0,01321	0,00185	0	0
<i>Paranthias colonus</i>	0,00427	0,0074	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00479	0,0083
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0,00821	0,01421	0,00143	0,00319	0,00575	0,00812	0,01917	0,00657	0	0
<i>Prionurus laticlavus</i>	0	0	0,00667	0,01491	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	0,00821	0,01421	0,00286	0,00639	0	0	0,01191	0,01684	0	0
<i>Sargocentron suborbitalis</i>	0,00641	0,0111	0,00429	0,00958	0,02299	0,03251	0,01341	0,01896	0,07184	0,12443
<i>Scarus compressus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scarus ghobban</i>	0,02957	0,00771	0,00333	0,00746	0,02299	0,03251	0,04762	0,06734	0,02203	0,02157
<i>Scorpaena plumieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Serranus psittacinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01149	0,01991
<i>Sphoeroides annulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0,00726	0,01027	0	0











## APÉNDICE 2-C (continuación)

<i>Epinephelus panamensis</i>	0,02865	0	0	0	0	0,01818	0,02571	0,00693	0,00624	0,00473	0,00819
<i>Fistularia commersonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gnathanodon speciosus</i>	0	0	0	0,008	0,01131	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnothorax equatorialis</i>	0,00895	0,00357	0,00618	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	0	3,56983	6,18313	0	0	0,4303	0,53998	0	0	0	0
<i>Haemulon scudderii</i>	0	0	0	0	0	0,04849	0,06857	0	0	0	0
<i>Haemulon steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres nicholisi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,1212	0,20992	0	0
<i>Halichoeres chierchiae</i>	0,89485	0	0	6,05715	0,48487	0	0	0,42667	0,73272	0	0
<i>Halichoeres melanotis</i>	0	0	0	0	0	0,03637	0,05143	0,04156	0,03746	0,13495	0,19188
<i>Halichoeres notospilus</i>	0,02685	0,00714	0,01237	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hemiramphus saltator</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Himantura pacifica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holocanthus passer</i>	0	0	0	0	0	0,01212	0,01714	0,00485	0,0084	0	0
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kyphosus elegans</i>	0	0,17849	0,30916	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidonectes clarkhubbsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus aratus</i>	0	0,02142	0,0371	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0,00895	0	0	0	0	0,24243	0,08571	0,0097	0,0168	0	0
<i>Lutjanus colorado</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus guttatus</i>	0	0,21419	0,28335	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0	0	0	0	0	0,00606	0,00857	0,00404	0,007	0	0
<i>Microspathodon bairdii</i>	0,00895	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microspathodon dorsalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,00404	0,007	0	0
<i>Mycteroperca xenarca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myripristis leiognathus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,00808	0,01399	0	0
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orthopristis chalceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paranthias colonus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0	0	0	0,008	0,01131	0	0	0	0	0	0
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0	0	0	0,032	0,04525	0	0	0	0	0	0
<i>Prionurus laticlavus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sargocentron suborbitale</i>	0,00895	0	0	0,02743	0,00646	0	0	0	0	0	0
<i>Scarus compressus</i>	0	0	0	0	0	0,00606	0,00857	0	0	0	0
<i>Scarus ghobban</i>	0	0	0	0,25829	0,04202	0,07879	0,06	0,03717	0,03256	0,0245	0,02915
<i>Scorpaena plumieri</i>	0	0	0	0	0	0,00606	0,00857	0	0	0	0



## APÉNDICE 3

*Descripción del sustrato en las estaciones de muestreo, parte interna de Golfo Dulce, Costa Rica.*

estación no.	localidad	características del sustrato
1	Punta Agua Fria	sustrato rocoso muy empinado, suerte de paredes sumergidas, uno de los transectos está al lado de una roca casi a flor de agua.
2	Punta Gallardo	arrecife de sustrato rocoso, de liso a muy irregular, rocas de tamaño variable, a veces es arenoso; uno de los transectos tiene un talud sumergido de roca casi vertical, el arrecife se dirige hacia una roca a flor de agua, a unos 200m
3	Punta Gallardo (sección oeste)	sustrato rocoso disgregado, de rocas sueltas de 0,2 a 0,4 m de diámetro, a veces es considerablemente ancho (más de 100 m) y parte es posibleblente zona intermareal
4	Punta Encanto	sustrato rocoso irregular, con rocas sueltas de 0,1 a 0,3 m de diámetro, en parte es posiblemente zona intremareal (sin crecimiento)
5	Punta El Bajo	mezcla de sustrato rocoso (en forma de guijarros y rocas pequeñas sueltas), coral (hasta 20% de cobertura) y arena, pero siempre de aspecto plano; casi todo el coral es <i>Pavona</i> , del que 40%-50% está muerto, excepto cuando hay <i>Porites</i> , que aparece en crecimientos de hasta 1m de alto y de 1 a 2,5 m de diámetro, a veces con forma de "hongo" por tener la base muy bioerosionada
6	Playa Cativo	medianamente irregular, arrecife rocoso.
7	Punta Esquinas	moderadamente irregular, playa arenosa-rocosa
8	Punta Medida – Isla Mogo	sustrato de arena y rocas pequeñas, no muy irregular pero a veces muy empinado, en parte con una gran cobertura de anémonas
9	Punta Iglesia Mayor	sustrato de coral y arena, de cobertura variable de 20 a casi 100% de coral, principalmente <i>Porites</i> y algo de <i>Pavona</i> (no más de 2% de cobertura); rocas de 0,3 a 1,5 m de diámetro; gran parte del coral está muerto (en general, 50%)
10	Punta Islotes – Isla Copey	sustrato principalmente de roca y arena con guijarros sueltos (en general 60% y 40% de cobertura, respectivamente); hay <i>Porites</i> presente en algunos crecimientos de hasta 1m de diámetro y 0,5 a 0,7 m de alto
11	Punta Estrella	islote o roca a flor de agua; sustrato rocoso muy irregular, con grandes fragmentos de roca y ricos en epifauna (principalmente anémonas); corriente muy fuerte durante el muestreo
12	Playa Chal	sustrato suave de arena, limo, tubos de poliquetos y restos de conchas, muy liso y regular
13	Punta Gruesa	sustrato rocoso con rocas de 0,15 a 0,35 m de diámetro, con flora epilítica abundante en las menores profundidades
14	arrecife Sándalo, sección noreste	hasta 70% del sustrato son parches de <i>Porites</i> de 0,3 a 0,5 m de diámetro, el resto del sustrato son parches de arena; en muchos casos el coral tiene cavidades en su base
15	arrecife Sándalo, sección central	principalmente coral masivo ( <i>Porites</i> ) en parches de 0,3 a 1m de diámetro, con algunos parches de sustrato arenoso
16	arrecife Sándalo, sección suroeste	sometido a fuerte sedimentación, cobertura de coral variable: 40-80% de coral masivo ( <i>Porites</i> ) con algo de <i>Pavona</i> , en parches de 0,6 a 1m de diámetro, el resto del sustrato es arena