





<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v70i1.49729>

Comparación de cuatro métodos para contar peces en una bahía tropical: el caso del Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena en el Pacífico de Costa Rica

Mario Espinoza^{1,2*};  <https://orcid.org/0000-0002-8355-2411>
Fausto Arias-Zumbado³;  <https://orcid.org/0000-0003-0391-592X>
Isaac Chaves-Zamora^{2,4};  <https://orcid.org/0000-0003-3423-756X>
Beatriz Farías-Tafolla^{2,4};  <https://orcid.org/0000-0003-4754-0998>

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; mario.espinoza_m@ucr.ac.cr (*Correspondencia).
2. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; ichaza.93@gmail.com, bft_93@outlook.com
3. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica; faz061087@gmail.com
4. Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Recibido 14-I-2022. Corregido 14-III-2022. Aceptado 05-IV-2022.

ABSTRACT

Comparison of four methods to count fish in a tropical bay: the case of the Santa Elena Bay Marine Management Area in the Pacific of Costa Rica

Introduction: Tropical nature is experiencing an unprecedented threat that includes coastal fish communities that requires a close monitoring of species presence. The simultaneous use of several monitoring methods should reduce the bias caused by the selectivity of each method.

Objective: This study used four different sampling methods over two years to assess and compare fish assemblages in the Santa Elena Bay Marine Management Area (AMM-BSE), North Pacific of Costa Rica.

Methods: We examined changes in species richness and composition between upwelling and non-upwelling seasons from July 2019 and February 2020. We applied visual censuses, underwater remote cameras; bottom lines; and sport fishing.

Results: We identified 140 species of fish (54 families); remote underwater cameras detected 83 %, followed by underwater visual censuses (65 %), sport-fishing (16 %) and bottom lines (14 %). Only the sport-fishing method detected differences in species richness and composition between seasons.

Conclusion: Remote cameras appear to be the best method for species counts, and sport-fishing to detect seasonal differences in tropical coasts similar to the one studied here.

Key words: fish diversity; conservation; management; ecological threats; climate change.

La degradación de los hábitats naturales y el cambio climático están ocasionando una crisis de biodiversidad global sin precedente (Pettorelli et al., 2021; Segan et al., 2016), donde se estima que más de un tercio de todas

las especies del planeta estarán en riesgo de extinción al finalizar este siglo (di Marco et al., 2018). Conocer la biodiversidad local es fundamental para poder definir la función ecológica de cada especie en el ecosistema, su relación



con actividades humanas y el grado de vulnerabilidad ante amenazas crónicas o emergentes (Lohbeck et al., 2016). En ambientes costeros, la identificación de sitios de alta diversidad ictiológica puede ayudar a guiar estrategias de manejo y conservación que mejoren la protección de especies y ecosistemas, o que promuevan su aprovechamiento sostenible (Roberts et al., 2002). Sin embargo, hábitats costeros diversos y productivos (ej. arrecifes coralinos y rocosos, manglares y estuarios) suelen ser también los ambientes más impactados ante presiones antropogénicas como la pesca, contaminación y desarrollo costero (Alvarado et al., 2018; Arias-Godínez et al., 2019). Además, en muchos sitios costeros aún existen desafíos importantes para estimar de forma confiable la diversidad local.

El manejo espacial se ha consolidado como una de las herramientas de conservación más efectivas para solventar la pérdida de biodiversidad y mantener la resiliencia de los ecosistemas marinos (Gaines et al., 2010; Magris et al., 2017). Sin embargo, no todas las medidas de manejo espacial se enfocan en la protección absoluta de los recursos (ej. áreas marinas protegidas). Por ejemplo, las áreas marinas de manejo (AMM) presentan una mezcla entre protección total y extracción regulada bajo un esquema de zonificación (McClanahan et al., 2006). Por lo tanto, evaluar el papel que tienen medidas de manejo espacial como la AMM en mantener la diversidad de peces de importancia ecológica y comercial en un sitio, así como la resiliencia de hábitats críticos (sitios que contribuyen a la reproducción, crecimiento y alimentación) para estas especies será fundamental ante futuros escenarios de cambio climático.

La Bahía Santa Elena (BSE), ubicada en el Pacífico Norte de Costa Rica, fue declarada un AMM en el 2018 debido a que posee una gran variedad de hábitats esenciales para peces y otros organismos, incluyendo arrecifes coralinos y rocosos, planicies arenosas y lodosas y desembocaduras de ríos rodeados por bosque de manglar (Cortés, 1997; Espinoza et al., 2020; Wehrmann & Cortés, 2009). A pesar

de su importancia ecológica, los estudios de la ictiofauna en el AMM-BSE se han limitado a observaciones puntuales o se han enfocado en otras zonas del Pacífico Norte de Costa Rica (Angulo et al., 2021; Arias-Godínez et al., 2019; Eisele et al., 2020; Espinoza & Salas, 2005; Suárez et al., 2021). Además, el AMM-BSE se encuentra en una región de afloramiento costero, en la cual se dan cambios estacionales en la productividad y condiciones ambientales, producto de los fuertes vientos alisos, lo cual a su vez puede influir en la composición de especies a lo largo del año (Eisele et al., 2020; Fiedler, 2002; Stuhldreier et al., 2015a).

El uso simultáneo de diversos métodos de monitoreo biológico puede maximizar la capacidad de detección de especies en una gran variedad de ambientes, ya que permite disminuir el sesgo en la información obtenida debido a la posible selectividad asociada a cada metodología de muestreo (Caldwell et al., 2016; Griffiths et al., 2013; SINAC, 2020). Por ejemplo, las técnicas de monitoreo visual son muy efectivas en la detección de peces arrecifales (Eisele et al., 2020; SINAC, 2020), pero su alcance es limitado en ambientes turbios de baja visibilidad, o para algunas especies pelágicas que se distribuyen en la columna de agua. Sin embargo, con el apoyo de métodos pesqueros complementarios es posible muestrear otros ambientes y especies que son más susceptibles a ser capturadas con métodos de pesca tradicional. Ante la necesidad de generar información detallada que permita (1) evaluar los beneficios ecológicos y económicos del AMM-BSE para las comunidades aledañas, y (2) monitorear cambios en el ensamblaje de peces ante amenazas como la degradación de los hábitats costeros, la sobrepesca y el cambio climático, es de suma importancia conocer con precisión cuales son las especies de peces que habitan esta bahía. Este estudio uso cuatro diferentes métodos de muestreo a lo largo de dos años para evaluar y comparar los ensamblajes de peces en el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena, Pacífico de Costa Rica. Además, se examinaron cambios en la riqueza de especies entre épocas de afloramiento y no afloramiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: El estudio se realizó en Bahía Santa Elena (BSE), localizada en el Golfo de Santa Elena ($10^{\circ}55'41''$ N & $85^{\circ}48'16''$ W), Pacífico Norte de Costa Rica (Fig. 1). Esta bahía tiene un área aproximada de 732 ha y contiene una gran variedad de hábitats disponibles, incluyendo arrecifes de coral y rocosos rodeados de arena en las partes externas, planicies arenosas y lodosas en la parte media y dos tributarios que aportan agua dulce en la parte interna, rodeados por manglares (Sibaja-Cordero et al., 2014; Wehrtmann & Cortés, 2009). La profundidad en la bahía incrementa progresivamente hacia la parte

externa, yendo desde 0 m en las orillas hasta 36 m cerca de la boca de la bahía y continuando hasta 50 m en su exterior (Fig. 1). Además, la bahía está influenciada por un afloramiento costero que se produce durante la estación seca (diciembre-abril), en donde los vientos alisios del norte empujan las masas de agua superficiales, contribuyendo a que las aguas profundas más frías emerjan hacia la superficie, transportando una gran cantidad de nutrientes, lo que incrementa la productividad primaria (Fiedler, 2002; Stuhldreier et al., 2015b). La BSE fue declarada un AMM en mayo del 2018 (Decreto de Ley N° 41171) y está protegida de algunas actividades extractivas (e.g., pesca de arrastre, palangre y trasmallo), sin embargo, se permite

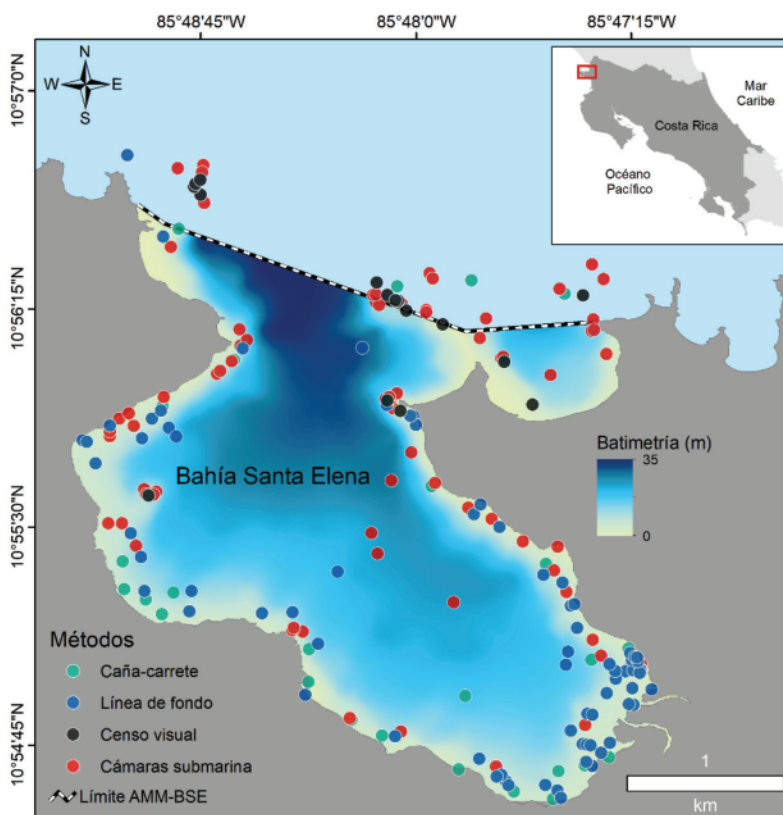


Fig. 1. Ubicación de los diferentes métodos de muestreo empleados en el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena (AMM-BSE), Pacífico Norte de Costa Rica.

Fig. 1. Location of the different sampling methods used in Bahía Santa Elena Marine Management Area (AMM-BSE), North Pacific of Costa Rica.



la pesca deportiva, artesanal con cuerda y científica en sitios específicos bajo una zonificación establecida (SINAC, 2017).

Métodos de muestreo: En el estudio se utilizaron cuatro métodos de muestreo para cuantificar la diversidad de peces en el AMM-BSE. En dos de estos métodos se realizaron observaciones submarinas mediante censos visuales con SCUBA y cámaras remotas. Los otros dos métodos consistieron en el uso de línea de fondo con anzuelos y el uso de caña-carrete (pesca deportiva). Para los censos visuales submarinos, se realizaron 55 transectos de 30 m de largo y 5 m de ancho (área: 150 m²) entre julio 2019 y febrero 2020. En cada transecto se identificaron las especies de peces presentes en cada sitio de monitoreo y se estimó su abundancia. Todos los transectos se efectuaron entre las 9:00 y 15:00 h a profundidades entre 3 y 15 m. Los censos de peces se realizaron principalmente en la parte externa del AMM-BSE, donde hay mayor presencia de ambientes arrecifales y mejor visibilidad, ya que la parte media e interna de la bahía está mayormente influenciada por las mareas, y hay una mayor dominancia de manglares y ambientes con fondos lodosos por lo que tienden a ser más turbias.

Entre junio 2018 y febrero 2020 se colocaron 83 cámaras remotas submarinas cubriendo todos los hábitats disponibles en el AMM-BSE. Las cámaras se colocaron a más de 400 m de distancia entre cada una para asegurar la independencia entre réplicas (Cappo et al., 2007), durante horas del día (8:00-15:00 h) y a profundidades entre los 0.7 y 27 m (promedio \pm desviación estándar: 6.7 \pm 4.7 m). Las cámaras remotas consistían en una estructura de acero inoxidable en donde se colocaba un cámara de video (GoPro Hero4[®]) para que grabara a 60 cuadros por segundo a una resolución de 1 080 píxeles, con una duración mínima de 50 min (duración máxima: 120 min). Además, las estructuras tenían un tubo de acero desmontable con un contenedor de PVC agujereado en el extremo, en el cual se depositaba carnada triturada (una especie local de macarela *Scomber*

japonicus utilizada comúnmente en pesca de palangre) para la atracción de peces mediante la pluma de olor dispersada. Las cámaras remotas submarinas fueron colocadas desde una embarcación pequeña mediante una cuerda de polipropileno con una boya superficial para poder recuperarla posteriormente (para más información ver Espinoza et al., 2020). Los videos generados fueron analizados utilizando el programa EventMeasure (SeaGIS, 2021) para identificar las especies y contabilizar individuos. Para evitar recuentos de individuos, se utilizó la métrica MaxN, la cual se define como el número máximo de individuos de una especie que aparece en una misma toma del video, como medida de abundancia relativa. Todas las especies se identificaron al menor nivel taxonómico posible utilizando guías de identificación (Robertson & Allen, 2015) o criterio de expertos en caso de ser necesario.

Para el muestreo de especies crípticas que se distribuyen en áreas del AMM-BSE con poca visibilidad o especies que no están tan asociadas al fondo, se emplearon dos métodos distintos: la pesca con línea de fondo, y la pesca con caña y carrete (esta última de ahora en adelante será llamada pesca deportiva). Este tipo de métodos han sido efectivos en la detección de especies de interés económico y ecológico que a veces no son fácilmente detectados por cámaras o censos visuales submarinos (SINAC, 2020). Además, la captura, manipulación y eventual liberación de peces permite generar otra información biológica importante (ej. sexo, longitud, peso, etc.), cuantificar el uso de hábitat y la distribución de las especies dentro del AMM-BSE. Entre mayo 2018 y setiembre 2020, se colocaron 77 líneas de fondo durante horas del día (8:00-15:00), cubriendo principalmente la zona interna y media de la bahía (Fig. 1), las cuales no fueron muestreadas adecuadamente con las cámaras remotas o censos visuales debido a condiciones estuarinas de baja visibilidad. Cada línea de fondo tenía entre 20 y 60 anzuelos circulares (tamaños 10/0 o 12/0), y se utilizó sardina gallera (*Opisthonema* sp.) como carnada. El tiempo de remojo aproximado varió entre 1-1.5 h. Todos los organismos

capturados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible, y posteriormente fueron liberados.

El muestreo con pesca deportiva consiste en el uso de caña/carrete y señuelos artificiales en lugar de carnada, y fue usado para dirigir la captura a especies de interés comercial o recreacional, las cuales a veces no son fácilmente detectadas mediante otros métodos de muestreo. Se realizaron 21 faenas de pesca deportiva, entre julio 2019 y febrero 2020 durante horas del día (8:00-15:00), a lo largo de toda la franja costera del AMM-BSE (aproximadamente 13.36 km de largo). El número de pescadores durante las faenas varió entre dos y cinco. Todos los organismos capturados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible, y posteriormente liberados.

Análisis de datos: A partir de los cuatro métodos de muestreo, se generó una lista de los peces registrados en el AMM-BSE. Para generar la lista taxonómica de los peces del AMM-BSE se usó el Catálogo de Peces de Eschmeyer (Van der Laan & Fricke, 2022). Dado que cada método tiene sesgos asociados, lo cual puede limitar la comparación directa de la abundancia de especies en el sitio de estudio, únicamente utilizamos información de presencia/ausencia de cada especie en la bahía. Sin embargo, cada especie fue clasificada de forma cualitativa, según el nivel de abundancia registrada

en todos los métodos de muestreo durante el periodo de estudio, en las siguientes categorías: R – especie rara (0-24 individuos); PF – especie poco frecuente (25-49 individuos); F – especie frecuente (50-100 individuos); MF – especie muy frecuente (> 100 individuos). Se construyeron curvas de acumulación de especies para cada uno de los métodos de muestreo, y para la combinación método – época de muestreo (afloramiento y no-afloramiento). Para determinar cambios en la riqueza de especies según la época, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para cada uno de los métodos empleados. Finalmente, se analizó la similitud en la composición de especies reportadas entre métodos y épocas. Para esto se construyó una matriz de presencia/ausencia de especies, las cuales fueron agrupadas usando el índice de disimilitud de Jaccard según el método de monitoreo y la época del año. Para determinar diferencias significativas entre grupos, se realizó un análisis de varianza permutacional multivariado (PERMANOVA) con el paquete *vegan* del programa estadístico R v.4.1 (R Core Team, 2021).

RESULTADOS

Durante este estudio se registró un total de 140 especies de peces pertenecientes a 54 familias en el AMM-BSE (Tabla 1). La familia en la que se registraron más especies fue

TABLA 1
Especies reportadas con diferentes metodologías de muestreo en Bahía Santa Elena, Pacífico Norte de Costa Rica

TABLE 1
Species reported with different sampling methodologies in Bahía Santa Elena, North Pacific coast of Costa Rica

Familia	Especie	Línea fondo	Cámaras submarinas	Pesca deportiva	Censos visuales	Abundancia
Acanthuridae	<i>Acanthurus triostegus</i>		X		X	R
Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i>		X		X	MF
Acanthuridae	<i>Prionurus laticlavus</i>		X		X	F
Apogonidae	<i>Apogon dovii</i>				X	MF
Aulostomidae	<i>Aulostomus chinensis</i>		X		X	R
Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	X	X	X	X	MF
Balistidae	<i>Pseudobalistes naufragium</i>		X		X	PF
Balistidae	<i>Sufflamen verres</i>		X	X	X	MF
Belontiidae	<i>Tylosurus fodiator</i>	X	X	X		R



Familia	Especie	Línea fondo	Cámaras submarinas	Pesca deportiva	Censos visuales	Abundancia
Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>		X		X	R
Blenniidae	<i>Plagiotremus azaleus</i>		X		X	F
Bothidae	<i>Bothus leopardinus</i>		X			R
Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i>	X				R
Carangidae	<i>Caranx caballus</i>		X	X	X	MF
Carangidae	<i>Caranx caninus</i>	X	X	X		PF
Carangidae	<i>Caranx sexfasciatus</i>		X	X	X	PF
Carangidae	<i>Elagatis bipinnulata</i>	X	X			PF
Carangidae	<i>Gnathanodon speciosus</i>		X	X	X	MF
Carangidae	<i>Seriola rivoliana</i>		X	X	X	R
Carangidae	<i>Trachinotus paitensis</i>	X				R
Carangidae	<i>Trachinotus kennedyi</i>		X	X		R
Carangidae	<i>Trachinotus rhodopus</i>		X		X	R
Carcharhinidae	<i>Negaprion brevirostris</i>	X				R
Centropomidae	<i>Centropomus medius</i>			X		R
Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria exilispinus</i>				X	R
Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria hancocki</i>				X	MF
Chaenopsidae	<i>Chaenopsis deltarrhis</i>		X			R
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>		X		X	MF
Chaetodontidae	<i>Johnrandallia nigrirostris</i>		X		X	MF
Cirrhitidae	<i>Cirrhitus rivulatus</i>			X		R
Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>		X		X	PF
Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>		X			R
Dasyatidae	<i>Hypanus longus</i>	X	X			R
Dasyatidae	<i>Styracura pacifica</i>		X			R
Diodontidae	<i>Chilomycterus reticulatus</i>		X		X	R
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>		X	X	X	MF
Diodontidae	<i>Diodon hystrix</i>	X	X		X	PF
Elopidae	<i>Elops affinis</i>		X	X		R
Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>		X		X	PF
Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>		X	X	X	F
Gerreidae	<i>Eucinostomus currani</i>		X			MF
Gerreidae	<i>Gerres simillimus</i>		X		X	F
Ginglymostomatidae	<i>Ginglymostoma unami</i>	X	X		X	F
Gobiidae	<i>Coryphopterus urosphilus</i>				X	PF
Gobiidae	<i>Elacatinus puncticulatus</i>				X	MF
Gymnuridae	<i>Gymnura crebipunctata</i>	X				R
Haemulidae	<i>Anisotremus interruptus</i>		X			R
Haemulidae	<i>Anisotremus taeniatus</i>		X		X	R
Haemulidae	<i>Haemulon flaviguttatum</i>		X		X	MF
Haemulidae	<i>Haemulon maculicauda</i>		X		X	MF
Haemulidae	<i>Haemulon scudderii</i>		X		X	R
Haemulidae	<i>Haemulon sexfasciatum</i>		X		X	F
Haemulidae	<i>Haemulon steindachneri</i>		X		X	MF
Haemulidae	<i>Microlepidotus brevipinnis</i>		X			R
Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i>				X	R
Holocentridae	<i>Sargocentron suborbitale</i>		X		X	MF
Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans</i>		X			MF

Familia	Especie	Línea fondo	Cámaras submarinas	Pesca deportiva	Censos visuales	Abundancia
Kyphosidae	<i>Kyphosus ocyurus</i>		X		X	PF
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>		X		X	MF
Labridae	<i>Halichoeres chierchia</i>		X		X	MF
Labridae	<i>Halichoeres dispilus</i>		X		X	MF
Labridae	<i>Halichoeres nicholsi</i>		X		X	MF
Labridae	<i>Halichoeres notospilus</i>		X		X	R
Labridae	<i>Iniistius pavo</i>		X		X	R
Labridae	<i>Novaculichthys taeniourus</i>		X			R
Labridae	<i>Thalassoma grammaticum</i>		X		X	PF
Labridae	<i>Thalassoma lucasanum</i>		X		X	MF
Labrisomidae	<i>Malacoctenus sudensis</i>				X	R
Lutjanidae	<i>Hoplopogrus guentherii</i>	X	X			R
Lutjanidae	<i>Lutjanus aratus</i>		X	X		R
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>		X	X	X	MF
Lutjanidae	<i>Lutjanus colorado</i>			X		R
Lutjanidae	<i>Lutjanus guttatus</i>		X		X	MF
Lutjanidae	<i>Lutjanus inermis</i>		X		X	R
Lutjanidae	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>		X	X		R
Malacanthidae	<i>Malacanthus brevirostris</i>		X			R
Mobulidae	<i>Mobula munkiana</i>		X			R
Monacanthidae	<i>Aluterus monoceros</i>		X			R
Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>		X			R
Mugilidae	<i>Mugil curema</i>		X		X	MF
Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>		X		X	MF
Mullidae	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Echidna nocturna</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Gymnomuraena zebra</i>				X	R
Muraenidae	<i>Gymnothorax castaneus</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Gymnothorax dovii</i>		X			R
Muraenidae	<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>		X			R
Muraenidae	<i>Gymnothorax panamensis</i>		X			R
Muraenidae	<i>Gymnothorax undulatus</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Muraena argus</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Muraena clepsydra</i>		X		X	R
Muraenidae	<i>Muraena lentiginosa</i>		X		X	PF
Muraenidae	<i>Scuticaria tigrina</i>				X	R
Myliobatidae	<i>Aetobatus laticeps</i>		X		X	PF
Nematistiidae	<i>Nematistius pectoralis</i>		X			PF
Ophichthidae	<i>Myrichthys tigrinus</i>		X			R
Ophichthidae	<i>Ophichthus triserialis</i>	X				R
Ophichthidae	<i>Quassiremus nothochir</i>	X	X			R
Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris</i>		X		X	R
Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i>		X		X	PF
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus zonipectus</i>		X		X	R
Pomacentridae	<i>Abudefduf concolor</i>				X	PF
Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i>		X		X	MF
Pomacentridae	<i>Azurina atrilobata</i>		X		X	MF



Familia	Especie	Línea fondo	Cámaras submarinas	Pesca deportiva	Censos visuales	Abundancia
Pomacentridae	<i>Microspathodon bairdii</i>				X	R
Pomacentridae	<i>Microspathodon dorsalis</i>		X		X	MF
Pomacentridae	<i>Stegastes acapulcoensis</i>		X		X	MF
Pomacentridae	<i>Stegastes flavilatus</i>		X		X	F
Rhinobatidae	<i>Pseudobatos glaucostygma</i>	X				R
Rhinobatidae	<i>Pseudobatos prahli</i>		X			R
Rhinopteraidae	<i>Rhinoptera steindachneri</i>		X			R
Scaridae	<i>Scarus ghobban</i>		X		X	MF
Scaridae	<i>Scarus perrico</i>		X			R
Scaridae	<i>Scarus rubroviolaceus</i>		X		X	R
Scombridae	<i>Euthynnus lineatus</i>			X		R
Scombridae	<i>Scomberomorus sierra</i>		X			PF
Scorpaenidae	<i>Scorpaena mystes</i>	X	X		X	R
Serranidae	<i>Alphesthes immaculatus</i>		X		X	R
Serranidae	<i>Cephalopholis colonus</i>		X		X	MF
Serranidae	<i>Paranthias panamensis</i>		X		X	PF
Serranidae	<i>Dermatolepis dermatolepis</i>		X			R
Serranidae	<i>Epinephelus analogus</i>	X	X			R
Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>		X	X	X	MF
Serranidae	<i>Epinephelus quinquefasciatus</i>		X			R
Serranidae	<i>Mycteroperca xenarcha</i>		X	X	X	PF
Serranidae	<i>Rypticus bicolor</i>		X		X	R
Serranidae	<i>Serranus psittacinus</i>		X		X	MF
Sparidae	<i>Calamus brachysomus</i>		X		X	PF
Sphyaenidae	<i>Sphyaena ensis</i>	X	X	X		R
Syngnathidae	<i>Doryrhamphus excisus</i>				X	R
Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>				X	R
Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>		X		X	F
Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i>		X		X	PF
Tetraodontidae	<i>Canthigaster punctatissima</i>		X		X	F
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides annulatus</i>	X	X			R
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides lobatus</i>		X		X	PF
Tripterygiidae	<i>Axoclinus lucillae</i>				X	R
Urotrygonidae	<i>Urobatis pardalis</i>		X			R
Urotrygonidae	<i>Urotrygon chilensis</i>		X			R

Las especies fueron clasificadas según su abundancia en: R – especie rara (1-24 ind.); PF – especie poco frecuente (25-49 ind.); F – especie frecuente (50-100 ind.); MF – especie muy frecuente (> 100 ind.).

Species were classified according to their abundance into: R – rare species (1-24 ind.); PF – infrequent species (25-49 ind.); F – frequent species (50-100 ind.); MF – very frequent species (> 100 ind.).

Muraenidae (morenas) con 12 especies, sin embargo, estas especies únicamente fueron detectadas por métodos visuales (censos y cámaras submarinas). La segunda familia de peces más diversa fue la familia Serranidae (meros y cabrillas) con 10 especies, seguida

por la familia Labridae (viejas y señoritas) con 9 especies, y las familias Carangidae (jureles) y Haemulidae (roncadores) con 8 especies cada una. Las especies de las familias Serranidae y Carangidae fueron detectadas en todos los métodos de muestreo, pero principalmente por

cámaras remotas. Las especies de las familias Labridae y Haemulidae solo fueron detectadas mediante censos visuales.

De las 140 especies reportadas para el AMM-BSE, 54 % fueron consideradas especies raras (especies cuya abundancia varió entre 1 y 24 individuos) y 15 % fueron consideradas especies poco frecuentes (especies cuya abundancia varió entre 25 y 49 individuos). El resto de las especies fueron clasificadas como especies frecuentes (6 %; especies cuya abundancia varió entre 50 y 100 individuos) o muy frecuentes (25 %; especies cuya abundancia era superior a 100 individuos) (Tabla 1). Un alto porcentaje de especies (36 %) fueron detectadas mediante solo un método de muestreo, mientras que el 52 % y 11 % de las especies fueron detectadas por dos y tres métodos de monitoreo, respectivamente. El pez chancho *Balistes polylepis* fue la única especie detectada por los cuatro métodos de muestreo, pero principalmente mediante cámaras remotas. En general, las cámaras remotas detectaron 83 % de toda la diversidad de peces registrada para el AMM-BSE. El segundo método que detectó más especies fue el de censos visuales (65 %),

seguido por el método de pesca deportiva (16 %) y las líneas de fondo (14 %). Sin embargo, un análisis de rarefacción evidenció que el número de especies detectadas mediante líneas de pesca y pesca deportiva continuó aumentando sin llegar a una asíntota. Únicamente las curvas de acumulación de especies con cámaras remotas y censos visuales llegaron a nivelarse (Apéndice 1).

La riqueza de peces reportada en el AMM-BSE, según el método de monitoreo, no varió significativamente entre épocas de afloramiento y no-afloramiento (Fig. 2). Únicamente en el método de pesca deportiva se observó una mayor riqueza de especies durante la época de no-afloramiento (Fig. 2; $KS = 5.49$, $g.l. = 1$, $P = 0.019$). El análisis de similitud de especies evidenció que los métodos de monitoreo visuales (censos visuales y cámaras remotas) se agruparon entre ellos, pero no hubo una clara distinción entre las especies registradas según las épocas de muestreo (Fig. 3). Por otro lado, la mayoría de las especies registradas mediante líneas de fondo formaron un agrupamiento singular, particularmente durante la época de no-afloramiento (Fig. 3; grupo de color verde).

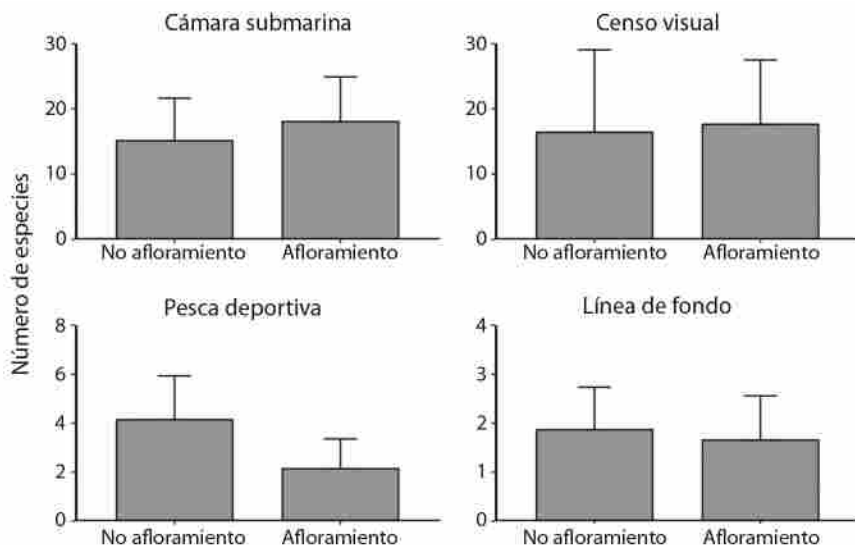


Fig. 2. Número de especies reportada (promedio ± desviación estándar) según método de monitoreo para el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena, Pacífico Norte de Costa Rica.

Fig. 2. Number of species reported (mean ± standard deviation) by monitoring method for Bahía Santa Elena Marine Management Area, North Pacific coast of Costa Rica.

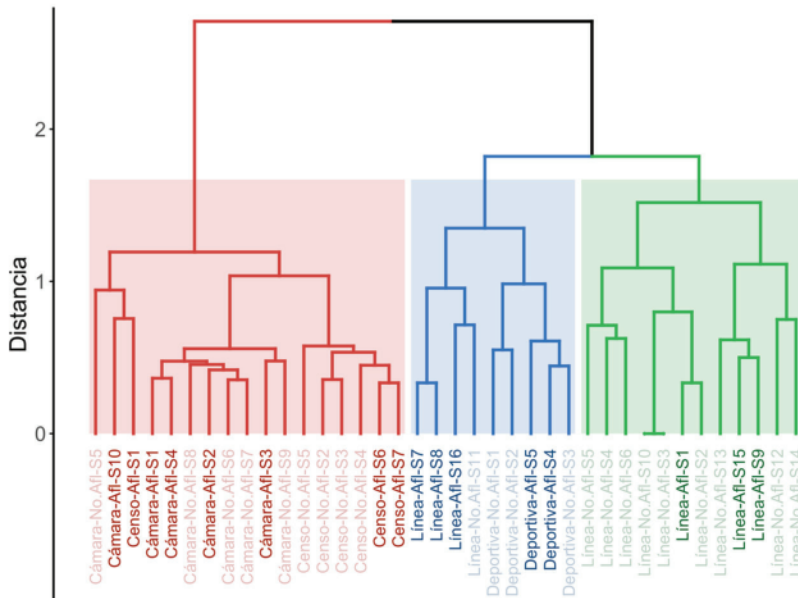


Fig. 3. Análisis de similitud en la composición de especies reportadas en el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena entre métodos de monitoreo y épocas del año (afloramiento vs. No afloramiento), Pacífico Norte de Costa Rica. Se utilizó una matriz de presencia/ausencia de especies, las cuales fueron agrupadas usando el índice de disimilitud de Jaccard.

Fig. 3. Analysis of similarity in species composition reported in Bahía Santa Elena Marine Management Area between monitoring methods and seasons (upwelling vs. non-upwelling), North Pacific coast of Costa Rica. A presence/absence matrix of species was used, which were grouped using Jaccard's dissimilarity index.

El tercer agrupamiento contenía especies similares que fueron detectadas mediante pesca deportiva y líneas de fondo, pero sin una clara distinción entre épocas de muestreo (Fig. 3; grupo de color azul). El PERMANOVA reveló diferencias significativas entre métodos de muestreo ($F_{(3, 37)} = 4.92$, $P = 0.001$), pero no entre épocas o la interacción método por época.

DISCUSIÓN

Estimar la diversidad de un grupo taxonómico tan diverso cómo los peces, siempre conlleva una serie de desafíos debido a la gran variedad de roles ecológicos y funcionales, la complejidad de sus ciclos de vida y el comportamiento particular que exhiben algunas especies o estadios de una especie (Cheal et al., 2010; Magnussen, 2002; Stuart-Smith et al., 2013). Esta labor se torna aún más desafiante en sitios que presentan una gran diversidad de hábitats y nichos disponibles, y que además

están expuestos a condiciones ambientales cambiantes, en donde pueden darse cambios estacionales abruptos que afectan el ensamblaje de especies (Eisele et al., 2020; Stuhldreier et al., 2015b). Al utilizar cuatro métodos de muestreo complementarios, logramos estimar la diversidad de peces de Bahía Santa Elena (BSE), un sitio de gran importancia ecológica y económica para las comunidades de Cuajiniquil, El Jobo y Puerto Soley, ubicadas en el Golfo de Santa Elena, Pacífico Norte de Costa Rica. Además, debido a la reciente declaración de BSE cómo un Área Marina de Manejo (AMM) en el 2018, resulta crucial poder generar información confiable y detallada de los peces que utilizan el AMM, lo cual permitirá monitorear cambios ecológicos ante amenazas crónicas o emergentes como la sobrepesca, la degradación de los hábitats costeros y el cambio climático.

Nuestro estudio logró reportar 140 especies de peces pertenecientes a 54 familias.

Otros estudios en el Pacífico Norte de Costa Rica que cubren un área geográfica más extensa, y que utilizan métodos de muestreo similares a nuestro estudio (principalmente censos visuales), típicamente han reportado una menor diversidad de peces (Angulo et al., 2021; Arias-Godínez et al., 2019; Beita-Jiménez et al., 2019; Eisele et al., 2020). Por ejemplo, Beita-Jiménez et al. (2019) realizaron un monitoreo en 31 sitios arrecifales en donde observaron 94 especies de peces pertenecientes a 37 familias. Por otro lado, Arias-Godínez et al. (2019) monitorearon 6 sitios arrecifales que cubren gran parte de Bahía Culebra en la Península de Papagayo, en donde lograron registrar 122 especies pertenecientes a 42 familias. Angulo et al. (2021) realizaron un muestreo de peces asociados a 49 pozas intermareales en siete localidades dentro del Área de Conservación Guanacaste, incluyendo el AMM-BSE, mediante el cual pudieron registrar 67 especies de peces. A pesar de que nuestro estudio reportó una mayor riqueza de especies que Angulo et al. (2021), solo 38 (57 %) de estas fueron compartidas entre ambos estudios. Estos resultados sugieren que (1) los métodos utilizados en nuestro estudio tienden a subestimar la riqueza de peces bentónicos y crípticos que se encuentran en el AMM-BSE, y (2) para generar listados más completos de la ictiofauna presente en el AMM-BSE es necesario incluir una mayor variedad de ambientes marinos disponibles. Únicamente un estudio realizado en arrecifes del Golfo de Santa Elena y las Islas Murciélagos ha reportado una mayor diversidad de peces arrecifales (183 especies pertenecientes a 60 familias) respecto al presente estudio (Eisele et al., 2020). Aunque en este estudio logramos muestrear una gran variedad de hábitats marinos (ej. arrecifes coralinos y rocosos, manglares, fondos lodosos y arenosos, etc), los ambientes estuarinos de la parte interior de la bahía son típicamente menos diversos que los ambientes arrecifales de la parte externa (M. Espinoza observ. pers.). La extensión y complejidad de los ambientes arrecifales del AMM-BSE es mucho menor que en otros sitios del Pacífico Norte monitoreados por Beita-Jiménez et al., (2019) y Eisele et al.,

(2020). Por ejemplo, las Islas Murciélagos, uno de los sitios focales de Eisele et al. (2020), comprenden un conjunto de islas e islotes de tamaño variado que han estado completamente protegidas como parte del Parque Nacional Santa Rosa desde 1987 (Alvarado et al., 2012). La extensión de protección marina de las Islas Murciélagos (460 km²) es 65 veces más grande que el AMM-BSE, y actualmente las Islas Murciélagos representan uno de los sitios de mayor biodiversidad y productividad de la costa Pacífica de Costa Rica (Wehrmann & Cortés, 2009). Además, en ciertas zonas del AMM-BSE (parte media y externa) se permiten actividades extractivas como la pesca a pulmón, pesca deportiva y el uso de cuerda de mano (SINAC, 2017), lo cual podría afectar la distribución, abundancia y diversidad de especies marinas de importancia económica. Al utilizar técnicas de muestreo variadas, pero complementarias, logramos obtener estimaciones más completas de la diversidad de peces para el AMM-BSE. Sin embargo, aún es necesario realizar estudios adicionales que ayuden a entender la importancia de esta bahía para la reproducción, crecimiento y alimentación de estas especies (Stål et al., 2007).

La mayoría de los estudios de peces que se han realizado en el Pacífico Norte de Costa Rica se han enfocado en el monitoreo de peces asociados a arrecifes coralinos y rocosos, mediante censos visuales submarinos (Arias-Godínez et al., 2019; Beita-Jiménez et al., 2019; Espinoza & Salas, 2005; Suárez et al., 2021). Únicamente Eisele et al., (2020) ha integrado el uso de técnicas tradicionales e innovadoras (ej. censos visuales y cámaras remotas) de forma simultánea para la detección de peces arrecifales. Las cámaras remotas contienen un contenedor agujereado en el cual se coloca carnada triturada. La carnada genera una pluma de olor que atrae a especies que se encuentran en la cercanía de la cámara (Dorman et al., 2012), por lo que esta técnica se está utilizando comúnmente en monitoreos de peces depredadores en una gran variedad de ambientes y profundidades, cubriendo zonas geográficas mucho más amplias que los censos



visuales (Cabra et al., 2021; Espinoza et al., 2020; Sih et al., 2017). Sin embargo, las cámaras remotas no solo son efectivas para estudiar especies depredadoras. De acuerdo con Eisele et al., (2020), las cámaras remotas lograron detectar 44 especies de peces más que los censos visuales, por lo que estas también tienen un gran potencial para caracterizar de forma adecuada la diversidad local. En este estudio, además del uso de técnicas visuales (censos visuales y cámaras remotas), se incorporaron métodos tradicionales de pesca (líneas de fondo y pesca deportiva), los cuales fueron efectivos en la captura de especies comerciales, especies cuya detección visual es limitada en ambientes estuarinos típicos de la parte interna y media del AMM-BSE, o especies que permanecen más tiempo en la columna de agua. Esto permitió generar una mejor estimación de la diversidad local en un área de gran importancia ecológica y económica para Costa Rica. La gran mayoría de especies reportadas en este estudio fueron detectadas por medio de métodos visuales (cámaras remotas: 83 %; censos visuales: 65 %). Sin embargo, a pesar del bajo porcentaje de detección de especies por medio de métodos independientes de la pesquería (líneas de fondo: 14 %; pesca deportiva: 16 %), ambos métodos lograron capturar especies que no pudieron ser detectadas por métodos visuales. Se recomienda aumentar el esfuerzo de muestreo para los métodos de líneas de fondo y pesca deportiva, particularmente durante la época de afloramiento.

La familia de peces más diversa reportada dentro del AMM-BSE fueron las morenas (Muraenidae), un grupo de depredadores generalista que utiliza ambientes arrecifales para refugio y alimentación (Young & Winn, 2003). Las morenas fueron reportadas únicamente en métodos visuales, principalmente mediante cámaras remotas submarinas. Sin embargo, todas las especies fueron clasificadas como raras o poco frecuentes, posiblemente atribuible al comportamiento sedentario y territorial de esta familia (Santos & Castro, 2003; Young & Winn, 2003). Los meros y cabrillas (Serranidae) fueron la segunda familia más diversa;

este grupo de mesodepredadores tiene una gran variedad de roles ecológicos, la mayoría son especies asociadas a fondos rocosos y coralinos, y además tienden a ser territoriales (Thompson & Munro, 1978). Según su abundancia, las especies *Serranus psittacinus*, *Cephalopholis colonus* y *Epinephelus labriformis* fueron clasificadas como muy frecuentes dentro del AMM-BSE. Otras de las familias de mayor diversidad reportadas en nuestro estudio fueron las viejas y señoritas (Labridae), los jureles (Carangidae) y los roncadores (Haemulidae). La mayoría de las especies de estas familias fueron detectadas mediante métodos visuales. Por otro lado, algunos peces cartilagosos que suelen ser depredadores costeros importantes como el tiburón limón (Carcharhinidae, *Negaprion brevirostris*), la raya mariposa (Gymnuriidae, *Gymnura crebipunctata*) y el pez guitarra punteada (Rhinobatidae, *Pseudobatos glaucostygma*) únicamente fueron reportados en líneas de fondo. Del mismo modo, hubo varias especies que solo fueron reportadas mediante pesca deportiva (Tabla 1), lo cual reafirma la importancia de combinar múltiples métodos de monitoreo para caracterizar la diversidad local.

El afloramiento estacional ocasiona cambios en las condiciones ambientales y en la productividad local del Golfo de Santa Elena (Stuhldreier et al., 2015b), lo cual puede afectar la distribución y abundancia de peces arrecifales (Eisele et al., 2020). Sin embargo, nuestro estudio no encontró un efecto del afloramiento sobre la riqueza de especies ni la composición del ensamblaje de peces en el AMM-BSE. Únicamente se encontró evidencia de cambios estacionales en la riqueza de especies entre épocas para el método de pesca deportiva, lo cual reafirma las observaciones de varios tour-operadores locales (M. Lara & K. Alfaro comm. Pers.), quienes han visto que ciertas especies de importancia para la pesca deportiva como el pez gallo (*Nematistius pectoralis*) y el dorado (*Coryphaena hippurus*) solo ingresan a la bahía en ciertas épocas del año. Sin embargo, la falta de evidencia del efecto del afloramiento sobre la riqueza y composición de especies observadas en el AMM-BSE para

los demás métodos de monitoreo puede deberse también a otros factores. Por ejemplo, durante el periodo de estudio, la intensidad y duración del afloramiento fue menor que en otros años (M. Lara observ. pers.), lo cual podría ser un indicador del cambio climático y los efectos sobre regiones de afloramiento costero (Snyder et al., 2003). Un monitoreo ambiental y ecológico más constante en el AMM-BSE permitiría definir mejor el papel que tiene el cambio climático sobre el afloramiento y los cambios en la composición y riqueza de especies, así como el impacto sobre actividades económicas que afectan directa e indirectamente a las comunidades aledañas.

Este estudio logró generar una lista detallada de las especies que utilizan el AMM-BSE en el Pacífico Norte de Costa Rica, lo cual representa una línea base para futuros estudios ecológicos y para evaluar cambios ante amenazas crónicas o emergentes. La gran diversidad de peces reportada en el AMM-BSE se debe, principalmente, a la gran variedad de hábitats críticos disponibles que son necesarios para la alimentación, protección y crecimiento de especies de interés ecológico y económico en la bahía. Además, los cambios ambientales que trae el afloramiento costero crean condiciones favorables para eventos de reproducción y reclutamiento de una gran variedad de especies (Cubillos et al., 2001; Eisele et al., 2020). A pesar de que nuestro estudio no logró detectar cambios estacionales en la riqueza y composición de especies, es posible que el monitoreo de indicadores como la abundancia y biomasa de peces dentro de la AMM logren reflejar estos cambios.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento

legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por la Asociación Costa Rica por Siempre y el Área de Conservación Guanacaste (ACG) del Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC). Los autores agradecen a los miembros del Consejo Local de Áreas de Conservación (COLAC) por los aportes brindados, a Steven, Minor y Minor Lara de Diving Center Cuajiniquil, Aníbal Lara de Snorkeling Cuajiniquil y Keylor Alfaro de Ocean Dreams por la ayuda brindada en el campo y el conocimiento tradicional compartido durante todo el proceso de investigación. De igual forma se agradece el apoyo brindado durante las giras de monitoreo a los guardaparques del Área de Conservación Guanacaste Christian Zúñiga y Braulio Bermúdez.

RESUMEN

Introducción: La naturaleza tropical está experimentando una amenaza sin precedentes que incluye comunidades de peces costeros que requieren un constante seguimiento de la presencia de especies. El uso simultáneo de varios métodos de monitoreo debería reducir el sesgo causado por la selectividad de cada método.

Objetivo: Este estudio uso cuatro diferentes métodos de muestreo a lo largo de dos años para evaluar y comparar los ensamblajes de peces en el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena, Pacífico de Costa Rica.

Métodos: Examinamos los cambios en la riqueza y composición de especies entre épocas de afloramiento y no afloramiento entre julio de 2019 y febrero de 2020. Aplicamos censos visuales, cámaras remotas submarinas; líneas de fondo; y pesca deportiva.

Resultados: Identificamos 140 especies de peces (54 familias); las cámaras submarinas remotas detectaron el 83 %, seguido por los censos visuales submarinos (65 %), la pesca deportiva (16 %) y las líneas de fondo (14 %). Solo el método de pesca deportiva detectó diferencias en la riqueza y composición de especies entre temporadas.

Conclusión: Las cámaras remotas parecen ser el mejor método para el conteo de especies y la pesca deportiva para detectar diferencias estacionales en las costas tropicales similares a la aquí estudiada.

Palabras clave: diversidad de peces; conservación; manejo; amenazas ecológicas; cambio climático.



REFERENCIAS

- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Cortés, J., Sánchez-Noguera, C., Jiménez, C., & Guzmán-Mora, A. G. (2018). Cuando la conservación no puede seguir el ritmo del desarrollo: Estado de salud de los ecosistemas coralinos del Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 66(1), 280–308.
- Alvarado, J. J., Cortés, J., Esquivel, M. F., & Salas, E. (2012). Costa Rica's marine protected areas: Status and perspectives. *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 129–142.
- Angulo, A., Martínez-Servín, F., Torres-Hernández, E., Domínguez-Domínguez, O., & Cortés, J. (2021). Ictiofauna de la zona intermareal rocosa del Área de Conservación Guanacaste, Pacífico Norte de Costa Rica: diversidad y aspectos ecológicos y biogeográficos. *Revista de Biología Tropical*, 69(S2), S277–S296.
- Arias-Godínez, G., Jiménez, C., Gamboa, C., Cortés, J., Espinoza, M., & Alvarado, J. J. (2019). Spatial and temporal changes in reef fish assemblages on disturbed coral reefs, north Pacific coast of Costa Rica. *Marine Ecology*, 40(1), e12532.
- Beita-Jiménez, A., Alvarado, J. J., Mena, S., & Guzmán-Mora, A. G. (2019). Benefits of protection on reef fish assemblages in a human impacted region in Costa Rica. *Ocean and Coastal Management*, 169, 165–170.
- Caldwell, Z. R., Zgliczynski, B. J., Williams, G. J., & Sandin, S. A. (2016). Reef Fish Survey Techniques: Assessing the Potential for Standardizing Methodologies. *PLOS ONE*, 11(4), e0153066.
- Cambra, M., Lara-Lizardi, F., Peñaherrera-Palma, C., Hearn, A., Ketchum, J. T., Zarate, P., Chacón, C., Suárez-Moncada, J., Herrera, E., & Espinoza, M. (2021). A first assessment of the distribution and abundance of large pelagic species at Cocos Ridge seamounts (Eastern Tropical Pacific) using drifting pelagic baited remote cameras. *PLOS ONE*, 16(11), e0244343.
- Cappo, M., De'ath, G., & Speare, P. (2007). Inter-reef vertebrate communities of the Great Barrier Reef Marine Park determined by baited remote underwater video stations. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 209–221.
- Cheal, A. J., MacNeil, M. A., Cripps, E., Emslie, M. J., Jonker, M., Schaffelke, B., & Sweatman, H. (2010). Coral-macroalgal phase shifts or reef resilience: Links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 29(4), 1005–1015.
- Cortés, J. (1997). Comunidades coralinas y arrecifes del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44–45(1–3), 623–625.
- Cubillos, L. A., Arcos, D. F., Bucarey, D. A., & Canales, M. T. (2001). Seasonal growth of small pelagic fish off Talcahuano, Chile (37°S, 73°W): A consequence of their reproductive strategy to seasonal upwelling? *Aquatic Living Resources*, 14(2), 115–124.
- di Marco, M., Venter, O., Possingham, H. P., & Watson, J. E. M. (2018). Changes in human footprint drive changes in species extinction risk. *Nature Communications*, 9(1), 1–9.
- Dorman, S. R., Harvey, E. S., & Newman, S. J. (2012). Bait effects in sampling coral reef fish assemblages with stereo-BRUVs. *PLOS ONE*, 7(7), e41538.
- Eisele, M. H., Madrigal-Mora, S., & Espinoza, M. (2020). Drivers of reef fish assemblages in an upwelling region from the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*, 98(4), 1074–1090.
- Espinoza, M., Araya-Arce, T., Chaves-Zamora, I., Chinchilla, I., & Cambra, M. (2020). Monitoring elasmobranch assemblages in a data poor country from the Eastern Tropical Pacific using baited remote underwater video stations. *Scientific Reports*, 10(1), 1–18.
- Espinoza, M., & Salas, E. (2005). Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y Playa Ocotol, Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53(4), 523–536.
- Fiedler, P. C. (2002). The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(2), 321–338.
- Gaines, S. D., White, C., Carr, M. H., & Palumbi, S. R. (2010). Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(43), 18286–18293.
- Griffiths, S. P., Zischke, M. T., Tonks, M. L., Pepperell, J. G., & Tickell, S. (2013). Efficacy of novel sampling approaches for surveying specialised recreational fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 23, 395–413.
- Lohbeck, M., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., & Poorter, L. (2016). The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified tropical landscape. *Ecology*, 97(10), 2772–2779.
- Magnussen, E. (2002). Demersal fish assemblages of Faroe Bank: species composition, distribution, biomass spectrum and diversity. *Marine Ecology Progress Series*, 238, 211–225.

- Magris, R. A., Pressey, R. L., Mills, M., Vila-Nova, D. A., & Floeter, S. (2017). Integrated conservation planning for coral reefs: Designing conservation zones for multiple conservation objectives in spatial prioritisation. *Global Ecology and Conservation*, *11*, 53–68.
- McClanahan, T. R., Marnane, M. J., Cinner, J. E., & Kiene, W. E. (2006). A comparison of marine protected areas and alternative approaches to coral-reef management. *Current Biology*, *16*, 1408–1413.
- Pettorelli, N., Graham, N. A. J., Seddon, N., da Cunha Bustamante, M., Lowton, M. J., Sutherland, W. J., Koldewey, H. J., Prentice, H. C., & Barlow, J. (2021). Time to integrate global climate change and biodiversity science-policy agendas. *Journal of Applied Ecology*, *58*(11), 2384–2393.
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., & Werner, T. B. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, *295*, 1280–1284.
- Robertson, D. R., & Allen, G. R. (2015). *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de información en línea*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Balboa, República de Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>
- Santos, F. B., & Castro, R. (2003). Activity, habitat utilization, feeding behaviour, and diet of the sand moray *Gymnothorax ocellatus* (Anguilliformes, Muraenidae) in the South Western Atlantic. *Biota Neotropica*, *3*, 1–7.
- SeaGIS (2021). *EventMeasure*. SeaGis. Australia. <http://www.seagis.com.au/index.html>
- Segan, D. B., Murray, K. A., & Watson, J. E. M. (2016). A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss–climate change interactions. *Global Ecology and Conservation*, *5*, 12–21.
- Sibaja-Cordero, J. A., Camacho-García, Y., & Vargas-Castillo, R. (2014). Riqueza de especies de invertebrados en playas de arena y costas rocosas del Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, *62*, 63–84.
- Sih, T. L., Cappel, M., & Kingsford, M. (2017). Deep-reef fish assemblages of the Great Barrier Reef shelf-break (Australia). *Scientific Reports*, *7*(1), 10886.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). (2017). *Plan General de Manejo del Sitio de Importancia para la Conservación Bahía Santa Elena*. Sistema Nacional de Áreas de Conservación.
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). (2020). *Protocolo de elementos focales de monitoreo pesquero en el Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena, Guanacaste*. Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica.
- Snyder, M. A., Sloan, L. C., Diffenbaugh, N. S., & Bell, J. L. (2003). Future climate change and upwelling in the California Current. *Geophysical Research Letters*, *30*(15), 1–4.
- Stål, J., Pihl, L., & Wennhage, H. (2007). Food utilisation by coastal fish assemblages in rocky and soft bottoms on the Swedish west coast: Inference for identification of essential fish habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *71*(3–4), 593–607.
- Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., Stuart-Smith, J. F., Hill, N. A., Kininmonth, S. J., Airoldi, L., Becerro, M. A., Campbell, S. J., Dawson, T. P., Navarrete, S. A., Soler, G. A., Strain, E. M., Willis, T. J., & Edgar, G. J. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, *501*(7468), 539–542.
- Stuhldreier, I., Sánchez-Noguera, C., Rixen, T., Cortés, J., Morales, A., & Wild, C. (2015a). Effects of seasonal upwelling on inorganic and organic matter dynamics in the water column of eastern Pacific coral reefs. *PLOS ONE*, *10*(11), 1–16.
- Stuhldreier, I., Sánchez-Noguera, C., Roth, F., Cortés, J., Rixen, T., & Wild, C. (2015b). Upwelling Increases Net Primary Production of Corals and Reef-Wide Gross Primary Production Along the Pacific Coast of Costa Rica. *Frontiers in Marine Science*, *2*, 1–14.
- Suárez, A., Riosmena-Rodríguez, R., & Cortés, J. (2021). Checklist of invertebrates and conspicuous fishes in rocky reefs and Sargassum beds in the North Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, *69*(S2), S180–S193.
- Thompson, R., & Munro, J. L. (1978). Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *Journal of Fish Biology*, *12*(2), 115–146.
- Van der Laan, R. & Fricke, R. (2022). *ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: FAMILY-GROUP NAMES*. <http://www.calacademy.org/scientists/catalog-of-fishes-family-group-names/>
- Wehrtmann, I. S., & Cortés, J. (2009). *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer.
- Young, R. F., & Winn, H. E. (2003). Activity patterns, diet, and shelter site use for two species of moray eels, *Gymnothorax moringa* and *Gymnothorax vicinus*, in Belize. *Copeia*, *2003*(1), 44–55.