



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**VARIACION ESPACIAL DE LA COMUNIDAD
ICTIOLOGICA DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA
DE SIAN KA'AN**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA DE
SISTEMAS Y RECURSOS ACUATICOS)
P R E S E N T A :
ROGELIO MACIAS ORDOÑEZ**

Director de Tesis: Dr. Carlos Antonio García Saez de Nanclares

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A las chinches mártires,
19 de mayo de 1991

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a Carlos García Saez, no sólo por su asesoría, sobre todo por la confianza total y apoyo incondicional que, desde el día en que lo conocí, me ha dado en todos mis proyectos y decisiones.

A Claudia Padilla y a Mario Lara, que además de brindarme su amistad y ayuda desinteresadamente, fueron el motor principal del trabajo del cual surge esta tesis.

La confianza de saber que cuento con el apoyo y el amor de mi familia fue decisivo para realizar este trabajo.

A Anna Ludlow le agradezco el cariño y la confianza que me regaló desde que tuve la fortuna de conocerla.

A Javier Pizaña por todos sus comentarios, ayuda y amistad tan especial.

A Erica Crespi, Matt Draud, Sharon Herzka, Catalina Marulanda y Tim Vail por ofrecerme un entorno de amistad y cariño que fue indispensable para terminar este trabajo.

A Mónica Valle quien tomó algunos de los datos utilizados en esta tesis y a Gerardo García por la sugerencia que le dio origen.

Agradezco a todos los estudiantes, personal académico, administrativo y de intendencia de la Estación de Investigaciones "Puerto Morelos" (ICMyL-UNAM), no solo por el apoyo material y logístico durante casi dos años, sino porque conté con la rarísima fortuna de no recibir más que cordialidad y respeto de TODAS las personas que ahí conocí.

Agradezco a David Gutiérrez, y por medio de él a Biocenosis, A.C. y a Amigos de Sian Ka'an, A.C., por invitarme a participar en el proyecto "Caracterización de los Arrecifes Coralinos de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Q. Roo.", lo cual no sólo originó esta tesis, sino que me permitió llevar a cabo un trabajo lleno de satisfacciones.

A todas las personas que nos ayudaron en el trabajo de campo a lo largo de la costa de la Reserva.

Los fondos para este proyecto provinieron de la Fundación John D. and Catherine T. MacArthur, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), la Administración para el Desarrollo de Ultramar (ODA) y el Capítulo de Ohio de The Nature Conservancy (TNC-OHIO).

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México que, a través del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y la Dirección General de Asuntos de Personal Académico, me otorgó la beca para realizar este trabajo como parte del programa de Maestría en Ciencias de la Facultad de Ciencias.

Agradezco a los integrantes del jurado de esta tesis por sus valiosas opiniones y correcciones: M. en C. Silvia Toral Almazán, M. en C. Patricia Fuentes Mata, Dr. Carlos García Saez, Dr. Jaime González Cano, Dr. Carlos Robinson Mendoza, Dr. Edmundo Díaz Pardo y M. en C. Juan Madrid Vera.

Finalmente agradezco todos los que, por mi mala memoria, ignorancia, o economía de espacio, no mencioné, pero que de alguna manera me ayudaron a realizar este trabajo.

INDICE

	Página
Indice.....	1
Resumen.....	2
Introducción.....	3
Area de estudio.....	11
Objetivos e Hipótesis.....	16
Métodos.....	18
Resultados.....	24
Discusión.....	53
Conclusiones.....	61
Bibliografía.....	62
Apéndice.....	67

RESUMEN

Se muestreó la comunidad ictiológica de los arrecifes de la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an, mediante censos visuales en 152 transectos de 20x2 metros. Se consideraron 5 zonas arrecifales para el muestreo y se describieron los ensambles obtenidos en cada una.

Se evaluó la variación espacial de la comunidad en términos de diversidad y composición específica. Se detectaron dos zonas de alta diversidad en la laguna arrecifal y en el arrecife frontal, separadas por una zona de baja diversidad en la cresta. En términos de composición específica, se detectó una variación gradual a lo largo de la estructura arrecifal, directamente proporcional a la distancia entre las zonas. En las zonas profundas predominaron especies detritívoras, mientras que en las someras los herbívoros fueron más comunes.

Se evaluó la utilidad de los diferentes índices de diversidad utilizados. La representación gráfica del rango de abundancia específica y la abundancia relativa acumulada, resultó ser el método más adecuado para la comparación de dos ensambles en términos de diversidad.

INTRODUCCION

Entendemos como comunidad al "conjunto de especies que existen en el mismo tiempo y espacio" (Begon, 1990); sin embargo esta definición carece de utilidad cuando se trata de aplicar rigurosamente al trabajo empírico. Cualquier método de muestreo tiene sesgos y, por definición, es una representación incompleta de la comunidad, y la delimitación espacial y temporal es necesariamente arbitraria en la gran mayoría de los casos. En el caso de este trabajo, los muestreos realizados se hicieron sólo durante el día, a lo largo de varios meses y en diferentes zonas del arrecife; todo esto dificulta la aplicabilidad de la definición empleada.

Para evitar tal problema, presente en cualquier definición de "comunidad", Lamshead et al. (1983) han propuesto para fines prácticos el concepto de "ensamble" y lo definen como "aquello que resulta de un muestreo adecuado de todos los organismos de una categoría específica encontrados en el mismo sitio (delimitado arbitrariamente para el muestreo)". Se espera que las propiedades de un ensamble reflejen las de la comunidad a que pertenece, de la misma forma que se espera que el promedio de una muestra refleje el promedio de una población.

En el estudio de comunidades de peces, y en el de muchos otros taxa, existe un debate entre dos grupos. Uno que propone la

estabilidad y predictibilidad de las mismas (Anderson et al., 1981; Rahel, 1984) y otro que sostiene que la aleatoriedad del ambiente es tal que no es posible encontrar comunidades en estabilidad y, por lo tanto, no son predecibles en función de variables ambientales (Sale, 1977; Grossman et al., 1982; Grossman et al., 1985).

En general los estudios realizados en arrecifes del Pacífico, principalmente en Australia, registran ensambles de gran diversidad pero baja predictibilidad (Sale, 1982). Los realizados en el Caribe proponen ensambles relativamente menos diversos y cuya estructura es en gran parte predecible (Shulman, 1983). Aunque hay quien postula que dichas diferencias son tan solo consecuencia de los métodos empleados (Gladfelter et al., 1980), la diversidad en términos de riqueza específica (el índice de diversidad más simple de calcular) es sin duda mayor en los arrecifes del Pacífico oriental.

Se entiende como estructura de una comunidad al "conjunto de especies que la forman y la abundancia relativa de cada una de ellas" (Begon, 1990). Por lo tanto para definir la estructura de un ensamble, es suficiente contar las especies y los individuos incluidos en cada una. Sin embargo, para poder comparar esta información entre diferentes sitios, o relacionarla con otras variables de interés, se han desarrollado una serie de técnicas que comprenden los modelos de distribución de abundancia específica y

los denominados índices de diversidad.

El concepto de diversidad ecológica ha generado una gran cantidad de modelos que pretenden describirla. Magurran (1988) ha realizado una revisión de los más comunes y de muchos otros de menor popularidad, sin embargo los índices más populares no parecen ofrecer ventajas evidentes sobre aquellos menos utilizados. Aunque el concepto de "diversidad" es intuitivamente simple, la gran "diversidad" de índices y modelos que ha generado se debe probablemente a que, a su vez, incluye dos conceptos: riqueza específica (número de especies presentes) y equitabilidad (semejanza entre las abundancias de cada especie). De la importancia que se asigna a cada uno de estos conceptos, y de la forma de combinarlos, resulta la gran cantidad de opciones disponibles (Hurlbert, 1971).

El primer grupo de estos modelos considera sólo el número total de individuos en la comunidad y la riqueza específica. Los índices de Margalef y Menhinick son los más populares de este grupo (las fórmulas de todos los índices mencionados en este trabajo, las variables que incluyen, y su referencia bibliográfica, se encuentran en el apéndice). Estos índices dan mayor importancia a la riqueza específica y, al no considerar la abundancia de cada especie (equitabilidad), se ven fuertemente afectados por la abundancia de la especie dominante.

Otro grupo de índices considera la abundancia de cada especie, pero también se ven fuertemente afectados por la dominancia de la especie más abundante. Estos son el índice de Simpson, el de Berger-Parker y el índice D de McIntosh.

Un tercer grupo de índices consiste en parámetros de modelos de distribución de abundancia específica. Los más populares de estos modelos son: la distribución lognormal, la serie geométrica, la serie logarítmica, y el modelo de la vara rota de MacArthur (Magurran, 1988). El parámetro α de la serie logarítmica, y el parámetro λ de la distribución lognormal, han sido utilizados como índices de diversidad. Ambos dan más importancia a la riqueza específica, sin embargo el cálculo de α es más simple, es menos sensible al tamaño de la muestra, y su capacidad para discriminar entre sitios diferentes, en simulaciones, ha sido muy satisfactoria (Southwood, 1978). El índice Q (Kempton y Wedderburn, 1978) también da mayor peso a la riqueza específica pero no se ve influido por la abundancia de las especies dominantes.

Los índices derivados de la teoría de la información incluyen al índice de Shannon y al índice de Brillouin. Aunque ambos se enfocan en la riqueza específica, es posible calcular una medida de la equitabilidad de la comunidad a través de ellos. El índice de Shannon ha sido ampliamente utilizado y, junto con el de Simpson, es quizás el más común en los libros de texto.

Las representaciones gráficas de la relación entre las abundancias de las diferentes especies suele ser una herramienta de gran utilidad. Lamshead et al. (1983) proponen una representación gráfica del índice de Berger-Parker (ver figura 3) para dos o más comunidades que se desee comparar; de tal forma que si las curvas de dos comunidades se cruzan, la decisión de cual es más diversa dependerá del índice utilizado. Solo se encontrará unanimidad entre los índices cuando dichas curvas no se crucen, y en tal caso la curva inferior representará el ensamble de mayor diversidad.

El tema de esta tesis abordará un concepto conocido como diversidad β (Whittaker, 1960,1977) que es la diversidad de diversidades, es decir, la variación entre diferentes sitios de diversidad α . La mayoría de los métodos desarrollados para evaluarla directamente en estudios de ecología vegetal, se basan en variaciones a lo largo de un gradiente (por ejemplo Wilson y Mohler, 1983; Magurran, 1990), sin embargo el índice de Whittaker no tiene esta restricción.

Otra manera de evaluar la diversidad β , es comparar la diversidad α de cada ensamble utilizando herramientas estadísticas. La estadística paramétrica suele utilizarse indiscriminadamente para tales fines, aún cuando los supuestos de las pruebas se violan en muchas ocasiones (Day, 1989; Seaman y Jaeger, 1990). Se ha demostrado que algunos índices como el de Shannon se distribuyen normalmente (Taylor, 1978) y por lo tanto, la aplicación de

estadística paramétrica es aceptable. La utilización de métodos no paramétricos es recomendable cuando no se cumplen los supuestos de las pruebas paramétricas; sin embargo, su aplicación no es frecuente en ecología de comunidades (Seaman y Jaeger, 1990).

El índice de correlación de Kendall r es una excepción. Esta prueba no paramétrica es utilizada para comparar la composición específica de ensamblajes (Ghent, 1983; Jumars, 1980), pero en general existe en ecología un prejuicio injustificado en contra del uso de este tipo de estadística. Alevizon *et al.* (1985), por ejemplo, recurrieron a un ANOVA no paramétrico¹ como último recurso después de tratar, sin éxito, de normalizar sus datos mediante diferentes métodos.

Independientemente del tipo de estadística utilizado, es necesario tener repeticiones de los índices para cada sitio. El *jack-knifing* es una técnica que permite estimar la distribución de un valor generando valores alrededor del mismo mediante la exclusión y reemplazo sucesivos de cada una de las muestras que le dieron origen. Fue utilizado por primera vez en ecología por Zahl (1977) y no solo permite obtener la distribución y parámetros del índice, sino que la media de los valores obtenidos es una mucho mejor estimación del índice en la comunidad muestreada (Magurran,

¹ El Análisis de Varianza (ANOVA) es una prueba paramétrica y su nombre se refiere, precisamente, a un parámetro de la población estudiada: la varianza. En base a esto parecería una contradicción hablar de un ANOVA no paramétrico, sin embargo, este nombre suele utilizarse (ver Siegel y Castellan, 1988) para la prueba análoga en estadística no paramétrica, en la cual el análisis se efectúa sobre la variación de rangos.

1990).

En caso de aplicar estadística paramétrica, los valores generados por esta técnica nos permitirán estimar los "parámetros" del índice para cada sitio (media y varianza) y comprobar la normalidad de su distribución. En caso de aplicar estadística no paramétrica, la serie de valores obtenida permitirá asignar los rangos requeridos en este tipo de pruebas.

Otra alternativa que permite comparar la diversidad y la composición específica de dos ensambles simultáneamente son los llamados coeficientes de similitud (Clifford y Stephenson, 1975). Dos de éstos, los coeficientes de Jaccard y Sorenson (Southwood, 1978; Janson y Vegelius, 1981), expresan de diferente forma la proporción de especies compartidas con respecto al total. Otros consideran además las abundancias específicas como los índices cuantitativo de Sorenson y de Morisita-Horn (Wolda, 1981).

A pesar de que existen revisiones muy completas de todos los índices y coeficientes mencionados, es difícil compararlos y evaluar sus ventajas relativas ya que suelen usarse en diferentes contextos. La aplicación de todos ellos al mismo conjunto de datos facilitaría su comparación.

La diversidad β puede tener dos orígenes: dos comunidades pueden tener la misma diversidad pero diferir en las especies que

las integran, o bien tener la misma composición pero diferir en las abundancias relativas de las especies que las componen. El objetivo del análisis presentado es evaluar ambas causas.

Algunos autores han realizado algunas comparaciones específicas entre la estructura de edades (Bealde, 1990) o gremios (Bouchon-Navaro, 1986; Lewis, 1985, 1986; Bealde, 1990) de peces entre diferentes zonas del arrecife. Otros han encontrado relaciones entre variables físicas como profundidad o complejidad del sustrato y diversidad en peces (Sale, 1975; Luckhurst y Luckhurst, 1978; Gatz, 1979; Roberts y Ormond, 1987), o han comparado la diversidad entre arrecifes de diferentes características (Gladfelter et al., 1980; Alevizon et al., 1985). Sin embargo, no parece existir un estudio que evalúe los cambios en la diversidad o composición específica de peces en las diferentes zonas de un mismo arrecife. Este planteamiento tiene un interés no solo descriptivo, sino que permite comparar y poner a prueba diferentes herramientas estadísticas y su capacidad para describir la comunidad estudiada.

AREA DE ESTUDIO

Los arrecifes incluidos en la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an se encuentran en la región zoogeográfica del Caribe y forman parte de la barrera que comienza en el extremo noreste de la Península de Yucatán y corre hacia el sur hasta Belice y Honduras. Estas estructuras habían sido poco estudiadas hasta principios de esta década. Los trabajos de Espejel (1986), Zlatarski y Wells (1982) y Jordan (1990) describen las zonas someras y algunos taxa específicos en los arrecifes de la Reserva.

Las descripciones más completas de estas estructuras hasta la fecha son las de Gutiérrez et al. (1993 a y b), Lara et al. (1993), y Padilla et al. (en prensa); todas provenientes de un proyecto realizado para proponer un plan de manejo de la parte marina de la Reserva (Gutiérrez et al., 1993c). Los datos utilizados en esta tesis provienen de los muestreos realizados en dicho proyecto. Las comunidades ictiológicas de estas estructuras no habían sido descritas anteriormente. Los arrecifes de la Reserva de Sian ka'an son de tipo bordeante (Guilcher, 1988) y semejan otras estructuras del Caribe (Gutiérrez et al., 1993b); por lo tanto, es posible reconocer en ellos tres zonas principales dependiendo de la distribución y formas de crecimiento de los constructores arrecifales, los corales hermatípicos (Loya, 1972; Milliman, 1973): La laguna arrecifal, que se encuentra contigua a la línea de playa; la cresta arrecifal, que es la parte más somera; y el arrecife

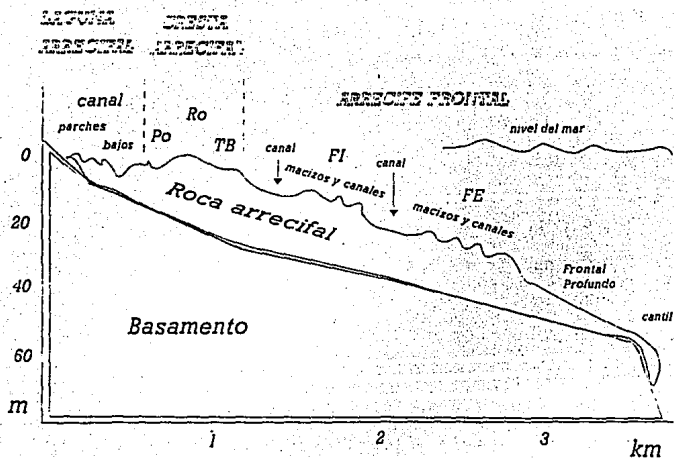


Figura 1. Perfil modelo de un arrecife bordeante
(Dibujo: M. Lara)

frontal, que es la parte más profunda y se extiende hacia barlovento (ver figura 1.)

Entre el 22 de noviembre de 1990 y el 28 de julio de 1992 se realizaron 7 campañas de trabajo en la parte norte de la costa de la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an en el estado de Quintana Roo, México. Los límites de la zona considerada son $19^{\circ}9'$ y $20^{\circ}7'$ de latitud norte, comprendiendo una longitud de costa de aproximadamente 100 kilómetros (ver figura 2). Con base en las características geológicas y biológicas, se definieron cinco zonas en el arrecife para el muestreo (ver figura 1):

- 1) Arrecife Frontal Exterior (AFE). Es la parte más profunda del arrecife frontal. Se caracteriza por macizos de coral bien desarrollados y canales de arena profundos, lo cual se traduce en gran complejidad estructural. Su profundidad va de 20 a 40 metros.
- 2) Arrecife Frontal Interior (AFI). Se encuentra entre los 10 y 20 metros de profundidad, contiguo al arrecife frontal exterior, y se caracteriza por un menor desarrollo arrecifal.
- 3) Transición Barlovento (TB). El desarrollo arrecifal es muy pobre. La cobertura de algas es de moderada a alta, se encuentra entre los 2 y 10 metros de profundidad aproximadamente.
- 4) Rompiente Arrecifal (Ro). Es la zona menos profunda y por lo tanto más expuesta a la intensidad del oleaje, entre 0.5 y 2 metros de profundidad. La cobertura de algas suele ser importante y la complejidad estructural del substrato es pobre o moderada.

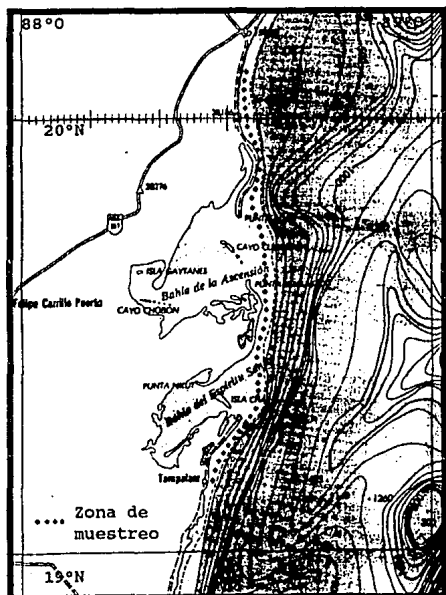


Figura 2. Area de muestreo en la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an, Quintana Roo, México (SPP, 1983 CB-004, escala 1:1000000).

5) Laguna Arrecifal (LA). Es la zona comprendida entre la rompiente y la playa, esta protegida de la intensidad del oleaje y dominan las algas y los pastos marinos. Sin embargo se encuentran crecimientos coralinos aislados ("bajos"). Estos crecimientos pueden estar en medio de la laguna rodeados de arena y pastos marinos, o contiguos a la Rompiente Arrecifal. Su profundidad oscila entre 1 y 5 metros.

OBJETIVOS E HIPOTESIS

El primer objetivo de esta tesis consiste en la descripción de la comunidad de peces en la barrera arrecifal de la Reserva de la Biosfera de Sian ka'an, mediante la caracterización y comparación de los ensambles obtenidos en cinco zonas del arrecife por medio de transectos visuales. Tal comparación pretende evaluar la variación espacial de la comunidad de peces entre las diferentes zonas arrecifales, definidas en función de características fisiográficas.

El segundo objetivo consiste en evaluar la concordancia entre los diferentes índices y coeficientes, así como la utilidad de cada uno en la comparación entre ensambles.

La hipótesis de trabajo que se desprende del primer objetivo propone que la comunidad ictiológica arrecifal cambiara en función de la zona del arrecife considerada, esta variación puede ser de dos tipos, lo cual da lugar a dos hipótesis específicas independientes:

1) La diversidad β del ensamble de peces sin considerar zonación en el arrecife será mayor que la diversidad β de cualquiera de los ensambles de cada zona en particular. O bien, que existirán diferencias entre la diversidad α de los ensambles de las diferentes zonas del arrecife.

2) Aun cuando la diversidad α no varíe en las diferentes zonas del arrecife, la composición específica de las diferentes zonas será

diferente.

Para efecto del análisis estadístico, los postulados anteriores constituirán las hipótesis alternativas, y su negación las hipótesis nulas. Estas últimas están expresadas en función de las pruebas realizadas en la sección de métodos.

METODOS

Se realizaron 152 transectos en las cinco zonas: 22 en el Arrecife Frontal Exterior, 30 en el Arrecife Frontal Interior, 41 en la Transición Barlovento, 29 en la Rompiente Arrecifal y 30 en los bajos de la Laguna Arrecifal.

Los transectos se extendieron perpendicularmente a la línea de playa sobre el substrato. Para ello, se utilizaron cadenas de plástico de 20 metros de longitud y de flotabilidad negativa. Para el muestreo de las zonas profundas (Arrecife Frontal Exterior, Arrecife Frontal Interior, Transición Barlovento) se utilizó equipo de buceo autónomo, mientras que las someras (Rompiente, Laguna Arrecifal) se muestrearon mediante buceo libre. Para el registro del número de individuos de cada especie sobre el transecto, éste se recorrió en toda su longitud una sola vez a velocidad constante de 0.3 m/seg (1 minuto aproximadamente para recorrer el transecto) a una distancia de uno o dos metros del substrato. Se registró la especie de cada individuo, observado en la columna de agua comprendida entre el substrato y la superficie, a una distancia lateral no mayor a un metro de cada lado de la cadena. Los transectos visuales se consideran el mejor método no invasivo para el estudio de comunidades de peces (Kimmel, 1985). Sus desventajas consisten en que se submuestran las especies crípticas y nocturnas, y pueden subestimar las más abundantes (Brock, 1982; Sale y Sharp, 1983).

Para la determinación *in situ* se utilizaron claves de campo sumergibles (Greenberg y Greenberg, 1977) y se confirmó posteriormente mediante claves de campo más extensas y actualizadas (Chaplin, 1972; Stokes, 1984; Deloch, 1989; Humann, 1989).

Las abundancias de cada especie en cada transecto fueron incorporadas a una base de datos para su análisis. Los transectos fueron agrupados por zona y se obtuvo la cantidad de individuos (n) de cada especie registrada en cada zona. Los resultados de las cinco zonas también se agruparon en un gran total por especie para todo el arrecife. Para cada zona y para las abundancias totales, se obtuvo la riqueza específica o número de especies (S) y el total de individuos registrados (N).

Se realizaron gráficos de los valores de rango de abundancia específica contra abundancia proporcional acumulada para cada una de las cinco zonas arrecifales, según lo sugerido por Lamshead et al. (1983), para identificar los pares de zonas en los cuales se espera que sean inconsistentes las comparaciones entre diferentes índices de diversidad, debido a la distribución cruzada de los valores.

Mediante los diferentes valores de n_i (número de individuos en la especie i), S y N se compararon, utilizando una prueba de χ^2 , las distribuciones observadas con las predichas por los modelos de la serie geométrica, la serie logarítmica, la distribución

lognormal y la distribución de la vara rota. Los procedimientos para tales comparaciones se obtuvieron de Magurran (1988). Se calcularon también los siguientes 12 índices de diversidad (ver apéndice): índice de Margalef D_{Mg} , índice de Menhinick D_{Mn} , índice Q, índice de Shannon H' y su varianza, equitabilidad de Shannon E_H , índice de Brillouin H_B , equitabilidad de Brillouin E_{HB} , índice de Simpson D_s , índice de McIntosh D_U , equitabilidad de McIntosh E_U , índice de Berger-Parker d , índice de diversidad β de Whittaker β_w .

Para poder realizar comparaciones estadísticas entre la diversidad de zonas arrecifales, los índices de Margalef, Menhinick, Simpson y McIntosh fueron sometidos al procedimiento de *jack-knifing* (Magurran, 1988). Los resultados obtenidos se sometieron a una prueba de normalidad evaluando el ajuste de la distribución de los índices mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel y Castellan, 1988).

Los índices que se distribuyeron normalmente se sometieron a un ANOVA paramétrico de una vía para detectar el efecto de la zonación en la diversidad. Las zonas arrecifales constituyeron cada uno de los niveles del factor, y la diversidad estimada mediante el índice correspondiente fue la variable de respuesta. De resultar significativa la prueba, se procedió a efectuar una prueba de intervalos múltiples para detectar las zonas arrecifales que presentaban las diferencias y/o los grupos homogéneos en cuanto a diversidad.

Los índices que no presentaron una distribución normal se sometieron, de manera análoga a los anteriores, a un ANOVA no paramétrico de una vía (prueba de Kruskal-Wallis, Siegel y Castellan, 1988) y de resultar significativa, se procedió a realizar comparaciones no pareadas de rangos entre zonas para detectar las diferencias entre ellas en la diversidad estimada por el índice correspondiente.

Con la varianza estimada para el índice de Shannon, se realizaron comparaciones entre las diferentes zonas arrecifales mediante una prueba de t (Magurran, 1988).

Los valores resultantes del procedimiento de *jack-knifing* también permitieron mejorar las estimaciones de los índices de diversidad utilizados. El promedio de los mismos es un mejor estimador que el valor calculado con los datos originales (Magurran, 1988). La diferencia entre ambos valores como porcentaje del valor "mejorado", fue calculada para tener una estimación de la influencia del muestreo en el cálculo del índice.

Se calcularon también los siguientes coeficientes de similitud entre los 10 pares posibles de zonas arrecifales (ver apéndice): coeficiente de Jaccard C_J , coeficiente de Sorenson C_S , coeficiente cuantitativo de Sorenson C_N , y coeficiente de Morisita-Horn C_{MH} .

Para comparar la composición específica de las diferentes

zonas arrecifales, se estimó el coeficiente de concordancia de Kendall² u (Siegel y Castellan, 1988) entre las abundancias relativas (n_i/N) de las especies comunes a las cinco zonas (26 especies). La hipótesis nula de esta prueba es la negación de la segunda hipótesis específica planteada en el trabajo y puede expresarse como la igualdad entre la composición específica de todas las zonas arrecifales:

$$H_0 : CE_{AFE} = CE_{AFI} = CE_{TB} = CE_{Ro} = CE_{LA}$$

De resultar significativa la prueba, se efectuaron las 10 comparaciones posibles entre zonas mediante el coeficiente de correlación de rangos de Kendall τ (Bullock, 1971) para detectar la(s) diferencia(s) en la composición específica de las zonas.

Finalmente, se realizó un ANOVA no paramétrico de dos vías (prueba de Friedman, Siegel y Castellan, 1988) sobre los valores de todos los índices de diversidad α considerados (α , λ , S^* , Q , H' , HB , E_H' , E_{HB} , E_U , $1/d$, \bar{D}_{HG} , \bar{D}_{Hn} , $1/\bar{D}_S$, \bar{D}_U). Los factores de la prueba fueron la zona arrecifal y el índice mismo. Esto se hizo con el objeto de evaluar la "unanimitad" entre las estimaciones de diversidad de los diferentes índices. La hipótesis nula de esta prueba es la negación de la primera hipótesis planteada en el trabajo y puede expresarse como la igualdad entre la diversidad de todas las zonas arrecifales:

$$H_0 : D_{AFE} = D_{AFI} = D_{TB} = D_{Ro} = D_{LA}$$

² Esta prueba es la extensión del coeficiente de correlación de rangos de Kendall τ , para comparar más de dos muestras simultáneamente.

De resultar significativa la prueba, se procedió a realizar las diez comparaciones posibles entre zonas mediante la prueba pareada no paramétrica de signos de Wilcoxon (Siegel y Castellan, 1988) para detectar la(s) diferencia(s) en la diversidad de las zonas, estimadas mediante la "opinión" simultánea de los índices utilizados.

Todas las pruebas realizadas fueron de dos colas y la probabilidad límite para rechazar la hipótesis nula fue 0.05.

RESULTADOS

Un total de 4941 individuos pertenecientes a 86 especies fueron registrados. La lista de dichas especies, y la familia a que pertenecen, constituye la tabla 1.

En la tabla 2 se presentan las abundancias por especie en cada una de las zonas y del ensamble total sin zonación, así como la riqueza específica S y el número total de individuos N en cada caso. La riqueza específica osciló entre 49 (Arrecife Frontal Interior y Rompiente) y 54 (Laguna Arrecifal) especies por zona.

Las 10 especies más abundantes del arrecife, representan más del 60% de los individuos observados. De éstas, *Thalassoma bifasciatum*, un omnívoro que puede encontrarse solo o en grupos de tamaño moderado, resultó ser la especie dominante. En cuatro de las zonas consideradas fue la especie más abundante, y sólo en el Arrecife Frontal Exterior fue la tercera en orden de importancia.

Acanthurus coeruleus y *A. bahianus* son herbívoros que suelen encontrarse en grandes cardúmenes, mixtos en ocasiones. Estas especies son la segunda y quinta en abundancia respectivamente, cuando se considera todo el arrecife; sin embargo, ésto se debe a su importancia en las zonas someras ya que en el arrecife frontal no son tan comunes.

Tabla 1. Familias y especies registradas durante el estudio.

Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> <i>Acanthurus coeruleus</i> <i>Acanthurus chirurgus</i>
Balistidae	<i>Balistes vetula</i> <i>Melichthys niger</i>
Blenniidae	<i>Ophioblennius atlanticus</i>
Carangidae	<i>Caranx ruber</i> <i>Trachinotus goodei</i>
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i> <i>Chaetodon ocellatus</i> <i>Chaetodon striatus</i>
Clinidae	<i>Malacoctenus triangulatus</i>
Gerreidae	<i>Gerres cinereus</i>
Grammidae	<i>Gramma loreto</i>
Holocentridae	<i>Holocentrus ascensionis</i> <i>Holocentrus marianus</i> <i>Holocentrus rufus</i>
Kyphosidae	<i>Kyphosus sectatrix</i>
Labridae	<i>Bodianus rufus</i> <i>Clepticus parrai</i> <i>Halichoeres bivittatus</i> <i>Halichoeres garnoti</i> <i>Halichoeres maculipinna</i> <i>Halichoeres pictus</i> <i>Halichoeres poeyi</i> <i>Halichoeres radiatus</i>

Labridae (continuación)
Lachnolaimus maximus
Thalassoma bifasciatum
Xyrichtys martinicensis

Lutjanidae
Lutjanus analis
Lutjanus apodus
Lutjanus griseus
Lutjanus mahogoni
Ocyurus chrysurus

Malacanthidae
Malacanthus plumieri

Monacanthidae
Cantherhines pullus

Mullidae
Pseudupeneus maculatus

Muraenidae
Gymnothorax funebris

Myliobatidae
Aetobatus narinari

Pempheridae
Pempheris schomburgki

Pomacanthidae
Holacanthus bermudensis
Holacanthus ciliaris
Holocentrus tricolor
Pomacanthus arcatus
Pomacanthus paru

Pomacentridae
Abudefduf saxatilis
Chromis cyanea
Chromis multilineata
Chromis insolatus
Microspathodon chrysurus
Stegastes diencaeus
Stegastes dorsopunicans
Stegastes fuscus
Stegastes leucostictus
Stegastes partitus
Stegastes planifrons
Stegastes variabilis

Pomadasyidae

Anisotremus virginicus
Haemulon flavolineatum
Haemulon parrai
Haemulon plumieri
Haemulon sciurus

Priacanthidae

Priacanthus arenatus

Scaridae

Scarus guacamaia
Scarus iserti
Scarus taeniopterus
Scarus vetula
Sparisoma aurofrenatum
Sparisoma chrysopteron
Sparisoma radians
Sparisoma rubripinne
Sparisoma viride

Sciaenidae

Equetus acuminatus

Serranidae

Cephalopholis fulvus
Epinephelus adscensionis
Epinephelus cuentatus
Epinephelus guttatus
Epinephelus striatus
Hypoplectrus puella
Hypoplectrus unicolor
Serranus tabacarium
Serranus tigrinus

Sparidae

Calamus calamus

Sphyraenidae

Sphyraena barracuda

Tetraodontidae

Canthigaster rostrata

Tabla 2 (la parte). Abundancias específicas por zona y sin zonación.

Especie	AFE	AFI	TB	Ro	LA	Total
Abu sax	0	0	7	30	62	99
Aca bah	9	37	163	9	14	232
Aca coe	17	19	186	155	97	474
Aca chi	0	0	3	33	4	40
Aet nar	0	0	2	0	2	4
Ani vir	5	4	17	8	15	49
Aul mac	1	0	0	0	0	1
Bal vet	8	4	3	0	0	15
Bod ruf	3	8	11	11	26	59
Cal cal	0	0	0	1	0	1
Can pul	0	0	1	0	1	2
Can ros	2	0	0	0	0	2
Car rub	39	0	1	4	4	48
Cep ful	9	24	30	1	4	68
Cha cap	4	7	5	0	7	23
Cha oce	11	15	6	2	4	38
Cha str	3	5	8	5	0	21
Chr cya	134	111	54	3	21	323
Chr mul	4	0	0	0	0	4
Chr ins	1	0	0	0	0	1
Cle par	0	16	0	0	0	16
Epi ads	0	1	1	1	0	3
Epi cue	1	0	0	0	0	1
Epi gut	0	1	4	0	0	5
Epi str	1	0	0	0	0	1
Equ acu	0	1	0	0	0	1
Ger cin	0	0	0	0	6	6
Gra lor	14	19	15	2	5	55
Gym fun	1	0	0	0	1	2
Hae fla	14	12	42	85	129	282
Hae par	0	0	0	0	47	47
Hae plu	3	0	1	0	0	4
Hae sci	14	22	10	17	100	163
Hal biv	13	9	47	49	44	162
Hal gar	18	37	34	5	17	111
Hal mac	1	5	6	5	2	19
Hal pic	0	7	4	2	0	13
Hal poe	1	0	1	0	0	2
Hal rad	1	0	0	5	2	8
Hol asc	0	0	0	1	0	1
Hol ber	3	0	0	0	3	6
Hol cil	0	0	2	0	1	3
Hol mar	8	5	6	0	15	34
Hol ruf	3	15	6	1	4	29
Hol tri	8	25	18	1	1	53
Hyp pue	2	2	0	0	0	4
Hyp uni	1	0	0	0	0	1

Tabla 2 (2a parte). Abundancias específicas por zona y sin zonación.

Especie	AFE	AFI	TB	Ro	LA	Total
Kyp sec	0	0	0	2	0	2
Lac max	0	2	0	0	0	2
Lut ana	0	1	0	0	3	4
Lut apo	0	0	1	10	20	31
Lut gri	0	4	3	6	3	16
Lut mah	0	0	0	1	3	4
Mal plu	0	0	0	1	0	1
Mal tri	0	1	0	0	0	1
Mel nig	2	1	0	0	0	3
Mic chr	0	17	45	30	35	127
Ocy chr	17	49	40	15	24	145
Oph atl	0	0	0	2	0	2
Pem sch	0	0	0	38	0	38
Pom arc	4	12	2	1	3	22
Pom par	4	2	0	4	9	19
Pri are	0	0	1	0	0	1
Pse mac	4	2	0	2	1	9
Sca gua	0	0	2	0	0	2
Sca ise	23	15	18	29	13	98
Sca tae	1	5	7	0	0	13
Sca vet	2	12	38	0	2	54
Ser tab	4	0	0	0	1	5
Ser tig	6	12	5	1	3	27
Spa aur	3	8	9	0	1	21
Spa chr	6	11	4	1	0	22
Spa rad	0	1	0	1	0	2
Spa rub	0	0	1	7	0	8
Spa vir	14	19	31	13	27	104
Sph bar	1	0	0	0	2	3
Ste die	0	0	2	30	11	43
Ste dor	5	1	8	35	47	96
Ste fus	0	0	0	0	1	1
Ste leu	4	1	6	54	50	115
Ste par	99	59	50	10	5	223
Ste pla	11	20	25	19	23	98
Ste var	1	11	18	23	18	71
Tha bif	86	182	303	198	201	970
Tra goo	0	0	0	0	1	1
Xir mar	0	0	0	0	1	1
N	654	859	1313	969	1146	4941
S	53	49	52	49	54	86

Un caso análogo es el de los pomacéntridos *Chromis cyanea* y *Stegastes partitus*, detritívoros de hábitos territoriales que deben su tercer y sexto lugar en orden de abundancia casi exclusivamente a sus densidades en zonas profundas.

Haemulon flavolineatum y *H. sciurus*, cuarta y séptima especies en orden de abundancia, están bien representados en todas las zonas del arrecife. Sin embargo, es en la Laguna Arrecifal en donde son más abundantes, solo superados por *T. bifasciatum*.

Las especies *Halichoeres bivittatus*, *Ocyurus chrysurus* y *Microspathodon chrysurus*, son octava, novena y décima, respectivamente, en orden de abundancia. Su caso es similar al de las especies anteriores ya que se encuentran mejor representadas en ciertas zonas del arrecife. *O. chrysurus* en profundidades medias del arrecife frontal, y las otras dos en zonas someras.

La figura 3 presenta la relación entre el rango de abundancia específica y la abundancia acumulada de cada especie para cada una de las zonas arrecifales. El cruce de las curvas de dos zonas implica que los resultados obtenidos por diferentes índices de diversidad pueden ser contradictorios según den mayor importancia a la riqueza específica o a la equitabilidad y por lo tanto la diversidad entre ambas no será directamente comparable (Lambshhead et al., 1983). Cuando las curvas no se cruzan, la curva superior presentará mayor dominancia (menor equitabilidad) y, por lo

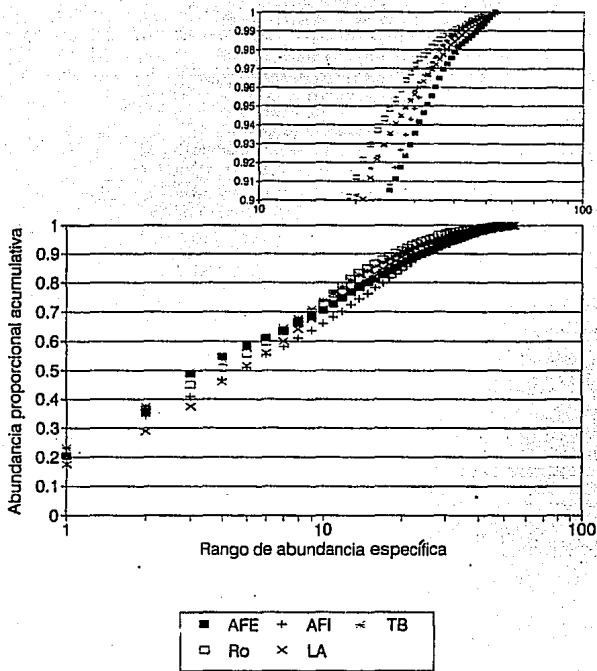


Figura 3. Relación entre el rango de abundancia y la abundancia proporcional acumulada de las cinco zonas arrecifales. La gráfica superior es una ampliación del extremo superior de las curvas.

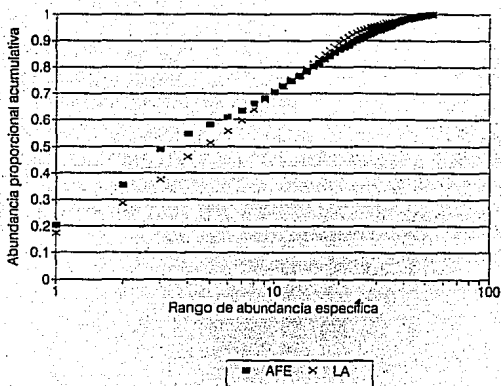
tanto, menor diversidad que la curva inferior. La ordenada al origen en esta representación es igual al índice de Berger-Parker y la curva se puede interpretar como la familia de valores de dicho índice cuando se consideran de forma acumulada desde la especie dominante hasta la menos abundante. La tabla 3 presenta los resultados de las 10 comparaciones posibles entre las curvas. Para mayor claridad, la figura 4 representa ejemplos del caso en el cual las curvas de dominancia se cruzan, como en el caso del Arrecife Frontal Exterior y la Laguna Arrecifal (figura 4a); y en el que no lo hacen, como sucede entre la Rompiente y la Laguna Arrecifal (figura 4b).

Cinco de las diez comparaciones posibles (Arrecife Frontal Exterior-Transición Barlovento, Arrecife Frontal Interior-Transición Barlovento, Arrecife Frontal Interior-Rompiente, Transición Barlovento-Laguna Arrecifal y Rompiente-Laguna Arrecifal) no presentaron cruzamiento.

Tabla 3. Relación entre las curvas de abundancia acumulada de las diferentes zonas arrecifales. X curvas se cruzan, = curvas no se cruzan.

AFE					
AFI	X		AFI		
TB	=	=	TB		
Ro	X	=	X	Ro	
LA	X	X	=	=	LA

a)



b)

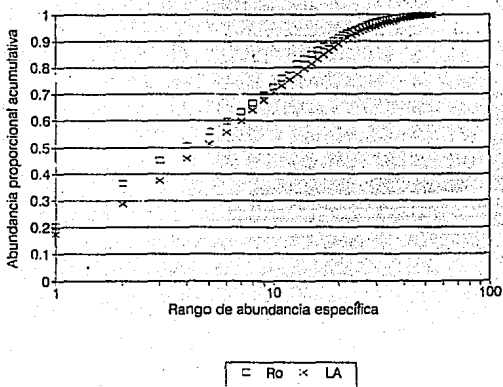


Figura 4. Curvas de abundancia acumulada del Arrecife Frontal Exterior y de la Laguna Arrecifal (a); y de la Rompiente y la Laguna Arrecifal (b).

La tabla 4 presenta los resultados de las comparaciones de las distribuciones de abundancia de las cinco zonas y la total con las predichas por los modelos de la serie geométrica, la serie logarítmica, la distribución lognormal, y la distribución de la vara rota. Los valores representan el intervalo de probabilidad asociado al valor de χ^2 para rechazar H_0 (distribución observada igual a distribución predicha por el modelo), es decir que a mayores valores de p , menor es la diferencia entre la distribución observada y la predicha, por lo tanto la capacidad predictiva del modelo es mejor.

Ni la serie geométrica ni el modelo de la vara rota predijeron las distribuciones observadas en ninguna de las zonas ni en los totales. Por el contrario, la serie logarítmica y la distribución lognormal predijeron las distribuciones observadas en todas las zonas y en los totales; ésta última se ajustó mucho mejor a la serie logarítmica, sin embargo las distribuciones observadas en las diferentes zonas arrecifales fueron predichas de manera similar por ambos modelos.

Los parámetros α (de la serie logarítmica) y λ (de la distribución lognormal) son también considerados índices de diversidad. La distribución lognormal también permite predecir la riqueza específica en la comunidad (S^*) al estimar cuántas especies no aparecieron en ninguno de los transectos por ser muy poco

Tabla 4. Intervalos de probabilidad asociados a la prueba de χ^2 para la comparación de las distribuciones de abundancia observadas, y las predichas por cuatro modelos.

	AFE	AFI	TB	Ro	LA	Sin zonación
S. Geométrica	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05
S. Logarítmica	>0.2	>0.3	>0.3	>0.5	>0.3	>0.9
D. Lognormal	>0.3	>0.3	>0.1	>0.3	>0.3	>0.1
D. Vara Rota	<0.001	<0.005	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

abundantes. Estos valores, junto con todos los índices de diversidad mencionados en la sección de métodos, incluyendo las estimaciones obtenidas mediante el procedimiento de *jack-knifing* (\bar{D}), se presentan en la tabla 5 y se señalan los valores de máxima (+) y mínima (-) diversidad entre las zonas. Para las estimaciones de *jack-knifing* se presenta además el valor $\% \bar{D}$ que es la diferencia, en términos de porcentaje, entre el valor estimado y el obtenido antes de realizar el *jack-knifing*. Para facilitar la comparación entre los diferentes índices, se presenta el inverso de los de Simpson y Berger-Parker. El valor de éstos, al ser índices que enfatizan la dominancia de las especies más abundantes, es inversamente proporcional a la diversidad (en términos de equitabilidad). El valor del resto de los índices es directamente proporcional a la diversidad.

El índice de Margalef indicó la máxima diversidad en el ensamble total sin zonación. De acuerdo a este índice, la máxima diversidad se presentó en el Arrecife Frontal Exterior y la mínima en la Transición Barlovento, seguida de cerca por el Arrecife Frontal Interior (se consideran los valores estimados por *jack-knifing*). El índice de Menhinick coincide en estimar la diversidad del Arrecife Frontal Exterior como la más alta y la de la Transición Barlovento como la menor.

Tabla 5. Valores de diversidad por zona (+máxima y -mínima).

Indice	AFE	AFI	TB	Ro	LA	Sin zonación
D_{Hg}	8.021	7.105	7.103	6.981	7.524	9.994
D_{Hn}	2.072	1.672	1.435	1.574	1.595	1.223
α	13.62+	11.27	10.82-	10.89	11.77	14.79
λ	91.48+	80.66	76.82	70.09-	78.24	100.5
S^*	57.56	50.96-	55.43	56.27	59.24+	95.59
$\%S^*$	7.92	3.85	6.17	12.91	8.85	10.00
Q	10.43	11.77+	11.09	8.80-	11.46	13.96
H'	2.992	3.098+	2.895-	2.921	3.082	3.308
HB	2.858	2.992	2.820-	2.831	2.995+	3.271
$E_{H'}$	0.754	0.796+	0.733-	0.751	0.773	0.743
E_{HB}	0.752	0.795+	0.732-	0.750	0.773	0.743
D_U	0.723	0.741	0.702	0.722	0.752	0.750
E_U	0.805	0.835	0.793-	0.815	0.845+	0.828
$1/D_S$	10.86	12.51	10.01	11.11	13.88	14.74
$1/d$	4.881	4.720	4.333-	4.894	5.701+	5.094
\bar{D}_{Hg}	9.462+	7.780	7.731-	8.505	9.074	
\bar{D}_{Hn}	1.725+	1.234	1.025-	1.350	1.342	
$1/\bar{D}_S$	10.97-	12.77	11.13	12.13	16.82+	
\bar{D}_U	0.717	0.734	0.712-	0.726	0.773+	
$\% \bar{D}_{Hg}$	15.23	8.672	8.125	17.93	17.08	
$\% \bar{D}_{Hn}$	20.11	35.45	39.99	16.64	18.82	
$\% 1/\bar{D}_S$	0.952	2.032	10.03	8.393	17.48	
$\% \bar{D}_U$	0.833	0.886	1.412	0.616	2.621	
β_W	4.474	3.727	4.640	4.800	4.870	8.186

Las estimaciones de diversidad de α y λ coinciden en la mayor diversidad para el ensamble total sin zonación. Entre las zonas, el Arrecife Frontal Exterior presenta los valores máximos. La mínima diversidad estimada por α es la de la Transición Barlovento seguida por la de la rompiente, el caso contrario resulta de las estimaciones de λ .

La riqueza específica estimada mediante la distribución lognormal alcanzó su valor máximo en el ensamble total sin zonación y mantuvo una relación de rango perfecta con los valores de riqueza específica originales. La diferencia entre S y S^* (relativa a S^*); es decir, el porcentaje de especies en la comunidad no muestreadas debido a su baja abundancia, osciló entre el 4% en el Arrecife Frontal Interior y el 13% en la Rompiente.

El índice Q presenta la máxima estimación de diversidad en el ensamble total sin zonación. Entre las zonas, la estimación más alta es para el Arrecife Frontal Interior y la mínima para la Rompiente.

Los índices de Shannon y Brillouin coinciden en reportar la máxima diversidad en el ensamble total sin zonación, el valor mínimo es también para ambos el de la Transición Barlovento. El valor máximo entre las zonas es asignado al Arrecife Frontal Interior por el índice de Shannon seguido por la Laguna Arrecifal; lo contrario sucede con estas dos zonas para los valores del índice

de Brillouin.

Los índices de equitabilidad de Shannon y Brillouin coinciden en asignar el máximo valor al Arrecife Frontal Interior, mientras que estiman la menor equitabilidad en la abundancia específica de la Transición Barlovento.

El índice de McIntosh estima la máxima diversidad en la Laguna Arrecifal y la mínima en la Transición Barlovento. El índice de equitabilidad de McIntosh también coincide en que la equitabilidad máxima se encuentra en la Laguna Arrecifal y la mínima en la Transición Barlovento.

Los inversos de los índices de Simpson y Berger-Parker coinciden en asignar la máxima diversidad (en términos de equitabilidad ya que los índices originales enfatizan la dominancia) a la Laguna Arrecifal. El índice de Berger-Parker estima la mínima equitabilidad en la Transición Barlovento mientras que el de Simpson (estimado después del *jack-knifing*) propone al Arrecife Frontal Exterior seguido de la Transición Barlovento.

La diferencia entre los índices estimados mediante el método de *jack-knifing* y los valores originales previos, fue mínima para el índice de Simpson con diferencias menores al 3% en todas las zonas. Los índices de McIntosh y Margalef presentaron diferencias moderadas de entre el 1 y el 18%. El índice de Merhinick presentó

diferencias del 18 al 40% entre el valor original y el estimado mediante *jack-knifing*.

El índice de diversidad β de Whittaker tuvo un valor para el ensamble total sin zonación cercano al doble del valor correspondiente a cualquiera de las zonas arrecifales.

Los resultados de la prueba de normalidad para los valores estimados por el método de *jack-knifing* para los índices de Margalef, Menhinick, Simpson y McIntosh en las diferentes zonas arrecifales se presentan en la tabla 6. Los valores representan la probabilidad asociada al valor D de la prueba de Kolmogorov-Smirnov para rechazar H_0 (distribución de los valores igual a la predicha por una distribución normal). Por lo tanto, valores de p superiores a 0.05 indican que la distribución no es distinguible de la predicha por una distribución normal. Ninguna de las distribuciones para las diferentes zonas del índice de Margalef se ajustó a una distribución normal. El índice de Menhinick presentó normalidad en todas las zonas con excepción de la Transición Barlovento. Tanto el índice de Simpson como el de McIntosh presentaron normalidad en todas las zonas.

Tabla 6. Probabilidades asociadas a la prueba de Kolmogorov-Smirnov para las pruebas de normalidad de los valores de cuatro índices de diversidad sometidos a *jack-knifing*.

Indice	AFE	AFI	TB	Ro	LA
\bar{D}_{Hg}	0.07	0.003	0.0001	0.03	0.02
\bar{D}_{Mn}	0.7	0.49	0.01	0.93	0.52
$1/\bar{D}_S$	0.83	0.24	0.47	0.93	0.32
\bar{D}_U	0.87	0.24	0.4	0.74	0.25

El ANOVA paramétrico de una vía realizado sobre los valores del índice de Menhinick, con las zonas arrecifales como variable independiente, no resultó significativo ($p=0.13$). Debido a que los valores de la Transición Barlovento no presentaron normalidad, se efectuó un ANOVA no paramétrico análogo al anterior, el cual sí resultó ser significativo ($p=0.03$). La tabla 7 resume los resultados de las comparaciones no paramétricas (no pareadas) realizadas entre los valores del índice de las diferentes zonas del arrecife. La única diferencia significativa en la diversidad estimada por el índice de Menhinick se presentó entre el Arrecife Frontal Exterior y la Transición Barlovento. Como se puede apreciar en la tabla 5, el valor del Arrecife Frontal Exterior es mayor que el de la Transición Barlovento.

El ANOVA paramétrico de una vía realizado sobre los valores del índice de Simpson con las zonas arrecifales como variable independiente resultó significativo ($p=0.0154$). El análisis de intervalos múltiples detectó un grupo homogéneo en cuanto a diversidad estimada por este índice, compuesto por el Arrecife Frontal Exterior, Arrecife Frontal Interior, Transición Barlovento y Rompiente. La tabla 8 resume los resultados de esta prueba, en donde la diversidad de la Laguna Arrecifal fué significativamente mayor que la de las otras cuatro zonas.

Tabla 7. Probabilidades asociadas a las comparaciones no paramétricas entre zonas arrecifales con las estimaciones del índice de Menhinick.

AFE				
AFI	0.06	AFI		
TB	0.003	0.13	TB	
Ro	0.12	0.77	0.06	Ro
LA	0.009	1.0	0.13	0.79 LA

Tabla 8. Resultado de las comparaciones entre zonas arrecifales mediante una prueba de intervalos múltiples. ns=diferencia no significativa, ds=diferencia significativa a $p < 0.05$.

AFE				
AFI	ns	AFI		
TB	ns	ns	TB	
Ro	ns	ns	ns	Ro
LA	ds	ds	ds	ds LA

El ANOVA paramétrico realizado sobre el índice de McIntosh no resultó significativo ($p=0.11$). Es decir, no existen diferencias detectables en la diversidad de las diferentes zonas arrecifales estimada por medio de éste índice.

El ANOVA no paramétrico realizado sobre los valores del índice de Margalef con las zonas arrecifales como variable independiente resultó significativo ($p=0.009$). La tabla 9 resume los resultados de las comparaciones no paramétricas (no pareadas) realizadas entre las diferentes zonas arrecifales. Los valores de diversidad del Arrecife Frontal Exterior y la Laguna Arrecifal resultaron significativamente mayores que los del Arrecife Frontal Interior y la Transición Barlovento.

La tabla 10 presenta la probabilidad asociada al valor de t para las comparaciones entre el valor del índice de Shannon entre las diferentes zonas arrecifales. El Arrecife Frontal Interior, al igual que la Laguna Arrecifal, presentó diferencias significativas en la diversidad con respecto a la Transición Barlovento y la Rompiente.

Tabla 9. Probabilidades asociadas a las comparaciones no paramétricas entre zonas arrecifales con las estimaciones del índice de Margalef.

AFE				
AFI	0.01	AFI		
TB	0.005	0.82	TB	
Ro	0.23	0.34	0.24	Ro
LA	0.45	0.01	0.01	0.21 LA

Tabla 10. Probabilidades asociadas a las comparaciones entre zonas arrecifales mediante una prueba de t entre los valores del índice de Shannon.

AFE				
AFI	0.2	AFI		
TB	0.2	0.001	TB	
Ro	0.5	0.01	0.5	Ro
LA	0.2	0.5	0.001	0.01 LA

Las tablas 11 y 12 presentan los valores de los coeficientes de similitud de Jaccard y Sorenson, respectivamente, para todos los pares de zonas arrecifales. Los pares de zonas contiguas se encuentran en la subdiagonal y el número de celdas entre la subdiagonal y la celda que representa cada comparación es el número de zonas que las separan en el arrecife. Se observa que los valores de similitud más altos se encuentran en la subdiagonal, en ambos coeficientes, para las comparaciones de todas las zonas con excepción de la Laguna Arrecifal. Los valores de similitud disminuyen conforme se alejan de la subdiagonal, lo cual quiere decir que la similitud estimada por los coeficientes de Jaccard y Sorenson disminuye conforme las zonas se encuentran más alejadas entre sí.

Los valores de los coeficientes de similitud cuantitativo de Sorenson y de Morisita-Horn se presentan en las tablas 13 y 14. Estos índices, a diferencia de los anteriores, consideran la abundancia de cada especie. Se aprecia el mismo patrón de similitud proporcional a la distancia entre las zonas, esta vez incluyendo las comparaciones que incluyen a la Laguna Arrecifal.

Tabla 11. Valores del coeficiente de similitud de Jaccard.

AFE
AFI 0.271 AFI
TB 0.261 0.279 TB
Ro 0.239 0.263 0.273 Ro
LA 0.262 0.254 0.274 0.264 LA

Tabla 12. Valores del coeficiente de similitud de Sorenson.

AFE
AFI 0.745 AFI
TB 0.705 0.772 TB
Ro 0.627 0.714 0.752 Ro
LA 0.710 0.680 0.754 0.718 LA

Tabla 13. Valores del coeficiente de similitud cuantitativo de Sorenson.

AFE				
AFI	9.67	AFI		
TB	8.11	13.47	TB	
Ro	5.41	8.20	13.2	Ro
LA	6.06	9.07	13.0	14.70 LA

Tabla 14. Valores del coeficiente de similitud de Morisita-Horn.

AFE				
AFI	0.84	AFI		
TB	0.57	0.81	TB	
Ro	0.43	0.63	0.84	Ro
LA	0.46	0.67	0.75	0.88 LA

El coeficiente de concordancia de Kendall τ resultó significativo ($p < 0.001$) cuando fue aplicado a las abundancias relativas de las 26 especies comunes a las cinco zonas. La tabla 15 resume los resultados de las comparaciones entre zonas arrecifales realizadas mediante el coeficiente de correlación de rangos de Kendall τ . Los valores representan la probabilidad asociada a este coeficiente de que pueda rechazarse la hipótesis nula de que no hay concordancia entre las abundancias relativas de cada especie. Todos los pares de zonas contiguas (en la subdiagonal) presentaron concordancia significativa; es decir, que las abundancias relativas de cada especie fueron semejantes en ambas. La Transición Barlovento presentó concordancia significativa tanto con el Arrecife Frontal Exterior como con la Laguna Arrecifal. Ninguno de los pares de zonas separadas por dos o más zonas arrecifales presentó concordancia significativa en la abundancia relativa de las especies que la componen.

El ANOVA no paramétrico de dos vías de Friedman sobre los 14 índices de diversidad entre las cinco zonas arrecifales resultó significativo ($p = 0.00005$). Esto quiere decir que hay por lo menos una zona en la que una proporción significativa de los diferentes índices de diversidad considerados coinciden en su estimación. La tabla 16 presenta las probabilidades asociadas a las comparaciones pareadas de signos de Wilcoxon para las 10 combinaciones. Para saber la dirección de las diferencias significativas podemos

utilizar la ordenación del promedio de rangos que nos da la prueba de Friedman, ésta es:

$$D_{LA} > D_{AFI} > D_{AFE} > D_{Ro} > D_{TS}$$

Todas las comparaciones que incluyeron a la Transición Barlovento fueron significativas, esto implica que una proporción significativa de los índices coincidieron en estimar una menor diversidad (ver ordenación) en ésta zona, cuando se comparó con cualquier otra. La comparación entre la Rompiente y la Laguna Arrecifal también fue significativa. Por lo que podemos suponer que la Laguna Arrecifal es más "diversa" que la rompiente.

Tabla 15. Probabilidades asociadas a la prueba de rangos de Kendall para las comparaciones entre abundancia específica de las especies comunes a las cinco zonas arrecifales.

AFE					
AFI	0.0002	AFI			
TB	0.0003	0.0006	TB		
Ro	0.15	0.52	0.03	Ro	
LA	0.10	0.91	0.02	0.00	LA

Tabla 16. Probabilidades asociadas a la prueba de signos de Wilcoxon para las comparaciones entre los valores de 14 diferentes índices de diversidad entre las cinco zonas arrecifales.

AFE					
AFI	0.789	AFI			
TB	0.016	0.003	TB		
Ro	0.181	0.181	0.016	Ro	
LA	0.181	0.423	0.0005	0.003	LA

DISCUSION

La mejor descripción de la estructura de una comunidad, o de un ensamble, es la lista de especies que lo componen y la abundancia de cada una. Esta descripción es parte del primer objetivo de la tesis y del proyecto que le dio origen; y si fuera el único, las tablas 1 y 2 serían suficientes para cubrirlo.

Las especies más abundantes de la comunidad, con excepción de *Thalassoma bifasciatum*, se pueden agrupar en dos categorías: las de zonas profundas, que son detritívoros territoriales; y las de zonas someras, herbívoros que, a excepción de *Microspathodon chrysurus*, suelen formar cardúmenes. Las diferencias en la localización de dichas categorías se ve reflejada en los resultados de los coeficientes de similitud y las comparaciones de composición específica. Estos indican que las zonas someras y el arrecife frontal, a pesar de ser indistinguibles en cuanto a diversidad, no están compuestos por las mismas especies.

Los sesgos de este tipo de muestreo se hacen evidentes al comparar los resultados con aquellos obtenidos mediante otros métodos. Burgos Legorreta (1992), encontró 124 especies de peces en Puerto Morelos, Quintana Roo (a 150 km de la zona considerada en este trabajo), muestreando mediante "diferentes artes de pesca, la mayoría de las veces con chinchorro playero". Sólo 42 de ellas se encuentran en la lista de esta tesis. Las 82 especies restantes son

principalmente especies crípticas o enterradoras. Sin embargo, las 44 que faltan para completar la lista de este trabajo son especies de zonas profundas.

La gran cantidad de abstracciones que han surgido para describir la estructura de las comunidades (índices de diversidad, coeficientes de similitud, etc.) proviene de la necesidad de comparar y generalizar las propiedades de una comunidad, y de buscar las relaciones de estas propiedades con otras variables (Dennis, 1988; Gatz, 1979; Luckhurst y Luckurst, 1978). Esto constituyó el segundo objetivo de esta tesis, la comparación de los índices, y la parte complementaria del primero: la comparación entre zonas para evaluar la diversidad β del arrecife.

Las últimas dos pruebas realizadas evalúan las dos hipótesis específicas de este trabajo. Una pone a prueba la variación espacial de la comunidad de peces arrecifales (a través del estudio de los ensambles muestreados) en término de las abundancias de las especies comunes. La otra compara la diversidad entre zonas arrecifales sometándose al "voto" de una población compuesta por catorce índices de diversidad.

El concepto de "composición específica" es, sin duda, más simple de definir que el de "diversidad". Para ello basta saber qué especies se encuentran presentes y en qué abundancia. Un muestreo adecuado nos permite estimar estas abundancias y registrar a la

gran mayoría de las especies. Para la comparación de la composición específica podemos acudir a una prueba de concordancia como la utilizada en este caso, la cual nos dice que la composición específica de cualesquiera dos zonas contiguas en el arrecife es similar (indistinguible por medios estadísticos). Conforme aumenta la distancia entre las zonas del arrecife, encontramos una composición específica diferente y fácilmente distinguible.

Los coeficientes de similitud son otra forma de abordar este concepto, los patrones que presentan coinciden con los de las pruebas de concordancia, sobre todo cuando consideran la abundancia de las especies y no sólo valores de riqueza específica compartida. Sin embargo tienen la desventaja de no ser comparaciones a las que se les pueda asociar fácilmente un intervalo de confianza, por lo tanto no es posible determinar hasta que punto se ven afectados por componentes aleatorios, al menos hasta que no se tenga más información sobre la distribución de los mismos.

La distribución de abundancias específicas suele ajustarse a la serie geométrica en ambientes desfavorables o inestables con baja riqueza específica (Whittaker, 1970), la equitabilidad es baja y por lo tanto la diversidad de dichos ensambles es baja. Por otro lado la distribución de la vara rota se ha encontrado en ambientes estables y refleja gran equitabilidad. La serie logarítmica y la distribución lognormal son de equitabilidad intermedia (Magurran, 1988). El que hayan sido estas dos distribuciones las que se

ajustaran a los datos, se debe probablemente a que los arrecifes son ambientes productivos y de estabilidad moderada.

El índice de diversidad β de Whittaker, apoya los resultados obtenidos mediante comparaciones pareadas. La diversidad β estimada para el ensamble total sin considerar las zonaciones en el arrecife, resultó mucho mayor que cualquiera de los valores de las zonas. Esto quiere decir que cualquiera de las zonas arrecifales es mucho más homogénea que el conjunto de ellas: la estructura arrecifal completa. Este también es el caso para algunos de los índices de diversidad α utilizados (por ejemplo S^* , α o λ) en los cuales la diversidad del ensamble sin zonación es mayor que la de cualquiera de las zonas.

Hasta este momento se ha utilizado la palabra diversidad más de setenta veces (y representado muchas más) sin definirla. Un concepto que parece tan claro se encuentra definido de la siguiente manera por Begon *et al.* (1990): "un índice de diversidad comunitaria que considera riqueza específica y la abundancia relativa de las especies". Es decir que "diversidad es aquello medido por un índice de diversidad". Un índice de diversidad, idealmente, mide dos cosas: riqueza específica y equitabilidad. Por lo tanto diversidad no es una cosa sino dos, o, mejor dicho, la combinación de ambas.

Si la mejor representación de un ensamble es la lista de sus

abundancias específicas, la representación gráfica de las mismas puede darnos una muy buena idea de éstos dos conceptos. Para comparar dos ensambles, Lamshead y Platt (1983) proponen el análisis más simple imaginable para esta información que consiste en sobreponer las curvas de abundancia acumulada. La primera tabla no descriptiva de este trabajo es la número 3, en ella encontramos los resultados de tal análisis y predice casi a la perfección los resultados de la última tabla, la número 16, que condensa varios miles de operaciones, suposiciones, aproximaciones, y otras abstracciones diversas, a través de catorce índices. La tabla 3 y figura 4b señalan que hay mayor dominancia (menor diversidad) en la Rompiente que en la Laguna Arrecifal; y, según Lamshead, cualquier índice que se utilice para compararlas apoyará este resultado. Trece de los catorce índices coincidieron en la mayor diversidad de la Laguna Arrecifal con respecto a la Rompiente. El índice de Menhinick no coincidió con los demás, lo cual es de esperarse ya que esta comparación en el análisis de dicho índice mediante la varianza generada a través del *jack-knifing* no mostró una diferencia significativa.

Con base en esto, se propone que la mejor manera de comparar la diversidad de dos ensambles no es mediante el uso de índices de diversidad, sino mediante la representación de Lamshead et al. (1983) (figura 3). Cuando las curvas no se crucen es irrelevante, e innecesario, el índice utilizado ya que el valor de la curva inferior siempre será mayor. Cuando las curvas se crucen, los ensambles no son comparables en términos de diversidad, por lo

tanto es inútil utilizar índices ya que el resultado de la comparación dependerá del índice utilizado. Sin embargo, en este caso, pueden calcularse diferentes índices y comparar la serie de valores de diversidad obtenida para cada ensamble mediante pruebas pareadas no paramétricas (tabla 16); de encontrarse una diferencia significativa, se puede decir que aquel con la mayoría de los valores de diversidad altos es el ensamble de mayor diversidad. Este procedimiento se justifica con la definición de diversidad de Begon (1990), mencionada anteriormente en esta discusión.

La riqueza específica de las cinco zonas es muy similar. Esto lo confirma el valor de riqueza específica estimado por la distribución lognormal de los datos. Por un lado esto nos indica que el tamaño de muestra fue razonable en todas las zonas ya que solo en el caso de la Rompiente, más del 10% de las especies (las más raras) no fue registrado. Pero algo más importante en el hecho de que la riqueza específica sea similar entre las zonas, es que las diferencias en la diversidad entre ellas se deberá principalmente a diferencias en equitabilidad. Por lo tanto, la concordancia entre los índices que favorecen a la riqueza específica debería ser baja, y aquellos que dan más peso a la equitabilidad deberían coincidir en sus estimaciones. La mayoría de los índices coinciden en señalar a la Transición Barlovento como la zona menos diversa, las estimaciones para la zona más diversa se reparten entre el Arrecife Frontal Exterior, el Arrecife Frontal Interior y la Laguna. Aun los cinco índices que dan más peso a la

equitabilidad (E_H , E_{HB} , E_U , $1/d$ y $1/D_s$) no coinciden en la misma zona para su valor más alto. Esto refleja los resultados de el último ANOVA: las diferencias en la diversidad de los ensambles de cada zona, a excepción de la TB, no son unánimemente detectables por los diferentes índices.

Esto permitiría dividir al arrecife en tres zonas en función de su diversidad: dos zonas de alta diversidad (el arrecife frontal y la laguna) y una de baja diversidad (la cresta arrecifal). Sin embargo la Rompiente no difiere en su composición específica de sus zonas contiguas, y ni siquiera de las extremas (tabla 15), lo cual quiere decir que comparte gran cantidad de especies con ambas regiones del arrecife, pero que las proporciones en que estas se encuentran son diferentes.

Por otro lado, las zonas extremas del arrecife son indistinguibles en cuanto a diversidad ya que los diferentes índices no coinciden en apuntar a una como la más diversa (según Begon, el concepto de diversidad está definido por los índices). Sin embargo, su composición específica no es la misma: el arrecife frontal y la laguna guardan proporciones semejantes entre las especies que los habitan, pero estas especies no son las mismas.

Una dimensión de variación espacial no considerada en este trabajo es la latitud. Esto se debió a dos razones. La primera es que al considerar la latitud como variable, continua o discreta,

se presentaba una distribución desbalanceada del muestreo. Esto quiere decir que la intensidad de muestreo fue muy variable a lo largo de la costa, lo cual impide diferenciar efectos latitudinales de los del tamaño de muestra en diferentes latitudes. Aun cuando no fuera éste el caso, el tamaño de muestra no permitía considerar como variables simultáneas a la latitud y a la zonción arrecifal, siendo esta última de mayor interés.

La segunda razón es que, aún con un muestreo "abundante" y balanceado latitudinalmente, la latitud en sí misma no era una variable de interés, sino otras relacionadas con ésta. Tal sería el caso de diferencias latitudinales en la intensidad de pesca, pero no se tuvo acceso a esa información, si es que existe. Por otro lado, la variación latitudinal no era tal para poder considerar cambios ambientales, como temperatura del agua, por ejemplo.

CONCLUSIONES

La estimación y comparación de diferentes índices de diversidad α en las cinco zonas arrecifales permite diferenciar tres zonas en el arrecife: la Rompiente, como zona de baja diversidad, divide a la Laguna y al Arrecife Frontal, ambas de diversidad relativamente mayor y equivalente. Las diferencias en diversidad se deben principalmente a diferencias en equitabilidad ya que la variación en riqueza específica entre las zonas arrecifales es baja.

La heterogeneidad de la diversidad en la estructura arrecifal también se vio reflejada por medidas directas de diversidad β y por comparaciones en las composiciones específicas. La composición específica presenta una variación gradual, pero detectable, que es directamente proporcional a la distancia entre las zonas. En el arrecife frontal se encuentran generalmente especies detritívoras territoriales o generalistas; mientras que en las zonas someras abundan, además de especies generalistas, los cardúmenes de herbívoros.

Tanto la variación en diversidad α como en composición específica contribuyen a la diversidad β del arrecife.

El método más confiable para comparar la diversidad de comunidades es la representación gráfica de Lamshead.

BIBLIOGRAFIA

Alevizon,W; Richardson,R; Pitts,P; Serviss,G (1985): Coral zonation and patterns of community structure in bahamian reef fishes. *Bull. Mar. Sci* 36, 304-318.

Anderson,GRV; Ehrlich,AH; Ehrlich,PR; Roughgarden,JD; Russell,BC; Talbot,FH (1981): The community structure of coral reef fishes. *Am. Nat.* 117(4), 476-495.

Bealde,P (1990): Differences in the structures of fish assemblages in *Thalassia testudinum* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. *Mar. Biol.* 105, 163-173.

Begon,M; Harper,JL; Townsend, CR (1990): *Ecology. Individuals, Populations and Communities.* 2a ed. Blackwell Scientific Publications. Boston, MA,USA.

Berger,WH; Parker,FL (1970): Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168, 1345-1347.

Biocenosis-UNAM (1993): Caracterización y recomendaciones de manejo de los arrecifes coralinos de Sian ka'an. Informe final. Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

Bouchon-Navarro,Y (1986): Partitioning of food and space resources by chaetodontid fishes on coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 103(1), 21-40.

Bouchon-Navarro,Y; Louis,M (1986): Les poissons des formations coralliennes de La Martinique. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris 62(2), 251-270.

Brock,RE (1982): A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bull. Mar. Sci* 32(1), 269-276.

Burgos Legorreta,MA (1992): Lista comentada de los peces de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 83 pp.

Chaplin,CG (1972): *Fishwatchers guide to West Atlantic coral reefs.* Harrowood books, Pensilvania, EU.

Clifford,HT; Stephenson,W (1975): *An Introduction to Numerical Classification.* Academic Press, London.

Day,RW (1989): Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Mono.* 59(4), 433-463.

Deloch,N (1989): *Reef fish identification.* Florida,

Caribbean and Bahamas. New World Publications, Florida.

Dennis,GD; Bright,TJ (1988): Reef fish assemblages on hard banks in the northwestern Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci 43, 280-307.

Espejel,JJ (1986): Biología acuática y descripción general de los recursos bióticos y económicos. En: Sian ka'an, estudios preliminares de una zona en Quinatna Roo propuesta como Reserva de la Biósfera. CIQRO-SEDUE- CONACyT. México.

Gatz,AJ,Jr (1979): Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60(4), 711-718.

Ghent,AW (1983): Tau as an index of similarity in community comparisons: An approach permitting the hypothesis of unequal species abundance. Can. J. Zool. 61, 687-690.

Gladfelter,WB; Ogden,JC; Gladfelter,EH (1980): Similarity and diversity among coral reef fish communities: A comparison between tropical Western Atlantic (Virgin Islands) and Tropical Central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. Ecology 61(5), 1156-1168.

Greenberg,I; Greenberg,J (1977): Waterproof guide to corals and fishes of Florida, the Bahamas and the Caribbean. Seahawk Press, Florida.

Grossman,GD; Moyle,PB; Whitaker,JO,Jr (1982): Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: A test of community theory. Am. Nat. 120(4), 423-454.

Grossman,GD; Freeman,MC; Moyle,PB; Whitaker,JO,Jr (1985): Stochasticity and assemblage organization in an Indiana stream fish assemblage. Am. Nat. 126(2), 275-285.

Guilcher,A (1988): Coral Reef Geomorphology. Wiley & Sons, New York, 228 pp.

Gutiérrez Carbonell,D; García Saez,C; Lara Perez Soto,M; Padilla Souza,C; Pizaña Alonso,J; Macías Ordóñez,R (1993a): Caracterización de los arrecifes coralinos de la Reserva de la Biósfera Sian ka'an, Q. Roo. Sian ka'an Serie Documentos 1,1-47.

Gutiérrez,D; García-Saez,C; Lara,M; Padilla,C (1993b): Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo. pp 787-806. En: Biodiversidad Marina y Costera de México. Salazar-Vallejo,S; González,N eds. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, 865 pp.

Gutiérrez Carbonell,D; García Saez,C; Lara Perez Soto,M; Padilla Souza,C; Macías Ordóñez,R; Pizaña Alonso,J (1993c):

Arrecifes Coralinos de SIAN KA'AN. Reporte final: Caracterización y recomendaciones de manejo. Estación de Investigaciones "Puerto Morelos", ICMYL, UNAM, Biocenosis A.C. y Amigos de Sian Ka'an A.C.

Humann,P (1989): Reef fish identification. New World Publications, Florida, 270 pp.

Hurlbert,SH (1971): The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. Ecology 52(4), 577-586.

Janson,S; Vegelius,J (1981): Mesures of ecological association. Oecologia 49, 371-376.

Jordan,E (1990): Corales escleractíneos y gorgonáceos del ambiente coralino de Sian ka'an. En: Navarro,D; Robinson,JG. Diversidad biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an, Quintana Roo, México. pp. 127-130.

Jumars,PA (1980): Rank correlation and concordance tests in community analyses: An inappropriate null hypothesis. Ecology 61, 1553-1554.

Kempton,RA; Taylor,LR (1976): Models and statistics for species diversity. Nature 262, 818-820.

Kempton,RA; Wedderburn,RWM (1978): A comparison of three measures of species diversity. Biometrics 34, 25-37.

Kimmel,JJ (1985): A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. Environmental Biology of Fishes 12(1), 23-32.

Lambshead,PJD; Platt,HM; Shaw,KM (1983): The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. Journal of Natural History 17, 859-874.

Lara,M; Padilla,C; Gutiérrez,D; Macías,R; Pizaña,J (1993): Modelo de zonación para los arrecifes de Sian ka'an. V encuentro académico de estudiantes de ciencias del mar y limnología. Cd. del carmen, campeche, México.

Lewis,MS (1985): Herbivore abundance and grazing intensity on a caribbean coral reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 87, 215-228.

Lewis,SM (1986): The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. Ecological Monographs 56(3), 183-200.

Loya,Y (1972): Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, red sea. Mar. Biol. 13, 100-123.

Luckhurst, BE; Luckhurst, K (1978): Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 49, 317-323.

Magurran, AE (1988): *Ecological Diversity and its Measurement*. 1st ed. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 179 pages.

McIntosh, RP (1967): An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48, 392-404.

Milliman, JD (1973): Caribbean coral reefs. En: Jones, OA; Edean, R: *Biology and geology of coral reefs*. 1, 1-50.

Padilla, C; Gutiérrez, D; Lara, M; García, C (en prensa): Coral reef community at Sian ka'an Biosphere Reserve, Mexico. In: *Proceedings of the VII International Coral Reef Symposium*. Guam, USA. pp 996-1003.

Pielou, E (1969): *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York.

Pielou, E (1975): *Ecological Diversity*. Wiley, New York.

Rahel, FJ (1984): Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? It may depend on how the assemblage is defined. *Am. Nat.* 124, 583-589.

Roberts, CM; Ormond, RFG (1987): Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41, 1-8.

Sale, PF; Dybdahl, R (1975): Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology* 56, 1343-1355.

Sale, PF; Williams, DM (1982): Community structure of coral reef fishes: Are the patterns more than those expected by chance? *Am. Nat.* 120, 121-127.

Sale, PF (1977): Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am. Nat.* 111(978), 337-359.

Sale, PF; Sharp, BJ (1983): Correction for bias in visual transects censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs* 2, 37-42.

Seaman, JW; Jaeger, RG (1990): *Statisticae dogmaticae: A critical essay on statistical practice in ecology*. *Herpetologica* 46(3), 337-346.

Shulman, MJ (1983): Species richness and community predictability in coral reef fish faunas. *Ecology* 64(5), 1308-1311.

Siegel, S; Castellan, NJ, Jr (1988): Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. 2nd ed. (Statistics Series.) McGraw-Hill International Editions, New York. xxiii+399 pages.

Simpson, EH (1949): Measurement of diversity. Nature 163, 688.

Southwood, TRE (1978): Ecological Methods. Chapman & Hall, London.

Stokes, FJ (1984): Divers and snorkelers guide to the fishes and the sea life of the Caribbean, Florida, Bahamas and Bermuda. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia Publisher.

Taylor, LR (1978): Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society (Mound & Warloff, eds). Blackwell, Oxford.

Wells, SM (1982): Marine protected areas and conservation of invertebrates. 3d World Congress of National Parks, Coastal Marine Workshops, Bali, Indonesia.

Whittaker, RH (1960): Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon, California. Ecol. Monogr 30, 279-338.

Whittaker, RH (1972): Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21, 213-251.

Whittaker, RH (1977): Evolution of species diversity in plant communities. Science 147, 250-260.

Wilson, MV; Mohler, CL (1983): Measuring compositional change along gradients. Vegetatio 54, 129-141.

Wolda, H (1981): Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia 50, 296-302.

Zahl, S (1977): Jack-knifing an index of diversity. Ecology 58, 907-913.

Zlatarski, VN; Martínez, N (1982): Les scleractiniaires de Cuba avec des données sur les organismes associés. Académie Bulgare des Sciences. Sofia.

APENDICE

VARIABLES UTILIZADAS EN EL CÁLCULO DE LOS ÍNDICES:

N = Número de individuos en el ensamble

n_i = Número de individuos en la especie i

aN, bN, an_i, bn_i = las mismas variables para los sitios a y b

n_{max} = Número de individuos en la especie dominante.

S = Número de especies en el ensamble (riqueza específica)

p_0 = Proporción de spp no muestreadas en la distr. lognormal

σ = Desviación estándar de la distr. lognormal

s_{r1} = Número de especies en la clase límite del cuartil inferior de la distribución

s_{r2} = Número de especies en la clase límite del cuartil superior de la distribución

Σn_r = Suma del número de especies entre cuartiles

n_1 = Número de individuos en la clase límite del cuartil inferior de la distribución

n_2 = Número de individuos en la clase límite del cuartil superior de la distribución

p_i = n_i/N

\bar{s} = Promedio de la riqueza específica de los transectos

j = Número de especies comunes entre los sitios a y b

j_N = La suma de la menor de las abundancias de cada especie entre los sitios a y b

Fórmulas de los índices utilizados:

Índice de Margalef (Clifford y Stephenson, 1975).

$$D_{Mg} = (S-1)/\ln N$$

Índice de Menhinick (Whittaker, 1977).

$$D_{Mn} = S/N^{0.5}$$

Parámetro α de la serie logarítmica (Magurran, 1988).

$$\alpha = N/\ln(1+N/\alpha)$$

Riqueza específica estimada por la distribución lognormal (Magurran, 1988).

$$S^* = S/(1-p_0)$$

Parámetro λ de la distribución lognormal (Magurran, 1988).

$$\lambda = S^*/\sigma$$

Índice Q (Kempton y Taylor, 1976).

$$Q = (0.5s_{r1} + \Sigma n_r + 0.5s_{r2})/\ln(n_2/n_1)$$

Índice de Shannon (Pielou, 1975) y varianza (Whittaker, 1972).

$$H' = -\Sigma p_i \ln p_i \quad \text{var } H' = (\Sigma p_i (\ln p_i)^2 - (\Sigma p_i \ln p_i)^2)/N + (S-1)/2N^2$$

Equitabilidad de Shannon (Pielou, 1969).

$$E_{H'} = H'/\ln S$$

Índice de Brillouin (Pielou, 1969, 1975).

$$HB = (\ln N! - \Sigma \ln n_i!)/N$$

Equitabilidad de Brillouin E_{HB} (Pielou, 1969, 1975).

$$E_{HB} = HB/HB_{\max} \\ HB_{\max} = (1/N)(\ln N! - \ln ((N/S)+1)^S - \ln (N/S)^S)$$

Índice de Simpson (Simpson, 1949).

$$D_s = \Sigma (n_i(n_i-1))/(N(N-1))$$

Índice de McIntosh D_U (McIntosh, 1967).

$$D_U = (N - (\Sigma n_i^2)^{0.5})/(N - N^{0.5})$$

Equitabilidad de McIntosh E_U (Magurran, 1988).

$$E_U = (N - (\Sigma n_i^2)^{0.5})/(N - N/S^{0.5})$$

Índice de Berger-Parker d (Berger y Parker, 1970).

$$d = n_{\max}/N$$

Índice de diversidad β de Whittaker β_W (Whittaker, 1960).

$$\beta_W = (S/\bar{s}) - 1$$

Coefficiente de Jaccard (Southwood, 1978).

$$C_j = j/(aN+bN+j)$$

Coefficiente de Sorenson (Southwood, 1978).

$$C_s = 2j/(aN+bN)$$

Coefficiente cuantitativo de Sorenson (Magurran, 1988).

$$C_N = 2j_N/(aN+bN)$$

Coefficiente de Morisita-Horn (Wolda, 1983).

$$C_{MH} = 2 \sum (a_i b_i) / ((da+db) aN bN)$$

$$da = \sum a_i^2 / aN^2$$

$$db = \sum b_i^2 / bN^2$$

ESTA TESIS NO PUEDE
SALIR DE LA BIBLIOTECA