



# El Colegio de la Frontera Sur

## Variación espacio-temporal de los peces arrecifales de la costa sur de Quintana Roo

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Biól. Aura Aletse Morales Aranda

2011

## Resumen

Este estudio describe la variación espacio-temporal de algunos atributos de especies, gremios y comunidades de peces en tres arrecifes de la costa sur de Quintana Roo: Para caracterizar la estructura íctica, se llevaron a cabo 451 censos visuales. Entre el estudio actual y el efectuado una década atrás, la composición de especies mostró diferencias en el hábitat de frente arrecifal. Los valores más altos de riqueza se dieron en la laguna arrecifal de Chahuaychol y el frente arrecifal de Mahahual en 2010, mientras que el frente arrecifal de Chahuaychol y la laguna arrecifal de Mahahual no presentaron diferencia entre años. La riqueza varió significativamente entre hábitats en 1997-1998; pero, en la década actual sólo la laguna arrecifal de Mahahual difirió de todos los demás. La diversidad también mostró diferencias entre los períodos de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol y el frente arrecifal de Mahahual: sin embargo, no presentó diferencias entre décadas en el frente arrecifal de Chahuaychol y la laguna arrecifal de Mahahual. En general, se pudo apreciar un aumento en la abundancia de peces herbívoros, como *A. bahianus* y *A. chirurgus* en Mahahual y *A. coeruleus*, *Sparisoma aurofrenatum* y *S. rubripinne* en las zonas protegidas. Esto puede indicar mayor disponibilidad de recursos (macroalgas) para estas especies, resultado del cambio de fase en los arrecifes del sur del Caribe mexicano. Un caso también interesante en el arrecife de Mahahual es la alta abundancia de *Cephalopholis cruentata*. Una situación alarmante es que en Mahahual se encontraron numerosos peces león, sobre todo en la laguna arrecifal, cuestión que podría complicar aún más el estado crítico de este hábitat. Además del aumento de escáridos en las AMP's también fueron abundantes otros indicadores, como *Melichthys niger*, *Haemulon flavolineatum*, *H. carbonarium*, *Pomacanthus arcuatus*, *C. fulva* y *Lutjanus mahogoni*.

## **Agradecimientos**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el apoyo financiero para realizar la maestría. Al Colegio de la Frontera a Sur, Unidad Chetumal (ECOSUR) por el apoyo logístico para llevar a cabo mi programa de posgrado.

Un agradecimiento especial al Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto, director de esta tesis, por aceptarme como su estudiante, por darme la oportunidad de desarrollar esta investigación, por su apoyo en campo y por las enseñanzas que me brindó.

Al jurado evaluador de esta tesis, los doctores Felipe Eloy Sosa Cordero y Juan Pablo Carricart Ganivet por todas sus sugerencias, comentarios y aportaciones a este trabajo.

Al Biól. Roberto Herrera Pavón, por su apoyo y sobre todo por aportar su gran sabiduría de campo a esta investigación.

A la MTI Janneth A. Padilla Saldívar, por su apoyo en la ubicación geográfica de los sitios de muestreo y diseño del mapa del área de estudio.

A mis compañeros del Laboratorio de sistemática, ecología, parasitología y conservación del nécton y a otros amigos de ECOSUR: Lissie Ruíz, Rodrigo Pacheco, Saúl Amador, Laura Cavanzón, Israel Victoria, Sofia Mardero, Victor González, Karla Infante y Vianney Verud.

Al personal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (CONANP) por darnos hospedaje y facilidad de trabajar dentro del área protegida, además de otorgarnos información valiosa acerca del pez león.

A todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron en el desarrollo de esta tesis.

## **Dedicatoria**

*Este trabajo esta dedicado a las personas más importantes de mi vida:*

*A ti Nelson Eder, por tu comprensión, apoyo, amistad y sobre todo por tu amor.*

*A mi hermano Antonio Evaristo, por estar siempre a mi lado.*

*A mi mamá Blanca Estela, por ser mi mejor ejemplo a seguir, además de ser mi mejor compañera, confidente y amiga.*

*A mi papá Evaristo, porque me demuestras tu amor sobre todas las cosas y esto me impulsa a ser mejor persona cada día.*

## Indice

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Objetivos de estudio</b>	<b>9</b>
1.1.1 Objetivo general	9
1.1.2 Objetivos específicos	9
<b>1.2 Hipótesis</b>	<b>10</b>
<b>2. ESTRATEGIA METODOLÓGICA</b>	<b>11</b>
<b>2.1 Área de estudio</b>	<b>11</b>
<b>2.2 Muestreo</b>	<b>14</b>
<b>2.3 Descriptores de la comunidad de peces arrecifales</b>	<b>16</b>
2.3.1 Composición y riqueza específica	17
2.3.2 Abundancia	17
2.3.3 Biomasa	17
2.3.4 Índices de diversidad	18
<b>2.4 Determinación de estaciones climáticas</b>	<b>19</b>
<b>2.5 Análisis de la información</b>	<b>19</b>
2.5.1 Tamaños de muestra distintos	19
2.5.2 Variación espacio-temporal	21
2.5.3 Especies indicadoras	22
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>23</b>
<b>3.1 Estructura de la comunidad de peces arrecifales en la costa sur de Quintana Roo</b>	<b>23</b>
3.1.1 Composición general de la comunidad de peces arrecifales	23
<b>3.2 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual y Chahuaychol en los periodos de muestreo 1997-1998 y 2010</b>	<b>33</b>
3.2.1 Abundancia	33
3.2.2 Biomasa	35
3.2.3 Diversidad	36
<b>3.3 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010</b>	<b>41</b>
3.3.1 Abundancia	41
3.3.2 Biomasa	42

3.3.3 Diversidad	45
<b>3.4 Variación espacio-temporal de abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010</b>	<b>51</b>
3.4.1 Abundancia	51
3.4.2 Tallas	53
<b>3.5 Variación espacial de la abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010</b>	<b>59</b>
3.5.1 Abundancia	59
3.5.2 Talla	60
<b>4. DISCUSIÓN</b>	<b>65</b>
4.1 Composición y estructura de la comunidad de peces	65
4.2 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010	68
4.3. Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010	71
4.4 Variación espacio-temporal de abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010	78
4.5 Variación espacial de la abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010	81
<b>5. CONCLUSIONES</b>	<b>91</b>
<b>6. LITERATURA CITADA</b>	<b>94</b>

## Índice de tablas

**Tabla 1.** Lista sistemática de los peces arrecifales de la costa sur de Quintana Roo censados en 1997-1998 y en 2010 para Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

**Tabla 2.** Análisis de varianza de cuatro vías para la abundancia de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Tabla 3.** Análisis de varianza de cuatro vías para la biomasa de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Tabla 4.** Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Tabla 5.** Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Tabla 6.** Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Tabla 7.** Análisis de varianza de tres vías para la abundancia de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Tabla 8.** Análisis de varianza de tres vías para la biomasa de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Tabla 9.** Análisis de varianza de tres vías para el índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Tabla 10.** Análisis de varianza de tres vías para el índice de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Tabla 11.** Análisis de varianza de tres vías para el índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Tabla 12.** Análisis de varianza de dos vías para la abundancia de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual y Chahuaychol para 1997-1998 y 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual y Cha: Chahuaychol.

**Tabla 13.** Análisis de varianza de dos vías para las tallas máximas de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y

2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual y Cha: Chahuaychol.

**Tabla 14.** Análisis de varianza de una vía para la abundancia de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak para 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual, Xca: Xcalak y Cha: Chahuaychol.

**Tabla 15.** Análisis de varianza de una vía para las tallas máximas de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak para 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual, Xca: Xcalak y Cha: Chahuaychol.



## Índice de figuras

**Figura 1.** Ubicación de los arrecifes Mahahual, Chahuaychol y Xcalak Quintana Roo, México. Los puntos representan los hábitats (laguna arrecifal y frente arrecifal) muestreados en cada uno de ellos. (Las imágenes de Mahahual, Chahuaychol y Xcalak obtenidas con Google Earth, son de fecha 13 de febrero de 2007).

**Figura 2.** Esquema de un censo estacionario. El buzo se encuentra en el centro de un cilindro imaginario de 5 m de radio.

**Figura 3.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo en Mahahual y Chahuaychol en 1997 y 1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[5.28082*n/1+(.055828*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=94.59$ .

**Figura 4.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[5.01181*n/1+(.043904*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=114.15$ .

**Figura 5.** Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en el estudio de 1997-1998 y 2010 en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, Quintana Roo.

**Figura 6.** Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 1997-1998 en Mahahual y Chahuaychol, Quintana Roo.

**Figura 7.** Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 2010 en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, Quintana Roo.

**Figura 8.** Especies que integraron el 80% de la abundancia íctica (número de individuos) en la década 2010 en Mahahual y Chahuaychol, Quintana Roo.

**Figura 9.** Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 2010 en Xcalak, Quintana Roo.

**Figura 10.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo y hábitat arrecifal para la variable abundancia en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Figura 11.** Diferencias de biomasa entre el frente arrecifal y la laguna arrecifal de Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Figura 12.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo, localidad y hábitat arrecifal para la variable riqueza de Margalef ( $D'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Figura 13.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo, localidad y hábitat arrecifal para la variable índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Figura 14.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo y estación climática para la variable índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

**Figura 15.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la variable abundancia en 2010 para tres localidades Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

**Figura 16.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre estación climática y hábitat arrecifal para la variable biomasa en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Figura 17.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal para la variable biomasa en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Figura 18.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat para el índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Figura 19.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y estación climática del índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Figura 20.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal del índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

**Figura 21.** Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal del índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

## ANEXOS

### Anexo 1

**Tabla 1.** Censos estacionarios realizados en diferentes estaciones climáticas, localidades y hábitats, en 1997-1998.

**Tabla 2.** Censos estacionarios realizados en diferentes estaciones climáticas, localidades y hábitats, en 2010.

**Tabla 3.** Coordenadas geográficas de las zonas censadas.

### Anexo 2

**Tabla 1.** Valores de las constantes  $a$  y  $b$  utilizadas para el cálculo de la biomasa de las especies de peces arrecifales en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

### Anexo 3

**Figura 1.** Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1953-2009 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

**Figura 2.** Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1997 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

**Figura 3.** Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1998 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

### Anexo 4

Curvas de acumulación de especies para cada uno de los hábitats arrecifales (laguna y frente) de Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en las diferentes estaciones climáticas de muestreo (secas y lluvias), en los años de 1997-1998 y 2010.

**Figura 1.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench

ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.84400*n/1+(0.187418*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=57.85$ .

**Figura 2.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[7.973979*n/1+(0.194237*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=41.05$ .

**Figura 3.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.29129*n/1+(0.223167*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.07$ .

**Figura 4.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[9.679789*n/1+(0.187267*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=51.69$ .

**Figura 5.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en frente arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas al origen se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.49398*n/1+(0.219710*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=61.41$ .

**Figura 6.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[7.833443*n/1+(0.128923*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=60.76$ .

**Figura 7.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[14.88789*n/1+(0.225534*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=66.01$ .

**Figura 8.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[8.065205*n/1+(0.122842*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=65.65$ .

**Figura 9.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.80501*n/1+(0.213596*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.94$ .

**Figura 10.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[8.622623*n/1+(0.149325*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.74$ .

**Figura 11.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas al origen se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.23966*n/1+(0.125454*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=89.59$ .

**Figura 12.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.72841*n/1+(0.206096*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=52.05$ .

**Figura 13.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.37213*n/1+(0.168960*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=67.30$ .

**Figura 14.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el

eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.21912*n/1+(0.183130*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.80$ .

**Figura 15.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.26096*n/1+(0.172153*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=71.22$ .

**Figura 16.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.17742*n/1+(0.150155*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=67.77$ .

**Figura 17.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Xcalak, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.52606*n/1+(0.255086*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=53.02$ .

**Figura 18.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Xcalak, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench



ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.96530*n/1+(0.247449*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=56.43$ .

**Figura 19.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Xcalak, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.52139*n/1+(0.167279*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=62.89$ .

**Figura 20.** Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Xcalak, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.87319*n/1+(0.192437*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=61.69$ .

## **Anexo 5**

**Tabla 1.** Censos totales, riqueza, abundancia total, biomasa ( $g/m^2$ ), índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ), índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) e índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) para cada una de las escalas espacio-temporales evaluadas en los arrecifes al sur de Quintana Roo, México en 1997/1998 y 2010.

## **Anexo 6**

Normas editoriales de la Revista **Bulletin of Marine Science**.

## **Anexo 7**

Artículo sometido.

## 1. Introducción

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos de gran diversidad taxonómica y funcional consecuencia de la complejidad estructural de sus hábitats (Jackson *et al.* 2001). Estos ecosistemas también se caracterizan por poseer una producción primaria alta y permanente y son utilizados como sitios de refugio, reproducción y alimentación por diversas especies (Endean y Cameron 1990, Sorokin 1995). Por otra parte, en los arrecifes se encuentran importantes recursos pesqueros (Connell 1978); tal es el caso de la langosta (*Panulirus argus*) y el caracol rosado (*Strombus gigas*) en las costas de Quintana Roo (Sosa-Cordero *et al.* 1993, 2011).

La biodiversidad de los ecosistemas arrecifales es importante para el funcionamiento de éstos, pues se espera que a mayor biodiversidad exista mayor resistencia (capacidad que tiene la comunidad para evadir un cambio) y también resiliencia (capacidad de la comunidad para regresar a un equilibrio, después de haber estado sometida a una perturbación) (Hughes 1994, Done *et al.* 1996, Bellwood y Hughes 2001). La biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas son propiedades emergentes de la dinámica poblacional y comunitaria de las especies, por lo que las fluctuaciones temporales en la abundancia de las poblaciones se reflejarán en aspectos de la función de los ecosistemas (Hughes 1994, 2003; Bellwood y Hughes 2001, Jackson *et al.* 2001).

Los arrecifes de coral son extremadamente dinámicos al nivel de poblaciones y comunidades. Mucha de la variabilidad temporal en los arrecifes es natural, pero actualmente la mayor parte se debe a actividades humanas como la sobreexplotación pesquera y las actividades turísticas (Jackson *et al.* 2001, Pauly *et al.* 2002, Gardner *et*

*al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003), en especial en los países donde el manejo es inadecuado por políticas de administración ineficientes o inexistentes (Done *et al.* 1996, Hughes *et al.* 2003).

En este sentido, Arias-González (1998) dijo que la costa caribeña no ha sido la excepción a dichas alteraciones, ya que en los últimos tiempos ha estado sometida a un estrés en lo que respecta a su biodiversidad, principalmente por el turismo y el uso recreativo intensivo, la sobrepesca y el desarrollo costero tanto en el norte como en el sur del Caribe mexicano. También Schmitter-Soto *et al.* (2007) mencionaron que durante las últimas décadas la costa sur de Quintana Roo ha sufrido cambios debidos a la perturbación humana, fundamentalmente por la explotación pesquera y el desarrollo turístico en sitios tales como Mahahual; sin embargo, otras zonas como Xcalak se han protegido contra este impacto a través de la creación del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX), decretado en el año 2000.

Estas razones han influido en el aumento de estudios sobre grupos funcionales, particularmente de peces arrecifales, erizos de mar y algas coralinas, que son los que más contribuyen a mantener la estabilidad y resiliencia de los arrecifes de coral (Maragos *et al.* 1996). De estos grupos funcionales, los peces arrecifales tienen funciones ecológicas fundamentales, ya que soportan y modifican la estructura comunitaria y son los conductores principales de materia a través de las redes tróficas (Bellwood *et al.* 2004). Asimismo, los peces arrecifales, al ocupar ambientes estructuralmente complejos, se basan en una jerarquía de escalas espaciales, lo que produce una variación en la diversidad a través de hábitats, paisajes y regiones. Algunos estudios con diseño de muestreo anidado sobre amplias escalas espaciales han demostrado que la diversidad de peces arrecifales es determinada por procesos

locales y regionales (Bellwood y Hughes 2001, Mora *et al.* 2003, Núñez-Lara *et al.* 2005).

Además, algunos atributos de las comunidades y poblaciones de peces arrecifales, como la diversidad y la abundancia, pueden servir como indicadores de la salud del sistema. Una diversidad relativamente alta puede denotar estabilidad en el ambiente arrecifal (Hughes 1994., Done *et al.* 1996., Bellwood y Hughes 2001, Jackson *et al.* 2001., Hughes *et al.* 2003 y Bellwood *et al.* 2004) dicha diversidad puede verse disminuida por un impacto humano desestabilizador, como la contaminación, la sobrepesca o la destrucción del arrecife. Lo anterior propicia el aumento de las poblaciones de unas pocas especies oportunistas, las cuales desplazan competitivamente a un gran número de especies incapaces de sobreponerse a los cambios ambientales (Caballero *et al.* 2004).

Por estas razones, los estudios que incluyen múltiples escalas espacio-temporales son una aproximación adecuada para encontrar la dependencia de escala de la diversidad total de peces y los diferentes componentes de la diversidad espacial (Rodríguez-Zaragoza 2008). Conjuntamente, es importante recopilar información sobre composición, abundancia y tallas de la comunidad de peces, con posible valor como indicadores de la salud de los arrecifes.

Por ejemplo, los peces de la familia Pomacanthidae son elementos conspicuos en los arrecifes coralinos del Caribe mexicano. Los peces juveniles en ocasiones son parasitófagos, limpiadores de peces grandes, mientras que los adultos se alimentan de esponjas; los estudios previos sobre pomacantidos han tratado de interpretar aspectos ecológicos y evolutivos en los arrecifes (Clarke 1977), e incluso como indicadores de deterioro arrecifal (Bouchon-Navaro 1986).

Los pargos (Lutjanidae) poseen poblaciones relativamente grandes y son objeto de pesca comercial. Depredadores bentófagos, con una marcada tendencia a la ictiofagia en su etapa adulta, poseen tallas de entre 20 y 70 cm (Claro 1994). Los meros y cabrillas (Serranidae) también son peces de importancia comercial; son especies suprabénticas cuyos hábitos alimenticios están relacionados con el fondo se alimentan de peces e invertebrados y sus tallas varían entre 10 cm y más de 2 m; son considerados grandes depredadores (Heemstra y Randall 1993). La ausencia de organismos de tallas grandes en ambas familias podría evidenciar la elevada presión de pesca en la zona (Caballero *et al.* 2004).

Algunos gremios de peces herbívoros de las familias Scaridae y Acanthuridae responden ante las perturbaciones de los ecosistemas arrecifales con una disminución en su abundancia; esto ha dado lugar a la proliferación de algas y, por consiguiente, a un cambio de fase en la estructura de los ecosistemas (Bellwood y Hughes 2001). Una disminución en estos herbívoros propicia el aumento de las enfermedades en los corales, ya que el exceso de nutrientes afecta la capacidad de recuperación (Hughes 2003).

Como una medida precautoria ante la sobrepesca y los cambios en la estructura de las comunidades de peces, se han propuesto las Áreas Marinas Protegidas (AMP). Estos modelos incorporan principios de ecología del paisaje, manejo de ecosistemas y planes con zonaciones. Las AMP proveen un área física en donde es posible aplicar el principio precautorio antes de seguir cometiendo errores de explotación de sus recursos. Las AMP también han sido la base de estudios de monitoreo para hacer evaluaciones y estimaciones de la productividad potencial de los recursos renovables determinando los niveles de uso sustentable de los recursos (Agardy 1994).

Algunos estudios se han enfocado a evaluar los impactos de las reservas marinas sobre varias medidas biológicas, como densidad, biomasa, tamaño de los organismos y diversidad, con atención especial al tamaño de las reservas, para determinar qué efecto tienen éstas sobre la conservación del ecosistema. Los resultados a los que llegaron 89 estudios independientes mostraron que, en promedio, los valores de densidad y diversidad eran significativamente más altos dentro de las reservas en comparación con el exterior y que esto también sucedía si se comparaban en relación al establecimiento de las reservas contra los datos anteriores al establecimiento de las mismas (Halpern 2003).

Por estas situaciones, se requiere de estudios que amplíen el conocimiento sobre aspectos taxonómicos, biológicos y ecológicos en escalas espaciales y temporales para una evaluación y manejo de las comunidades de peces coralinos (Díaz-Ruiz y Aguirre-León 1993). Así también, es importante establecer si existen diferencias de biodiversidad de peces en arrecifes a lo largo de un gradiente de impacto; por ejemplo, de un arrecife perteneciente a un área natural protegida, a uno medianamente impactado y a uno con gran impacto y sin protección.

Este estudio pretende responder a estas interrogantes mediante la comparación de la composición, abundancia y tallas de la comunidad de peces con los resultados de hace doce años, en busca de encontrar cambios a nivel poblacional o comunitario, y con estos indicadores diagnosticar el estado de salud del ecosistema. Además, se busca determinar si el PNAX cumple con algunos de los objetivos para los que fue creado, como la protección y vigilancia de sus recursos pesqueros (Daltabuit *et al.* 2006).

En las aguas del Caribe existen trabajos que abordan la composición, estructura y la biomasa de las comunidades de peces arrecifales, especialmente sobre su variación estacional y las relaciones con los factores abióticos del medio (Claro 1994). A continuación se enumeran las investigaciones más relevantes para este estudio:

En arrecifes de Puerto Morelos, Álvarez-Guillén *et al.* (1986) enlistaron 43 especies de 33 géneros y 22 familias en un estudio prospectivo de la zona de pastos marinos. Garduño-Andrade (1988) fue el primero en incluir sitios de muestreo en la costa sur, como Mahahual y Banco Chinchorro; hizo un estudio comparativo, basado en la técnica de censo visual, sobre la distribución y abundancia de la ictiofauna de los arrecifes del Caribe y sur del Golfo de México, y logró identificar 140 especies. Macías-Ordóñez (1991) estudió la variación espacial de la comunidad ictiológica de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. Díaz-Ruiz *et al.* (1992) enlistaron 104 especies de 55 géneros y 33 familias en la parte posterior de la barrera coralina del arrecife en Puerto Morelos. Gutiérrez-Carbonell *et al.* (1993) estudiaron los patrones de distribución y abundancia de la fauna íctica en los arrecifes frente a las costas de Sian Ka'an y encontraron que las familias Labridae y Pomacentridae fueron dominantes. Schmitter-Soto *et al.* (1995, 1998) analizaron las variaciones espacio-temporales de la composición, diversidad y abundancia de la ictiofauna arrecifal del sur de Quintana Roo, incrementando el catálogo ictiofaunístico hasta 189 especies. Salazar-Murguía (1997) comparó entre sí sitios de Sian Ka'an y Mahahual, encontrando que la riqueza de esta última localidad era relativamente menor. Castro-Pérez (1998) exploró Mahahual con base en una sola expedición, en la que encontró 79 especies y detectó diferencias significativas entre la laguna arrecifal y el frente arrecifal, así como entre tres isobatas del frente arrecifal. Arias-González (1998) hizo una comparación de arrecifes de coral

protegidos y no protegidos (Boca Paila y Tampalam, dentro de Sian Ka'an y Mahahual) mediante modelos tróficos y detectó que el número de especies de peces variaba considerablemente entre los arrecifes. Núñez-Lara y Arias-González (1998) estudiaron la correlación entre la estructura de la comunidad de peces arrecifales y las variables ambientales en esos mismos arrecifes y concluyeron que la complejidad topográfica es la variable que mejor explica la abundancia y composición de peces. Schmitter-Soto *et al.* (2000) hicieron una lista de los peces del Caribe mexicano con un total de 577 especies, de las cuales son propiamente arrecifales 393. Núñez-Lara *et al.* (2003) evaluaron la condición de ocho arrecifes de coral en el centro y sur de Quintana Roo, de los cuales cuatro pertenecen a un área natural protegida; encontraron un total de 128 especies y 43 familias y demostraron que los factores geomorfológicos y los impactos antropogénicos tanto positivos (protección) en las reservas como negativos (pesca y turismo) en áreas no protegidas explican las diferencias de la estructura de la comunidad de peces en diferentes patrones espaciales. Schmitter-Soto *et al.* (2007) estudiaron las comunidades de peces de la costa sur de Quintana Roo y compararon los datos obtenidos en 2007 con los de una década anterior (Schmitter-Soto *et al.* 1998), lo cual permite tener un panorama general de la estructura (composición, abundancia y tallas) de especies, en zonas con y sin influencia humana, pero especialmente en toda la costa sur de Quintana Roo, comparada con su situación en la década pasada, en busca de cambios a nivel poblacional o comunitario con posible valor como indicadores de la salud del ecosistema. La gran mayoría de las especies no mostraron diferencia significativa interdecadal en abundancia. Sin embargo, algunas especies y grupos disminuyeron su abundancia entre épocas, mientras que otros la aumentaron (Schmitter-Soto *et al.* 2007).



Entre los hallazgos más relevantes se tiene que dentro del grupo de peces especialistas o delicados que disminuyeron su abundancia significativamente en los últimos diez años en toda el área están los pomacántidos y los piscívoros medianos (*Cephalopholis*, Serranidae). Otros grupos, a diferencia de los anteriores, han aumentado su abundancia, como los escáridos. Aunado a esto, no se encontraron aún indicios de la efectividad del área protegida (PNAX) sobre los arrecifes de áreas sin protección. Debido a estos resultados, vale la pena profundizar y detallar las variaciones de la abundancia que presentan los pomacántidos, escáridos, serránidos, entre otros grupos indicadores. Para ello la base de datos de censos estacionarios efectuados en 1997-1998 (Schmitter-Soto *et al.* 2007) será comparada con réplicas realizadas durante 2010 como parte de esta tesis. Se espera mayor poder estadístico con esta aproximación, de modo que puedan refutarse o apoyarse las hipótesis previamente planteadas.

## **1.1 Objetivos de estudio**

### *1.1.1 Objetivo general*

Determinar la variación temporal (entre décadas y estaciones climáticas) y espacial (entre arrecifes y hábitats) de los atributos de la comunidad (abundancia, biomasa, diversidad, riqueza y equidad) y poblaciones (abundancia y tallas) de peces en tres arrecifes de la costa sur de Quintana Roo.

### *1.1.2 Objetivos específicos*

- Comparar los atributos de peces en dos localidades (Mahahual y Chahuaychol) en la época actual (2010), con la recopilada hace más de una década (1997-1998).
- Comparar los atributos de peces en dos localidades (Mahahual y Chahuaychol) con respecto a distintas estaciones climáticas (lluvias/secas) en la época actual (2010), con la recopilada hace más de una década (1997-1998).
- Comparar los atributos de peces en tres localidades (Mahahual, Chahuaychol y Xcalak) con respecto a distintas estaciones climáticas (lluvias/secas) para 2010.
- Comparar los atributos de peces en una zona arrecifal protegida pero con bajo impacto (Chahuaychol) y en una zona arrecifal no protegida y con alto impacto (Mahahual) en la época actual (2010), con la recopilada hace más de una década (1997-1998).
- Comparar los atributos de peces en una zona arrecifal protegida sin impacto (Xcalak), en una zona arrecifal protegida pero con bajo impacto (Chahuaychol) y en una zona arrecifal no protegida y con alto impacto (Mahahual) para 2010.

- Comparar los atributos de peces en función del hábitat (laguna arrecifal contra frente arrecifal), en cada una de las dos localidades (Mahahual y Chahuaychol) en la época actual (2010), con la recopilada hace más de una década (1997-1998).
- Comparar los atributos de peces en función del hábitat (laguna arrecifal contra frente arrecifal), en cada uno de las tres localidades (Mahahual, Chahuaychol y Xcalak) para 2010.

## **1.2 Hipótesis**

Dado que el desarrollo costero se ha incrementado en las últimas dos décadas en la zona sur de Quintana Roo, se espera encontrar diferencias en la estructura de la comunidad de peces arrecifales actuales (2010) en relación con los valores correspondientes a una década atrás (1997-1998).

Los grupos indicadores serán similares entre arrecifes debido a la cercanía geográfica, mas no por hábitat (zona) arrecifal, por las diferencias ecológicas. Sin embargo, la riqueza de especies y abundancia de taxones será mayor en regiones protegidas.

Si hay efectos positivos de la reserva, se verán reflejados también en tallas significativamente mayores dentro del Área Natural Protegida que fuera de ella.

## 2. Estrategia metodológica

### 2.1 Área de estudio

Los muestreos se realizaron en tres zonas arrecifales, pertenecientes a las localidades de Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, municipio de Othón P. Blanco. Estas localidades se ubican en la costa sur de Quintana Roo, México (Fig. 1).

Los arrecifes de coral del Caribe mexicano presentan una zonación clara en cinco hábitats: laguna, cresta, frontal, pendiente y terraza arrecifal (Núñez-Lara *et al.* 2003, 2005). En este trabajo se analizaron la laguna arrecifal y el frente arrecifal. Se presenta la descripción general de estos hábitats (Núñez-Lara 2003, 2005):

La laguna arrecifal se ubica desde la playa hasta la cresta arrecifal, con una extensión entre 100 y 1300 m y profundidades que van de 0 a 5 m. En este hábitat los pastos marinos, las macroalgas y los corales blandos presentan las mayores coberturas. En contraste, los corales duros poseen las menores coberturas y forman parches arrecifales. El tipo de fondo corresponde mayormente a sustrato arenoso.

El frente arrecifal tiene una extensión variable. Su profundidad va de 2 a 15 m. Se caracteriza por presentar estructuras de coral donde se acumulan arena y escombros. Las macroalgas poseen la mayor cobertura del sustrato. A pesar de esto, tanto los corales blandos como los corales duros tienen coberturas altas, en especial, las especies de *Siderastrea*, *Agaricia tenuifolia*, *Diploria strigosa*, *Montastrea annularis* y *Acropora palmata*.

Se analizaron la comunidad y poblaciones de peces de arrecifes de coral en tres localidades del Caribe mexicano (Fig. 1): Mahahual, Chahuaychol y Xcalak. A continuación se presentan descripciones basadas principalmente en Núñez-Lara (2003, 2005).

1) Mahahual (18° 42' N, 87°42' O). Es un arrecife no protegido que presenta un alto grado de desarrollo coralino con complejidad topográfica alta y grandes coberturas de coral vivo. Existen cordilleras y sistemas de macizos y canales bien definidos, así como una dominancia alta de corales submasivos. La laguna arrecifal es somera y angosta (< 400 m), abundan los pastos marinos y el sustrato arenoso.

2) Chahuaychol (18° 29' N, 87° 45' O). Pertenece al área marina protegida del PNAX, de la cual constituye el límite norte. La laguna arrecifal es amplia (400-600 m) y se caracteriza por la gran densidad de parches coralinos y por la gran cobertura de pastos marinos; el frente arrecifal está bien desarrollado, formado por un gran sistema de macizos y canales de arena de hasta 6 m de ancho y formaciones de corales masivos de hasta 6 m de altura (Carranza-Sánchez *et al.* 1994, Santos-Rodríguez 2002).

3) Xcalak (18° 16' N, 87°49' O). Está en el PNAX. El desarrollo arrecifal es semicontinuo a lo largo de la costa. La laguna arrecifal es muy extensa (1000 m) y bien delimitada, dominada por grandes coberturas de pastos marinos y parches aislados de corales escleractinios y gorgonáceos. El frente arrecifal presenta macizos no muy elevados y una cobertura de escleractinios menor a lo observado en otras regiones; sin embargo, los gorgonáceos presentan la mayor diversidad y densidad en la región.

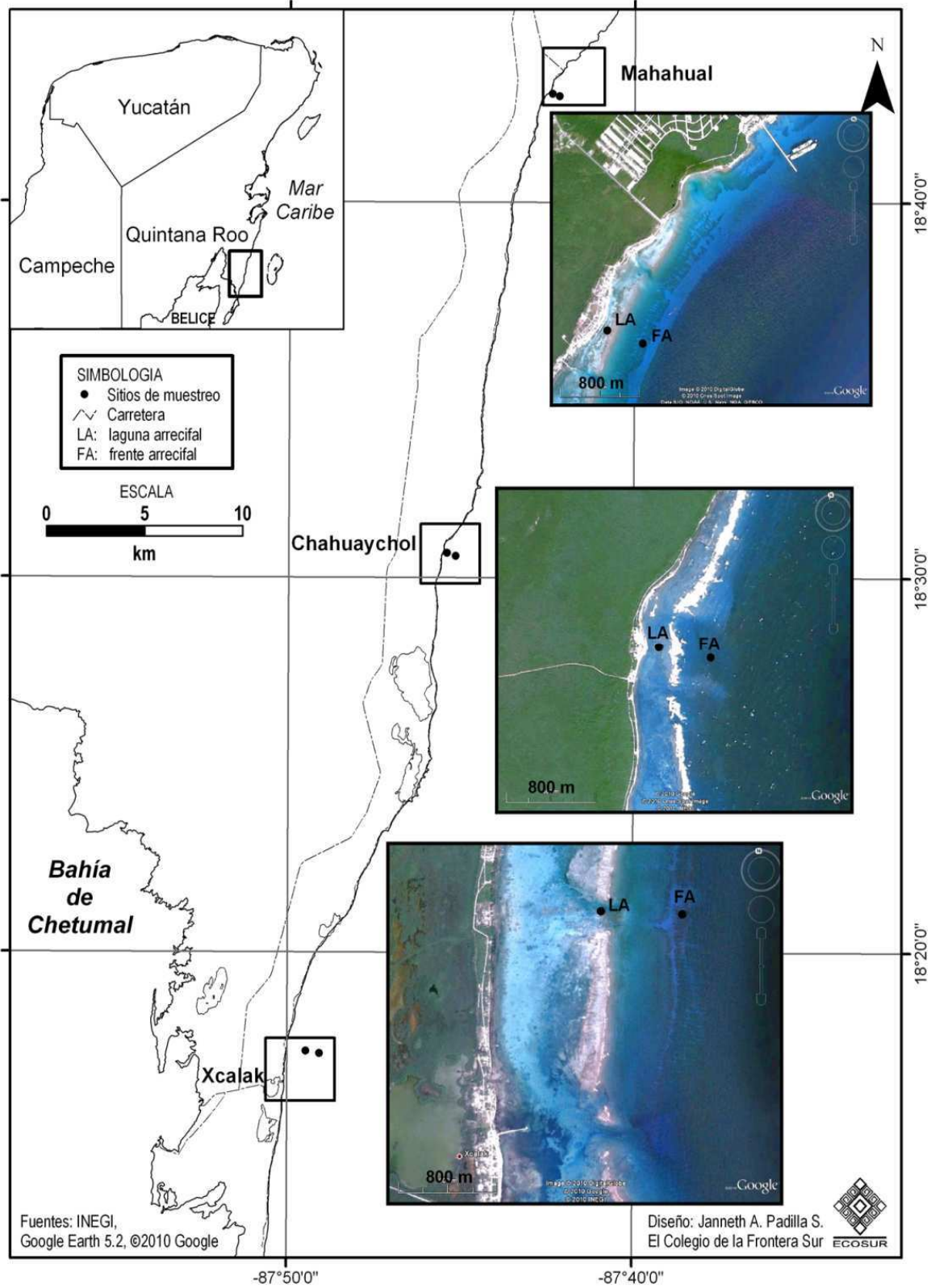


Figura 1. Ubicación de los arrecifes Mahahual, Chahuaychol y Xcalak Quintana Roo, México. Los puntos representan los hábitats (laguna arrecifal y frente arrecifal) muestreados en cada uno de ellos.

## 2.2 Muestreo

El presente estudio se realizó de marzo a julio de 2010. Además se contó con los datos de Schmitter-Soto *et al.* (1998), los cuales abarcaron el período de octubre a diciembre de 1997 y de febrero a septiembre de 1998.

La estrategia para caracterizar la estructura íctica es una modificación por Schmitter-Soto *et al.* (1998) del método de censos estacionarios propuesto por Bohnsack y Bannerot (1986). Es un método que aporta datos cuantitativos de frecuencia de aparición, tamaño (longitud) de peces, abundancia y composición; es sencillo, rápido, objetivo y reproducible, además de permitir mayor poder estadístico para las comparaciones al facilitar la obtención de un mayor número de réplicas por tiempo de inmersión.

Para minimizar el sesgo en las estimaciones uno de los observadores fue el mismo en ambas décadas. Aunado a esto, se llevó a cabo un entrenamiento previo de identificación de peces con fotos en la computadora, y de estimación de longitudes con tubos de cloruro de polivinilo (PVC) de diferentes tamaños en una alberca.

En el período 1997-1998 se llevaron a cabo 82 censos visuales en cada una de las zonas arrecifales (Mahahual y Chahuaychol), la mitad de ellos en la laguna arrecifal (1-4 m) y la otra mitad en el frente arrecifal (6-15 m). Se realizaron ocho campañas de muestreo, cuatro en secas (diciembre-mayo) y cuatro en lluvias (agosto-noviembre) (Anexo 1).

En 2010 se llevaron a cabo 95 censos visuales en cada una de las zonas arrecifales (Mahahual, Chahuaychol y Xcalak): la mitad de ellos en la laguna arrecifal (1-4 m) y la otra mitad en el frente arrecifal (6-15 m). Para este estudio se realizaron

cuatro campañas de muestreo dos en secas (marzo-abril) y dos en lluvias (mayo-julio) (Anexo 1). En cada sitio, el primer censo coincidió con las coordenadas de los censos originales de Schmitter-Soto *et al.* (1998) (Anexo 1); después del primero, los subsecuentes, hasta un total de seis por inmersión (por cada uno de los dos observadores), se efectuaban a distancias (ca. 15-30 m) y en direcciones (norte o sur) fortuitas, nadando de manera paralela a la costa.

Los censos estacionarios se efectuaban durante el día, entre las 9:00 y las 15:00 h, para evitar sesgos o diferencias provocadas por la actividad circadiana de los peces. En cada estación de muestreo se registraron todas las especies observadas, dentro de un cilindro imaginario de altura igual a la columna de agua y de 5 m de radio con el observador en el centro, rotando 360° en sentido de las agujas del reloj durante un período de cinco minutos (Fig. 2). Las especies eran enlistadas comenzando del fondo hacia arriba, para evitar la sobrevaloración de especies conspicuas y dominantes. Si se presentaban grandes cardúmenes, a veces era necesario contar por grupos de 20, 50 o 100 individuos. Los datos fueron registrados en hojas sumergibles sujetas a una tabla de acrílico; los nombres científicos de las especies más comunes se escribieron abreviando las tres primeras letras del género y las cuatro primeras del nombre específico. La identificación de las especies se basó en la guía de identificación de peces de Humann (2004).



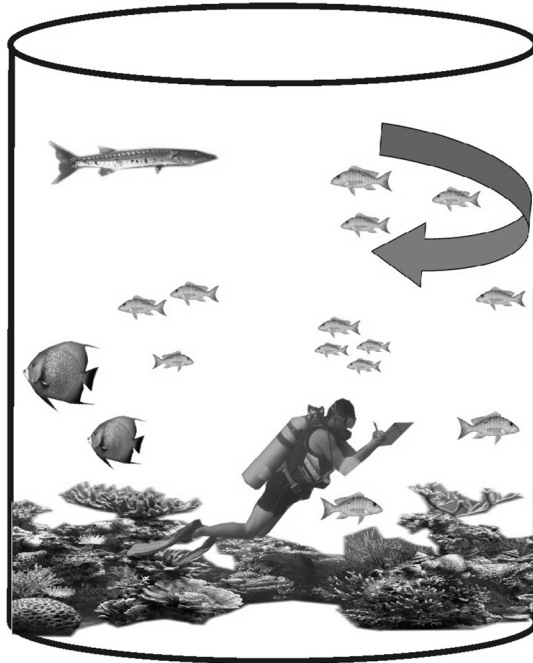


Figura 2. Esquema de un censo estacionario. El buzo se encuentra en el centro de un cilindro de 5 m de radio.

Para la estimación de la longitud de los peces al centímetro más cercano, los buzos se ayudaban con una regla de 30 cm adosada perpendicularmente al extremo de un mango de 50 cm de largo.

Cabe mencionar que antes de que se realizara el registro de las especies se esperaba un lapso de 3 minutos después de llegar al sitio del censo, ya que Bohnsack y Bannerot (1986) encontraron que durante los primeros 3 minutos de muestreo se cuentan pocas especies debido a la presencia del buceador, la cual provoca la huida de ciertos peces.

### **2.3 Descriptores de la comunidad de peces arrecifales**

El análisis de la estructura de la comunidad se realizó con base en los siguientes atributos: composición, abundancia, biomasa, diversidad, equidad y riqueza.

### 2.3.1 Composición y riqueza específica

Para conocer la composición de la comunidad ictiológica se efectuaron 451 censos estacionarios, 165 en el primer período de muestreo (1997-1998) y 286 en el segundo (2010). La riqueza de especies se midió por cada década, estación climática, localidad y hábitat (zona) arrecifal.

### 2.3.2 Abundancia

Como medida de abundancia se utilizó el número total de organismos obtenidos a partir de cada uno de los censos estacionarios.

### 2.3.3 Biomasa

La biomasa por especie se estimó con los datos de abundancias y tallas promedio de los organismos. Para ello se utilizó la siguiente función potencial:

$$W = aL^b$$

Donde:

W= Peso promedio, en gramos, que predice la ecuación.

L= Longitud patrón promedio observada, en cm.

a y b= Constantes de la relación peso-longitud

Las constantes a y b fueron tomadas de las ecuaciones de Froese y Pauly (2010) y Claro (1994), además de trabajos en el Caribe reportados por el PNAX (2009, 2010) (Anexo 2). Cuando no fue posible encontrar las constantes de crecimiento de alguna especie, se usaron las constantes de otra especie que fuera similar en forma y talla.

Posteriormente, se multiplicó el peso en gramos por la abundancia total de individuos registrada en cada censo, y esto se dividió entre el área total muestreada (78 m<sup>2</sup>). Con esto finalmente se expresó la densidad de la biomasa total por especie en gramos por metro cuadrado.

#### 2.3.4 Índices de diversidad

Los datos de abundancia total por censo se usaron para calcular los índices de la diversidad y sus componentes, equidad y riqueza (Krebs 1994). La riqueza se calculó con el índice de riqueza de Margalef (D'n, en nats·indiv<sup>-1</sup>) definido como:

$$D' = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Donde:

S= Número de especies en la muestra

N= Número total de individuos en la muestra

La diversidad se calculó con el índice de Shannon (H'n en nats·indiv<sup>-1</sup>) definido como:

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

Donde:

p<sub>i</sub>= Probabilidad de presencia de la especie *i* (número de individuos de la especie *i* en la muestra dividida entre el número total de individuos en la muestra).

Para medir el grado de uniformidad en el reparto de individuos entre las especies se utilizó el índice de equidad de Pielou (J') definido como:

$$J' = \frac{H'}{\ln S}$$

Donde:

H'= Índice de diversidad de Shannon

S= Número de especies en la muestra (diversidad máxima teórica)

## **2.4 Determinación de estaciones climáticas**

Para determinar la localización de las fechas de muestreo respecto de las distintas estaciones climáticas se hizo un climograma ombrotérmico con los datos de temperatura y precipitación promedio mensual para la zona de estudio (Bagnouls y Gaussen 1957). Los datos fueron proporcionados por la estación meteorológica 23032 de la Comisión Nacional del Agua en Chetumal y corresponden al período 1953-2009 (Anexo 3). El climograma resultante comprende el período de los datos obtenidos; sin embargo, para seleccionar las fechas en 1997-1998 se hizo un climograma considerando sólo los datos de esos años porque representan un período extraordinario producto del fenómeno de El Niño ocurrido en 1997-1998 (Tarazona *et al.* 1999) (Anexo 3).

## **2.5 Análisis de la información**

### *2.5.1 Tamaños de muestra distintos*

En el período de muestreo 1997-1998 se hicieron un total de 165 censos en Mahahual y Chahuayxol lo que representó un área total muestreada de 12870 m<sup>2</sup>. Sin embargo,

para 2010 se realizaron 190 censos para los mismos arrecifes, con un área total muestreada de 14829 m<sup>2</sup>, además, se hicieron otros 96 censos para la zona arrecifal protegida (Xcalak), con un área total de 7488 m<sup>2</sup>. Para determinar si el esfuerzo realizado fue representativo para la comunidad de peces en cada hábitat arrecifal en un espacio y tiempo determinado, se hicieron curvas de acumulación de especies utilizando la función Mao Tau en el programa EstimateS 8.2.0 (Colwell 2006), para posteriormente ajustar los datos con el modelo de Clench en el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft 2007) (Anexo 4) a través de una regresión no lineal (Jiménez-Valverde y Hortal 2000) cuya expresión matemática es:

$$S_n = \frac{a * n}{(1 + b * n)}$$

Donde:

a= tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del intervalo

b= parámetro relacionado con la forma de la curva

El modelo de Clench es el más utilizado porque ha mostrado un buen ajuste a la mayoría de las situaciones reales y para la mayoría de los taxones, y está recomendado para estudios que se han realizado en áreas extensas y para protocolos en los que, cuanto más tiempo se pase en el campo, mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón y Llorente 1993). Los datos se ajustaron al modelo de Clench, lo que significa que el muestreo fue representativo.

Para poder hacer el análisis de varianza fue necesario hacer un adelgazamiento aleatorio de muestras, debido a que éstas tenían tamaños distintos (Anexo 4) (Underwood 1997, Zar 2009). Antes de correr cualquier análisis se comprobaron los

supuestos de normalidad y homoscedasticidad; no obstante, los análisis de varianza son robustos, aun si no cumplen con los supuestos (normalidad y homogeneidad de varianzas), siempre y cuando se cuente con muestras relativamente grandes y de tamaños iguales (Underwood 1997).

### *2.5.2 Variación espacio-temporal*

A partir de los datos colectados en ambos períodos, 1997-1998 y 2010, se efectuó un análisis de varianza de cuatro vías (Zar 2009), utilizando las rutinas multifactoriales del programa Statistica 8.0, para determinar si en las variables de respuesta (abundancia, biomasa e índices de diversidad) hubo cambios significativos debido a los efectos del año de muestreo, estación climática, localidad y hábitat arrecifal. Se aplicó el Modelo I de ANOVA, considerando los factores fijos siguientes: i) año con dos niveles (1997-1998 y 2010), ii) estación climática, con dos niveles (secas y lluvias), iii) localidad, con dos niveles (Mahahual y Chahuaychol) y iv) hábitat arrecifal, con dos niveles (frente arrecifal y laguna arrecifal).

Con los datos colectados en 2010, se efectuó un análisis de varianza de tres vías (Zar 2009) mediante el programa Statistica 8.0, para determinar si en las variables de respuesta hubo cambios significativos atribuibles a los efectos de las distintas estaciones climáticas, localidades y hábitats arrecifales. Se aplicó el Modelo I de ANOVA. Los factores fueron fijos y correspondieron a estación climática con dos niveles (secas y lluvias), localidad, con tres niveles (Mahahual, Chahuaychol y Xcalak) y hábitat arrecifal, con dos niveles (frente arrecifal y laguna arrecifal).

### 2.5.3 Especies indicadoras

Para determinar si en las especies consideradas posibles indicadoras hubo cambios en abundancia media y tallas máximas entre los diferentes años de muestreo y entre localidades, se hizo un análisis de varianza de dos vías (Zar 2009) mediante el programa Statistica 8.0, con el Modelo 1 de ANOVA. Los factores fijos fueron año, con dos niveles (1997-1998 y 2010) y localidad, con dos niveles (Mahahual y Chahuaychol).

Con los datos colectados en 2010, se efectuó un análisis de varianza de una vía (Zar 2009), mediante Statistica 8.0, para determinar si en las especies consideradas posibles indicadores hubo cambios en abundancia y tallas máximas entre diferentes localidades. El factor fijo fue la localidad, con tres niveles (Mahahual, Chahuaychol y Xcalak).

En los casos en los que el análisis de varianza mostró que existían diferencias significativas, se aplicó la prueba *post hoc*, mínima diferencia significativa (LSD, siglas en inglés) de Fisher (Zar 2009). Esta se basa en la prueba *t* de significancia de diferencia de medias a través de la mínima diferencia significativa entre dos medias cualquiera del conjunto analizado (Zar, 2009). En el texto se reportan las medidas de tendencia central acompañadas del error estándar ( $\bar{x} \pm e.e.$ ).

### 3. Resultados

#### 3.1 Estructura de la comunidad de peces arrecifales en la costa sur de Quintana Roo

##### 3.1.1 Composición general de la comunidad de peces arrecifales

En 1997-1998 y 2010 se registraron un total de 20,878 individuos de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, representando a 123 especies pertenecientes a 39 familias y 67 géneros (Tabla 1). Las curvas de acumulación de especies mostraron que el esfuerzo de muestreo fue suficiente y representativo tanto en el periodo 1997-1998 (Fig. 3) como para 2010 (Fig. 4). Las especies más abundantes fueron *Thalassoma bifasciatum* (3558 org, 17%), *Clepticus parrae* (2547 org, 12%), *Chromis cyanea* (1886 org, 9%), *Stegastes partitus* (1241 org, 6%), *Acanthurus coeruleus* (966 org, 5%), *Halichoeres bivittatus* (827 org, 4%) y *A. bahianus* (810 org, 4%) (Fig. 5).

En el primer muestreo, 1997-1998, en Mahahual y Chahuaychol se registraron un total de 9098 individuos de peces arrecifales pertenecientes a 91 especies repartidas en 28 familias y 49 géneros (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron: *Th. bifasciatum* (1977 org, 22%), *C. parrae* (1303 org, 14%), *Ch. cyanea* (968 org, 10%), *S. partitus* (620 org, 7%) y *H. bivittatus* (522 org, 6%) (Fig. 6).

En el segundo período de muestreo (2010), en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, se registraron un total de 11778 individuos de peces, pertenecientes a 110 especies repartidas en 35 familias y 61 géneros (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron: *Th. bifasciatum* (1581 org, 13%), *C. parrae* (1244 org, 11%), *Ch. cyanea* (918 org, 8%), *A. coeruleus* (678 org, 6%), *S. partitus* (621 org, 5%) y *A. bahianus* (457 org, 4%) (Fig. 7).



Considerando sólo Mahahual y Chahuaychol, en 2010 se registraron 7076 individuos de 105 especies repartidas en 34 familias y 59 géneros (Tabla 1.). Las especies más abundantes fueron: *Th. bifasciatum* (894 org, 13%), *Ch. cyanea* (752 org, 11%), *C. parrae* (489 org, 7%), *A. coeruleus* (398 org, 6%), *S. partitus* (384 org, 5%) y *A. bahianus* (312 org, 4%) (Fig. 8).

Por otra parte, en Xcalak en 2010, se registraron un total de 4704 individuos de peces arrecifales pertenecientes a 78 especies en 28 familias y 42 géneros (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron: *C. parrae* (755 org, 16%), *Th. bifasciatum* (687 org, 15%), *A. coeruleus* (289 org, 6%), *H. carbonarium* (256 org, 5%) y *S. partitus* (237 org, 5%) (Fig. 9).

Tabla 1. Lista sistemática de los peces arrecifales de la costa sur de Quintana Roo censados en 1997-1998 y en 2010 para Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

---

Phylum Chordata

Clase Chondrichthyes

Orden Rajiformes

Familia Dasyatidae

1. *Dasyatis americana* Hildebrand & Schroeder, 1928

Familia Narcinidae

2. *Narcine brasiliensis* (Olfers, 1831)

Familia Myliobatidae

3. *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790)

Familia Urolophidae

4. *Urobatis jamaicensis* (Cuvier, 1816)

Clase Actinopterygii

Orden Elopiformes

Familia Megalopidae

5. *Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847

Orden Anguilliformes

Familia Muraenidae

6. *Gymnothorax moringa* (Cuvier, 1829)

Familia Ophichthidae

7. *Myrichthys breviceps* (Richardson, 1845)

Orden Aulopiformes

Familia Synodontidae

8. *Synodus saurus* (Linnaeus, 1758)

Orden Beryciformes

Familia Holocentridae

9. *Holocentrus adscensionis* (Osbeck, 1765)

10. *Holocentrus rufus* (Walbaum, 1792)

11. *Myripristis jacobus* Cuvier, 1829

12. *Neoniphon marianus* (Cuvier, 1829)

13. *Sargocentron vexillarium* (Poey, 1860)

Orden Syngnathiformes

Familia Aulostomidae

14. *Aulostomus maculatus* Valenciennes, 1841

Orden Scorpaeniformes

Familia Scorpaenidae

15. *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758)

Orden Perciformes

Familia Grammatidae

16. *Gramma loreto* Poey, 1868

Familia Malacanthidae

17. *Malacanthus plumieri* (Bloch, 1787)

Familia Carangidae

18. *Carangoides bartholomaei* (Cuvier, 1833)

19. *Caranx crysos* (Mitchill, 1815)

20. *Caranx ruber* (Bloch, 1793)

---

---

Familia Lutjanidae

21. *Lutjanus analis* (Cuvier, 1892)
22. *Lutjanus apodus* (Walbaum, 1792)
23. *Lutjanus cyanopterus* (Cuvier, 1828)
24. *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758)
25. *Lutjanus jocu* (Schneider, 1801)
26. *Lutjanus mahogoni* (Cuvier, 1828)
27. *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758)
28. *Ocyurus chrysurus* (Bloch, 1791)

Familia Gerreidae

29. *Eucinostomus* sp.
30. *Gerres cinereus* (Walbaum, 1792)

Familia Haemulidae

31. *Anisotremus surinamensis* (Bloch, 1790)
32. *Anisotremus virginicus* (Linnaeus, 1758)
33. *Haemulon album* Cuvier, 1830
34. *Haemulon aurolineatum* Cuvier, 1830
35. *Haemulon carbonarium* Poey, 1860
36. *Haemulon chrysargyreum* Günther, 1859
37. *Haemulon flavolineatum* (Desmarest, 1823)
38. *Haemulon macrostomum* Günther, 1859
39. *Haemulon melanurum* (Linnaeus, 1758)
40. *Haemulon parra* (Desmarest, 1823)
41. *Haemulon plumieri* (Lacepède, 1801)
42. *Haemulon sciurus* (Shaw, 1803)

Familia Sparidae

43. *Calamus bajonado* (Bloch & Schneider, 1801)
44. *Diplodus caudimacula* (Poey, 1860)

Familia Sciaenidae

45. *Equetus punctatus* (Schneider, 1801)

Familia Mullidae

46. *Mulloidichthys martinicus* (Cuvier, 1829)
47. *Pseudupeneus maculatus* (Bloch, 1793)

Familia Pempheridae

48. *Pempheris schomburgki* Müller & Troschel, 1848

Familia Chaetodontidae

49. *Chaetodon capistratus* Linnaeus, 1758
50. *Chaetodon ocellatus* Bloch, 1787
51. *Chaetodon striatus* Linnaeus, 1758

Familia Pomacanthidae

52. *Holacanthus ciliaris* (Linnaeus, 1758)
53. *Holacanthus tricolor* (Bloch, 1795)
54. *Pomacanthus arcuatus* (Linnaeus, 1758)
55. *Pomacanthus paru* (Bloch, 1787)

Familia Kyphosidae

56. *Kyphosus* sp.

Familia Pomacentridae

---

- 
57. *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758)
  58. *Abudefduf taurus* (Müller & Troschel, 1848)
  59. *Chromis cyanea* (Poey, 1860)
  60. *Microspathodon chrysurus* (Cuvier, 1830)
  61. *Stegastes adustus* (Troschel, 1865)
  62. *Stegastes diencaeus* (Jordan & Rutter, 1897)
  63. *Stegastes leucostictus* (Müller & Troschel, 1848)
  64. *Stegastes partitus* (Poey, 1868)
  65. *Stegastes planifrons* (Cuvier, 1830)
  66. *Stegastes variabilis* (Castelnau, 1855)

Familia Labridae

67. *Bodianus rufus* (Linnaeus, 1758)
68. *Clepticus parrae* (Bloch & Schneider, 1801)
69. *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1791)
70. *Halichoeres garnoti* (Valenciennes, 1839)
71. *Halichoeres maculipinna* (Müller & Troschel, 1848)
72. *Halichoeres poeyi* (Steindachner, 1867)
73. *Halichoeres radiatus* (Linnaeus, 1758)
74. *Thalassoma bifasciatum* (Bloch, 1971)
75. *Xyrichtys martinicensis* (Valenciennes, 1839)
76. *Xyrichtys splendens* Castelnau, 1855

Familia Scaridae

77. *Scarus coeruleus* (Bloch, 1786)
78. *Scarus iseri* Bloch, 1789
79. *Scarus taeniopterus* Desmarest, 1831
80. *Scarus vetula* Bloch & Schneider, 1801
81. *Sparisoma atomarium* (Poey, 1861)
82. *Sparisoma aurofrenatum* (Valenciennes, 1839)
83. *Sparisoma chrysopterus* (Bloch & Schneider, 1801)
84. *Sparisoma radians* (Valenciennes, 1840)
85. *Sparisoma rubripinne* (Valenciennes, 1839)
86. *Sparisoma viride* (Bonnaterre, 1788)

Familia Labrisomidae

87. *Malacoctenus triangulates* Springer, 1959

Familia Gobiidae

88. *Coryphopterus glaucofraenum* Gill, 1863
89. *Elacatinus lobeli* (Randall & Colin, 2009)
90. *Elacatinus prochilos* (Böhlke & Robins, 1968)
91. *Gnatholepis thompsoni* Jordan, 1902

Familia Ephippidae

92. *Chaetodipterus faber* (Broussonet, 1782)

Familia Acanthuridae

93. *Acanthurus bahianus* Castelnau, 1855
94. *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787)
95. *Acanthurus coeruleus* Schneider, 1801

Familia Sphyraenidae

96. *Sphyraena barracuda* (Walbaum, 1792)
-

- 
97. *Sphyraena picudilla* Poey, 1860  
Familia Scombridae
98. *Scomberomorus regalis* (Bloch, 1793)  
Familia Serranidae
99. *Cephalopholis cruentata* (Lacepède, 1802)
100. *Cephalopholis fulva* (Linnaeus, 1758)
101. *Hypoplectrus* n.sp.
102. *Hypoplectrus puella* (Cuvier, 1828)
103. *Epinephelus guttatus* (Linnaeus, 1758)
104. *Epinephelus itajara* (Lichtenstein, 1822)
105. *Epinephelus striatus* (Bloch, 1792)
106. *Mycteroperca bonaci* (Poey, 1860)
107. *Mycteroperca phenax* Jordan & Swain, 1884
108. *Mycteroperca tigris* Valenciennes, 1833
109. *Serranus baldwini* (Evermann & Marsh, 1899)
110. *Serranus tabacarius* (Cuvier, 1829)
111. *Serranus tigrinus* (Bloch, 1790)
- Orden Tetraodontiformes
- Familia Balistidae
112. *Balistes vetula* Linnaeus, 1758
113. *Canthidermis sufflamen* (Mitchill, 1815)
114. *Melichthys niger* (Bloch, 1786)
- Familia Diodontidae
115. *Diodon hystrix* Linnaeus, 1758
116. *Diodon holocanthus* Linnaeus, 1758
- Familia Monacanthidae
117. *Aluterus schoepfi* (Walbaum, 1792)
118. *Cantherhines pullus* (Ranzani, 1842)
- Familia Ostraciidae
119. *Lactophrys bicaudalis* (Linnaeus, 1758)
120. *Lactophrys trigonus* (Linnaeus, 1758)
121. *Lactophrys triqueter* (Linnaeus, 1758)
- Familia Tetraodontidae
122. *Canthigaster rostrata* (Bloch, 1782)
123. *Sphoeroides spengleri* (Bloch, 1782)
-

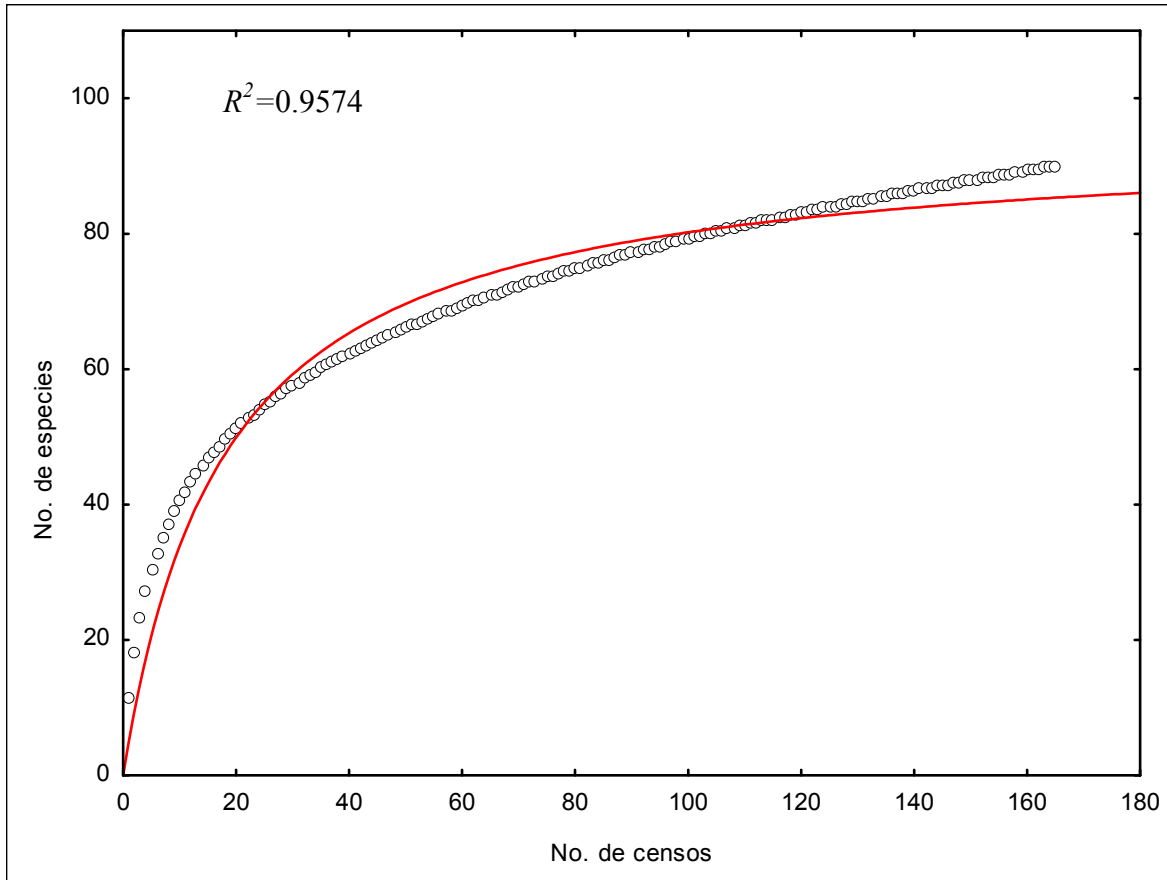


Figura 3. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo en Mahahual y Chahuaychol en 1997 y 1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[5.28082*n/1+(.055828*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=94.59$ .

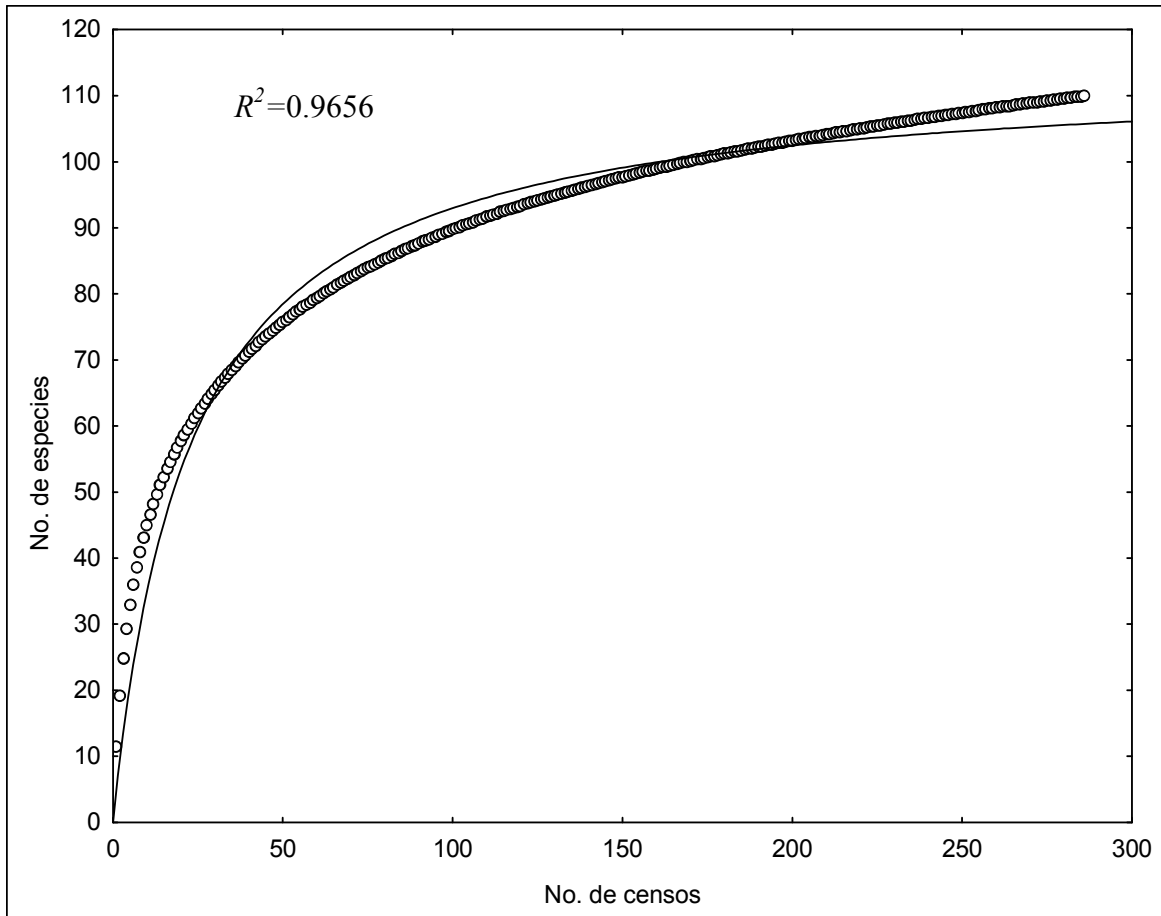


Figura 4. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[5.01181*n/1+(.043904*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=114.15$ .

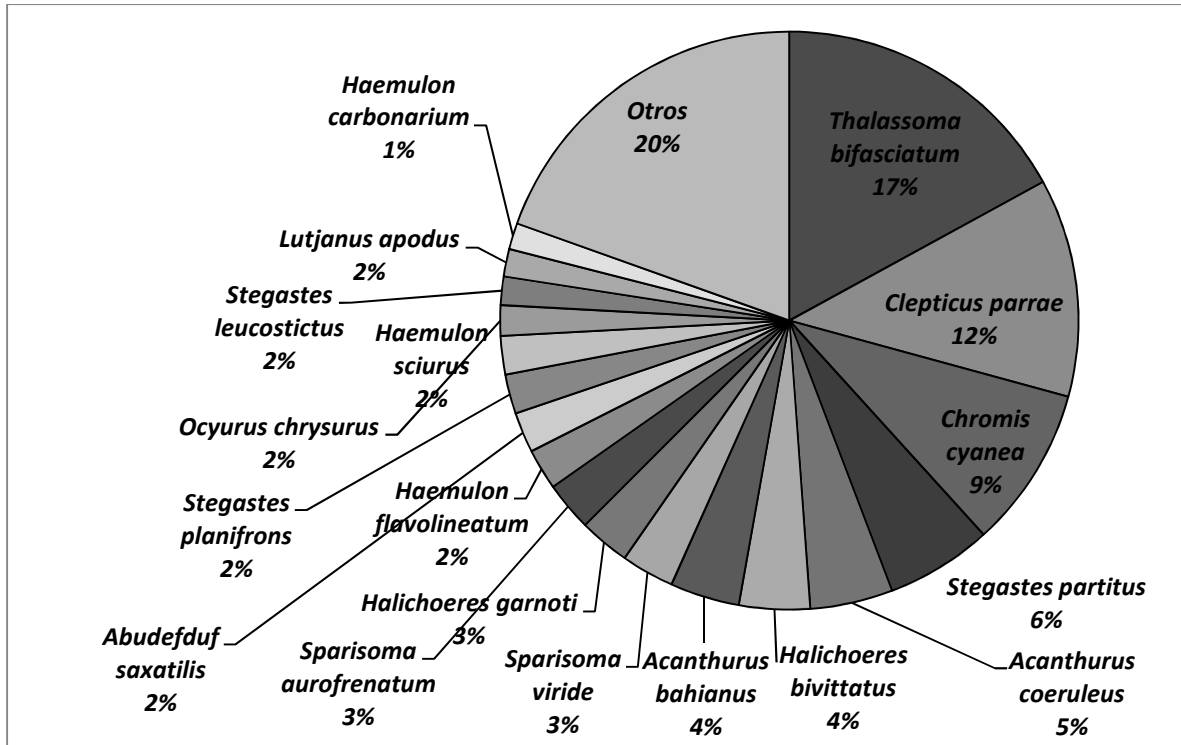


Figura 5. Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en el estudio de 1997-1998 y 2010 en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, Quintana Roo.

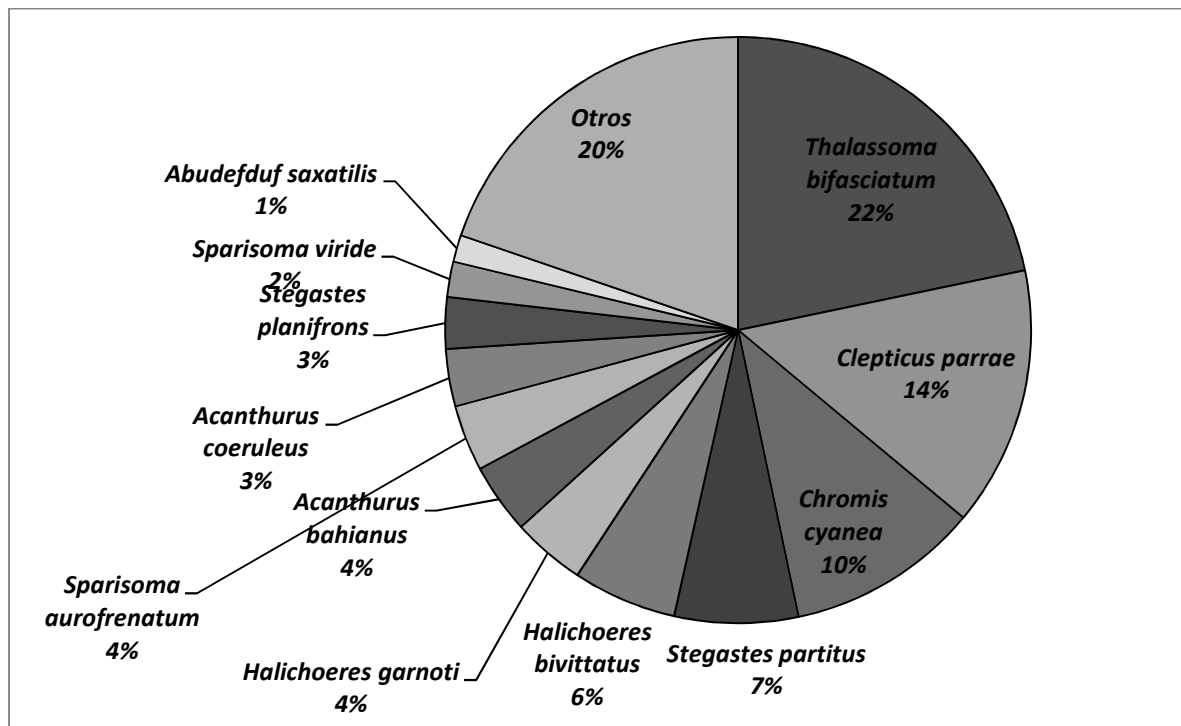


Figura 6. Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 1997-1998 en Mahahual y Chahuaychol, Quintana Roo.



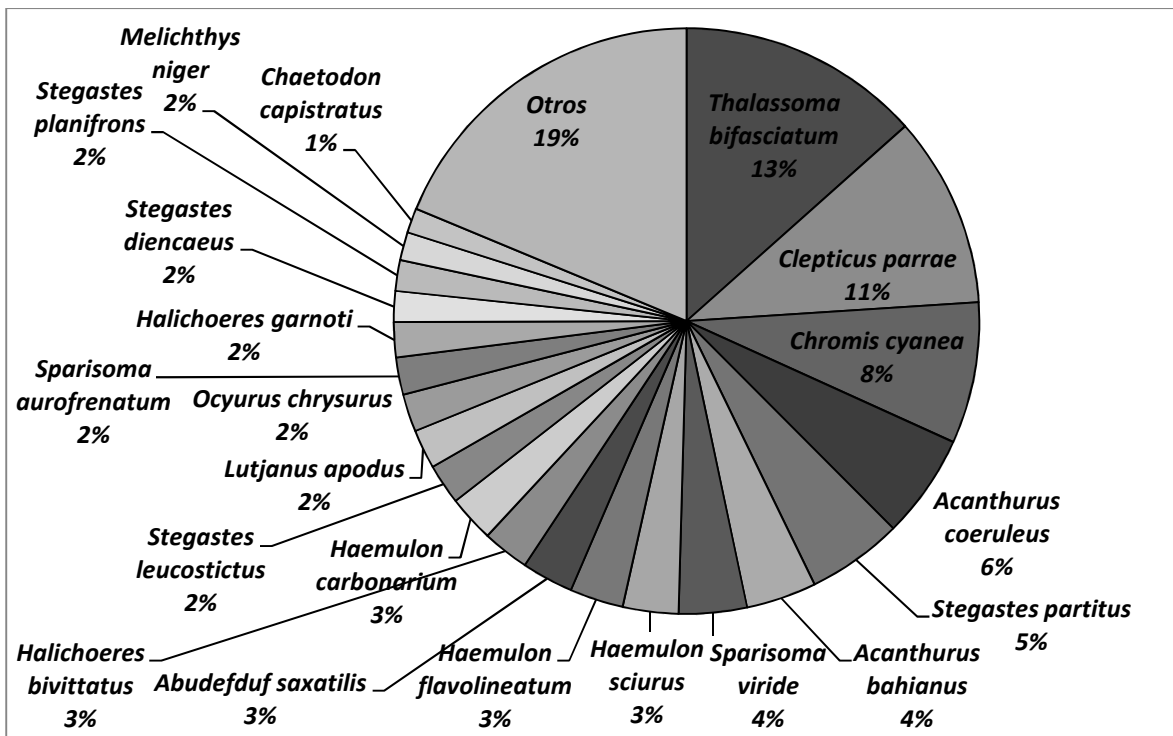


Figura 7. Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 2010 en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak, Quintana Roo.

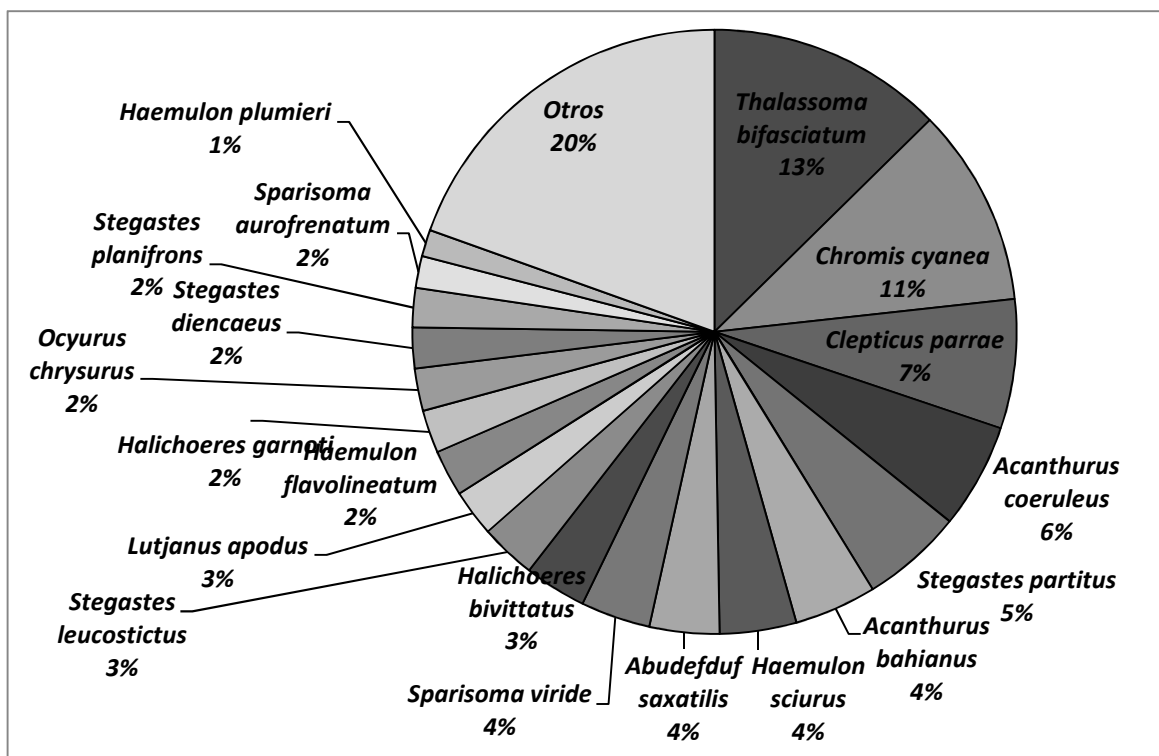


Figura 8. Especies que integraron el 80% de la abundancia íctica (número de individuos) en la década 2010 en Mahahual y Chahuaychol, Quintana Roo.

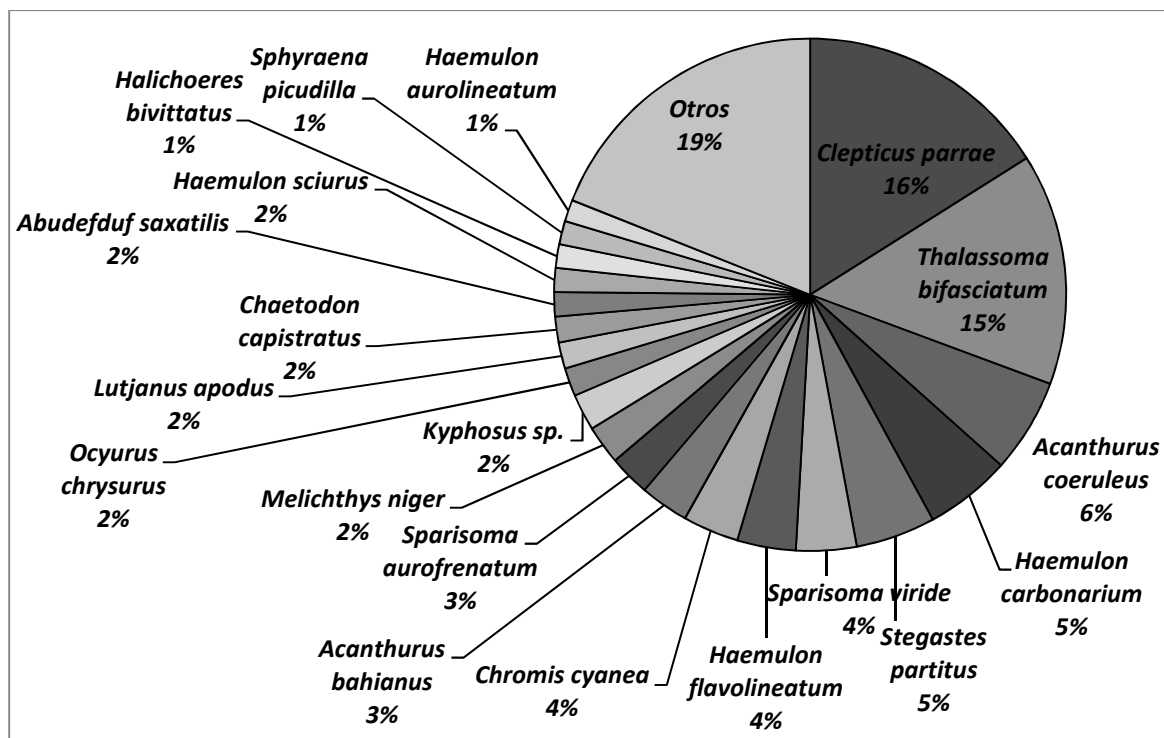


Figura 9. Especies que integraron el 80% de la abundancia (número de individuos) en la década 2010 en Xcalak, Quintana Roo.

### 3.2 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010

#### 3.2.1 Abundancia

De acuerdo al análisis de varianza de cuatro vías hubo diferencias significativas en abundancia media entre años (décadas), localidades y hábitats, así como una interacción entre los factores años y hábitats (Tabla 2). La abundancia media en Chahuaychol ( $\bar{x}=51.97 \pm 4.69$ ) fue mayor a la registrada en Mahahual ( $\bar{x}=40.15 \pm 2.038$ ). Considerando la interacción entre años y hábitat, la prueba *post hoc* de Fisher mostró que el frente arrecifal cambió del período 1997-1998 al 2010, *i.e.*, la abundancia media disminuyó de un promedio de  $73.54 \pm 8.634$  a  $44.82 \pm 2.692$  individuos por censo. Por otra parte, la abundancia media no cambió significativamente en la laguna

arrecifal entre los años de muestreo ( $\bar{x}$ =35.51  $\pm$  2.320 en 1997-1998 =  $\bar{x}$ =30.37  $\pm$  2.007

en el 2010) (Fig. 10).

Tabla 2. Análisis de varianza de cuatro vías para la abundancia de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Décadas</b>	19499.3	1	19499.3	12.7265	<b>&lt;0.001</b>
2 Épocas	364.8	1	364.8	0.2381	n.s.
<b>3 Arrecife</b>	9494.3	1	9494.3	6.1966	<b>&lt;0.05</b>
<b>4 Hábitat</b>	46830.0	1	46830.0	30.5644	<b>&lt;&lt;0.001</b>
Décadas*Época	4360.0	1	4360.0	2.8456	n.s.
Décadas*Arrecife	173.1	1	173.1	0.1130	n.s.
Épocas*Arrecife	3423.6	1	3423.6	2.2345	n.s.
<b>Décadas*Hábitat</b>	9447.1	1	9447.1	6.1658	<b>&lt;0.05</b>
Épocas*Hábitat	1755.4	1	1755.4	1.1457	n.s.
Arrecife*Hábitat	2687.6	1	2687.6	1.7541	n.s.
Décadas*Épocas*Arrecife	239.1	1	239.1	0.1560	n.s.
Décadas*Épocas*Hábitat	73.1	1	73.1	0.0477	n.s.
Décadas*Arrecife*Hábitat	489.8	1	489.8	0.3197	n.s.
Épocas*Arrecife*Hábitat	81.6	1	81.6	0.0533	n.s.
1*2*3*4	139.8	1	139.8	0.0912	n.s.
Error	392237.3	256	1532.2		
Total	491295.9				

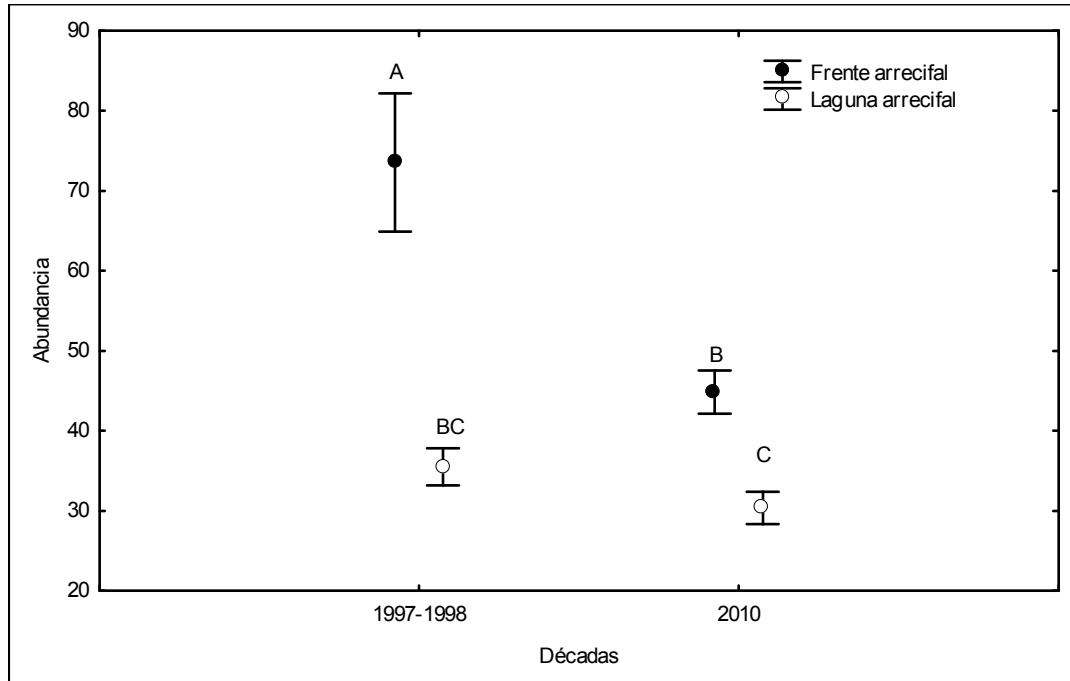


Figura 10. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo y hábitat arrecifal para la variable abundancia en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

### 3.2.2 Biomasa

El análisis de varianza mostró una diferencia significativa en biomasa media entre los hábitats (Tabla 3), siendo mayor en el frente arrecifal ( $\bar{x}=47.89 \pm 10.811$ ) que en la laguna arrecifal ( $\bar{x}=14.94 \pm 1.906$ ) (Fig. 11).

Tabla 3. Análisis de varianza de cuatro vías para la biomasa de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
1 Décadas	17512	1	17512.5	2.14508	n.s.
2 Épocas	18892	1	18892.0	2.31405	n.s.
3 Arrecife	2702	1	2702.1	0.33097	n.s.
<b>4 Hábitat</b>	<b>73819</b>	<b>1</b>	<b>73819.0</b>	<b>9.04197</b>	<b>&lt;0.01</b>
Décadas*Época	25378	1	25377.7	3.10848	n.s.
Décadas*Arrecife	466	1	466.3	0.05711	n.s.
Épocas*Arrecife	120	1	119.7	0.01466	n.s.
Décadas*Hábitat	17024	1	17024.2	2.08527	n.s.
Épocas*Hábitat	28798	1	28798.1	3.52743	n.s.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
Arrecife*Hábitat	630	1	629.9	0.07715	n.s.
Décadas*Épocas*Arrecife	145	1	145.3	0.01780	n.s.
Décadas*Épocas*Hábitat	9257	1	9256.7	1.13384	n.s.
Décadas*Arrecife*Hábitat	218	1	218.0	0.02670	n.s.
Épocas*Arrecife*Hábitat	6	1	5.8	0.00071	n.s.
1*2*3*4	1561	1	1560.9	0.19119	n.s.
Error	2089993	256	8164.0		
Total	2286522				

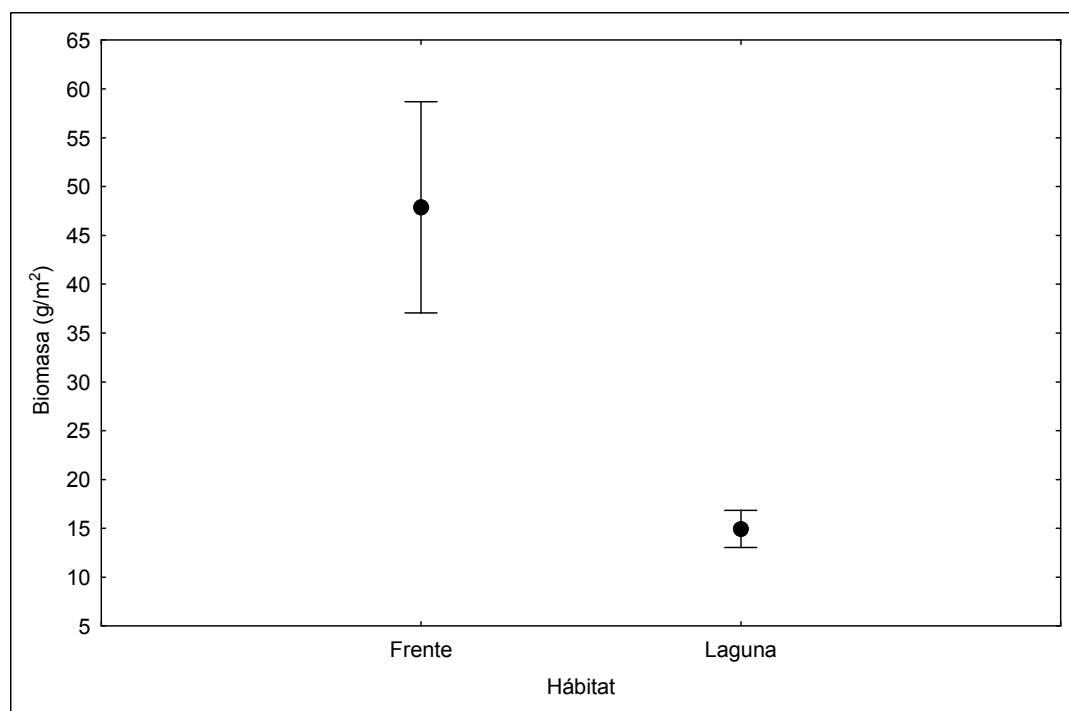


Figura 11. Diferencias de biomasa entre el frente arrecifal y la laguna arrecifal de Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

### 3.2.3 Diversidad

El análisis de varianza de cuatro vías aplicado al índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) mostró diferencias significativas debido a efectos de años (décadas), localidad y hábitats; estos mismos factores mostraron una interacción positiva (Tabla 4). La prueba *post hoc* de Fisher detectó diferencias significativas en riqueza media entre los años de muestreo; siendo mayor en 2010 tanto para la laguna arrecifal de Chahuaychol ( $\bar{x}=3.01$

$\pm 0.130 > \bar{x}=2.06 \pm 0.133$ ); como en el frente arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=3.28 \pm 0.110 > \bar{x}=2.81 \pm 0.084$ ) (Fig. 12). No se observaron diferencias significativas en la riqueza media entre los años de muestreo del frente arrecifal de Chahuaychol ( $\bar{x}=3.26 \pm 0.104 = \bar{x}=3.17 \pm 0.111$ ) y la laguna arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=2.23 \pm 0.179 = \bar{x}=2.32 \pm 0.173$ ) (Fig. 12). Un aspecto a destacar es que en la década pasada los frentes arrecifales fueron significativamente diferentes de las lagunas arrecifales; mientras que en 2010 la laguna arrecifal de Mahahual difirió significativamente del resto de los hábitats (Fig. 12). Esto debido al alto índice de riqueza de la laguna arrecifal de Chahuaychol.

Tabla 4. Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de riqueza de Margalef (D'n) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Décadas</b>	8.717	1	8.717	14.616	<b>&lt;0.001</b>
2 Épocas	0.883	1	0.883	1.480	n.s.
<b>3 Arrecife</b>	3.084	1	3.084	5.171	<b>&lt;0.05</b>
<b>4 Hábitat</b>	35.303	1	35.303	59.195	<b>&lt;&lt;0.001</b>
Décadas*Época	0.487	1	0.487	0.816	n.s.
Décadas*Arrecife	0.375	1	0.375	0.629	n.s.
Épocas*Arrecife	0.609	1	0.609	1.021	n.s.
Décadas*Hábitat	1.821	1	1.821	3.054	n.s.
Épocas*Hábitat	0.270	1	0.270	0.452	n.s.
Arrecife*Hábitat	0.135	1	0.135	0.226	n.s.
Décadas*Épocas*Arrecife	0.049	1	0.049	0.082	n.s.
Décadas*Épocas*Hábitat	0.128	1	0.128	0.215	n.s.
<b>Décadas*Arrecife*Hábitat</b>	8.639	1	8.639	14.485	<b>&lt;0.001</b>
Épocas*Arrecife*Hábitat	0.497	1	0.497	0.833	n.s.
1*2*3*4	0.014	1	0.014	0.023	n.s.
Error	152.675	256	0.596		
Total	213.685				

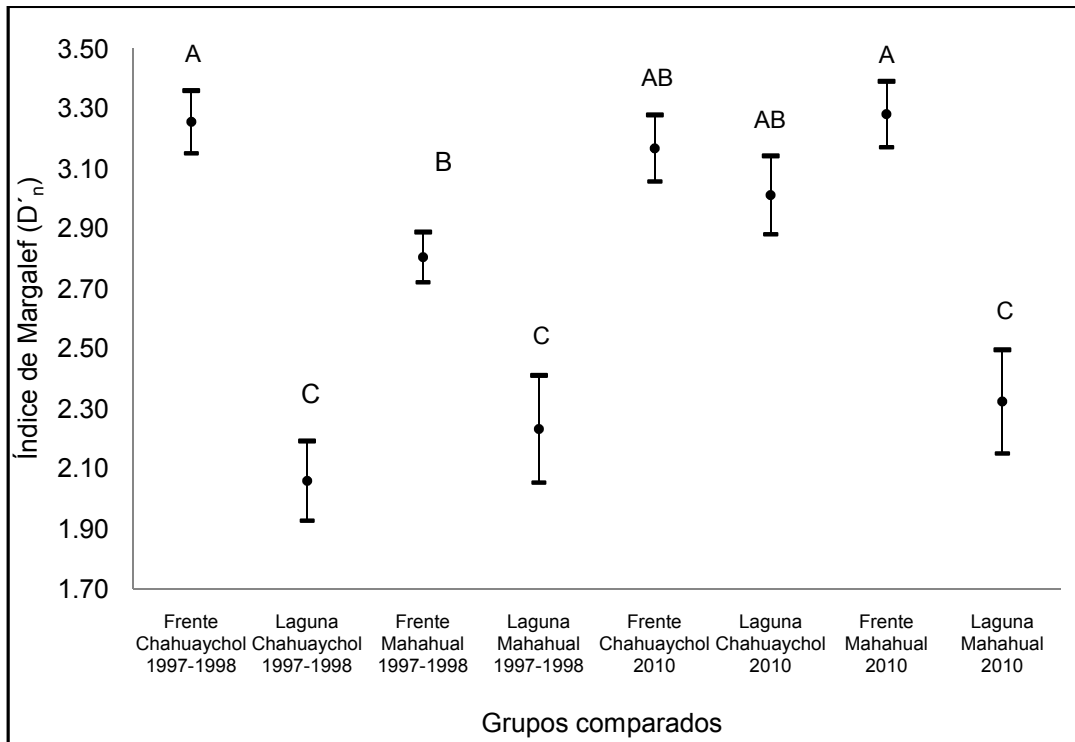


Figura 12. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo, localidad y hábitat arrecifal para la variable índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Con lo que respecta al índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ), el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre años (décadas) y hábitats, y una interacción significativa entre años, localidad y hábitats (Tabla 5). Esto último permite atribuir efectos significativos a localidad; según la convención relativa a interacciones significativas (Zurr *et al.* 2007). La prueba *post hoc* de Fisher mostró resultados similares a los encontrados para el índice de riqueza de Margalef, *i.e.*, la laguna arrecifal de Chahuaychol mostró diferencias significativas entre años, con media en 2010 ( $\bar{x}=2.05 \pm 0.066$ ) mayor que en 1997-1998 ( $\bar{x}=1.59 \pm 0.078$ ) análogo al aumento en el frente arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=2.17 \pm 0.042 > \bar{x}=1.90 \pm 0.053$ ). También se encontró que el frente arrecifal de Chahuaychol no mostró diferencias significativas

entre años ( $\bar{x}=2.07 \pm 0.058 = \bar{x}=2.04 \pm 0.073$ ); lo mismo que sucedió en la laguna arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=1.63 \pm 0.107 = \bar{x}=1.70 \pm 0.099$ ) (Fig. 13).

Tabla 5. Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de diversidad ( $H'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Décadas</b>	2.4968	1	2.4968	12.941	<b>&lt;0.001</b>
2 Épocas	0.1762	1	0.1762	0.913	n.s.
3 Arrecife	0.4616	1	0.4616	2.393	n.s.
<b>4 Hábitat</b>	6.3083	1	6.3083	32.697	<b>&lt;&lt;0.001</b>
Décadas*Época	0.3485	1	0.3485	1.806	n.s.
Décadas*Arrecife	0.0369	1	0.0369	0.191	n.s.
Épocas*Arrecife	0.2064	1	0.2064	1.070	n.s.
Décadas*Hábitat	0.3698	1	0.3698	1.917	n.s.
Épocas*Hábitat	0.0611	1	0.0611	0.317	n.s.
Arrecife*Hábitat	0.3226	1	0.3226	1.672	n.s.
Décadas*Épocas*Arrecife	0.0000	1	0.0000	0.000	n.s.
Décadas*Épocas*Hábitat	0.0722	1	0.0722	0.374	n.s.
<b>Décadas*Arrecife*Hábitat</b>	2.0174	1	2.0174	10.457	<b>&lt;0.01</b>
Épocas*Arrecife*Hábitat	0.0095	1	0.0095	0.049	n.s.
1*2*3*4	0.0003	1	0.0003	0.002	n.s.
Error	49.3913	256	0.1929		
Total	62.2790				

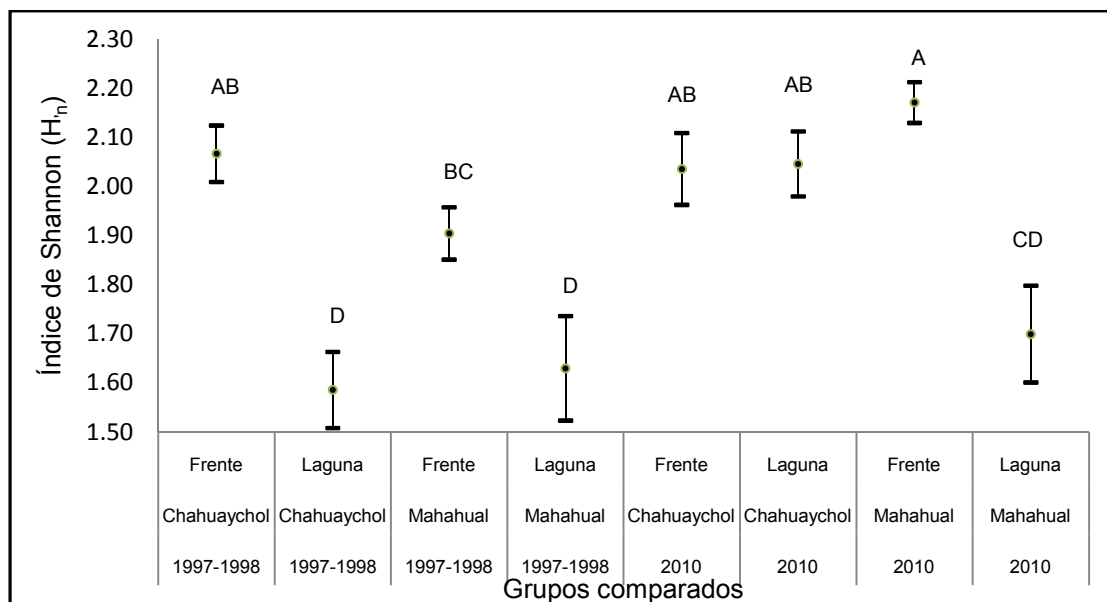


Figura 13. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo, localidad y hábitat arrecifal para la variable índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.



Por otra parte, el análisis de varianza aplicado al índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) mostró diferencias entre los años de muestreo y la interacción entre año de muestreo y estación climática (Tabla 6). Lo último permite atribuir efectos significativos a estación climática; según la convención sobre interacciones significativas (Zurr *et al.* 2007). La prueba *post hoc* de Fisher detectó diferencias significativas en la media del índice de equidad en la temporada de lluvias para los años muestreados ( $\bar{x}=0.85 \pm 0.012 > \bar{x}=0.74 \pm 0.022$ ), mientras que la media de equidad en la temporada de secas no presentó diferencias significativas entre años (Fig. 14).

Tabla 6. Análisis de varianza de cuatro vías para el índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Décadas</b>	0.3058	1	0.3058	14.893	<b>&lt;0.01</b>
2 Épocas	0.0036	1	0.0036	0.175	n.s.
3 Arrecife	0.0077	1	0.0077	0.377	n.s.
4 Hábitat	0.0002	1	0.0002	0.012	n.s.
<b>Décadas*Época</b>	0.1017	1	0.1017	4.954	<b>&lt;0.05</b>
Décadas*Arrecife	0.0327	1	0.0327	1.595	n.s.
Épocas*Arrecife	0.0053	1	0.0053	0.261	n.s.
Décadas*Hábitat	0.0036	1	0.0036	0.175	n.s.
Épocas*Hábitat	0.0013	1	0.0013	0.065	n.s.
Arrecife*Hábitat	0.0891	1	0.0891	4.341	n.s.
Décadas*Épocas*Arrecife	0.0040	1	0.0040	0.196	n.s.
Décadas*Épocas*Hábitat	0.0350	1	0.0350	1.707	n.s.
Décadas*Arrecife*Hábitat	0.0218	1	0.0218	1.063	n.s.
Épocas*Arrecife*Hábitat	0.0208	1	0.0208	1.013	n.s.
1*2*3*4	0.0001	1	0.0001	0.007	n.s.
Error	5.2556	256	0.0205		
Total	5.8886				

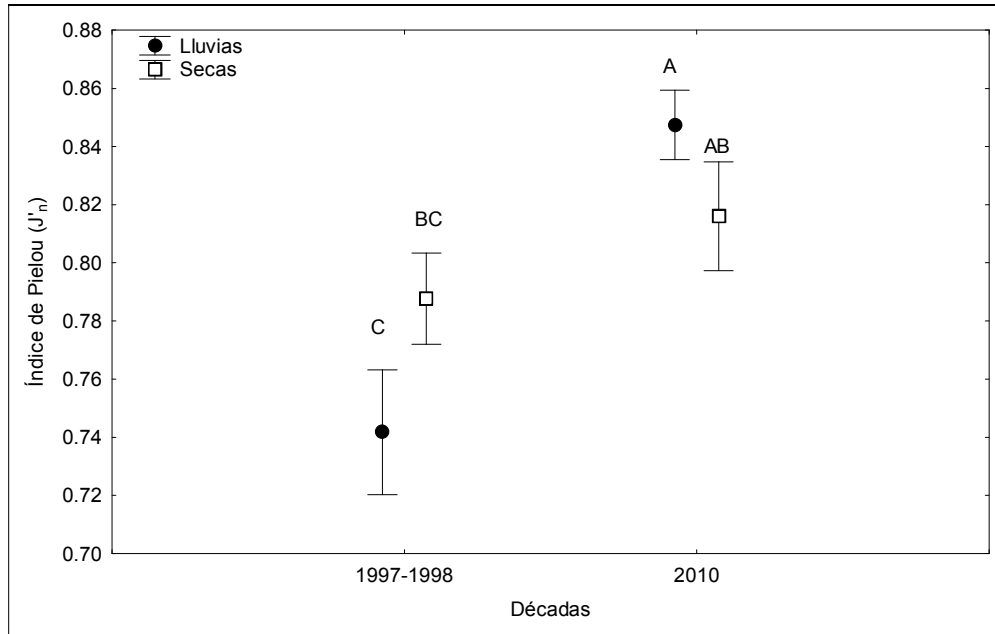


Figura 14. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre año de muestreo y estación climática para la variable índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010.

### 3.3 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010

#### 3.3.1 Abundancia

Según el análisis de varianza de tres vías hubo diferencias significativas en abundancia media entre estaciones climáticas, localidades y hábitats (Tabla 7). La abundancia media en la estación de secas ( $\bar{x}=45.80 \pm 3.030$ ) fue mayor que la abundancia media en la estación de lluvias ( $\bar{x}=36.75 \pm 1.831$ ). Por otro lado, la abundancia media en el frente frente arrecifal ( $\bar{x}=47.33 \pm 2.706$ ) fue mayor que la abundancia media en la laguna arrecifal ( $\bar{x}=35.22 \pm 2.229$ ). La prueba *post hoc* de Fisher mostró que las tres localidades comparadas forman dos grupos (Fig. 15) el primero con abundancias superiores, está compuesto por Xcalak ( $\bar{x}=48.84 \pm 4.334$ ) y Chahuaychol ( $\bar{x}=41.73 \pm$

2.384) y el segundo grupo de menor abundancia, formado solo por Mahahual ( $\bar{x}=33.25 \pm 1.776$ ) (Fig. 15).

Tabla 7. Análisis de varianza de tres vías para la abundancia de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Época</b>	5400.1	1	5400.1	7.0641	<b>&lt;0.01</b>
<b>2 Arrecife</b>	10722.6	2	5361.3	7.0133	<b>&lt;0.01</b>
<b>3 Hábitat</b>	9672.7	1	9672.7	12.6532	<b>&lt;0.001</b>
Época*Arrecife	1175.5	2	587.8	0.7689	n.s.
Época * Hábitat	78.5	1	78.5	0.1027	n.s.
Arrecife*Hábitat	1803.8	2	901.9	1.1798	n.s.
Época*Arrecife*Hábitat	655.7	2	327.9	0.4289	n.s.
Error	192641.2	252	764.4		
Total	222150.4				

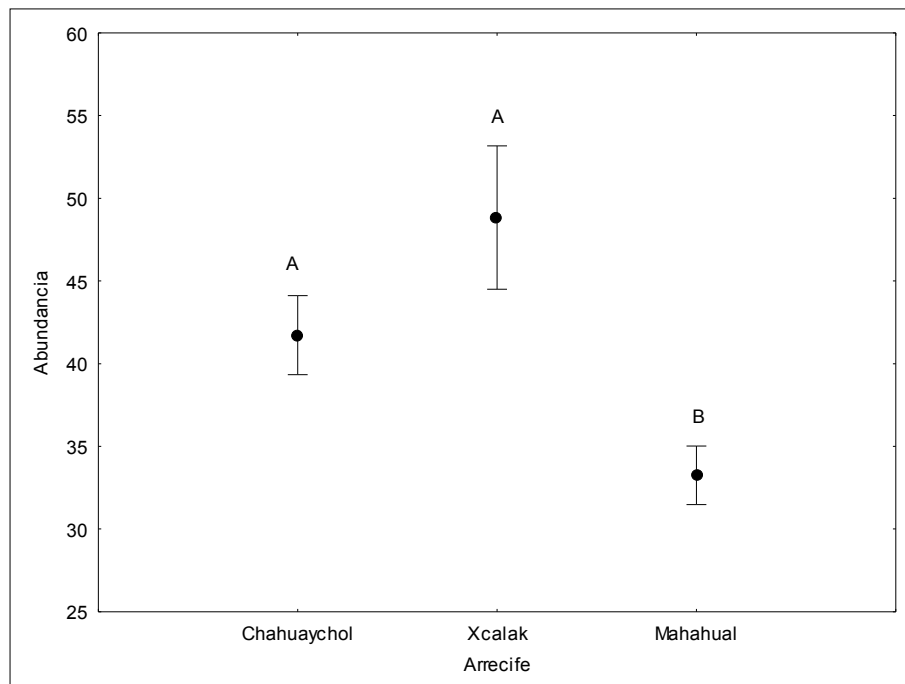


Figura 15. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la variable abundancia en 2010 para tres localidades Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

### 3.3.2 Biomasa

El análisis de varianza detectó diferencias significativas en biomasa media entre localidades (Tabla 8). Xcalak tuvo la biomasa media más alta ( $\bar{x}=49.61 \pm 6.017$ );

mientras que la menos media se registró en Mahahual ( $\bar{x}=21.55 \pm 3.950$ ). También se encontraron dos interacciones significativas; la primera entre estación climática y hábitat arrecifal; la segunda entre localidad y hábitat arrecifal (Tabla 8). Esto último permite atribuir efectos significativos a estación climática y hábitat; según la convención sobre las interacciones significativas (Zurr *et al.* 2007). La prueba *post hoc* para la primera interacción mostró diferencias significativas en biomasa media entre hábitats en la misma estación climática, *i.e.*, en la estación de secas, la biomasa media del frente arrecifal ( $\bar{x}= 29.95 \pm 2.625$ ) fue menor que la biomasa de la laguna arrecifal ( $\bar{x}= 43.71 \pm 8.667$ ) (Fig. 16). En cambio, en la estación de lluvias la biomasa en el frente arrecifal ( $\bar{x}=36.42 \pm 3.389$ ) fue mayor que en la laguna arrecifal ( $\bar{x}=22.54 \pm 4.071$ ) (Fig. 16). Se encontraron diferencias en biomasa media entre las estaciones climáticas para la laguna arrecifal, con mayor biomasa media en la temporada de secas ( $\bar{x}= 43.71 \pm 8.667$ ) que en la temporada de lluvias ( $\bar{x}=22.54 \pm 4.071$ ); mientras que, en el frente arrecifal la biomasa media no difirió significativamente entre estaciones climáticas (Fig. 16). La prueba *post hoc* para la segunda interacción detectó diferencias significativas en biomasa media entre la laguna arrecifal de Xcalak ( $\bar{x}=63.00 \pm 11.102$ ) con respecto a la biomasa media en las lagunas arrecifales de Chahuaychol ( $\bar{x}=16.65 \pm 2.032$ ) y Mahahual ( $\bar{x}=19.72 \pm 7.557$ ) (Fig. 17). Por su parte, la biomasa media en el frente arrecifal no mostró diferencias significativas entre localidades. Según la prueba, en Chahuaychol hubo diferencias en biomasa media entre la laguna arrecifal ( $\bar{x}=16.65 \pm 2.032$ ) y el frente arrecifal ( $\bar{x}=39.94 \pm 4.255$ ). Diferencias marcadas se observaron

también en Xcalak, con biomasa media en la laguna arrecifal ( $\bar{x}=63.00 \pm 11.102$ ) mucho mayor a la biomasa media en el frente arrecifal ( $\bar{x}=36.22 \pm 3.861$ ). Sin embargo, en Mahahual la biomasa media no difirió entre la laguna y el frente arrecifal (Fig. 17).

Tabla 8. Análisis de varianza de tres vías para la biomasa de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
1 Época	3566.9	1	3566.9	2.2416	n.s.
<b>2 Arrecife</b>	37751.1	2	18875.6	11.8625	<b>&lt;&lt;0.001</b>
3 Hábitat	0.3	1	0.3	0.0002	n.s.
Época*Arrecife	853.3	2	426.6	0.2681	n.s.
<b>Época * Hábitat</b>	12596.9	1	12596.9	7.9166	<b>&lt;0.01</b>
<b>Arrecife*Hábitat</b>	28003.1	2	14001.6	8.7994	<b>&lt;0.001</b>
Época*Arrecife*Hábitat	4618.4	2	2309.2	1.4513	n.s.
Error	400980.5	252	1591.2		
Total	488370.5				

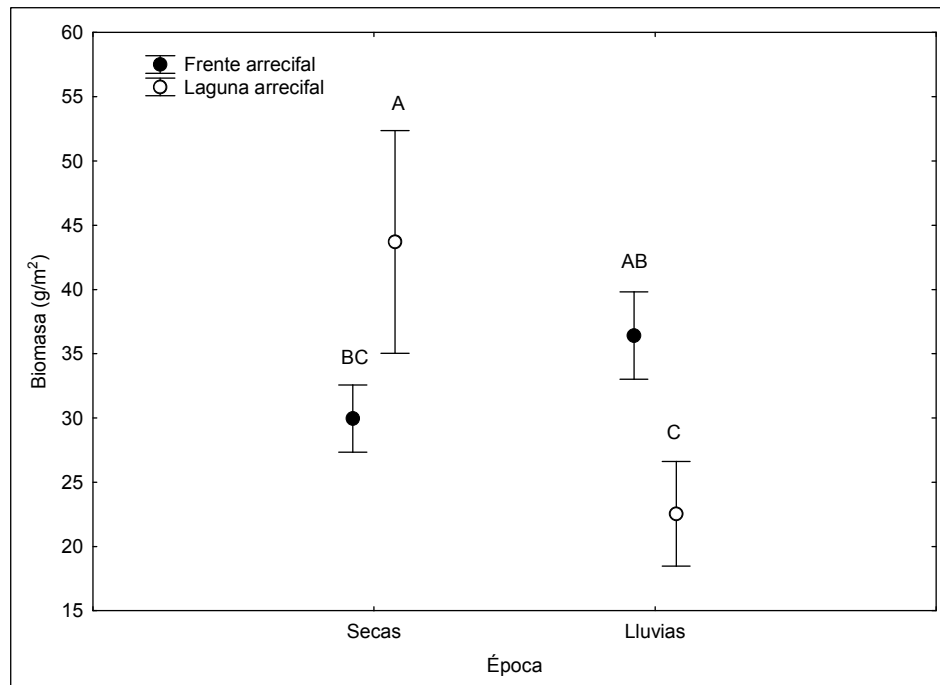


Figura 16. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre esatción climática y hábitat arrecifal para la variable biomasa en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

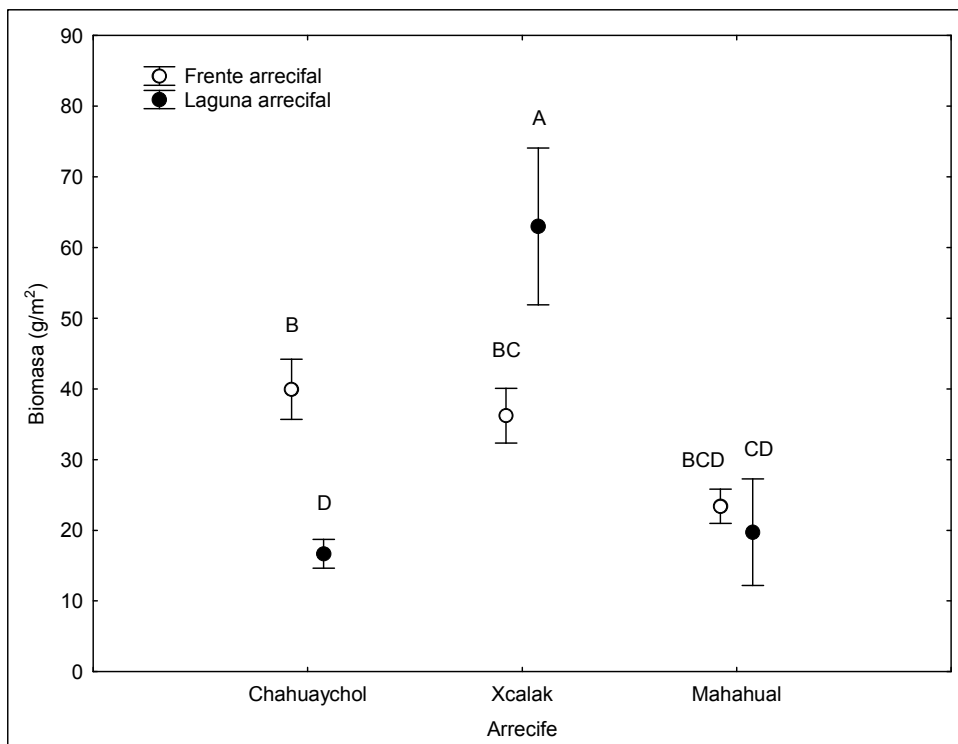


Figura 17. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal para la variable biomasa en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

### 3.3.3 Diversidad

El análisis de varianza de tres vías aplicado al índice de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) detectó diferencias significativas entre hábitats y una interacción significativa entre localidad y hábitat (Tabla 9). Lo último permite atribuir efectos significativos al factor localidad; según la convención sobre interacciones significativas (Zuur *et al.* 2007). La prueba *post hoc* de Fisher para la interacción mostró que los sitios comparados forman dos grupos (Fig. 18). El primero consta del frente arrecifal de tres localidades: Mahahual ( $\bar{x}=3.23 \pm 0.089$ ), Chahuaychol ( $\bar{x}= 3.18 \pm 0.107$ ) y Xcalak ( $\bar{x}= 2.98 \pm 0.130$ ), junto con las lagunas arrecifales de dos localidades: Chahuaychol ( $\bar{x}= 2.94 \pm 0.117$ ) y Xcalak ( $\bar{x}=$

2.97 ± 0.106) (Fig. 18). El segundo grupo está formado tan solo por la laguna arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}$ =2.42 ± 0.127) (Fig. 18).

Tabla 9. Análisis de varianza de tres vías para el índice de riqueza de Margalef (D'n) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	de Cuadrados medios	F	P
1 Época	1.179	1	1.179	2.164	n.s.
2 Arrecife	2.353	2	1.177	2.160	n.s
<b>3 Hábitat</b>	8.210	1	8.210	15.068	<b>&lt;0.001</b>
Época*Arrecife	3.143	2	1.572	2.884	n.s
Época * Hábitat	1.470	1	1.470	2.698	n.s
<b>Arrecife*Hábitat</b>	7.457	2	3.728	6.843	<b>&lt;0.01</b>
Época*Arrecife*Hábitat	1.030	2	0.515	0.945	n.s
Error	137.313	252	0.545		
Total	162.156				

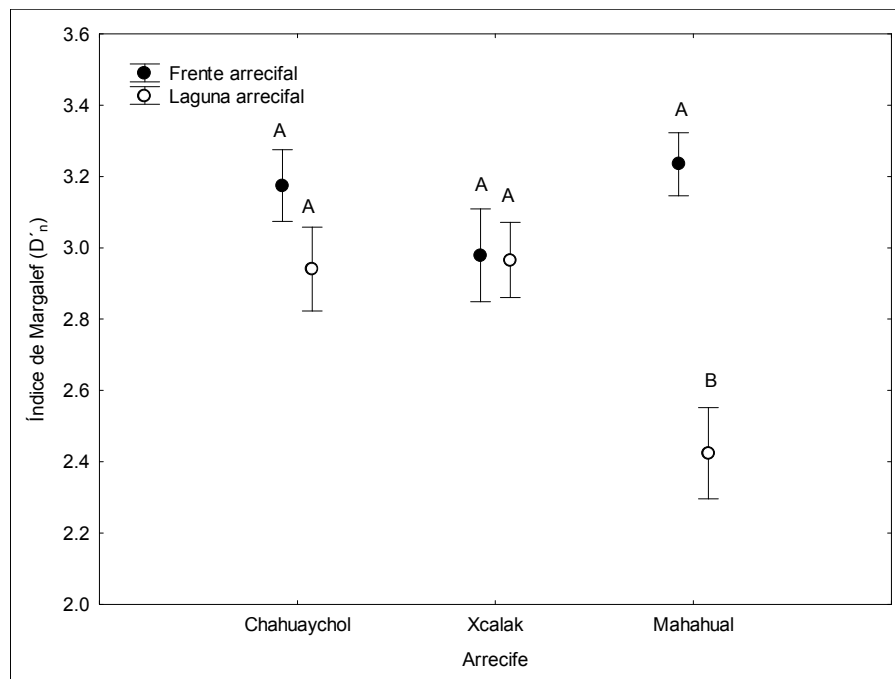


Figura 18. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat para el índice de riqueza de Margalef (D'n) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

El análisis de varianza para el índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) detectó diferencias significativas en diversidad media entre estaciones climáticas y hábitats arrecifales; además de dos interacciones significativas, una entre temporada climática y localidad; la otra entre localidad y hábitat (Tabla 10). Lo último permite atribuir efectos significativos a localidad; según la convención sobre interacciones significativas (Zuur *et al.* 2007). La prueba *post hoc* de Fisher para la primera interacción halló que en Xcalak la diversidad media en temporada de lluvias ( $\bar{x}=2.11 \pm 0.053$ ) difirió significativamente de la diversidad media en temporada de secas ( $\bar{x}=1.82 \pm 0.069$ ); sin embargo en Chahuaychol y Mahahual no hubo diferencias significativas en diversidad media entre estaciones climáticas (Fig. 19). En ambas estaciones, secas y lluvias, se observaron diferencias significativas en diversidad media entre Xcalak ( $\bar{x}=1.82 \pm 0.069$ ,  $\bar{x}=2.11 \pm 0.053$ , secas y lluvias respectivamente) y Mahahual ( $\bar{x}=1.99 \pm 0.055$ ,  $\bar{x}=1.93 \pm 0.071$ , secas y lluvias respectivamente) (Fig. 19). Para la segunda interacción la prueba *post hoc* de Fisher mostró que en Mahahual, la diversidad media del frente arrecifal ( $\bar{x}=2.16 \pm 0.038$ ) fue significativamente diferente a la diversidad media de la laguna arrecifal ( $\bar{x}=1.77 \pm 0.070$ ); en las dos localidades restantes, la diversidad media no tuvo diferencias significativas entre hábitats (Fig. 20). La diversidad media del frente arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=2.16 \pm 0.038$ ) resultó significativamente diferente a la diversidad media del frente arrecifal de Xcalak ( $\bar{x}=1.93 \pm 0.075$ ), mientras que la laguna arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=1.77 \pm 0.070$ ), difirió significativamente de la laguna arrecifal de Chahuaychol ( $\bar{x}=2.03 \pm 0.058$ ) y Xcalak ( $\bar{x}=2.00 \pm 0.054$ ) (Fig. 20).



Tabla 10. Análisis de varianza de tres vías para el índice de Shannon ( $H'_n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	de Grados libertad	de Cuadrados medios	F	P
<b>1 Época</b>	1.005	1	1.005	6.274	<b>&lt;0.05</b>
2 Arrecife	0.258	2	0.129	0.806	n.s.
<b>3 Hábitat</b>	0.716	1	0.716	4.471	<b>&lt;0.05</b>
<b>Época*Arrecife</b>	1.401	2	0.700	4.372	<b>&lt;0.05</b>
Época * Hábitat	0.269	1	0.269	1.678	n.s.
<b>Arrecife*Hábitat</b>	2.696	2	1.348	8.416	<b>&lt;0.001</b>
Época*Arrecife*Hábitat	0.060	2	0.030	0.186	n.s.
Error	40.367	252	0.160		
Total	46.771				

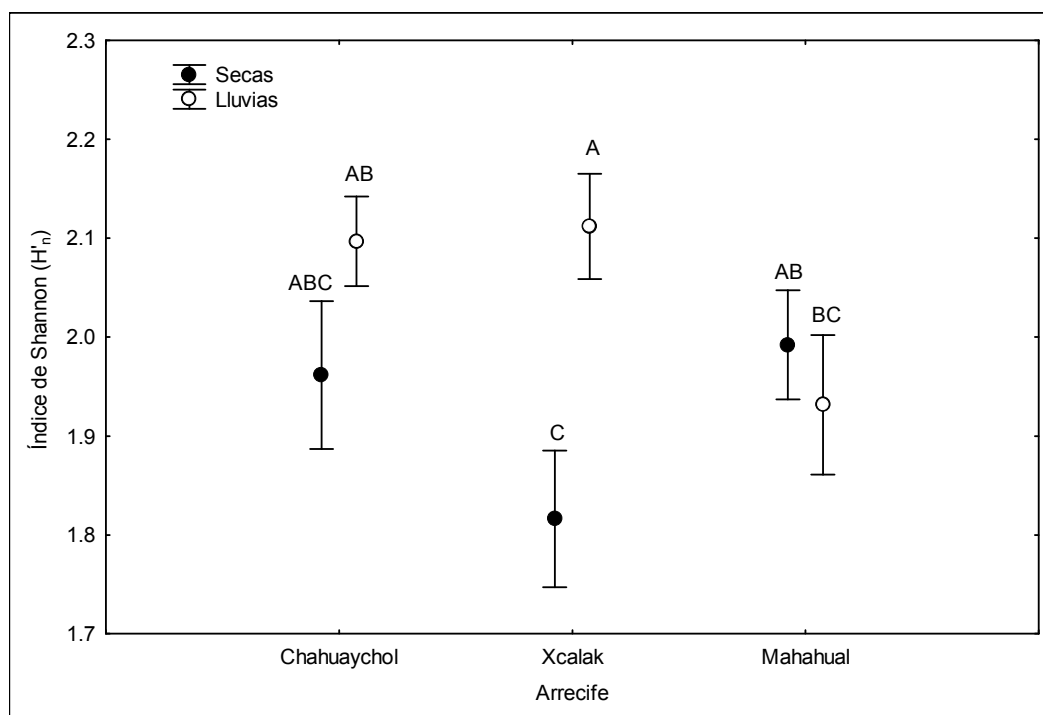


Figura 19. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y las estación climática del índice de diversidad de Shannon ( $H'_n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

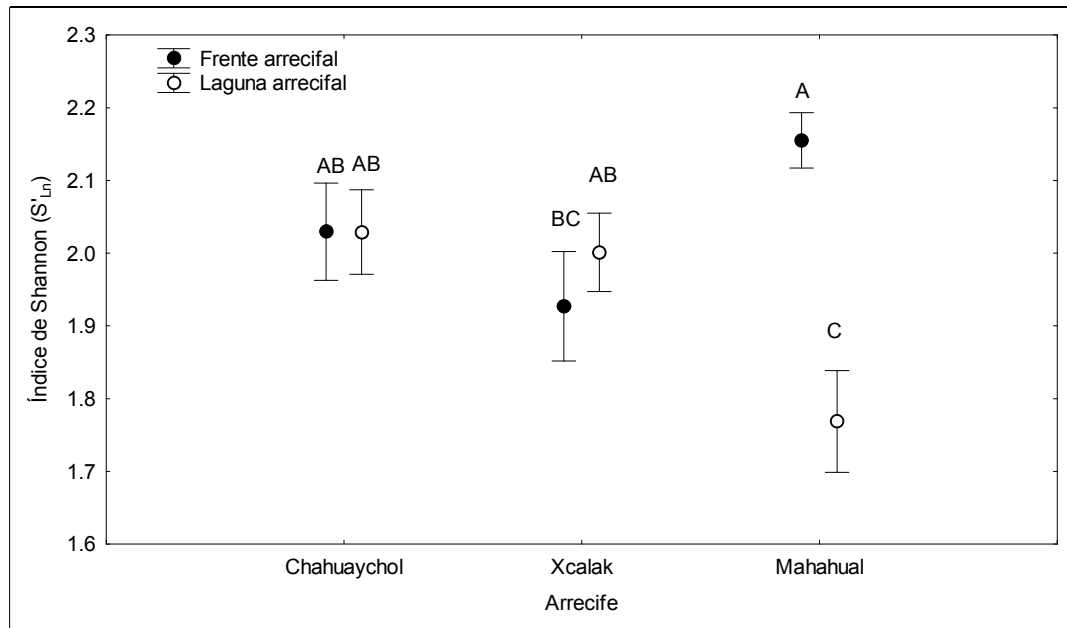


Figura 20. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal del índice de diversidad de Shannon ( $H'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Por otro lado, el análisis de varianza de tres vías para el índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) mostró diferencias significativas en las medias de equidad entre estaciones climáticas y hábitats (Tabla 11). También resultó significativa la interacción entre localidad y hábitat (Tabla 11). Esto último permite atribuir efectos significativos a localidad; según la convención sobre interacciones significativas (Zuur *et al.* 2007). La equidad media en la estación de lluvias ( $\bar{x}=0.85 \pm 0.008$ ) fue mayor a la equidad media de la estación de secas ( $\bar{x}=0.80 \pm 0.013$ ). La prueba *post hoc* de Fisher mostró que la equidad media del frente arrecifal de Mahahual ( $\bar{x}=0.86 \pm 0.011$ ) difirió significativamente de la equidad media del frente arrecifal de ambas localidades: Xcalak ( $\bar{x}=0.78 \pm 0.025$ ) y Chahuaychol ( $\bar{x}=0.79 \pm 0.023$ ). Sin embargo, la equidad media en la laguna arrecifal no presentó diferencias significativas entre las localidades: Chahuaychol, Xcalak y Mahahual (Fig. 21). La prueba también mostró que la equidad

media en la laguna arrecifal de Chahuaychol ( $\bar{x}=0.86 \pm 0.013$ ) difirió de la equidad media del frente arrecifal ( $\bar{x}=0.79 \pm 0.023$ ) mientras que los hábitats de Xcalak y Mahahual no presentaron diferencias (Fig. 21).

Tabla 11. Análisis de varianza de tres vías para el índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrados medios	F	P
<b>1 Época</b>	0.1698	1	0.1698	11.72	<b>&lt;0.001</b>
2 Arrecife	0.0874	2	0.0437	3.02	0.050677
<b>3 Hábitat</b>	0.0665	1	0.0665	4.59	<b>&lt;0.05</b>
Época*Arrecife	0.0426	2	0.0213	1.47	n.s.
Época * Hábitat	0.0005	1	0.0005	0.03	n.s.
<b>Arrecife*Hábitat</b>	0.0902	2	0.0451	3.11	<b>&lt;0.05*</b>
Época*Arrecife*Hábitat	0.0172	2	0.0086	0.59	n.s.
Error	3.6508	252	0.0145		
Total	4.1250				

\* El valor obtenido fue de 0.049.

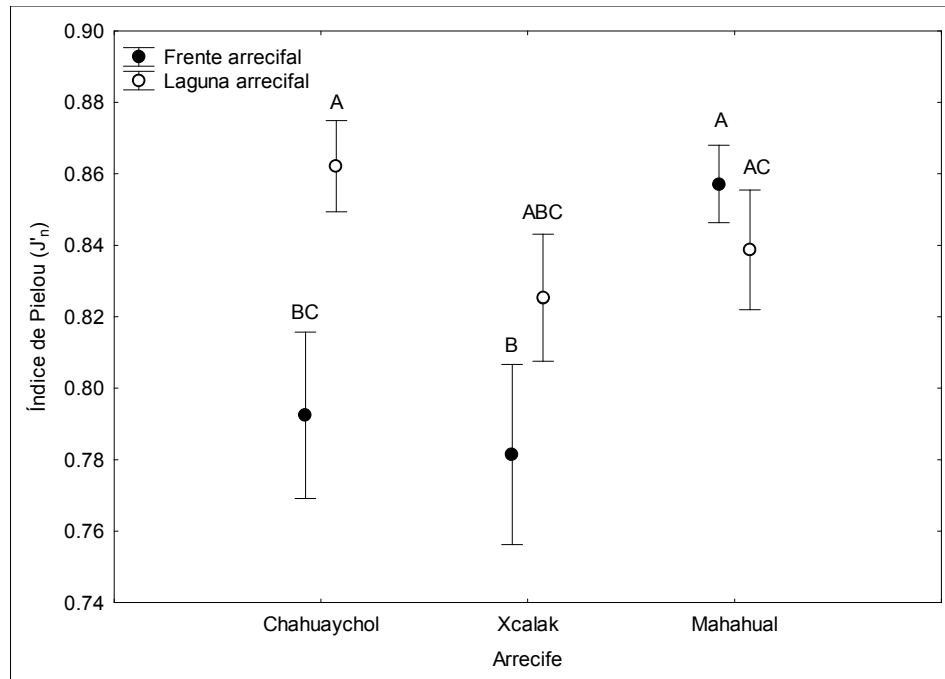


Figura 21. Grupos resultado de la prueba *post hoc* de Fisher para la interacción entre localidad y hábitat arrecifal del índice de equidad de Pielou ( $J'n$ ) en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010.

### 3.4 Variación espacio-temporal de abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010

#### 3.4.1 Abundancia

El análisis de varianza de dos vías para la abundancia de especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual y Chahuaychol, para 1997-1998 y 2010, detectó algunas diferencias significativas (Tabla 12). Tres especies fueron más abundantes en 1997-1998 que en 2010: *Epinephelus guttatus* ( $\bar{x}=0.28 \pm 0.016 > \bar{x}=0.23 \pm 0.007$ ), *Serranus tigrinus* ( $\bar{x}=0.36 \pm 0.029 > \bar{x}=0.28 \pm 0.018$ ) y *Holacanthus tricolor* ( $\bar{x}=0.46 \pm 0.037 > \bar{x}=0.30 \pm 0.021$ ). Sin embargo, seis especies resultaron ser más abundantes en la década actual comparada con la década pasada: *Cantherhines pullus* ( $\bar{x}=0.25 \pm 0.012 > \bar{x}=0.22 \pm 0.00$ ), *Pomacanthus arcuatus* ( $\bar{x}=0.30 \pm 0.021 > \bar{x}=0.24 \pm 0.009$ ), *H. flavolineatum* ( $\bar{x}=0.72 \pm 0.056 > \bar{x}=0.48 \pm 0.065$ ), *H. sciurus* ( $\bar{x}=0.74 \pm 0.073 > \bar{x}=0.53 \pm 0.045$ ), *Holacanthus ciliaris* ( $\bar{x}=0.24 \pm 0.010 > \bar{x}=0.22 \pm 0.00$ ) y *S. rubripinne* ( $\bar{x}=0.41 \pm 0.032 > \bar{x}=0.28 \pm 0.018$ ) (Tabla 12).

Algunas especies mostraron diferencias significativas en abundancia media con respecto a la localidad, siendo mayor su abundancia media en Chahuaychol que en Mahahual (Tabla 12). Éste fue el caso de *H. flavolineatum* ( $\bar{x}=0.75 \pm 0.075 > \bar{x}=0.45 \pm 0.040$ ) y *P. arcuatus* ( $\bar{x}=0.30 \pm 0.021 > \bar{x}=0.24 \pm 0.010$ ). Por el contrario *M. niger* fue más abundante en Mahahual que en Chahuaychol ( $\bar{x}=0.48 \pm 0.044 > \bar{x}=0.33 \pm 0.028$ ) (Tabla 12).

También hubo especies con interacción significativa entre año de muestreo y localidad con respecto a la variable abundancia (Tabla 12). Las especies con diferencias en la interacción entre estos factores fueron seis: *A. bahianus* presentó una mayor abundancia media en Chahuaychol en 1997-1998 ( $\bar{x}=1.23 \pm 0.111$ ) respecto de la encontrada ahí mismo en 2010 ( $\bar{x}=0.90 \pm 0.078$ ). Esta especie también tuvo diferencias en su abundancia media en 1997-1998 entre localidades, Chahuaychol ( $\bar{x}=1.23 \pm 0.111$ ) y Mahahual ( $\bar{x}=0.86 \pm 0.131$ ). *A. chirurgus* fue otra especie con diferencias en abundancia, con una media mayor en Chahuaychol ( $\bar{x}=0.46 \pm 0.070$ ) que en Mahahual ( $\bar{x}=0.27 \pm 0.024$ ) para la década pasada. Cabe destacar que esta misma especie presentó su mayor abundancia media en Chahuaychol en 2010 ( $\bar{x}=1.43 \pm 0.116$ ). Otra especie con interacción de estos factores fue *Cephalopholis fulva* cuya abundancia media en Chahuaychol fue mayor para 1997-1998 ( $\bar{x}=0.64 \pm 0.070$ ) que para 2010 ( $\bar{x}=0.30 \pm 0.029$ ). La abundancia media de *Ch. capistratus* en Mahahual durante 1997-1998 ( $\bar{x}=0.60 \pm 0.067$ ) fue mayor que la media en 2010 ( $\bar{x}=0.44 \pm 0.049$ ), sin embargo, en 1997-1998 la abundancia media de esta especie en Mahahual ( $\bar{x}=0.60 \pm 0.067$ ) fue mayor que la media en Chahuaychol ( $\bar{x}=0.38 \pm 0.043$ ). Finalmente, el pez loro *S. viride* resultó ser más abundante en el presente a diferencia de hace doce años en Chahuaychol ( $\bar{x}=1.05 \pm 0.089 > \bar{x}=0.49 \pm 0.052$ ). La comparación entre localidades mostró que hace doce años su abundancia media en Mahahual ( $\bar{x}=1.07 \pm 0.081$ ) era mayor que en Chahuaychol ( $\bar{x}=0.49 \pm 0.052$ ).

Por otra parte, hubo especies sin diferencias significativas en su abundancia media entre los distintos años de muestreo y en las diferentes localidades, por ejemplo: *Balistes vetula*, *Ch. ocellatus*, *Ch. striatus*, *H. plumieri*, *L. analis*, *L. apodus*, *L. mahogoni*, *L. synagris*, *Pomacanthus paru* y *Cephalopholis cruentata*.

### 3.4.2 Tallas

Con respecto a la talla máxima observada de las especies consideradas como indicadores en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010, el análisis detectó un par de diferencias significativas (Tabla 13). *Haemulon sciurus* alcanzó tallas mayores en 1997-1998 que en 2010. El valor de talla media más grande ( $\bar{x}=19.14 \pm 1.257$ ) se dio en el arrecife de Chahuaychol para la década pasada, mientras que el menor valor de talla media ( $\bar{x}=15.61 \pm 0.906$ ) se dio en el arrecife de Mahahual para el presente. La segunda diferencia significativa, aunque contraria a la anterior, fue para el pomacántido *H. tricolor* esta especie alcanzó tallas mayores en el presente a diferencia de hace doce años. El valor de talla media más grande ( $\bar{x}=18.60 \pm 1.833$ ) se registró en el arrecife de Mahahual en el presente, mientras que el valor de talla media menor ( $\bar{x}=12.57 \pm 1.459$ ) se reportó en el arrecife de Chahuaychol para la década pasada.

Las especies sin diferencias significativas con respecto a la talla máxima en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010 fueron, entre otras *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *C. cruentata*, *C. fulva*, *E. guttatus*, *E. striatus*, *H. flavolineatum*, *H. plumieri*, *H. ciliaris*, *L. apodus*, *M. niger*, *P. arcuatus*, *P. paru*, *S. rubripinne* y *S. viride*.

Tabla 12. Análisis de varianza de dos vías para la abundancia de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual y Chahuaychol para 1997-1998 y 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual y Cha: Chahuaychol.

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Acanthurus bahianus</i>	Años	0.090	1	0.090	0.101	0.751
	Arrecife	0.473	1	0.473	0.531	0.467
	Años*Arrecife	6.865	1	6.865	7.694	<b>&lt;0.01</b>
	Error	271.265	304	0.892		
	LSD Fisher					
	1990 Cha = 2010 Mah					
	2010 Mah = 2010 Cha = 1990 Mah					
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Años	0.000	1	0.000	0.003	0.960
	Arrecife	0.317	1	0.317	1.662	0.198
	Años*Arrecife	1.305	1	1.305	6.841	<b>&lt;0.01</b>
	Error	58.007	304	0.191		
	LSD Fisher					
	1990 Cah = 2010 Mah = 2010 Cha					
	2010 Mah = 2010 Cha = 1990 Mah					
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Años	2.190	1	2.190	2.376	0.124
	Arrecife	15.285	1	15.285	16.582	<b>&lt;&lt;0.0001</b>
	Años*Arrecife	5.644	1	5.644	6.123	<b>&lt;0.05</b>
	Error	280.221	304	0.922		
	Comparación de medias. Factor: Arrecife.					
	Cha > Xca					
	LSD Fisher					
<i>Cantherhines pullus</i>	2010 Cha > 1990 Cha = 1990 Mah = 2010 Mah					
	1990 Cha = 1990 Mah = 2010 Mah					
	Años	0.042	1	0.042	3.932	<b>&lt;0.05</b>

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
	Arrecife	0.013	1	0.013	1.217	0.271
	Años*Arrecife	0.013	1	0.013	1.217	0.271
	Error	3.274	304	0.011		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	2010 > 1990					
<i>Cephalopholis fulva</i>	Años	4.150	1	4.150	24.602	<<0.0001
	Arrecife	0.644	1	0.644	3.817	0.052
	Años*Arrecife	0.881	1	0.881	5.223	<0.05
	Error	51.280	304	0.169		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	1990 > 2010					
	LSD Fisher					
	1990 Cha > 2010 Cha					
	1990 Mah = 2010 Mah					
	2010 Cha = 2010 Mah					
<i>Chaetodon capistratus</i>	Años	0.033	1	0.033	0.128	0.720
	Arrecife	0.509	1	0.509	2.005	0.158
	Años*Arrecife	1.553	1	1.553	6.115	<0.05
	Error	77.231	304	0.254		
	LSD Fisher					
	1990 Mah = 2010 Cha					
	2010 Cha = 2010 Mah = 1990 Cha					
	1990 Mah > 2010 Mah					
	1990 Mah > 1990 Cha					
<i>Epinephelus guttatus</i>	Años	0.133	1	0.133	5.578	<0.05
	Arrecife	0.000	1	0.000	0.000	1.000
	Años*Arrecife	0.000	1	0.000	0.000	1.000
	Error	7.268	304	0.024		
	Comparación de medias. Factor: Años.					



<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
	1990 > 2010					
<i>Haemulon flavolineatum</i>	Años	4.408	1	4.408	8.095	<b>&lt;0.01</b>
	Arrecife	6.635	1	6.635	12.183	<b>&lt;0.001</b>
	Años*Arrecife	0.004	1	0.004	0.008	0.928
	Error	165.548	304	0.545		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	2010 > 1990					
	Comparación de medias. Factor: Arrecife.					
	Cha > Mah					
<i>Haemulon sciurus</i>	Años	3.622	1	3.622	6.320	<b>&lt;0.05</b>
	Arrecife	0.866	1	0.866	1.510	0.220
	Años*Arrecife	0.048	1	0.048	0.083	0.773
	Error	174.237	304	0.573		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	2010 > 1990					
<i>Holacanthus ciliaris</i>	Años	0.033	1	0.033	4.081	<b>&lt;0.05</b>
	Arrecife	0.008	1	0.008	1.020	0.313
	Años*Arrecife	0.008	1	0.008	1.020	0.313
	Error	2.484	304	0.008		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	2010 > 1990					
<i>Holacanthus tricolor</i>	Años	1.965	1	1.965	14.243	<b>&lt;0.001</b>
	Arrecife	0.015	1	0.015	0.108	0.743
	Años*Arrecife	0.224	1	0.224	1.625	0.203
	Error	41.945	304	0.138		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	1990 > 2010					
<i>Melichthys niger</i>	Años	0.335	1	0.335	1.608	0.206
	Arrecife	1.790	1	1.790	8.597	<b>&lt;0.01</b>

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	Años*Arrecife	0.047	1	0.047	0.224	0.636	
	Error	63.291	304	0.208			
	Comparación de medias: Arrecife.						
	Mah > Cha						
	Años	0.302	1	0.302	7.507	<b>&lt;0.01</b>	
	Arrecife	0.210	1	0.210	5.219	<b>&lt;0.05</b>	
	Años*Arrecife	0.134	1	0.134	3.346	0.068	
	Error	12.216	304	0.040			
	Comparación de medias. Factor: Años.						
	2010 > 1990						
Comparación de medias. Factor: Arrecife.							
Cha > Mah							
<i>Serranus tigrinus</i>	Años	0.605	1	0.605	6.508	<b>&lt;0.05</b>	
	Arrecife	0.022	1	0.022	0.234	0.629	
	Años*Arrecife	0.090	1	0.090	0.968	0.326	
	Error	28.243	304	0.093			
	Comparación de medias. Factor: Años.						
1990 > 2010							
<i>Sparisoma rubripinne</i>	Años	1.277	1	1.277	12.223	<b>&lt;0.001</b>	
	Arrecife	0.099	1	0.099	0.946	0.332	
	Años*Arrecife	0.009	1	0.009	0.088	0.767	
	Error	31.748	304	0.104			
	Comparación de medias. Factor: Años.						
2010 > 1990							
<i>Sparisoma viride</i>	Años	2.866	1	2.866	5.979	<b>&lt;0.05</b>	
	Arrecife	3.364	1	3.364	7.017	<b>&lt;0.01</b>	
	Años*Arrecife	10.721	1	10.721	22.366	<b>&lt;&lt;0.0001</b>	
	Error	145.724	304	0.479			
	Comparación de medias. Factor: Años.						

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
	2010 > 1990					
	Comparación de medias: Arrecife.					
	Mah > Cha					
	LSD Fisher					
	1990 Mah = 2010 Cha = 2010 Mah					
	1990 Mah > 1990 Cha					
	2010 Cha > 1990 Cha					

Tabla 13. Análisis de varianza de dos vías para las tallas máximas de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual y Cha: Chahuaychol.

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Haemulon sciurus</i>	Años	162.26	1	162.26	7.390	<b>&lt;0.01</b>
	Arrecife	19.65	1	19.65	0.895	0.346556
	Años*Arrecife	1.16	1	1.16	0.053	0.818462
	Error	2107.73	96	21.96		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	1990 > 2010					
<i>Holacanthus tricolor</i>	Años	215.741	1	215.741	8.5596	<b>&lt;0.01</b>
	Arrecife	20.478	1	20.478	0.8125	0.371715
	Años*Arrecife	5.245	1	5.245	0.2081	0.650244
	Error	1260.223	50	25.204		
	Comparación de medias. Factor: Años.					
	2010 > 1990					

### 3.5 Variación espacial de la abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010

#### 3.5.1 Abundancia

El análisis de varianza de una vía para las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak para 2010 detectó diferencias significativas en la abundancia de peces (Tabla 16). *A. bahianus* y *A. chirurgus* resultaron ser más abundantes en Mahahual ( $\bar{x}=1.43 \pm 0.078$  y  $\bar{x}=0.85 \pm 0.039$  respectivamente) que en Chahuaychol ( $\bar{x}=1.21 \pm 0.055$  y  $\bar{x}=0.78 \pm 0.024$  respectivamente) y Xcalak ( $\bar{x}=1.23 \pm 0.068$  y  $\bar{x}=0.78 \pm 0.024$ ), mientras que *A. coeruleus* fue más abundante en Chahuaychol ( $\bar{x}=1.62 \pm 0.094$ ) y Xcalak ( $\bar{x}=1.55 \pm 0.105$ ) que en Mahahual ( $\bar{x}=1.15 \pm 0.070$ ). Algunas especies como *H. flavolineatum* y *P. arcuatus* no mostraron diferencias de abundancia en Xcalak ( $\bar{x}=1.24 \pm 0.091$  y  $\bar{x}=0.74 \pm 0.015$  respectivamente) y Chahuaychol ( $\bar{x}=1.18 \pm 0.060$  y  $\bar{x}=0.74 \pm 0.17$  respectivamente), pero sí con respecto al arrecife de Mahahual ( $\bar{x}=0.95 \pm 0.045$  y  $\bar{x}=0.71 \pm 0.006$ ). De la misma manera sucedió con el pez león *Pterois volitans*, especie que no había sido detectada en el estudio anterior pero que en el presente estudio mostró diferencias de abundancia con respecto a los arrecifes, siendo mayor en Mahahual ( $\bar{x}=0.80 \pm 0.029$ ) que en Chahuaychol ( $\bar{x}=0.71 \pm 0.006$ ) y Xcalak ( $\bar{x}=0.72 \pm 0.008$ ). Otras especies fueron más abundantes en Xcalak a diferencia de Chahuaychol y Mahahual entre los cuales no hubo diferencias significativas en la abundancia. Éstas

fueron *M. niger* ( $\bar{x}=1.12 \pm 0.073 > \bar{x}=0.80 \pm 0.029 = \bar{x}=0.90 \pm 0.043$ ), *H. carbonarium* ( $\bar{x}=1.12 \pm 0.148 > \bar{x}=0.83 \pm 0.038 = \bar{x}=0.78 \pm 0.029$ ), *S. aurofrenatum* ( $\bar{x}=1.24 \pm 0.091 > \bar{x}=1.18 \pm 0.060 = \bar{x}=0.95 \pm 0.045$ ) y *S. rubripinne* ( $\bar{x}=0.96 \pm 0.041 > \bar{x}=0.85 \pm 0.030 = \bar{x}=0.84 \pm 0.034$ ). Por otro lado, *C. cruentata* resultó ser más abundante fuera del área protegida (Mahahual) que dentro de ella (Xcalak) ( $\bar{x}=0.76 \pm 0.020 > \bar{x}=0.71 \pm 0.00$ ). Finalmente, hubo especies cuya abundancia fue significativamente distinta entre las zonas protegidas, siendo mayor en Xcalak que en Chahuaychol para *C. fulva* ( $\bar{x}=0.88 \pm 0.035 > \bar{x}=0.78 \pm 0.025$ ) y *L. mahogoni* ( $\bar{x}=0.81 \pm 0.035 > \bar{x}=0.72 \pm 0.011$ ), y al contrario en el caso de *S. tigrinus*, más abundante en Chahuaychol que en Xcalak ( $\bar{x}=0.75 \pm 0.019 > \bar{x}=0.71 \pm 0.00$ ) (Tabla 14).

Hubo especies sin diferencias significativas en su abundancia entre localidades. Tal fue el caso, entre otras, de *Ch. capistratus*, *Ch. ocellatus*, *Ch. striatus*, *H. aurolineatum*, *H. plumieri*, *H. sciurus*, *L. analis*, *L. apodus*, *L. synagris*, *H. ciliaris*, *H. tricolor*, *P. paru* y *S. viride*.

### 3.5.2 Talla

Hubo algunas diferencias en la talla máxima de los peces considerados posibles indicadores entre Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010 (Tabla 15). Estas especies resultaron con mayores tallas en Xcalak que en Chahuaychol y Mahahual: *A. coeruleus* ( $\bar{x}=14.65 \pm 0.342 > \bar{x}=12.68 \pm 0.575 = \bar{x}=12.16 \pm 0.533$ ), *L. apodus* ( $\bar{x}=20.35 \pm 1.311 >$

$\bar{x}=16.66 \pm 1.163 = \bar{x}=14.53 \pm 0.773$ ) y *S. viride* ( $\bar{x}=22.45 \pm 0.862 > \bar{x}=18.72 \pm 1.23 = \bar{x}=17.87 \pm 1.00$ ).

Las especies de peces sin diferencias significativas en su talla máxima en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010 fueron, entre otras, *A. bahianus*, *C. cruentata*, *C. fulva*, *E. guttatus*, *H. flavolineatum*, *H. plumieri*, *H. sciurus*, *H. ciliaris*, *H. tricolor*, *M. niger*, *P. arcuatus*, *P. paru*, *P. volitans*, *S. coeruleus*, *S. aurofrenatum* y *S. rubripinne*.

Tabla 14. Análisis de varianza de una vía para la abundancia de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak para 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual, Xca: Xcalak y Cha: Chahuaychol.

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Acanthurus bahianus</i>	Arrecife	2.68	2	1.34	3.16	<0.05
	Error	117.15	276	0.42		
	LSD Fisher Mah>Xca=Cha					
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Arrecife	0.49	2	0.25	3.26	<0.05
	Error	20.78	276	0.08		
	LSD Fisher Mah>Xca; Mah=Cha; Xca=Cha					
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Arrecife	12.26	2	6.13	8.00	<0.001
	Error	211.66	276	0.77		
	LSD Fisher Cha=Xca>Mah					
<i>Cephalopholis cruentata</i>	Arrecife	0.11	2	0.05	3.15	<0.05
	Error	4.74	276	0.02		
	LSD Fisher Mah>Xca; Mah=Cha; Xca=Cha					
<i>Cephalopholis fulva</i>	Arrecife	0.55	2	0.27	3.43	<0.05
	Error	21.96	276	0.08		
	LSD Fisher Xca>Cha; Xca=Mah; Cha=Mah					
<i>Haemulon carbonarium</i>	Arrecife	6.23	2	3.11	4.17	<0.05
	Error	206.07	276	0.75		
	LSD Fisher Xca>Cha=Mah					
<i>Haemulon flavolineatum</i>	Arrecife	4.41	2	2.21	5.12	<0.01
	Error	118.97	276	0.43		
	LSD Fisher					

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Lutjanus mahogoni</i>	Xca=Cha>Mah					
	Arrecife	0.38	2	0.19	3.69	<0.05
	Error	14.04	276	0.05		
<i>Melichthys niger</i>	LSD Fisher					
	Xca>Cha; Xca=Mah; Cha=Mah					
	Arrecife	4.84	2	2.42	9.79	<0.001
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	Error	68.27	276	0.25		
	LSD Fisher					
	Xca>Mah=Cha					
<i>Pterois volitans</i>	Arrecife	0.26	2	0.13	3.49	<0.05
	Error	10.09	276	0.04		
	LSD Fisher					
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Xca=Cha>Mah					
	Arrecife	0.4218	2	0.2109	7.190	<0.001
	Error	8.0966	276	0.0293		
<i>Sparisoma rubripinne</i>	LSD Fisher					
	Mah>Xca=Cha					
	Arrecife	3.76	2	1.88	7.74	<0.001
<i>Serranus tigrinus</i>	Error	67.07	276	0.24		
	LSD Fisher					
	Xca>Mah=Cha					
<i>Serranus tigrinus</i>	Arrecife	0.87	2	0.43	3.75	<0.05
	Error	31.90	276	0.12		
	LSD Fisher					
<i>Serranus tigrinus</i>	Xca>Cha=Mah					
	Arrecife	0.09	2	0.05	3.22	<0.05
	Error	4.02	276	0.01		
	LSD Fisher					
	Cha>Xca; Cha=Mah; Mah=Xca					



Tabla 15. Análisis de varianza de una vía para las tallas máximas de las especies de peces consideradas posibles indicadores en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak para 2010. Sólo se presentan los indicadores con diferencias significativas. Mah: Mahahual, Xca: Xcalak y Cha: Chahuaychol.

<b>Especie indicadora</b>	<b>Fuentes de variación</b>	<b>S.C.</b>	<b>g.l.</b>	<b>C.M.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Arrecife	183.10	2	91.55	6.125	<b>&lt;0.01</b>
	Error	2466.30	165	14.95		
	LSD Fisher					
	Xca> Cha=Mah					
<i>Lutjanus apodus</i>	Arrecife	234.79	2	117.39	7.2228	<b>&lt;0.01</b>
	Error	585.11	36	16.25		
	LSD Fisher					
	Xca> Cha=Mah					
<i>Sparisoma viride</i>	Arrecife	672.23	2	336.12	6.064	<b>&lt;0.01</b>
	Error	8702.14	157	55.43		
	LSD Fisher					
	Xca> Cha=Mah					

## 4. Discusión

### 4.1 Composición y estructura de la comunidad de peces

La región zoogeográfica del Caribe comprende los arrecifes del mar Caribe, Bermuda, Bahamas, Florida y Golfo de México. Los arrecifes coralinos de esta región son muy similares en la composición de sus especies y características generales de desarrollo, debido a la alta conectividad del sistema hidrológico del Caribe (Jordán 1993; Murdoch y Aronson 1999; Andréfouet *et al.* 2002), pero se distinguen unos de otros por su fisiografía y la abundancia específica, lo que resulta en un patrón de zonación particular para cada uno de ellos (Gutiérrez-Carbonell *et al.* 1993).

La descripción más simple de la estructura de la comunidad es la lista de las especies que la componen (Castro-Pérez 1998). En este trabajo se reportan 124 especies (Tabla 1). Para el Caribe mexicano se han reportado entre 79 y 393 especies de peces arrecifales, en diferentes áreas y escalas y con distintos criterios y métodos, entre los años 1988 y 2007 (Garduño-Andrade 1988, Macías-Ordóñez 1991, Díaz-Ruiz 1992, Burgos-Legorreta 1992, Gutiérrez-Carbonell *et al.* 1993, Carranza-Sánchez *et al.* 1994, Schmitter-Soto *et al.* 1995, Salazar-Murguía 1997, Castro-Pérez 1998, Arias-González 1998, Núñez-Lara y Arias-González 1998, Schmitter-Soto *et al.* 1998, 2000, Núñez-Lara *et al.* 2003, Loreto *et al.* 2003, Schmitter-Soto *et al.* 2007).

Las especies que contribuyeron en un 80% a la abundancia íctica se muestran en la figura 5 y pertenecen a las familias Labridae, Pomacentridae, Acanthuridae, Scaridae, Haemulidae y Lutjanidae: son abundantes y de amplia distribución en arrecifes de otras regiones del mundo (Choat y Bellwood 1991, Sale 1991, Williams 1991).

Considerando la abundancia íctica para la zona de estudio, la mayoría de los autores (Aguilar-Perera y Aguilar-Dávila 1993, Carranza-Sánchez *et al.* 1994, Salazar-Murguía 1997, Schmitter-Soto *et al.* 1995, 1998, Núñez-Lara y Arias-González 1998 y Loreto *et al.* 2003) han encontrado que estas familias son las más abundantes. Sin embargo, los estudios de Garduño-Andrade (1988) y Núñez-Lara *et al.* (2003) también reportan a la familia Serranidae como una de las más abundantes. Esta diferencia podría deberse a que Garduño-Andrade (1988) fue uno de los primeros en reportar la distribución de la ictiofauna en los arrecifes del Caribe mexicano, en tiempos en los que los arrecifes aun no presentaban evidencias de estrés y degradación por impactos humanos principalmente pesca, turismo y remoción de la vegetación costera (García-Salgado *et al.* 2006, Hiraes 2009). En el caso de Núñez-Lara *et al.* (2003), la diferencia podría ser la escala de trabajo analizada, los hábitats estudiados y el tipo de protección arrecifal; estos autores analizaron comunidades de peces en trece arrecifes del Caribe mexicano: Punta Nizuc, Puerto Morelos, Punta Maroma, Akumal, Boca Paila, Yuyum-Xamach, Punta Allen, Punta Herrero, Tampalam, El Placer, Mahahual, Chahuaychol y Xcalak. Además, en cada uno de ellos evaluaron diversos hábitats ubicados desde la costa hasta la pendiente arrecifal. Dado que la cobertura de coral se incrementa de la laguna hacia la cresta y alcanza su mayor abundancia y diversidad hacia el frente y la pendiente arrecifal, puede esperarse entonces que la abundancia y diversidad íctica sea mayor en estos estudios. Finalmente, varios de los arrecifes estudiados pertenecen a Áreas Naturales Protegidas, lo que podría ser un factor positivo para el resguardo de especies de importancia comercial tales como los serránidos.

De las familias consideradas como abundantes un grupo numeroso de especies que destacaron por su abundancia y frecuencia fueron los Pomacentridae. Son

residentes del arrecife, ya que guardan un estrecho contacto con determinados refugios o microhábitats. Los pomacéntridos realizan breves movimientos por la columna de agua para alimentarse, pero a la menor señal de peligro regresan inmediatamente a sus refugios (Claro 1994); además, presentan agresividad marcada, cambio de coloración con la edad, carencia de migraciones y hábitats en extremo restringidos (Acero 1978). Con respecto a su alta abundancia, algunos autores han señalado que el número de orificios en las formaciones arrecifales presentan el factor más importante en la variación de la abundancia de esta especie (Roberts y Ormond 1987).

También los peces de la familia Acanthuridae y Scaridae han sido reconocidos como dominantes y residentes en los ambientes arrecifales, ya que los utilizan como refugio y como base alimentaria a la vez, e incluso en algunos casos como zona de reproducción (Williams 1991, Claro 1994). Por lo general, estas especies se mueven todo el día por el arrecife, en su actividad de forrajeo, y por la noche se refugian en sus oquedades. Tanto cirujanos como loros presentan estrategias defensivas, las cuales consisten en huir rápidamente entre los corales; además, los cirujanos en ocasiones forman densos cardúmenes (Claro 1994).

Por otro lado, este estudio coincide con la mayoría de los autores (Garduño-Andrade 1988, Carranza-Sánchez *et al.* 1994, Salazar-Murguía 1997, Schmitter-Soto *et al.* 1995, 1998, Núñez-Lara y Arias-González 1998, Núñez-Lara *et al.* 2003 y Loreto *et al.* 2003) en la conclusión de que las especies dominantes en arrecifes costeros son: *Thalassoma bifasciatum*, *Clepticus parrae*, *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus* y *Acanthurus coeruleus*; sin embargo, no es así en Banco Chinchorro, donde la mayor abundancia corresponde a *Chromis multilineata*, *Acanthurus chirurgus* y *Scarus*

*taeniopterus*, lo cual podría deberse a una mayor complejidad estructural (Núñez-Lara y Arias-González 1998).

De todas las especies registradas como abundantes, *Th. bifasciatum* fue la principal. Esto concuerda con Randall (1967), quién mencionó que esta especie está considerada como uno de los componentes más importantes de las comunidades de peces costeros. Ello podría deberse a que este lábrido presenta amplitud en sus hábitos alimenticios, sociales y reproductivos (Fitch y Shapiro 1990). Esta especie ayuda a controlar el parasitismo de los peces en las zonas costeras, al alimentarse de isópodos y otros ectoparásitos de peces mayores (Federn 1996).

#### **4.2 Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010**

En este trabajo, al igual que en el de Schmitter-Soto *et al.* (2007), se reporta un mayor número de individuos para 2010 que para 1997-1998. Con respecto a la biomasa, no existieron diferencias a nivel interdecadal, contrario a lo que encontraron Schmitter-Soto *et al.* (2007). Es importante mencionar que en este estudio se consideran solamente Mahahual y Chahuaychol, mientras que en el estudio de Schmitter-Soto *et al.* (2007) se consideraron cuatro arrecifes; sin embargo el resultado obtenido es similar en los dos casos. Para explicar estos resultados debemos de tomar en cuenta eventos que se han suscitado a lo largo de los años. En primera instancia, en 1998 y 2000 ocurrieron eventos de blanqueamiento en los arrecifes de todo el mundo (Hughes *et al.* 2003, Bellwood y Hughes 2004, Mumby *et al.* 2006); en 1998 se dio el impacto del huracán “Mitch” en la zona de estudio (Núñez-Lara *et al.* 2003, Steneck y Lang 2003, Mumby

2006); en 1999 hubo un brote de enfermedades posteriores al blanqueamiento (Steneck y Lang 2003); en 2000-2001 se construyó un muelle en Mahahual (Núñez-Lara *et al.* 2003, Daltabuit 2006); finalmente, en el 2007 llegó el huracán Dean (Núñez-Lara *et al.* 2003, Steneck y Lang 2003, Arias-González 2009). Todos estos eventos naturales y antropogénicos han afectado de manera directa los arrecifes estudiados en un período relativamente corto. Sin embargo, para 2008 se reporta un incremento de 5% en la cobertura coralina (Arias-González 2009), con el consiguiente incremento leve en la abundancia y biomasa de los peces, lo cual coincide con nuestros resultados.

Los hábitats externos (frente arrecifal) tuvieron mayor abundancia y biomasa que el hábitat interno (laguna arrecifal); además, el frente arrecifal de la década pasada presentó un valor más alto de abundancia con respecto a 2010; este resultado concuerda con el de Schmitter-Soto *et al.* (2007). Esto se debe a que en el frente arrecifal existe una mayor disponibilidad de espacios, los cuales podrían funcionar como refugios en las diferentes zonas morfológicas del arrecife; además, existe una extensa cobertura en componentes bióticos igualmente diversos. Por lo tanto, los requerimientos de alimento y refugio no son factores limitantes en estas zonas (Galzin 1998). Según algunos autores (Carpenter *et al.* 1981, Bell y Galzin 1984, Miller *et al.* 2000 y Jones *et al.* 2004), las áreas cubiertas por corales de estructura compleja tienen mayor número de especies de peces que las áreas en las que los corales presentan pobre crecimiento.

En los índices de riqueza de Margalef ( $D'n$ ) y diversidad de Shannon ( $H'n$ ), se encontró un efecto significativo de la interacción entre los factores año (década), localidad y hábitat, mientras que el índice de Pielou ( $J'n$ ) respondió a la interacción entre los factores década y estación climática. Esto es contrario a lo reportado por

Schmitter-Soto *et al.* (1995), quienes no detectaron diferencias significativas de  $D'$ ,  $H'$  y  $J'$  entre las diferentes localidades estudiadas; Schmitter-Soto *et al.* (2007) encontraron diferencias significativas sólo de  $D'$  entre las estaciones climáticas.

Es importante destacar que la riqueza y diversidad reportadas aquí para la laguna arrecifal de Mahahual y en el frente arrecifal de Chahuaychol no cambiaron entre los años de muestreo (baja la primera y alta la segunda); sin embargo, la riqueza y diversidad reportada para 2010 en la laguna arrecifal de Chahuaychol y el frente arrecifal de Mahahual es mayor a la de hace una década. Aquí también es clara la diferencia de riqueza de especies entre el frente arrecifal y la laguna arrecifal. Por lo que respecta a la equidad, las especies censadas en las distintas épocas climáticas para 2010 se encuentran distribuidas con mayor homogeneidad que las especies censadas una década atrás.

Al respecto, podemos decir que las escalas definidas para este estudio mostraron patrones claros en los diferentes atributos estudiados para la comunidad de peces arrecifales. A lo largo de los años, diversos estudios han tratado de establecer los principios generales que determinan la alta diversidad de peces en los ecosistemas tropicales. La hipótesis es que la estructura de las comunidades está influenciada tanto por factores estocásticos como determinísticos, mismos que pueden ser el resultado de la combinación de procesos aleatorios, como la alta depredación larval, y determinísticos que influyen en el asentamiento postlarval y la interacción de los peces en el propio arrecife (competencia o depredación) (Claro 1984). Bajo este punto de vista, la influencia de factores bióticos o abióticos, como las características ambientales, juegan un papel importante en la composición de especies y estructura de las comunidades de peces arrecifales (Núñez-Lara 1998).

Un componente adicional que explica la alta diversidad y abundancia de especies es el ambiente arrecifal en sí mismo (Bell y Galzin 1984). La heterogeneidad de cada zona o hábitat es producto de un fraccionamiento físico, definido por la morfología de los corales y las comunidades bénticas (Nuñez-Lara 1998); esta composición del hábitat es determinante en los peces arrecifales, ya que influye en las interacciones de competencia y depredación (Hixon 1991). Una alta complejidad estructural provee más refugios y recursos, los cuales podrían reducir la competencia (MacArthur y Levins 1967) y reduce también la depredación, pues provee refugios a las presas, disminuyendo la probabilidad de encuentro entre el depredador y su presa (Murdoch y Oeten 1975). Es así que la complejidad estructural juega un papel crucial en la estructura y composición en los ensamblajes de peces (Claro 1994, Almany 2004 *a, b*).

#### **4.3. Variaciones espacio-temporales de abundancia, biomasa y diversidad de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010**

La degradación de los hábitats y la disminución de la biodiversidad son sin duda una de las principales causas de la crisis ambiental mundial. En las zonas tropicales, el calentamiento global, la contaminación ambiental y la sobre-pesca amenazan la integridad de los arrecifes de coral y su capacidad para proporcionar bienes y servicios de los cuales el bienestar humano depende (Nyström *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001, Gardner *et al.* 2003, Hughes *et al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003, Mumby *et al.* 2006). Para mantener la resiliencia de los ecosistemas de arrecifes de coral, se han creado Áreas Marinas Protegidas (AMP) en todo el mundo, con el objetivo de proteger a las especies y sus hábitats (Mumby 2006). Se sabe que las AMP tienen efectos positivos en las



comunidades de peces, tales como el aumento en la abundancia, biomasa y densidad de los organismos (Mora *et al.* 2006, Kopp *et al.* 2010).

En cuanto al número de especies se encontraron datos interesantes, ya que la mayor abundancia se reporta para los arrecifes ubicados dentro de las zonas protegidas. Esto concuerda con la teoría de las reservas marinas, según la cual, la abundancia de peces será mayor dentro de las reservas, debido a la protección, y menor fuera de ellas debido a la presión por pesca (Francini-Filho y Moura 2008).

Así mismo, Xcalak tuvo mayor biomasa que Mahahual. Diversos modelos sugieren que la biomasa, en general, debe aumentar como consecuencia de que la reserva esté en protección (Polacheck 1990, DeMartini 1993, Man *et al.* 1995). Al mismo tiempo, las reservas benefician a los arrecifes circundantes por la exportación de biomasa a través de dos mecanismos distintos: por efecto de dispersión, el cual se da a través de la emigración de juveniles y adultos, y por efecto de reclutamiento, es decir las exportaciones netas de los huevos y larvas pelágicas (Gell y Callum 2003, Halpern 2003, Willis *et al.* 2003, Francini-Filho y Moura 2008). Se espera que el efecto de dispersión opere a pequeñas escalas espaciales en decenas de unos pocos cientos de metros, dependiendo de la movilidad de las especies y de la conectividad con el hábitat, mientras que el efecto de reclutamiento debe operar a amplias escalas espaciales, por lo general decenas de kilómetros, dependiendo de la capacidad de dispersión de las larvas pelágicas y los patrones de las corrientes oceánicas (Gell y Callum 2003, Francini-Filho y Moura 2008).

Algunos estudios como los de Polunin y Roberts (1993) y Halpern (2003), se han dedicado a evaluar atributos de las comunidades de peces, tales como densidad, biomasa, tamaño de los organismos y diversidad, para determinar qué efecto tienen las

áreas protegidas sobre la conservación del ecosistema. Los resultados han sido satisfactorios, pues indican que las reservas presentan valores de densidad, biomasa, tamaño de los organismos y diversidad significativamente más altos, comparadas con sitios fuera de las zonas protegidas.

En cuanto a los hábitats, hubo claras diferencias con respecto a una mayor abundancia en el frente arrecifal comparada con la laguna arrecifal. En este sentido, según Claro (1994), la distribución y abundancia de los peces en la plataforma continental está determinada, fundamentalmente, por el conjunto de condiciones ambientales y por las diferentes facultades adaptativas que tienen las especies al medio, lo cual determina su posición en la comunidad. De esta manera, la variabilidad de las condiciones ambientales en las aguas tropicales conduce a un proceso adaptativo: algunas especies pueden abarcar una amplia gama de hábitats (euritopía) o se limitan a un hábitat característico del medio (estenotopía).

Con respecto a la biomasa, en las distintas épocas climáticas los hábitats de frente arrecifal no tuvieron diferencias significativas, pero las lagunas arrecifales sí. Este resultado no coincide con lo reportado por Schmitter-Soto *et al.* (1998), quienes encontraron una diferencia clara entre las épocas climáticas, siendo mayor en la época de lluvias que en la de secas.

En los tres arrecifes sucedió lo mismo: los frentes arrecifales no cambiaron, pero las lagunas sí, siendo la laguna de Xcalak donde se encontró mayor biomasa; las lagunas de los otros dos arrecifes no presentaron diferencias. Este resultado es muy satisfactorio, ya que la laguna de Xcalak tuvo mayor biomasa que cualquiera de los otros sitios. Al respecto, Carranza-Sánchez *et al.* (1994) reportaron que, de las 13 regiones estudiadas en el PNAX, Xcalak presentó la mayor riqueza y diversidad

específica. A pesar de no haber estimado la biomasa, estos resultados nos revelan diferencias entre las zonas del PNAX.

Las tres localidades analizadas presentan los mayores valores de riqueza de especies en su hábitat de frente arrecifal, y las lagunas arrecifales tuvieron la menor riqueza. Este resultado concuerda con Carranza-Sánchez *et al.* (1994), quienes mencionaron que la riqueza aumenta hacia el frente arrecifal. Además, es bien reconocido que en los arrecifes del Caribe mexicano la laguna arrecifal tiene gran cobertura de arena, pastos y cobertura algal, mientras que, el frente arrecifal se caracteriza por presentar gran cobertura coralina y una alta complejidad estructural. Esta última variable es una de las más importantes en determinar la estructura de la comunidad de peces de arrecifes (Núñez-Lara y Arias-González 1998).

El frente arrecifal de Mahahual fue más diverso que los otros frentes arrecifales, mientras que, a nivel de laguna arrecifal, las de los arrecifes protegidos fueron más diversas que las del sitio no protegido. Este resultado concuerda con lo reportado por Arias-González (1998), quien encontró que Mahahual era más diverso que los demás arrecifes estudiados. La equidad fue mayor en la época de lluvias que en la época de secas. Así también, el frente arrecifal de Mahahual resultó con mayor equidad que los frentes arrecifales de los demás sitios, mientras que la laguna arrecifal no mostró diferencias entre sitios.

Así pues, en este estudio se encontraron diferencias en abundancia, biomasa, riqueza, diversidad y equidad a las diferentes escalas espacio-temporales estudiadas para tres localidades consideradas con diferente grado de impacto antropogénico. Esto coincide con resultados como los de Gutiérrez-Carbonell *et al.* (1993), quienes también observaron una gran diferencia con las zonas someras y protegidas (laguna arrecifal)

en los arrecifes de la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Castro-Pérez (1998) demostró lo mismo en Mahahual, y Núñez-Lara (2003) también, en trece arrecifes del Caribe mexicano. Se encontró que la profundidad y el porcentaje de sustrato arenoso explicaban gran parte de las variaciones en la comunidad de peces en la laguna arrecifal con respecto al frente arrecifal.

Las variaciones observadas pueden ser explicadas de manera general como una función de la variación en la estructura del hábitat y las relaciones específicas de las especies (Jones y Syms 1998). Los patrones de variación espacial en la composición de la comunidad de peces han sido asociados con características estructurales del hábitat como la profundidad (Jones 1987) y complejidad estructural (Núñez-Lara y Arias-González 1998), así como a procesos bióticos locales de depredación y competencia (Hixon y Webster 2002).

Así también, se sabe que los factores abióticos que causan perturbaciones en los lugares someros tienen menor efecto con el aumento de la profundidad, manifestándose en un cambio en la composición de especies, ya que con el aumento de cobertura coralina incrementa también la riqueza específica. El hábitat de frente arrecifal es físicamente más estable; por lo tanto, las interacciones biológicas, tales como la competencia por sustrato disponible y la depredación, pudieran tener mayor importancia en la estructuración de la comunidad (Gutierrez-Carbonell *et al.* 1993).

Se esperaba que Mahahual estuviera más alterado como consecuencia de las diversas actividades antropogénicas desarrolladas en el área. Sin embargo, este arrecife mostró valores altos de diversidad, riqueza y equidad, y sólo se vio un tanto deteriorado en su hábitat de laguna arrecifal. Ahí se desarrolla el grueso de la actividad turística. Este resultado podría deberse a que la resiliencia de Mahahual es mayor a la

de otros arrecifes como el de Xcalak y Chahuaychol, debido a que se encuentra protegido por el atolón de Banco Chinchorro (Maldonado-Gasca 1998, Ruíz-Zarate *et al.* 2003), el cual, además de ofrecerle una protección física contra huracanes, también pudiera ser un proveedor de material genético nuevo (Santos-Rodríguez 2002).

La laguna arrecifal de Mahahual se comportó de manera muy distinta a la de su frente arrecifal. Por esta razón, podemos decir que ésta ha sufrido en mayor grado un impacto antropogénico. Esto puede deberse a que los arrecifes someros son más susceptibles a impactos, tanto por fenómenos meteorológicos como antropogénicos. En el intervalo entre los muestreos de 1997-1998 y 2010 se presentaron los huracanes Mitch de 1998 y Dean de 2007 (Mumby 2006), además de la construcción del muelle de cruceros de Mahahual (inaugurado en 2001), el dragado para el paso de lanchas y los impactos que los mismos turistas hacen directamente en el arrecife, como la extracción de organismos bénticos (Santos-Rodríguez 2002), la resuspensión de sedimentos y el maltrato físico a los corales, producto de golpeteo con aletas, manos y pies (obs. pers.).

Las áreas naturales protegidas, al igual que Mahahual, presentaron valores de riqueza, diversidad y equidad altos. Sin embargo, fueron más altos los valores de Chahuaychol que los de Xcalak. Se ha considerado a Chahuaychol como un arrecife muy saludable, con alta cobertura de coral vivo (escleractínios) y una proporción de algas pardas relativamente baja, así como predominio de algas calcáreas como *Halimeda*, formadoras de arrecifes (Hernández-Landa 2001, Ruíz-Zarate *et al.* 2003). Aunado a esto, este arrecife se ha protegido naturalmente debido a que hay una población humana de baja densidad en el área. Además, la distancia que lo separa de Mahahual y Xcalak es considerable, por lo que no es muy redituable explotar los recursos que este arrecife ofrece (Santos-Rodríguez 2002). En cuanto a Xcalak, éste ha

sido considerado como un arrecife ligeramente impactado, ya que presenta alta cobertura de algas pardas y no muy elevada cobertura de coral escleractinio vivo (Carranza-Sánchez *et al.* 1994, Santos-Rodríguez 2002). De la misma manera, Garza-Pérez (1999) encontró que los arrecifes de Xcalak estaban ligeramente degradados, con alta cobertura de macroalgas y de coral con mortalidad antigua. Xcalak, a pesar de ser un área natural protegida, ha estado sometido a pesca ribereña para consumo y comercio local; recientemente, el ecoturismo ha ido en aumento (Ruíz-Zarate *et al.* 2003). Además, su conectividad con la bahía de Chetumal a través del canal de Zaragoza lo ha hecho susceptible al arribo de masas de agua de baja calidad. Los sistemas arrecifales de Belice también han sido afectados por escurrimientos terrestres, turbidez alta y salinidad variable (Burke y Maidens 2004, Arias 2009). Aunado a esto, la reapertura y dragado del canal de Zaragoza en 1998 provocó un aumento en la carga de sedimentos (Ruíz-Zarate *et al.* 2003, Santos-Rodríguez 2002).

#### **4.4 Variación espacio-temporal de abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual y Chahuaychol en 1997-1998 y 2010**

Solamente tres especies mostraron mayor abundancia en los años 1997-1998: dos de la familia Serranidae, *Epinephelus guttatus* y *Serranus tigrinus*, y una de la familia Pomacanthidae, *H. tricolor*. A nivel de localidad, el serránido *Cephalopholis fulva* fue más abundante en el área protegida una década atrás que hoy en día.

Las especies de serránidos más abundantes se caracterizan por ser las tallas más pequeñas de esta familia. La excepción es *E. guttatus*; sus juveniles se caracterizan por preferir los arrecifes someros, mientras que los adultos son más comunes a mayores

profundidades. En el caso de *S. tigrinus*, son más comunes en las zonas de pendiente arrecifal y a *C. fulva* se le considera habitante tanto de los arrecifes someros como del frente arrecifal, aunque es más frecuente en esta última zona. Con respecto a *H. tricolor*, se le ha considerado como una especie solitaria en los arrecifes poco profundos, aunque también es común encontrarlo en la pendiente arrecifal (Claro 1994).

Fue evidente la escasez de serránidos de mayor talla. Esto puede deberse, al menos en parte, a la fuerte sobrepesca que estos organismos sufren; esta familia es de las más perseguidas por su importancia en la industria pesquera (Mumby 2009b). En la costa sur de Quintana Roo es de importancia comercial (Sosa-Cordero *et al.* 1991).

También se puede atribuir a la metodología empleada y las profundidades del muestreo, ya que el método de cilindro puede subestimar la abundancia o presencia de algunas especies de peces, como algunos meros, que durante el día ocupan habitualmente refugios naturales (grietas, cuevas, oquedades, etc).

Los serránidos son piscívoros. Este grupo de peces ha sido usualmente monitoreado para evaluar la condición de los arrecifes de coral, debido a que pueden presentar un efecto tanto directo como indirecto en la dinámica de los arrecifes. Los peces carnívoros tienen la capacidad de controlar las poblaciones de algunos peces herbívoros; con esto se evita un sobrepastoreo intenso, el cual puede dañar a las colonias coralinas (Bellwood *et al.* 2004).

Las especies de la familia Pomacanthidae poseen valor estético (Sosa-Cordero *et al.* 1991). Se esperaba encontrar, al igual que Schmitter-Soto *et al.* (2007), que los peces ángel disminuyeran en abundancia, ya que son especialistas y delicados pues los juveniles se alimentan de ectoparásitos, mientras que los adultos se alimentan de esponjas y en los últimos tiempos su hábitat se ha deteriorado. Sin embargo, esto sólo

sucedió en el caso de *H. tricolor*, no así con *H. ciliaris* y *Pomacanthus arcuatus*. Esta última especie también mostró diferencias entre los hábitats estudiados y presentó una abundancia mayor en la zona protegida. Esto puede ser un indicio de que se encuentra menos deteriorado su hábitat en el área protegida, lo cual sí concuerda con la hipótesis planteada.

Las especies de la familia Scaridae también son de valor estético, y además se capturan de manera ocasional (Sosa-Cordero *et al.* 1991). Son quizá los herbívoros ramoneadores más dependientes de las algas que crecen directamente sobre los corales (Randall 1967), por lo que su aumento en abundancia se atribuye principalmente al aumento de ese recurso (Hughes 1994). Según Schmitter-Soto *et al.* (1998), los loros aumentaron en abundancia entre ambas décadas; sin embargo, en el presente estudio sólo *Sparisoma rubripinne* mostró diferencias entre años. *Sparisoma viride* también fue más abundante una década atrás pero sólo en Chahuaychol.

Otros herbívoros que mostraron diferencias fueron los acantúridos, peces de valor estético (Sosa-Cordero *et al.* 1991). Dos de ellos, *Acanthurus bahianus* y *A. chirurgus*, mostraron diferencias claras de mayor abundancia en Chahuaychol en la década anterior y sólo una, *A. coeruleus*, fue más abundante en la década actual. Schmitter-Soto *et al.* (1998) mencionaron que, en general, los herbívoros aumentaron en abundancia comparados con una década atrás. Sin embargo, en este estudio, sólo una de las especies de cirujanos coincide con ello.

Algunos roncós, como *Haemulon flavolineatum* y *H. sciurus*, considerados carnívoros generalistas (Randall 1967), fueron más abundantes en esta década. El primero se considera como una especie con importancia comercial, además es de menor tamaño, mientras que el segundo sólo tiene valor estético (Sosa-Cordero *et al.*



1991). Sin embargo, suele asociarse en cardúmenes con *Acropora palmata*; es así que *H. sciurus* quedó mejor representado en el área protegida.

El balístido *M. niger* es sobre todo de valor estético, aunque se le captura ocasionalmente (Sosa-Cordero *et al.* 1991); en este estudio se comprobó que su abundancia es mayor en la zona no protegida. Quizá esto se deba a que esta especie encuentra en Mahahual una mayor disponibilidad de alimento es decir: algas calcáreas y zooplancton.

En cuestión de tallas, contrario a lo encontrado por Schmitter-Soto *et al.* (1998) el ronco *H. sciurus* resultó con mayores tallas hace doce años que en el presente. Esta especie ha sido reconocida como frecuente y abundante en los arrecifes coralinos del Caribe (Mumby 2009b). Durante el día estos peces tienen poca movilidad y se les puede encontrar fácilmente sobre el fondo o en la columna de agua de los arrecifes coralinos, pero durante la noche estos organismos realizan migraciones hacia zonas de manglar o bancos de arena cercanos al arrecife para alimentarse (Burke 1995, Beets *et al.* 2003). La disminución en su talla puede deberse, como en otras especies, a presiones por la pesca.

Una especie que sí resultó con tallas mayores en 2010 con respecto a la década pasada fue *H. tricolor*. Este resultado es muy alentador, pues a pesar de que esta especie es reconocida con valor estético (Sosa-Cordero *et al.* 1991) presenta tallas mayores a las reportadas hace una década. Esta especie se caracteriza por ser comedora de esponjas y se distribuye ampliamente en todo el Caribe (Randall y Hortman 1968).

#### **4.5 Variación espacial de la abundancia y estructura de tallas de peces en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en 2010**

A pesar del creciente interés en la evaluación y mejora de la efectividad de las Áreas Marinas Protegidas, hay muy pocos estudios con diseños de muestreo eficaces (Russ 2002, Halpern *et al.* 2003, Francini-Filho y Moura 2008). Examinar gradientes de abundancia y tamaño del cuerpo a través de los límites del AMP, además de contrastar la información con un antes y un después del decreto de la reserva, son pasos importantes hacia un entendimiento más completo sobre el papel que las reservas desempeñan en el funcionamiento del ecosistema arrecifal (Russ 2002).

La comparación de abundancia y tallas en una zona no protegida, en una zona semiprotegida y en una zona protegida dio resultados interesantes. Según Gell y Callum (2003), se espera que dentro de las reservas las poblaciones aumenten en tamaño, los individuos vivan más tiempo, crezcan más, y por consiguiente haya un mayor potencial reproductivo. Sin embargo, algunos estudios, como los de Russ y Alcalá (2004) y Barrett *et al.* (2007), sugieren que las respuestas son específicas de cada especie y que puede ser un proceso lento, además de que la respuesta puede variar con el límite de configuración del AMP.

Algunos herbívoros, como los cirujanos (*A. bahianus* y *A. chirurgus*) resultaron más abundantes en la zona no protegida. Los acantúridos son de los principales herbívoros en los arrecifes coralinos, además de ser detritívoros, lo cual facilita verlos en todos los hábitats arrecifales, a lo largo de diferentes gradientes de profundidad (Howard y Robbins 2004). Según Kopp *et al.* (2010), algunos herbívoros (acantúridos y escáridos) presentan densidades más altas en los lugares en los que encuentran

recursos disponibles (algas), regulando así su crecimiento. Si estas algas no son removidas o consumidas pueden desarrollarse y suplantar a los corales escleractinios. No obstante, en su estudio los cirujanos no presentaron diferencias de abundancia en los sitios estudiados tanto dentro como fuera de la reserva Isla de Guadalupe, ubicada en el Mar Caribe Oriental.

Al menos dos especies con valor estético fueron más abundantes en Chahuaychol y Xcalak que en Mahahual: *H. flavolineatum* y *P. arcuatus*. Estas especies se caracterizan por tener requerimientos de recursos específicos (Acero y Rivera 1992, Fariña *et al.* 2008). El ronco se caracteriza por ser un carnívoro generalista, cuyo alimento principal son los crustáceos, cangrejos y poliquetos. Esta especie no es solitaria sino que se mueve en grupos (cardúmenes) por todo el arrecife. Mumby (2004) reportó que esta especie tuvo valores significativamente más altos en los parches arrecifales que en las zonas alrededor de las reservas, como los manglares.

Por su parte, *P. arcuatus* es una especie usualmente solitaria, pero a menudo se le encuentra en pareja. Los juveniles son en su mayoría limpiadores de ectoparásitos y los adultos se alimentan principalmente de esponjas; también algunos cnidarios y algas bénticas forman parte de su dieta.

Quizá la razón de que estos peces hayan sido más abundantes en los arrecifes protegidos se deba en parte a que la condición de área natural protegida los ha favorecido. Además, se debe tomar en cuenta que el área de hábitat arrecifal es una variable clave, importante para soportar la biodiversidad (Bellwood y Hughes 2001). En el caso de Mahahual, su hábitat de laguna arrecifal presentó escasa abundancia para estas especies debido a su baja complejidad topográfica, que es generada solo por escasos y pequeños parches arrecifales, mientras que otros hábitats (como la laguna

arrecifal de las otras dos localidades) presentaron mayor abundancia de estas especies, probablemente debido a que poseen estructuras verdaderas de arrecifes de coral con un alto desarrollo. Este resultado concuerda con otros autores, quienes han encontrado que los hábitats con complejidad topográfica alta permiten una mayor riqueza y abundancia de especies que hábitats menos complejos (Gratwicke y Speight 2005).

*Pterois volitans* (pez león) no existía en el área en la década pasada. Es una especie invasora que está alterando los ecosistemas en la región del Caribe y áreas adyacentes (Whitfield 2007, Albins y Hixon 2008) y es cada vez más reconocida como una de las principales amenazas para la biodiversidad en los arrecifes coralinos (Whitfield *et al.* 2007, Morris 2009). Este pez fue más abundante en Mahahual que en los otros arrecifes; quizá esto se deba a que los primeros registros de esta especie en Quintana Roo se encuentran en el arrecife de Cozumel y de ahí se extendieron hacia el sur (com. pers. de la CONANP). Es importante resaltar que la invasión de especies en ecosistemas acuáticos impacta negativamente al ecosistema en una variedad de vías distintas, ya sea directa o indirectamente, pues provoca cambios en la densidad, distribución, crecimiento y comportamiento de uno o más miembros de la comunidad. Sin embargo, en ecosistemas marinos hay poca información acerca del impacto que causan las especies invasoras (Whitfield 2007).

Albins y Hixon (2008) mostraron la primera evidencia del impacto de este pez en comunidades de peces arrecifales de las Bahamas. Demostraron que el pez león reduce el reclutamiento de los peces de arrecife de coral en un 80%. Además enlistaron nueve especies de peces consumidas por el pez león. En un estudio más reciente, Morris *et al.* (2009) encontraron que la dieta del pez león la constituyen 21 familias de

teleósteos, cuatro familias de crustáceos y una familia de moluscos. Los teleósteos incluyeron 41 especies y mostraron una amplia gama de tamaños y características morfológicas. Las familias con mayor número de especies incluidas fueron Labridae, Pomacentridae, Gobiidae y Serranidae. Algunas de estas especies son un recurso económico importante en la zona tropical tales como los Serránidos y los Lutjánidos. Estos patrones sugieren patrones muy generales en la dieta de los peces león, lo que representa una amenaza para la biodiversidad arrecifal.

Aunado a esto, el pez león es una especie venenosa, por lo que no tiene muchos depredadores; no obstante, en las Bahamas es presa de *Mycteroperca tigris* y de *Epinephelus striatus* (Van Leeuwen 2008). En nuestra área de estudio existe una disminución de meros y otros depredadores debido a efectos de la pesca, factor que puede abrir el espacio de nicho y aumentar aún más los recursos disponibles para esta especie (Whitfield 2007).

Por si fuera poco, se sabe que este pez se adapta a las diversas condiciones del ambiente arrecifal, a profundidades de hasta 50 m y a fuentes de alimento distintas; es común encontrarlo en grietas o alrededor de los corales (Whitfield 2007). Estas ventajas adaptativas lo hacen muy competitivo. Teniendo en cuenta las consecuencias ecológicas y económicas debidas a la amplia gama de alimentación del pez león, es necesario un aumento en los esfuerzos de erradicación de estos organismos, a través de desarrollos en la pesca o estrategias de control necesarias para mitigar los impactos presentes y futuros de esta especie.

Los principales herbívoros ramoneadores de algas que crecen sobre los corales, como *S. aurofrenatum* y *S. rubripinne*, resultaron más abundantes en la zona protegida (Xcalak) que en los otros dos arrecifes. Esto concuerda con Kopp *et al.* (2010), quienes

encontraron que esta especie era más abundante dentro de la reserva que fuera de ella. No fue así para *S. rubripinne*, de la cual no encontraron efecto alguno de la reserva sobre su abundancia y biomasa. Cabe señalar que otros factores pueden contribuir a las diferencias en la estructura de los ensamblajes de peces herbívoros, por ejemplo la estrategia de muestreo, las variables ambientales y las características del hábitat, entre otras.

*Melichthys niger*, *Lutjanus mahogoni* y *Haemulon carbonarium*, la primera con valor estético y capturada ocasionalmente y las otras con cierto interés comercial (Sosa-Cordero *et al.* 1991), también resultaron más abundantes en la zona protegida. Ello es un indicio de salud arrecifal y de que el área protegida sirve para que estas especies no sean capturadas tan libremente.

Algunos serránidos medianos y pequeños también fueron más abundantes en las áreas protegidas, tal es el caso de *C. fulva* y *S. tigrinus*. Las dos especies fueron más abundantes en Xcalak que en Chahuaychol.

*Cephalopholis fulva* es común en aguas claras, cristalinas y poco profundas. Durante el día es habitual que se esconda en grietas o salientes del arrecife. Su dieta principal la constituyen crustáceos y peces pequeños. De la misma manera, *S. tigrinus* es común en zonas con rocas o corales dispersos. Son organismos solitarios, aunque se les puede encontrar en pareja, y su dieta se basa en crustáceos (Claro 1994, Randall 1967). Ya se ha mencionado que los biotopos con mayor complejidad estructural presentan más oportunidades de abrigo para los peces, debido a que poseen un mayor número de espacios, y esto se refleja no sólo en los valores de riqueza, sino también en la abundancia en número y biomasa. Quizá en estos arrecifes las especies encuentren más zonas de refugio y disponibilidad de alimento.

Sucedió lo contrario con *C. cruentata*, con mayor abundancia en la zona no protegida. Esto podría deberse a que esta especie prefiere zonas de mayor densidad de *Thalassia*, como las que se encuentran en Mahahual. Al igual que *C. fulva*, es una especie solitaria que suele permanecer cerca de sus escondites durante el día y alimentarse de peces pequeños además de camarones.

No hubo muchas especies con diferencias en talla. Sin embargo, las tres especies que mostraron diferencia (*A. coeruleus*, *L. apodus* y *S. viride*) apoyan la efectividad del PNAX donde resultaron más grandes que en los arrecifes de Chahuaychol y Mahahual. Al respecto, se ha encontrado que las reservas marinas pueden afectar el tamaño del pez de manera similar en como afectan la abundancia de peces, con individuos grandes ocurriendo en el centro de las reservas y con individuos pequeños alrededor de ellas (Willis *et al.* 2003)

Los acantúridos constituyen un grupo de peces móviles; la familia en conjunto muestra una amplia gama de variabilidad ecológica. El espectro alimentario de estos peces es amplio, e incluye no solo el fitobentos, sino también pequeños invertebrados bénticos, así como organismos del plancton (Randall 1967, Hobson 1974, Robertson *et al.* 1979). Estos peces pueden encontrarse en arrecifes de cualquier tipo y en profundidades diversas (Robertson *et al.* 1979). Además, tienden a la formación de grupos numerosos y se caracterizan por estar siempre en constante movimiento. *Acanthurus coeruleus* recorre en su zona de alimentación unos 12.3 m en 5 minutos (Claro 1994). Es así que estas especies presentan una forma extensiva de utilización del territorio y de sus recursos alimenticios, a diferencia de otras especies que dominan un territorio cuyos recursos abastecen sus necesidades vitales. El sistema adaptativo

que presentan estas especies, es decir la utilización de las particularidades del medio, es quizá la ventaja que esta especie tiene para alcanzar mayores tallas en el arrecife.

El incremento en la talla máxima del pargo *L. apodus* concuerda con Schmitter-Soto *et al.* (1998). Esta especie utiliza con frecuencia el estrato suprabéntico y pasa parte del tiempo en solitario. A veces estos organismos utilizan refugios del fondo arrecifal para esconderse de sus depredadores (Claro 1994). Sin embargo, no se les encontró en grietas o escondidos; más bien andaban merodeando en el arrecife, por lo que sus tallas grandes posiblemente señalen una ausencia de sus depredadores, es decir, piscívoros de mayor tamaño. Además, algunos estudios (Mumby 2004) reportan que esta especie presenta biomasa y tallas más grandes en hábitats en los que no existe presión por pesca.

Los escáridos son considerados como los peces de pastoreo más importantes en los arrecifes (Mumby 2006), pues eliminan el exceso de algas que crecen sobre los corales. Sin embargo, se ha observado que algunas especies como *Sparisoma viride* también consumen corales vivos (Hughes 1994, Bellwood *et al.* 2004, Mumby 2009a); algunos estudios indican que estos organismos pueden quitar pedazos de tamaño considerable del sustrato arrecifal mientras se alimentan y dejar cicatrices permanentes (Bruckner y Bruckner 1998, Miller y Hay 1998, Reyes-Nivia *et al.* 2004). A mayor tamaño corporal, mayor tamaño de mordida; entonces encontrarlos en mayores tallas no necesariamente es benéfico para la salud arrecifal (Bruckner y Bruckner 1998, Miller y Hay 1998, Reyes-Nivia *et al.* 2004).

Al respecto Birkeland (1977), menciona que el pastoreo de estos organismos no elimina los reclutas de coral, Williams *et al.* (2001) encontró que los escáridos sólo pueden pastar intensamente una fracción de la superficie del sotavento, es decir entre



un 10 a 30%. Sánchez *et al.* (2004), concluyó que las lesiones de los corales pueden curarse en unas cuantas semanas lo que genera un potencial de equilibrio entre la dinámica de la lesión y la recuperación. Es así, que a pesar de que la coralivoria puede constituir una fuente aguda de mortalidad en los reclutas de coral, la evidencia disponible implica que los impactos negativos se ven compensados con efectos positivos en la eliminación de sus competidores es decir las macroalgas (Mumby 2009a)

En condiciones de agotamiento de estos herbívoros, se prevé que la cobertura de coral disminuirá rápidamente desde un nivel inicial de 30% a un 1% dentro de los próximos cuarenta años (Mumby 2006). No obstante, su alta abundancia también es el signo de otro problema, del cual varios autores han alertado: el cambio de fase del arrecife. Es un proceso gradual, aunque los arrecifes del Caribe son de los más afectados (Wilkinson 2002) y se refiere a la pérdida de cobertura coralina en donde el espacio liberado tras la muerte de las colonias suele ser ocupado por macroalgas, resultando en un cambio de fase, donde las macroalgas se convierten en el grupo funcional dominante del arrecife (Done 1996, Hughes 1994, Vroom *et al.* 2006).

De esta manera, la reducción en la intensidad de pastoreo conduce a un incremento en la cobertura de macroalgas y por lo tanto a un aumento en la mortalidad de los corales juveniles. Las tasas de mortalidad de los corales seguirán aumentando a medida que la cobertura decrezca y sea reemplazada por algas. Es así, que las macroalgas evitan el asentamiento de nuevos reclutas y por lo tanto el nivel de reposición coralina (Mumby 2006, Mumby *et al.* 2007). Por estas razones, diversos modelos sugieren que los loros son fundamentales en el mantenimiento de pastoreo de los arrecifes del Caribe (Mumby 2007).

Algunos estudios (Mumby 2006) mencionan que el principal impacto sobre la densidad de los peces loro es la pesca. De esta manera la reducción de los peces herbívoros puede reducir la resiliencia de los arrecifes coralinos por el cambio de fase de los ecosistemas (Mumby 2004). Aunado a esto, las poblaciones de escáridos también están influenciadas por la depredación natural, el reclutamiento y la rugosidad del sustrato (que también puede mediar la depredación y el éxito de reclutamiento) (Mumby 2006).

En general, los peces carnívoros y piscívoros resultaron con baja abundancia y con tallas moderadas, mientras que los peces herbívoros resultaron con mayores abundancias y tallas, tanto en la década pasada como en la actual. Quizá esto pueda estar relacionado con presiones de la pesca; sin embargo, es sabido que la eliminación de peces de niveles superiores, como los piscívoros, puede resultar en un “efecto cascada”, consecuencias que pueden ir de arriba hacia abajo (depredación) o de abajo hacia arriba (disponibilidad de alimento) en la cadena trófica. Ambos influyen sobre las poblaciones y regulan la abundancia y composición, por lo que su alteración determina una modificación en la estructura comunitaria (Halpern 2003, Barret *et al.* 2007). Las estrategias de conservación y manejo de los arrecifes coralinos deben enfocarse a proteger a los arrecifes completos, preservando los procesos de arriba hacia abajo y de abajo hacia arriba, la cobertura de coral vivo, la heterogeneidad y estructura de los hábitats arrecifales para de esta manera poder asegurar los bienes y servicios que los arrecifes brindan para el bienestar humano.

Muchas de las especies no mostraron diferencias significativas. Esto podría deberse a que son de larga vida, por lo que su recuperación en las reservas podría tardar décadas en desarrollarse completamente (Russ y Alcalá 2004). Aunado a esto, se sabe que las especies que responden más rápidamente a la protección son a menudo sedentarias, es decir que pasan gran parte de su vida en las zonas protegidas, como los invertabrados, aunque muchos peces de arrecife de coral son asimismo sedentarios y se benefician rápidamente con la protección. Sobre las especies que se mueven grandes distancias, se podría repensar en si las reservas son efectivas o no; sin embargo, el hecho es que si una proporción de la población puede permanecer dentro de un área relativamente pequeña, mientras que otros realizan movimientos significativos, entonces las zonas protegidas pueden ser todavía más útiles, pues son capaces de ofrecer protección en las etapas vulnerables (Gell y Callum 2003).

Muchas otras variables que en este estudio no se analizaron podrían influir en el impacto de las AMP sobre los organismos: la intensidad de la pesca alrededor del área, la movilidad de los peces adultos o el ámbito hogareño de los peces, los tipos y cantidad de hábitats tanto dentro como fuera de la reserva; éstas han sido algunas de las variables propuestas para determinar cómo un organismo responde ante la implementación de una zona protegida (Halpern 2003).

## 5. Conclusiones

- ❖ La comunidad de peces de los arrecifes Mahahual, Chahuaychol y Xcalak estuvo representada por un total de 123 especies pertenecientes a 39 familias y 67 géneros.
- ❖ Las especies más abundantes fueron: *Thalassoma bifasciatum*, *Clepticus parrae*, *Chromis cyanea*, *Stegastes partitus* y *Acanthurus coeruleus*.
- ❖ La composición de especies mostró diferencias claras en su hábitat de frente arrecifal, no así para su hábitat de laguna arrecifal entre los estudios actuales (2010) y los correspondientes a una década atrás (1996-1997).
- ❖ La abundancia de especies es menor que hace una década en el frente arrecifal; sin embargo, en la laguna arrecifal esta variable no mostró diferencias. Es así, que la ictiofauna de los tres arrecifes estudiados aparece en muchos aspectos menos íntegra que en el pasado.
- ❖ Los valores más altos de riqueza se dieron en la laguna arrecifal de Chahuaychol y el frente arrecifal de Mahahual en 2010, pero la diversidad no mostró diferencias entre años. Chahuaychol es un arrecife con alta complejidad estructural, además es un sitio con menor impacto de pesca debido a que la distancia que lo separa de otras comunidades como Mahahual y Xcalak hacen poco redituable esta actividad. El frente arrecifal de Mahahual posee también alta complejidad estructural además de que es posible que actúe como sumidero o una zona de agregación de especies por el arribo y reclutamiento de larvas de peces, corales y otros organismos provenientes de Banco Chinchorro, aunado a esto también este último arrecife le ofrece protección contra huracanes.
- ❖ Los posibles grupos indicadores presentaron diferencias de talla y abundancia entre los tres arrecifes evaluados.

❖ En general, se pudo apreciar un aumento en la abundancia de los peces herbívoros. Tal es el caso de *A. bahianus* y *A. chirurgus* en Mahahual y *A. coeruleus*, *Sparisoma aurofrenatum* y *S. rubripinne* en las zonas protegidas. Para el primer caso se puede especular que estos organismos no están en competencia excesiva con otros organismos tales como los loros y para los dos casos estamos observando el resultado de un cambio de fase en los arrecifes en donde existe recurso disponible (cobertura algal) para sus requerimientos alimenticios. Un caso también interesante en el arrecife de Mahahual es la alta abundancia del serránido *Cephalopholis cruentata*, lo que significa que en este arrecife encuentra sitios más idóneos para su desarrollo, tales como los lechos de *Thalassia testudinum*.

❖ Una situación alarmante es que en Mahahual se encontraron gran cantidad de peces león (*Pterois volitans*) sobre todo en la laguna arrecifal, cuestión que podría complicar aún más el estado crítico de su laguna arrecifal en donde existe poca abundancia, riqueza y diversidad de peces.

❖ Además del aumento de escáridos en las áreas protegidas también otros potenciales indicadores fueron abundantes, como *Melichthys niger*, *Haemulon flavolineatum*, *H. carbonarium*, *Pomacanthus arcuatus*, *C. fulva* y *Lutjanus mahogoni*. Esto por una parte es bueno, ya que los efectos de la reserva están resultando positivos para estos casos, pero también están indicando en el caso de los haemulidos y lutjánidos una disminución clara de los piscívoros de mayor tamaño que podría estar relacionada a impactos como la explotación pesquera. Esta cuestión modifica el funcionamiento del ecosistema, pues produce cambios irreversibles además de que se pierde biodiversidad.

❖ El ronco *H. sciurus* resultó con tallas menores en el presente que una década atrás. Esto quizá pueda deberse a la presión por pesca. Por su parte el pomacántido *Holacanthus tricolor* resultó con tallas mayores, lo que podría ser un indicio de que la pesca para esta especie esta limitada. Así también, hubo buenas noticias en el PNAX para las especies *A. coeruleus*, *L. apodus* y *S. viride* quienes resultaron con mayores tallas dentro de la zona protegida que fuera de ellas.

## 6. Literatura citada

- Acero A. 1978. Anotaciones ecológicas y sistemáticas sobre los peces de la familia Pomacentridae en el Caribe colombiano. Anales del Instituto de Investigaciones Marinas, Colombia 10:249-259.
- Acero A., Rivera M. 1992. Peces de las familias Chaetodontidae y Pomacanthidae en la región de Santa Marta (Colombia): Densidad y relación con la calidad del arrecife. Caribbean Journal of Science 28(3-4):184-190.
- Agardy M. T. 1994. Advances in Marine Conservation the Role of Marine Protected Areas. Trends in Ecology and Evolution 9(7):267-270.
- Aguilar-Perera A., Aguilar-Dávila W. 1993. Banco Chinchorro: Arrecife coralino del Caribe, p. 807-816. En: Salazar-Vallejo S. I., González N. E. (Editores). Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y El Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.
- Albins M. A., Hixon M. A. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. Marine Ecology Progress Series 367:233-238.
- Almany G. R. 2004a. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? Oikos 106:275-284.
- Almany G.R., 2004b. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. Oecología 141:105-113.

- Álvarez-Guillén H., García-Abad M. C., Tapia-García M., Villalobos-Zapata G. J., Yáñez-Arancibia A. 1986. Prospección ictiológica en la zona de pastos marinos de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* 13 (3):317-336.
- Andréfoüt S., Mumby P. J., McField M. D., Hu C. C., Muller-Karger F. E. 2002. Revisiting Coral Reef Connectivity. *Coral Reefs* 21:43-48.
- Arias-González E. 1998. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* 53:236-255.
- Bagnouls F., Gaussen H. 1957. Les climats biologiques et leur classification. In: *Annales de Géographie* 66 (355):193-220.
- Barret N. S., Graham J. E., Colin D. B., Malcolm H. 2007. Changes in fish assemblages following 10 years of protection in Tasmanian marine protected areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 345:141-157.
- Bell J. D., Galzin R. 1984. Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* 15:265-274.
- Bellwood D. R., Hughes T. P. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292:1532-1534
- Bellwood D. R., Hughes T. P., Folke C., Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827-833.



- Betts J., Muehlstein L., Haught K., Schmitges H. 2003. Habitat connectivity in coastal environments: Patterns and movements of Caribbean coral reef fishes with emphasis on bluestriped grunt, *Haemulon sciurus*. *Gulf and Caribbean Research* 2(14):29-42.
- Birkeland C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits, p. 16-21. En: *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium*. Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, Florida, USA.
- Bohnsack J., Bannerot S. P. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. *National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report National Fish and Wildlife Service* 41:1-15.
- Bouchon-Navaro Y. 1986. Partitioning of food and space resources by chaetodontids on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 103:21-40.
- Bruckner A.W., Bruckner R. J. 1998. Destruction of coral by *Sparisoma viride* and lack of relationship with coral disease. *Proceedings of the 9<sup>th</sup> International Coral Reefs Symposium* 2:1245-1249.
- Burgos-Legorreta M. 1992. Lista comentada de los peces de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 83.
- Burke C. N. 1995. Nocturnal foraging habitats of French and bluestriped grunts, *Haemulon flavolineatum* and *H. sciurus*, at Tobacco Caye, Belize. *Environmental Biology of Fishes* 42(4):365-374.

- Burke L., Maidens J. 2004. Reefs at risk in the Caribbean. World Resources Institute, Washington D.C. Pp. 84.
- Caballero H., Chevalier P., Varona A., Cárdenas A., Pastor L., Pérez A., García Y. 2004. Componentes más comunes de la fauna del arrecife de coral de la costa oriental de Bahía de Cochinos, Cuba: corales, esponjas, gorgonáceos y peces. *Revista Investigaciones del Mar* 25(1):37-44.
- Carpenter K E., Miclat R. I., Albaladejo V. D., Corpuz V. T. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Coral Reefs Symposium* 2:497-502.
- Carranza-Sánchez J., Molina-Islas C., Bezaury-Creel J. E., López-Santos C., McCann J. 1994. Caracterización de la zona de Xcalak, Quintana Roo, México. Propuesta para el establecimiento del Parque Nacional "Arrecifes de Xcalak". *Sian Ka'an Serie Documentos* 5:1-68.
- Castro-Pérez J. M. 1998. Estructura de la comunidad de peces asociada al arrecife de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán. Pp. 87.
- Choat J. H., Bellwood D. R. 1991. Reef fishes; their history and evolution, p. 39-66. En: Sale P. F. (ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, Londres.
- Clarke R. D. 1977. Habitat distribution and species diversity of chaetodontid and pomacentrid fishes near Bimini, Bahamas. *Marine Biology* 40:227-289.

- Claro R. 1994. Ecología de los peces marinos de Cuba. Instituto de Oceanología de la Academia de Ciencias de Cuba y El Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal. Pp. 525.
- Colwell R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Department of Ecology and Evolutionary Biology. University of Connecticut, USA (En línea). Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>. Septiembre 2010.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Daltabuit M., Vásquez L. M., Cisneros H., Ruiz G. 2006. El turismo costero en la ecorregión del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, Cuernavaca. Pp. 358.
- Delgadillo-Garzón O., Zapata-Ramírez P. 2009. Evaluación rápida de peces arrecifales y su relación con la estructura del sustrato en las Islas del Rosario, área marina protegida del Caribe colombiano. *Ciencias* 33(127):273-283.
- DeMartini E. E. 1993. Modeling the potencial of fishery reserves for managing Pacific coral reef fishes. *Fishery Bulletin* 91:414-427.
- Díaz-Ruiz S., Aguirre-León A., Macuítl C., Zamayoa V., Lara E., Pérez O. 1992. Análisis preliminar de las comunidades de peces del sistema arrecifal coralino de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Proyecto de Investigación. Evaluación Ecológica y Dinámica de los Recursos Ictiofaunísticos de los Arrecifes de Coral de Quintana Roo LIEC/CBS.UAM-I (IPA-PE). Pp. 57.

- Done T. J., Ogden J. C., Wiebe W. J., Rosen B. R. 1996. Biodiversity and ecosystem function of coral reefs, p. 393-429. En: Mooney H. A. Cushman J. H., Medina E., Sala E., Schulze E.D., Functional roles of biodiversity: A global perspective. John Wiley, Nueva York.
- Endean R., Cameron A. M. 1990. Trends and new perspectives in coral reef ecology, p. 401- 494. En: Dubinsky Z. (ed.) Ecosystems of the World: coral reefs. Elsevier, Amsterdam.
- Fariña A., Méndez E., Sant S., Zapata-Vívenes E. 2008. Diferencias en la composición de especies de peces entre un arrecife rocoso-coralino y uno de los octocorales en el Bajo de las Caracas, Estado Sucre, Venezuela. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas 42(2):165-322.
- Federn A M. 1996. Cleaning symbiosis in the marine environment, p. 327-386. En: Mark Henry (ed.), Symbiosis Academic Press, Nueva York.
- Findley J. S., Findley M. T. 1985. A search for pattern in butterfly fish communities. The American Naturalist 126:800-816.
- Fitch W. T. S., Shapiro D. Y. 1990. Spatial dispersion and non migratory spawning in the bluehead wrasse *Thalassoma bifasciatum*. Ethology 85:199-211.
- Francini-Filho R. B., Moura R. L. Evidence for spillover of reef fishes from a no-take marine reserve: An evaluation using the before-after control-impact (BACI) approach. 2008. Fisheries Research 93:346-356.
- Francini-Filho R. B., Moura L. R., Ferreira M. C., Coni O. C. E. 2008. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with

comments on the classification of species into functional groups. *Neotropical Ichthyology* 6(2):191-200.

Froese R., Pauly D. (eds) (2010). Fish Base. Consultado en marzo de 2010.

<http://www.fishbase.org>

Galzín R S., Planes V., Salvat B. 1994. Variation in diversity of coral reef fish between French Polynesian atolls. *Coral Reefs* 13:175-180.

García-Salgado M., Camarena T., Gold G., Vasquez M., Galland G., Nava G., Alarcón G., Ceja V. 2006. Resultado del monitoreo sinóptico 2004 y 2005 del SAM. Documento Técnico del SAM No. 18. Ciudad de Belice.

Gardner T. A., Côté M., Gill J. A., Grant A., Watkinson A. R. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301:958-960.

Garduño-Andrade M. 1988. Distribución de la ictiofauna en los arrecifes del Caribe mexicano. Tesis de Maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán. Pp. 81.

Garza-Pérez R. 1999. Análisis comparativo de cuatro comunidades coralinas arrecifales del Caribe mexicano. Tesis de Maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán. Pp. 90.

Gell R. F., Callum M. R. 2003. Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends in Ecology and Evolution* 18:448-455.

Gratwicke B., Speight M. R. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66:650-667.

- Gutiérrez-Carbonell D., García-Sáez C., Lara-Pérez M., Soto C., Padilla-Souza J., Pizaña A., Macías-Ordóñez R. 1993. Caracterización de los arrecifes coralinos de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. Sian Ka'an Serie Documentos 1:1-47.
- Halpern B. S. 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* 13(1):117-137.
- Hernández-Landa R. 2001. Diagnóstico del estado actual de tres arrecifes en Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 88.
- Heemstra P., Randall J. 1993. FAO species catalogue. Vol. 16. Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. Food and Agriculture Organization Fish Synopsis No.125 Vol. 16, Roma. Pp. 382.
- Hirales M. 2009. Cambios de cobertura y servicios ambientales del manglar de franja en la zona costera Mahahual-Xcalak, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal. Pp. 73.
- Hixon M. A. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities, p. 475-508. En: Sale P. F. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Londres.

- Hixon M. A., Webster M. S. 2002. Density dependence in marine fishes: coral reef populations as model systems. En: Sale P.F. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* Fishes: new insights into their ecology. Academic Press, San Diego.
- Hobson E. S. 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reef on Kona, Hawaii. *Fishery Bulletin* 7(3):915-1030
- Howard C. J., Robbins W. D. 2004. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Biology* 145:445-454.
- Hughes T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 267:1547-1551.
- Hughes T. P., Baird A. H., Bellwood D. R., Card M., Connolly S. R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Gulberg O., Jackson J. B. C., Kleypas J., Lough J. M., Marshall P. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301:929-933.
- Humann P. 2004. Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas. New World, Orlando. Pp. 512.
- Jackson J. B. C., Kirby M. X., Berger W. H., Botsford K. A., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. A., Hughes T. P., Kidwell S., Lange C. B., Lenihan H. S., Pandolfi J. M., Peterson C. H., Steneck R. S., Tegner M. J., Warner R. R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.

- Jiménez-Valverde A., Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Jones G. P. 1987. Some interactions between residents and recruits in two coral reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 114:169-182.
- Jones G. P., McCormick M. I., Srinivasan M., Eagle J. V. 2004. Coral decline threatens biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National. Academy of Science U.S.A.* 101:8251-8253.
- Jones G. P., Syms C. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology* 23:287-297.
- Jordán-Dahlgren, E. 1993. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe mexicano. El sistema continental. Parte I. Edit. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 114.
- Kopp D., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Mouillot D., Bouchon C. 2010. Herbivorous fishes and the potencial of Caribbean marine reserves to preserve coral reefs ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20:516-524.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4<sup>a</sup> ed. Harper Collins, Nueva York. Pp. 801.
- Loreto R. M., Lara M., Schmitter-Soto J. J. 2003. Coral reef fish assemblages at Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73(1):153-170.



- MacArthur R. H., Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- Macías-Ordóñez R. 1991. Variación espacial de la comunidad ictiológica de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 70.
- Maldonado-Gasca A. 1998. Estructura del paisaje arrecifal bentónico de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán. Pp. 77.
- Man A., Law R., Polunin N. V. C. 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biological Conservation* 71:197-204.
- Maragos J. E., Crosby M. P., McManus J. W. 1996. Coral reefs and biodiversity: a critical and threatened relationship. *Oceanography* 9:83-99.
- Miller M. W., Hay M.E. 1998. Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia* 113:321-328.
- Miller M. W., Weil E., Szmant A. M. 2000. Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs* 19:115-123.
- Mora C., Andréfouët S., Costello J. M., Kranenburg C., Rollo A., Veron J., Gaston K., Myers A. R. 2006. Coral Reefs and the Global Network of Marine Protected Areas. *Science* 312:1750-1751.
- Mora C., Chitarro P. M., Sale P. F., Kritzer J. P., Ludsin S. A. 2003. Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature* 421:933-936.

- Morris Jr. J. A., Akins J. L. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environmental Biology of Fishes* 86:389-398.
- Mumby P. J. 2006. The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean Coral Reefs. *Ecological Applications* 16(2):749-767.
- Mumby P. J., Dahlgren C. P., Harborne A. R., Kappel C. V., Micheli F., Brumbaugh D. R., Holmes K. E., Mendes J. M. Broad K., Sanchirica J. N. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* 311:98-101.
- Mumby P. J., Edwards A. J., Arias-González E., Lindeman K. C., Blackwell P. G., Gall A., Gorczyńska M. I., Harborne A. R., Pescod C. L., Renken H., Wabnitz C. C. C., Llewellyn G. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427:533-536.
- Mumby P. J., Hastings A., Edwards H. J. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450:98-101.
- Mumby P. J. 2009a. Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs* 28:683-690
- Mumby P. J. 2009b. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28:761-773.
- Murdoch W. W., Oaten A. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9:1-132.
- Núñez-Lara E., Arias-González E. 1998. The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology*, 53 (suppl. A): 209-221.

- Núñez-Lara E., Arias-González J. E., Legendre P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: testing models using a multi-scale survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 324:157-169.
- Núñez-Lara E., González-Salas C., Ruiz-Zárate M. A., Hernández-Landa R., Arias-González E. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo (Part 2: reef fish communities), p. 599-611. En: Lang J.C. (Editores). Status of coral reefs in the western Atlantic: results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program. *Atoll Research Bulletin*.
- Nyström M., Folke C., Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:413-417.
- Pandolfi J. M., Bradbury R. H., Sala E., Hughes T. P., Björndal K. A., Cooke R. G., McArdle D., McClenachan L., Newman M. J. H., Paredes G., Warne R. R., Jackson J. B. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301:955-958.
- Pauly D., Christensen V., Guénette S., Pitcher T. J., Sumaila U. R., Walters C. J., Zeller D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689-696.
- Polacheck T. 1990. Year around closed areas as a management tool. *Natural Resource Modeling* 4:327-353.
- Polunin N. V. C., Roberts C. M. 1993. Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecological Progress Series* 100:167-176.

- Randall J. E. 1967. Food habits of the reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5:665-847.
- Randall J. E., Hortman W. 1968. Sponge-feeding fishes of the West Indies. *Marine Biology* 1(3):216-225.
- Reyes-Nivia M.C. Garzón-Ferreira J., Rodríguez-Ramírez A. 2004. Depredación de coral vivo por peces en el Parque Nacional Natural Toyrona. Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical* 52(4):883-895.
- Roberts C. M., Ormond R. F. G. 1987. Habitat complexity and coral fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* 41:1-8.
- Robertson D. R., Polunin N. V. C., Leighton K. 1979. The behavioral ecology of three Indian Ocean surgeonfishes (*Acanthurus lineatus*, *A. leuosternon* and *Zebbrasoma scopas*): their feeding strategies, and social and mating systems. *Environmental Biology of Fishes* 4(2):125-170.
- Rodríguez-Zaragoza F. A. 2008. Biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas arrecifales costeros del Caribe mexicano. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional. Mérida, Yucatán. Pp. 370.
- Ruíz-Zarate M. A., Hernández-Landa R. C., González-Salas C., Núñez-Lara E., Arias-González J. E. 2003. Condition of Coral Reefs Ecosystems in Central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 1: Stony corals and algae), p. 317-337 en J.C. Lang (ed.), Status of coral reefs in the western Atlantic: results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program. *Atoll Research Bulletin*.

- Russ G. R. 2002. Yet another review of marine reserves as reef fishery management tools. En: Sale P. F. (Ed.), Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. Academic Press, San Diego. Pp. 421-443.
- Russ G. R. Alcalá A. C. 2004. Marine reserves-long term protection is required for full recovery of predatory fish populations. *Oecología* 138:622-627.
- Sale P. F. 1991. Reef fish communities: open nonequilibrium systems, p. 594-600. En: Sale P.F. (Editores), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Londres.
- Salazar-Murguía R. 1997. Análisis de la estructura comunitaria de peces arrecifales en la región sur del Caribe mexicano. Informe de Servicio Social, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México. Pp. 41.
- Sánchez J. A., Gil M. F., Chasqui L. H., Alvarado E. M. 2004. Grazing dynamics on a Caribbean reef-building coral. *Coral Reefs* 23:578-583
- Santos-Rodríguez L. O. 2002. Análisis comparativo de la composición de la comunidad coralina de tres arrecifes del sur de Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. Pp. 79.
- Sosa-Cordero E., Medina-Quej A., Ramírez-González A., Domínguez-Viveros M. y Aguilar-Dávila W. 1993. Invertebrados marinos explotados en Quintana Roo, p. 709-734. En Salazar-Vallejo S. I., González N. E. (Editores). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional Biodiversidad y CIQRO, México. Pp 865.
- Sosa-Cordero E., Ramírez-González A., Domínguez-Viveros M., Aguilar-Perera A. 1991. Peces y pesquerías. *Zona Marítima*, p. 135-160. En: Camarena-Luhrs T.,

- Salazar-Vallejo S. (Editores). Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo. El Centro de Investigaciones de Quintana Roo Chetumal. Pp. 231.
- Sosa-Cordero E., Ramírez-González A. 2011. Pesca marina, p. 183-189. En: Pozo C., Canto Armijo N., Calmé S. Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación. Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pesquerías Donaciones. México. D.F.
- Schmitter-Soto J. J., Aguilar-Perera A., Aguilar-Dávila W., Avilés-Torres S., Gamboa-Pérez H., Pech-Rivera U. 1995. Ictiofauna arrecifal de la costa sur de Quintana Roo. Inf. Téc., Proyecto B015. El Colegio de la Frontera Sur/Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Chetumal. Pp. 17.
- Schmitter-Soto J. J., Aguilar-Perera A., Avilés-Torres S., Herrera R., Caballero J. A., Carvajal N. 1998. Distribución y abundancia de la ictiofauna arrecifal en la costa sur de Quintana Roo. Inf. Téc. Final, Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología/El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal. Pp. 25.
- Schmitter-Soto J. J., Cruz-Martínez A., Herrera R., Hernández A. 2007. Los peces de la costa sur de Quintana Roo: una década de cambios. Fondo para el Sistema Arrecifal Mesoamericano y Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza. Pp. 32.
- Schmitter-Soto J. J., Vásquez-Yeomans L., Aguilar-Perera A., Curiel-Mondragón C., Caballero-Vázquez J. A. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología 71(2):143-177.

- Soberón J., Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480:488.
- Sorokin Y. I. 1995. Coral reef ecology. *Ecological Studies*. Springer-Verlag, Berlín. Pp. 465.
- Sosa-Cordero E., Medina-Quej A., Ramírez-González A., Domínguez-Viveros M., Aguilar-Dávila W. 1993. Invertebrados marinos explotados en Quintana Roo, p. 709-734. En: S. I. Salazar-Vallejo., N.E. González (eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y El Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.
- StatSoft. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Steneck R., Lang J. 2003. Rapid assessment of Mexico's Yucatán Reef in 1997 and 1999: Pre-and-post-1998 mass bleaching and hurricane Mitch (stony corals, algae and fishes), p. 294-317. En: J. C. Lang (Ed.), *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Program*.
- Tarazona J., Castillo E. 1999. El Niño 1997-98 y su impacto sobre los ecosistemas marino y terrestre. *Revista Peruana de Biología*. Volumen Extraordinario: 1-8. Pp. 186.
- Underwood A. J. 1997. *Experiments in Ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 504.
- Van Leeuwen T. E. 2008. Predation on the invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Pisces:Scorpaenidae), by native groupers in the Bahamas. *Coral Reefs* 27:501-506.

- Vroom P. S., Page K. N., Kenyon J.C., Brainard R.E. 2006. Algae-dominated reefs. *American Scientist* 94:430-437.
- Whitfield E. P., Hare A. J., Andrew W. D., Harter L. S., Muñoz C. R., Addisson M. C. 2007. Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biological Invasions* 9:53-64.
- Williams D. McB. 1991. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes, p. 437-474. En: Sale P.F. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, Londres.
- Williams I. D., Polunin N. V. C., Hendrick V. J. 2001. Limits of grazing by herbivorous fishes at the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Marine Ecology Progress Series* 222:187-196.
- Willis T. J., Millar R. B., Babcock R. C., Tolimieri N. 2003. Burdens of evidence and the benefits of marine reserves: putting Descartes before des horse? *Environmental Conservation* 30:1-14.
- Wilkinson C. R. 2002. *Status of Coral Reefs of the World: 2002*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. Pp. 378.
- Zar J. H. 2009. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey. Pp. 929.
- Zuur, A. F., Leno E. N., Smith G. M. 2007. *Analyzing ecological data*. Springer. N. York. Pp. 670.



## Anexo 1

Tabla 1. Censos estacionarios realizados en diferentes estaciones climáticas, localidades y hábitats, en 1997-1998.

Fecha de muestreo	Mahahual frente arrecifal	Mahahual laguna arrecifal	Chahuaychol frente arrecifal	Chahuaychol laguna arrecifal	Estación climática
oct-97	6		6		Lluvias
nov-97	6	6	6	6	Secas
dic-97	6	5	6	6	Secas
feb-98	6	6			Secas
mar-98	6	5	6	5	Secas
may-98	6	6	6	6	Lluvias
ago-98	6	6	6	6	Lluvias
sep-98	6	5	6	6	Lluvias
Total	48	40	42	35	
			Total	<b>165</b>	

Tabla 2. Censos estacionarios realizados en diferentes estaciones climáticas, localidades y hábitats, en 2010.

Fecha de muestreo	Mahahual Frente arrecifal	Mahahual Laguna arrecifal	Xahuayxol Frente arrecifal	Xahuayxol Laguna arrecifal	Xcalak Frente arrecifal	Xcalak Laguna arrecifal	Estación climática
mar-10	12	12	12	12	12	12	Secas
abr-10	12	12	13	12	12	12	Secas
may-10	12	11	12	12	12	12	Lluvias
jul-10	10	12	12	12	12	12	Lluvias
Total	46	47	49	48	48	48	
					Total	<b>286</b>	

Tabla 3. Coordenadas geográficas de las zonas censadas.

Localidad	Hábitat arrecifal	Coordenadas	
Mahahual	Frente arrecifal	18° 42' 50" N	87° 42' 11" W
Mahahual	Laguna arrecifal	18° 42' 54" N	87° 42' 23" W
Chahuaychol	Frente arrecifal	18° 30' 35" N	87° 45' 9" W
Chahuaychol	Laguna arrecifal	18° 30' 40" N	87° 45' 24" W
Xcalak	Frente arrecifal	18° 17' 18" N	87° 49' 3" W
Xcalak	Laguna arrecifal	18° 17' 22" N	87° 49' 27" W

## Anexo 2

Tabla 1. Valores de las constantes *a* y *b* utilizadas para el cálculo de la biomasa de las especies de peces arrecifales en Mahahual, Chahuaychol y Xcalak.

Especie	Relación longitud-peso		Fuente
	<i>a</i>	<i>b</i>	
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0.0170	3.120	Claro, 1994
<i>Abudefduf taurus</i>	0.0246	3.000	Claro, 1994
<i>Acanthurus bahianus</i>	0.0191	3.080	Froese y Pauly 2010
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.0221	3.009	Froese y Pauly 2010
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0.0278	3.022	Froese y Pauly 2010
<i>Aetobatus narinari</i>	0.0059	3.130	Froese y Pauly 2010
<i>Aluterus schoepfi</i>	0.0069	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Anisotremus surinamensis</i>	0.0059	3.392	Froese y Pauly 2010
<i>Anisotremus virginicus</i>	0.0148	3.167	Froese y Pauly 2010
<i>Aulostomus maculatus</i>	0.0040	2.866	Froese y Pauly 2010
<i>Balistes vetula</i>	0.0516	2.875	Froese y Pauly 2010
<i>Bodianus rufus</i>	0.0145	3.053	Froese y Pauly 2010
<i>Calamus bajonado</i>	0.0457	2.820	Froese y Pauly 2010
<i>Cantherhines pullus</i>	0.0683	2.563	Froese y Pauly 2010
<i>Canthidermis sufflamen</i>	0.0176	3.055	Froese y Pauly 2010
<i>Canthigaster rostrata</i>	0.0729	2.500	Froese y Pauly 2010
<i>Caranx bartholomaei</i>	0.0340	2.840	Froese y Pauly 2010
<i>Caranx crysos</i>	0.0524	2.690	Froese y Pauly 2010
<i>Caranx ruber</i>	0.0180	2.990	Froese y Pauly 2010
<i>Cephalopholis cruentata</i>	0.0076	3.237	Froese y Pauly 2010
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.0729	2.574	Froese y Pauly 2010
<i>Chaetodipterus faber</i>	0.0407	2.250	Froese y Pauly 2010
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.0470	2.860	Froese y Pauly 2010
<i>Chaetodon ocellatus</i>	0.0318	2.984	Froese y Pauly 2010
<i>Chaetodon striatus</i>	0.0222	3.140	Froese y Pauly 2010
<i>Chromis cyanea</i>	0.0173	3.120	Froese y Pauly 2010
<i>Clepticus parrae</i>	0.0093	3.280	Froese y Pauly 2010
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0.0345	2.680	Froese y Pauly 2010
<i>Dasyatis americana</i>	0.0739	2.810	Froese y Pauly 2010
<i>Diodon histrix</i>	0.5330	2.276	Froese y Pauly 2010
<i>Diodon holocanthus</i>	0.0755	2.930	Froese y Pauly 2010
<i>Diplodus caudimacula</i>	0.0151	3.152	Froese y Pauly 2010
<i>Elacatinus lobeli</i>	0.0080	3.137	Froese y Pauly 2010
<i>Elacatinus prochilos</i>	0.0080	3.137	Froese y Pauly 2010
<i>Epinephelus guttatus</i>	0.0176	2.960	Froese y Pauly 2010
<i>Epinephelus itajara</i>	0.0131	3.056	Froese y Pauly 2010
<i>Epinephelus striatus</i>	0.0052	3.300	Claro, 1994
<i>Equetus punctatus</i>	0.0011	3.844	Froese y Pauly 2010
<i>Eucinostomus</i> sp.	0.0123	3.230	Claro, 1994
<i>Gerres cinereus</i>	0.0130	2.690	Claro, 1994
<i>Gnatholepis thompsoni</i>	0.0035	3.766	Froese y Pauly 2010
<i>Gramma loreto</i>	0.0160	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Gymnothorax moringa</i>	0.0010	3.158	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon album</i>	0.0140	3.090	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0.0120	3.100	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon carbonarium</i>	0.0404	2.740	Claro, 1994
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	0.0141	3.080	Claro, 1994

Especie	Relación longitud-peso		Fuente
	a	b	
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.0534	2.400	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon macrostomum</i>	0.0176	3.060	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon melanurum</i>	0.0226	2.953	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon parra</i>	0.0280	2.890	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon plumieri</i>	0.0160	3.050	Froese y Pauly 2010
<i>Haemulon sciurus</i>	0.0200	3.010	Froese y Pauly 2010
<i>Halichoeres bivittatus</i>	0.0094	3.150	Froese y Pauly 2010
<i>Halichoeres garnoti</i>	0.0052	3.375	Froese y Pauly 2010
<i>Halichoeres maculipinna</i>	0.0028	3.693	Froese y Pauly 2010
<i>Halichoeres poeyi</i>	0.0095	3.131	Froese y Pauly 2010
<i>Halichoeres radiatus</i>	0.0131	3.038	Froese y Pauly 2010
<i>Holacanthus ciliaris</i>	0.0337	2.900	Froese y Pauly 2010
<i>Holacanthus tricolor</i>	0.0428	2.858	Froese y Pauly 2010
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.0413	2.120	Froese y Pauly 2010
<i>Holocentrus rufus</i>	0.0150	3.059	Froese y Pauly 2010
<i>Hypoplectrus fulvus</i> n.sp.	0.0090	3.040	Froese y Pauly 2010
<i>Hypoplectrus puella</i>	0.0090	3.040	Froese y Pauly 2010
<i>Kyphosus</i> sp.	0.0174	3.080	Froese y Pauly 2010
<i>Lactophrys bicaudalis</i>	0.0294	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Lactophrys trigonus</i>	0.3750	2.100	Froese y Pauly 2010
<i>Lactophrys triqueter</i>	0.0309	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus analis</i>	0.0152	3.040	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus apodus</i>	0.0216	2.920	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus cyanopterus</i>	0.0093	2.880	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus griseus</i>	0.0207	2.915	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus jocu</i>	0.0085	3.200	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.0947	2.570	Froese y Pauly 2010
<i>Lutjanus synagris</i>	0.1250	2.652	Froese y Pauly 2010
<i>Malacanthus plumieri</i>	0.0270	2.629	Froese y Pauly 2010
<i>Malacoctenus triangulatus</i>	0.0089	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Megalops atlanticus</i>	0.0120	2.984	Froese y Pauly 2010
<i>Melichthys niger</i>	0.0251	2.935	Froese y Pauly 2010
<i>Microspathodon chrysurus</i>	0.0239	3.082	Froese y Pauly 2010
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.0207	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.0082	3.140	Froese y Pauly 2010
<i>Mycteroperca phenax</i>	0.0144	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Mycteroperca tigris</i>	0.0094	3.120	Froese y Pauly 2010
<i>Myrichthys breviceps</i>	0.1110	2.720	Froese y Pauly 2010
<i>Myripristis jacobus</i>	0.1110	2.720	Froese y Pauly 2010
<i>Narcine brasiliensis</i>	0.0245	2.720	Froese y Pauly 2010
<i>Neoniphon marianus</i>	0.0251	2.955	Froese y Pauly 2010
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.0402	2.739	Froese y Pauly 2010
<i>Pempheris schomburgki</i>	0.0439	2.620	Froese y Pauly 2010
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	0.0345	2.968	Froese y Pauly 2010
<i>Pomacanthus paru</i>	0.0203	3.126	Froese y Pauly 2010
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	0.0159	3.026	Froese y Pauly 2010
<i>Pterois volitans/miles</i>	0.0000	3.038	PNAX
<i>Sargocentron vexillarium</i>	0.0158	3.051	Froese y Pauly 2010
<i>Scarus coeruleus</i>	0.0124	3.111	Froese y Pauly 2010
<i>Scarus iserti</i>	0.0208	2.920	Froese y Pauly 2010
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.0135	3.000	Froese y Pauly 2010

Especie	Relación longitud-peso		Fuente
	a	b	
<i>Scarus vetula</i>	0.0188	3.026	Froese y Pauly 2010
<i>Scomberomorus regalis</i>	0.0202	2.800	Froese y Pauly 2010
<i>Serranus baldwini</i>	0.0128	3.036	Froese y Pauly 2010
<i>Serranus tabacarius</i>	0.0222	2.912	Froese y Pauly 2010
<i>Serranus tigrinus</i>	0.0145	3.048	Froese y Pauly 2010
<i>Sparisoma atomarium</i>	0.0122	3.028	Froese y Pauly 2010
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	0.0129	3.110	Froese y Pauly 2010
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	0.0135	3.100	Claro, 1994
<i>Sparisoma radians</i>	0.0179	3.035	Froese y Pauly 2010
<i>Sparisoma rubripinne</i>	0.0194	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Sparisoma viride</i>	0.0537	2.740	Claro, 1994
<i>Sphoeroides spengleri</i>	0.0420	2.610	Claro, 1994
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.0063	3.000	Froese y Pauly 2010
<i>Sphyraena picudilla</i>	0.0067	2.942	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes adustus</i>	0.0324	2.836	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes diencaeus</i>	0.0324	2.836	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes leucostictus</i>	0.0303	2.887	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes partitus</i>	0.0182	3.152	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes planifrons</i>	0.0379	2.857	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes variabilis</i>	0.0324	2.836	Froese y Pauly 2010
<i>Synodus saurus</i>	0.0040	3.190	Froese y Pauly 2010
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	0.0107	3.040	Froese y Pauly 2010
<i>Urobatis jamaicensis</i>	0.0072	3.083	Froese y Pauly 2010
<i>Xyrichtys martinicensis</i>	0.0367	2.493	Froese y Pauly 2010
<i>Xyrichtys splendens</i>	0.0100	3.000	Froese y Pauly 2010

Anexo 3

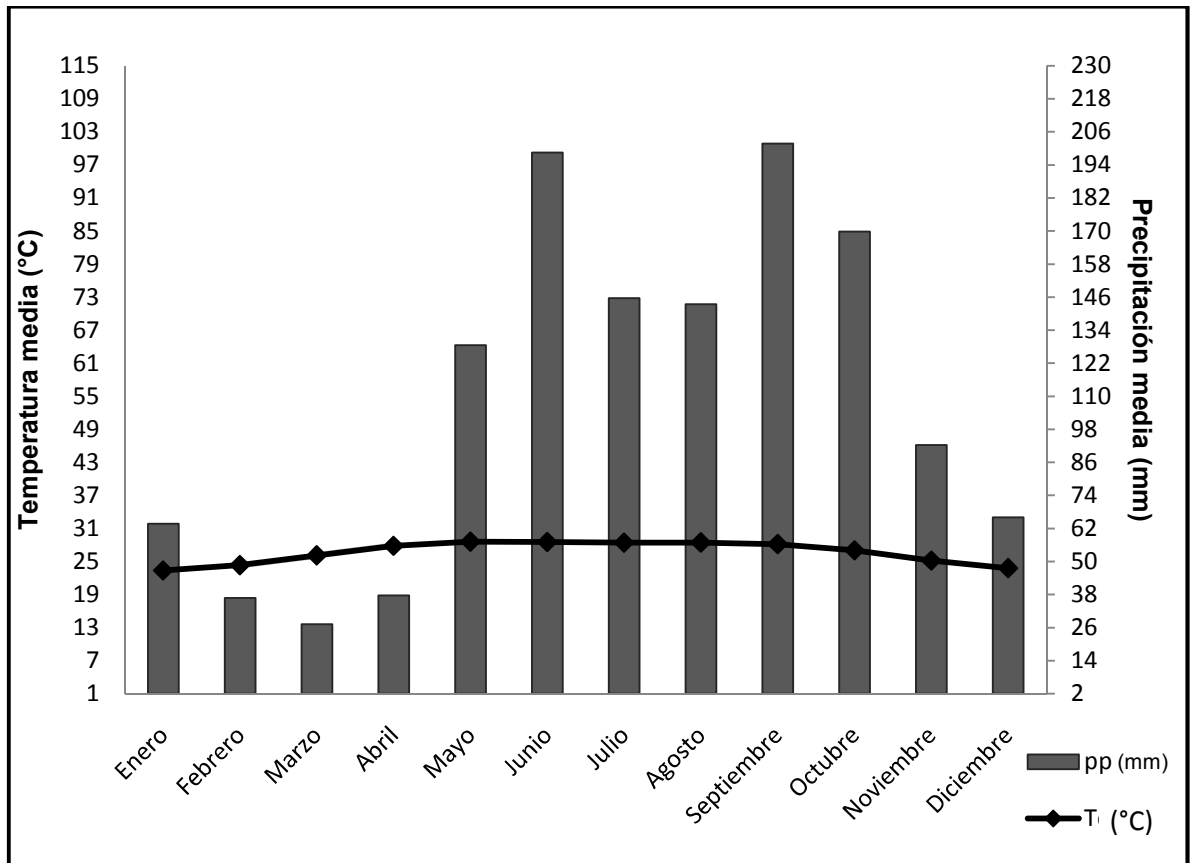


Figura 1. Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1953-2009 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

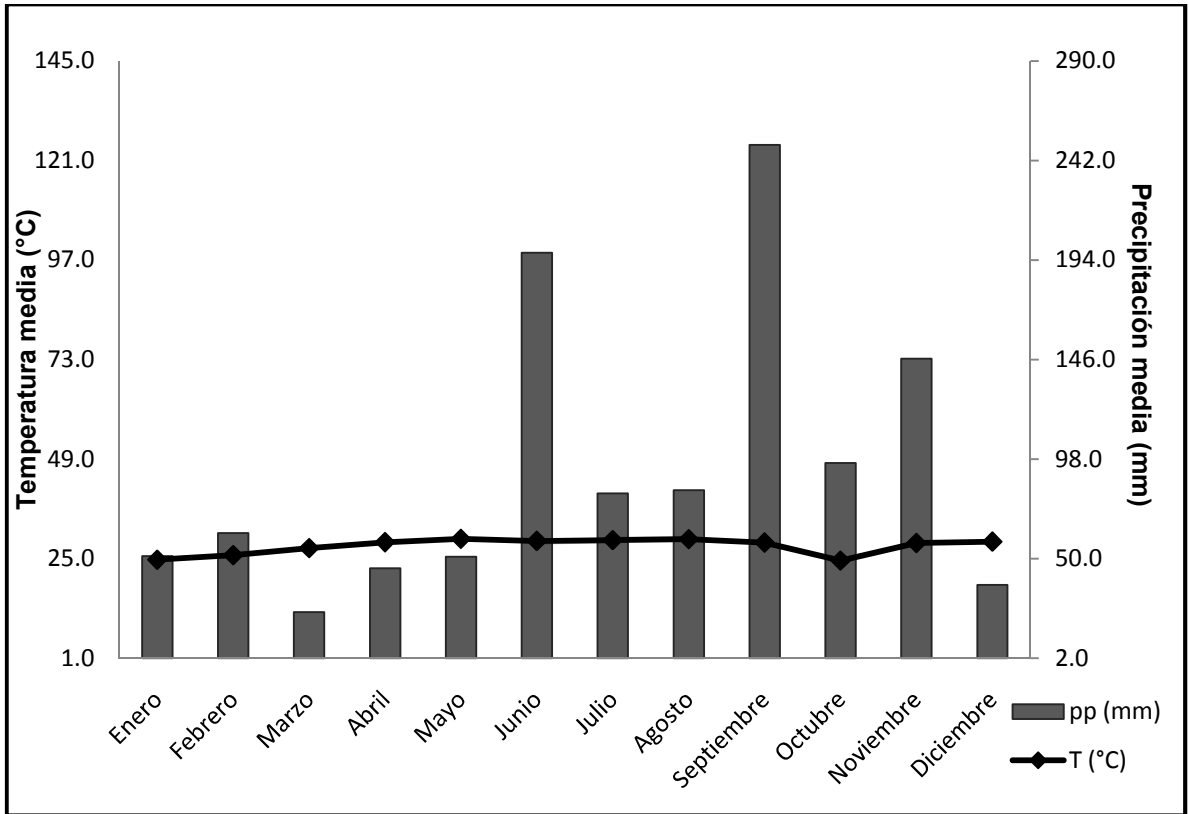


Figura 2. Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1997 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

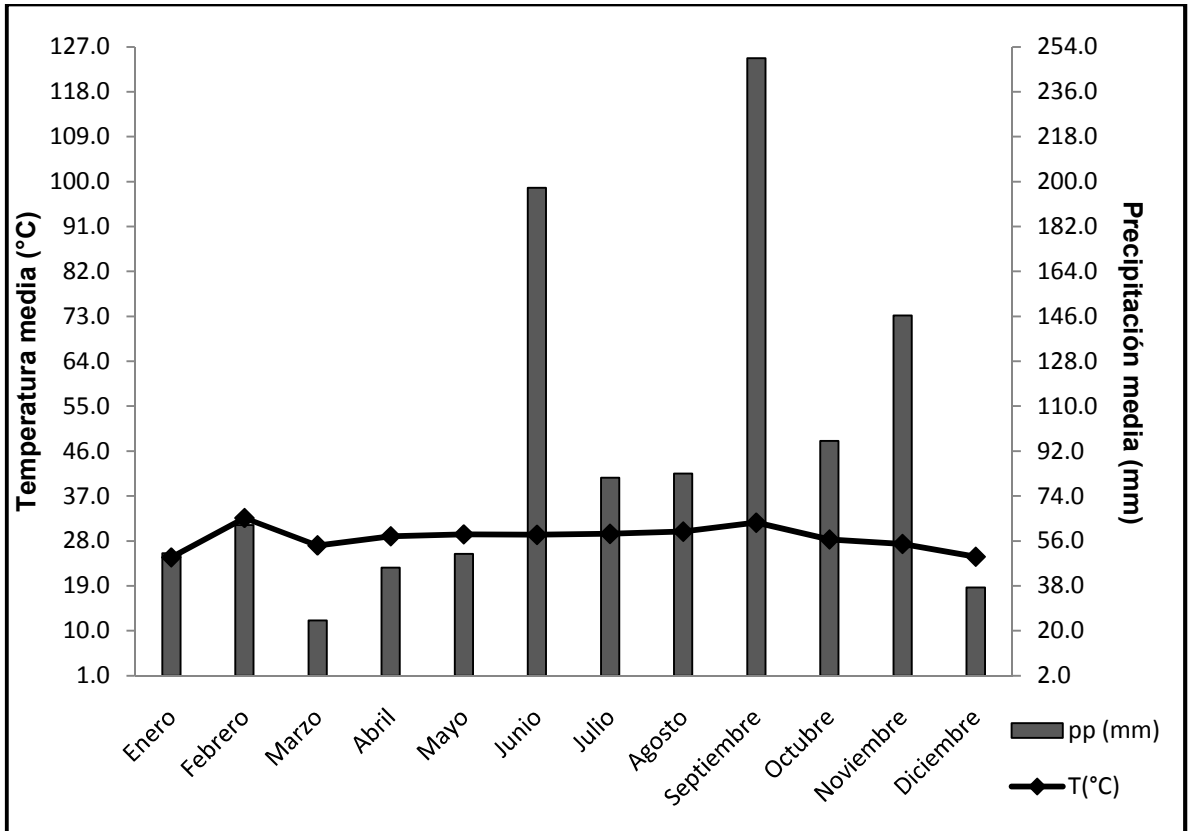


Figura 3. Climograma de la precipitación media y temperatura media mensual para 1998 en el Mpio. de Othón P. Blanco. Chetumal, Quintana Roo. Fuente: CONAGUA.

#### Anexo 4

Curvas de acumulación de especies para cada uno de los hábitats arrecifales (laguna y frente) de Mahahual, Chahuaychol y Xcalak en las diferentes estaciones climáticas de muestreo (secas y lluvias), en los años de 1997/1998 y 2010.

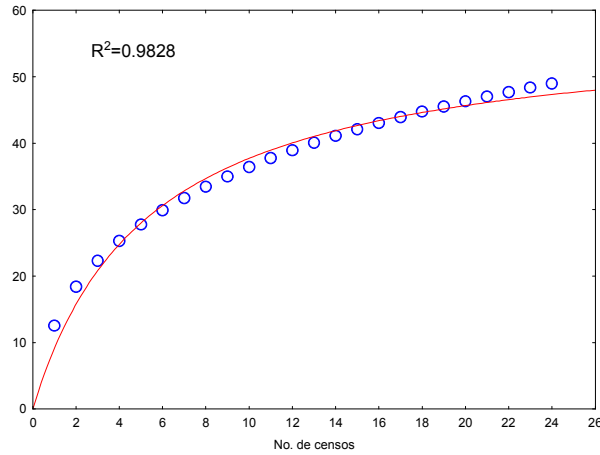


Figura 1. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs} = [10.84400 * n / 1 + (0.187418 * n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total} = 57.85$ .

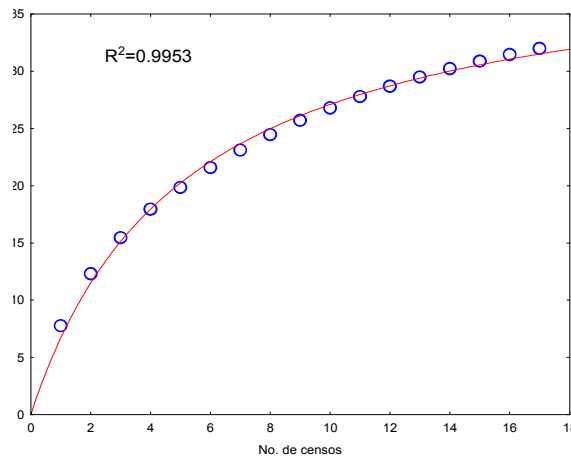


Figura 2. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs} = [7.973979 * n / 1 + (0.194237 * n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total} = 41.05$ .



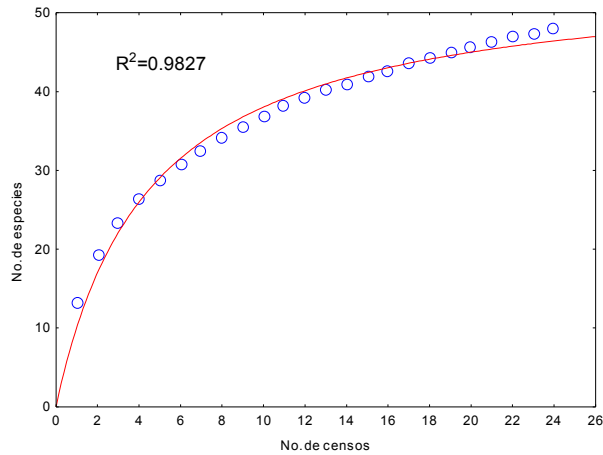


Figura 3. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.29129*n/1+(0.223167*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.07$ .

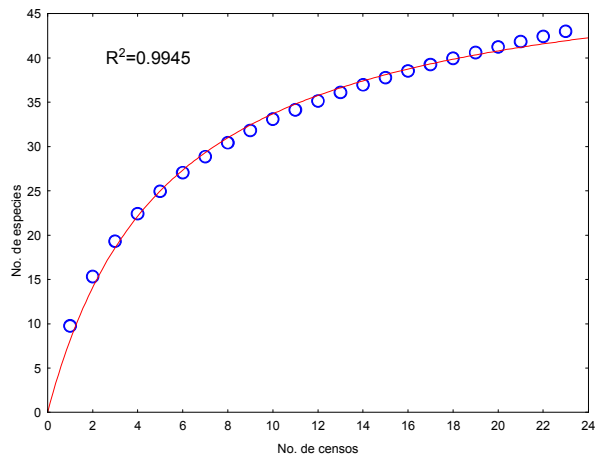


Figura 4. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de secas, año 1997/1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de la ordenada al origen se muestran el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva ( $S_{obs}=[9.679789*n/1+(0.187267*n)]$ ). La asíntota predicha por la función ( $S_{total}=51.69$ ).

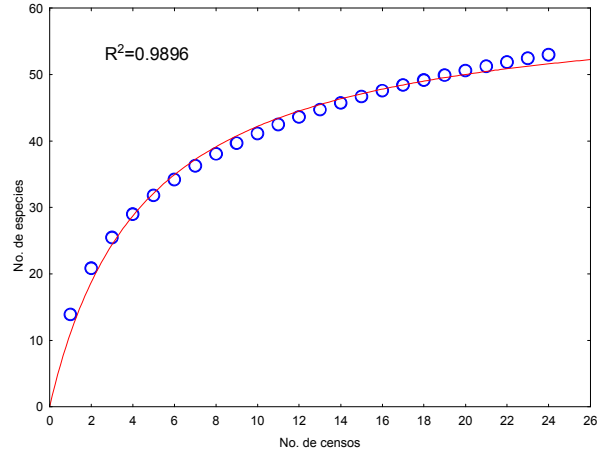


Figura 5. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en frente arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas al origen se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.49398*n/1+(0.219710*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=61.41$ .

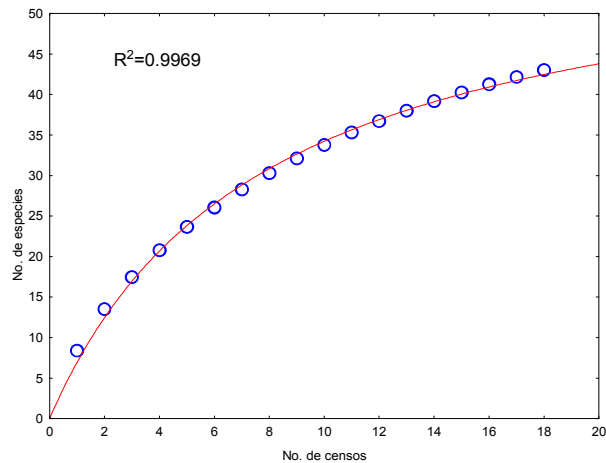


Figura 6. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[7.833443*n/1+(0.128923*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=60.76$ .

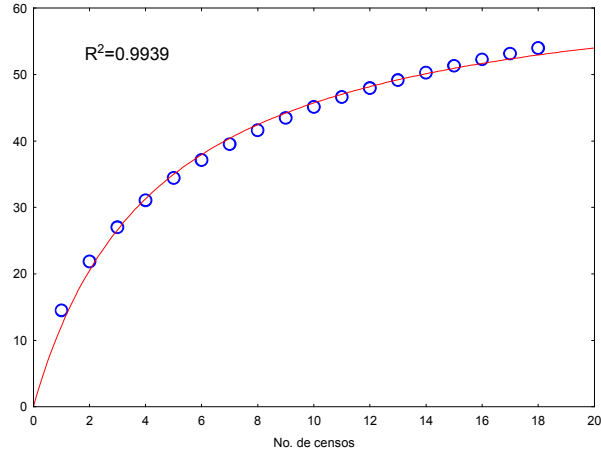


Figura 7. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[14.88789*n/1+(0.225534*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=66.01$ .

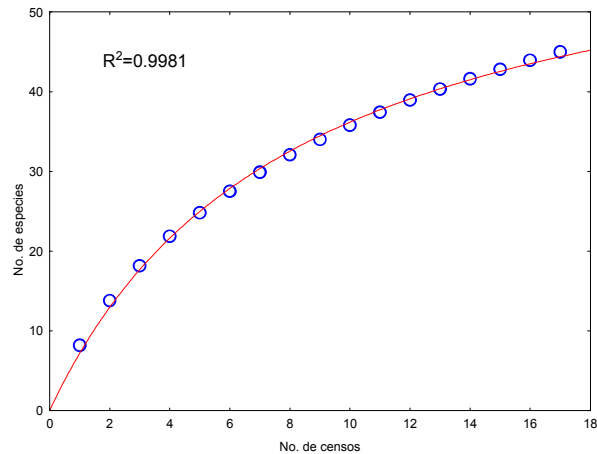


Figura 8. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 1997-1998. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[8.065205*n/1+(0.122842*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=65.65$ .

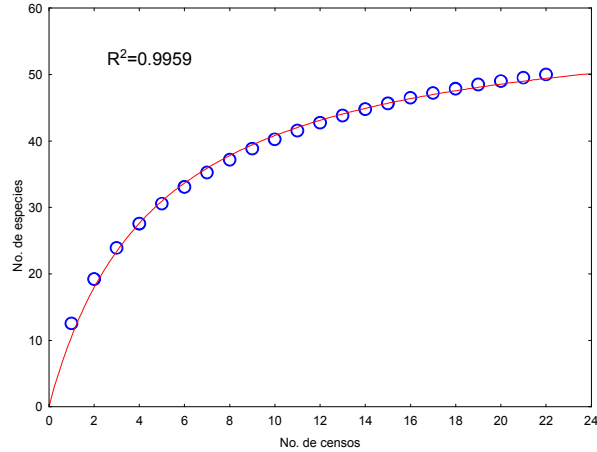


Figura 9. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.80501*n/1+(0.213596*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.94$ .

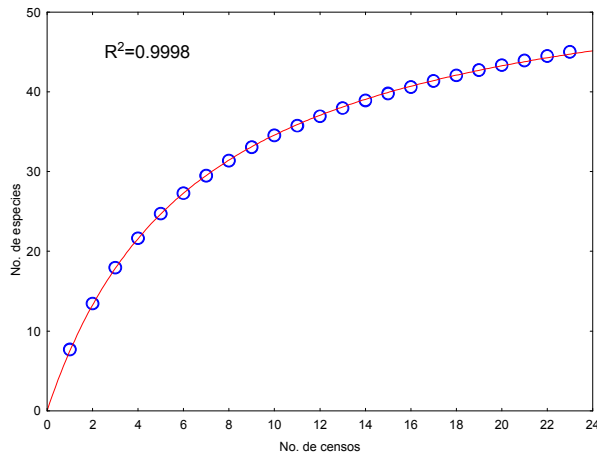


Figura 10. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[8.622623*n/1+(0.149325*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.74$ .

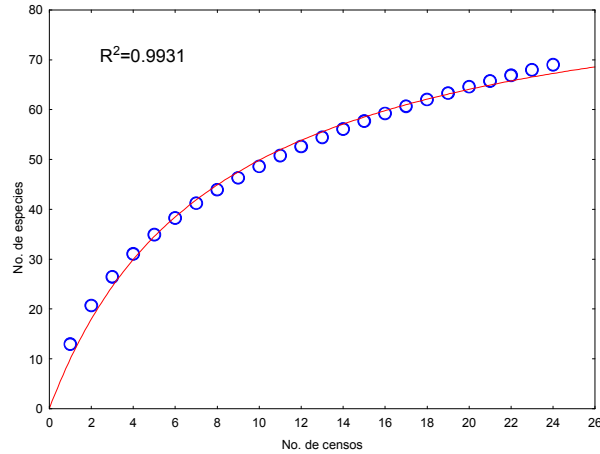


Figura 11. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Mahahual, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas al origen se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.23966*n/1+(0.125454*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=89.59$ .

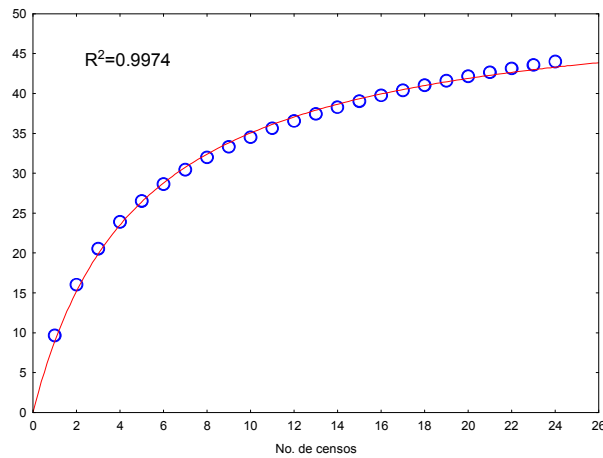


Figura 12. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Mahahual, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.72841*n/1+(0.206096*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=52.05$ .

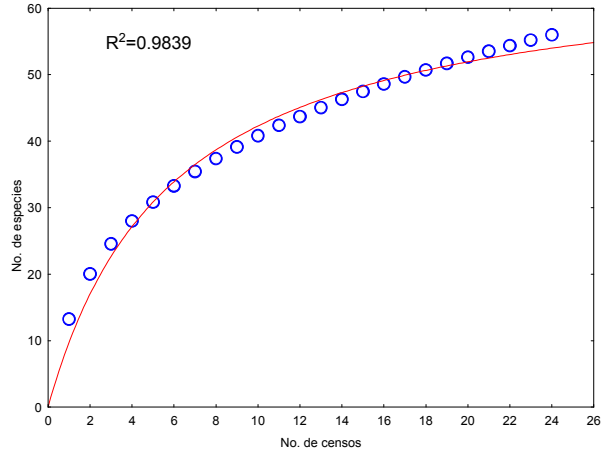


Figura 13. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.37213*n/1+(0.168960*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=67.30$ .

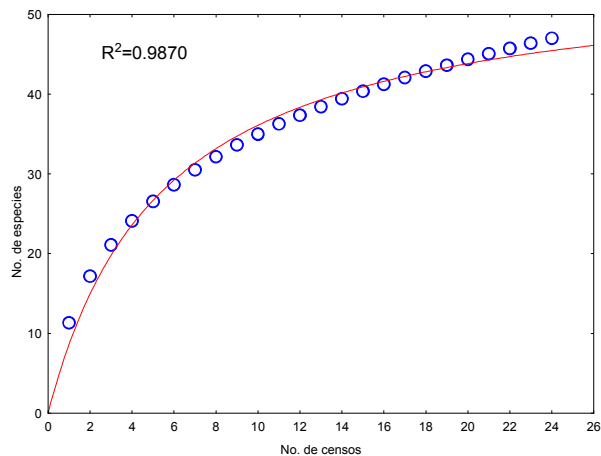


Figura 14. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.21912*n/1+(0.183130*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=55.80$ .

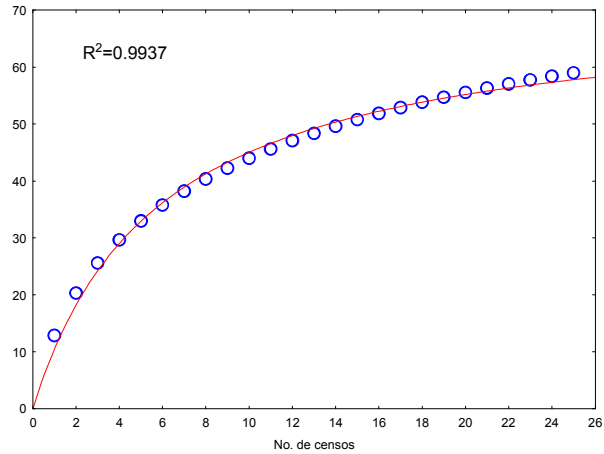


Figura 15. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[12.26096*n/1+(0.172153*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=71.22$ .

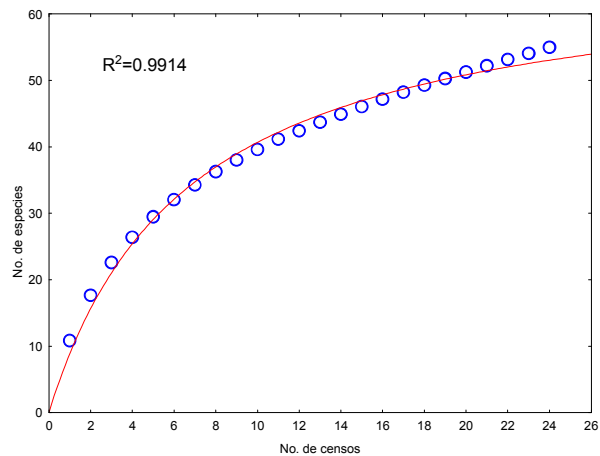


Figura 16. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Chahuaychol, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.17742*n/1+(0.150155*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=67.77$ .

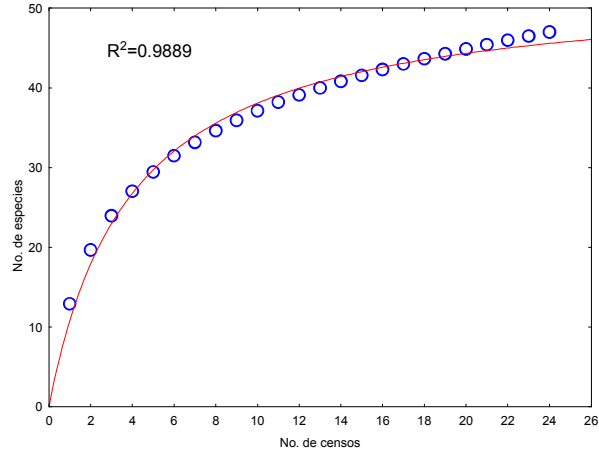


Figura 17. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Xcalak, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.52606*n/1+(0.255086*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=53.02$ .

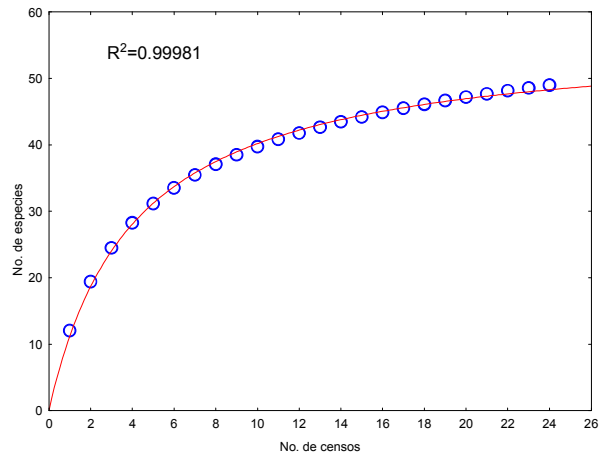


Figura 18. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Xcalak, época de lluvias, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[13.96530*n/1+(0.247449*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=56.43$ .



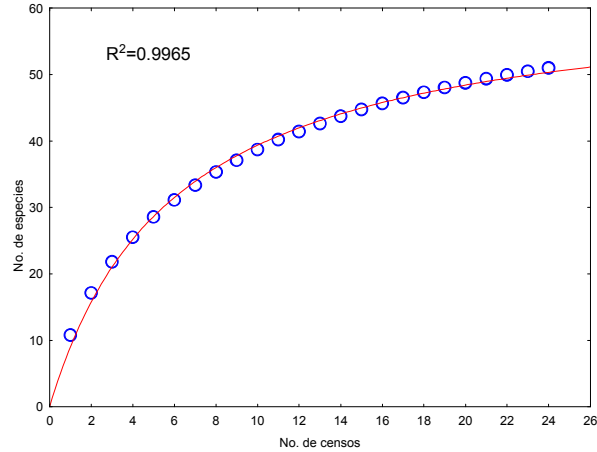


Figura 19. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en el frente arrecifal de Xcalak, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[10.52139*n/1+(0.167279*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=62.89$ .

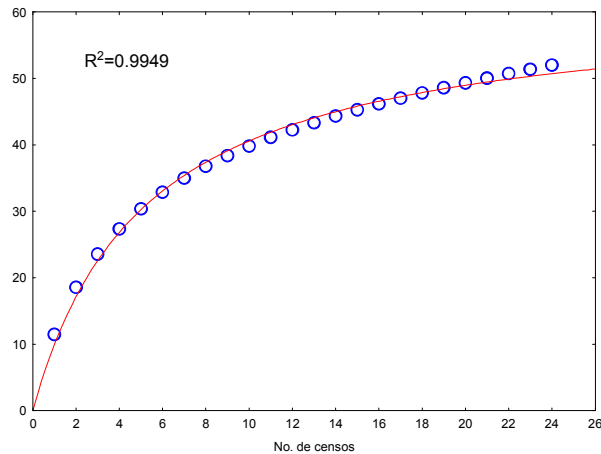


Figura 20. Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo en la laguna arrecifal de Xcalak, época de secas, año 2010. En el eje de las abscisas se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado ( $n$ ; número de censos). En el eje de las ordenadas se muestra el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ) para cada nivel de muestreo dado. Círculos: curva aleatorizada. Línea continua: Función de Clench ajustada a la curva  $S_{obs}=[11.87319*n/1+(0.192437*n)]$ . La asíntota predicha por la función es  $S_{total}=61.69$ .

## Anexo 5

Tabla 1. Censos totales, riqueza, abundancia total, biomasa ( $\text{g/m}^2$ ), índice de riqueza de Margalef (D'n), índice de equidad de Pielou (J'n) e índice de diversidad de Shannon (H'n) para cada una de las escalas espacio-temporales evaluadas en los arrecifes al sur de Quintana Roo, México en 1997/1998 y 2010.

Año	Época climática	Arrecife	Hábitat	Censos totales	Riqueza	Abundancia	Biomasa	D'	J'	H'
1997-1998	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	24	48	1569	982	6.4	0.7	2.7
1997-1998	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	23	43	751	246	6.3	0.7	2.7
1997-1998	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	24	49	1572	10523	6.5	0.6	2.5
1997-1998	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	17	32	547	304	4.9	0.7	2.4
1997-1998	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	18	54	1236	518	7.4	0.7	2.8
1997-1998	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	17	45	551	282	7.0	0.7	2.8
1997-1998	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	24	53	2097	2041	6.8	0.6	2.5
1997-1998	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	18	43	775	288	6.3	0.7	2.5
2010	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	24	56	1200	923	7.8	0.7	2.9
2010	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	24	47	741	330	7.0	0.8	3.0
2010	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	25	59	1257	953	8.1	0.7	2.7
2010	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	24	55	801	453	8.1	0.8	3.2
2010	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	24	69	988	420	9.9	0.7	3.1
2010	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	24	44	858	803	6.4	0.8	3.1
2010	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	22	50	777	656	7.4	0.8	3.0
2010	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	23	45	454	143	7.2	0.9	3.3
Año	Época climática	Arrecife	Hábitat	Censos totales	Riqueza	Abundancia	Biomasa	D'	J'	H'
1997-1998	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	17	42	1018	502	5.9	0.7	2.8
1997-1998	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	17	40	585	166	6.1	0.7	2.6
1997-1998	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	17	43	1102	1584	6.0	0.6	2.4
1997-1998	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	17	32	547	304	4.9	0.7	2.4
1997-1998	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	17	54	1203	508	7.5	0.7	2.8
1997-1998	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	17	45	551	282	7.0	0.7	2.8
1997-1998	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	17	51	1678	1746	6.7	0.6	2.4
1997-1998	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	17	43	732	271	6.4	0.7	2.5
2010	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	17	51	907	646	7.3	0.7	2.8
2010	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	17	39	537	208	6.0	0.8	3.0
2010	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	17	51	801	674	7.5	0.7	2.6
2010	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	17	49	608	366	7.5	0.8	3.2
2010	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	17	60	737	306	8.9	0.7	3.1
2010	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	17	40	657	335	6.0	0.8	3.1
2010	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	17	45	589	546	6.9	0.8	3.0
2010	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	17	40	330	100	6.7	0.9	3.3

Tabla 2. Censos totales, riqueza, abundancia total, biomasa ( $\text{g/m}^2$ ), índice de Margalef ( $D_{Ln}$ ), índice de Pielou ( $J'_{Ln}$ ) e índice de Shannon-Wiener ( $H'n$ ) para cada una de las escalas espacio-temporales evaluadas en los arrecifes al sur de Quintana Roo, México en el año 2010.

Año	Época climática	Arrecife	Hábitat	Censos totales	Riqueza	Abundancia	Biomasa	D'	J'	H'
2010	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	24	69	988	420	9.9	0.7	3.1
2010	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	24	44	858	803	6.4	0.8	3.1
2010	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	22	50	777	656	7.4	0.8	3.0
2010	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	23	45	454	143	7.2	0.9	3.3
2010	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	25	59	1257	953	8.1	0.7	2.7
2010	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	24	55	801	453	8.1	0.8	3.2
2010	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	24	56	1200	923	7.8	0.7	2.9
2010	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	24	47	741	330	7.0	0.8	3.0
2010	Secas	Xcalak	Frente arrecifal	24	51	1434	753	6.9	0.6	2.3
2010	Secas	Xcalak	Laguna arrecifal	24	52	1184	1819	7.2	0.8	3.2
2010	Lluvias	Xcalak	Frente arrecifal	24	47	1108	1001	6.6	0.7	2.8
2010	Lluvias	Xcalak	Laguna arrecifal	24	49	978	1244	7.0	0.9	3.3
Año	Época climática	Arrecife	Hábitat	Censos totales	Riqueza	Abundancia	Biomasa	D'	J'	H'
2010	Secas	Mahahual	Frente arrecifal	22	64	904	373	9.3	0.7	3.1
2010	Secas	Mahahual	Laguna arrecifal	22	42	786	730	6.2	0.8	3.1
2010	Lluvias	Mahahual	Frente arrecifal	22	50	777	656	7.4	0.8	3.0
2010	Lluvias	Mahahual	Laguna arrecifal	22	44	438	137	7.1	0.9	3.3
2010	Secas	Chahuaychol	Frente arrecifal	22	58	1171	891	8.1	0.6	2.6
2010	Secas	Chahuaychol	Laguna arrecifal	22	51	675	422	7.7	0.8	3.2
2010	Lluvias	Chahuaychol	Frente arrecifal	22	54	1090	866	7.6	0.7	2.9
2010	Lluvias	Chahuaychol	Laguna arrecifal	22	44	677	310	6.6	0.8	3.0
2010	Secas	Xcalak	Frente arrecifal	22	49	1233	713	6.7	0.6	2.4
2010	Secas	Xcalak	Laguna arrecifal	22	52	1118	1732	7.3	0.8	3.2
2010	Lluvias	Xcalak	Frente arrecifal	22	47	994	881	6.7	0.7	2.9
2010	Lluvias	Xcalak	Laguna arrecifal	22	48	875	1040	6.9	0.8	3.3

## Anexo 6

Normas editoriales de la Revista **Bulletin of Marine Science**.

The *Bulletin of Marine Science Instructions to Authors* manual is intended for use by all persons planning to submit manuscripts coordinated and published by the *Bulletin of Marine Science*.

### Formatting Requirements

#### Language:

Only papers in English will be accepted. Spelling, word division, and geographical names should follow either the *Concise Oxford Dictionary of Current English* or *The Merriam-Webster's Dictionary*.

#### Letter to the Editor:

As part of the electronic submission of manuscripts, authors are required to write a letter to the editor detailing (1) the content of the manuscript and its appropriateness for the *Bulletin of Marine Science*, (2) a list any papers on related topics by any of the authors that have been published within the past year or that are in review or in press, and (3) a list and contact information of at least four potential reviewers, experts on the topic of the manuscript, and without any collaboration with the author(s) or any affiliation with the institution(s) of the author(s).

#### Content:

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the *Bulletin* and follow the style and general layout of articles. All manuscripts should be typed in 12-point, Times or Times New Roman font, and double-spaced.

The sequence of the material should be:

- Title Page
- Abstract
- Text
- Acknowledgments
- Literature Cited
- Author addresses
- Tables
- Figure legends
- Figures
- Appendix (if included)

#### Title Page:

The full title of the manuscript in 20 words or less. If applicable, the geographical location of the research should be referenced along with the full name of any particular focal species (authority credited with naming the species usually should not appear as part of the title).

A running title (eight word limit).

Authors' names directly under the title.

**Abstract:**

Single paragraph of not more than 250 words. Please include abstract for all articles and notes.

Briefly states the reason for the research and summarizes the significant findings.

At first mention, a scientific (binomial) name should be written in its entirety including the authority credited with naming the species; i.e., *Palythoa caribbaeorum* (Duchassaing and Michelotti, 1861). Thereafter in the abstract, it is only necessary to abbreviate the species name (i.e., *P. caribbaeorum*) except when the species name starts a sentence in which case the genus must be spelled out in full (i.e., *Palythoa caribbaeorum*).

**Text:**

Cite all tables and figures in the order in which they are numbered.

Do not abbreviate state, province, or country names.

All scientific (binomial) names written in the text of the manuscript should include the authority credited with naming the species at first mention only. Throughout the remaining text, it is only necessary to abbreviate the species name (i.e., *P. caribbaeorum*). An exception is when the species name starts a sentence in which case genus must be spelled out in full (i.e., *Palythoa caribbaeorum*).

If there are more than 15 species listed in the manuscript, an alternative is to list species authorities (and common names if applicable) in a table or appendix.

Footnotes are discouraged. Such ancillary information should appear in the text set off in [brackets] or incorporated into the text.

Works in progress (i.e., manuscripts in preparation or review) cannot be cited in the text, and should instead be cited as unpublished data: (J Smith, University of Miami, unpubl data). Works in press may be cited as such in the text and in the Literature Cited as (Smith in press). When referencing unpublished data or a personal communication, include the name and institution of the person being referenced (i.e., J Smith, University of Miami, pers comm).

Common abbreviations and symbols such as %, mm, m, g, ml, mg, °C, μm, d (day), hr (hour), yr (year), and so forth, should be used. Measurements are to be given in metric units only. Other equivalents may be given in parentheses if necessary, with the permission of the Editor. Abbreviate units of measure only when used with numbers (i.e., 45 cm, 14 mg, 30 d, etc.). Symbols for “male” (♂) and “female” (♀) will be inserted during typesetting upon request of the corresponding author.

**Boldfaced** type should only be used when noting a new species. Otherwise, the use of boldfaced, scripted, and underlined text is discouraged.

All first and second headings (i.e., Methods, Results, Discussion) should be in small caps. All third headings should be set in *italics*.

All text should be aligned to the left. Do not double space after each sentence. Do not use tools such as “Track Changes,” and also refrain from inserting text boxes, headers, footers, and any other formatting devices.

Superscripts and subscripts should be used when necessary (i.e., cm<sup>2</sup> or CO<sub>2</sub>).

Numbers one through nine should be spelled out when not associated with units of measure. Thereafter, use number keys (10, 11, 12, etc.).

Place in-text references within parentheses, follow the last name of the author(s) by the year of publication without intervening punctuation.

(Smith 2010)

(Smith and Jones 2005)

(Smith et al. 1996)

When referencing literature within the text of the manuscript use chronological order (i.e., Jones et al. 1979, Smith 1980, Reilly 1981). If years are the same organize alphabetically (i.e., Jones et al. 1979, McManus 1980, Smith et al. 1980). Literature cited within the text must be cited in the Literature Cited section and vice versa.

**Acknowledgments:**

Individuals should be acknowledged using their first initial and last name (i.e., J Smith).

Include a brief statement recognizing funding agencies, institutions, reviewers, permits, and any contributors to the work.

**Literature Cited:**

The *Bulletin of Marine Science* uses the Council of Science Editors *Scientific Style and Format* (7th ed) style (name-year system) for its Literature Cited section.

Please refer to a recent issue of the *Bulletin of Marine Science* (starting with volume 87, older volumes used a different style) or to the Council of Science Editors *Scientific Style and Format* (7th ed) for guidance on citing literature according to *Bulletin* standards.

All literature referenced in the text must be included in the Literature Cited section and vice versa.

Authors are responsible for the completion and accuracy of the Literature Cited.

When citing an article, the Author(s). Date. Article title. Journal title. Volume(issue, if present in the document):location. should be included; i.e., Goddard JHR, Love MS. 2010. Megabenthic invertebrates on shell mounds associated with oil and gas platforms off California. *Bull Mar Sci.* 86(3):533–554.

All periodical names should be abbreviated. Journal abbreviations should be according to the Council of Science Editors Style Committee's *CSE Manual for Authors, Editors, and Publishers*, 7th edition. *All that JAS: Journal Abbreviation Sources* may also be used.

When citing a book, the Author(s)/Editor(s). Date. Title. Edition. Place of publication: Publisher. should be included; i.e., Smith J. 1997. *Birds of Florida*. 2nd ed. New York: Murphy Publishing.

When citing a specific article or chapter within a book, the format is as follows: Author(s). Date. Article title. *In:* Editor(s)' name(s), editors. Book title. Edition. Place of publication: Publisher. Location.

McDaniel TK, Valdivia RH. 2005. New tools for virulence gene discovery. *In:* Cossart P, Boquet P, Normark S, Rappuoli R, editors. *Cellular microbiology*. 2nd ed. Washington DC: ASM Press. p. 473–488.

Literature cited should be in alphabetical order. When multiple works are cited by the same author, chronological order (in ascending order) is followed. When the first author is the same but coauthors differ,

order the citations alphabetically, then alphabetically by the second authors' surname. An example is as follows:

Smith A. 1987.

Smith A. 2001.

Smith A, Jones B. 2004.

Smith A, Jones B, Carson C. 2000.

Smith A, Martin G. 2001.

In the Literature Cited, only capitalize proper nouns, and special names of countries or regions of countries, cities or sections of cities, rivers, bays, oceans, mountains, islands, and other geographical names. Do not capitalize or italicize the titles of books, reference volumes, etc. Do not use ampersands (“&”) in citations unless it is part of a title or publishing house name.

Please keep citation of non peer-reviewed material (“gray literature”) to a minimum.

If multiple authors, spell out the first 10, then follow by “et al.” Example:

Maragos J, Miller J, Gove J, DeMartini E, Friedlander A, Godwin S, Musburger C, Timmers M, Tsuda R, Vroom P, et al. 2008.

We strongly encourage limiting the number of references to a ratio of 1:4 (about one page of citations for every four pages of text).

When a DOI name is displayed in a reference, it should be preceded with a lowercase doi:. For example, the DOI name 10.5343/bms.1998.2354 would appear as doi:10.5343/bms.1998.2354. Note that there is no space between “doi:” and the DOI name, nor there is a period at the end of the DOI in a citation. The DOI name should always be the last element in the citation. The *Bulletin* is a member of CrossRef, therefore, we require the use of DOIs in citations.

Users of EndNote® please download the output style “CSE Style Manual, 7th ed. (Name-Year)” from the EndNote website.

***Electronic and Internet sources:***

For a complete list of all types of electronic citations please refer to the *National Library of Medicine Recommended Formats for Bibliographic Citation* (2001) available online at [www.nlm.nih.gov/pubs/formats/internet.pdf](http://www.nlm.nih.gov/pubs/formats/internet.pdf).

***Electronic-journal articles:***

Last Name and Initial(s) of Author, [followed by last names and initials of other authors]. Year of Publication. Title of article. Abbreviated Journal Title [medium]; Volume: Inclusive Page Numbers [if available]. Availability Information. Date of Access.

Dahlgren C, Marr J. 2004. Back reef systems: important but overlooked components of tropical marine systems. Bull Mar Sci. [serial online] 75(2):145–152. Available from: <http://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2004/00000075/00000002/art00002> via the Internet. Accessed 14 March, 2005.

**Electronic books or monographs:**

Last Name and Initial(s) of Author, [followed by last names and initials of other authors]. Year of Publication. Title of monograph [monograph online]. Place of Publication: Publisher; [Update Information, if applicable]. Availability Information. Date of Access.

**Databases:**

Last Name and Initial(s) of Author, [followed by last names and initials of other authors, if any]. Title of Database. Version. Place of Publication: Publisher. Date of Publication [Date of Update/Revision; Date of Citation].

**Entire web pages:**

Last Name and Initial(s) of Author; Title of Webpage [Internet]. Place of Publication: Publisher; Date of Publication [Date of Update/Revision, Date of Copyright, Date of Citation]. Available from: (Insert URL)  
Bulletin of Marine Science [Internet]. Miami, FL: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami; c2005, 14 March, 2005. Available from: <http://www.rsmas.miami.edu/bms> (or [rsmas.miami.edu/bms](http://rsmas.miami.edu/bms))

**Discussion lists:**

Author of Message. Title of Message. *In*: Title of List. [Place of Publication: Publisher]; Date of Publication; Date of [Citation date]. Numeration of Message. Available from: Insert URL

**Author(s) Addresses:**

Addresses of author(s) should be listed after the Literature Cited section of the manuscript in *italics*.

All addresses should be prefaced by the initials of each author.

E-mail addresses should be set inside angle brackets: <bmsassistant@rsmas.miami.edu>.

**Table and Figure Formatting (for final version submission to BMS after acceptance)**

Figures and tables, with their legends and headings, should be self-explanatory and should not require reference to the text. Species names should not be abbreviated in either figure or table legends.

Figures should be clear and legible, with 1-inch margins. The dimensions and the thickness of the individual lines, spaces, and letters may also be reduced proportionally.

Each table and figure should start on a separate page. Consistency in headings and format is desirable. Vertical rules or horizontal gridlines should be avoided.

**Tables:**

Only Excel® spreadsheets and Word® tables are accepted. When using Word, insert a table by using the “Table” menu. Do not use tabs or spaces to separate columns. Do not submit tables as image files. Do not add extra spaces in rows within or between table columns. Spaces prevent proper column alignment and require reformatting during typesetting. Do not break up tables as continuation pages (i.e., Table 1 continued).

If a table is large, and consists of numerous pages, the number of columns must be the same for all rows even if cells are blank.

There should be no shading, boldfacing, underlining, or box-line formatting in tables.

Brief table legends should be included immediately above each table.



**Figures:**

*Bulletin of Marine Science* accepts EPS, TIFF, and high resolution PDF images only (consider using the predefined “Press Quality” Adobe PDF preset in Acrobat’s “File” menu. This preset contains flattener settings appropriate for complex figures intended for high-resolution output). Refrain from submitting electronic images in Word or any other word processing application.

Please make sure each figure is properly labeled before submission (Figure 1, Figure 2, etc.).

The resolution must be 360 dpi for color, grayscale, or continuous tone images and 1200 dpi for bitmap or line art strictly composed of black and white.

Size your images: 29 picas (12.28 cm, 4.833 inches) maximum for portrait images, 42 picas (17.78 cm, 7 inches) maximum for landscape images.

All lines must be at least 0.5 point. Avoid the use of very small print, fine lines (hairlines) or very light stippling — these fade or disappear during final printing, or in the case of text, become unreadable.

Remove gridlines from all figures.

Color graphics are not published unless the author agrees in advance to pay US\$600 for each color plate (first plate only). Additional plates will be charged at a discounted rate, depending on the number of color plates submitted. Please contact the Editorial Office for an estimate of color charges.

If a color image is going to appear in the print version of the journal, it should be saved as CMYK color (and not RGB color).

If a figure has shading or texture, it should be saved as a TIFF file to insure the patterns and shading are maintained.

If a figure is divided into parts, and these parts are denoted with letters (A, B, C, etc.), please write or draw these letters in capital case. All tables and figures pertaining to a manuscript published in the *Bulletin* appear in text with capital letters as Fig. 1A, Figure 2C, etc. (not Fig. 1a, Fig. 2c) irrespective of how they appear in the illustration itself. For a match, make sure all figures use capital letters.

Choose fonts for their readability (Helvetica, Times, Arial are good examples). Font size should not be less than 8 point in the final layout size.

Figures with errors will either be returned or printed with the errors. The *Bulletin* does not redraw or modify figures. Please proof carefully.

Figure legends must not be included on the figure. All figure legends should be included separately, in the text following the Literature Cited and tables.

**Important! Avoid these common errors when submitting your figures:**

**1. Format:** *Bulletin of Marine Science* accepts EPS, TIFF, and high resolution PDF images only (consider using the predefined “Press Quality” Adobe PDF preset. This preset contains flattener settings appropriate for complex figures intended for high-resolution output). Refrain from submitting electronic images in Word or any other word processing application.

**2. Resolution and size:** The resolution must be **360 dpi** for color, grayscale, or continuous tone images and **1200 dpi** for bitmap or line art strictly composed of black and white. At this resolution (360 or 1200 dpi depending on format) all figures must be sized to fit within the printed page dimensions of 19.4 × 12.5 cm.

**3. Use of fine lines and/or small print:** All lines must be at least 0.5 point. Avoid the use of very small print, fine lines (hairlines) or very light stippling — these fade or disappear during final printing, or in the case of text, become unreadable.

### **Proofs**

Following online submission of the final manuscript, the manuscript will be copy-edited and typeset for publication and a PDF galley proof returned to the author via e-mail for final proof reading. Please check your proofs carefully. The author will be responsible for any errors that appear in the final printed version.

### **“FastTrack” Publication**

The *Bulletin of Marine Science* will publish all articles and notes in its online FastTrack section following the return of the galley proof to BMS. In most cases, the paper will be “live” within 72 hours after the galley proof is received. This enables your research to be available to the scientific community as soon as possible, and reduces the risk of delay that may be caused by the print process. FastTrack articles will contain citations and DOIs. Authors will be notified by e-mail that their paper is available in FastTrack.

### **Page Charges**

The following page charges apply to all published manuscripts: US\$70 per printed page (2.5 manuscript pages is roughly equal to 1 printed page) and US\$600 per color page (first page only). Additional color pages will be charged at a discounted rate, depending on the number of color pages submitted.

Student authors who conducted the work as part of their thesis or dissertation and do not have access to page charge funds may request a partial waiver of page charges. Student is required to be the leading author and student proof of enrollment will be required. All discounts have to be requested at time of original submission of manuscript.

### **Open Access**

Authors of any article may pay a surcharge of US\$1,000 to make their paper freely available through the *Bulletin* “open access” option. All articles are free online after three years.

Authors will be billed before publication at the time galley proofs are prepared.

### **Formatting questions?**

Contact the Assistant Editor, Rafael J Araújo, at <raraujo@rsmas.miami.edu>.

**BULLETIN OF MARINE SCIENCE**  
**4600 Rickenbacker Causeway**  
**Miami, FL 33149-1031 USA**

## Anexo 7

Artículo sometido.

### EFFECTIVENESS OF A MARINE PROTECTED AREA IN THE CARIBBEAN: A BEFORE-AFTER/CONTROL-IMPACT EVALUATION BASED ON REEF FISHES

Aura A. Morales-Aranda, Juan J. Schmitter-Soto and Roberto L. Herrera-Pavón

#### ABSTRACT

Some attributes of communities and reef fish populations, such as diversity, abundance and maximum body size of selected species, can serve as indicators of ecosystem health. During the last decade, the southern Mexican Caribbean coast has gone through profound changes: a marine park was declared at Xcalak, whereas Mahahual underwent a tourism boom. To gauge the environmental effect of these changes on the reef, we performed a before-after/control-impact study: we determined the spatial (habitats and reefs) and temporal (seasons and decades) variation of diversity, abundance, size, and other attributes of species, guilds, and communities of fishes in three sites (Mahahual, Chahuaychol, and Xcalak). Visual censuses were carried out in two habitats (reef lagoon and front reef), in two climatic seasons of the year (dry and wet seasons). The species composition showed clear differences on the front reef habitat, but not in the reef lagoon, between the current study and the situation a decade ago. In general, an increase in the abundance of herbivorous fishes was observed, such as *Acanthurus bahianus* Castelnau 1855 and *A. chirurgus* (Bloch, 1787) in Mahahual, and *A. coeruleus* Bloch and Schneider, 1801, *Sparisoma aurofrenatum* (Valenciennes, 1840), and *S. rubripinne* (Valenciennes, 1840) in the protected area. Numerous lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]) were found in Mahahual. Other potential indicators were also more abundant in the protected area, among them *Melichthys niger* (Bloch, 1786), *Haemulon flavolineatum* (Desmarest, 1823), *H. carbonarium* Poey, 1860, *Pomacanthus arcuatus* (Linnaeus, 1758), *Cephalopholis fulva* (Linnaeus, 1758), and *Lutjanus mahogoni* (Cuvier, 1828).

Coral reefs are marine ecosystems of high taxonomic and functional diversity, a consequence of the structural complexity of their habitats (Jackson et al. 2001). These ecosystems are characterized by a high and permanent production and are used as refuge, breeding, and feeding grounds by several species (Endean and Cameron 1990, Sorokin 1995). The biodiversity of coral reef ecosystems is

important for their functioning: it is expected that greater biodiversity means more resistance (ability of the community to avoid a change) and resilience (capacity of the community to return to equilibrium after having been subjected to a disturbance) (Hughes 1994, Done et al. 1996, Bellwood and Hughes 2001). Biodiversity and ecosystem functioning are emergent properties of population and community dynamics of species, so that temporary fluctuations in stock abundance are reflected in aspects of ecosystem function (Hughes 1994, 2003, Bellwood and Hughes 2001, Jackson et al. 2001).

Groups such as reef fishes help maintain the stability and resilience of coral reefs (Maragos et al. 1996). These organisms have essential ecological functions, as they support and modify the community structure and are the main drivers of matter flow through food webs (Bellwood et al. 2004). Likewise, reef fishes, being in structurally complex environments, are based on a hierarchy of spatial scales, producing a variation in diversity across habitats, landscapes and regions (Núñez-Lara et al. 2005). In addition, some attributes of communities and reef fish populations, such as diversity and abundance, can serve as indicators of the health system. A relatively high diversity may denote stability in the reef environment; this diversity can be diminished by human impact through pollution, overfishing, or destruction of the reef for tourism activities (Jackson et al. 2001, Pauly et al. 2002, Gardner et al. 2003, Pandolfi et al. 2003). This facilitates the growth of a few opportunistic species, which competitively displace a large number of species unable to overcome the environmental changes (Caballero et al. 2004). For these reasons, multi-scale studies are a suitable approach to find the scale-dependence of the total diversity of fish and the different components of spatial diversity (Rodríguez-Zaragoza 2008). Moreover, it is important to collect information on composition, abundance and size of fishes, potentially useful as indicators of reef health. During the last decade, the southern Mexican Caribbean coast has gone through profound changes: a marine park was declared at Xcalak, whereas Mahahual underwent a tourism boom. To gauge the environmental effect of these changes on the reef, we present in this paper a before-after/control-impact study: we determine the spatial (habitats and reefs) and temporal (seasons and decades) variation of diversity, abundance, size, and other attributes of species, guilds, and communities of fishes in three sites (Mahahual, impacted; Chahuaychol and Xcalak, protected).

## METHODS

*Study Area.*—Visual censuses were conducted in three reef areas, belonging to the localities of Mahahual, Chahuaychol (also spelled “Xahuayxol”) and Xcalak. These sites, part of the Mesoamerican Barrier Reef System in the Caribbean, are located on the southern coast of the Mexican state of Quintana Roo (Fig. 1).

Mahahual (18° 42' N, 87° 42' W) is a non-protected reef, with a high degree of coral development, high topographic complexity, and large live coral coverage. There are range and massif systems and well-defined channels, with a high dominance of submassive corals. The reef lagoon is shallow and narrow (< 400 m), with abundant seagrass and sand (Núñez-Lara 2003, 2005). A cruise-ship dock (see inset photo, Fig. 1) built in 2001 triggered a tourism development that is still booming.

The reef sites of Chahuaychol (18° 29' N, 87° 45' W) and Xcalak (18° 16' N, 87° 49' W) lie within a protected area, the National Park “Reefs of Xcalak” (PNAX, declared in 2001).

At Chahuaychol, the reef lagoon is fairly wide (400-600 m), with numerous coral patches and a large cover of seagrasses; the front reef is well developed, with a spur-and-groove system up to 6 m wide, and massive coral heads up to 6 m tall (Carranza-Sánchez et al. 1994, Santos-Rodríguez 2002).

At Xcalak, the reef barrier is semi-continuous along the coast. The reef lagoon is very wide (1000 m) and well-delimited, dominated by seagrass and isolated patches of scleractinian and gorgonian corals. The front reef has a lower coverage of scleractinians than in other regions, but it also has the highest diversity and density of gorgonians in the region (Núñez-Lara, 2003, 2005).

*Sampling.*— This study was conducted from March to July 2010. In addition, we reanalyzed the data of Schmitter-Soto et al. (1998), which covered the period October 1997 to September 1998. In both periods, stationary censuses were performed in the three reef sites, according to the method proposed by Bohnsack and Bannerot (1986), with the modification that the diameter of the imaginary cylinder was fixed at 10 m, in each of the reef habitats (reef lagoon and front reef), in two climatic seasons of the year (dry and wet, defined not by fixed dates, but by actual precipitation data).

Schmitter-Soto et al. (1998) carried out 82 visual censuses in Mahahual and Chahuaychol, 41 in the reef lagoon (1-4 m deep) and 41 in the front reef (6-15 m deep), in eight expeditions, four in the dry and four in

the rainy season. We replicated that design in 2010, in the same localities (with the addition of Xcalak) and the same proportional effort by habitat and season.

At every site, two observers performed six censuses each, for a total of twelve repetitions per site. The first one coincided with the coordinates of the censuses by Schmitter-Soto et al. (1998); thereafter, observers swam 15-30 m away, parallel to the coastline, and repeated the census. Dives occurred during daylight (0900-1500 h). All species observed were recorded, identified (using Humann 2004), and their lengths estimated to the nearest centimeter, with the help of a 30-cm ruler attached to a 50-cm-long stick.

*Statistical Analysis.*— We analyzed abundance (number of individuals by species, guild, and total), biomass (calculated from average length by species, using the length-weight equations in Claro 1994), diversity (Shannon's index,  $H'n$ , in  $\text{nats}\cdot\text{ind}^{-1}$ ), evenness (Pielou's index,  $J'n$ ), and richness (Margalef's index,  $D'n$ ). After checking for homoscedasticity and normality, we applied a series of ANOVAs. To determine if the response variables changed in different years, climatic seasons, reef sites, and habitats, we performed a four-way ANOVA. To determine if the response variables changed in different climatic seasons, reef sites and habitats, we performed a three-way ANOVA. To determine whether the species considered possible indicators varied among the different years and between reef sites in terms of abundance and maximum size, we performed a two-way ANOVA. Finally, to determine whether the species considered possible indicators varied among the different reef sites in terms of abundance and maximum size, we performed a one-way ANOVA. All analyses followed Zar (2009), using the program Statistica 8.0.

## RESULTS

*Fish Composition.*— In 1997-1998 and 2010 we observed a total of 20,878 fish in Mahahual, Chahuaychol, and Xcalak, representing 123 species belonging in 39 families and 67 genera. The most abundant species were *Thalassoma bifasciatum* (3558 ind., 17%), *Clepticus parrae* (2547 ind., 12%), *Chromis cyanea* (1886 ind., 9%), *Stegastes partitus* (1241 ind., 6%), *Acanthurus coeruleus* (966 ind., 5%), *Halichoeres bivittatus* (827 ind., 4%) and *A. bahianus* (810 ind., 4%).

*Effects of years, climatic seasons, reef sites, and habitats on reef fish abundance, biomass and diversity.*— The reef fish community showed differences between the current study (2010) and a decade earlier (1997-1998) (Table 1). Abundance was greater in 1997-1998 than in 2010 in the front reef; in the

reef lagoon there was no change between decades. By site, Chahuaychol had a greater abundance than Mahahual. Concerning biomass, it was higher in the front reef than in the reef lagoon. The highest richness values occurred in the reef lagoon of Chahuaychol and the front reef of Mahahual in 2010, whereas the front reef of Chahuaychol and the reef lagoon of Mahahual were similar between years. Richness varied significantly among reef habitats in 1997-1998, but in the current decade only the reef lagoon of Mahahual differed from all others. Diversity also showed differences between sampling periods for the reef lagoon of Chahuaychol and the front reef of Mahahual, because it was greater in 2010 than in 1997-1998; however, there was no difference between decades in the front reef of Chahuaychol and the reef lagoon of Mahahual. There were differences in evenness between sampling periods, but only in the wet season, whereas the dry season showed no differences.

The composition of reef fish communities differed among the three reefs (Table 2). The abundance was higher in sites within the protected area than in Mahahual. The front reef had a higher abundance than the reef lagoon. Also, abundance was higher during the dry season than in the wet season. The highest biomass was observed in Xcalak, whereas the lowest occurred in Mahahual. Concerning habitats, the reef lagoon of Xcalak had the highest biomass, whereas in the front reef there were no differences among reefs. Species richness was lowest in the reef lagoon of Mahahual. Diversity was different between seasons. In Xcalak the rainy season was higher than the dry season, but not in Mahahual and Chahuaychol. Moreover, the diversity in the front reef of Mahahual was greater than the diversity of their reef lagoon. In the two remaining localities, the diversity did not differ significantly between habitats. The front reef had a greater diversity in Mahahual than in Xcalak, while the reef lagoon of Mahahual was less diverse than the reef lagoon of Chahuaychol. Evenness was higher in the wet season than in the dry season, and higher in the front reef of Mahahual than in the other two sites. However, the evenness of the reef lagoon showed no significant differences between locations.

*Effects of years and reef sites on abundance and maximum size of potential indicators.*—Potential indicator groups showed differences in size and abundance between the sampling periods evaluated (Table 3). In 1997-1998, the species *Epinephelus guttatus*, *Serranus tigrinus* and *Holacanthus tricolor* were more abundant, whereas *Cantherhines pullus*, *Pomacanthus arcuatus*, *Haemulon flavolineatum*, *H. sciurus*, *Holacanthus ciliaris* and *Sparisoma rubripinne* were more abundant in 2010. Some species

showed significant differences in abundance between the reef sites. In Chahuaychol *Haemulon flavolineatum* and *Pomacanthus arcuatus* were more abundant, whereas in Mahahual *Melichthys niger* predominated. *Acanthurus bahianus* had a higher average abundance in Chahuaychol in 1997-1998 than in 2010; this species also had differences in abundance in 1997-1998 among reef sites, being greater in Chahuaychol than in Mahahual. *A. chirurgus* was another species with differences in abundance, more abundant in Chahuaychol than in Mahahual in the last decade; it is noteworthy that this same species showed his highest abundance in Chahuaychol in 2010., *Cephalopholis fulva* and *Chaetodon capistratus* also showed greater abundance in the past decade, compared to the present. Finally, the parrotfish *Sparisoma viride* was more abundant in 2010 as opposed to twelve years ago, when their abundance was higher in Mahahual than in Chahuaychol.

*Haemulon sciurus* reached larger sizes in 1997-1998 than in 2010. The larger sizes were observed in Chahuaychol in the last decade, whereas the lowest value occurred in Mahahual in the present. To the contrary, the pomacanthid *H. tricolor* reached larger sizes in the present as opposed to twelve years ago. No other species displayed significant differences in size.

Potential indicator groups showed differences in abundance and size among the three reefs evaluated (Table 4). *Acanthurus bahianus*, *A. chirurgus*, *Cephalopholis cruentata*, and *Pterois volitans* were more abundant in Mahahual than in Xcalak and Chahuaychol, whereas *A. coeruleus*, *Haemulon flavolineatum*, *H. carbonarium*, *Pomacanthus arcuatus*, *Sparisoma aurofrenatum*, *S. rubripinne*, *C. fulva*, and *Lutjanus mahogoni* were more abundant in sites within the protected area. In terms of size, *Acanthurus coeruleus*, *Sparisoma viride*, and *Lutjanus apodus* resulted with larger sizes in Xcalak than in the other two sites.

#### DISCUSSION

Despite the growing interest in evaluating and improving the effectiveness of MPAs, there are very few studies with statistically powerful sampling designs (Russ 2002, Halpern et al. 2003, Francini-Filho and Moura 2008). Examining gradients of abundance and body size across the boundaries of the MPA, in addition to comparing the information before and after reserve establishment, are important steps towards a fuller understanding of the role the reserves play in the reef ecosystem functioning (Russ 2002). According to Gell and Callum (2003), it is expected that within the reserve fish populations should increase in size, individuals live longer, grow larger, and have a greater reproductive potential. However,



some studies, such as those by Russ and Alcalá (2004) and Barrett et al. (2007), suggest that responses are species-specific and can be a slow process. Moreover, the response may vary with the boundary configuration of the MPA.

Several natural and anthropogenic events have affected directly the study area between our samplings. In 1998 and 2010, bleaching events occurred in reefs around the world (Hughes et al. 2003, Bellwood and Hughes 2004). In 1998, just after the study of Schmitter-Soto et al. (1998), hurricane Mitch impacted the study area (Núñez-Lara et al. 2003, Steneck and Lang 2003); in 1999 there was an outbreak of disease after the first bleaching (Steneck and Lang 2003). In 2000-2001, a cruise ship dock was built in Mahahual (Núñez-Lara et al. 2003), with the consequent tourist boom of the town. Finally, in 2007 hurricane Dean impacted the area.

On the other hand, external habitats (front reef) had higher abundance and biomass than internal habitats (reef lagoon); also, the front reef in the last decade showed a higher abundance, compared to 2010. This result agrees with Schmitter-Soto et al. (2007) and similar studies, and is explained because of the greater availability of shelter and coral cover in the front reef; the requirements of food and shelter are not limiting factors in these areas (Galzin 1994). Localities with greater structural complexity have more abundance of fishes than areas with poor coral growth (Carpenter et al. 1981, Bell and Galzin 1984, Miller et al. 2000 and Jones et al. 2004).

Throughout the years, various studies have attempted to establish general principles that determine the high diversity of fish in tropical ecosystems. The hypothesis is that the structure of communities is influenced by both stochastic and deterministic factors, such as high larval predation, post-larval settlement, and competition or predation among fish in the same reef (Claro 1984). Under this perspective, biotic or abiotic and environmental characteristics play an important role in the community composition and structure of reef fishes (Núñez-Lara 1998).

An additional component that explains the high diversity and abundance of species is the specific environment of each reef (Bell and Galzin 1984). The heterogeneity of each area or habitat is a product of physical fragmentation, defined by the morphology of corals and benthic communities (Núñez-Lara 1998), which influences competition and predation (Hixon 1991). A high structural complexity, providing more shelter and resources, could reduce competition (MacArthur and Levins 1967), and also predation

(Murdoch and Oeten 1975). So, structural complexity plays a crucial role in the structure and composition of the fish assemblages (Claro 1994, Almany 2004a, b).

The degradation of habitats and loss of biodiversity are undoubtedly one of the main causes of global environmental crisis. In the tropics, global warming, pollution and overfishing threaten the integrity of coral reefs and their ability to provide goods and services upon which human welfare depends (Nyström et al. 2000, Jackson et al. 2001, Gardner et al. 2003, Hughes et al. 2003, Pandolfi et al. 2003, Mumby *et al.* 2006). To maintain the resilience of coral reef ecosystems, Marine Protected Areas (MPA) have been established worldwide, with the goal of protecting species and their habitats. MPA are known to have positive effects on fish communities, such as the increase in the abundance, biomass and density of organisms (Mora et al. 2006, Kopp et al. 2010).

In the number of species we found interesting data because the greatest abundance was reported for reefs located within protected areas. This is consistent with the theory of marine reserves, according to which the abundance of fish is greater within the reserves, due to the protection, and lower out of them, due to fishing pressure (Francini-Filho and Moura 2008).

Also, Xcalak had greater biomass than Mahahual. Several models suggest that biomass in general should increase as a result of the protection (Polacheck 1990, DeMartini 1993). At the same time, reserves benefit surrounding coral reefs by the export of biomass through two different mechanisms: net emigration of juveniles and adults (spillover effect) and net export of pelagic eggs and larvae (recruitment effect) (Gell and Callum 2003, Halpern 2003, Willis et al. 2003, Francini-Filho and Moura 2008). It is expected that the spillover effect operates at small spatial scales, from tens to a few hundred meters, depending in mobility and habitat connectivity, whereas the recruitment effect is expected to operate more diffusely and over broad spatial scales, generally tens of kilometers, depending on the dispersal capability of the pelagic larvae and patterns of ocean currents (Gell and Callum 2003, Francini-Filho and Moura 2008).

Halpern (2003), have been devoted to evaluate attributes of fish communities, such as density, biomass, size, and diversity of the organisms to determine what effect have the protected areas on the conservation of the ecosystem. The results have been satisfactory, indicating that stocks have values of density, biomass, size, and diversity of organisms significantly higher, compared to sites outside protected areas.

In terms of habitat, there were clear differences, with a greater abundance on the front reef compared to the reef lagoon. This result agrees with Carranza-Sánchez et al. (1994) and other authors, who mention that richness increases towards the front reef. It is also well recognized that in the Mexican Caribbean reefs the reef lagoon has great coverage of sand, grass and algal cover, whereas the front reef is characterized by high coral cover and structural complexity. This latter variable is one of the most important in determining the community structure of reef fishes (Núñez-Lara and Arias-González 1998). According to Claro (1994), the distribution and abundance of fishes in the continental shelf is determined mainly by the set of environmental conditions and the different adaptive abilities of every species to the environment, which determines its position in the community.

This study found differences in abundance, biomass, richness, and diversity at different time scales in three localities with varying degrees of anthropogenic impact. This coincides with results like those of Gutiérrez-Carbonell et al. (1993), who observed the same in the reefs of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, north of our study area. Castro-Pérez (1998) supported the same finding in Mahahual, and Núñez-Lara (2003) also, in thirteen Mexican Caribbean reefs. Depth and the percentage of sandy substrate explained much of the variation in the fish community in the reef lagoon (Jones 1987, Jones and Syms 1998). Patterns of spatial variation in community composition of fish have also been associated to structural complexity (Núñez-Lara and Arias-González 1998), as well as local biotic processes of predation and competition (Hixon and Webster 2002). It is also known that abiotic factors that cause disturbances in shallow areas (e.g. wave action) have a weaker effect as depth and coral cover increase. The front reef habitat is physically more stable (Gutiérrez-Carbonell et al. 1993).

It was expected that Mahahual would be the most disturbed site, as a result of the anthropogenic activities developed in the area. However, this reef showed high values of diversity, richness and evenness, and only was somewhat impaired in its reef lagoon, where most of the tourist activity occurs. This could be due to the influence of Chinchorro Bank (Ruiz-Zárte et al. 2003) which, in addition to providing physical protection to Mahahual against hurricanes, could also provide new genetic material (Santos-Rodríguez 2002).

The community variables were in general better at Chahuaychol than at Xcalak. Chahuaychol has been regarded as a very healthy reef with high coral cover (scleractinians) and a relatively low proportion of

brown algae, as well as a predominance of calcareous algae such as *Halimeda* (Ruiz-Zárte et al. 2003). In addition, this site has remained undeveloped because, unlike Xcalak, human population density is low and the place is rather distant from the nearest towns, Mahahual and Xcalak (Santos-Rodríguez 2002). As for Xcalak has a high cover of brown algae and a rather low cover of live scleractinian coral (Carranza-Sánchez et al. 1994, Santos-Rodríguez 2002). Likewise, Garza-Pérez (1999) found that Xcalak reefs were slightly degraded, with high cover of macroalgae and coral with old mortality. Despite being a protected area, Xcalak has been subject to coastal fisheries for local consumption and trade; most recently, ecotourism has been increasing (Ruiz-Zárte et al. 2003). Moreover, its connection to Chetumal Bay through the channel of Zaragoza has allowed for the arrival of water of poor quality. Belize reef systems have also been affected by terrestrial runoff, high turbidity, and variable salinity (Burke and Maidens 2004). In addition, the reopening with dynamite and dredging of the Zaragoza channel in 1998 caused an increase in sediment load (Ruiz-Zárte et al. 2003, Santos-Rodríguez 2002).

The most abundant serranids in this study are small-medium species. The exception is *Epinephelus guttatus*; its early stages was prefer shallow reefs, whereas adults are more common at greater depths. *Serranus tigrinus* and *Cephalopholis fulva* inhabit both slope reefs and front reef. Concerning *Holocanthus tricolor*, it has been considered a solitary species of shallow reefs, but it is also common in reef slopes (Claro 1994).

Larger serranids were scarce. This may be due, at least in part, to heavy overfishing (Mumby 2009). In Quintana Roo the family is of great commercial importance. On the other hand, the method and the sampling depth and time may underestimate the abundance or presence of some species of fish, such as groupers, which during the day tend to hide in crevices or caves.

Serranids are piscivorous. Top predators are usually monitored to assess the condition of coral reefs, because they have direct and indirect effects on the dynamics of coral reefs. Carnivorous fishes have the ability to control the populations of herbivores fishes; this prevents severe overgrazing, which can damage coral colonies (Bellwood et al. 2004).

We expected to find, as did Schmitter-Soto et al. (2007), a decrease in angelfish abundance.

Pomacanthids are vulnerable: the juveniles feed on ectoparasites in “cleaning stations”, whereas adults feed on sponges (Randall and Hortman 1968), and habitat deterioration can affect both. However, this

decrease was observed only in *Holacanthus tricolor*, not *H. ciliaris* and *Pomacanthus arcuatus*. Moreover, the latter species did present a greater abundance in the protected area, and *H. tricolor* generally displayed larger sizes in 2010, so its potential use as an indicator species seems ambiguous.

Herbivorous grazers such as scarids are perhaps more dependent on algae that grow directly on corals (Randall 1967), so their increase in richness is largely attributed to an increase of the resource (Hughes 1994), that is, to the phase shift of the reefs from coral-to algae-dominated. According to Schmitter-Soto et al. (2007), parrots increased in abundance between the two decades; however, in this study only *Sparisoma rubripinne* showed this difference between years. In fact, *S. viride* showed the opposite pattern: it was more abundant a decade ago, albeit only in Chahuaychol.

Other herbivores that showed interdecadal differences were the acanthurids. Schmitter-Soto et al. (2007) mentioned that, in general, herbivores increased in abundance compared with a decade ago. However, in this study, only *Acanthurus coeruleus* was more abundant in the current decade, whereas *A. bahianus* and *A. chirurgus* were clearly more abundant in Chahuaychol in the previous decade.

Some grunts, especially *Haemulon flavolineatum* and *H. sciurus*, considered generalist carnivores (Randall 1967), were more abundant in this decade than 12 years ago. *Haemulon sciurus* is often associated in schools with *Acropora palmata*, which is better developed in the protected area.

*Melichthys niger* is more abundant in the unprotected area. This may be because this species finds in Mahahual greater availability of its main food items, calcareous algae and zooplankton (Claro 1994).

Concerning size, contrary to the findings of Schmitter-Soto et al. (2007), *H. sciurus* was generally larger twelve years ago than today. This species has been recognized as frequent and abundant on coral reefs in the Caribbean (Mumby 2009). During the day these fishes have little mobility and can be easily found on the bottom or in the water column of coral reefs, but at night these organisms migrate to areas of mangroves or sand near the reef to feed (Beets et al. 2003). The decrease in size may be due to fishing pressure, as attention shifts to smaller species, given the scarcity of larger fish.

Some herbivores, such as *A. chirurgus* and *A. bahianus*, were more abundant in the protected zone.

Acanthurids are the main grazers on coral reefs; in addition, these fish feed on detritus, making it easier to find them in all reef habitats along gradients and different depth (Howard and Robbins 2004). Acanthurids and scarids have higher densities in places where they find resources (algae), regulating their growth

(Kopp et al. 2010). If these algae are not removed or consumed, they can outcompete scleractinian corals (Quan-Young and Espinoza-Ávalos 2006). However, in the study by Kopp et al. (2010), the surgeons did not differ in abundance in the study sites both inside and outside the reserve Isla de Guadalupe, located in the eastern Caribbean Sea.

*Haemulon flavolineatum* and *Pomacanthus arcuatus* were more abundant in Chahuaychol and Xcalak than in Mahahual. The grunt is a generalist carnivore, whose main prey are shellfish, crabs, and polychaetes. This species moves in schools around the reef. *Pomacanthus arcuatus* is usually solitary, but often found in pairs. Juveniles are mostly ectoparasite cleaners and adults feed primarily on sponges, cnidarians, and benthic algae (Acero and Rivera 1992, Fariña et al. 2008). We think that the reef lagoon at Mahahual presented low abundance for these species because of its low topographic complexity, with only a few small reef patches; habitats with high topographic complexity allow for greater species richness and abundance (Gratwicke and Speight 2005).

The lionfish, *Pterois volitans*, did not exist in the area in the past decade. It is an invasive species, increasingly recognized as a major threat to biodiversity in coral reefs around the world (Whitfield et al. 2007, Morris 2009). Lionfish were more abundant in Mahahual than in the other reefs, perhaps because this locality is closest to the first record of this species in the Mexican Caribbean (Cozumel), from where they spread to the south (Schofield 2009).

Invasive species in aquatic ecosystems impact negatively the ecosystem causing changes in density, distribution, growth, and behavior of one or more members of the community. However, in marine ecosystems, there is little information about their impact (Whitfield 2007). Albins and Hixon (2008) showed that lionfish reduced recruitment of coral reef fish by 80% in the Bahamas; they also enlisted nine species of fish that prey on *Pterois*. Morris et al. (2009) found that the diet of the lionfish comprises 21 families of teleosts, four families of crustaceans and one of mollusks; fish prey included 41 species and showed a wide range of sizes and morphological features, including Labridae, Pomacentridae, Gobiidae, and Serranidae. Lionfish consumes also important economic resources, such as serranids and lutjanids. In our study area, as elsewhere in the Caribbean, there is a decrease of groupers and other piscivores due to fishing impacts; because *Mycteroperca tigris* and *Epinephelus striatus* are among the predators on lionfish

(Van Leeuwen 2008), their demise is a factor that can further open the niche space increasing the resources available for this species (Whitfield 2007).

*Sparisoma aurofrenatum* and *S. rubripinne* are the main grazers of algae that grow on corals. Their abundance was greater in Xcalak than in the other two reefs. This is partially consistent with Kopp et al. (2010), who found that *S. aurofrenatum* was more abundant inside a reserve than outside, unlike *S. rubripinne*, for which there was no effect of the reserve on its abundance and biomass. Other factors may contribute to differences in the structure of assemblages of herbivorous fish, such as sampling strategy, environmental variables, and habitat characteristics.

*Melichthys niger*, *Lutjanus mahogoni*, and *Haemulon carbonarium* were also more abundant in the protected area. This is an indication of reef health and success of the MPA for maintaining these species. Some medium and small serranids were also more abundant in the MPA, especially *C. fulva* and *S. tigrinus*. The two species were more abundant in Xcalak than in Chahuaychol. *Cephalopholis fulva* is common in clear, shallow water. During the day it hides in crevices; it feeds on crustaceans and small fish. Similarly, *S. tigrinus* is common in areas with scattered rocks or coral rubbish. They are solitary organisms, but can be found in pairs, and their diet is based on crustaceans (Randall 1967, Claro 1994). The opposite happened with *C. cruentata*, which was more abundant outside the MPA; we speculate that areas with higher density of *Thalassia*, such as those found in Mahahual, can be more important for this species.

The three species that showed a significant difference in size (*A. coeruleus*, *L. apodus*, and *S. viride*) support the effectiveness of the MPA. Marine reserves may affect the size of the fish in a similar way as they affect fish abundance, with larger individuals occurring in the center of the reserves and small individuals around them (Willis et al. 2003).

The increase in the maximum size of the snapper *L. apodus* coincides with Schmitter-Soto et al. (2007), and may indicate a scarcity of predators, i.e. larger piscivores.

Parrotfish remove excess algae that grow on corals; they also eat live coral (Hughes 1994, Bellwood et al. 2004). They can remove pieces of considerable size of the substrate reef while feeding and leave permanent scars. Thus, finding them in larger sizes is not necessarily beneficial to reef health (Bruckner and Bruckner 1998, Miller and Hay 1998, Reyes-Nivia et al. 2004). Moreover, their high abundance may

be a consequence of the phase shift of the reef (Wilkinson 2002), where macroalgae rather than coral become the dominant functional group of the reef (Done 1996, Hughes 1994, Vroom et al. 2006).

In general, piscivores were of low abundance and moderate size, whereas herbivorous fishes were in greater abundance and size, both in the past decade and in the present. Perhaps this is related to fishing pressure, but it is known that the removal of fish from higher levels, such as piscivorous, may result in a "cascade effect", consequences that can go top-down (predation) or bottom-up (food availability) in the food chain. Both influence on populations and regulate the abundance and composition, so their disruption causes a change in community structure (Halpern 2003, Barrett et al. 2007).

Many of the species showed no significant differences. This could be because they are long-lived, so their recovery in reserves could take decades to develop fully (Russ and Alcalá 2004). In addition, it is known that species that respond more quickly to protection are often sedentary. For species that can migrate long distances, it is questionable whether the reserves are effective or not; this notwithstanding, if part of the population or life stage of a migrating species remains within a relatively small area, then a MPA could afford protection for it (Gell and Callum 2003).

Many variables not analyzed in this study may influence the impact of MPAs on organisms: the intensity of fishing around the area, the mobility of adult fish or fish home range, types and amount of habitats within and outside the reserve (Halpern 2003). This is a general criticism of before-after/control-impact studies. Nevertheless, these investigations can provide valuable data for gauging the effectiveness of MPAs.

#### ACKNOWLEDGMENTS

To the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), for the scholarship granted to the first author; this paper is part of her dissertation. To the staff of the National Park "Reefs of Xcalak", for allowing us to work within the protected area. Finally, we thank J.A. Padilla Saldívar for producing the map.

#### LITERATURE CITED

- Acero A, Rivera M. 1992. Peces de las Familias Chaetodontidae y Pomacanthidae en la región de Santa Marta (Colombia): Densidad y relación con la calidad del arrecife. *Caribb J Sci.* 28(3-4):184-190.
- Albins MA, Hixon MA. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish (*Pterois volitans*) reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser.* 367:233-238.



- Almany GR. 2004a. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*. 106:275–284.
- Almany GR. 2004b. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia*. 141:105–113.
- Barrett NS, Graham JE, Colin DB, Malcolm H. 2007. Changes in fish assemblages following 10 years of protection in Tasmanian marine protected areas. *J Exp Mar Biol Ecol*. 345:141–157.
- Bell JD, Galzin R. 1984. Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Mar Ecol Prog Ser*. 15:265–274.
- Bellwood DR, Hughes TP. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science*. 292: 1532–1534.
- Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*. 429:827–833.
- Betts J, Muehlstein L, Haught K, Schmitges H. 2003. Habitat connectivity in coastal environments: Patterns and movements of Caribbean coral reef fishes with emphasis on bluestriped grunt, *Haemulon sciurus*. *Gulf Caribb Res*. 2(14): 29–42.
- Bohnsack J, Bannerot SP. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA. Technical Report. NFWS. 41:1–15.
- Bruckner AW, Bruckner RJ. 1998. Destruction of coral by *Sparisoma viride* and lack of relationship with coral disease. *Proceedings of the 9<sup>th</sup> International Coral Reefs Symposium*. 2:1245–1249.
- Caballero H, Chevalier P, Varona A, Cárdenas A, Pastor L, Pérez A, García Y. 2004. Componentes más comunes de la fauna del arrecife de coral de la costa oriental de Bahía de Cochinos, Cuba: corales, esponjas, gorgonáceos y peces. *Inv Mar*. 25(1):37–44.
- Carpenter KE, Miclat RI, Albaladejo VD, Corpuz VT. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proc 4<sup>th</sup> Internat Coral Reefs Symp*. 2: 497–502.
- Castro-Pérez JM. 1998. Estructura de la comunidad de peces asociada al arrecife de Mahahual, Quintana Roo, México. M. Sc. Thesis. Mérida, Mexico: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional.

- Carranza-Sánchez J, Molina-Islas C, Bezaury-Creel JE, López-Santos C, McCann J. 1994. Caracterización de la zona de Xcalak, Quintana Roo, México. Propuesta para el establecimiento del Parque Nacional "Arrecifes de Xcalak". *Sian Ka'an Ser Doc.* 5 1–68.
- Claro R. 1994. *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Chetumal: Instituto de Oceanología de la Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- DeMartini EE. 1993. Modeling the potential of fishery reserves for managing Pacific coral reef fishes. *Fish Bull.* 91:414–427.
- Done TJ, Ogden JC, Wiebe WJ, Rosen BR. 1996. Biodiversity and ecosystem function of coral reefs, pp.393–429. In: Mooney HA, Cushman JH, Medina E, Sala E, Schulze ED. *Functional roles of biodiversity: A global perspective*. New York: John Wiley.
- Endean R, Cameron AM. 1990. Trends and new perspectives in coral reef ecology pp. 401– 494. In: Dubinsky Z. (ed.) *Ecosystems of the World: coral reefs*. Amsterdam: Elsevier.
- Fariña A, Méndez E, Sant S, Zapata-Vívenes E. 2008. Diferencias en la composición de especies de peces entre un arrecife rocoso-coralino y uno de los octocorales en el Bajo de las Caracas, Estado Sucre, Venezuela. *Bol Centr Inv Biol.* 42(2):165–322.
- Francini-Filho RB, Moura RL. Evidence for spillover of reef fishes from a no-take marine reserve: An evaluation using the before-after control-impact (BACI) approach. 2008. *Fish Res.* 93:346–356.
- Galzín RS, Planes V, Salvat B. 1994. Variation in diversity of coral reef fish between French Polynesian atolls. *Coral Reefs.* 13:175–180.
- Gardner TA, Côté M, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science.* 301:958–960.
- Garza-Pérez R. 1999. Análisis comparativo de cuatro comunidades coralinas arrecifales del Caribe mexicano. M. Sc Thesis. Mérida, Mexico: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional.
- Gell RF, Callum MR. 2003. Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends Ecol Evol.* 18:448–455.
- Gratwicke B, Speight MR. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol.* 66:650–667.

- Gutiérrez-Carbonell D, García-Sáez C, Lara-Pérez M, Soto C, Padilla-Souza J, Pizaña A, Macías-Ordóñez R. 1993. Caracterización de los arrecifes coralinos de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. *Sian Ka'an Ser Doc.* 1:1–47.
- Halpern BS. 2003. The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol Appl.* 13(1):117–137.
- Hixon MA. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities, pp. 475–508. En: Sale PF. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. London: Academic Press.
- Hixon MA, Webster MS. 2002. Density dependence in marine fishes: coral reef populations as model systems. En: Sale PF. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs Fishes: new insights into their ecology*. San Diego: Academic Press.
- Howard CJ, Robbins WD. 2004. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Mar Biol.* 145:445–454.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science.* 267:1547–1551.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Gulberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science.* 301:929–933.
- Humann P. 2004. Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas. New World, Orlando.
- Jackson JBC, Kirby Berger MX, Botsford KA, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, et al. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science.* 293:629–638.
- Jones GP. 1987. Some interactions between residents and recruits in two coral reef fishes. *J Exp Mar Biol Ecol.* 114:169–182.
- Jones GP, Syms C. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Austr J Ecol.* 23:287–297.
- Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV. 2004. Coral decline threatens biodiversity in marine reserves. *Proceed Nat Acad Sci.* 101:8251–8253.

- Kopp D, Bouchon-Navaro Y, Louis M, Mouillot D, Bouchon C. 2010. Herbivorous fishes and the potential of Caribbean marine reserves to preserve coral reefs ecosystems. *Aquat Conserv Mar Freshwat Ecosyst.* 20:516–524.
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat.* 101:377–385.
- Maragos JE, Crosby MP, McManus JW. 1996. Coral reefs and biodiversity: a critical and threatened relationship. *Oceanography.* 9:83–99.
- Miller MW, Hay ME. 1998. Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia.* 113:321–328.
- Miller MW, Weil E, Szmant AM. 2000. Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs.* 19:115–123.
- Mora C, Andréfouët S, Costello JM, Kranenburg C, Rollo A, Veron J, Gaston K, Myers AR. 2006. Coral Reefs and the Global Network of Marine Protected Areas. *Science.* 312:1750–1751.
- Morris JrJA, Akins JL. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environ Biol Fish.* 86:389–398.
- Mumby JP. 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs.* 28:761–773.
- Mumby PJ, Dahlgren CP, Harborne AR, Kappel CV, Micheli F, Brumbaugh DR, Holmes KE, Mendes JM, Broad K, Sanchirica JN. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science.* 311:98–101.
- Murdoch WW, Oeten A. 1975. Predation and population stability. *Adv Ecol Res.* 9:1–132.
- Núñez-Lara E, González-Salas C, Ruiz-Zárate MA, Hernández-Landa R, Arias-González E. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central–southern Quintana Roo (Part 2: reef fish communities), pp. 599–611 en J.C. Lang (ed.), *Status of coral reefs in the western Atlantic: results of initial surveys AGRRA. Program. Atoll Research Bulletin.*
- Núñez-Lara E, Arias-González E. 1998. The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J Fish Biol.* 53 (suppl. A): 209–221.

- Núñez-Lara E, Arias-González E, Legendre P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: testing models using a multi-scale survey design. *J Exp Mar Biol Ecol.* 324:157–169.
- Nyström M, Folke C, Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in human-dominated environment. *Trends Ecol Evol.* 15:413–417.
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Björndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, et al. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science.* 301:955–958.
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, Pitcher TJ, Sumaila UR, Walters CJ, Zeller D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature.* 418:689–696.
- Polacheck T. 1990. Year around closed areas as a management tool. *Nat Res Model.* 4:327–353.
- Polunin NVC, Roberts CM. 1993. Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Mar Ecol Prog Ser* 100:167–176.
- Quan-Young LI, Espinoza-Ávalos J. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnol Oceanogr.* 51(2):1159–1166.
- Randall JE, Hortman W. 1968. Sponge-feeding fishes of the West Indies. *Mar Biol.* 1(3):216–225
- Randall JE. 1967. Food habits of the reef fishes of the West Indies. *Stud Trop Oceanogr* (5):665–847.
- Reyes-Nivia MC, Garzón-Ferreira J, Rodríguez-Ramírez A. 2004. Depredación de coral vivo por peces en el Parque Nacional Natural Toyrona, Caribe colombiano. *Rev Biol Trop.* 52(4):883–895.
- Rodríguez-Zaragoza FA. 2008. Biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas arrecifales costeros del Caribe mexicano. Ph. D. Thesis. Mérida, Mexico: Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional.
- Ruíz-Zárata MA, Hernández-Landa RC, González-Salas C, Núñez-Lara E, Arias-González E. 2003. Condition of Coral Reefs Ecosystems in Central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 1: Stony corals and algae) pp. 317–337 en J.C. Lang (ed.), Status of coral reefs in the western Atlantic: results of initial surveys AGRRA Program. *Atoll Research Bulletin.*

- Russ GR. 2002. Yet another review of marine reserves as reef fishery management tools. En: Sale PF. (Ed.), Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. San Diego: Academic Press.
- Russ GRA, Alcalá C. 2004. Marine reserves-long term protection is required for full recovery of predatory fish populations. *Oecología*. 138:622–627.
- Santos-Rodríguez L. O. 2002. Análisis comparativo de la composición de la comunidad coralina de tres arrecifes del sur de Quintana Roo. B. Sc. Thesis. Mérida, Mexico: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Schmitter-Soto JJ, Aguilar-Perera A, Avilés Torres S, Herrera R, Caballero JA, Carvajal N. 1998. Distribución y abundancia de la ictiofauna arrecifal en la costa sur de Quintana Roo. Final Report. Chetumal, Mexico: CONACyT/ECOSUR.
- Schmitter-Soto JJ, Cruz-Martínez, Herrera R, Hernández A. 2007. Los peces de la costa sur de Quintana Roo: una década de cambios. Final Report. Chetumal, Mexico: Mesoamerican Reef Fund/ECOSUR,.
- Schofield PJ. 2009. Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic and Caribbean Sea. *Aquat Invasions*. 4(3):473–479.
- Sorokin YI. 1995. Coral reef ecology. Ecological Studies. Berlin: Springer-Verlag.
- Steneck R, Lang J. 2003. Rapid assessment of Mexico's Yucatán Reef in 1997 and 1999: Pre-and-post-1998 mass bleaching and hurricane Mitch (stony corals, algae and fishes). pp. 294–317. En: Lang JC (Ed.), Status of Coral Reefs in the Western Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Program.
- Vroom PS, Page KN, Kenyon JC, Brainard RE. 2006. Algae-dominated reefs. *Am Sci*. 94:430–437.
- Whitfield EP, Hare AJ, Andrew WD, Harter LS, Muñoz CR, Addisson MC. 2007. Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biol Invasions*. 9:53–64.
- Willis TJ, Millar RB, Babcock RC, Tolimieri N. 2003. Burdens of evidence and the benefits of marine reserves: putting Descartes before des horse? *Environ Conserv*. 30:1–14.

Wilkinson CR. 2002. Status of Coral Reefs of the World: 2002. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science.

Zar JH. 2009. Biostatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall.

	<i>F</i>	<i>p</i>
Abundance		
Year	12.7265	< 0.001
Reef sites	6.1966	< 0.05
Habitat	30.5644	< 0.001
Year x Habitat	6.1658	< 0.05
Biomass		
Habitat	9.04197	<0.01
Margalef (D'n)		
Year	14.616	<0.001
Reef sites	5.171	<0.05
Habitat	59.195	<<0.001
Year x Reef sites x Habitat	14.485	<0.001
Shannon (H'n)		
Year	12.941	<0.001
Habitat	32.697	<<0.001
Year x Reef sites x Habitat	10.457	<0.01
Pielou (J'n)		
Year	14.893	<0.01
Year x Climatic seasons	4.954	<0.05

Table 1. Four-way analyses of variance (ANOVA) testing the effect of year (1997-1998 and 2010), climatic seasons (dry and wet), reef sites (Mahahual and Chahuaychol) and habitat (front reef and reef lagoon) on reef fish abundance, biomass and diversity.

	<i>F</i>	<i>p</i>
Abundance		
Climatic seasons	7.0641	<0.01
Reef sites	7.0133	<0.01
Habitat	12.6532	<0.001
Biomass		
Reef sites	11.863	<<0.001
Climatic seasons x Habitat	7.917	<0.01
Reef sites x Habitat	8.799	<0.001
Margalef (D'n)		
Habitat	15.068	<0.001
Reef sites x Habitat	6.843	<0.01
Shannon (H'n)		
Climatic seasons	6.274	<0.05
Habitat	4.471	<0.05
Climatic seasons x Reef sites	4.372	<0.05
Reef sites x Habitat	8.416	<0.001
Pielou (J'n)		
Climatic seasons	11.72	<0.001
Habitat	4.59	<0.05
Reef sites x Habitat	3.11	<0.05

Table 2. Three-way analyses of variance (ANOVA) testing the effect of climatic seasons (dry and wet), reef sites (Mahahual, Chahuaychol and Xcalak) and habitat (front reef and reef lagoon) on reef fish abundance, biomass and diversity.



Species	Year		Reef sites		Year x Reef sites	
	F	p	F	p	F	p
Abundance						
<i>Acanthurus bahianus</i>	0.101	0.751	0.531	0.467	7.694	< 0.01
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.003	0.96	1.662	0.198	6.841	< 0.01
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.376	0.124	16.582	<< 0.0001	6.125	< 0.05
<i>Cantherhines pullus</i>	3.932	< 0.05	1.217	0.271	1.217	0.271
		<<				
<i>Cephalopholis fulva</i>	24.602	0.0001	3.817	0.052	5.223	< 0.05
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.128	0.720	2.005	0.158	6.115	< 0.05
<i>Epinephelus guttatus</i>	5.578	< 0.05	0.000	1.000	0.000	1.000
<i>Haemulon falavolineatum</i>	8.095	< 0.01	12.183	< 0.001	0.083	0.928
<i>Haemulon sciurus</i>	6.320	< 0.05	1.510	0.220	0.083	0.773
<i>Holacanthus ciliaris</i>	4.081	< 0.05	1.020	0.313	1.020	0.313
<i>Holacanthus tricolor</i>	14.243	< 0.001	0.108	0.743	1.625	0.203
<i>Melichthys niger</i>	1.608	0.206	8.597	< 0.01	0.224	0.636
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	7.507	< 0.01	5.219	< 0.05	3.346	0.068
<i>Serranus tigrinus</i>	6.508	< 0.05	0.234	0.629	0.968	0.326
<i>Sparisoma rubripinne</i>	12.223	< 0.001	0.946	0.332	0.088	0.767
<i>Sparisoma viride</i>	5.976	< 0.05	7.017	< 0.01	22.336	<< 0.0001
Maximum Size						
<i>Haemulon sciurus</i>	7.390	<0.01	0.895	0.347	0.053	0.818
<i>Holacanthus tricolor</i>	8.560	<0.01	0.813	0.372	0.208	0.650

Table 3. Two-way analyses of variance (ANOVA) testing the effect of year (1997-1998 and 2010) and reef sites (Mahahual and Chahuaychol) on reef fish abundance and maximum size.

Species	Reef sites	
	<i>F</i>	<i>p</i>
Abundance		
<i>Acanthurus bahianus</i>	3.16	< 0.05
<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.26	< 0.05
<i>Acanthurus coeruleus</i>	8.00	< 0.001
<i>Cephalopholis cruentata</i>	3.15	< 0.05
<i>Cephalopholis fulva</i>	3.43	< 0.05
<i>Haemulon carbonarium</i>	4.17	< 0.05
<i>Haemulon flavolineatum</i>	5.12	< 0.01
<i>Lutjanus mahogoni</i>	3.69	< 0.05
<i>Melichthys niger</i>	9.79	< 0.001
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	3.49	< 0.05
<i>Pterois volitans</i>	7.19	< 0.001
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	7.74	< 0.001
<i>Sparisoma rubripinne</i>	3.75	< 0.05
<i>Serranus tigrinus</i>	3.22	< 0.05
Maximum Size		
<i>Acanthurus coeruleus</i>	6.12	< 0.01
<i>Lutjanus apodus</i>	7.22	< 0.01
<i>Sparisoma viride</i>	6.06	< 0.01

Table 4. One-way analyses of variance (ANOVA) testing the effect of reef sites (Mahahual, Chahuaychol and Xcalak) on reef fish abundance and maximum size.

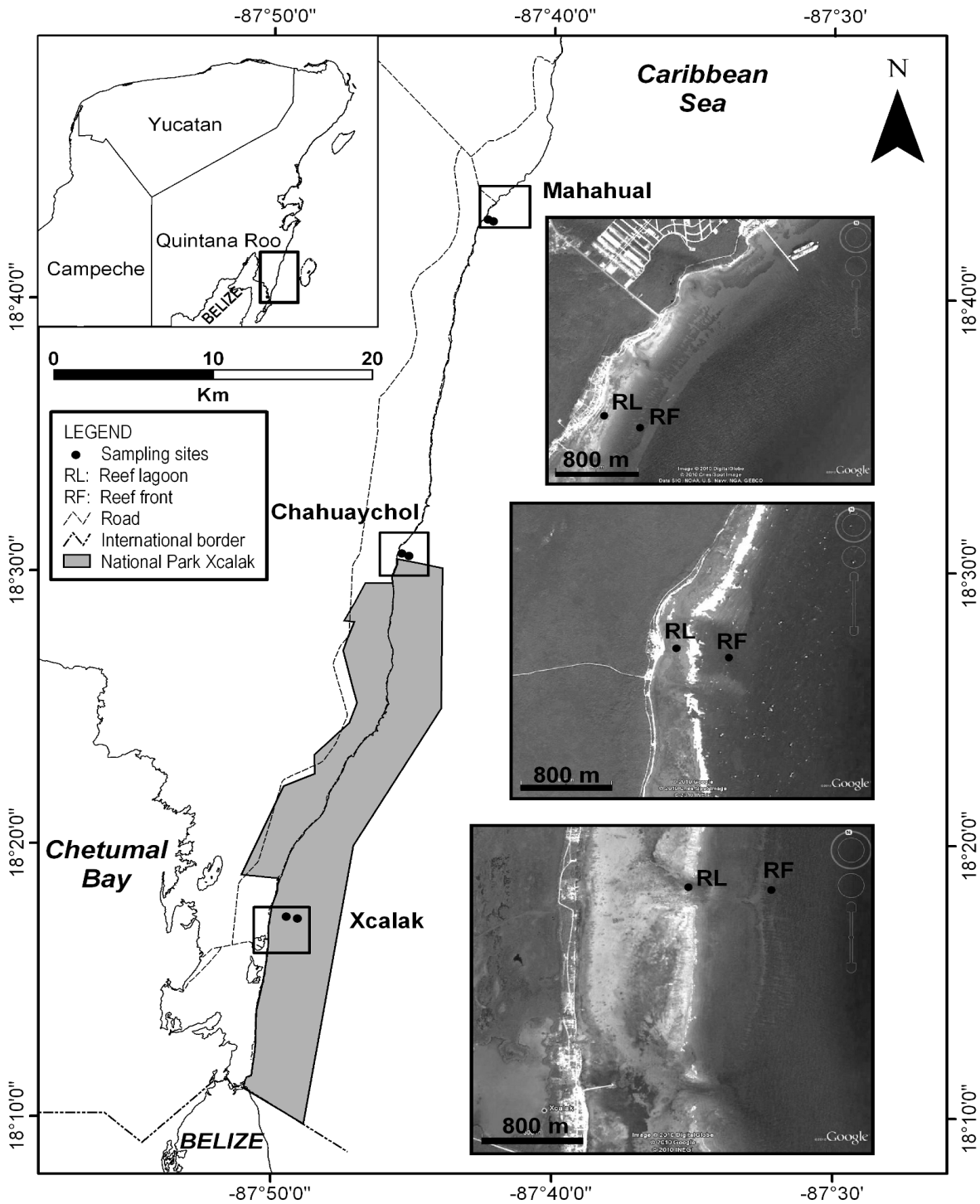


Figure 1. Location of reefs Mahahual, Chahuaychol, and Xcalak, Mexican Caribbean. The dots represent dive sites in the reef lagoon and front reef. A cruise ship dock is visible in the satellite image of Mahahual (images from Google Earth 5.2™).