

UC San Diego

Technical Reports

Title

Arrecifes rocosos

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/3wp552dt>

ISBN

978-1-4951-2227-9

Authors

Ramírez Zúniga, Magali A.

Molina Alonso, Ariadne

Carmona Ruiz, Yamili A.

et al.

Publication Date

2025-03-27

Peer reviewed

3



Arrecifes rocosos

Magali A. Ramírez Zúñiga¹,
Ariadne Molina Alonso¹,
Yamili A. Carmona Ruiz¹,
Eduardo León Solórzano¹,
Melissa Salgado Castrejón¹,
Elisa Serviere Zaragoza²,
Juan Manuel López Vivas³,
Alejandra Mazariegos Villareal²,

Karla León Cisneros³,
Osvaldo Hernández González⁴,
Carlos A. Sánchez Ortíz³,
Jenny C. Rodríguez Villalobos^{5,6},
Arturo Ayala Bocos⁶,
Oscar E. Holguín Quiñones⁵,
Fabio Favoretto^{1,7}

- ¹ Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A. C., Calle del Pirata 450, Benito Juárez, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.
- ² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Calle IPN #195, 23096. La Paz, Baja California Sur, México.
- ³ Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras. Carretera al Sur km 5.5. 23080. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁴ Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Parque Nacional Revillagigedo (CONANP). Calle Langosta #130, 23086. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁵ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR). Avenida Instituto Politécnico Nacional S/N, Playa Palo de Sta Rita, 23096. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁶ Ecosistemas y Conservación (ECO) Proazul Terrestre, A.C. (ECO). Calle Héroes de Independencia #2440, 23000. La Paz, Baja California Sur, México.
- ⁷ Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, La Jolla, CA., USA.

[Página anterior.](#) *Holacanthus clarionensis* sobre corales petreos (*Pocillopora spp.*). Foto por: C. Sánchez.

Introducción

Los arrecifes rocosos son áreas de alta diversidad y productividad, que se extienden principalmente en las regiones templadas donde ecosistemas como los arrecifes de coral son escasos o están ausentes (Squires, 1959; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Bravo et al., 2020). Estos arrecifes están dominados por formaciones rocosas, que pueden tener distintos orígenes y características físicas, tales como la presencia de grietas y cuevas (Anderson, 1950; Witman y Dayton, 2001; Stephens et al., 2006; Galván et al., 2009). Algunos organismos bentónicos se adhieren a estas formaciones, estableciendo comunidades diversas compuestas por invertebrados, peces y otros tipos de biota marina (Guzmán-Méndez, 2009; Sánchez-Rodríguez et al., 2015).

En el Archipiélago de Revillagigedo, los arrecifes están conformados principalmente por macizos rocosos de origen volcánico, que forman hábitats de elevada complejidad estructural como son las paredes, plataformas y bloques (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). En su porción más somera, estos ecosistemas poseen áreas de alta productividad que albergan organismos fotosintéticos, como macroalgas, y corales hermatípicos (Spalding y Greenfield, 1997; Reyes-Bonilla et al., 1999; Carter et al., 2000). A medida que la profundidad aumenta, se observan cambios importantes en la composición de la comunidad, propiciados mayoritariamente por las condiciones ambientales. Las temperaturas relativamente bajas y la disponibilidad de sustratos duros favorecen el establecimiento de otros grupos de invertebrados, como esponjas y corales blandos, que comienzan a colonizar el sistema (Squires, 1959; Serratos-Barajas, 2002).

Tanto macroalgas como invertebrados juegan roles fundamentales en la estructura y productividad de los arrecifes rocosos (Bedolla, 2007; Servie-

re-Zaragoza et al., 2007). Las macroalgas contribuyen a la producción de oxígeno y la absorción de dióxido de carbono de la atmósfera (Graham y Wilcox, 2000), mientras que los invertebrados participan en la formación de la estructura física del arrecife, creando hábitats tridimensionales que albergan a otras especies (Reyes-Bonilla et al., 1999).

Las características oceanográficas y su lejanía con el continente convierten al Archipiélago de Revillagigedo en un área clave para la conectividad entre las islas del Pacífico Oriental (Robertson y Allen, 1996; Glynn y Ault, 2000). Considerada la puerta de entrada para especies provenientes de otras regiones, Revillagigedo ha sido comparada en múltiples ocasiones con islas como Clipperton o Galápagos (Reyes-Bonilla et al., 1999; Glynn y Ault, 2000). A pesar de no ser la región con mayor riqueza, posee un componente importante de especies endémicas y altos niveles de biomasa, mostrando una estructura trófica saludable (Lynam et al., 2017; Giddens et al., 2019), lo que la convierte en el foco de atención para el diseño de Áreas Marinas Protegidas (Agnesi et al., 2020; Bevilacqua et al., 2021).

En los últimos años, los crecientes impactos del cambio climático han propiciado cambios en la estructura, en algunos casos acelerando la disminución de la diversidad y biomasa de las comunidades arrecifales, lo que contribuye a la reconfiguración de estos ecosistemas (Aswani et al., 2018; Zarzychny et al., 2023). Este capítulo tiene como objetivo proporcionar un panorama general sobre las investigaciones realizadas en torno a los arrecifes rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, a través de la recopilación de la información bibliográfica y el análisis de los resultados generados durante las múltiples expediciones. Pero, sobre todo, busca resaltar los aspectos donde es necesario redoblar los esfuerzos de investigación.

Conocimiento de los arrecifes rocosos en Revillagigedo

La exploración de los arrecifes en las islas del archipiélago ha sido documentada desde finales del siglo XIX. En la mayoría de los casos, se trata de estudios integrales que exploran las islas oceánicas del Pacífico Oriental, donde Revillagigedo fue evaluada como una de las muchas localidades (Glynn et al., 1996). Hemos creado una línea del tiempo que agrupa los temas de investigación en la región en siete categorías: biología, biogeografía y distribución, cambio climático, conservación, ecología, pesquerías y taxonomía y sistemática. Los estudios más antiguos se enfocaron en el conocimiento de la diversidad de las islas, creando los primeros listados taxonómicos. Los pioneros en la exploración científica de las islas imprimieron su visión naturalista en las investigaciones, dando prioridad al conocimiento taxonómico y sistemático (Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959). No solo es el tema de investigación más antiguo, sino también el más abundante y consistente, conformando el 45,5% de las publicaciones (Figura 1).

La mayor parte de ellas están enfocadas en el conocimiento y clasificación de los invertebrados (por ejemplo, Hernández-Aguilera, 1998; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Hoffmann-Ramírez, 2017; Valdez-Cibrán et al., 2020). En cuanto a las macroalgas, el esfuerzo se ha enfocado, principalmente, en la descripción de las especies (por ejemplo, Setchell y Gardner, 1937; Dawson, 1961). En el caso de los peces, los listados taxonómicos más antiguos concentran información sobre la diversidad de peces recolectados en distintas islas del Pacífico Oriental, como el “Listado taxonómico del Archipiélago de Revillagigedo e islas circundantes” (Jordan y McGregor, 1899; Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959). En años recientes, los estudios genéticos han aportado nueva información a las investigaciones taxonómicas, reconociendo las relaciones entre las poblaciones en diferentes islas (Alva-Campbell et al., 2010; Palmerín-Serrano et al., 2021).

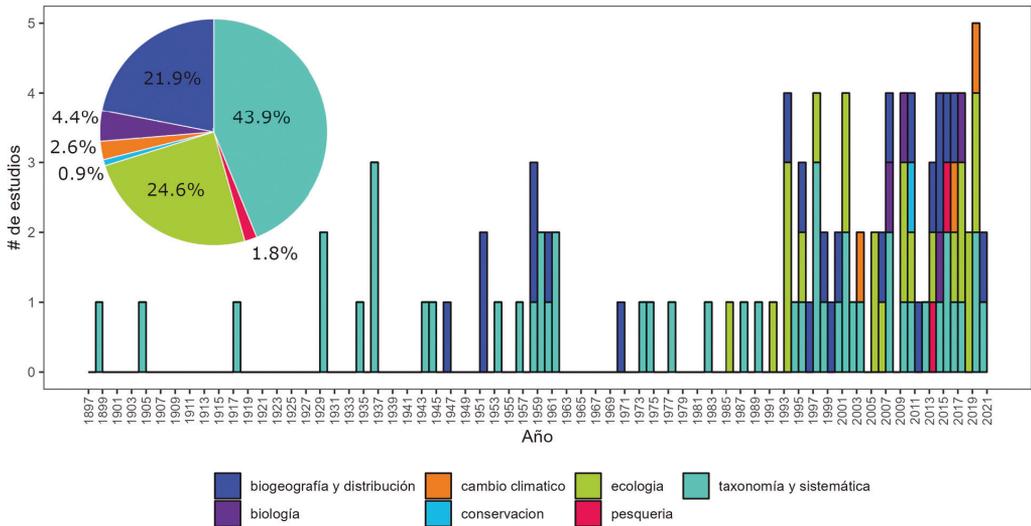


Figura 1: Principales temas de investigación en los arrecifes rocosos del Archipiélago de Revillagigedo

A principios de la década de los años 50's, los estudios sobre biogeografía y distribución adquirieron relevancia, resaltando la importancia del archipiélago en términos de conectividad y afinidad con otras islas oceánicas del Pacífico (Durham y Barnard, 1952; Squires, 1959). Esta rama de investigación concentra el 19,1% de las publicaciones (Figura 1) y se ha mantenido vigente hasta la actualidad, proporcionándonos información sobre la distribución de las especies en cada una de las islas (Ferreira, 1983; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla et al., 1999; Holguín-Quiñones y Michel Morfín, 2002; Serviere-Zaragoza et al., 2007; Vega- Juárez, 2012; Bonilla-Flores, 2014; Herrero-Perezrul et al., 2015; Fernández-Rivera et al., 2021; Torres-Hernández et al., 2022). El desplazamiento de especies entre islas y los nuevos registros también han sido documentados ampliamente (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Ayala-Bocos et al., 2011; Ayala-Bocos et al., 2015), así como la distribución de las especies en la columna de agua (Serratos-Barajas, 2002).

El tercer tema que apareció en la línea del tiempo fue la ecología, con la descripción de las interacciones entre moluscos y crustáceos en la Isla Clarión (González-Nakawaga y Sánchez-Nava, 1986). Los estudios ecológicos representan el 25,5% de las publicaciones (Figura 1). La mayoría de estos estudios describen la estructura de las comunidades a través de índices ecológicos tradicionales, como Shannon y Simpson, brindando información sobre la riqueza de especies y la dominancia de ciertos grupos (por ejemplo, Holguín-Quiñones et al., 1994; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Luna-Salguero, 2010; Herrero-Perezrul et al., 2015; Ramírez-Ortíz et al., 2017; Barba-Jacinto, 2018; Quimbayo et al., 2019; Solís-Marín et al., 2018; Rojas-Montiel et al., 2020; Nicolás-Chávez, 2022).

Algunos temas de investigación poco abordados son: biología, pesquerías, cambio climático y conservación. La categoría “biología” incluye investigaciones sobre reproducción (Aburto-Oropeza y Hull, 2008) y crecimiento (Sanvicente-Añorve et al., 2010; Perdomo-Cruz, 2023). Pero también considera aspectos genéticos relevantes en la morfología y otras características físicas de invertebrados y peces (Paz-García, 2015; Valencia-Méndez, 2018). La categoría de cambio climático representa el 2,7% de las publicaciones (Figura 1). Los estudios en esta categoría han reforzado la importancia como refugio climático y punto clave de la biodiversidad, destacando la resiliencia de la diversidad de la región ante perturbaciones (Villaescusa y Carriquiry, 2004; Rafter et al., 2017; Carter et al., 2020). Por otro lado, las pesquerías comprenden el 1,8% de las investigaciones, todas ellas enfocadas en la factibilidad de la pesca de especies arrecifales con fines ornamentales (Germain, 2014; Gijón, 2017).

El 0,9% restante corresponde a la categoría de conservación (Figura 1). A lo largo de los años y desde diferentes perspectivas, se han llevado a cabo investigaciones que, en conjunto, proporcionan información fundamental para la planificación y las políticas de manejo del archipiélago (Ortega-Rubio y Castellanos-Vera, 1994; Hull et al., 2006; Mora et al., 2011).

Macroalgas

Las macroalgas forman hábitats que brindan refugio y sustrato para una amplia gama de organismos, son fuente primaria de alimento para los herbívoros marinos, desempeñando un papel fundamental en las cadenas tróficas, lo que a su vez sustenta una alta biodiversidad y servicios ecosistémicos (Graham y Wilcox, 2000; Steneck et al., 2002; Worm et al., 2006).

La composición de macroalgas depende de factores bióticos y abióticos (Figura 2). Los factores bióticos involucran procesos como la competencia por el recurso espacial entre algas e invertebrados sésiles, mientras que los abióticos incluyen la turbidez y sedimentación en la columna de agua, la energía del oleaje, radiación solar, temperatura y salinidad (Dayton, 1971; Underwood y Chapman, 1998). Dependiendo de la proporción, intensidad e interacción de estos factores, la comunidad de macroalgas se caracterizará por distintas especies.

El conocimiento ficológico en el Archipiélago de Revillagigedo comenzó con las recolectas de Herbert L. Mason y otros miembros de la Academia de Ciencias de California durante una expedición a las islas Guadalupe y Clarión en 1925 (Setchell y Gardner, 1930). Del material recolectado, se describieron nuevas especies de algas cafés: *Dictyota masonii*, *Feldmannia* sp. (como *Masonophycus paradoxa*), *Sphacelaria masonii*; y algas rojas: *Acrochaetium eastwoodiae* (como *Rhodochorton eastwoodae*), *Ceramium clarionense*, *Chondria clarionensis*, *Laurencia humilis* y *Predaea masonii* (como *Clario-nea masonii*) (Setchell y Gardner 1930).

Con el paso de los años, otras expediciones como Templeton Crocker, de la Academia de Ciencias de California, que visitó la Isla Clarión y las expediciones Allan Hancock contribuyeron al conocimiento de la flora del Archipiélago de Revillagigedo (Tabla I). En 1932, a bordo del barco Zaca, John Thomas



Figura 2: *Asparagopsis* sp. Foto por: Carlos Sánchez

Howell, curador asistente del Herbario de la Academia de Ciencias de California, realizó recolectas en Isla Clarión, aunque en mayor medida incidentales, ya que el objetivo de la expedición no eran las macroalgas (Setchell y Gardner, 1937). Del material recolectado, se reportaron como especies nuevas a las algas rojas *Grateloupia clarionensis* (como *Polyopes clarionensis*), *Laurencia clarionensis* y *Pterocladia capillacea* (como *Gelidium okamurai*). Además, se recolectaron algunos sargazos que posteriormente fueron reportados por Setchell (1937), entre ellos se incluyó una nueva especie, *Sargassum howellii*. Posteriormente, E.Y. Dawson describió una especie nueva *Lophosiphonia mexicana* a partir de ejemplares recolectados en Isla Clarión en expediciones anteriores (Dawson, 1944). Taylor (1945) reporta el listado de macroalgas

Tabla I: Expediciones que visitan las Islas Revillagigedo y obra en la que se reportan las macroalgas recolectadas.

Año	Sitio	Expedición	Autor
1925	Isla Clarión	Academia de Ciencias de California	Setchell y Gardner, 1930
1932	Isla Clarión	Academia de Ciencias de California	Setchell, 1937; Setchell y Gardner, 1937
1934 y 1939	Islas Clarión y Socorro	Allan Hancock	Taylor, 1945
1953	Isla San Benedicto	Allan Hancock	Dawson, 1954a
1955	Isla San Benedicto	Crucero 55-Y-3 / M/V YELLOWFIN	Dawson, 1957
1967	Islas Socorro y San Benedicto	Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco	Huerta-Múzquiz y GarzaBarrientos, 1975

recolectadas en las islas Clarión y Socorro durante las expediciones Allan Hancock de 1934 y 1939. Del material recolectado se reportan como especies nuevas a *Chlorodesmis mexicana*, *Callithamnion pacificum*, *C. soccoriense*, *Cryptonemia angustata* (como *Kallymenia tenuifolia*), *Galaxaura filamentosa*, *Ralfsia pacifica* (como *Ralfsia occidentalis*), *Sphacelaria tribuloides* (como *Sphacelaria mexicana*) para Isla Socorro y *Gracilaria veleroae* (como *Gracilaria tenuifolia*) para ambas islas.

En la década de los 50s, se llevaron a cabo otras expediciones al Archipiélago de Revillagigedo, lo que resultó en un aumento en el área de exploración (Tabla I). Por ejemplo, se realizó una expedición a la Isla San Benedicto en el año 1953, que permitió a E.Y. Dawson y otros investigadores del Instituto de Oceanografía de Scripps documentar por primera vez la diversidad de la isla, recolectando información sobre la composición de su flora intermareal (Dawson, 1954a). Durante esta expedición se observó la presencia de un delta de lava extruida en el mar en la Isla San Benedicto, lo que ofreció la oportunidad de presenciar las primeras etapas de las poblaciones de algas que se desarrollaban en el nuevo sustrato (Dawson, 1954a). En este trabajo, se registran como especies nuevas a las algas rojas *Ahnfeltiopsis serenei* (como *Gymnogongrus serenei*), *Laurencia decidua*, *Laurencia richardsii* y *Parviphycus adnatus* (como *Gelidiella adnata*) (Dawson 1954a).

En 1967, las investigadoras mexicanas Laura Huerta Múzquiz, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, y Ana María Garza Barrientos de la Universidad Autónoma de Nuevo León realizaron un estudio florístico en las islas Socorro y San Benedicto (Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos, 1975). El material recolectado está depositado en los Herbarios de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN), de la Facultad de Biología de la Universidad de Nuevo León y del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara y fueron reportados bajo el título "Contribución al conocimiento de la flora marina de las islas Socorro y San Benedicto del Archipiélago Revillagigedo, Colima, México" (Huerta- Múzquiz y Garza-Barrientos 1975).

Más tarde, en 2007, se publicó el listado más reciente de las macroalgas registradas para las islas de Revillagigedo, incluyendo ejemplares de la colección del Herbario Ficológico de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (FBCS), que no habían sido publicados anteriormente (Serviere-Zaragoza et al., 2007). Esta es la última publicación sobre macroalgas para el archipiélago.

Las expediciones fueron cruciales para ampliar el conocimiento de las macroalgas del Archipiélago de Revillagigedo, de tal forma que los mayores aportes de información están contenidos en los registros de 12 obras principales, que abarcan el periodo de 1930 hasta 2007. Todas ellas incluyen material original, lo que permite inferir la permanencia con la que se presentan algunas especies (Setchell y Gardner 1930, 1937; Setchell 1937; Dawson 1944, 1954a, 1957, 1960a, 1961a, 1962; Taylor 1945; Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos, 1975; Serviere-Zaragoza et al., 2007). Existen otros trabajos florísticos, de recopilación, catálogos o monografías que, a pesar de no ser exclusivos del archipiélago, aportan información sobre la distribución de las algas marinas en las islas de Revillagigedo (Abbott 1967; Abbott y Hollenberg 1976; Chávez 1980; Dawson 1946, 1949, 1953a, 1953b, 1954b, 1954c, 1959, 1960b, 1960c, 1961b,

1963a, 1963b; Hillis 1958; Hollenberg 1942, 1948; Hollenberg y Dawson 1961; Hollenberg y Norris 1977; Huerta 1978; León-Tejera et al., 1996; Norris 1985; Norris y Johansen 1981; Ortega et al., 1986; Pedroche et al., 2005, 2008).

Como resultado de los registros de macroalgas en las doce obras principales, se han contabilizado 198 nombres de especies de macroalgas en el Archipiélago de Revillagigedo, de las cuales, 69 se distribuyen en Isla San Benedicto, 93 en Isla Socorro y 82 en Isla Clarión; cinco se mencionan para Revillagigedo, pero no se especifica el sitio. Los trabajos de Taylor (1945), Dawson (1954a), Huerta-Múzquiz y Garza-Barrientos (1975) y Setchell y Gardner (1930) son los que contribuyeron con un mayor número de nuevos registros, con 66, 39, 33 y 28 especies, respectivamente. La Figura 3 muestra el número de especies reportadas en el periodo que abarca de 1930 a 2007.

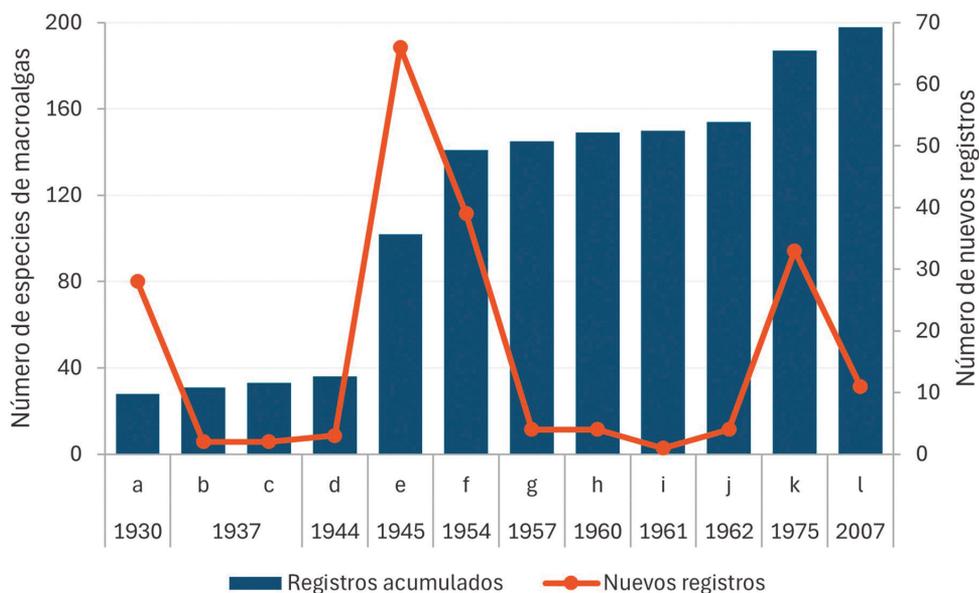


Figura 3: Número de especies reportadas para el Archipiélago Revillagigedo de 1930 a 2007. Número de especies acumuladas (barras, eje principal). Número de nuevos registros (línea, eje secundario). a) Setchell y Gardner 1930, b) Setchell y Gardner 1937, c) Setchell 1937, d) Dawson 1944, e) Taylor 1945. f) Dawson 1954a, g) Dawson 1957, h) Dawson 1960a, i) Dawson 1961a, j) Dawson 1962, k) Huerta y Garza-Barrientos 1975, l) Serviere-Zaragoza et al. 2007.

De las especies reportadas, 185 son actualmente aceptadas taxonómicamente, y el resto se consideran sinónimos o taxones mal identificados. De los 185 taxones, 35 son algas verdes, 31 cafés y 119 rojas. En cuanto a su distribución, 67 se distribuyen en Isla San Benedicto, 90 en Isla Socorro y 79 en Isla Clarión (Figura 4).

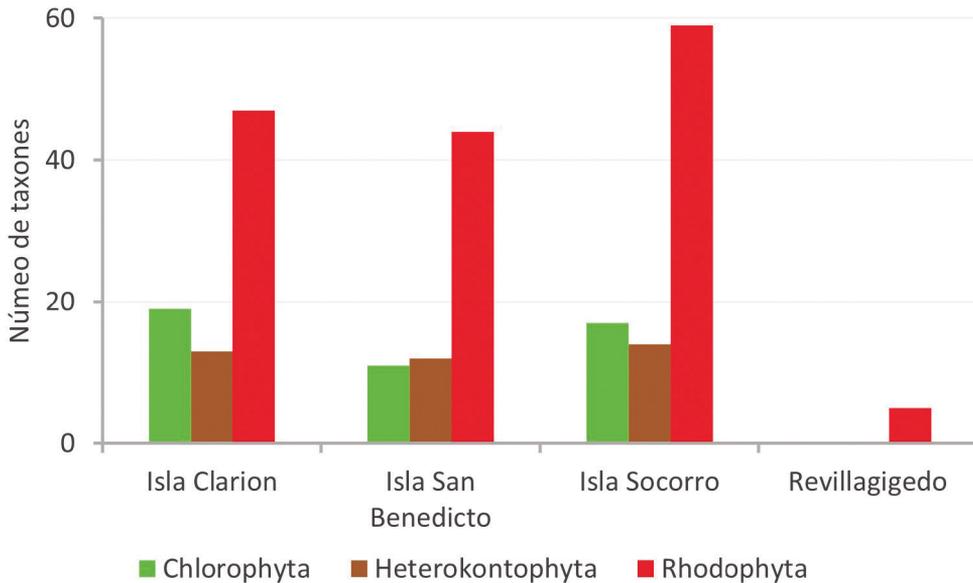


Figura 4: Riqueza de macroalgas por grupo taxonómico para cada isla.

Invertebrados arrecifales

La comunidad de invertebrados del Archipiélago de Revillagigedo se beneficia del aislamiento del estrés antropogénico y también de las características ambientales y oceanográficas que promueven la conectividad entre las islas del Pacífico. Este intercambio ocurre a través de las corrientes marinas que predominan en la región (Reyes-Bonilla et al., 1999; Glynn y Ault, 2000; Carter et al., 2020).

La diversidad de hábitats rocosos en el archipiélago incluye paredes, ríscos, bloques y pináculos, donde los invertebrados sésiles pueden establecerse con éxito, creando estructuras tridimensionales que aumentan la complejidad del arrecife (Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Hull et al., 2006). La composición de las comunidades cambia con el grado de perturbación y la profundidad, pero depende en gran medida de las características específicas de las especies (Olvera et al., 2018).

En las zonas someras más expuestas a la rompiente de las olas, el hábitat más común son los bloques de basalto, y las comunidades de invertebrados suelen tener riquezas y densidades bajas (Glynn et al., 1996; Hull et al., 2006). Están mayoritariamente colonizadas por especies resistentes con morfologías robustas y una mayor capacidad de sujeción (Olvera et al., 2018). Entre los 0 y 30 m de profundidad, se encuentra la mayor riqueza de corales pétreos (ver Figura 5A), distribuidos en parches que, en conjunto, pueden cubrir grandes extensiones (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Carter et al., 2020). Son fundamentales en la estructura de la comunidad arrecifal y a menudo están acompañados de esponjas excavadoras afines (Cruz-Barraza et al., 2011).

Por debajo de los 10 m, las perturbaciones por efecto del oleaje disminuyen gradualmente (Denny, 1995). A medida que aumenta la profundidad, surgen otros factores importantes, como la presencia de la termoclina y la superposición de regiones biogeográficas que favorecen el incremento de la productividad (Witman y Dayton, 2001), y se presentan con mayor frecuencia hábitats de pared o risco, colonizados principalmente por esponjas incrustantes y abanicos de mar (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007), que dominan el ecosistema en términos de densidad (Figura 5B). Se ha identificado la mayor riqueza de invertebrados cerca de los 20 m de profundidad, la cual comienza a disminuir nuevamente alrededor de los 40 m (Bedolla, 2007; Serratos-Barrajas, 2020).

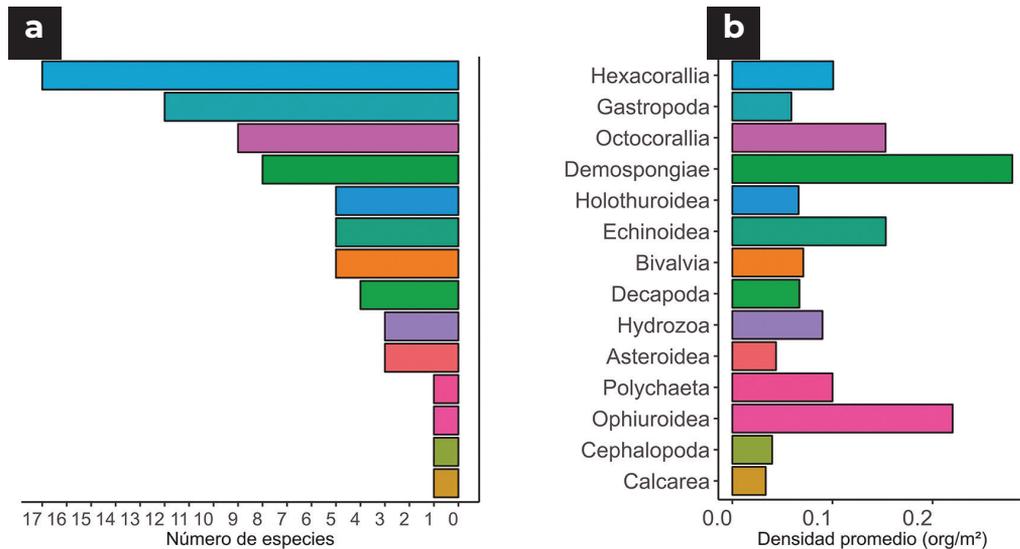


Figura 5: A) Riqueza B) Densidad promedio por grupos taxonómicos de invertebrados (organismos por metro cuadrado). Los datos utilizados provienen del monitoreo ecológico a largo plazo realizado en los años 2006, 2016 y 2017.

Si bien se han identificado los patrones que determinan la composición de las comunidades, es importante destacar que las investigaciones en el Archipiélago de Revillagigedo han tenido diferentes enfoques metodológicos, lo que ha generado discrepancias en torno al número total de especies de invertebrados reportadas en la región (Tabla II). La mayor parte de los estudios más antiguos se realizaron con fines taxonómicos, por lo que la recolección de organismos era esencial para obtener datos morfológicos. En algunos casos se emplearon métodos de recolección masivos, aumentando la probabilidad de encontrar una gran cantidad de especies (Rathbun, 1918, 1930; Strong y Hanna, 1930; Caso, 1962; Mille-Pagaza et al., 1994; Bautista-Romero et al., 1994; Emerson, 1995).

Por ejemplo, Bautista-Romero et al. (1994) reportan una riqueza de 250 especies de macroinvertebrados. Sin embargo, su estudio empleó recolección aleatoria, cuadrantes y redes de arrastre, aplicados en distintos tipos de

sustrato (arena y roca) y zonas (intermareales y submareales). Por otro lado, Mille-Pagaza et al. (2002) reportan 161 especies de invertebrados localizados en las zonas mesolitoral y supralitoral de las bahías de Isla Socorro, donde los grupos Mollusca y Crustacea se describieron como dominantes. En ambos casos, es posible que debido al tipo de muestreo y la selección de zonas, la mitad de las especies reportadas sean componentes crípticos de la zona intermareal y submareal (Hull et al., 2006).

Estudios más recientes, generalmente con enfoque ecológico, han implementado metodologías no extractivas como el uso de cuadrantes y censos visuales, a profundidades que oscilan entre los 5 y 30 m. A través de estos censos se han reportado al menos 60 especies de invertebrados, que son considerados buenos descriptores de las comunidades de invertebrados no crípticos en el Parque Nacional Revillagigedo (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007).

Porifera

El estudio de las esponjas en el archipiélago ha sido mayormente de carácter taxonómico. Sin embargo, los esfuerzos de investigación no se han enfocado específicamente en Revillagigedo, sino que forman parte de estudios a mayor escala que evalúan otras regiones del Pacífico Mexicano (Hoffman-Ramírez, 2017; Cruz-Barraza et al., 2011). Dado que las esponjas tienen una capacidad de dispersión limitada a distancias cortas, lo que las hace susceptibles a procesos de especiación y da paso al endemismo (Lévi et al., 1998), se considera que una gran parte de las especies registradas en el Pacífico Mexicano pueden ser endémicas. No obstante, también se estima que cerca del 45% de estas aún no han sido descritas (Vega-Juárez, 2012).

Como resultado de estas investigaciones, la riqueza de especies reportada para el Parque Nacional Revillagigedo oscila entre dos y seis especies, identificando dos grupos principales (Cruz-Barraza et al., 2011; Vega-Juárez, 2012; Hoffman-Ramírez, 2017). En primer lugar, el grupo de las esponjas in-



Figura 6: Esponja *Aplysina revillagigedi* en Isla San Benedicto. Foto por: C. Sánchez.

crustantes, que incluye dos especies del orden Verongiida: *Aplysina revillagigedi* (Figura 6) y *Suberea* sp2 (Hoffman-Ramírez, 2017). Estas esponjas son comunes en las paredes y su distribución vertical ha sido registrada hasta los 30 m de profundidad, donde desempeñan un papel importante como constructoras de la estructura arrecifal y como filtradoras de agua y nutrientes (Wilkinson y Fay, 1979; Bell y Smith, 2004; Bedolla, 2007; Hoffman-Ramírez, 2017). En este sentido, *A. revillagigedi* representa al invertebrado más conspicuo y abundante de los arrecifes rocosos de las islas Clarión, San Benedicto y Socorro (Hull et al., 2006).

El segundo grupo, el de las esponjas excavadoras, contiene a las especies *Cliona medinae*, *Cliona tropicalis*, y *Thoosa purpurea*, que se encuentran

exclusivamente en corales de los géneros *Porites* y *Pocillopora* (Cruz-Barraza et al., 2011). Independientemente de si los corales están vivos o muertos, las esponjas perforan el coral y se fusionan con él, formando túneles o galerías, y participando activamente en los procesos de bioerosión (Bell, 2007; Pang, 1973; Rützler, 1975).

A pesar de la falta de estudios ecológicos centrados en los poríferos, las investigaciones sobre la comunidad de invertebrados, en general, han proporcionado información relevante. Estas evidencian que las esponjas están presentes en todas las islas, principalmente en hábitats de pared y en sustratos expuestos a fuertes corrientes, donde son el grupo dominante en términos de densidad (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). Las esponjas presentan una variedad de formas y tamaños, y es posible encontrarlas desde la zona intermareal hasta los 30 m de profundidad (Bell, 2007; Brusca et al., 2016; Serratos-Barajas, 2022).

Aunque en los últimos años ha habido un incremento en las investigaciones sobre los poríferos, aún existen brechas significativas de información en aspectos fundamentales del grupo. En términos taxonómicos, es necesario describir algunas de las especies que han sido registradas; este paso es fundamental para avanzar en los estudios biogeográficos. Por otro lado, desde el punto de vista ecológico, dadas las características de los arrecifes del Archipiélago de Revillagigedo, es importante esclarecer el papel de las esponjas como ingenieros ecosistémicos y en el reciclaje de nutrientes en mayores profundidades.

Tabla II: Recopilación de reportes de invertebrados en el Archipiélago de Revillagigedo, por diferentes autores.

Taxón	Autor
Porifera	Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Cruz-Barrera et al., 2011; Hoffman-Ramírez, 2017; Vega-Juárez, 2012
Cnidaria	Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
 Octocorallia	Olvera et al., 2018
 Hexacorallia	Reyes-Bonilla, 1999; Ketchum-Reyes-Bonilla, 2001; Carter et al., 2020
Crustácea	Rathbun, 1918 y 1930; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
 Stomatopoda y decapoda	Hernández-Aguilera, 2004
Mollusca	Strong y Hanna, 1930; Mille-Pagaza et al., 1994; Emerson, 1995; Reyes-Bonilla, 1999; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007
 Gasteropoda	Aristeo-Hernández, 2011
Echinodermata	Caso, 1962; Bautista-Romero et al., 1994; Holguín-Quiñonez, 1994; Villaescusa y Carriquiry, 2004; Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Honey et al., 2008; Granja-Fernández et al., 2020

Cnidaria

Las investigaciones sobre los cnidarios constituyen probablemente la línea de estudio más antigua y sostenida en el Archipiélago de Revillagigedo (Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952). A lo largo de los años, se han aplicado diversas metodologías que han enriquecido la información sobre la diversidad del grupo (Reyes-Bonilla y Carriquiry, 1994; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Bedolla, 2007;

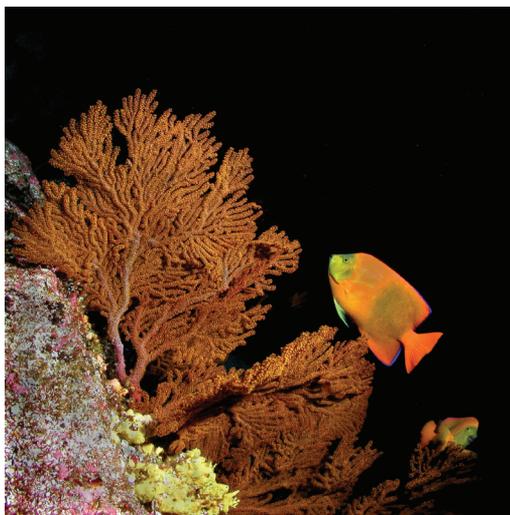


Figura 7: Abanico de mar (*Muricea* cf. *plantaginea*). Foto por: C. Sánchez

Olvera et al., 2018; Serrato-Barajas, 2022). Los cnidarios representan el grupo de invertebrados más abundante en términos de riqueza de especies en el área, con los corales pétreos y los abanicos de mar como los más destacados (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001). Su presencia se ha reportado en las cuatro islas del archipiélago, donde se observa un alto nivel de endemismos (Carter et al., 2020). No obstante, también hay evidencia de conectividad con otras islas del Océano Pacífico, lo que muestra fuertes similitudes con el Atolón de Clipperton, probablemente favorecido por su naturaleza oceánica y la proximidad entre ambas regiones (Paz-García, 2015; Glynn et al., 2017; Carter et al., 2020).

Los hexacorales son el grupo más representativo en términos de riqueza de especies dentro de los cnidarios (Reyes-Bonilla et al., 1999; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2002; Carter et al., 2020), con un total de 26 especies registradas (Figura 5), de las cuales hasta un tercio podrían ser endémicas de Revillagigedo (Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Carter et al., 2020). Los géneros *Pocillo-*

pora y *Porites* son notables por tendencias a generar estructura tridimensional de los arrecifes (Ketchum, 1998; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Bedolla, 2007; Carter et al., 2020). Generalmente, su distribución vertical oscila entre los 3 y los 15 m de profundidad, donde forman colonias más complejas y de mayor tamaño. Estas colonias pueden extenderse hasta cubrir áreas de hasta una hectárea; a mayores profundidades, sin embargo, se convierten en parches aislados (Reyes-Bonilla et al., 1999; Carter et al., 2020).

Recientes investigaciones han examinado el potencial del Archipiélago de Revillagigedo como refugio climático, utilizando como indicadores las condiciones oceanográficas y la resiliencia de las comunidades coralinas ante los cambios ambientales y el blanqueamiento coralino (Villaescusa y Carriquiry, 2004; Carter et al., 2020). Esta capacidad para resistir los impactos causados por las perturbaciones al ecosistema (Gunderson et al., 1997) puede atribuirse a factores tanto fisiológicos como genéticos (Ochoa-López et al., 1998; Carter et al., 2020). Por ejemplo, las especies del género *Pocillopora* son capaces de modificar sus hábitos tróficos bajo condiciones de estrés; cuando pierden sus zooxantelas, aumentan la ingesta carnívora para compensar las necesidades energéticas y metabólicas (Carter et al., 2020). Además, exhiben una alta tasa de reproducción asexual y la capacidad de sus larvas planctónicas para persistir durante semanas (Reyes-Bonilla, 1998; Pinzón, 2017).

En comparación con los corales pétreos, los estudios enfocados en los octocorales son menos numerosos y se ha reportado una menor diversidad de especies (Figura 5), especialmente en la zona somera (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Olvera-Moreno, 2015; Olvera et al., 2018). De las 8 especies reportadas, la mayoría se encuentran a profundidades superiores a los 30 m, con los géneros *Pacificorgia*, *Eugorgia* y *Muricea* (Figura 7) como los más notables (Hull et al., 2006; Hollarsmith et al., 2020; Serrato-Barajas, 2022). Estos géneros presentan adaptaciones como sistemas de sujeción estables y morfologías cualitativamente más robustas en comparación con sus cones-

pecíficos en otras regiones, lo que les confiere una mayor resistencia a las condiciones ambientales adversas de la región. Además, su limitada capacidad de dispersión larval favorece el endemismo en el archipiélago (Bedolla, 2007; Olvera-Moreno, 2015; Olvera et al., 2018).

A pesar de la amplia información disponible sobre los hexacorales de la región, persiste la necesidad de ampliar el conocimiento sobre otros grupos de cnidarios sésiles. Aspectos biogeográficos y ecológicos relacionados con octocorales, anémonas e hidrozooos aún no se han esclarecido. Es particularmente importante investigar su función como ingenieros ecosistémicos en profundidades mayores a los 30 m y la conectividad entre las poblaciones del archipiélago y otras regiones del Pacífico Oriental, especialmente en el contexto del cambio climático. Desde una perspectiva taxonómica, aún quedan especies por describir para formalizar los registros.

Crustacea

La mayoría de las investigaciones sobre la carcinofauna del Archipiélago de Revillagigedo han sido taxonómicas, caracterizadas por un fuerte componente descriptivo. Se desarrollaron claves de identificación, basadas en caracteres morfológicos, e incorporaron mediciones, intervalos de distribución, ilustraciones y fotografías (Rathbun, 1918, 1930, 1937).

Como pionera de las investigaciones, Rathbun realizó importantes contribuciones al conocimiento sobre los cangrejos grapsoides y cancroídeos de

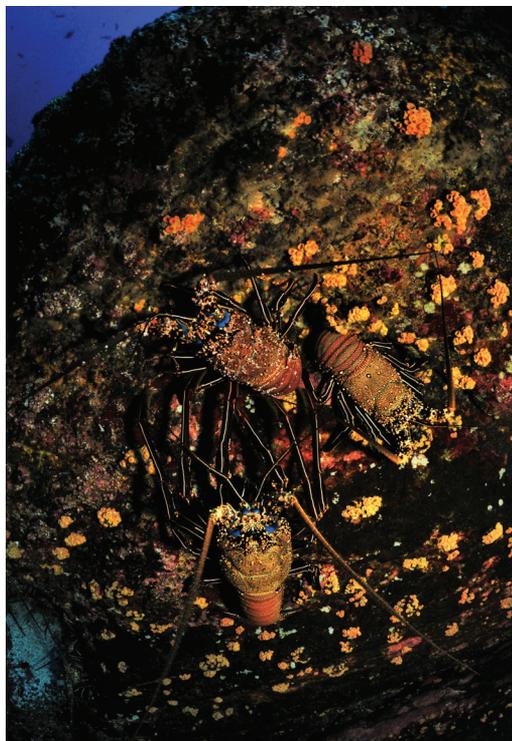


Figura 8: Langosta (*Palinurus* spp) al oeste de Roca Partida. Foto por: C. Sánchez.

América, incluyendo a las familias Portunidae, Xantidae, Pilumnidae, Panopeidae y Ozidae. Estas investigaciones resultaron en los primeros registros de 15 especies de cangrejos en las islas Socorro y Clarión.

Se han reportado 115 especies de decápodos y estomatópodos, pertenecientes a 38 familias y 83 géneros. El grupo de decápodos con mayor riqueza de especies es *Brachyura*, con 89 especies, cuya distribución coincide con las zonas de incremento térmico del Pacífico Oriental, mientras que el grupo de los estomatópodos presenta la menor riqueza con solo cinco especies (Bonilla-Flores, 2014; Mille-Pagaza, 2003; Hernández-Aguilera, 2004). En este grupo, destacan los cangrejos simbiontes del género *Trapezia*, que comúnmente están asociados con corales pétreos. Algunas investigaciones morfológicas, basadas en los caparazones de *Trapezia bidentata* y *Trapezia digitalis*, revelaron que el tamaño corporal de *T. bidentata* puede conferir ventajas competitivas en la captura de alimento y en la selección de hábitat, sugiriendo una mayor conectividad en su metapoblación en comparación con *T. digitalis* (Sanvicente-Añorve et al., 2010).

Otro de los grupos importantes es el infraorden Achelata, al que pertenecen las langostas. Una de las especies representativas es la langosta roja *Panulirus penicillatus* (Figura 8), que es posible encontrar en altas densidades con organismos que alcanzan tallas de hasta 52 cm de longitud (Aburto-Oropeza et al., 2017). Por otro lado, la langosta pantufla de roca *Scyllarides astori* ha sido objeto de estudio en investigaciones con el objetivo de conocer la especie y modelar su distribución en el Océano Pacífico, especialmente en Isla Socorro. Esta información resulta crucial para la toma de decisiones en el manejo pesquero, considerando que ha sido comercializada en la región de Galápagos durante más de dos décadas, mientras que en México aún existen deficiencias debido a las capturas incidentales (Fernández-Rivera et al., 2021).

La distribución de estas especies en las islas del archipiélago revela heterogeneidad, que se puede atribuir a una mayor atención en las investi-

gaciones llevadas a cabo en las islas Socorro y Clarión (Bonilla-Flores, 2014). Factores como el área de plataforma, el tipo de hábitat y el sustrato influyen en la riqueza específica, siendo Socorro y Clarión, con áreas de plataforma extensas, las que muestran una mayor diversidad de crustáceos (Bonilla-Flores, 2014). A pesar de la lejanía entre ellas, las islas del archipiélago comparten un alto porcentaje de especies; este fenómeno puede ser atribuido a la presencia de corrientes marinas. Además, se observa endemismo en Isla Clarión, posiblemente relacionado con su aislamiento geográfico y estabilidad geológica (Bonilla-Flores, 2014). La diversidad biológica es esencial para la conservación, especialmente ante posibles perturbaciones naturales o antrópicas (Ochoa et al., 1998; Landa-Jaime et al., 2013).

En la actualidad, aún existen aspectos esenciales del grupo que deben ser investigados. En primer lugar, la exploración de sustratos diferentes a los coralinos puede proporcionar una visión más completa y representativa de la diversidad de crustáceos en la región (Bonilla-Flores, 2014). Adicionalmente, la incorporación de estudios ecológicos que resalten el papel de los crustáceos en la cadena trófica y en el ecosistema en general contribuirá a dirigir la atención hacia las especies susceptibles a diversas amenazas, como la pérdida de hábitat, la sobrepesca o el cambio climático (Briones-Fourzán y Hendrickx, 2022).

Mollusca

Las principales contribuciones al conocimiento de los moluscos en el Archipiélago de Revillagigedo se han abordado desde una perspectiva taxonómica y sistemática (p. ej., Keen, 1971; Chan, 1974; Strong y Hanna, 1930; Ferreira, 1983; Chávez-Hernández y Bretado-Aguirre, 1990), destacando la compilación taxonómica de especies bénticas que identificó 61 especies con afinidades faunísticas predominantemente panámicas (Strong y Hanna, 1930). Además de los estudios taxonómicos, algunas investigaciones ecológicas han



Figura 9: “Diosa de puntas rojas” (*Chromalaichma sedna*). Foto por: C. Sánchez.

proporcionado información relevante sobre la riqueza de especies, la cual varía considerablemente según los autores, las metodologías empleadas y los sitios seleccionados para la investigación. Por ejemplo, Mille-Pagaza et al. (1994) trabajaron en la zona intermareal y reportaron 50 especies, mientras que Hull et al. (2006) y Bedolla (2007) utilizaron una metodología de censos visuales, registrando 13 y 14 especies respectivamente.

Por otra parte, los estudios en la franja litoral, realizados en la Isla Socorro por Holguín-Quiñones y Michel-Morfín (2002 y 2006) y por Holguín-Quiñones (1994), determinaron la presencia y gran abundancia de dos gasterópodos en el litoral rocoso de la isla, el caracol de tinte (*Plicopurpura columellaris*) y el caracol porcelana (*Turbo funiculosus*), además de la cucaracha de mar, el poliplacóforo *Chiton articulatus*. En ningún caso se observaron signos de

alteración, a diferencia de las poblaciones de estas mismas especies que han disminuido notablemente a consecuencia de las actividades antropogénicas en las costas de Oaxaca, Michoacán, Colima y Jalisco (Holguín-Quiñones y González-Pedraza, 1989 y 1994).

Una de las contribuciones más importantes al conocimiento de la riqueza de especies de moluscos es la de Reyes-Bonilla (1999), quien recopiló toda la literatura disponible en una publicación que contabilizó 222 especies. Finalmente, Aristeo-Hernández (2011) contribuyó al listado con el reporte de 33 especies de gasterópodos.

Algunos grupos han despertado mayor interés entre los investigadores; por ejemplo, los heterobranquios son un grupo al que constantemente se añaden nuevas especies, como *Bulla punctulata* y *Tyrodina fungina* (Adams, 1850; Emerson, 1995). Posteriormente, Reyes-Bonilla (1999) incluyó registros sobre especies de nudibranquios: *Aplysia californica* Pilsbry Lowe, 1932; *Oxy-noe panamensis* Pilsbry y Olsson, 1943 y *Chromolaichma sedna* (Figura 9), anteriormente conocida como *Chromodoris sedna* (Marcus y Marcus, 1967). En 2008, se identificaron 37 especies de opistobranquios, de las cuales solo cinco habían sido registradas previamente, y se incorporaron dos especies no descritas: *Runcina* sp. y *Chromodoris* sp. (Hermosillo y Gosline, 2008).

Recientemente, se ha identificado la presencia de *Octopus oculifer* en las islas Socorro y Clarión (Valdez-Cibrián et al., 2020). Este octópodo, anteriormente considerado endémico del Archipiélago de Galápagos, fue detectado en estas islas mediante la aplicación de criterios morfológicos y análisis de datos moleculares. Los resultados obtenidos revelaron una estrecha relación entre *O. mimus*, *O. hubbsorum* y *O. oculifer*, lo que sugiere la posibilidad de que formen un complejo de especies con tres morfotipos distintos. Investigaciones como esta resaltan que, comparado con otros grupos de invertebrados, los moluscos muestran un bajo nivel de endemismos, reflejado en la presencia de las especies en otras regiones del Pacífico Oriental, incluyendo

la parte continental (Emerson, 1978; 1995). Este hecho se explica por la influencia de varias corrientes que transportan frecuentemente tanto larvas como adultos en objetos flotantes, expandiendo el rango de distribución de muchas especies (Lluch Cota et al., 1994).

Las investigaciones con enfoque ecológico han contribuido al conocimiento de la diversidad y los patrones de distribución de las especies (Bautista-Romero et al., 1994; Holguín-Quiñones, 1994; Holguín-Quiñones y Michel-Morfín, 2002, 2006), proporcionando información sobre las relaciones interespecíficas con otros grupos de invertebrados como los crustáceos (González-Nakagawa y Sánchez-Nava, 1986), así como sobre la presencia de especies de interés comercial. Se ha reportado la presencia de especies del género *Turbo*, que destacan por su valor integral y aprovechamiento en las pesquerías de subsistencia (Mille-Pagaza et al., 2002; Holguín-Quiñones et al., 1992; Holguín-Quiñones y Michel-Morfín, 2006). *Turbo funiculusus* es la más abundante en la zona, sin embargo, también se han registrado especies de origen Indo-Pacífico como *T. marmoratus* y *T. brunneus* (Strong y Hanna, 1930; Holguín-Quiñones, 1994; Mille-Pagaza et al., 1994). Debido a su relevancia comercial, resalta la necesidad de diseñar estrategias de manejo adecuadas; sin embargo, la ubicación remota del archipiélago ha impuesto limitaciones para la realización de estudios detallados sobre la biología y la conectividad entre las poblaciones de estas especies.

Se destaca la necesidad de implementar programas de monitoreo a largo plazo con metodologías no extractivas comparables con otras regiones, para evaluar los cambios en la comunidad de moluscos y su respuesta a presiones antropogénicas y ambientales. También se requiere aumentar los esfuerzos de investigación para conocer la diversidad de este grupo, incluyendo especies indicadoras y de interés comercial. Abordar aspectos biológicos como crecimiento, mortalidad, reclutamiento y reproducción, junto con evaluaciones de dinámica poblacional, contribuirá a comprender mejor el estado de las especies y desarrollar estrategias de manejo y conservación adecuadas.

Echinodermata

Al igual que otros grupos de invertebrados, los estudios de equinodermos en el Archipiélago de Revillagigedo se han enfocado principalmente en su taxonomía y distribución (Deichmann, 1937; Ziesenhenné, 1937; Caso, 1962; Honey et al., 2008; Ayala-Bocos et al., 2011; Galván-Villa et al., 2018; Granja-Fernández et al., 2021; Maya-Alvarado, 2022; Yáñez-Villanueva et al., 2022). El uso de diferentes metodologías y la complejidad de los ecosistemas marinos han propiciado que la riqueza de especies



Figura 10 Erizos cafés (*Tripneustes depressus*). Foto por C. Sánchez

sea constantemente debatida por los investigadores (Caso, 1962; Holguín-Quiñones, 1994; Ortega-Rubio y Castellanos Vera, 1994; Reyes-Bonilla, 1995; Bedolla, 2007; Granja-Fernández et al., 2021). A pesar de ello, se ha reconocido al phylum como uno de los más abundantes en términos de riqueza de especies. Por ejemplo, el listado propuesto por Honey et al. (2008) registró 41 especies, destacando que el 17% eran registros únicos para las islas. Esto contrasta con el listado más actualizado, donde se cuantifican 85 especies, destacando que el Archipiélago de Revillagigedo exhibe la mayor riqueza de especies en comparación con otras islas del Pacífico Central Mexicano (Granja-Fernández et al., 2021). Todas las clases que componen el Phylum (Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea y Holothuroidea) están bien

representadas y distribuidas en todas las islas del archipiélago (Solís-Marín et al., 2014).

La clase Echinoidea (erizos de mar) es una de las más abundantes, principalmente en las islas Socorro y San Benedicto, reportando en promedio más de 20 individuos por metro cuadrado (Reyes-Bonilla et al., 1994; 1995). En la Isla Socorro predominan los géneros *Eucidaris*, *Diadema*, *Centrostephanus* y *Lytechinus* (Bonilla et al., 1994), y en la mayoría de los casos, las especies tienden a formar agrupaciones que pueden variar estacionalmente (Herrero-Pérezrul et al., 2015). Mientras que en Isla San Benedicto, los géneros dominantes son *Diadema*, *Eucidaris* y *Tripneustes* (Figura 10), mostrando una notable abundancia, lo que sugiere que los erizos de esta isla cumplen un importante papel ecológico como consumidores en los arrecifes (Reyes-Bonilla, 1995). También se han registrado múltiples especies de erizos irregulares, por lo que se considera al Archipiélago de Revillagigedo como un punto importante para el estudio de este grupo en el Pacífico Central Mexicano (Galván-Villa et al., 2018).

Con respecto a la clase Asteroidea, la Isla Clarión exhibe el mayor número de registros de estrellas de mar, con 17 especies, seguida por la Isla Socorro con 15 especies y, finalmente, San Benedicto con cuatro especies, que presenta la cifra más baja (Reyes-Bonilla, 1995). Por un lado, destaca que los asteroideos hallados muestran afinidad con la fauna del Indo-Pacífico. Sin embargo, la diversidad de este grupo en el Archipiélago de Revillagigedo es menor que la reportada en el Golfo de California, lo que podría estar relacionado con el aislamiento geográfico de la zona y la limitada heterogeneidad de los hábitats en la región (Luna-Salguero, 2010).

En cuanto a las clases Ophiuroidea y Holothuroidea, los estudios taxonómicos han identificado y descrito nuevas especies (Deichmann, 1937; Honey et al., 2008; Ayala-Bocos et al., 2011; Yáñez-Villanueva et al., 2022). En contraste, la clase Crinoidea, cuyos miembros suelen encontrarse en aguas profun-

das, no ha sido objeto de un análisis exhaustivo en esta región; no obstante, se informó sobre la presencia de una única especie, *Hyocrinus foelli*, en el Archipiélago de Revillagigedo (Solís-Marín et al., 2014).

A pesar de ser uno de los grupos más abundantes y estudiados, aún es necesario profundizar en las investigaciones, promoviendo estudios integrales que resalten el papel ecológico de los organismos en los ecosistemas. Estos tipos de investigaciones son esenciales para establecer bases ecológicas sólidas que permitan evaluar su respuesta ante fenómenos futuros, especialmente aquellos influenciados por el cambio climático.

Otros grupos de invertebrados

Con respecto a otros grupos de invertebrados menos conspicuos, se han identificado pocos registros; la mayoría forman parte de investigaciones que buscan enriquecer la composición específica de las especies, principalmente en términos taxonómicos (Figura 11). Anélidos y poliquetos son ejemplos de grupos subestudiados, cuya documenta-



Figura 11: Planaria (*Pseudobiceros sp.*). Foto por: CONANP.

ción se ha limitado a la zona intermareal y sublitoral (Frontana-Uribe, 2002). Algunas investigaciones con inclinaciones ecológicas también han incluido anélidos y poliquetos en sus análisis; sin embargo, el papel de estos organismos en la estructura comunitaria de los arrecifes rocosos sigue siendo poco explorado (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007). Estos grupos son claramente poco estudiados y se requiere de investigaciones básicas, partiendo principalmente de la parte taxonómica, con la identificación y descripción de especies.

En general, el estudio de los invertebrados en el Archipiélago de Revillagigedo, presenta brechas de información importantes. Si bien las discrepancias en el número de especies, pueden ser atribuidas a las metodologías utilizadas, es importante retomar los estudios taxonómicos, que permitan enriquecer los inventarios de especies. El resultado de estas investigaciones es la base de estudios ecológicos y biogeográficos. Por otra parte, se requiere de esfuerzos uniformes en las investigaciones, ya que en el pasado algunos grupos han recibido más atención con respecto a otros.

Peces arrecifales

El Archipiélago de Revillagigedo es una zona con una gran abundancia de especies de peces arrecifales, lo que lo convierte en un importante ecosistema marino a nivel mundial (CONANP, 2019). Los estudios realizados se enfocan principalmente en taxonomía y biomasa de las comunidades de peces. Debido a su naturaleza oceánica, ubicación geográfica, e influencia de corrientes ecuatoriales, la ictiofauna se puede clasificar como tropical-subtropical (Castro-Aguirre et al., 2002). La diversidad de peces del archipiélago ha sido estudiada en conjunto con la diversidad de islas de Pacífico Oriental Tropical (Glynn et al., 1996; Robertson y Allen, 1996; Allen y Robertson, 1997). Del Moral-Flores et al. (2016) destacan que la diversidad de peces en estas islas supera a la de otras islas en el Pacífico mexicano y las islas oceánicas del Pacífico Oriental. No obstante, constituye solo el 13,2% del total de especies de México, siendo menor que la diversidad de las islas del Golfo de California (Espinosa-Pérez, 2014). En términos de biomasa de peces, su valor medio es equiparable a las biomasas encontradas en otras reservas oceánicas, y mayor que el 99% de los arrecifes en el mundo (Aburto-Oropeza et al., 2017; Figura 12B).

A pesar de que Revillagigedo no sea un sitio de alta biodiversidad en términos de riqueza de especies (Figura 13A), sus comunidades de peces arrecifales presentan un patrón de distribución de biomasa similar al de arrecifes no explotados comercialmente. Este patrón se caracteriza por una dominancia de niveles tróficos extremos como los piscívoros (p.ej. tiburones) y herbívoros, lo que le otorga una forma cóncava a la distribución de biomasa. Los arrecifes con esta configuración de biomasa se consideran como estables en términos ecológicos, es decir, existe un vínculo de energía más directo y eficiente entre los niveles tróficos inferiores y superiores (Graham et al., 2017; McCauley et al., 2018). Comparados con otros arrecifes rocosos, Revillagigedo presenta la mayor proporción de piscívoros sobre herbívoros, y sus depredadores tope representan poco más del 50% de la biomasa en la región, incluso mayor que en Cabo Pulmo, otro sitio de importancia en cuanto a arrecifes rocosos del pacífico mexicano (Figura 13B).

En relación a los listados taxonómicos, durante el año 2016 se publicaron dos estudios que describen la composición de especies y listado taxonómico de la ictiofauna presentes en el archipiélago, Del Moral-Flores et al. (2016) y Fourrière et al. (2016), donde las familias Serranidae, Muraenidae y Carangidae coinciden en ambas publicaciones como las más diversas. El listado taxonómico elaborado por Del Moral-Flores et al. (2016) toma como referencia trabajos anteriores (Jordan y McGregor, 1899; Snodgrass y Heller, 1905; Ricker, 1959; Castro-Aguirre et al., 2002; Chávez-Comparán et al., 2010), resultando en una composición taxonómica integrada por 366 especies tanto arrecifales como pelágicas, 241 géneros, 101 familias, 28 órdenes y tres clases. A nivel familia, la riqueza reportada se distribuye en Carangidae (20 especies), Serranidae (19 especies), y Muraenidae (18 especies). La composición de riqueza por isla se muestra en la Tabla III.

Paralelamente, Fourrière et al. (2016) publicaron su listado taxonómico, construido en referencia al trabajo de Castro-Aguirre et al. (2002), comple-

mentado a través de una revisión bibliográfica del período 2003-2015, y trabajo de campo en los años 1994, 1995, 1999, 2010, 2012 y 2013. Los autores confirmaron la presencia de 389 especies, 254 géneros, 102 familias, 27 órdenes y dos clases. Las familias con mayor riqueza de especies fueron Carangidae (23), Serranidae (21), Exocoetidae (20), Muraenidae (19), Labridae (16), Charcharhinidae (14), Pomacentridae (14), Scombridae (14) y Myctophidae (13). Al igual que la composición taxonómica anterior, se muestran tanto especies arrecifales como de ambientes pelágicos, sin embargo, Fourrière et al. (2016) estiman que 235 especies (60%) son peces de arrecife, mientras que 154 especies (39,6%) corresponden a otros ambientes como pelágicos o aguas profundas.

Los listados taxonómicos se encuentran sujetos a controversias. Renaud (2008) documenta la distribución geográfica de la lamprea del Pacífico, *Entosphenus tridentatus*, para la costa de México. El autor menciona que el registro más sureño de esta especie ocurre frente a la costa mexicana, en la Isla Clarión, y su nombre está registrado como *E. tridentatus*, aceptado por Nelson (2006) quien se basó en el estudio filogenético de Gill et al. (2003). Sin embargo, la lista de nombres publicada por la American Fisheries Society (AFS) (Nelson et al., 2004) reconoce *Lampetra tridentata* como el nombre científico correcto. El Comité de Nombres de la AFS se encarga de evaluar y corregir estas inconsistencias.

Debido al aislamiento geográfico del complejo insular, se han identificado entre 13 y 26 especies endémicas (Fourrière et al., 2016; Del Moral-Flores et al., 2016). Un ejemplo de endemismo es la especie *Acanthemblemaria mangognatha*. Esta especie pertenece a un género de blénidos del Pacífico Oriental Tropical, los cuales habitan pedúnculos vacíos de percebes. *A. mangognatha* presenta una hilera central de espinas interorbitales agrandada y mandíbulas inferiores de color naranja y púrpura (Hastings y Robertson, 1998). Otro efecto del aislamiento puede ocasionar diferenciación morfoló-

gica entre especies, como lo discutido para la especie *Bathygobius ramosus*, proveniente del género de gobios circun-tropicales *Bathygobius*, ya que presenta diferencias morfométricas considerables entre las poblaciones registradas en Revillagigedo, y aquellas encontradas en la región continental de México a Panamá (Miller y Stefanni, 2001). Entre los estudios más recientes destacan, los que utilizan técnicas moleculares para demostrar diferenciaciones genética y filogenética entre poblaciones de *Gobiesox adustus* o chupapiedra panámica entre las poblaciones de las islas de Revillagigedo, Golfo de California, la provincia panámica y la Isla de Cocos, sugiriendo que las poblaciones de la especie se originaron en la costa del Pacífico mexicano y fueron expandiéndose hacia el sur, a lo largo de la costa de América Central (Torres-Hernández et al., 2022). Y la descripción de nuevas especies como el labrido *Halichoeres sanchezi n. sp*, perteneciente al complejo de especies de *Halichoeres melanotis*, con quienes comparte un 2,4% de su material genético (Victor et al., 2024). La importancia de los hallazgos de endemismos y diferenciación morfológica o genética recae en su utilidad para la gestión y conservación de la biodiversidad marina en la región, así comprender más sobre la historia evolutiva de las especies marinas del Pacífico Oriental Tropical (Torres-Hernández et al., 2022; Víctor et al., 2024).

Las islas de Revillagigedo se ven dominadas por especies de peces pertenecientes a niveles tróficos (TL) entre 3 y 4, con un valor medio de 3,5, lo que significa que un alto porcentaje de la comunidad de ictiofauna corresponde a especies carnívoras. Los carnívoros inferiores representan 59% del total de individuos, seguidos de los depredadores tope (carnívoros superiores o piscívoros) con 19%, herbívoros (12%) y omnívoros (9,5%). Específicamente, en la Isla Socorro (Figura 14), los carnívoros de nivel inferior fueron más abundantes en los TL 3,4 (morenas, peces halcón y lábridos) y TL 3,8 (lubinas, jureles y peces escorpión); los herbívoros representaron una porción considerable de la comunidad. En Isla San Benedicto, las mayores proporciones

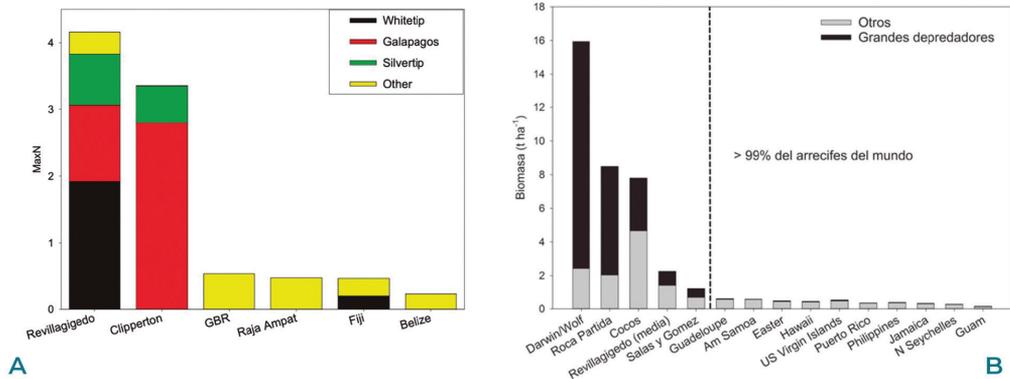


Figura 12: A) Abundancia de tiburones en las Islas Revillagigedo usando estaciones de vídeo remotas con carnada (BRUVS) en comparación con otras localidades a nivel global; MaxN = Número máximo de tiburones registrado en un fotograma individual; GBR = Gran Barrera de Coral Australiana. B) Biomasa de peces de arrecife en las Islas Revillagigedo en comparación con otros lugares a nivel mundial. Gráficas modificadas desde Aburto et al., 2017.

se encontraron en TL 2 (herbívoros) y TL 3,4-3,8 (carnívoros de nivel inferior), y TL 4, correspondiente a depredadores tope. En Roca Partida, el 70% de las abundancias estuvo representada por TL 3,8 y 4, es decir niveles tróficos superiores, mientras que los herbívoros representaron muy bajas abundancias (Fourrière et al., 2019). La dominancia de depredadores superiores en el área, coincide con la tendencia observada en otras áreas naturales protegidas de carácter oceánico como la Isla del Coco, Cabo de Palos e Islas Hormigas (Sánchez-Gómez, 2022).

Aunque la comunidad de peces se ve dominada por niveles tróficos superiores, el ensamble de especies es heterogéneo, lo que implica la existencia de una amplia variedad de especies con diferentes roles ecológicos que, a su vez, desarrollan diversas interacciones con el ecosistema (Velasco-Lozano et al., 2020). El mayor volumen funcional encontrado en los arrecifes rocosos del archipiélago puede ser atribuido a la alta presencia de elasmobranquios y especies transpacíficas, pues las características funcionales extremas en

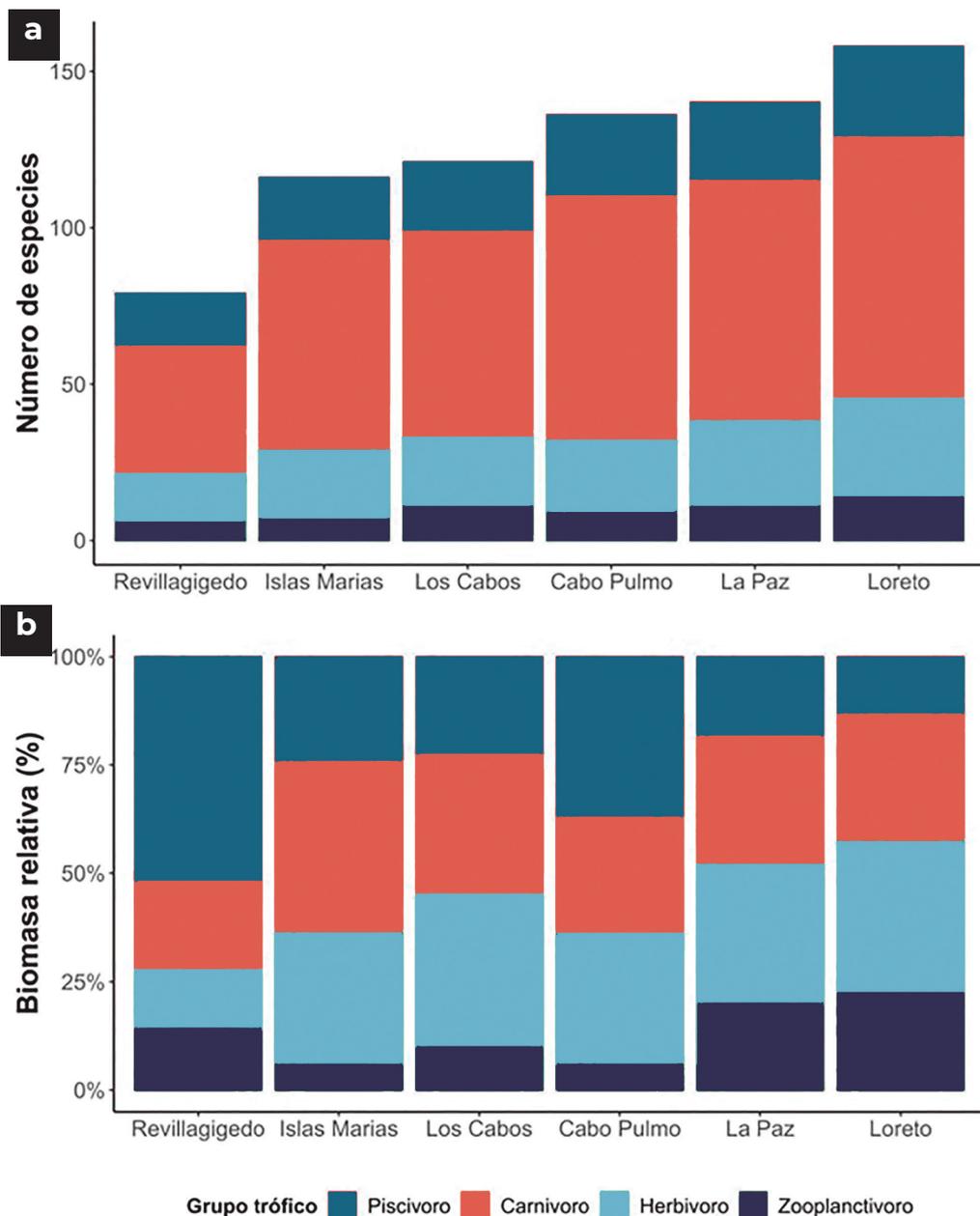


Figura 13: A) Riqueza de especies por grupo trófico comparado entre regiones. B) Biomasa relativa de peces por grupo trófico comparada entre regiones. Los datos utilizados en esta visualización provienen de registros históricos de monitoreo recopilados mediante la metodología ProMares en los Años 2006, 2016 y 2017.

los tiburones, en comparación con el resto de la ictiofauna, ocasiona una mayor heterogeneidad funcional en el ensamblaje (Velasco-Lozano et al., 2020). De manera general, los altos valores de diversidad funcional y dominancia de niveles tróficos superiores en Revillagigedo, sugieren un mejor estado de conservación respecto a otros arrecifes rocosos continentales (Fourrière et al., 2019; Velasco-Lozano et al., 2020).

Un ejemplo de estas interacciones funcionales son las estaciones de limpieza, desarrolladas entre especies limpiadoras (peces arrecifales) y especies clientes (peces pelágicos). La actividad consiste en que

el pez limpiador come los parásitos o heridas de los clientes, removiendo tejidos muertos, permitiendo facilitar la cicatrización de los tejidos. De acuerdo con Nicolás-Chávez (2022), un limpiador eficiente fue *Johnrandallia nigrirostris*, con un total de 16 especies de clientes, mientras que *Mobula birostris* y *Carcharhinus albimarginatus* fueron los clientes con más interacciones de limpieza (cuatro especies limpiadoras cada uno). Las interacciones entre limpiadores y clientes variaron en frecuencia y asociación según su ubicación. En las islas Socorro y San Benedicto, la relación más notable ocurre entre *Holacanthus clarionensis* y *M. birostris*. En Roca Partida, *J. nigrirostris* fue el limpiador con mayor número de clientes, donde destacan las interacciones que tuvo como limpiador de *Paranthias colonus* y *C. albimarginatus*. Además, se



Figura 14: Peces arrecifales en Isla Socorro.
Foto por: Erick Higuera.

Tabla III: Composición de riqueza de especies en el PNR (Del Moral-Flores et al., 2016).

Isla	Riqueza de Especies
Clarión	179
San Benedicto	128
Socorro	220
Roca Partida	62

observó una distribución diferencial de especies dominantes en el archipiélago, con mayor abundancia de especies pelágicas en Roca Partida y de especies arrecifales en Isla Socorro.

Una condición peculiar de las Islas Revillagigedo, es que de acuerdo al estudio de Aburto-Oropeza et al. (2017) donde se analizó la biomasa de peces, Roca Partida presentó una biomasa de 8,49 t/ha, convirtiéndola en una de las más altas en el mundo, equiparable con la Isla del Coco en Costa Rica, y superada solo por las islas Darwin y Wolf en la Reserva Marina de Galápagos. Las biomásas de Isla Socorro e Isla San Benedicto son 3,8 y 5,4 veces menores que la reportada para Roca Partida, respectivamente. El 30% de la biomasa total de peces costeros corresponde a depredadores tope, concordando con lo previamente mencionado, con un valor máximo en Roca Partida (75% de la biomasa). Los hallazgos publicados por el autor fueron comparados con los datos obtenidos por Hull et al. (2006), donde al cabo de una década no se encontraron diferencias significativas entre las tres islas respecto a sus valores de riqueza de especies, ni de abundancia media total, con la excepción de una reducción en la biomasa de peces en San Benedicto, probablemente ocasionada a una diferencia en el esfuerzo de muestreo.

Además de su importancia en biomasa de depredadores tope, Roca Partida es un sitio de refugio favorable para organismos juveniles, debido a su relieve submarino y escasa acumulación de materia orgánica, al menos en lo que respecta a la especie *Holacanthus clarionensis* (Ángel de Clarión) de acuerdo con el estudio de Barba-Jacinto (2018). Si bien Roca Partida, es zona de crianza importante, los individuos de mayor talla y peso promedio fueron observados en Isla Socorro, lo que sugiere que este es un sitio de alimenta-



Figura 15: Cochito cuadrulado (*Xanthichthys mento*). Foto por: Lissandra Sharleen.

ción para organismos adultos. De manera visual, San Benedicto fue categorizado como un sitio apropiado para la reproducción de la especie, pues cuenta con acantilados y grietas que aseguran el éxito reproductivo.

Los sitios de desove y de crianza juegan un papel fundamental en el incremento de la biomasa de peces. Aburto-Oropeza y Hull (2008) documentaron que, durante el mes de febrero de 2006, una gran agregación de desove de la especie *Dermatolepis dermatolepis* o mero de cuero se llevó a cabo en región del Boiler, un pequeño monte submarino del archipiélago. Previo a la agregación, la densidad promedio de *D. dermatolepis* reportada para el sitio fue de $0,40 \pm 0,23$ individuos por 100 m^2 , misma que aumentó durante el evento de desove a $3,60 \pm 1,45$ individuos por 100 m^2 . El mero de cuero es en realidad una especie rara, con comportamientos normalmente solitarios y en bajas densidades, de ahí que el evento de desove haya sido tan notable. Se han registrado agrupaciones de otras especies en El Boiler, como mantarrayas gigantes y tiburones, debido a la intensidad de las corrientes y olas.

El Archipiélago de Revillagigedo ha sido clasificado como un sitio potencial para la pesca de peces de ornato (Gijón-Díaz et al., 2017). Las especies de ornato son aquellas que por su atractivo o belleza, se capturan específicamente para mantenerse vivas dentro de acuarios. El ángel de Clarión, *Holocanthus clarionensis*, es la principal especie de ornato en la región, y se ha estimado que representa, por sí sola, hasta un 6% de las posibles ganancias de pesca de ornato en la región (Germain, 2014; Gijón-Díaz et al., 2017). Por tal motivo, en 2017 fue incluida en el listado de especies amenazadas de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES). Cabe mencionar que afuera del Golfo de California no se cuentan con pesquerías de ornato legales, de nuevo recalcando que los valores estimados son potenciales para Revillagigedo (Gijón-Díaz et al., 2017).

Por último, se menciona un descubrimiento notable ocurrido en marzo de 2016, en Isla Clarión. Durante una expedición científica, Valencia-Méndez et al. (2018) observaron un ejemplar de *Kyphosus sectatrix*, conocido también como chopo blanco, el cual presentaba una coloración inusual: un cuerpo completamente blanco. Esta condición se conoce bajo el término de albinismo parcial, ya que sus ojos aún presentaban pigmentación negra, en contraposición al *xantismo*, o patrón de coloración con manchas o amarillas, comúnmente observado en poblaciones de *K. sectatrix*. Este hallazgo es el primer registro de albinismo parcial de *K. sectatrix* para el Pacífico mexicano.

La comunidad de ictiofauna dentro del PNR ha recibido particular atención en cuanto a estudios de taxonomía y sistemática (Figura 1). Si bien dichos estudios llegan a coincidir en los niveles taxonómicos superiores (nivel familia), aún existen diferencias a nivel especie. Por lo que se requiere de revisiones a los estudios taxonómicos liderada por expertos. Otros ámbitos de estudio que pueden contribuir a mejorar el entendimiento de la dinámica de la ictiofauna, son las investigaciones enfocadas en cambio climático y aspectos ecológicos, como la funcionalidad de las especies, que evidencian la vulnerabilidad y riesgos dentro del PNR. Eliminar estos huecos de informa-

ción puede contribuir a orientar los planes de manejo y conservación. La mayoría de los estudios arrecifales en el Archipiélago de Revillagigedo se han enfocado en los arrecifes someros. En los últimos años han surgido investigaciones enfocadas en la exploración del océano a grandes profundidades. Desafortunadamente este tipo de exploraciones son limitadas, ya que por su naturaleza son complejas y costosas (Raineault et al., 2018, 2019; Levin, 2003) La mayoría de ellas han empleado metodologías que involucran el uso de vehículos operados de manera remota (ROV y DROPcams), para documentar y comparar la diversidad de especies y la composición de comunidades de peces e invertebrados entre las islas del archipiélago, y también con otras regiones del Océano Pacífico, como Clipperton, Galápagos o el Golfo de California (Giddens et al., 2019; Hollarsmith et al., 2020 Velasco-Lozano et al., 2020; Serratos-Barajas, 2022).

Mar profundo

Los ecosistemas de mar profundo se extienden por debajo de los 30 m de profundidad (Ramirez-Llodra y Billet, 2006). La zona mesofótica se extiende, aproximadamente, desde los 30 a los 150 m de profundidad, donde aún hay incidencia de luz solar, lo que permite el establecimiento de comunidades dominadas principalmente por corales, esponjas y algas (Figura 16, Figura 17; Pyle y Copus, 2019). En Revillagigedo, esta zona ha sido explorada hasta los 81 m de profundidad. Se registraron al menos ocho géneros de macroalgas e invertebrados, principalmente abanicos de coral y coral negro (Hollarsmith et al., 2020). Las comunidades de peces de la zona mesofótica, muestran un 80% de coincidencias con respecto a estudios de zonas someras (Chavéz-Comparán et al., 2010). Hasta el momento se han identificado 73 especies (8 de ellas solo a nivel de género): 65 peces óseos (25 familias y 47 géneros) y 8 cartilagosos (tres familias y cinco géneros) (Velasco-Lozano et al., 2020).

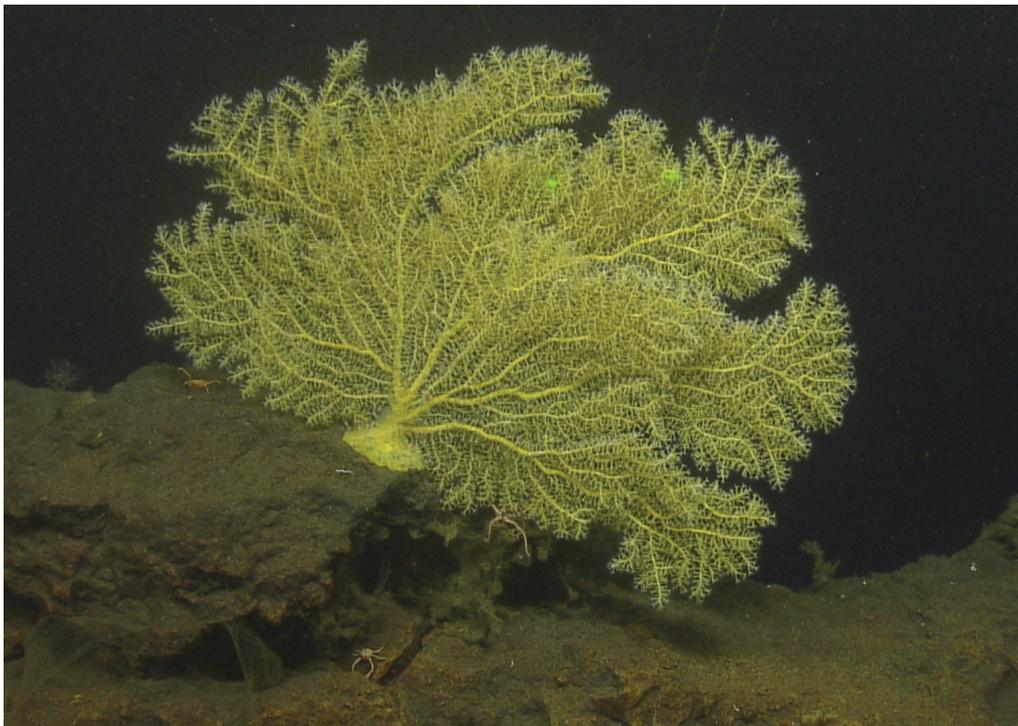


Figura 16: Octocoral (*Paramuricea sp*) sobre fondos de lava. Foto por: Ocean Exploration Trust.

La zona batial se extiende por debajo de los 200 m de profundidad, se trata de una región con poca o nula penetración de luz solar, donde la temperatura desciende respecto a la profundidad, y llega a disminuir a valores cercanos a los 2 °C (Ramirez-Llodra y Billet, 2006). Sin embargo, existen zonas de transición, entre los 200 y 1 000 m de profundidad, con suficiente incidencia de luz para permitir la visión (Priede, 2017). Este tipo de hábitats suelen ser receptores de nutrientes provenientes de aguas superficiales, lo que da lugar a ecosistemas ricos y productivos que albergan una diversidad única (Tsuchiya y Talley, 1998; Fiedler y Talley, 2006). Sin embargo, no todas las regiones se caracterizan por lo anterior. En su mayoría, la fauna de aguas profundas se enfrenta constantemente al desafío de obtener energía de fuentes indirectas, por lo que han desarrollado adaptaciones que les

permiten pasar una gran parte de su vida en aguas profundas. Por ejemplo, algunas especies de peces producen huevos con la capacidad de flotar para ascender hasta sitios con mayor disponibilidad de nutrientes. Así como existen especies afines a las profundidades, existen otras que pueden descender considerablemente, sin que esto las convierta en fauna local, por lo que definir los límites de distribución vertical de las especies puede resultar complicado (Priede, 2017).

Tras la aplicación de índices ecológicos tradicionales, las comunidades de peces mostraron un ensamblaje diferente entre las islas, donde Revillagigedo posee una menor cantidad de familias de peces, en comparación con otras islas oceánicas y regiones continentales como la Bahía de La Paz. Sin embargo, denota similitudes con la fauna de Clipperton (Giddens et al., 2019). Al considerar factores ambientales, los resultados muestran diferencias en los ensamblajes de comunidades de peces. Giddens et al. (2019), por

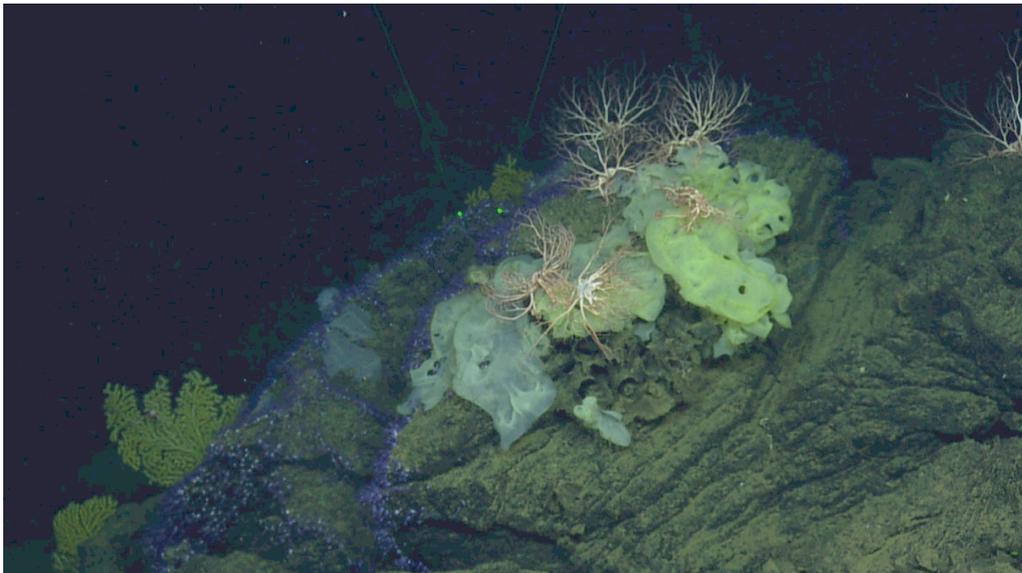


Figura 17: Comunidad bentónica de Isla Socorro conformada por esponjas, octocorales y ofiuroides canasta. Foto por: *Ocean Exploration Trust*.

ejemplo, no considera el tipo de fondo como un factor determinante en la diversidad de peces de la zona batial, debido a su amplio rango de movilidad (Ekman, 1953; Pineda, 1993; Stevens, 1996; Smith y Brown, 2002); mientras que, el modelo de Velasco-Lozano (2020) señala al tipo de fondo como un factor determinante para la diversidad, en la zona mesofótica.

Complementando lo anterior, la batimetría y la cantidad de oxígeno disuelto guardan una correlación positiva con la riqueza de especies. Por ejemplo, en áreas donde el fondo oceánico describe crestas y picos, se registró una mayor diversidad de peces (Leitner et al., 2017), mientras que, los valores medios anuales de oxígeno disuelto derivados de los intervalos de profundidad, indican que muchas de las comunidades biológicas muestreadas habrían estado en condiciones de hipoxia grave ($<0,2 \text{ ml}^{-1}$), esto dificulta su supervivencia y por lo tanto disminuye la diversidad, no obstante, los taxones grandes son más sensibles que los pequeños a la hipoxia (Levin, 2003). En el caso de los invertebrados, su capacidad de alimentación a través de endosimbiontes quimioautótrofos, que generan energía a partir de reacciones químicas, sintetizando compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas (Raineault et al., 2018; Vohsen et al., 2020), la zona de mínimo oxígeno, puede convertirse en un hábitat diverso bajo condiciones hipóxicas (Serratos-Barajas, 2022).

Por otra parte, los índices ecológicos indican que estas comunidades de invertebrados en Revillagigedo son significativamente menos diversas con respecto a otras islas oceánicas (Giddens et al., 2019). Algunos de los valores señalan que los arrecifes mesofóticos del conjunto oceánico se encuentran en mejor estado de conservación que los del conjunto continental (Velasco-Lozano, 2020). Además, el grupo ha demostrado mayor afinidad por hábitats de fondo duro, donde su diversidad es considerablemente mayor, con respecto a los fondos blandos (Giddens et al., 2019). Este hallazgo es consistente con la bien documentada asociación positiva entre la diversidad de



Figura 18: Hidromedusa (*Halitrephes maasi*) en Isla Socorro. Foto por: Ocean Exploration Trust.

fauna bentónica de baja movilidad y las medidas de heterogeneidad del hábitat (Etter y Grassle, 1992; Leduc et al., 2012).

En el estudio más reciente, que incluyó la exploración de estructuras volcánicas en dos de las cuatro islas (San Benedicto y Socorro) se documentó la diversidad de cnidarios tanto en la columna de agua como en hábitats bentónicos, y se describió hasta el nivel de morfotipos, debido a la dificultad de identificar caracteres morfológicos en los videos (Figura 18). La riqueza de especies en la columna de agua se limitó a tres ejemplares, pertenecientes a los órdenes Semaestomeae, Limnomedusae y Narcomedusae, registrados en un rango de profundidad entre 683 y 1 421 m. En contraste, dentro de los hábitats bentónicos se observaron 18 ejemplares: cuatro del orden Actinaria, seis del orden Alcyonacea, cinco del orden Scleractinia, dos del orden Antipatharia y uno del orden Pennatulacea. Los registros se efectuaron en el intervalo de profundidad de 339 a 1 383 m (Serratos-Barajas, 2022).

El incremento en los estudios de este tipo de hábitats es crucial para la conservación del ambiente. En primer lugar, porque se ha observado que la riqueza de especies de invertebrados sésiles incrementa conforme a la profundidad contribuyendo a la complejidad del sistema (Hull et al., 2006; Bedolla, 2007; Serratos-Barajas, 2022). También, se ha considerado a estos hábitats como refugios potenciales para especies de importancia comercial ante el creciente impacto de disturbios en arrecifes someros (Hollarsmith et al., 2020; Velasco-Lozano, 2020).

Referencias

- Aburto-Oropeza, O., y Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine ecology*, 22(4), 283-305.
- Aburto-Oropeza, O., y Hull, P. M. (2008). A probable spawning aggregation of the leather bass *Dermatolepis dermatolepis* (Boulenger) in the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 73(1), 288-295.
- Aburto-Oropeza, O., Ballesteros, E., Ezcurra, E., Friedlander, A., Henning, B., Hoyos, M., Johnson, A.F., Mascareñas-Osorio, I., Mayorga, J.S., Muñoz, A., Salinas L.P., Sánchez-Órtiz, C., Thompson, C. y Sala, E. (2017). Archipiélago de Revillagigedo: Biodiversidad, Amenazas y Necesidades de Conservación.
- Abbott, I.A. (1967). Studies in some foliose red algae of the Pacific coast. I. Cryptonemiaceae. *J. Phycol.* 3(3): 139-149.
- Abbott, I.A. y G.J. Hollenberg. (1976). *Marine algae of distributions of Pacific benthic algae from Alaska to California*. Stanford University Press, Stanford, California, 827 pp.
- Agnesi, S., Annunziatellis, A., Chaniotis, P., Mo, G., Korpinen, S., Snoj, L., y Reker, J. (2020). Spatial analysis of marine protected area networks in Europe's seas III. ETC/ICM Technical Report, 3(2020), 40.
- Allen, G. R. y Robertson, R. (1997). An annotated checklist of the fishes of Clipperton Atoll, tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 45(2), 813-843.
- Alva-Campbell, Y., Floeter, S. R., Robertson, D. R., Bellwood, D. R., y Bernardi, G. (2010). Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 56(1), 456-461.

- Anderson, C. A., Durham, J. W., Shepard, F. P., Natland, M. L., y Reville, R. (1950). 1940 EW Scripps cruise to the Gulf of California (Vol. 43). Geological Society of America.
- Aristeo-Hernández J. (2011). Contribución al estudio de la diversidad de moluscos (Gasterópodos) de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. [Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México].
- Aswani, S., Basurto, X., Ferse, S., Glaser, M., Campbell, L., Cinner, J. E., y Christie, P. (2018). Marine resource management and conservation in the Anthropocene. *Environmental Conservation*, 45(2), 192-202.
- Ayala-Bocos, A., Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, M. D., Walther-Mendoza, M., y de Lara, V. C. F. (2011). New records and range extensions of *Astrodictyum panamense* (Ophiuroidea: Gorgonocephalidae) in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 4, e46.
- Ayala-Bocos, A., Hoyos-Padilla, M., García-Benito, D., y Martínez-Castillo, V. (2015). New record of the frogfish *Fowlerichthys avalonis* (Actinopterygii, Antennariidae) at the oceanic Revillagigedo Archipelago, west Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 8, e57.
- Bautista-Romero, J., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, D., y Lluch-Cota, S. (1994). Aspectos generales de la fauna marina en Ortega Rubio A. y Castellanos-Vera (editores). *La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. Publ. Espec*, 8, 247-275.
- Barba-Jacinto, A. D. (2018). *Biología poblacional del Ángel Clarión (Holacanthus clarionensis Gilbert, 1890) en el Archipiélago de Revillagigedo. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.*
- Bedolla, Y. (2007). *Caracterización ecológica de la comunidad de macroinvertebrados marinos submareales rocosos del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS, México.*
- Bell, J. J. (2007). Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 73-81.
- Bell, J. J., y Smith, D. (2004). Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(3), 581-591.
- Bevilacqua, S., Airoidi, L., Ballesteros, E., Benedetti-Cecchi, L., Boero, F., Bulleri, F., y Terlizzi, A. (2021). Mediterranean rocky reefs in the Anthropocene: Present status and future concerns. *Advances in Marine Biology*, 89, 1-51.
- Bonilla Flores, Mauricio. (2014). "Aspectos zoogeográficos de los crustáceos (stomatopoda, decapoda) del Archipiélago de Revillagigedo". (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Bravo, G., Livore, J. P., y Bigatti, G. (2020). The importance of surface orientation in biodiversity monitoring protocols: The case of Patagonian rocky reefs. *Frontiers in Marine Science*, 7, 578595.
- Briones-Fourzán, P., y Hendrickx, M. E. (2022). Ecology and diversity of marine decapod crustaceans. *Diversity*, 14(8), 614.
- Brusca, R., Moore, W., y Shuster, S. (2016). *Invertebrates* (3rd ed., pp. 265-326). Sunderland, Massachusetts (USA): Sinauer Associates Inc.
- Carter, A. L., Wilson, A. M. W., Bello, M., Hoyos-Padilla, E. M., Inall, M. E., Ketchum, J. T., y Tudhope, A. W. (2020). Assessing opportunities to support coral reef climate change refugia in MPAs: A case study at the Revillagigedo Archipelago. *Marine Policy*, 112, 103769.
- Caso, M. E. (1962). Estudios sobre equinodermos de México: Contribución al conocimiento de los equinodermos de las Islas Revillagigedo. *Anales del Instituto de Biología*, XXXIII, 294-329.
- Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F., y Lozano-Vilano, M. L. (2002). The ichthyofauna of the Islas Revillagigedo and their zoogeographical relationships with comments about its origin and evolution. *Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas*. UANL, México, 153-170.
- Chan, G.L. (1974). Report on biological observations of the Revillagigedos expeditions. NAUI Bio-marine Exploration Seminar. College of Main. Kentfield, California, USA. 41.
- Chávez, M.L. (1980). Distribución del género *Padina* en las costas de México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. (Méx.)* 23: 45-51.
- Chávez-Comparán, J. C., Patiño Barragán, M., Calderón Riveroll, G., Lezama Cervantes, C., Lara Chávez, B., Ibarra Casillas, M., y Bautista Laureano, S. (2010). Lista de peces generada por censos visuales submarinos en la Isla Socorro Colima, México. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 1(27): 72-78.
- Chávez-Hernández, E., y Bretado-Aguirre, J. (1990). Contribución al conocimiento de los gasterópodos macroscópicos litorales de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Mem VIII Simp Int Biol Mar, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México*, 150-155.
- CITES. (2018). Checklist of CITES Species. Recuperado de <http://checklist.cites.org/#/en>
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2019). Programa de Manejo. *Parque Nacional Revillagigedo*. Comisión de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.

- Cruz-Barraza, J. A., Carballo, J. L., Bautista-Guerrero, E., y Nava, H. (2011). New species of excavating sponges (Porifera: Demospongiae) on coral reefs from the Mexican Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(5), 999-1013.
- Dawson, E. Y. (1944). The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pac. Exp.* 3 (10): 189-464.
- Dawson, E.Y. (1946). Lista de las algas marinas de la costa pacífica de México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 7: 167- 215.
- Dawson, E.Y. (1949). Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. *Allan Hancock Found. Publ. Occ. Pap.* 7: 1-105.
- Dawson, E.Y. (1953a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae subf. Corallinoideae. *Allan Hancock Pac. Exped.* 17(1): 1-239.
- Dawson, E.Y. (1953b). Resumen de las investigaciones recientes sobre algas marinas de la costa pacífica de México, con una sinopsis de la literatura, sinonimia y distribución de las especies descritas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 13: 97-197.
- Dawson, E.Y. (1954a). The marine flora of Isla San Benedicto following the volcanic eruption of 1952-1953. *Allan Hancock Occas. Pap.* 16: 1-25 pp.
- Dawson, E.Y. (1954b). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 2. Cryptonemiales (cont.). *Allan Hancock Pac. Exped.* 17(2): 241-397.
- Dawson, E.Y. (1954c). Notes on Pacific coast marine algae. VI. Wasmann. *J. Biol.* 11: 323-353.
- Dawson, E.Y. (1957). Notes on eastern Pacific insular marine algae. Galapagos Clipperton islands, San Benedicto Island, Alijos Rocks. *Los Angeles Cty. Mus. Contr. Sci.* 8: 1-8.
- Dawson, E.Y. (1959). Marine algae from the 1958 cruise of the *Stella Polaris* in the Gulf of California. *Los Angeles Cty. Mus. Contr. Sci.* 27: 1-39.
- Dawson, E.Y. (1960a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pac. Nat.* 2 (1): 1-125.
- Dawson, E.Y. (1960b). New records of marine algae from Pacific México and Central America. *Pac. Nat.* 1(19-20): 31-52.
- Dawson, E.Y. (1960c). New records of sublittoral marine plants from Baja California. *Pac, Nat.* 1: 3-29.
- Dawson, E.Y. (1961a). Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pac. Nat.* 2: 191-343.
- Dawson, E.Y. (1961b). A guide to the literature and distributions of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. *Pac. Sci.* 15: 370-461.

- Dawson, E.Y. (1962). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. Allan Hancock Pac. Exped. 26: 1-27.*
- Dawson, E.Y. (1963a). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 6. Rhodymeniales. Nova Hedwig. 5: 437-476.*
- Dawson, E.Y. (1963b). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae. Nova Hedwig. 6: 401-481.*
- Dayton, P.K. (1971). *Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr., 41: 351-389.*
- Deichmann, E. (1937). *The Templeton Crocker Expedition LX. Holothurians from the Gulf of California, the west coast of Lower California and Clarion Island. Zoologica 22: 161-176*
- Del Moral-Flores, L. F., Negrete, J. M. G., y Camacho, A. F. G. (2016). *Peces del archipiélago de las Islas Revillagigedo: una actualización sistemática y biogeográfica. Biocyt: Biología, Ciencia y Tecnología, 9(33), 596-619.*
- Denny, M. (1995). *Predicting physical disturbance: mechanistic approaches to the study of survivorship on wave-swept shores. Ecological Monographs, 65(4), 371-418.*
- Durham, J. W., Barnard, J. L. (1952). *Stony Corals of the Eastern Pacific, Collected by the Velero III and Velero IV (Vol. 16, No. 1). University of Southern California Press.*
- Ekman, S. (1953). *Zoogeography of the Sea, Vol. 9. London: Sidgwick and Jackson.*
- Emerson, W. K. (1978). *Mollusks with Indo-Pacific faunal affinities in the eastern Pacific Ocean. Nautilus, 92, 91-96*
- Emerson, W. K. (1995). *A zoogeographic summary of the marine mollusks of the Revillagigedo Islands (Tropical Eastern Pacific Ocean). Festivus, 27, 3-18.*
- Espinosa-Pérez, H. (2014). *Biodiversidad de peces en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento 85, S450-S459.*
- Etter, R. J., y Grassle, J. F. (1992). *Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. Nature 360:576.*
- Fernández-Rivera, M.F.J., Díaz-Mora, E., Précoma-de la Mora, M., Hernández-Velasco, A., y Aya-la-Bocos, A. (2021). *Northernmost occurrence and geographic distribution of Scyllarides astori Holthuis, 1960 (Scyllaridae) in the Eastern Tropical Pacific. Nauplius, 29, e2021045.*
- Ferreira, J.A. (1983). *The chiton fauna of the Revillagigedo Archipelago Mexico. The Veliger, 25, 307-322*
- Fiedler, P., y Talley, L. (2006). *Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. Progress In Oceanography, 69(2-4), 143-180. doi:10.1016/j.pocean.2006.03.008*

- Fourriere, M., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Ketchum, J. A., y Chávez-Comparan, J. C. (2016). Checklist and analysis of completeness of the reef fish fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Zootaxa*, 4150(4), 436-466.
- Fourrière, M., Reyes-Bonilla, H., Galván-Villa, C. M., Ayala Bocos, A., y Rodríguez-Zaragoza, F.A. (2019). Reef fish structure assemblages in oceanic islands of the eastern tropical Pacific: Revillagigedo Archipelago and Clipperton atoll. *Marine Ecology*, 40(3), e12539.
- Frontana-Uribe, S. C. (2002). Contribución al conocimiento de la composición faunística de los anélidos poliquetos y equinodermos asociados a sustratos duros de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México (Vol. 595, No. F7). (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Galván, D. E., Botto, F., Parma, A. M., Bandieri, L., Mohamed, N., y Iribarne, O. O. (2009). Food partitioning and spatial subsidy in shelter-limited fishes inhabiting patchy reefs of Patagonia. *Journal of Fish Biology*, 75(10), 2585-2605.
- Galván-Villa, C. M., Rubio-Barbosa, E., y Martínez-Melo, A. (2018). Riqueza y distribución de equinoideos irregulares (Echinoidea: Cassiduloida, Clypeasteroidea, Holasteroidea y Spatangoida) del Pacífico central mexicano. *Hidrobiológica*, 28(1), 83-91.
- Germain, N. (2014). Factibilidad de la pesquería de ornato y co-manejo sostenible en áreas costeras e insulares. (Tesis de Doctorado). Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Giddens, J., Goodell, W., Friedlander, A., Salinas-de-León, P., Shepard, C., Henning, B., y Turchik, A. (2019). Patterns in bathyal demersal biodiversity and community composition around archipelagos in the Tropical Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 6, 388.
- Gijón-Díaz, D., Reyes-Bonilla, H., Guerrero-Izquierdo, T. P., y Melo, F. J. F. R. (2017). Potencial económico de la captura de peces de ornato bajo protección federal en México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1), 195-210.
- Gill, H. S., C. B. Renaud, F. Chapleau, R. L. Mayden, y I. C. Potter. (2003). Phylogeny of living parasitic lampreys (Petromyzontiformes) based on morphological data. *Copeia* 2003(4): 687-703.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N., y Wellington, G. M. (1996). Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, 15, 71-99.
- Glynn, P. W., y Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, 19, 1-23.

- González-Nakawaga, O., y Sánchez-Nava, S. (1986). Nota de moluscos como fauna de acompañamiento de crustáceos de la Isla Clarión, México. *Investigaciones Oceanográficas Baja California*, 3(1), 153-182.
- Graham, L.E. y L.W. Wilcox. (2000). *Algae*. Prentice Hall, Nueva Jersey, 640 p.
- Graham, N. A. J., McClanahan, T. R., MacNeil, M. A., Wilson, S. K., Cinner, J. E., Huchery, C., y Holmes, T. H. (2017). Human Disruption of Coral Reef Trophic Structure. *Current Biology*, 27(2), 231-236.
- Granja-Fernández, R., Maya-Alvarado, B., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A., Solís-Marín, F. A., y Sotelo-Casas, R. C. (2021). Echinoderms (Echinodermata) from the Central Mexican Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 69, 219-253.
- Gunderson, L. H., C.S. Holling; L. Pritchard y G.D. Peterson. (1997). Resilience in ecosystems, institutions, and societies *Beijer Discussion Paper Series, Number 95. Beijer International Institute of Ecological Economics, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, Sweden.*
- Guzmán Méndez, I. A. (2009). Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Hastings, P. A., y Robertson, D. R. (1998). *Acanthemblemaria atrata* and *Acanthemblemaria mangognatha*, new species of eastern Pacific barnacle blennies (Chaenopsidae) from Isla del Coco, Costa Rica, and Islas Revillagigedo, Mexico, and their relationships with other barnacle blennies. *Revue française d'aquariologie (Nancy)*, 25(3-4), 107-118.
- Hermosillo, A., y Gosliner, T. M. (2008). The opisthobranch fauna of Archipelago de Revillagigedo, Mexican Pacific. *Festivus*, 40, 25-34.
- Hernández-Aguilera, J. L. (1998). On a collection of thalassinids (Crustacea: Decapoda) from the Pacific coast of Mexico, with description of a new species of the genus *Biffarius*. *Ciencias Marinas*, 24(3), 303-312.
- Hernández Aguilera, J. L. (2004). Crustáceos de aguas someras del archipiélago de Revillagigedo y su relación con islas y zonas adyacentes del Pacífico tropical mexicano: Stomatopoda y Decapoda: Thalassinidea, Palinura, Anomura y Brachyura. (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Herrero-Pérezrul, M. D., Ramírez-Ortíz, G., Rosales-Estrada, M., y Reyes-Bonilla, H. (2015). Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63, 221-232.

- Hillis, L.W. (1958). A revision of the genus *Halimeda* (Order Siphonales). *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 6: 321-403.
- Hoffman-Ramirez, Z. S. (2017). *Esponjas marinas verongidas (Porifera: Verongiida) del Norte del Pacífico Mexicano y Golfo de California. Tesis de maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur.*
- Holguín-Quiñones, O. E. (1994). *Comunidades marinas bentónicas. A. Ortega R. y A. Castellanos v.(eds.). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera, Archipiélago de Revillagigedo, México. Publ, (8), 225-245.*
- Holguín-Quiñones O. y González A. (1989). *Moluscos de la franja costera del estado de Oaxaca, México. Sec. De Educ. Públ., IPN. Cent. Interdisc. Cienc. Mars. Atlas CICIMAR No. 7, 221 pp.*
- Holguín-Quiñones O. y González A. (1994). *Moluscos de la franja costera de Michoacán, Colima y Jalisco, México, IPN, 155 pp.*
- Holguín-Quiñones, E., y Michel-Morfín, J. E. (2002). *Distribution, density and length-weight relationship of Chiton articulatus Sowerby, 1832 (Mollusca-Polyplacophora) on Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Journal of Shellfish Research, 21(1), 239-241.*
- Holguín-Quiñones, O. E., y Michel-Morfín, J. E. (2006). *Population structure and accompanying biota of the snail Turbo (Callopona) funiculosus (Gastropoda: Turbinidae), on Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. Revista de biología tropical, 54(4), 1079-1084.*
- Holguín-Quiñones, O. E., Mille-Pagaza, S., y Pérez-Chi, A. (1992). *Resultado de las campañas de muestreo de 1991 para el estudio del bentos marino de Isla Socorro, Revillagigedo, Colima. México. Zool. Informa, 24, 120.*
- Hollarsmith, J. A., Ramírez-Ortiz, G., Winquist, T., Velasco-Lozano, M., DuBois, K., Reyes-Bonilla, H., y Grosholz, E. D. (2020). *Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. Journal of Biogeography.*
- Hollenberg, G.J. (1942). *An account of the species of Polysiphonia on the Pacific coast of North America. I. Oligosiphonia. Amer. J. Bot. 29(9): 772-785.*
- Hollenberg, G.J. (1948). *Notes on Pacific coast marine algae. Madroño 9(5): 155-162*
- Hollenberg, G.J. y Dawson E.Y. (1961). *Marine red algae of Pacific Mexico. Part 5. The genus Polysiphonia. Pac. Nat. 2: 345-375.*
- Hollenberg, G.J. y J. Norris. (1977). *The red algae Polysiphonia (Rhodomelaceae) in the northern Gulf of California. Smithson. Contr. Mar. Sci. 1: 1-21.*

- Honey-Escandón, M., Solís-Marín, F. A., y Laguarda-Figueras, A. (2008). Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 57-73.
- Huerta-Múzquiz, L. y A. M. Garza-Barrientos. (1975). Contribución al conocimiento de la flora marina de las islas Socorro y San Benedicto del archipiélago Revillagigedo, Colima, México. *Bol. Inf. Inst. Bot., Universidad de Guadalajara*, 2(4): 4-16.
- Huerta, M.L. (1978). Vegetación marina litoral. In Rzedowski, J. (edit.). *Vegetación de México*. pp 328-340. Editorial Limusa, México, D.F.
- Hull, P., Aburto, O., Bedolla, Y., Nash, F., Cramer, K., y Murray, S. (2006). *An Ecological And Economic Baseline For The Revillagigedo Archipelago Biosphere Reserve, Mexico*. 45. Scripps Institution of Oceanography.
- Jordan, D. S., y McGregor, R. C. (1899). List of fishes collected at the Revillagigedo Archipelago and neighboring islands. *Report of commissioner of fish and fisheries*. 24: 271-284.
- Keen, A. M. (1971). *Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru*. 2d ed. Stanford University Press.
- Ketchum, J.T. y H. Reyes Bonilla. (1997). Biogeography of hermatypic corals of the Archipiélago Revillagigedo, México. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., Panamá 1*: 471-476.
- Ketchum, J.T. (1998). *Comunidades coralinas del Archipiélago de Revillagigedo, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México. 167 p.
- Ketchum, J. T. y Reyes-Bonilla, H. (2001). Taxonomy and distribution of the hermatypic corals (Scleractinia) of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 49(3-4), 803-848.
- Landa-Jaime, V., Michel-Morfin, E., Arciniega-Flores, J., Castillo-Vasgasmachuca, S. y Saucedo-Lozano, M. (2013). Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84 (4): 1121-1136.
- Leduc, D., Rowden, A. A., Probert, P. K., Pilditch, C. A., Nodder, S. D., Vanreusel, A., et al. (2012). Further evidence for the effect of particle-size diversity on deep-sea benthic biodiversity. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 63, 164-169.
- Leitner, A. B., Neuheimer, A. B., Donlon, E., Smith, C. R., y Drazen, J. C. (2017). Environmental and bathymetric influences on abyssal bait-attending communities of the Clarion Clipperton Zone. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 125, 65-80.
- León-Tejera, H., Serviere-Zaragoza, E., y Gonzalez-Gonzalez, J. (1996). Affinities of the marine flora of the Revillagigedo islands, México. *Hydrobiologia*, 326, 159-168.

- Lévi, C., P. Laboute, G. Bargibant y J.L. Menou. (1998). *Sponges of the New Caledonian Lagoon*. Orstom Éditions. Paris, (33):1-214.
- Levin, L. A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41, 1-45.
- Lluch-Cota, S.E., Lluch-Cota, D.B., Lluch-Belda D. y Bautista Romero J. (1994). *Oceanografía en Ortega Rubio A. y Castellanos- Vera A. (editores). La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo. Publ. Espec, 8, 247-275.*
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G. A., y Stenseth, N. C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(8), 1952-1957.
- Luna Salguero, B. M. (2010) *Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (echinodermata: asteroidea) en arrecifes coralinos y rocosos del Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.*
- Maya Alvarado, B. (2022). *Variación espacial de los equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) someros del Pacífico mexicano: Análisis multiescala de la diversidad y rareza de especies [Tesis de maestría, Universidad de Guadalajara]. Repositorio Institucional de la Universidad de Guadalajara.*
- McCauley, D. J., Gellner, G., Martinez, N. D., Williams, R. J., Sandin, S. A., Micheli, F., Mumbi, P. J. y McCann, K. S. (2018). On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities. *Ecology Letters*, 21(3), 439-454.
- Mille-Pagaza, S., Pérez-Chi, A. y Holguin-Quiñones, O. E. (1994). Fauna malacológica bentónica del litoral de Isla Socorro, Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas*, 20(4), 467-486.
- Mille-Pagaza, S., Carrillo-Laguna, J., Pérez-Chi, A., y Sánchez-Salazar, M. E. (2002). Abundancia y diversidad de los invertebrados litorales de Isla Socorro, Archipiélago Revillagigedo, México. *Revista de biología tropical*, 50(1), 97-105.
- Mille-Pagaza, S., Pérez-Chi, A., y Sánchez-Salazar, M. E. (2003). Littoral decapods of Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Revista de biología tropical*, 51(1), 175-182.
- Miller PJ, y Stefanni S. (2001). The eastern Pacific species of *Bathygobius* (Perciformes: Gobiidae). *Rev Biol Trop.* 2001 Jul;49 Suppl 1:141-56.
- Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Ayala Bocos, A., Ayotte, P. M., Banks, S., Bauman, A. G., y Zapata, F. A. (2011). Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS biology*, 9(4), e1000606.

- Nelson, J. S., E. J. Crossman, H. Espinosa-Pérez, L. T. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea, y J. D. Williams. (2004). *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico*, 6th edition. Bethesda, American Fisheries Society Special Publication 29, ix + 386 p.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world*, 4th edition. Hoboken, John Wiley and Sons, xix + 624 p.
- Nicolás-Chávez, A. (2022). *Interacciones de limpieza y estructura de la comunidad de peces en arrecifes rocosos del archipiélago de Revillagigedo*. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 79 pp.
- Norris, J.N. (1985). *Studies on Gracilaria Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico*. Pp: 123-135, En Abbott, I.A. y J.N Norris (eds.), *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species*, California Sea Grant College Program.
- Norris, J.N. y H.W. Johansen. (1981). *Articulated coralline algae of the Gulf of California, Mexico*. I. *Amphiroa Lamouroux*. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.* 9: 1-29.
- Ochoa-López, E., Reyes-Bonilla, H., y Ketchum, J. M. (1998). *Daños por sedimentación a las comunidades coralinas del sur de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México*. *Ciencias Marinas*, 24(2), 233-240.
- Olvera-Moreno, U.A. (2015). *Descripción de una nueva especie de abanico de mar del género Eugorgia (Cnidaria: Octocorallia: Gorgoniidae) del Archipiélago Revillagigedo, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Olvera, U., Hernández, O., Sánchez, C., y Gómez-Gutiérrez, J. (2018). *Two new endemic species of Gorgoniidae (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) from Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Zootaxa*, 4442(4), 523-538.
- Ortega, M.M., J. Ruiz-Cárdenas y M.G. Oliva-Martínez. (1986). *La vegetación sumergida de la laguna de Agiabampo, Sonora-Sinaloa*. *An. Inst. Biol., UNAM, ser. Bot.* 57: 59-108.
- Ortega-Rubio A. y Castellanos-Vera A. (1994). *La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C.
- Palmerín-Serrano, P. N., Tavera, J., Espinoza, E., Angulo, A., Martínez-Gómez, J. E., González-Acosta, A. F., y Domínguez-Domínguez, O. (2021). *Evolutionary history of the reef fish Anisotremus interruptus (Perciformes: Haemulidae) throughout the Tropical Eastern Pacific*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(1), 148-162.
- Pang, R. K. (1973). *Coral Reef Project—Papers in Memory of Dr. Thomas F. Goreau*. 9. *The Ecology of Some Jamaican Excavating Sponges*. *Bulletin of Marine Science*, 23(2), 227-243.

- Paz García, D. A. (2015). *Variación genética y morfológica de los corales Pocillopora (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico Oriental.*
- Pedroche, F.F., P.C. Silva, L.E. Aguilar-Rosas, K.M. Dreckmann y R. Aguilar-Rosas. (2005). *Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota.* Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, University of California, Universidad Autónoma de Baja California. Mexicali, Baja California, México.
- Pedroche, P. F., P.C. Silva, L.E. Aguilar Rosas, K.M. Dreckmann y R. Aguilar Rosas. (2008). *Catálogo de las algas bentónicas del Pacífico de México II. Phaeophycota.*
- Perdomo-Cruz, M. (2023). *Relación de longitud-peso de peces del intermareal rocoso de Isla Socorro, Parque Nacional Revillagigedo. Tesis doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana..*
- Pyle, R. L., y Copus, J. M. (2019). *Mesophotic coral ecosystems: introduction and overview. Mesophotic coral ecosystems, 3-27.*
- Pineda, J. (1993). *Boundary effects on the vertical ranges of deep-sea benthic species. Deep Sea Res. 40, 2179–2192.*
- Pinzon J.H. (2017). *Insights from the Application of Genetics on Pocillopora-Symbiodinium Associations in the Eastern Tropical Pacific, pp. 421–433.*
- Priede, I. G. (2017). *Deep-Sea Fishes: Biology, Diversity, Ecology and Fisheries.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Quimbayo, J. P., Dias, M. S., Kulbicki, M., Mendes, T. C., Lamb, R. W., Johnson, A. F., Floeter, S. R. (2019). *Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. Ecography, 42(1), 77-87.*
- Raineault, N.A, Flanders, J. y Bowman, A. (2018). *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2017 field season. Oceanography 31(1).*
- Raineault, N. (2019). *New frontiers in ocean exploration: The E/V Nautilus, NOAA Ship Okeanos Explorer, and R/V Falkor 2018 field season.*
- Rafter, P. A., Sanchez, S. C., Ferguson, J., Carriquiry, J. D., Druffel, E. R., Villaescusa, J. A., y Southon, J. R. (2017). *Eastern tropical North Pacific coral radiocarbon reveals North Pacific Gyre Oscillation (NPGO) variability. Quaternary Science Reviews, 160, 108-115.*
- Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F. y Dominici-Arosamena, A. (2017). *Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. Marine Ecology, 38(4), e12447.*

- Ramirez-Llodra, E., y Billet, S., (2006). Ecosistemas de las profundidades marinas: Reservorio privilegiado de la biodiversidad y desafíos tecnológicos, en: Duarte, C. (Ed.), *Exploración de la biodiversidad marina, desafíos tecnológicos y científicos*. Fundación BBVA, p. 73.
- Rathbun, M. J. (1918). *The grapsoid crabs of America*. *Bulletin of Smithsonian Institution United States National Museum*, 97: 1-447.
- Rathbun, M. J. (1930). *The cancrivora crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae*. *Bulletin of Smithsonian Institution United States National Museum*, 152: 1-864.
- Rathbun, M. J. (1935). *Preliminary descriptions of seven new species of Oxistomatous and Allied crabs*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 48: 1-4
- Rathbun, M. J. (1937). *The Oxistomatous and Allied crabs of America*. *Bulletin of the United States National Museum*, 166: 1-272.
- Renaud, C. (2008). *Petromyzontidae, Entosphenus tridentatus: southern distribution record, Isla Clarión, Revillagigedo Archipelago, Mexico*. *Check List*, 4(1), 82-85.
- Reyes-Bonilla, H., y Carriquiry, J. D. (1994). *Range extension of Psammocora superficialis (Scleractinia: Thamnasteriidae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Colima, México*. *Revista de biología tropical*, 42(1-2), 383-384.
- Reyes-Bonilla, H. (1995). *Asteroidea and Echinoidea (Echinodermata) from Isla San Benito, Revillagigedo Archipelago, México*. *Revista de Investigación Científica UABCS* 6 (1), 29-38.
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, A. (1998). *Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México*. *Ciencias Marinas*, 24(2), 211-224.
- Reyes-Bonilla, H. (1999). *Additions to the summary of marine mollusks of the Islas Revillagigedo (Tropical Eastern Pacific Ocean, Mexico)*. *Festivus*, 31, 31-40.
- Reyes Bonilla, H., Pérez Vívar, T. L., y Ketchum Mejía, J. T. (1999). *Distribución geográfica y depredación de Porites lobata (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México*. *Revista de biología tropical*, 47(1-2), 273-279.
- Ricker, K. E. (1959). *Fishes collected from the Revillagigedo Islands during the 1954-1958 cruises of the 'Marjjean'*. *Mus. Contr. Inst. Fish. Univ. Br. Columb. No. 4: 1-10*.
- Robertson, D. R., y Allen, G. R. (1996). *Zoogeography of the shorefish fauna of Clipperton Atoll*. *Coral Reefs*, 15, 121-131.
- Rojas-Montiel, B., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Ramírez-Ortiz, G., López-Pérez, A., Hernández, L., y Rivera-Melo, F. J. (2020). *Echinoderm functional diversity does not correlate with the protection level of marine protected areas in the Mexican Pacific*. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1871-1896.

- Ruíz Robinson, N. M. (2018). *Sistemática de las especies de algas coralinas (corallinophycidae, rhodophyta) formadoras de mantos de rodolitos en el Pacífico Tropical oriental.*
- Rützler, K. (1975). *The role of burrowing sponges in bioerosion. Oecologia, 19(3), 203-216.*
- Sánchez-Gómez, H. (2022). *Uso de cámaras remotas para el estudio de comunidades de peces pelágicos en el Suroeste del Golfo de California y el Archipiélago de Revillagigedo. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, México.*
- Sánchez-Rodríguez, A., Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Jiménez-Esquivel, V. M., and Hinojosa-Arango, G. (2015). *Rocky Reefs: Preserving Biodiversity for the Benefit of the Communities in the Aquarium of the World. Ethnobiology of corals and coral reefs, 177-208.*
- Sanvicente-Añorve, L., Salgado-Ugarte, I., Hermoso-Salazar, M., y Solís-Weiss, V. (2010). *Carapace relative growth of Trapezia Latreille, 1828 (Decapoda, Brachyura), crabs that are symbionts of hard corals, from Clipperton atoll and the Revillagigedo islands: ecological and zoogeographical implications. Crustaceana, 83(11), 1371-1383.*
- Serratos Barajas, A. (2022). *Cnidarios en el Pacífico Oriental Tropical: Archipiélago de Revillagigedo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.*
- Serviere-Zaragoza, E., Riosmena-Rodríguez, R., León-Tejera, H. y González-González, J. (2007). *Distribución espacial de macroalgas marinas en las Islas Revillagigedo, México. Ciencia y Mar 11 (31):3-13.*
- Setchell, W.A. (1937). *The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Sciences, 1932. No. 34. Report on the Sargassums. Proc. Calif. Acad. Sci. (ser. IV) 22(5): 127-158.*
- Setchell W.A. y N.L. Gardner. (1930). *Marine algae of the Revillagigedo Islands Expedition in 1925. Proc. Calif. Acad. Sci. 19(11): 19-215.*
- Setchell, W.A. y N.L. Gardner. (1937). *The Templeton Crocker Expedition of California Academy of Sciences, 1932. No. 31. A preliminary report on the algae. Proc. Calif. Acad. Sci. 22(2): 65-98.*
- Smith, K. F., y Brown, J. H. (2002). *Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. Glob. Ecol. Biogeogr. 11, 313-322.*
- Snodgrass, R.E. y E. Heller. (1905). *Papers from the Hopkins-Stanford Galapagos Expedition, 1898-1899. XVII. Shore fishes of the Revillagigedo, Clipperton, Cocos and Galapagos Island. Proc. Wash. Acad. Sci. 6: 333-427.*
- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., y Honey-Escandón, M. (2014). *Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México. Revista mexicana de biodiversidad, 85, 441-449.*

- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., Honey-Escandón, M. B., Luján, L. L., Zúñiga-Arellano, B., Ochoa, A. A. C., y Chong, M. E. D. (2018). Equinodermos (Echinodermata) de México:: Estado actual del conocimiento de su biodiversidad, biogeografía, estudios bioquímicos y nuevos descubrimientos arqueozoológicos. *Biología y Sociedad*, 1(2), 6-21.
- Spalding, M. D., y Grenfell, A. M. (1997). New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral reefs*, 16, 225-230.
- Squires, D. F. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. *American Museum of Natural History*.
- Steneck, R. S., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., et al. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ. Conserv.* 29, 436-459.
- Stephens Jr, J. S., Larson, R. J., y Pondella II, D. J. (2006). Rocky reefs and kelp beds. The ecology of marine fishes: California and adjacent waters. *University of California Press, Berkeley*, 227-252.
- Stevens, G. C. (1996). Extending rapoport's rule to Pacific marine fishes. *J. Biogeogr.* 23, 149-154.
- Strong, A. M., y Hanna, G. D. (1930). Marine mollusca of the Revillagigedo Island, Mexico (Vol. 19). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 4, 7-12.
- Taylor, W.R. (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pac. Exped.* 12: 1-528.
- Torres-Hernández, E., Betancourt-Resendes, I., Solís-Guzmán, M. G., Robertson, D. R., Angulo, A., Martínez-Gómez, J. E., Espinoza, E., y Domínguez-Domínguez, O. (2022). Phylogeography and evolutionary history of the Panamic Clingfish *Gobiesox adustus* in the Tropical Eastern Pacific. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 173, 107496.
- Tsuchiya, M., y Talley, L. D. (1998). A Pacific hydrographic section at 88° W: Water-property distribution. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C6), 12899-12918.
- Underwood, A. J., y Chapman, M. G. (1998). Variation in algal assemblages on wave-exposed rocky shores in New South Wales. *Marine and Freshwater Research*, 49(3), 241-254.
- Valencia-Méndez, O., Domínguez-Domínguez, O., López-Pérez, A., Martínez-Gómez, J. E., y Ayala-Bocos, A. (2018). Partial albinism in the Revillagigedo sea chub *Kyphosus sectatrix* (Perciformes: Kyphosidae) from Clarion Island, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 572-576.
- Valdez-Cibrián, A., Díaz-Santana-Iturrios, M., Landa-Jaime, V., y Michel-Morfín, J. E. (2020). First detection of an ocellate octopus in the Revillagigedos ecoregion, a biodiversity hotspot located in the Tropical East Pacific Province. *ZooKeys*, 986, 81.

- Velasco-Lozano, M. F., Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., y Hollarsmith, J. A. (2020). Fish assemblages at mesophotic depths in the Pacific: a comparison between continental and oceanic islands of Mexico. *Ciencias Marinas*, 46(4), 321–342.
- Vega Juárez, C. (2012). *Composición y afinidades biogeográficas de esponjas (Demospongiae) asociadas a comunidades coralinas del Pacífico mexicano (Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional.*
- Víctor B.C., Frable B.W. y Ludt W.B. (2024). *Halichoeres sanchezi n. sp., a new wrasse from the Revillagigedo Archipelago of Mexico, tropical eastern Pacific Ocean (Teleostei: Labridae).* PeerJ 12:e16828
- Villaescusa, J. A., y Carriquiry, J. D. (2004). Calibration of Sr/Ca and Mg/Ca paleothermometers in coral *Porites* sp. from San Benedicto Island, Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Ciencias marinas*, 30(4), 603-618.
- Vohsen, S. A., Gruber-Vodicka, H. R., Osman, E. O., Saxton, M. A., Joye, S. B., Dubilier, N., y Baums, I. B. (2020). Deep-sea corals near cold seeps associate with chemoautotrophic bacteria that are related to the symbionts of cold seep and hydrothermal vent mussels. *BioRxiv*, 2020-02.
- Wilkinson, C.R. y P. Fay. (1979). Nitrogen fixation in coral reef sponges with symbiotic cyanobacteria. *Nature (London)*, 179:527-529.
- Witman JD, Dayton PK (2001). Rocky subtidal communities. In: Bertness MD, Gaines SD, Hay M (eds) *Marine community ecology*. Sinauer Press, Sunderland, MA, pp 339–366
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., et al. (2006). Impacts of biodiversity Loss on Ocean ecosystem services. *Science* 314, 787–790.
- Yáñez-Villanueva, B. A., Durán González, A., Conejeros, C., Diupotex, M. E., Novoa, Y. Y. I., Estrada Galicia, D. E., y de Moura, R. B. (2022). *Holothuria (Lessonothuria) coronata sp. nov. (Echinodermata, Holothuroidea)*, a new species of sea cucumber from Socorro Island, México. *ZooKeys*, 1095, 1-12.
- Zarzychny, K. M., Rius, M., Williams, S. T., y Fenberg, P. B. (2023). The ecological and evolutionary consequences of tropicalisation. *Trends in Ecology and Evolution*.
- Ziesenhenné, F. C. (1937). *Echinoderms from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island*. New York Zoological Society.

