



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Variación Espacio-Temporal del
Ensamblaje de Peces en la Reserva de
la Biosfera Banco Chinchorro,
México**

**Tesis
que para obtener el grado de**

**Maestro en Ciencias en Biosistemática
y Manejo de Recursos Naturales y
Agrícolas**

**Presenta
María Del Rosario Priego Arenas**

**DIRECTOR
Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza**

Zapopan, Jalisco

30 Julio de 2014



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Variación Espacio-Temporal del Ensamblaje de Peces en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro, México

Por

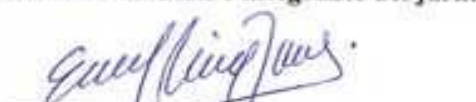
Biol. María del Rosario Priego Arenas

**Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos
Naturales y Agrícolas**

Aprobado por:


Dr. Fabián Rodríguez Zaragoza
Director de Tesis e integrante del jurado

14/07/14
Fecha


Dr. Eduardo Ríos Jara
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

14/07/2014
Fecha


Dr. Ernesto López Uriarte
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

14/07/14
Fecha


Dr. Carlos González Salas
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

14/07/14
Fecha


Dr. Amílcar Leví Cúpul Magaña
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

14/07/14
Fecha

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado a lo mejor que me ha regalado Dios y la vida:

A mi esposo Iván (Temo) y a mi hijo Oscar

A mis padres Víctor y Patricia por enseñarme a trabajar para conseguir mis metas

A mi hermana Victoria y sobrino Víctor, por ser mis compañeros y cómplices

AGRADECIMIENTOS:

Este trabajo fue posible gracias a la colaboración de muchas personas. De manera especial y significativamente diferente al Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza, gracias por su dedicación y apoyo en los momentos difíciles, por su ejemplo me he enamorado más de la ecología marina, también aprendí a querer la estadística pero sobre todo gracias por ser más que un Director de Tesis un verdadero amigo.

A mis sinodales: Dr. Eduardo Ríos Jara, Dr. Ernesto López Uriarte; Dr. Carlos González Salas por sus comentarios y sugerencias para mejorar la elaboración de este trabajo; Dr. Amílcar Leví Cupul Magaña por sus consejos y por tantos buceos extremos que serán inolvidables. A la Dra. Patricia Margarita Zarazúa coordinadora del posgrado BIMARENA. A mis profesores Dra. Mónica Riojas, Dra. Paola Rodríguez Troncoso, Dr. José de Jesús Sánchez González por compartir sus conocimientos para mi crecimiento profesional.

A la Universidad de Guadalajara por ser mi casa de formación profesional y por los apoyos otorgados para realizar este trabajo. De igual forma al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada.

A todo el personal de la CONANP en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro. Por todas las facilidades para la realización de este trabajo, porque siempre me apoyaron en todo lo necesario. A Maricarmen García, Enrique Gallegos, Gabriel Muñoz, José Castro, Joselito Aguilar, Leonardo, José Juan, Guerrero porque siempre fui bien recibida en la estación de campo. De manera particular a Felipe Fonseca por compartir conmigo sus conocimientos en el trabajos de campo, por retarme y claro por todos esos buceos extremos con nitrógeno al tope. A los pescadores de la Reserva que me permitieron participar de sus jornadas de trabajo y con los que alguna vez compartí aire para terminar los muestreos.

A mis compañeros de cubículo y de clases Norma Barrientos por tantas desveladas haciendo trabajos de Fabián y por aceptar que los trabajos fueran de peces. Esmeralda, Joyce, Dulce, Ceci, Paco, Arizbeth, Ceciel y Martha por compartir el amor por la biología. Dr. Leonardo por sus valiosas correcciones en este trabajo, por evitar las liquidaciones de peces.

A Brenda Hermosillo por ser una excelente amiga y la mejor compañera de buceos extremos y bailes bajo el agua cuando hacíamos nuestros súper muestreos. Por apoyarme y motivarme a terminar este proyecto ¡Muchas gracias vieja!

A mis amigas invertebradas: Cristina, Vanesa, Gabriela, Karina y Mary gracias por ser una luz en mi vida, por animarme a seguir adelante aunque los bichos no sean lo suyo. Las quiero amigas.

Finalmente a los más importantes que me ha dado la vida mi familia. Mis padres Víctor y Patricia quienes me enseñaron a ser la persona que soy, por inculcarme el amor por el estudio y las ganas de salir adelante, mamá gracias por que la araña me sigue persiguiendo desde pequeña. A mi hermana Victoria y sobrino Víctor que son una chispa y alegría en mí caminar. Pero sobre todo a mi esposo Iván (Temo) y a mi hijo Oscar que son mi más grande tesoro por ser los que me motivan día a día a ser una mejor mujer, madre y profesionalista.

CONTENIDO

ÍNDICE

RESUMEN.....	IV
ABSTRACT.....	V
LISTA DE FIGURAS.....	VI
LISTA DE CUADROS.....	VII
LISTA DE ANEXOS.....	VIII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. HIPÓTESIS.....	4
3. OBJETIVO.....	4
3.1 Objetivos particulares.....	4
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
4.1 Área de estudio.....	5
4.2 Muestreo y trabajo de campo.....	5
4.3 Análisis de datos.....	8
5. RESULTADOS.....	11
1. Atributos estructurales del ensamblaje de peces.....	11
2. Análisis de similitud entre sitios y años.....	15
3. Relación del ensamblaje de peces y el hábitat bentónico.....	18
4. Grado de impacto.....	20
6. DISCUSIONES.....	22
7. CONCLUSIONES.....	31
8. LITERATURA CITADA.....	33

RESUMEN

Banco Chinchorro es un arrecife de coral de plataforma tipo atolón localizado a 30.8 km de la costa suroeste de la Península de Yucatán, México. Este arrecife fue impactado en el año 2007 por el huracán Dean de categoría 5, el cual generó múltiples disturbios en el ecosistema. El presente estudio tuvo como objetivo analizar la variación espacio-temporal de peces arrecifales en Banco Chinchorro y su relación con el cambio en la heterogeneidad del hábitat arrecifal bentónico. Para esto se realizaron muestreos basados en la metodología del programa de monitoreo sinóptico del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Los muestreos se llevaron a cabo en enero de 2007, abril de 2008, febrero de 2009 y marzo-abril de 2010. Se seleccionaron cinco sitios y se obtuvieron un total de 135 transectos. Se registraron un total de 3,607 individuos de peces correspondientes a 81 especies, y una biomasa total promedio de 51g/m². Las familias mejor representadas fueron Serranidae, Pomacentridae, Haemulidae, Labridae y Lutjanidae. El esfuerzo de muestreo tuvo una representatividad del 72% de la riqueza esperada. Los PERMANOVA para la riqueza y biomasa total de peces mostraron diferencias significativas entre los sitio de muestreo a través de los años analizados. El PERMANOVA multivariado evidenció también diferencias significativas en la estructura del ensamblaje de peces y la estructura del hábitat bentónico en la interacción sitio x año. Los resultados del NMDS mostraron que el cambio más significativo en la estructura del bentos fue en 2008, después del paso del huracán Dean se presentó un incremento general en las coberturas de coral. En cambio, la cobertura de las macroalgas disminuyó y el sustrato calcáreo presentó un fuerte incremento. El análisis RDA tuvo un ajuste traza de 0.49 y un valor de $p=0.002$; de todas las variables ambientales analizadas se obtuvieron correlaciones significativas con las macroalgas y las esponjas ($p=0.002$). También se encontró una relación entre la cobertura de corales hermatípicos con la biomasa de las especies *Acanthurus coeruleus*, *Ocyurus chrysurus*, *Lutjanus mahogoni*, *Scarus taeniopterus*, *Haemulon plumierii*. Las curvas de dominancia K evidenciaron un impacto intermedio en Banco Chinchorro. Los resultados obtenidos en este trabajo permitieron establecer un panorama general de lo que potencialmente ha ocurrido en el ensamblaje de peces de Banco Chinchorro después del paso del huracán Dean.

ABSTRACT

Banco Chinchorro is a coral reef located 30.8 km southwest from the coast of the Yucatan Peninsula. It was hit by Hurricane Dean (Category 5) in 2007 and generated multiple disturbances on the reef. This work aimed to analyze the spatio-temporal variation of the reef fish species from Banco Chinchorro and its relationship to the changes in the benthic reef habitat structure. Sampling was made using a methodology based on the Synoptic Monitoring Program for the Mesoamerican Reefs in January 2007, April 2008, February 2009 and March–April 2010. Five sites were selected and 135 transects were obtained. A total of 3,607 individuals corresponding to 81 fish species were recorded with a total biomass average of 51 g/m². The best represented families were Serranidae, Pomacentridae, Haemulidae, Labridae and Lutjanidae. The sampling effort was 72% of the expected species richness. The PERMANOVA analysis for average species richness and for total biomass showed significant differences among sampling sites across the analyzed years. The multivariate PERMANOVA analysis also showed significant differences in the fish assemblage structure and the benthic habitat structure among sites and year interaction. The NMDS analysis showed that the most significant change in the structure of benthos happened between 2007 and 2008, when a general increase in coral cover was found. However, the coverage of macroalgae decreased and the calcareous substrate presented a strong increase after Hurricane Dean. The RDA analysis shows a trace fitness of 0.49 and a *p* value of 0.002. Significant correlations were obtained only with macroalgae and sponges (*p* = 0.002). As well, a relationship was found between hermatypic coral cover and the fish biomass of *Acanthurus coeruleus*, *Ocyurus chrysurus*, *Lutjanus mahogoni*, *Scarus taeniopterus*, *Haemulon plumieri*. The K dominance curves showed an intermediate impact on Banco Chinchorro. The results obtained in this study allowed us to establish an overview of what has potentially occurred in the fish assemblage of Banco Chinchorro after Hurricane Dean.

LISTA DE FIGURAS

Figura1. Área de estudio y localización los sitios de muestreo en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro, México.....	7
Figura 2. Evaluación del esfuerzo de muestreo.....	12
Figura 3. Variación de la riqueza, biomasa y diversidad ecológica de los peces de arrecife de la RBBCH.....	13
Figura4. Ordenaciones NMDS de peces que representan la asociación del ensamblaje de peces y la estructura del bentos.....	16
Figura 5. Variación de la estructura del hábitat bentónico entre las diferentes temporadas de muestreo.....	17
Figura6. Análisis de redundancia canónica (RDA) basado en la biomasa del ensamblaje de peces.....	19
Figura 7. Curvas de dominancia K estimadas para el ensamblaje de peces en los cuatro años de muestreo 2007, 2008, 2009, 2010 en Banco Chinchorro.....	21

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. PERMANOVA univariado y multivariado de dos vías con factores fijos (años) y aleatorios (sitios).....	14
---	----

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) de los sitios de muestreo en Banco Chinchorro. Donde se representa la biomasa promedio de las especies de peces (BP), porcentaje de contribución a la disimilitud (%CD), la contribución acumulada a la disimilitud (%CAD) y la disimilitud promedio entre sitios (Dis. Prom).....	40
Anexo B. Análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) de los años de muestreo en Banco Chinchorro. Donde se representa la biomasa promedio de las especies de peces (BP), porcentaje de contribución a la disimilitud (%CD), la contribución acumulada a la disimilitud (%CAD) y la disimilitud promedio entre sitios (Dis. Prom).....	43
Anexo C. Resultado del análisis de redundancia canónica y efecto de las variables ambientales en el ensamblaje de peces, realizadas con 9,999 permutaciones Montecarlo.....	45

Variación Espacio-Temporal del Ensamblaje de Peces en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro, México.

1. Introducción

El mantenimiento de la biodiversidad es una característica que garantiza la salud de los arrecifes de coral (Pauly et al. 2002). Dentro de los arrecifes existe una fuerte relación entre la cobertura de coral vivo y la riqueza de peces, lo que potencialmente puede significar una relación causa y efecto (Jones et al. 2004). Los arrecifes de coral se caracterizan por presentar la mayor diversidad de peces del planeta (Sale 2004). Con el aumento de las poblaciones humanas y los sistemas de transporte, la magnitud de los impactos humanos sobre los arrecifes ha crecido de manera exponencial (Hughes et al. 2003). Los arrecifes de coral han sufrido una pérdida masiva de su biodiversidad y abundancia y modificaciones en la estructura del hábitat (Pandolfi et al. 2003; Gardner et al. 2003), que ha impactado la diversidad de peces (Bellwood y Hughes 2001; Arias-González et al. 2008, 2011). Los ecosistemas arrecifales también pueden verse afectados por otros disturbios como blanqueamientos coralinos, enfermedades y hasta eventos catastróficos que destruyen grandes extensiones del arrecife como huracanes y el cambio climático global (Hughes 1994; Reich et al. 2001; Burke y Maidens 2004). Existen también otros impactos de origen humano como actividades no sustentables del turismo, la pesca y el desarrollo costero (Núñez-Lara et al. 1998, 2003) que influyen en la pérdida de estos ecosistemas.

Los huracanes son un tipo de disturbio natural que impactan considerablemente a los arrecifes de coral ya que modifican mayormente la estructura del hábitat bentónico (Kaufman 1983; Houde et al. 2005). Los efectos de los huracanes en los ensamblajes de peces normalmente se describen a corto plazo, porque disminuyen un mes después de su paso por los arrecifes (Kaufman 1983; Houde et al. 2005). Estos meteoros pueden causar cambios en la composición y biomasa de las especies de peces, aumentos en la incidencia de enfermedades, destrucción de sus hábitats y, por lo tanto, mortalidades masivas (Kaufman 1983; Houde et al. 2005). Aunado a esto, se han reportado florecimientos de algas carnosas después del impacto de un huracán (Walsh 1983).

A nivel mundial la degradación de los arrecifes es cada vez mayor, actualmente existe un cambio de fase de corales por macroalgas (Hughes et al. 2003, 2005). Las macroalgas son uno de los componentes importantes de los arrecifes ya que juegan un papel ecológico y ambiental sobresaliente (McCook 1996). Sin embargo, son los mayores competidores de los

corales por espacio, luz y nutrientes, principalmente cuando se reducen las tasas de herbivoría, y son capaces de invadir a los corales (Hughes et al. 1994, 2007). Se ha sugerido que a medida que aumentan los impactos humanos e incrementan los lixiviados de origen terrígeno, aumenta la actividad microbiana de las algas en la superficie del coral vivo, causando la mortalidad del mismo (Smith et al. 2006).

Los impactos como la explotación pesquera modifican también el funcionamiento del ecosistema en los arrecifes de coral, lo que podría provocar cambios irreversibles y pérdida de biodiversidad (Rodríguez-Zaragoza 2007). El sector pesquero en el Caribe es predominantemente de pequeña escala y forma artesanal (Burke y Maidens 2004), siendo principalmente para autoconsumo y el comercio local (Núñez-Lara 2003). Se sabe que en los arrecifes de coral se realizan actividades pesqueras que alcanzan del 2 al 5% de la captura global a nivel mundial (Pauly et al. 2002). Pero los efectos directos e indirectos de la sobrepesca han sido una de las principales causas en la disminución en la abundancia de especies de coral (Hughes et al. 2003). El mantenimiento de la biodiversidad es una característica que garantiza la salud de los arrecifes y al mismo tiempo sostiene las pesquerías (Pauly et al. 2002). Por esto las evaluaciones a gran escala de la abundancia y distribución de las especies son de importancia crítica ya que pueden ayudar en la evaluación de los riesgos de extinción que enfrentan los peces en los arrecifes de coral (Zgliczynski et al. 2013).

Otro disturbio que afecta la biodiversidad de los arrecifes de coral es la introducción de especies exóticas e invasivas en los ecosistemas. Éstas pueden provocar la reducción de la biodiversidad marina. En el mar Caribe, la especie invasora *Pterois volitans* (pez león) presenta un incremento rápido en su tamaño y distribución poblacional, ésta especie se caracteriza por la amplitud de su régimen alimenticio (Morris 2013). De esta manera, el pez león ha afectado la estructura de numerosas poblaciones de especies marinas.

En el Caribe mexicano, Banco Chinchorro es uno de los arrecifes de coral del tipo plataforma más grandes del Mar Caribe (Jordán et al. 1987). Este arrecife fue decretado en el año de 1996 como Reserva de la Biosfera (RBBCH) (INE 2000). Banco Chinchorro ha sido una zona pesquera por más de cuarenta años y es una de las más importantes debido a la presencia de muchas especies de escama (INE 2000; Castro-Pérez et al. 2011). Las especies más explotadas corresponden a predadores superiores y organismos de niveles tróficos intermedios de las familias Serranidae, Lutjanidae y Haemulidae (Castro-Pérez et al. 2011). Por otro lado, el aislamiento de este arrecife ha propiciado que las pesquerías sean la actividad

humana que más afecta este ecosistema, mientras que el turismo y la escasa población humana residente tiene un impacto bajo o nulo (Chávez e Hidalgo 1988; INE 2000). Banco Chinchorro ha sido impactado por diferentes huracanes, el más reciente fue Dean de categoría 5 en el año 2007. Un reporte posterior al impacto evidenció que el cambio más fuerte ocurrió en la estructura de la comunidad bentónica (Hernández et al. 2008). Los ensamblajes de peces, mostraron diferencias significativas en su estructura después de Dean (Hernández et al. 2008). En Banco Chinchorro se han realizado una gran variedad de investigaciones científicas como son estudios de oceanografía física (Merino 1986; Jordán et al. 1987), batimétricos (García-Gil et al. 2003; González et al. 2003), análisis ecológicos de ensamblajes de peces arrecifales (Loreto et al., 2003; Vásquez-Yeomans et al. 2003; Hernández et al. 2008), dinámica de la especie *Stegastes partitus* (Villegas-Hernández et al. 2008), y corales (Aguilar-Perera y Aguilar-David 1993; Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999; Torruco et al. 2003), estimaciones de crecimiento y reclutamiento coralino (Cruz-Piñón et al. 2003), evaluaciones de los efectos de huracanes sobre corales duros (Beltrán-Torres et al. 2003). Asimismo, existen estudios pesqueros de *Panulirus argus* y *Strombus gigas* (Navarrete et al. 2003; Sosa-Cordero 2003) y de especies de escama (Castro et al. 2011), que evidencian que Banco Chinchorro posee recursos pesqueros importantes.

Por todo lo comentado anteriormente, Banco Chinchorro es un área importante para probar hipótesis de investigación que generen información robusta para fortalecer las estrategias de conservación y manejo de ecosistemas arrecifales coralinos. En este sentido, éste trabajo evaluó los efectos potenciales de paso del huracán Dean en esta reserva de la biosfera, particularmente en la estructura del ensamblaje de peces y su relación con el cambio del hábitat bentónico. Se analizó cómo los cambios ocurridos en la estructura del hábitat bentónico han tenido una influencia en la variación de atributos estructurales como son la riqueza, diversidad, biomasa y composición de peces de arrecife.

2. Hipótesis

Los efectos de huracán Dean, influyen en el cambio de la estructura del ensamblaje de peces y la estructura del hábitat arrecifal bentónico.

3. Objetivo

Analizar la variación espacio-temporal en la composición, abundancia y diversidad de peces en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro y su relación con el impacto del huracán Dean para identificar cuales elementos del hábitat se relacionan y explican las variaciones observadas.

3.1 Objetivos particulares

- Evaluar la variación de la riqueza, biomasa y diversidad ecológica del ensamblaje de peces.
- Analizar la disimilitud que existe en la escala espacio-temporal del ensamblaje de peces.
- Evaluar la correlación que existe entre la estructura del hábitat bentónico y el ensamblaje de peces.
- Contrastar las abundancias y la biomasa del ensamblaje de peces para determinar el nivel de disturbio por cada año.

4. Materiales y Métodos

4.1 Área de estudio

Banco Chinchorro es un arrecife de plataforma tipo atolón localizado a 30.8 km de la costa suroeste de la Península de Yucatán, México (18°35'N, 87°25'O) (Vega-Zepeda et al. 2007). Posee una forma oval con 43.2 km de largo y 18.0 km de ancho (INE 2000). Su laguna está rodeada por una barrera arrecifal semi-continua, con un perímetro de alrededor de 115 km y una superficie 500 km²; su profundidad es de 1 a 9 m en la sección sur y de 2 m en la norte (INE 2000). Además, presenta parches arrecifales y cordilleras coralinas que disminuyen en número y tamaño en un gradiente sur-norte (Jordán et al. 1987). En la laguna existen cuatro cayos: en el extremo norte se encuentra Cayo Norte; en la zona centro se ubica Cayo Centro, que es el más grande, y en la zona sur Cayo Lobos (Jordán et al. 1987; Hernández et al. 2008). En cuanto a sus condiciones oceanográficas, presenta aguas oligotróficas con temperaturas superficiales de 27 a 29° C con una salinidad que varía entre 36.6 y 36.94‰ (INE 2000). En Banco Chinchorro los vientos alisios son dominantes a través del año, aunque se presentan también vientos del norte que predominan de octubre a mayo (Jordán et al. 1987). Durante el verano los arrecifes están expuestos a tormentas tropicales y huracanes, que pueden alcanzar la categoría cinco de acuerdo a la escala de Saffir-Simpson (INE 2000).

4.2 Muestreo y obtención de datos.

Los datos que se utilizaron en este trabajo fueron recolectados durante enero del 2007, abril del 2008, febrero del 2009 y marzo-abril del 2010 por el personal de la RBBCH (CONANP), así como con la participación de la Universidad de Guadalajara durante el muestreo realizado en el año 2008. Se eligieron cinco sitios de muestreo: 40 Cañones (40C), Cayo Norte Somero (NS), Cayo Norte Profundo (NP), La Baliza (BA) y Teresitas (TER) (Figura 1). Los sitios fueron establecidos dentro del programa de monitoreo sinóptico del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) (Almada-Villela et al. 2003), ya que se encuentran dentro de zonas núcleo, zonas de pesca y de uso turístico (INE 2000). Los datos se obtuvieron mediante inmersiones con equipo de buceo autónomo. En cada sitio se realizaron entre seis y siete transectos, con un esfuerzo de muestreo total de 135 transectos, siguiendo los criterios de los métodos del programa de monitoreo sinóptico del SAM (Almada-Villela et al. 2003). Los métodos utilizados fueron: i) censo de peces adultos con transectos en banda de 30 x 2 m, en los que se registraron las especies, su tamaño y el número de individuos en seis intervalos de clase: I (0-10 cm), II (11-20 cm), III (21-30), IV (31-40 cm), V (41-50 cm), VI (51-60), VII (≥ 60); ii) cobertura de los

grupos bentónicos, estimada *in situ* con transectos de 30 m de largo con puntos interceptados cada 25 cm; iii) profundidad de cada sitio con computadoras de buceo.

Posteriormente, se determinaron los grupos morfofuncionales bentónicos con base en los criterios de Human y Deloach (2003) y Arias-González et al. (2008), los cuales fueron: corales hermatípicos, algas, hidrocorales, octocorales, esponjas, sustrato calcáreo y sustrato arenoso.

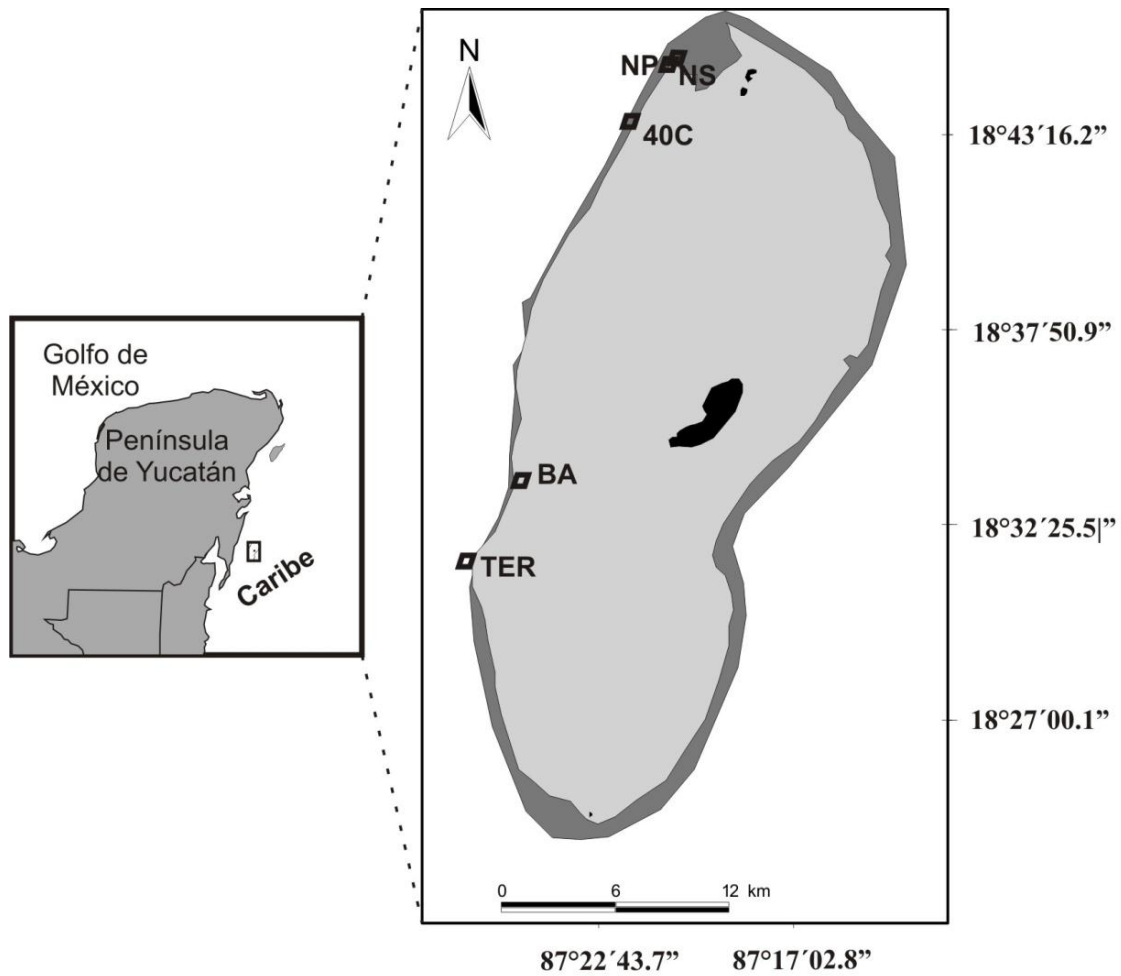


Figura 1. Área de estudio y localización los sitios de muestreo en la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro, México. Códigos: NP es Cayo Norte Profundo, NS es Cayo Norte Somero, 40C es 40 Cañones, BA es La Baliza y TER es Teresitas.

4.3 Análisis de datos

4.3.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se analizó con curvas de acumulación para estimar la riqueza de especies observada y la riqueza esperada con los procedimientos no paramétricos de Chao 1 (considera la rareza basada en abundancia), Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 (toman en cuenta la rareza basada en la incidencia). El esfuerzo de muestreo fue también corroborado con curvas acumuladas de especies utilizando la función exponencial de la diversidad de Shannon ($e^{H'}$) y el recíproco de la dominancia de Simpson ($1/D$) (Hill, 1973). Todas las curvas fueron construidas con 10,000 combinaciones aleatorias sin reemplazo con el programa Estimates V8.0 (Colwell 2009).

4.3.2 Análisis de la riqueza, abundancia y diversidad de especies

La riqueza de especies (S) se estimó como el número total de especies registradas por transecto, posteriormente se estimó por sitio y por año. La abundancia se analizó con base en la densidad representada como número total de individuos de cada especie por transecto ($\text{ind}/60\text{m}^2$). Asimismo, la biomasa de las especies se estimó con la siguiente ecuación de poder (Marks y Klomp 2003): $B = a L^b$, donde B es la biomasa en gramos; a y b son las constantes de relación longitud-peso tomadas de Fishbase (Froesen y Pauly 2014). Cuando no fue posible encontrar estas constantes para alguna especie en particular, se utilizaron las constantes de especie similar en forma y tamaño que perteneciera al mismo género. En esta ecuación, L es la talla promedio ponderada en centímetros, estimada de la siguiente manera: $L = (\sum_{i=1}^n A_i T_i) / (\sum_{i=1}^n A_{Ti})$, donde A_i es el número de individuos de la especie i por cada intervalo de clase; T_i es la talla promedio de cada intervalo de clase; A_{Ti} es el número total de individuos de la especie i . Una vez calculada la biomasa por individuo expresada en gramos, se multiplicó por la abundancia total de individuos (A_{Ti}) para estimar la biomasa bruta por transecto. Después se dividió entre el número de metros cuadrados muestreados por transecto (60 m^2) para representarla en g/m^2 .

La heterogeneidad de las especies se evaluó con la estimación de la diversidad de Shannon (H' , expresada en nats), la equidad de Pielou (J') y la dominancia de Simpson (D) (Krebs 1989; Magurran 2004). Las estimaciones de los índices de diversidad ecológica se hicieron con base en la biomasa de las especies de peces. Las estimaciones de la diversidad ecológica se hicieron en el programa Primer V6.1 (Clarke y Warwick 1994).

4.3.3 Similitud de especies

Se realizaron análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) para explorar las relaciones de la similitud de especies entre sitios a través de los años, así como el cambio en general entre años. Los análisis se hicieron con base en una matriz de similitud de Bray-Curtis con datos previamente transformados con una raíz cuarta. La contribución de las especies a la disimilitud entre sitios y años se estimó con un análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) de dos vías (Clarke y Warwick 1994). Estos análisis se hicieron con base en matrices de similitud de Bray-Curtis y el mismo pre-tratamiento de datos que para el NMDS.

4.3.4 Comparaciones estadísticas

Las comparaciones estadísticas se hicieron con análisis de varianza basados en permutaciones (PERMANOVA), siguiendo un diseño experimental similar al de un modelo lineal general. Se utilizaron PERMANOVAs univariados de dos vías con factores cruzados y efectos aleatorios (modelo tipo II), basados en matrices de distancias euclidianas de acuerdo a los criterios de Anderson et al. (2008). Estos diseños permitieron evaluar la variación de los atributos estructurales, el cambio en el ensamblaje de peces y en la estructura del hábitat bentónico mediante el contraste de los valores promedios de la riqueza de especies, biomasa total, diversidad de Shannon, equidad de Pielou y dominancia de Simpson. Los factores considerados fueron: sitios (cinco niveles o sitios) y número de años (cuatro niveles o años).

Por otro lado, se hicieron PERMANOVAs multivariados para comparar el cambio en el ensamblaje de peces y en la estructura del hábitat bentónico. Los datos de biomasa de peces (g/m^2) y de cobertura de bentos (en porcentaje) fueron transformados a raíz cuarta, y posteriormente, se construyeron matrices de similitud de Bray-Curtis (Anderson et al. 2008). La significancia estadística de todos los modelos PERMANOVA se probó con 10,000 permutaciones y fueron realizados con el programa Primer V6.1 + PERMANOVA (Clark et al. 2008, Anderson et al. 2008).

4.3.5 Relación ensamblaje de peces vs estructura del hábitat

Se realizó un análisis de redundancia canónica (RDA) para evaluar la relación lineal entre la composición y biomasa de peces con las variables ambientales representativas de la estructura del hábitat. La matriz de variables biológicas fue pre-tratada con la transformación logarítmica ($\log X+1$) para preservar de manera adecuada las distancias euclidianas (Legendre et al. 1998). El RDA se realizó sólo con las especies que presentaron una mayor contribución en los análisis SIMPER. Para el ajuste del modelo RDA se utilizó el estadístico Traza y la significancia estadística se probó con 9,999 permutaciones. Para reducir el problema de colinealidad se consideró un factor de inflación de la varianza ($VIF \leq 10$). La ordenación RDA se realizó con el programa CANOCO v 4.5 (Ter Braak et al. 2002).

4.3.6 Curvas de dominancia K

Se construyeron curvas de dominancia K para la comparación de abundancia/biomasa de peces, con la finalidad de determinar los niveles de disturbio en las comunidades para cada año. Siguiendo los criterios Clarke y Warwick (1994), en las Curvas de dominancia K se asumió que en condiciones estables o de bajo disturbio, las especies dominantes-competitivas de estrategia K serán dominantes en términos de biomasa, y raramente dominantes en número de individuos. En cambio, las especies de estrategias r son usualmente dominantes en número de individuos y no presentan una proporción importante de biomasa. Cuando un impacto o estrés perturba una comunidad, las especies de estrategia K son más afectadas, y las especies de estrategia r (oportunistas) empiezan a dominar en biomasa y abundancia numérica. Bajo esta situación de estrés, la distribución del número de individuos entre las especies se comporta de forma diferente a la distribución de la biomasa entre especies (Clarke y Warwick 1994). Para evaluar la relación entre la biomasa y la abundancia se estimó el estadístico W , que se define por la siguiente ecuación: $W = \sum_{i=1}^S (B_i - A_i) / [50(S - 1)]$, donde B_i es la biomasa de los rangos de la especie i , A_i es la abundancia de los rangos de la especie i , S es el número total de especies. Los valores de W se presentan en un rango de -1 a +1. Cuando W tiende a +1, la biomasa domina sobre la abundancia y representa estabilidad en el sistema. Sin embargo, cuando W tiende a -1, la abundancia domina sobre la biomasa, representando un grado de perturbación. Valores cercanos a cero indican que existe un disturbio moderado (Clarke y Warwick 1994).

5. Resultados

1. Atributos estructurales del ensamblaje de peces

Se registraron un total de 3,607 individuos de peces correspondientes a 81 especies incluidas en 24 familias y una biomasa total promedio de 51 g/m². Las familias mejor representadas fueron Serranidae con diez especies, Pomacentridae con nueve, Haemulidae con ocho, Labridae con siete y Lutjanidae con seis especies. Las curvas de acumulación de especies evidenciaron que el esfuerzo de muestreo fue adecuado en los cuatro años de estudio, encontrándose una representatividad promedio del 72% de acuerdo a los estimadores basados en la incidencia (Figura 2A). Los valores de las riquezas observadas comparadas con las riquezas máximas esperadas con Jackknife 2 fue de 121 (Figura 2A), por lo que faltarían 40 especies por ser registradas. La rareza total registrada fue de 25 especies únicas, 10 duplicadas, 8 singletons y 14 doubletons. Las curvas de acumulación de la estimación del recíproco de la dominancia de Simpson y la función exponencial de la diversidad de Shannon presentaron un comportamiento asintótico (Figura 2B y 2C). Esto demuestra que las especies de abundancia alta e intermedia fueron correctamente registradas. Por otro lado, las curvas de rarefacción basadas en individuos evidenciaron que: i) el año 2007, presentó el menor número de individuos (450), ii) en el 2008, se incrementó la abundancia pero disminuyó la riqueza (28 especies), iii) en los años 2009 y 2010, se registró un aumento tanto en la riqueza como en la abundancia.

Los resultados del análisis PERMANOVA realizados con la riqueza y biomasa mostraron diferencias significativas en los factores y su interacción (Cuadro 1). La menor riqueza se encontró en el año 2007 en los cinco sitios (Figura 3A, F, K). En términos de biomasa, se observó que en el año 2007 se presentó la menor biomasa (19.3 g/m²), incrementando en los años 2008 (80.5 g/m²) y 2009 (80.1 g/m²), y disminuyendo nuevamente en el 2010 (29 g/m²) (Figura 3B, G, L). Por otra parte, la diversidad de Shannon y la dominancia de Simpson presentaron diferencias significativas entre los factores y en la interacción (Cuadro1); la mayor diversidad de Shannon se encontró en el año 2008 (Figura 3C, H, M) y la mayor dominancia se observó en el año 2007 en los cinco sitios (Figura 3E, J, O). La equidad de Pielou no presentó diferencias significativas en los sitios y tampoco en la interacción. Sin embargo, si presentó diferencias significativas en los años (Cuadro 1, Figura 3D, I, N).

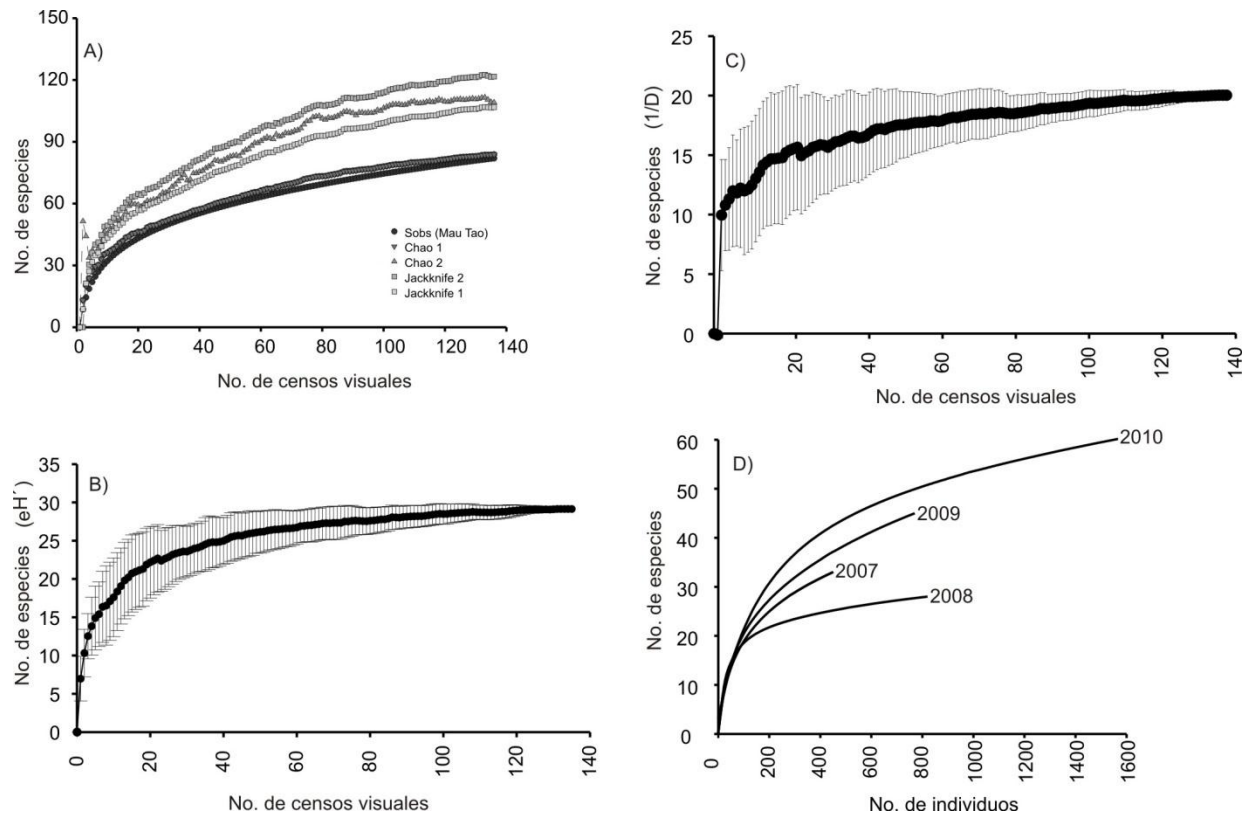


Figura 2. Evaluación del esfuerzo de muestreo. Curvas de acumulación de especies observadas y especies estimadas con estimadores no paramétricos (A). Curvas de acumulación de la función exponencial de la diversidad de Shannon (B) y del recíproco de Simpson (C). Curvas de la rarefacción basada en individuos por año (D).

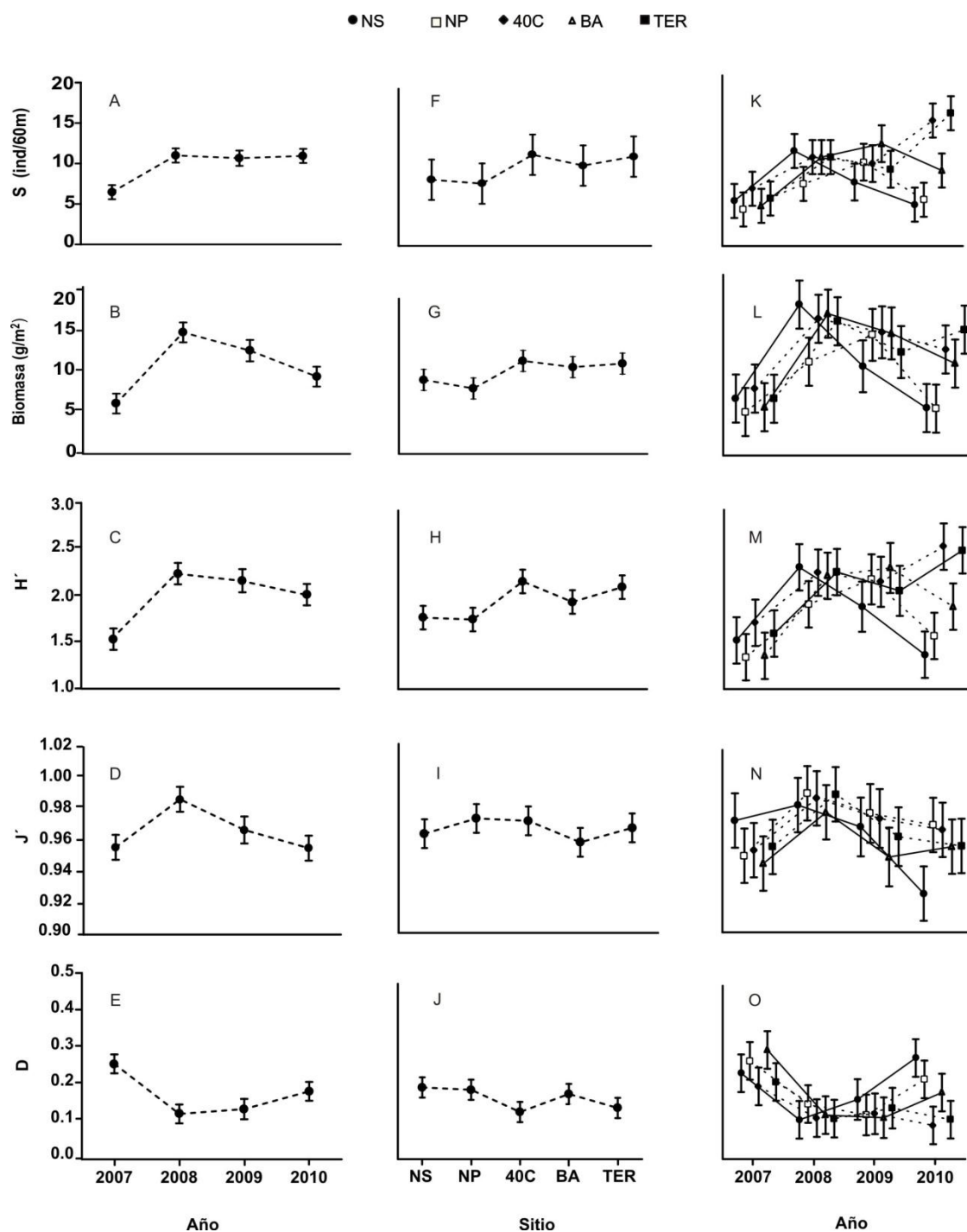


Figura 3. Variación de la riqueza (S), biomasa y estructura del ensamblaje de los peces de arrecife de la RBBCH, representada por la diversidad ecológica (H'), la equidad de Pielou (J') y la dominancia de Simpson (D). A-E representan la variación promedio entre años; F-J la variación entre sitios; y K-O la variación entre sitios a través de los años. Las líneas verticales representan la desviación estándar.

Cuadro 1. PERMANOVA univariado y multivariado de dos vías con factores fijos (años) y aleatorios (sitios).

Fuente	Pseudo-F	P		Pseudo-F	P
PERMANOVA univariado					
<u>Riqueza promedio (S)</u>			<u>Diversidad de Shannon (H')</u>		
Años	3.8837	0.0401	Años	6.6927	0.0061
Sitios	10.615	0.0001	Sitios	8.4247	0.0001
Años x Sitios	6.3837	0.0001	Años x Sitios	4.3572	0.0001
<u>Biomasa (g/m²)</u>			<u>Equidad de Pielou (J')</u>		
Años	13.361	0.0002	Años	7.4268	0.005
Sitios	4.851	0.0017	Sitios	1.7879	0.1263
Años x Sitios	2.8301	0.0027	Años x Sitios	1.7663	0.0538
<u>Dominancia de Simpson (D)</u>					
Años	9.2426	0.003			
Sitios	4.7022	0.0009			
Años x Sitios	2.3974	0.007			
PERMANOVA multivariado					
<u>Peces</u>			<u>Bentos</u>		
Años	14.911	0.0001	Años	5.4095	0.0001
Sitios	4.0642	0.0001	Sitios	12.218	0.0001
Años x Sitios	3.1163	0.0001	Años x Sitio	2.4713	0.0001

2. Análisis de similitud entre sitios y años

El NMDS realizado en los diferentes años de muestreo, mostró que el cambio más fuerte en la estructura del ensamblaje de peces ocurrió del año 2009 al 2010 (Figura 4A). Por otra parte, el NMDS realizado a nivel de sitios por año evidenció la formación de tres grupos: el primero correspondió a los cinco sitios de muestreo del año 2007; el segundo agrupó los años 2008 y 2009, en donde no se observó una clara separación entre ambos años; y el tercer grupo estuvo conformado por los sitios en el año 2010. En este mismo año se encontró que los sitios de Cayo Norte Profundo y Somero fueron los más disímiles del análisis (Figura 4B). En cuanto al análisis del PERMANOVA multivariado, se encontraron diferencias significativas entre los sitios y años; y también en la interacción de ellos (tabla 1), lo que sugiere que existe variación de los sitios a través del tiempo. Los resultados del SIMPER mostraron que la mayor disimilitud se presentó entre los años 2007 y 2010 (88.66%), mientras que los años más similares fueron en el 2008 y 2009 (59.07%), 2007 y 2008 tuvieron una disimilitud de (69.6%), 2007 y 2009 (75.3%) y los sitios más disímiles fueron Cayo Norte Profundo y Teresitas (72.82%). Las especies que contribuyen mayormente a la disimilitud fueron: *Cephalopholis fulva*, *Haemulon plumieri*, *Lutjanus mahogoni*, *Ocyurus chrysurus*, *Sparisoma viride*, *Acanthurus tractus*, *A. coeruleus*, *Scarus taeniopterus*, *A. chirurgus*, *Chaetodon capistratus*, *Stegastes partitus*, *L. apodus*, *H. flavolineatum*, *H. sciurus*, *Balistes vetula*, *Chromis cyanea*, *Holocentrus adscensionis* y *Melichthys niger* (ver Anexos A y B, para el porcentaje de contribución de las especies).

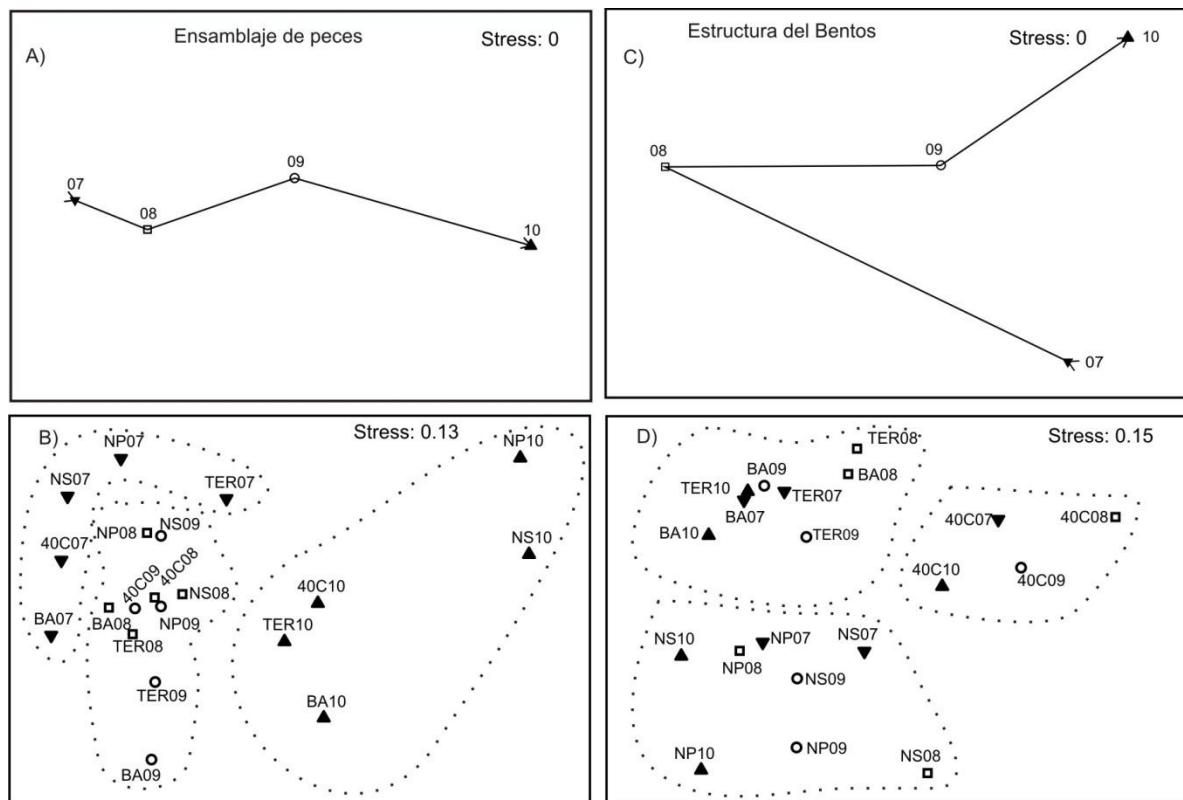


Figura 4. Ordenaciones NMDS de peces que representan la asociación del ensamblaje de peces y la estructura del bentos. Ordenación por año (A, C); ordenación basada en sitios por año (B, D). Los códigos utilizados son una combinación entre los códigos de los sitios y el número del año de muestreo. Códigos: NS es Cayo Norte Somero, NP es Cayo Norte Profundo, 40 Cañones es 40C, La Baliza es BA y Teresitas es TE. Años: 2007 es 07, 2008 es 08, 2009 es 09 y 2010 es 10. Por ejemplo NS07 es Cayo Norte Somero 2007.

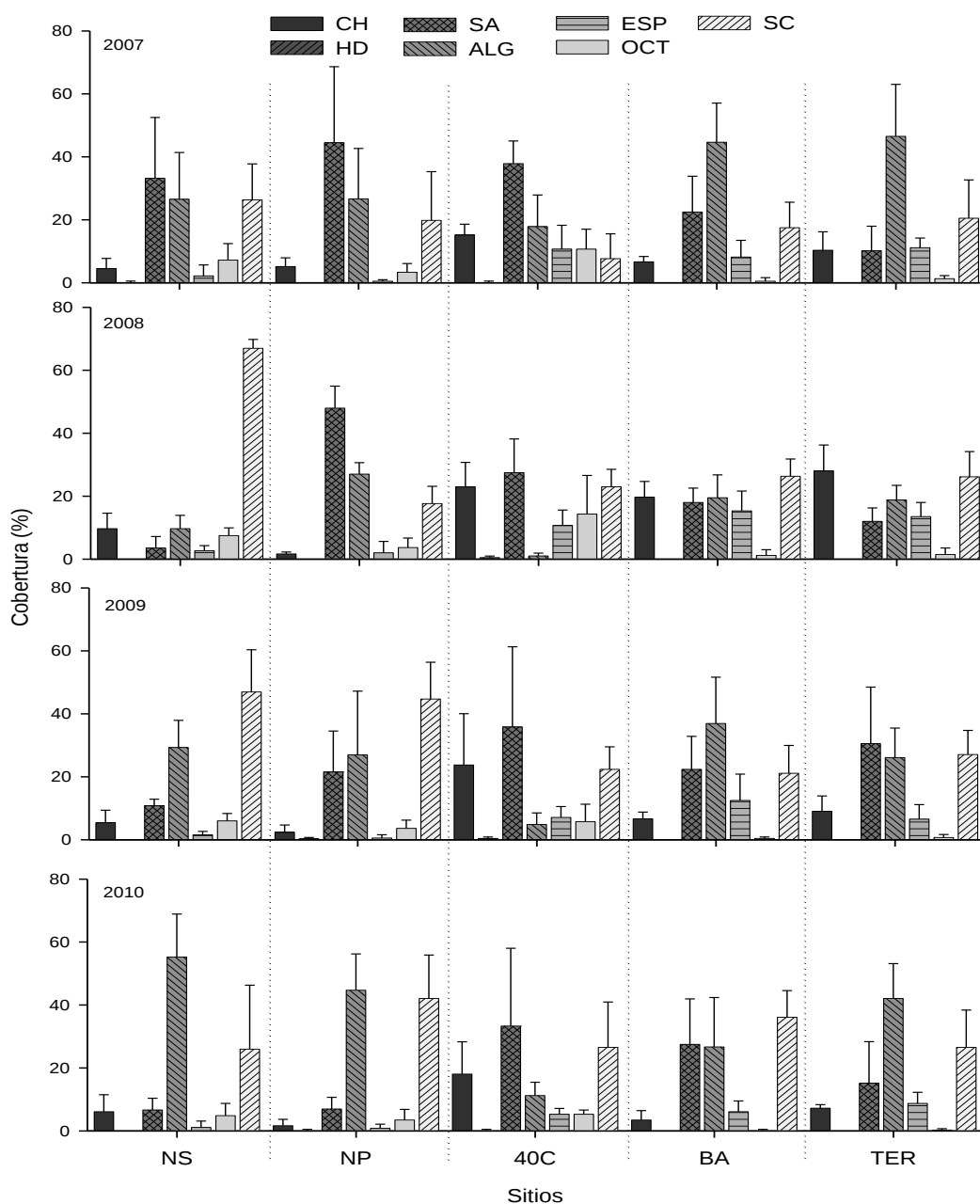


Figura 5. Variación de la estructura del hábitat bentónico entre los distintos años de muestreo. Variables ambientales: CH es coral hermatípico, HD es hidrocoral, SA es sustrato arenoso, ALG es algas, ESP es esponjas, OC es octocorales, SC es sustrato calcáreo. Las barras indican la desviación estándar.

3. Relación del ensamblaje de peces y el hábitat bentónico

Los resultados de la variación de la estructura del bentos evidenciaron que la mayor cobertura de coral hermatípico se registró en los sitios de 40 Cañones, La Baliza y Teresitas durante los años 2008 y 2009 (Figura 5). La cobertura algal fue menor en 2007 y 2008 para los cinco sitios de muestreo, éste incrementó en los años subsecuentes (Figura 5). Asimismo, el sustrato calcáreo incrementó considerablemente en el año 2008 con respecto a 2007 (Figura 5).

El análisis PERMANOVA multivariado mostró que existen diferencias significativas en la estructura del bentos entre los factores y su respectiva interacción (Cuadro 1). El NMDS para los cuatro años de muestreo evidenció que el cambio más significativo ocurrió del año 2007 al 2008 (Figura 4C), inmediatamente después del paso del Huracán Dean. Además, el NMDS realizado para los sitios y años de muestreo mostró la formación de tres grupos: el primero conformado por los sitios Teresitas y La Baliza en sus cuatro años de muestreo; el segundo formado por el sitio 40 Cañones en los cuatro años evaluados; y finalmente el tercer grupo se conformó por los sitios Cayo Norte Somero y Cayo Norte Profundo en los cuatro años estudiados (Figura 4D). Estos resultados indican que el mayor cambio en la estructura del bentos se presentó inmediatamente después del paso del huracán Dean en los sitios muestreados (Figura 4C, D).

El análisis del RDA evaluó la variación en la composición y la biomasa de las especies de peces en los cinco sitios de muestreo a través los diferentes años, con un cambio espacio-temporal en las diferentes variables ambientales representativas del hábitat arrecifal bentónico. Esto permitió describir las principales tendencias que ocurren en el ensamblaje de peces de Banco Chinchorro. De todas las variables ambientales analizadas se obtuvieron correlaciones significativas con las macroalgas y las esponjas ($p=0.002$) (ver Anexo C). El RDA alude una relación entre la cobertura de corales hermatípicos con la biomasa de las especies *A. coeruleus*, *O. chrysurus*, *L. mahogoni*, *Scarus taeniopterus*, *H. plumierii*, *C. capistratus*. Con las variables de hidrocorales, octocorales y sustrato calcáreo se evidenció una fuerte correlación con las especies *S. viridae*, *H. flavolineatum*, *M. niger*, *A. tractus*, *A. chirurgus* y *C. fulva*. Finalmente con las variables de sustrato arenoso, profundidad y algas, se mostró una mayor correlación con las especies *H. sciurus*, *B. vetula*, *C. cyanea*, *H. adscensionis* (Figura 6).

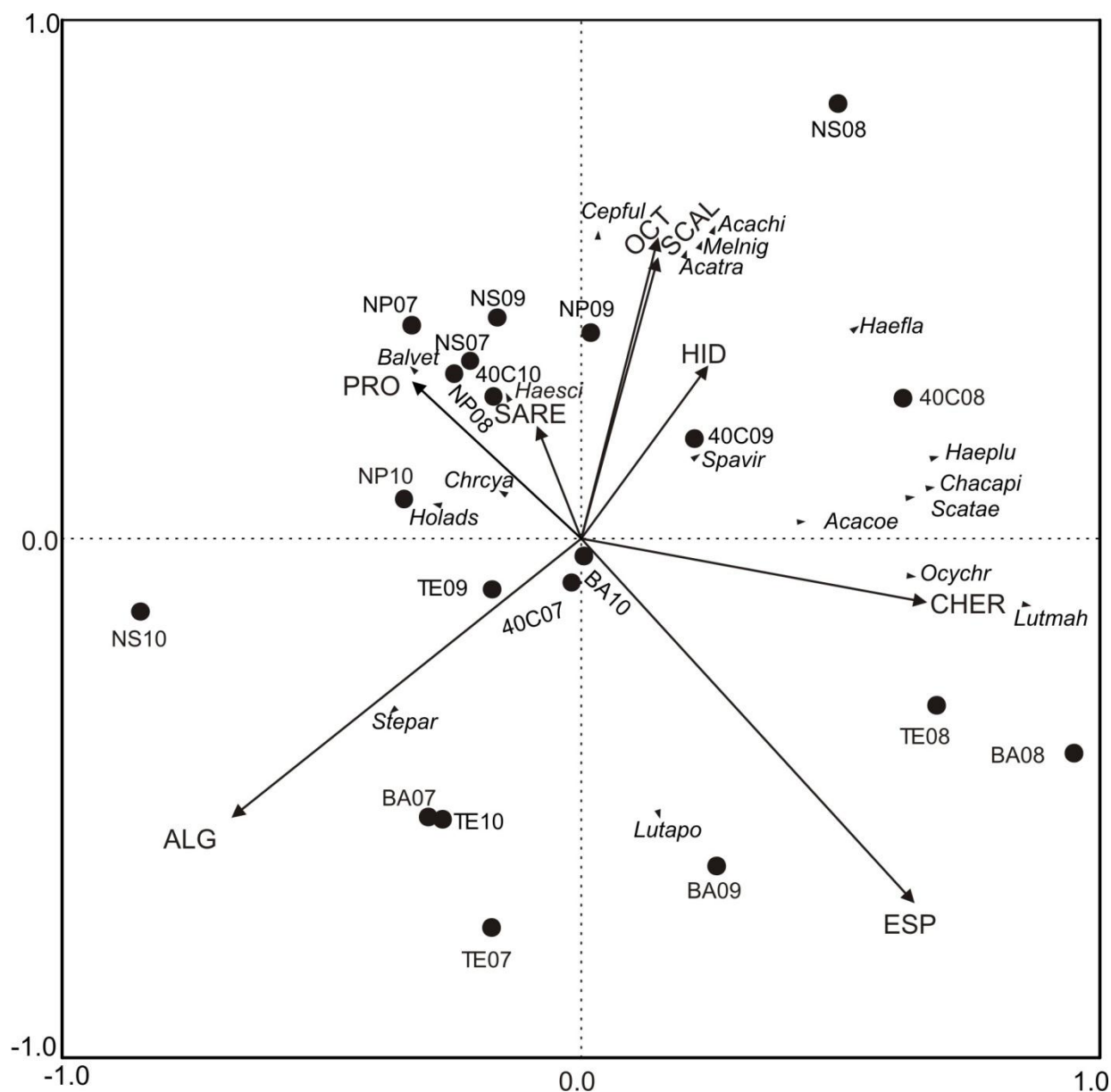


Figura 6. Análisis de redundancia canónica (RDA) basado en la biomasa del ensamblaje de peces (**Traza= 0.49, $p=0.002$**). Los nombres de las especies de peces están formados por las tres letras iniciales del género y la especie. Los sitios y años de muestreo se indican en círculos negros) y las variables ambientales con flechas. Los códigos de las variables ambientales son: ALG es algas, PRO es profundidad, SARE es sustrato arenosos, SCAL es sustrato calcáreo, OCT es octocorales, HID es hidrocorales, CHER es coral hermatípico, ESP es esponjas. Los códigos utilizados son una combinación entre los acrónimos utilizados para los sitios y el número del año de muestreo (Figura 4).

Por otra parte, el componente algal se correlacionó fuertemente con el año 2007 y 2010 en los sitios La Baliza, Cayo Norte Profundo, Cayo Norte Somero y Teresitas (Figura 6). Se observó una separación del año 2008 el cual se correlacionó con una mayor cobertura de coral hermatípico en los sitios de Teresitas, La Baliza y 40 Cañones; el sitio Cayo Norte Somero se relacionó fuertemente con la variable hidrocorales (Figura 5). El análisis RDA evidenció una relación entre las variables profundidad y sustrato arenoso con el sitio de Cayo Norte Profundo dentro de los cuatro años de muestreo, éste último es uno de los sitios que presenta la menor cobertura de corales hermatípicos.

4. Grado de impacto

Las curvas de K dominancia evidenciaron un impacto intermedio en Banco Chinchorro, ya que el estadístico W mostró que en los años 2007 ($W = -0.042$) y 2010 ($W = -0.003$) la abundancia dominó sobre la biomasa, mientras que en los años 2008 ($W = 0.029$) y 2009 ($W = 0.097$) la biomasa dominó sobre la abundancia.

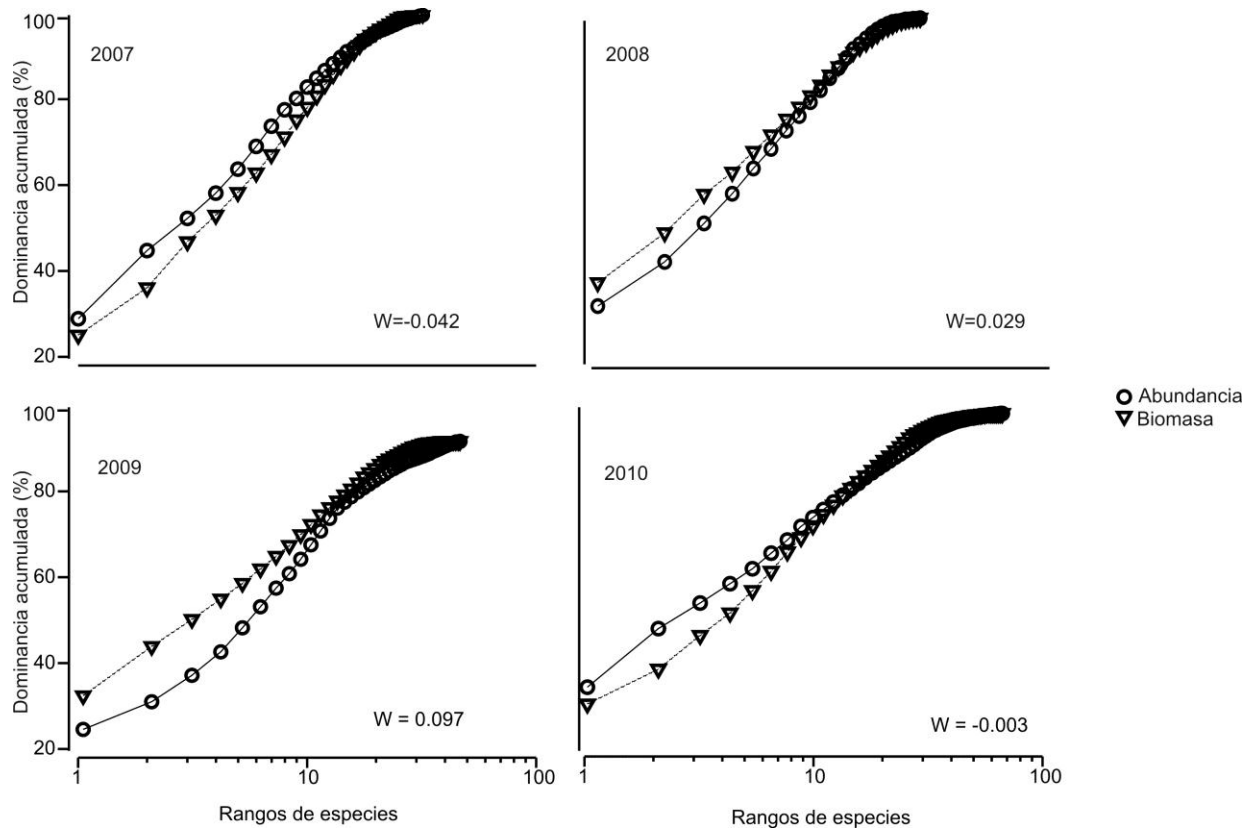


Figura 7. Curvas de dominancia K estimadas para el ensamblaje de peces en los cuatro años de muestreo 2007, 2008, 2009, 2010 en Banco Chinchorro. Los círculos representan la abundancia de los peces (número de individuos) y los triángulos la biomasa.

6. Discusiones

Efectos del Huracán Dean

El presente estudio evidenció que, después del paso del huracán Dean, se generaron cambios en el ensamblaje de peces y en la estructura del bentos del sistema arrecifal Banco Chinchorro, tal como lo muestran los resultados de los análisis PERMANOVA. El cambio espacio-temporal en el ensamblaje de peces fue estadísticamente significativo, pero no fue tan fuerte como el observado en la estructura del hábitat bentónico después del paso del Huracán Dean. En general, la variación del ensamblaje de peces y de la estructura del hábitat mostró un patrón donde ambos varían entre los sitios de muestreo a través de los cuatro años muestreados. Los peces mostraron una mayor variación entre los años 2009-2010, mientras que la estructura del hábitat bentónico cambió fuertemente después del huracán Dean, entre el año 2007-2008. Esto sugiere que el impacto de Dean no fue homogéneo en el arrecife, ya que cada área muestreada presentó un disturbio diferente, el cual varió de distinta forma a través de los años de estudio. Estos resultados coinciden con lo descrito por Houde et al. (2005), quienes mencionaron que los efectos de los huracanes son considerablemente graves pueden causar mortalidades masivas de peces, así como cambios en la composición y biomasa de las especies, anormalidades en el comportamiento social y reproductivo (Kaufman 1983) sobre el ensamblaje de peces, y éstos se pueden observar hasta después de un año.

Adicionalmente, el presente trabajo demuestra que el impacto ocurrido en el ensamblaje de peces de Banco Chinchorro se presenta con retraso y que es evidente en los años subsecuentes. Es decir, aparentemente, el paso del huracán Dean no tuvo efectos negativos en el ensamblaje de peces, ya que se encontró un aumento en su biomasa. En Banco Chinchorro, las especies dominantes que incrementaron su biomasa fueron: *H. plumierii*, *L. mahogoni*, *O. chrysurus*, *L. apodus*, *H. flavolineatum*, *H. sciurus*, *B. vetula*, *H. adescensionis* y *C. fulva*. Es posible que después del paso del huracán Dean, estas especies carnívoras hayan incrementado en número debido a que utilizan una gran gama de recursos alimenticios. Por ejemplo la pesca de individuos de la rubia *O. chrysurus* de tallas pequeñas ocurre en hábitats poco profundos (Castro et al. 2011) como es el caso de este trabajo ya que los cinco sitios de muestreo son someros, esta especie es fuertemente capturada dentro de Banco Chinchorro. En diversos estudios esta especie, en su estado juvenil se ha observado que representan dependencia a hábitats poco profundos (Nagelkerken et al. 2002, Mumby et al. 2004), mientras que los organismos de tallas más grandes de la rubia se encuentran en las zonas más profundas, como la zona sur de Chinchorro (Jordán et al. 1987). Esto podría ser explicado por su condición

de organismos vágiles. Por ejemplo, las damiselas y un gran número de peces arrecifales sobreviven después del paso de un meteoro porque se mueven de las áreas someras hacia otras más profundas, donde pueden establecer nuevos territorios (Walsh 1983).

Otras especies que evidenciaron ser importantes en Banco Chinchorro fueron los cirujanos *A. tractus*, *A. chirurgus*, *A. coeruleus*. Los peces de la familia acanthuridae han sido reconocidos como dominantes dentro de familias que se establecen típicamente en arrecifes (Williams 1991). Se ha mencionado que la mayor proporción de peces herbívoros en las zonas de arrecife son los acanthuridos y escáridos (Bouchon-Navaro et al. 1981). Aunque en el Caribe existen solo tres especies de acanthuridos, estas son muy abundantes y de amplia distribución (Núñez-Lara et al. 1998). El escárido *S. viridae* fue una de las especies de mayor contribución a las diferencias ocurridas dentro del ensamblaje, siendo importante antes y después del huracán Dean dentro de los cinco sitios de muestreo. Sin embargo, en los años 2008-2009 su contribución no la más importante. Se ha mencionado que, las especies herbívoras de la familia Scaridae pueden reducir la formación de cardúmenes para competir por el pastoreo de las algas (Kaufman 1983) lo que parece haber ocurrido.

Los resultados obtenidos en el análisis de redundancia canónica corroboran que existen diferentes patrones asociados con la biomasa de las especies y las variables ambientales, por ejemplo, el componente algal evidenció correlaciones significativas con el ensamblaje de peces principalmente con *C. cyanea*, *H. adscensionis* y *S. partitus*, como ha sido señalado en los trabajos de Núñez-Lara et al. (1998) y Arias-González et al. (2008) en los cuales se ha reportado que las macroalgas presentan correlaciones significativas con el ensamblaje de peces. El análisis RDA indica que el coral hermatípico no fue una variable significativa mientras que la variable esponjas se correlacionó significativamente con las especies *L. apodus*, *L. mahogoni* y *O. chrysurus* que son carnívoras (Opitz 1991). Al igual que en este estudio Galván-Villa (2010) también reporta que el Pacífico mexicano una relación significativa entre la cobertura de esponjas y algunas especies dominantes de peces.

Los ecosistemas marinos parecen particularmente expuestos a riesgos de degradación después de la pérdida de los consumidores (Burkpile et al. 2008). De esta manera, se sugiere que una mayor diversidad de herbívoros puede controlar de manera eficaz el crecimiento de las macroalgas (Burkpile et al. 2008). En Banco Chinchorro, el ensamblaje de peces mostró diferencias significativas antes y después del impacto del huracán Dean. En apariencia, este impacto no fue tan marcado dentro del ensamblaje de peces debido a sus características

particulares, entre las que destacan la movilidad de las especies hacia otras zonas del arrecife, una disminución en la formación de cardúmenes, la presencia de especies generalistas, etc. Incluso se obtuvieron incrementos en biomasa y cambios en la composición de las especies que probablemente no fueron directamente provocadas por el impacto de Dean. Además, se sabe que los peces presentan variaciones interanuales en la estructura de sus ensamblajes, lo que podría enmascarar los resultados. Los muestreos realizados en este estudio, se realizaron prácticamente en las mismas temporadas, por lo que este efecto estacional es reducido. Sin embargo, los huracanes pueden causar cambios en la composición y biomasa de las especies, aumentos en la incidencia de enfermedades, destrucción de sus hábitats, y por lo tanto, mortalidades masivas (Kaufman 1983; Houde et al. 2005). En este sentido, Banco Chinchorro experimento un impacto violento por parte del huracán Dean, evidenciándose principalmente en el bentos y posteriormente en el ensamblaje de peces.

Hábitat arrecifal bentónico

A diferencia del ensamblaje de peces, la estructura del hábitat bentónico presentó el cambio más severo después del paso del huracán Dean. Al parecer en cierta forma, el huracán favoreció al incremento en la cobertura de corales, con respecto al primer muestreo, excepto en el sitio Cayo Norte Profundo. Sin embargo, esta cobertura comenzó a disminuir en los años posteriores. Bythell et al. (2000) encontraron un reclutamiento alto de corales después del impacto de dos huracanes, y se considera que el efecto de estos huracanes no fue tan negativo sino que más bien favoreció con nuevos registros de especies. En las coberturas de las macroalgas se observaron disminuciones, probablemente como consecuencia del oleaje de tormenta y de las corrientes, que las desprendieron del sustrato. Es por ello que se obtuvo un registro mayor de corales al quedar descubiertos. Este incremento fue mayormente en corales pétreos de morfología masivos y submasivos, los cuales tienen una alta resistencia a los impactos de los huracanes (Rogers et al. 1991). Gardner et al. (2005) evaluaron la contribución de los huracanes en la disminución de corales hermatípicos en las últimas dos décadas en la zona del Caribe. Estos autores reportan que los huracanes tienen un efecto inmediato sobre los arrecifes, ya que las coberturas bentónicas se pueden reducir en un hasta un 17% al año del impacto de un huracán. Además mencionan que no hay evidencia de la recuperación en los arrecifes de coral a un estado previo a la tormenta, ni siquiera después de ocho años del paso de un huracán (Gardner et al. 2005). La disminución significativa en la cobertura de corales que no han sido afectados, por los huracanes en la última década, sugiere que otros factores de

estrés pueden estar impulsando el patrón general de cambio en la región Caribe (Gardner et al. 2005). Dentro de los arrecifes se da una fuerte relación entre la cobertura de coral vivo y la riqueza de peces, lo que puede ser una relación potencial causa y efecto (Jones et al. 2004). Por ejemplo, el mordisqueo de los peces loro y las damiselas puede provocar daños en los corales y causar muerte en sus colonias (Mumby et al. 2006, Chasqui-Velasco et al. 2007), y con esto favorecer el aumento de las macroalgas carnosas.

La mayoría de estudios en el Caribe sobre el papel ecológico de los acantúridos y escáridos han mostrado su importancia para el mantenimiento de las comunidades bentónicas arrecifales dominadas por corales escleractíneos (Brock 1979, Lewis 1986, Hughes 1994). En este trabajo los acantúridos y escáridos son uno de los grupos más contribuye a las disimilitudes registradas en Banco Chinchorro entre los sitios a través de los años analizados. Por otro lado, algunas especies de peces loro pueden consumir coral vivo (Frydl 1979, Bruggemann et al. 1994, Bruckner y Bruckner 1998), y por lo tanto, pueden tener efectos negativos sobre los corales a nivel de comunidad (Miller y Hay 1998). Los ecosistemas marinos parecen estar particularmente expuestos a riesgos de degradación después de la pérdida de los consumidores (Burkepile et al. 2008). De esta manera, se sugiere que una mayor diversidad de herbívoros puede controlar de manera eficaz el crecimiento de las macroalgas (Burkepile et al. 2008), ya que la pérdida de cobertura de coral y sus respectivos cambios de fase, pueden tener un efecto significativo adverso en la biodiversidad local (Arias-González et al. 2011). La fuerte disminución de las coberturas de macroalgas en Banco Chinchorro después del paso del huracán Dean difiere con lo encontrado en Cozumel, donde se reportó que después del paso del huracán Emily no hubo diferencias significativas en la cobertura de las macroalgas (Rioja-Nieto et al. 2012).

Por otro lado, este trabajo mostró un incremento en las coberturas de macroalgas en todos los sitios para los años 2009 y 2010. Esto podría estar relacionado con la rápida recuperación que presenta este grupo después de una perturbación (Díaz-Pulido y Mc Cook 2002), probablemente debido a la gran disponibilidad de sustrato (Rioja-Nieto et al. 2012). El huracán Dean dejó una gran cantidad de sustrato calcáreo desnudo después de su paso y esto definitivamente debió favorecer un mayor establecimiento de macroalgas carnosas. Los estudios realizados por Rioja-Nieto et al. (2012) sugieren que la recolonización de las macroalgas ocurrió de manera rápida, pero no mencionan si ésta se incrementó con el tiempo. A diferencia de nuestro estudio en el cual si se observó un incremento en su cobertura a través del tiempo. Una evaluación realizada en Banco Chinchorro después del paso del huracán Keith evidenció que las macroalgas, las algas filamentosas y la arena no presentaron diferencias antes

y después del huracán, y concluyeron que no se observaron efectos negativos causados por el huracán Keith en la laguna arrecifal de Banco Chinchorro (Beltrán et al. 2003). Por el contrario, en este trabajo se encontró una fuerte disminución en la cobertura de sustrato arenoso después del impacto de Dean, lo cual difiere de lo encontrado por Beltrán et al. (2003) y Nieto et al. (2012). Estos últimos autores reportaron un incremento del sustrato arenoso en los arrecifes de Cozumel, y esto lo explica porque los huracanes transportan grandes cantidades de sedimentos (Reading 1990). Por otro lado, este trabajo si evidenció que en el año 2008 existió un aumento del sustrato calcáreo, probablemente por la remoción del sustrato arenoso que dejó al descubierto una gran cantidad de sustrato calcáreo que se encontraba sepultado.

Por lo anterior, este trabajo evidencia que el impacto del huracán Dean en Banco Chinchorro, la estructura del ensamblaje de peces si presentó diferencias pero no son tan fuertes como las que observamos en los años posteriores. Contrario a lo que obtuvimos en el hábitat bentónico donde los cambios más abruptos ocurrieron posterior al impacto. Por lo que, probablemente sean otras las causas de las diferencias que observamos en los sitios a través del tiempo como la explotación pesquera o la invasión de especies exóticas.

Pesca y sus potenciales efectos

Aunque la actividad pesquera en Banco Chinchorro se enfoca principalmente en la pesquería de langosta (Castro et al. 2011), la producción anual de escama en este sistema es también importante ya que alcanza aproximadamente 35 toneladas por año (Hernández et al. 2008). El problema que se observa es que la pesca de escama se da principalmente en temporadas de desove, lo que influye en la captura de peces de tallas mayores (adultos) cuando la langosta comienza a escasear; en esta temporada los pescadores dirigen su esfuerzo a la captura de los peces más grandes y se enfocan principalmente en 24 especies carnívoras pertenecientes a las familias: Serranidae, Lutjanidae, Haemulidae, Balistidae y Sphyraenidae (Hernández et al. 2008, Castro et al. 2011). Estas se caracterizan por su amplia distribución en los sistemas de arrecifes en su estado adulto, por lo que son capturadas en todo el arrecife (Meyer et al. 2000; Appeldoorn et al. 2003). En el presente trabajo se observó que en los años 2008 y 2009, la biomasa dominó sobre la abundancia, es decir, las especies dominantes-competitivas de estrategia k (especies conservativas con tallas grandes y longevas) dominaron en términos de biomasa, y muy rara vez en número de individuos (Clarke y Warwick 1994). Al presentarse estos incrementos en la biomasa, la pesca se dirige principalmente a las especies de estrategia k y es factible que, esto provocará que Banco Chinchorro pase de un estado de

impacto intermedio a uno más degradado, como lo observamos en el año 2010, donde la abundancia dominó sobre la biomasa. Debido a la disminución de la biomasa de especies con estrategia k y al aumento de aquellas con estrategia r que poseen tasas de regeneración altas (Rafaelli 2006). Cuando un impacto perturba una comunidad, las especies conservativas son las más afectadas y las especies oportunistas empiezan a dominar en biomasa y abundancia numérica (Clarke y Warwick 1994). Los predadores superiores, especies con estrategia k, son fundamentales para mantener controles ecológicos dentro de los arrecifes. Sin embargo, son las especies objetivo de mayor interés comercial y susceptibles a la captura, las que son más extraídas de los sistemas. En cambio, en los organismos de niveles tróficos menores, se registra una mayor resistencia a la pérdida de la diversidad, presentando mayores características de adaptación por su selección r (Raffaelli 2006). Por ejemplo, en el trabajo realizado por Arias et al. (2004) en el Caribe Mexicano, reportaron que en el arrecife de Mahahual la pesca ha tenido efecto en la estructura trófica de éste, donde encontraron disminuciones en las tallas de los peces. La extracción de escama, en temporada de desove es una práctica común en el Caribe y un gran número trabajos indican que esta estrategia de pesca es perjudicial para las poblaciones de peces (Sadovy y Eklund 1999). Esta actividad puede influir en cambios reproductivos en la estructura de la población, tales como la disminución del tamaño de los peces (Sadovy 1994). El mantenimiento de la biodiversidad es una característica que garantiza la salud de los arrecifes, y al mismo tiempo, sostiene las pesquerías (Pauly et al. 2002). Actualmente se sabe que el impacto pesquero en comunidades arrecifales es evaluado mediante indicadores basados en la producción y transferencia de energía, tales como el tamaño y la biomasa de las especies (Rochet y Trenkel 2003).

La pesca de escama que se realiza en Banco Chinchorro podría estar afectando directa o indirectamente el ensamblaje de peces. Una estrategia para reducir el impacto pesquero, sería el cierre de la pesquería en la temporada de desove (Castro et al. 2011). En la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro se ha señalado que no hay efectos crónicos por la sobrepesca por tres razones principales (Chávez e Hidalgo 1988; Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres 1998): 1) el plan de manejo que controla el número de pescadores, 2) los pescadores se enfocan en las pesquerías de langosta espinosa y caracol rosado y 3) la restricción en el uso de buceo o redes para cualquier actividad de pesca (Castro et al. 2011). Adicionalmente, la pesca de escama debe realizarse de acuerdo a las siguientes características: 1) con equipo selectivo (arpón) y ocasionalmente, una línea de mano; y 2) la mayoría de las especies capturadas son los principales depredadores y pertenecen al complejo pargo-mero, ya que son muy valoradas en el mercado. El personal de la CONANP y los prestadores de servicios de Banco Chinchorro han

localizado zonas de desove de las especies de mayor pesca con el fin de protegerlas para garantizar el suministro de reclutas (Castro et al.2011). Actualmente, se establecieron temporadas de veda para los meros (Serranidae) del 15 febrero al 15 marzo, acompañadas de campañas de difusión e incorporación de la comunidad pesquera, que se ha propuesto hacer uso sustentable de los recursos que comercializan.

Otro potencial disturbio, el pez león

Otra causa que potencialmente pudo afectar la variación del ensamblaje de peces de arrecife en el tiempo analizado fue la presencia del pez león. La cual es una especie exótica e invasora que actualmente se ha distribuido por todo el Mar Caribe. Es importante mencionar que los efectos de la invasión de *P. volitans* no se analizaron en este trabajo. No obstante, existen muchas posibilidades de que pueda ser causa de cambios en la estructura del ensamblaje de peces, en particular entre los años 2009 y 2010. El primer organismo de *P. volitans* confirmado en Banco Chinchorro fue en Julio del año 2009, y después de esta fecha, se ha observado el incremento importante de su población, así como un aumento en los rangos de tallas de la especie (CONANP 2014). En el año 2009, se registraron 85 individuos con una longitud de 130-179 mm, mientras que en el 2010 el registro fue de 156 individuos de tallas mayores 140-199 mm. Además, se ha reportado su dieta que consta 57% de peces y 43% crustáceos (CONANP 2014). Por ello es posible que la invasión de esta especie sea una de las causas en las variaciones encontradas en el presente trabajo. Actualmente se considera que la irrupción de *P. volitans* en los arrecifes del Caribe y del Atlántico podría llegar a ser uno de las invasiones más dañinas hasta ahora conocidas (Albins 2013). Esto podría desencadenar repercusiones en forma de cascada trófica (Morris 2013). Por ejemplo, al alimentarse de peces herbívoros, el pez león podría reducir la función de control que estos realizan con las algas. Asimismo, el pez león podría competir por los recursos y espacio con a otras especies de importancia económica, tales como los pargos (Lutjanidae) y meros (*Epinephelus*) (Molina 2009, Morris 2013), afectando, la recuperación de especies como *E. striatus*, y *Hyorthodus nigrilus*. La abundancia de estas especies se encuentra en un nivel crítico y quizá no logre recuperarse con celeridad debido a la mortalidad adicional que acarrea la acción depredadora del pez león (Morris 2013). El pez león ha invadido la mayor parte de la región Caribe en cinco años, donde presenta una capacidad de depredador voraz de peces nativos y una distribución amplia en los habitats (Mumby et al. 2011). El pez león ha alcanzado densidades más altas que las reportadas en su área de distribución natural en el Indo-Pacífico, además tienen un efecto negativo en el

reclutamiento y la abundancia de una amplia diversidad de peces de los arrecifes de coral (Albins 2013). La mayor preocupación radica, en la interacción entre la invasión del pez león y los factores de estrés preexistentes en los arrecifes coralinos, por lo que es un estrés adicional aportado por esta especie invasora, lo que podría acelerar y multiplicar el deterioro de los ecosistemas coralinos del Caribe de manera profunda e imprevisible (Morris 2013).

Perspectivas de conservación y manejo

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, es evidente que los efectos del huracán Dean en la Reserva de la Biosfera Banco Chichorro ocurrieron de manera espacial a través del tiempo. Además, estos efectos no se presentaron de manera homogénea dentro del arrecife. Como se ha mencionado antes, estos efectos no fueron tan evidentes en el ensamblaje de peces, contrario a lo que ocurrió en la estructura del hábitat arrecifal bentónico. Por ello este trabajo es muy importante ya que permitió realizar una evaluación de los efectos potenciales del huracán Dean en una escala espacial y temporal a diferencia de algunos trabajos que evalúan solo una de estas escalas (Walsh 1983, Beltrán et al. 2003, Rioja-Nieto et al. 2012). Por esto se considera que es importante realizar monitoreos a largo plazo para poder así analizar de forma más adecuada las variaciones de los ensamblajes biológicos ante perturbaciones naturales y humanas. Adicionalmente, el presente trabajo sirve como línea base, junto con algunas otras investigaciones que se realizan como la evaluación del funcionamiento trófico (Rodríguez-Zaragoza et al. Sometido) y la estabilidad local de éste ecosistema (Ortiz y colaboradores en preparación) en Banco Chichorro, para generar información que permitan probar diferentes hipótesis que contribuyen a conocer la estructura y funcionamiento del sistema arrecifal. Por último, es fundamental realizar evaluaciones del efecto del pez león en la estructura de los ensamblajes de peces, y quizás, en la estructura del hábitat bentónico. Para ello realizan eventos promocionales para la captura de pez león e involucran a los prestadores de servicios y pescadores para trabajen directamente con la parte operativa de la reserva.

La Reserva de la Biosfera Banco Chichorro es un lugar con condiciones muy particulares, con un grado de impacto humano intermedio relacionado con el turismo, posiblemente debido a que se encuentra alejado de la costa por lo que tiene baja incidencia de visitantes. Aunado a esto, el personal de la CONANP y los pescadores se han encargado de hacer conciencia de los recursos que esta zona provee y se han ocupado de que permanezca lo más sana posible. Toda esta información fortalece el diseño y desarrollo de estrategias de

manejo y conservación para el uso sostenible de los recursos pesqueros y otras actividades económicas que se realicen en esta Reserva de la Biosfera.

7. Conclusiones

- Se encontró que los efectos del huracán Dean en la Reserva de la Biosfera Banco Chichorro si afectaron significativamente el ensamblaje de peces de arrecife, así como la estructura del hábitat arrecifal bentónico. Este impacto tuvo diferente magnitud de cambio, ya que los peces mostraron un menor impacto en su riqueza, diversidad y similitud de especies. En cambio, el hábitat bentónico se modificó de manera drástica inmediatamente después del paso de este meteoro.
- El uso de los atributos estructurales (riqueza, biomasa e índices de diversidad) permitieron obtener información detallada del ensamblaje de peces. La riqueza y biomasa mostraron diferencias significativas entre los sitios, los años y la interacción de los años x sitios. El año 2007, los cinco sitios de muestreo presentaron la menor riqueza. En los años 2007 y 2010 se encontró la menor biomasa, de manera particular en el 2010 los sitios Cayo Norte Somero y Cayo Norte Profundo. Los índices de diversidad fueron significativamente diferentes, excepto la equidad de Pielou, que no evidenció diferencias significativas los sitios y en la interacción de los años x sitios.
- En Banco Chinchorro las familias mejor representadas en número de especies fueron: Serranidae, Pomacentridae, Haemulidae, Labridae, Lutjanidae. El ensamblaje de peces fue significativamente diferente entre los sitios, años y en la interacción que existe entre ellos. Los resultados de este estudio encontraron que los ensamblajes de peces en años 2007 y 2010 fueron los más disímiles. Las especies que más contribuyen a las disimilitudes entre los sitios y los años fueron: *H. plumierii*, *C. fulva*, *L. mahogoni*, *O. chrysurus*, *S. viride*, *S. partitus*, *A. tractus*, *A. coeruleus*, *S. taeniopterus*, *A. chirurgus*, *C. capistratus*, *L. apodus*, *H. flavolineatum*, *H. sciurus*, *B. vetula*, *C. cyanea*, *H. adscensionis* y *M. niger*.
- El cambio más importante en el hábitat bentónico ocurrió después del impacto de Dean entre los años 2007 y 2008. Se encontraron diferencias significativas en la estructura del bentos entre los factores y su respectiva interacción. Esto es debido a que se observó una disminución en la cobertura de macroalgas durante el 2008 para los cinco sitios de muestreo. Sin embargo, estos autótrofos bentónicos incrementaron en cobertura en los

años subsecuentes. La mayor cobertura de coral hermatípico se registró en los sitios de 40 Cañones, La Baliza y Teresitas durante los años 2008 y 2009.

- Los resultados del RDA evidenciaron que cerca del 50% de la variación del ensamblaje de peces fue explicado por las variables del hábitat bentónico evaluadas, como: macroalgas, esponjas, profundidad, sustrato calcáreo, coral hermatípico, sustrato arenoso, octocorales, hidrocorales. De éstas, las macroalgas y las esponjas tuvieron un efecto significativo en el ensamblaje de peces.
- Las curvas de dominancia K evidenciaron que potencialmente existe un impacto moderado en Banco Chinchorro. El estadístico W mostró que en los años 2008 y 2009 la biomasa dominó sobre la abundancia, mientras que en 2007 y 2010, la abundancia dominó sobre la biomasa. Esto quizás se explica la pesca explota potencialmente a las especies de estrategia k, que se caracterizan por tener tallas mayores y ser longevas, lo que favorece un incremento en la abundancia de especies estrategia r que son de tallas pequeña y tasas de generación rápidas, como se observó en el 2010, Esto significa que Banco Chinchorro ha pasado de un impacto moderado a uno más degradado.
- Los resultados obtenidos en este trabajo permitieron establecer un panorama general de lo que potencialmente ha ocurrido en el ensamblaje de peces de Banco Chinchorro después del paso del huracán Dean. Se logró evidenciar que existieron diferencias significativas en el ensamblaje de peces después del impacto, pero no fueron tan fuertes. Por lo que se considera que es importante seguir realizando monitoreos que evalúen la variación espacio-temporal de peces y de la comunidad arrecifal bentónica e evidenciar que otros factores influyen en estos cambios.

8. Literatura citada

- Aguilar-Perera A y Aguilar-David W (1993) Banco Chinchorro: Arrecife coralino en el Caribe. En: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds) Biodiversidad marina y costera de México. Editado por CONABIO y CIQRO, México: 807-816
- Albins MA (2013) Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biological Invasions* 15: 29-43
- Almada-Villela PC, Sale PF, Gold-Bouchot G, Kjerfue B (2003) Proyecto para la conservación y uso sostenible del sistema arrecifal mesoamericano (SAM) Belice, Guatemala, Honduras y México. Manual de métodos para el programa sinóptico del SAM, pp 149
- Appeldoorn RS, Friedlander JA, Sladek Nowlis P, Ussegilo A, Mitchell-Chui (2003) Habitat connectivity on the insular platform of old providence-santa Catalina, Colombia: mechanism, limits and ecological consequences relevant to marine reserve design. *Gulf and Caribbean research* 14: 61-77
- Arias-González JE, Galzin R, Harmelin-Vivien M (2004) Spatial, ontogenetic, and temporal variation in the feeding habits of the squirrelfish *Sargocentron microstoma* on reefs in Moorea, French Polynesia. *Bulletin of Marine Science* 75 (3): 473-479
- Arias-González JE, Legendre P, Rodríguez-Zaragoza FA (2008) Scaling up beta diversity on Caribbean coral reefs. *Marine Biology and Ecology* 368: 28-36
- Arias-González JE, Núñez-Lara E, Rodríguez-Zaragoza FA, Legendre P (2011) Reef scape proxies for the conservation of Caribbean coral reef biodiversity. *Ciencias Marinas* 37: 87-96
- Anderson MJ, Gorely RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ Primer: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK
- Bellwood DR, Hughes TP (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral Reefs. *Science* 292: 1532–1535
- Beltrán-Torres AU, Carricart-Ganivet JP (1999) Lista revisada y clave para los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. *Biología Tropical* 47 (4): 813-829
- Beltrán-Torres AU, Muñoz-Sánchez L, Carricart-Ganivet JP (2003) Effects of hurricane Keith at a patch reef on Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73 (1): 187-196
- Brock RE (1979) An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. *Marine Biology* 51: 381-388

- Bruckner AW, Bruckner RJ (1998a) Destruction of coral by *Sparisoma viride*. Coral Reefs 17: 350
- Bruggemann JH, Van Oppen MJH, Breeman AM (1994a) Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. I Food selection in different, socially determined habitats. In Bruggemann JH (ed) Parrotfish grazing on coral reefs: A trophic novelty. Ponsen y Looijen, Holanda, p 29-52
- Bouchon-Navaro Y, Harmelin-Vivien ML (1981) Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). Marine Biology 63:79-86
- Burke L, Maidens J (2004) Reefs at risk in the Caribbean. world resources institute, Washington DC
- Burkepile DE, Hay ME (2008) Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 16201–16206
- Bythell JC, Hillis-Starr ZM, Rogers CS (2000) Local variability but landscape stability in coral reef communities following repeated hurricane impacts. Marine Ecology Progress Series 204: 93-100
- Carricat-Gavinet JP, Beltrán-Torres A (1998) Chinchorro Bank: threatened Mexican Caribbean. Reef sites, Coral Reefs 17: 36
- Castro-Pérez JM, Acosta González G, Arias-González JE (2011) Characterizing spatial and temporal reef fisheries in Chinchorro Bank biosphere reserve, northern mesoamerican reef system (MAR). Hidrobiológica 21(2): 196-207
- Chasqui-Velasco L, Alvarado ChE, Acero PA, Zapata AF (2007) Efecto de la herbivoría y coralivoría por peces en la supervivencia de corales trasplantados en el Caribe colombiano. Biología Tropical 55: 3-4
- Chávez EA, Hidalgo E (1988) Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico, anales del instituto de ciencias del mar y limnología, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN. Unidad Mérida, México, pp 9
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council, UK
- Clarke KR, Somerfield PJ, Gorley RN (2008) Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. Marine Biology and Ecology 366: 56–69

- Colwell RK (2009) EstimateS: Statistical estimation of species richness and share species from samples. Version 8.2. Available on line at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. University of Connecticut, Storrs
- Cruz-Piñón G, Carricart-Ganivet JP, Espinoza-Avalos J (2003) Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology* 143: 491–500
- Díaz-Pulido G, Garzón-Ferreira J (2002) Seasonality in algal assemblages on upwelling influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botánica Marina* 45: 284-292
- Froese R, Pauly D (2014) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (06/2014)
- Frydl P (1979) The effect of parrotfishes (Scaridae) on coral in Barbados WI. *Revue der Gesamten Hydrobiologie* 64: 737-748
- Galván-Villa CM, Arreola-Robles JL, Ríos-Jara E, Rodríguez-Zaragoza FA (2010) Reef fish assemblages and their relation with the benthic habitat of Isabel Island, Nayarit, México. *Biología Marina y Oceanografía* 45: 311-324
- García-Gil G, Padilla-Saldivar J, Carricart-Ganivet JP, Arias-González JE (2003) Bathymetric chart (1:70,000) of Chinchorro Bank, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73 (1)
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2005) Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* 86: 174–184
- González A, Torruco-Gomez D, Liceaga-Correa A, Ordaz J (2003) The shallow and deep bathymetry of the Banco Chinchorro reef in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73 (1): 15-22
- Hernández A, Rodríguez-Zaragoza FA, García MC, Castro JM, Medina-Flores J (2008) El manejo sostenible de los recursos pesqueros de la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro. WWF-México, pp 44
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432
- Houde ED, Bichy J, Jung S (2005) Effects of hurricane Isabel on fish populations and communities in Chesapeake bay. In: Sellner KG (ed). *Hurricane Isabel in Perspective*. Chesapeake Research Consortium CRC, Edgewater, MD
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 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, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reef. *Science* 301: 929-933
- Hughes TP, Bellwood DR, Folke C, Steneck RS, Wilson J (2005) New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Ecology and Evolution* 20: 380–386
- Hughes TP, Rodrigues MJ, Bellwood DR, Ceccarelli D, Hoegh-Guldberg O (2007) Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17: 360–365
- Humman P, DeLoach N (2003b) Reef creature identification: Florida, Caribbean, Bahamas. Second edition. New world publication, Inc, FL. USA
- INE (2000) Programa de manejo reserva de la biosfera Banco Chinchorro, México. Instituto Nacional de Ecología/ SEMARNAP. Instituto Politécnico, pp 189
- Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves: Proceedings of the National Academy of Sciences 101: 8251–8253
- Jordán E, Martín E (1987) Chinchorro: morphology and composition of a Caribbean atoll. *Atoll Research Bulletin* 310: 1-25
- Kaufman LS (1983) Effects of hurricane Allen on reef fish assemblages near discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 2: 43-47
- Krebs J (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers. New York, USA
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. 2nd English edn. Elsevier Science, Amsterdam, pp 853
- Lewis SM (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* 56: 183-200
- Loreto-Viruel RM, Lara M, Schmitter-Soto JJ (2003) Coral reef fish assemblages at Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73(1): 153-170
- Navarrete Jesús-A (2003a) Physical characterization of the reef lagoon at Banco Chinchorro, Mexico: An overview. *Bulletin of Marine Science* 73 (1): 5-14
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell publishing, pp 255
- Marks KW, Klomp KD (2003). Fish biomass conversion equations. *Atoll Research Bulletin* 496: 625-628
- McCook LJ (1996) Effects of herbivores and water quality on sargassum distribution on the central Great Barrier Reef: cross-shelf transplants. *Marine Ecology* 139:179–92

- Merino-Ibarra M (1986) Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 13(2): 31-46
- Meyer CG, Holland KN, Wetherbee BM, Lowe CG (2000) Movement patterns, habitat utilization, home range size and site fidelity of white saddle goatfish, *Parupeneus porphyreus* in a marine reserve. *Environmental Biology of Fishes* 53(3): 235-242
- Miller MW, Hay ME (1998) Effects of fish predation and seaweed competition corals. *Oecologia* 113: 231-238
- Molina-Ureña H (2009) El pez león del Indo-Pacífico: nueva especie invasora en Costa Rica. *Biocenosis* 22
- Morris JA (2013) La invasión del pez león: pasado, presente y futuro. En Morris JA Jr (Ed). El pez león invasor: guía para su control y manejo. Gulf and Caribbean fisheries institute special publication series. Marathon, Florida, USA, pp126
- Mumby PJ, Edwards AJ, Arias-Gonzalez JE, Lindeman KC, Blackwell PG, Gall A, Gorczynska MI, Harborne AR, Pescod CL, Renken H, Wabnitz CCC, Llewellyn G (2004) Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427: 533-536
- Mumby PJ, Harborne AR (2006) A seascape-level perspective of coral reef ecosystems. In Cote IM, Reynolds JD (eds). *Coral Reef Conservation*, Cambridge University (Press), New York, p 78-114
- Mumby PJ, Harborne AR, Brumbaugh DR (2011) Grouper as a natural biocontrol of invasive lionfish. *PLoS ONE* 6(6):e21510 doi:10.1371/journal.pone.0021510
- Nagelkerken I, Roberts CM, van der Velde G, Dorenbosch M, van Riel MC, de la Morinere EC, Nienhuis PH (2002) How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series* 244: 299-305
- Navarrete A, Medina-Quej A, Oliva-Rivera JJ (2003) Changes in the queen conch (*Strombus gigas*) population structure at Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. *Bulletin of Marine Science* 73 (1): 219-229
- Núñez-Lara E, Arias-González JE (1998) The relationships between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Fish Biology* 53: 209-221

- Núñez-Lara E (2003) Análisis espacial de comunidades de peces arrecifales y su relación con variables espacio-ambientales: Caribe Mexicano y Banco de Campeche. Tesis de Doctorado. CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, Yucatán, México
- Opitz S (1991) Quantitative models of trophic interactions in Caribbean coral reefs. Dissertation for doctor degree of mathematics and natural science faculty of the university Christian Albrechts, pp 470
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner R, Jackson JBC (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, Watson R, Zeller D (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695
- Raffaelli D (2006) Biodiversity and ecosystem functioning: issues of scale and trophic complexity. *Marine Ecology Progress Series* 311: 285 -294
- Reading AJ (1990) Caribbean tropical storm activity over the past four centuries. *International Journal of Climatology* 19: 365–376
- Reich PB, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker M, Knops J, Wedin D, Naeem S, Bahaeddin D, Goth J (2001) *New Phytologist* 150: 435–448
- Rioja-Nieto R, Chiappa-Carrara X, Sheppard C (2012) Efectos de los huracanes sobre la estabilidad de paisajes asociados con arrecifes coralinos. *Ciencias Marinas* 38 (1A): 47-55
- Rochet MJ, Trenkel VM (2003) Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 86-99
- Rodríguez-Zaragoza FA (2007) Biodiversidad y funcionamiento de los sistemas arrecifales costeros del Caribe Mexicano. Tesis de Doctorado. CINVESTAV- Mérida, Departamento Recursos del Mar. Instituto Politécnico Nacional, México, pp 344
- Rogers CS, McLain LN, Tobias CR (1991) Effects of hurricane Hugo 1989 on a coral reef in St. John, USVI. *Marine Ecology Progress Series* 78:189-199
- Sadovy Y, Eklund AM (1999) Synopsis of biological data on the Nassau grouper *Epinephelus striatus* (Bloch, 1792), and the jewfish, *E. itajara* (Lichtenstein, 1822). NOAA Technical Report 146. NMFS, FAO Fisheries Synopsis, p 157
- Sadovy Y (1994) Grouper stocks of the western central Atlantic: the need for management and management needs. *Proceedings of the Gulf and Caribbean fisheries institute* 43: 42 64
- Salazar-Vallejo SI (2002) Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Biología Tropical* 50 (2): 415-428

- Sale PF (2004) Connectivity, recruitment variation, and the structure of reef fish communities. *Integrative and Comparative Biology* 44: 390-399
- Smith JE, Shaw M, Edwards RA, Obura D, Pantos O, Sala E, Sandin SA, Smriga S, Hatay M, Rohwer FL (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe induced coral mortality. *Ecology Letters* 9:835-845
- Sosa-Cordero E (2003) Trends and dynamics of the spiny lobster *Panulirus argus*, resource in Banco Chinchorro, México. *Bulletin of Marine Science* 73:203–217
- TerBraak CJF, Smilauer P (2002) CANOCO reference manual and cano draw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer power, Ithaca, New York, pp 500
- Torruco D, González A, Ordaz J (2003) The role of environmental factors in the lagoon coral community structure of Banco Chinchorro, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 73(1): 23-36
- Vásquez-Yeomansl, Ordóñez-López U, Quintal-Lizama C, Ornelas-Roa M (2003) A preliminary fish larvae survey in Banco Chinchorro. *Bulletin of Marine Science* 73(1): 141-152
- Vega-Zepeda A, Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet JP (2007) Spatial and size frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs* 26: 671–676
- Villegas-Hernández H, González-Salas C, Aguilar-Perera A, María J, López-Gómez (2008) Settlement dynamics of the coral reef fish *Stegastes partitus*, inferred from otolith shape and microstructure analysis. *Aquatic Biology* 1: 249–258
- Walsh WJ (1983) Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs* 2: 49-63
- Williams D McB (1991) Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. The ecology of fishes on coral reefs. Sale PF (ed), p 437-474
- Zgliczynski BJ, Williams ID, Schroeder RE, Nadon MO, Richards BL, Sandin SA (2013) The IUCN red list of threatened species: an assessment of coral reef fishes in the US Pacific Islands. *Coral Reefs* 32: 637–650

Anexo A

Cuadro A1. Análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) de los sitios de muestreo en Banco Chinchorro. Donde se representa la biomasa promedio de las especies de peces (BP), porcentaje de contribución a la disimilitud (%CD), la contribución acumulada a la disimilitud (%CAD) y la disimilitud promedio entre sitios (Dis. Prom). Códigos de los sitios Cayo Norte Somero es NS, Cayo Norte Profundo es NP, 40 Cañones Profundo es 40C, La Baliza es BA, Teresitas es TER.

	BP	BP	%CD	%CAD		BP	BP	%CD	%CAD
Dis. Prom= 62.62 %	NS	NP			Dis. Prom= 67.49%	NS	40C		
<i>Cephalopholis fulva</i>	3.03	2.76	8.7	8.7	<i>Sparisoma viride</i>	2.69	6.13	7.58	7.58
<i>Sparisoma viride</i>	2.69	2.67	7.14	15.84	<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.32	5.08	6.54	14.12
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.32	2.08	7.1	22.94	<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.01	2.65	6.13	20.25
<i>Balistes vetula</i>	2.35	2.79	6.76	29.7	<i>Cephalopholis fulva</i>	3.03	1.45	5.64	25.9
<i>Haemulon sciurus</i>	8.51	0.33	5.93	35.63	<i>Melichthys niger</i>	3.71	4.31	5.2	31.09
<i>Melichthys niger</i>	3.71	1.28	5.33	40.96	<i>Haemulon plumierii</i>	10.46	3.92	5.13	36.22
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.84	0.55	4.79	45.75	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.14	1.31	5.07	41.3
<i>Haemulon plumierii</i>	10.46	0.85	4.37	50.12	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.84	0.80	4.63	45.92
<i>Scarus taeniopterus</i>	1.14	0.89	4.29	54.4	<i>Chaetodon capistratus</i>	0.56	0.95	4.26	50.18
<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.01	2.81	4.22	58.63	<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.84	5.12	4.22	54.4
<i>Lutjanus apodus</i>	3.06	0.88	3.42	62.04	<i>Haemulon sciurus</i>	8.51	0.00	3.94	58.34
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.56	0.35	3.39	65.43	<i>Lutjanus apodus</i>	3.06	1.44	3.89	62.23
					<i>Balistes vetula</i>	2.35	0.49	3.35	65.58
Dis. Prom= 67.77 %	NP	40C			Dis. Prom= 72.24 %	NS	BA		
<i>Sparisoma viride</i>	2.67	6.13	9.34	9.34	<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.32	4.53	6.49	6.49
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.81	2.65	5.8	15.13	<i>Cephalopholis fulva</i>	3.03	0.32	5.85	12.34
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.89	1.31	5.52	20.65	<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.01	0.66	5.48	17.82
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.08	5.08	5.52	26.17	<i>Melichthys niger</i>	3.71	0.54	5.47	23.29
<i>Cephalopholis fulva</i>	2.76	1.45	5.49	31.66	<i>Lutjanus apodus</i>	3.06	2.26	5.46	28.75
<i>Haemulon plumierii</i>	0.85	3.92	5.06	36.73	<i>Sparisoma viride</i>	2.69	0.85	4.7	33.45
<i>Ocyurus chrysurus</i>	2.37	5.12	4.98	41.71	<i>Haemulon plumierii</i>	10.46	1.95	4.49	37.94
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.35	3.23	4.43	46.14	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.84	1.15	4.33	42.27
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.35	0.95	4.4	50.55	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.14	1.92	4.19	46.46
<i>Acanthurus tractus</i>	3.11	1.82	3.87	54.42	<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.84	5.79	4.07	50.53
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.55	0.80	3.85	58.27	<i>Balistes vetula</i>	2.35	1.96	3.82	54.36
<i>Balistes vetula</i>	2.79	0.49	3.8	62.07	<i>Haemulon sciurus</i>	8.51	1.39	3.76	58.12
<i>Epinephelus guttatus</i>	0.52	0.37	3.58	65.65	<i>Lutjanus mahogoni</i>	2.34	20.83	3.76	61.88
					<i>Chaetodon capistratus</i>	0.56	0.46	3.45	65.33

Cuadro A1 (continuación)...

Dis. Prom= 72.25 %	NP	BA			Dis. Prom= 72.25 %	40C	BA		
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.08	4.53	6.62	6.62	<i>Sparisoma viride</i>	6.13	0.85	7.68	7.68
<i>Cephalopholis fulva</i>	2.76	0.32	6.44	13.06	<i>Lutjanus mahogoni</i>	3.23	20.83	5.58	13.26
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.81	0.66	5.85	18.91	<i>Acanthurus coeruleus</i>	5.08	4.53	5.21	18.47
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.89	1.92	5.43	24.35	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.31	1.92	4.81	23.29
<i>Balistes vetula</i>	2.79	1.96	4.76	29.11	<i>Haemulon plumierii</i>	3.92	1.95	4.64	27.92
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.35	20.83	4.73	33.84	<i>Ocyurus chrysurus</i>	5.12	5.79	4.5	32.42
<i>Ocyurus chrysurus</i>	2.37	5.79	4.37	38.21	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.80	1.15	4.04	36.46
<i>Haemulon plumierii</i>	0.85	1.95	4.04	42.24	<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.65	0.66	3.93	40.39
<i>Lutjanus apodus</i>	0.88	2.26	4.03	46.27	<i>Chaetodon capistratus</i>	0.95	0.46	3.92	44.3
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.55	1.15	3.91	50.18	<i>Lutjanus apodus</i>	1.44	2.26	3.7	48
<i>Acanthurus tractus</i>	3.11	0.46	3.84	54.03	<i>Cephalopholis fulva</i>	1.45	0.32	3.64	51.63
<i>Sparisoma viride</i>	2.67	0.85	3.83	57.86	<i>Epinephelus guttatus</i>	0.37	0.72	3.43	55.07
<i>Haemulon sciurus</i>	0.33	1.39	3	60.87	<i>Bodianus rufus</i>	0.70	0.51	3.05	58.12
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	0.10	2.34	2.93	63.79	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	1.03	2.34	2.95	61.07
					<i>Melichthys niger</i>	4.31	0.54	2.9	63.97
Dis. Prom= 72.21 %	NS	TER			Dis. Prom= 64.47 %	40C	TER		
<i>Lutjanus apodus</i>	3.06	4.18	6.62	6.62	<i>Sparisoma viride</i>	6.13	5.11	8.31	8.31
<i>Cephalopholis fulva</i>	3.03	0.11	5.79	12.41	<i>Lutjanus apodus</i>	1.44	4.18	6.36	14.67
<i>Melichthys niger</i>	3.71	0.69	5.63	18.04	<i>Haemulon plumierii</i>	3.92	5.20	5.69	20.36
<i>Sparisoma viride</i>	2.69	5.11	5.57	23.61	<i>Acanthurus coeruleus</i>	5.08	1.95	5.24	25.6
<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.01	1.18	5.04	28.65	<i>Ocyurus chrysurus</i>	5.12	12.31	4.91	30.52
<i>Scarus taeniopterus</i>	1.14	1.85	5.02	33.68	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.31	1.85	4.85	35.37
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.32	1.95	4.89	38.56	<i>Cephalopholis fulva</i>	1.45	0.11	4.15	39.52
<i>Haemulon plumierii</i>	10.46	5.20	4.85	43.41	<i>Melichthys niger</i>	4.31	0.69	4.04	43.56
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.84	0.49	4.37	47.78	<i>Lutjanus mahogoni</i>	3.23	1.99	4.04	47.6
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.84	12.31	4.08	51.86	<i>Chaetodon capistratus</i>	0.95	0.88	3.57	51.16
<i>Balistes vetula</i>	2.35	1.08	4.02	55.89	<i>Epinephelus guttatus</i>	0.37	0.22	3.3	54.47
<i>Haemulon sciurus</i>	8.51	0.00	3.58	59.46	<i>Bodianus rufus</i>	0.70	0.31	3.15	57.62
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.56	0.88	3.2	62.66	<i>Acanthurus tractus</i>	1.82	0.73	2.74	60.36
<i>Pomacanthus paru</i>	0.44	0.15	2.66	65.33	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.80	0.49	2.7	63.06
					<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.65	1.18	2.49	65.55

Cuadro A1 (continuación)...

Dis. Prom= 72.82%	NP	TER			Dis. Prom= 67.31%	BA	TER		
<i>Lutjanus apodus</i>	0.88	4.18	6.48	6.48	<i>Lutjanus apodus</i>	2.26	4.18	6.87	6.87
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.30	0.07	6.07	12.55	<i>Haemulon plumierii</i>	1.95	5.20	5.51	12.38
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.89	1.85	5.87	18.42	<i>Ocyurus chrysurus</i>	5.79	12.31	4.43	16.81
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.08	1.95	5.44	23.86	<i>Sparisoma viride</i>	0.85	5.11	4.28	21.09
<i>Haemulon plumierii</i>	0.85	5.20	5.38	29.23	<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.53	1.95	4.2	25.28
<i>Sparisoma viride</i>	2.67	5.11	4.79	34.02	<i>Lutjanus mahogoni</i>	20.83	1.99	4.14	29.42
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.81	1.18	4.76	38.78	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.92	1.85	3.93	33.35
<i>Balistes vetula</i>	2.79	1.08	4.31	43.1	<i>Chaetodon capistratus</i>	0.46	0.88	3.48	36.84
<i>Acanthurus tractus</i>	3.11	0.73	4.24	47.33	<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.66	1.18	3.22	40.06
<i>Ocyurus chrysurus</i>	2.37	12.31	3.85	51.18	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	2.34	0.66	3.16	43.21
<i>Melichthys niger</i>	1.28	0.69	3.49	54.67	<i>Bodianus rufus</i>	0.51	0.31	3.14	46.35
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.55	0.49	3.21	57.88	<i>Haemulon flavolineatum</i>	1.15	0.49	3.02	49.37
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.35	0.88	3.16	61.04	<i>Epinephelus guttatus</i>	0.72	0.22	2.87	52.25
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.35	1.99	2.48	63.52	<i>Balistes vetula</i>	1.96	1.08	2.74	54.98
<i>Bodianus rufus</i>	0.00	0.31	2.32	65.84	<i>Melichthys niger</i>	0.54	0.69	2.5	57.49
					<i>Haemulon sciurus</i>	1.39	0.00	2.46	59.95
					<i>Carangoides ruber</i>	0.92	0.48	2.38	62.33
					<i>Sphyraena barracuda</i>	1.46	0.81	2.19	64.52

Anexo B.

Cuadro B1. Análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) de los años de muestreo en Banco Chinchorro. Donde se representa la biomasa promedio de las especies de peces (BP), porcentaje de contribución a la disimilitud (%CD), la contribución acumulada a la disimilitud al 65% (%CAD) y la disimilitud promedio entre sitios (Dis. Prom).

	BP	BP	%CD	%CAD		BP	BP	%CD	%CAD
Dis. Prom= 69.60 %	2007	2008			Dis. Prom= 75.34 %	2007	2009		
<i>Haemulon plumierii</i>	0.88	11.68	7.81	7.81	<i>Acanthurus tractus</i>	1.03	3.86	8.62	8.62
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.58	18.32	7.56	15.37	<i>Sparisoma viride</i>	2.08	6.68	7.32	15.94
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.47	9.14	7.1	22.47	<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.93	2.52	6.82	22.76
<i>Sparisoma viride</i>	2.08	3.72	6.44	28.91	<i>Haemulon plumierii</i>	0.88	4.97	6.51	29.27
<i>Acanthurus tractus</i>	1.03	1.94	6.4	35.31	<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.14	3.56	5.88	35.15
<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.93	4.83	5.86	41.17	<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.47	12.10	5.5	40.65
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.75	2.91	5.66	46.83	<i>Lutjanus apodus</i>	1.19	3.03	5.1	45.74
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.14	2.60	5.56	52.39	<i>Scarus taeniopterus</i>	0.75	1.43	4.8	50.54
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.39	1.81	5	57.39	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.30	1.01	4.67	55.21
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.82	2.50	4.88	62.27	<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.58	2.38	4.53	59.75
					<i>Cephalopholis fulva</i>	0.82	2.55	4.11	63.85
Dis. Prom= 59.07 %	2008	2009			Dis. Prom= 88.66 %	2007	2010		
<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.83	2.52	7.02	7.02	<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.14	0.16	7.16	7.16
<i>Lutjanus mahogoni</i>	18.32	2.38	6.95	13.97	<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.93	0.40	6.87	14.03
<i>Ocyurus chrysurus</i>	9.14	12.10	6.51	20.49	<i>Haemulon sciurus</i>	0.00	4.05	5.95	19.98
<i>Haemulon plumierii</i>	11.68	4.97	6.39	26.88	<i>Sparisoma viride</i>	2.08	1.93	5.27	25.24
<i>Scarus taeniopterus</i>	2.91	1.43	6.36	33.24	<i>Balistes vetula</i>	0.51	3.01	4.54	29.78
<i>Sparisoma viride</i>	3.72	6.68	5.73	38.97	<i>Scarus taeniopterus</i>	0.75	0.60	4.26	34.05
<i>Melichthys niger</i>	5.22	1.48	5.03	44	<i>Cephalopholis fulva</i>	0.82	0.41	3.96	38.01
<i>Chaetodon capistratus</i>	1.81	0.24	4.77	48.77	<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.30	0.62	3.93	41.94
<i>Cephalopholis fulva</i>	2.50	2.55	4.39	53.16	<i>Chromis cyanea</i>	0.00	0.37	3.9	45.84
<i>Lutjanus apodus</i>	2.42	3.03	3.96	57.13	<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.00	0.79	3.56	49.4
<i>Haemulon flavolineatum</i>	1.18	1.01	3.88	61.01	<i>Lutjanus apodus</i>	1.19	2.91	3.4	52.8
<i>Acanthurus tractus</i>	1.94	3.86	3.84	64.85	<i>Melichthys niger</i>	0.81	0.83	3.17	55.97
					<i>Haemulon plumierii</i>	0.88	0.44	2.77	58.74
					<i>Chaetodon capistratus</i>	0.39	0.06	2.76	61.51
					<i>Acanthurus tractus</i>	1.03	0.02	2.08	63.58

Cuadro B1 (continuación)...

Dis. Prom= 81.04 %	2008	2010			Dis. Prom= 82.69%	2009	2010		
<i>Acanthurus chirurgus</i>	2.60	0.16	6.48	6.48	<i>Acanthurus tractus</i>	3.86	0.02	6.89	6.89
<i>Haemulon plumierii</i>	11.68	0.44	6.09	12.57	<i>Acanthurus chirurgus</i>	3.56	0.16	5.5	12.39
<i>Lutjanus mahogoni</i>	18.32	1.22	5.68	18.25	<i>Haemulon plumierii</i>	4.97	0.44	5.34	17.73
<i>Ocyurus chrysurus</i>	9.14	0.41	5.31	23.57	<i>Sparisoma viride</i>	6.68	1.93	5.31	23.04
<i>Acanthurus tractus</i>	1.94	0.02	4.98	28.55	<i>Lutjanus apodus</i>	3.03	2.91	4.58	27.62
<i>Acanthurus coeruleus</i>	4.83	0.40	4.84	33.39	<i>Haemulon sciurus</i>	0.00	4.05	3.99	31.61
<i>Melichthys niger</i>	5.22	0.83	4.52	37.91	<i>Ocyurus chrysurus</i>	12.10	0.41	3.97	35.57
<i>Sparisoma viride</i>	3.72	1.93	4.41	42.31	<i>Scarus taeniopterus</i>	1.43	0.60	3.95	39.52
<i>Haemulon flavolineatum</i>	1.18	0.62	4.16	46.47	<i>Haemulon flavolineatum</i>	1.01	0.62	3.9	43.42
<i>Chaetodon capistratus</i>	1.81	0.06	3.88	50.35	<i>Balistes vetula</i>	1.80	3.01	3.89	47.31
<i>Cephalopholis fulva</i>	2.50	0.41	3.62	53.97	<i>Cephalopholis fulva</i>	2.55	0.41	3.8	51.11
<i>Scarus taeniopterus</i>	2.91	0.60	3.6	57.57	<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.52	0.40	3.49	54.61
<i>Haemulon sciurus</i>	3.84	4.05	3.59	61.16	<i>Lutjanus mahogoni</i>	2.38	1.22	3.05	57.65
<i>Balistes vetula</i>	1.61	3.01	3.43	64.59	<i>Melichthys niger</i>	1.48	0.83	2.74	60.39
					<i>Chromis cyanea</i>	0.00	0.37	2.64	63.03

Anexo C

Cuadro C1. Resultado del análisis de redundancia canónica y efecto de las variables ambientales en el ensamblaje de peces, realizadas con 9,999 permutaciones Montecarlo.

Ejes	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Valores propios	0.191	0.102	0.06	0.05
Correlación variables-ambiente	0.938	0.835	0.79	0.78
Varianza porcentual acumulada:				
especies	19.1	29.3	35.4	40.5
relación especies-ambiente	39.6	60.7	73.4	84
Suma de valores propios				1
Prueba Montecarlo	<i>Traza</i> = 0.49 <i>F</i> = 1.69 <i>P</i> = 0.002			
Variable	λ	<i>P</i>		
Esponjas	0.13	0.002		
Algas	0.12	0.002		
Sustrato calcáreo	0.07	0.068		
Profundidad	0.06	0.185		
Coral hermatípico	0.04	0.285		
Octocorales	0.04	0.504		
Hidrocorales	0.04	0.677		
Sustrato arenoso	0.04	0.38		