



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**ESTRUCTURA COMUNITARIA DE PECES ARRECIFALES Y SU RELACIÓN CON
EL HÁBITAT EN AKUMAL, QUINTANA ROO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRÍA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

ANA LILIA MOLINA HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

SISAL, YUCATÁN, MÉXICO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



**ESTRUCTURA COMUNITARIA DE PECES ARRECIFALES Y SU RELACIÓN CON
EL HÁBITAT EN AKUMAL, QUINTANA ROO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRIA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

ANA LILIA MOLINA HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

COMITÉ TUTOR:

DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA

DR. DANIEL ARCEO CARRANZA

DR. CARLOS GONZÁLEZ GÁNDARA

DR. HORACIO PÉREZ ESPAÑA

DR. ENRIQUE NÚÑEZ LARA

SISAL, YUCATÁN, MÉXICO, 2016

DATOS DEL COMITÉ TUTOR

Presidente	Dr. Xavier Chiappa Carrara	Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad Académica Yucatán.
Secretario	Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez	Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad Académica Yucatán.
Vocal	Dr. Daniel Arceo Carranza	Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad Académica Yucatán.
Suplente	Dr. Carlos González Gándara	Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Veracruzana.
Suplente	Dr. Horacio Pérez España	Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías de la Universidad Veracruzana.
Asesor externo	Dr. Enrique Núñez Lara	Universidad Autónoma del Carmen.

Dedicatoria

A toda mi familia, especialmente Silvia, Baldo, Víctor, Adrien y las chicas. Ustedes son el pilar de mi vida y el apoyo constante.

También a todos los que ponen su granito de arena para conocer y relacionarnos mejor con el planeta.

Agradecimientos

Al Dr. Rodrigo Garza, por guiarme en este proyecto de investigación que me fascina, es un trabajo muy satisfactorio y espero útil. Siempre me sorprende la atención inmediata que nos da a todos los estudiantes, su capacidad para pulir todo y hacernos dar lo mejor. ¡Gracias por tus enseñanzas y aprecio!

A los miembros del comité tutorial, Dr. Xavier Chiappa, Dr. Daniel Arceo, Dr. Carlos González, Dr. Horacio Pérez y Dr. Enrique Núñez. Gracias por estar pendientes del proyecto y hacer aportaciones valiosas que han enriquecido el trabajo.

Al CONACYT, por la beca de estudiante de maestría otorgada. También al Proyecto “Desarrollo de mapas arrecifales de alta resolución espacial como precursores para modelación dinámica espacialmente explícita.” CONACYT CB-2011 Clave: 0165791.

Al Posgrado del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM y a la Unidad Académica Yucatán. Me llevo mucho para compartir. Viva la educación gratuita, laica y de calidad. Viva la UNAM.

Al Centro Ecológico Akumal, por el alojamiento y logística.

Al Dive Center Akumal, por su apoyo en actividades de buceo y transporte marítimo.

A Adan Aranda y Julia Naranjo, por su ayuda en las salidas de campo y en el laboratorio.

A los amigos y amigas de años y a los nuevos, con quienes comparto la pasión por la vida y su estudio. Siempre me motivan compartiendo su tiempo y sus historias... sus tesoros.

A Adrien, fuente genuina de inspiración, diversión, amor y sinceridad. Además de compañero de campo en cada oportunidad.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	12
2. MARCO TEÓRICO	14
2.1. Cobertura bentónica	14
2.2. Peces arrecifales	17
2.3. Peces arrecifales y su relación con el hábitat	20
3. ANTECEDENTES	25
3.1. Estudios ícticos y de grupos bentónicos realizados el arrecife de Akumal	25
4. OBJETIVOS	28
5. ÁREA DE ESTUDIO	29
6. MATERIALES Y MÉTODOS	32
6.1. Diseño muestral	32
6.2. Caracterización del hábitat arrecifal	32
6.3. Caracterización de la comunidad de peces arrecifales	35
6.4. Análisis estadísticos	36
7. RESULTADOS	38
7.1. Caracterización de hábitat arrecifal	38
7.1.1. Caracterización anual	38
7.1.2. Caracterización temporal	42
7.2. Caracterización de la comunidad de peces arrecifales	47
7.2.1. Caracterización anual	47
7.2.2. Caracterización temporal	55
7.3. Relación entre la comunidad de peces y el hábitat	64
8. DISCUSIÓN	81
8.1. Hábitat arrecifal	81
8.2. Comunidad de peces arrecifales	85
8.3. Relación entre la comunidad de peces y el hábitat	91
9. CONCLUSIONES	100
10. LITERATURA CITADA	103
Anexos	116

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Área de estudio. Península de Yucatán (izquierda) y arrecife de Akumal (derecha), Quintana Roo, México.....	29
Fig. 2. Mapa de sitios de muestreo en tres zonas arrecifales de Akumal, Quintana Roo, México.	33
Fig. 3. Cobertura bentónica anual promedio del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales, el promedio de colonias por cada 100m ² , el Índice de Complejidad Estructural (IEA) y la Complejidad Topográfica (CT) para el arrecife en general (AG).	39
Fig. 4. Cobertura bentónica anual media del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales, el promedio de colonias por cada 100m ² , el Índice de Complejidad Estructural (IEA) y la Complejidad Topográfica (CT) para cada zona geomorfológica: laguna (L), frente (F) y pendiente (P).	40
Fig. 5. Porcentaje general de colonias de coral vivas por especie (total=7,702) del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales y el promedio de colonias por cada 100m ² , para el arrecife en general (AG), la laguna (L), el frente (F) y la pendiente (P).	42
Fig. 6. Cobertura bentónica general (promedio de las tres zonas) de los grupos bentónicos muestreados en el arrecife de Akumal durante cada temporada climática.	43
Fig. 7. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de secas.	44
Fig. 8. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de lluvias.....	45
Temporada de nortes.....	46
Fig.9. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de nortes.....	46
Fig. 10. Abundancia media anual (ind/100m ²) y biomasa media anual (g/100m ²) de la ictiofauna de Akumal por especie y familia. A) especies con mayor abundancia; B) especies con mayor abundancia; C) familias con mayor abundancia; D) familias con mayor biomasa. Los valores promedio se presentan en “negritas” y su porcentaje relativo entre paréntesis.	51
Fig. 11. Abundancia media anual (ind/100m ²) y biomasa media anual (g/100m ²) de grupos tróficos de los peces de Akumal. A) abundancia; B) biomasa. Los valores promedio se presentan en “negritas” y su porcentaje relativo entre paréntesis.....	52
Fig. 12. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la temporada de secas. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris.....	64
Fig. 13. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la temporada de secas. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacera, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris.	67
Fig. 14. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la temporada de lluvias. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris.....	69

Fig. 15. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la temporada de lluvias. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacería, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris. 72

Fig. 16. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la temporada de nortes. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris..... 74

Fig. 17. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la temporada de nortes. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacería, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris. 77

Fig. 18. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la temporada de nortes. Los datos de cada temporada climática en diferente color, (S) secas: naranja, (LL) lluvias: azul y (N) nortes: verde. Los datos de cada zona arrecifal con etiqueta en forma diferente, (L) lagunas: asterisco, (F) frente: círculo y (P) pendiente: triángulo invertido..... 79

Fig. 19. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de secas..... 117

Fig. 20. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de lluvias..... 118

Fig. 21. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de nortes..... 118

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los grupos funcionales considerados en la identificación de organismos bentónicos y sésiles. Basada en la propuesta de Garza (2010).....	14
Tabla 2. Listado general de especies de peces registradas fuera y dentro de los transectos, durante las tres temporadas climáticas en el arrecife de Akumal, Quintana Roo. Donde ID grupo funcional es HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.	48
Tabla 3. Datos promedio anuales de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m ²) y biomasa (g/100m ²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general). Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.....	53
Tabla 4. Datos promedio anual de abundancia promedio (ind/100m ²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general). Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.	54
Tabla 5. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m ²) y biomasa (g/100m ²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de secas. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.....	56
Tabla 6. Abundancia promedio (ind/100m ²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de secas. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.	57
Tabla 7. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m ²) y biomasa (g/100m ²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de lluvias. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.....	59
Tabla 8. Abundancia promedio (ind/100m ²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de lluvias. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.	60
Tabla 9. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m ²) y biomasa (g/100m ²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de nortes. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.....	62
Tabla 10. Abundancia promedio (ind/100m ²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la temporada de nortes. Donde HD:	

herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplantívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.	63
Tabla 11. Resultado análisis SIMPER temporada de secas. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.....	65
Tabla 12. Resultados del análisis RDA para la temporada de secas. Valores de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.....	68
Tabla 13. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre los datos de biomasa de la comunidad de peces . Temporada de secas.....	68
Tabla 14. Resultado análisis SIMPER temporada de lluvias. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.....	70
Tabla 15. Resultados del análisis RDA para la temporada de lluvias. Valores propios de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.....	73
Tabla 16. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre la los datos de biomasa de la comunidad de peces. Temporada de lluvias.	73
Tabla 17. Resultado análisis SIMPER temporada de nortes. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.....	75
Tabla 18. Resultados del análisis RDA para la temporada de nortes. Valores propios de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.....	78
Tabla 19. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre la los datos de biomasa de la comunidad de peces. Temporada de nortes.....	78
Tabla 20. Resultado análisis SIMPER para grupos por temporada climática. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.....	80
Tabla 21. Indicadores del Índice integrado de la salud del arrecife simplificado (IISAS). Dos casos: arrecifes del Caribe mexicano y arrecife de Akumal. Modificado de Kramer et al., 2015.....	90
Tabla 22. Listado de especies coralinas registradas en Akumal, Quintana Roo.....	116

RESUMEN

El arrecife de Akumal, localizado en la costa este del estado de Quintana Roo, es uno de los principales destinos turísticos de la Riviera maya, que al igual que otros arrecifes tropicales, presenta un estado de condición crítico. Diversos estudios se han enfocado en el componente bentónico de este arrecife, sin embargo la información sobre la comunidad de peces es limitada, desactualizada, carente de un enfoque comunitario y se desconocen las relaciones actuales entre la comunidad íctica y el hábitat, a pesar de la importancia de algunas especies de peces como indicadores de procesos ecológicos y del estado de condición arrecifal. El objetivo de este proyecto fue analizar la estructura comunitaria de los peces arrecifales de Akumal y su relación con algunas características del hábitat, particularmente bentónicas, en el contexto del actual estado de condición del arrecife, mediante análisis descriptivos y estadística multivariada (RDA, MDS, ANOSIM y SIMPER). Se realizaron censos visuales de peces y video-transectos del bentos en 41 sitios de muestreo, en tres zonas arrecifales (laguna arrecifal, frente arrecifal y pendiente arrecifal), en tres temporadas climáticas entre 2014 y 2015. Por una parte la riqueza específica de peces (126 spp.) y de corales (41 spp.) se mantiene relativamente alta, sin embargo la cobertura coralina (7.9%) y la densidad y cobertura de especies formadoras de arrecife como *A. palmata*, *Orbicella spp.* y *M. cavernosa* son bajas, mientras que la cobertura de macro-algas es dominante (40.9%) y los bajos valores de complejidad topográfica reflejan el deterioro en la estructura arrecifal. Además la abundancia y biomasa de peces es baja en general y particularmente preocupante en el caso de herbívoros y depredadores tope de importancia económica. Todos estos factores podrían estar agudizando los mecanismos de retroalimentación negativa en el arrecife, comprometiendo la continuidad de la estructura arrecifal (mayor erosión que acreción), favoreciendo la pérdida del hábitat y consecuentemente su función como refugio. Por otra parte, se encontró que las variables bentónicas y las especies de peces, siguen el gradiente de profundidad asociado a las zonas arrecifales muestreadas y características de los arrecifes bordeantes del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), con diferencias espacio-temporales significativas en la estructura comunitaria de los peces: entre zonas arrecifales y entre temporadas climáticas, en concordancia con otros trabajos. Variables como la profundidad, arena, roca, algas pardas, sedimento, algas coralinas incrustantes y algas filamentosas, tuvieron un peso significativo en las variaciones en los datos de biomasa de la comunidad de peces del arrecife de Akumal.

1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos conforman ecosistemas de gran complejidad estructural debido a la capacidad de los corales hermatípicos como bio-constructores, a sus altas tasas de calcificación y la simbiosis que mantienen con dinoflagelados unicelulares, en su mayoría del género *Symbiodinium*; a través de la cual obtienen beneficios nutricionales debido a los fotosintetatos translocados que llegan a aportar hasta el 95% de los requerimientos energéticos coralinos; con lo cual obtienen suficiente energía para depositar y acumular CaCO_3 en forma de esqueletos calizos que forman complejas estructuras de gran heterogeneidad, que modifican las características físicas y químicas a su alrededor brindando sustrato, alimento y refugio a diversos organismos (Gladfelter *et al.*, 1978; Barnes y Devereux, 1984; Lawton y Jones, 1995; Freiwald, 2011; Silverstein, 2011; Lowman, 2012; Morgan y Kench, 2012). Por lo anterior son uno de los ecosistemas más biodiversos, albergando aproximadamente un 25% de las especies marinas, entre las que se encuentran organismos poríferos, cnidarios, moluscos, anélidos, nemátodos, artrópodos, equinodermos y cordados (peces, tortugas marinas, aves, mamíferos) entre otros, que conforman redes tróficas complejas (Walker, 1975; Buddemeier *et al.*, 2004; Allsopp *et al.*, 2009).

Se ha estimado que los arrecifes coralinos generan beneficios económicos netos que alcanzan los 30 mil millones de dólares anuales, principalmente por el turismo y la pesca; además de otros beneficios económicos directos como la obtención de materia prima para medicinas, joyería, material de construcción, organismos vivos para acuarios, etc., así como servicios ecológicos como la formación de arena coralina, su función como sumideros de carbono, la facilitación para el desarrollo pastizales marinos y manglares, etc. (Moberg y Folke, 1999; Cesar *et al.*, 2003). Uno de los componentes más conspicuos en estos ecosistemas son los peces, grupo que presenta uno de los ensamblajes de vertebrados más diversos (Sale, 2002). Se considera que la ictiofauna y otros organismos presentes en el Caribe descienden de una vasta flora y fauna tropical que habitaba el mar de Tetis durante el mesozoico (Sale, 2002; Wilkinson, 2008). Actualmente una de las áreas más importantes por su riqueza específica en esta región, es el SAM, que bordea las costas de: México, Belice, Guatemala y Honduras (Copper, 1994; Kiessling, 2005; García, 2006; Veron *et al.*, 2011).

El estudio de la relación entre los peces y su hábitat ha demostrado que características del ambiente como la complejidad estructural, la profundidad, la temperatura, la disponibilidad de alimento, la cobertura de organismos bentónicos, entre otras variables ambientales influyen en la estructura comunitaria de los peces, determinando patrones de distribución y abundancia a lo largo de su ciclo de vida (Núñez y Arias, 1998; Lange, 2003; Stella *et al.*, 2011; Pratchett *et al.*, 2012). A su vez, los peces desempeñan funciones ecológicas fundamentales para la estructura y resiliencia de estos ecosistemas, como transferir energía a través de los niveles tróficos y hábitats, remover y producir sedimento, brindar protección a los corales de depredadores, mantener controlado el desarrollo de macro-algas sobre el sustrato coralino, etc., siempre y cuando la riqueza y abundancia de los peces sea suficiente para mantener dichas funciones (Szmant, 1983; Sale, 2002; Clark *et al.*, 2009; Pratchett *et al.*, 2012).

En el Caribe mexicano se localiza Akumal, uno de los destinos con arrecife más visitados, que inició actividades turísticas desde principios de los 60s, una década antes del proyecto de desarrollo de la Riviera Maya y actualmente recibe en promedio 205,000 turistas al año (Pérez y Carrascal, 2000; Dupont y Thomas, 2004; Navarrete, 2012; Aranda, 2016). Este sitio presenta una gran formación arrecifal en términos de las estructuras coralinas que ahí se han desarrollado (Jordán, 1993; Garza, 1999) y hasta 1995 presentaba una cobertura coralina promedio de 32% (Gutiérrez, *et al.*, 1995), sin embargo en 2010, Garza reportó un estado de condición crítico basado en indicadores bentónicos. Aunque diversos estudios se han realizado en este sitio, la mayoría han sido enfocados en los componentes bentónicos, mientras que la información publicada sobre la comunidad íctica es más escasa, desactualizada y carente de un enfoque comunitario, además de desconocerse las relaciones actuales entre la ictiofauna y el hábitat (Steneck y Lang, 2003, Roy, 2004, Alva, 2007; Rosas *et al.*, 2007). En dicho contexto y teniendo en cuenta la misión de generar y contribuir con información útil para el manejo de la zona costera, particularmente del Caribe mexicano, el presente estudio tiene como objetivo analizar la estructura comunitaria de los peces arrecifales de Akumal y su relación con algunas características del hábitat (cobertura bentónica, complejidad topográfica, profundidad e Índice de Estructura Arrecifal) en tres temporadas climáticas (secas, lluvias, nortes), a fin de tener un panorama más amplio sobre el estado de conservación del arrecife, dada la importancia de algunas especies de peces como indicadoras de procesos ecológicos y efectos antropogénicos.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. Cobertura bentónica

La cobertura bentónica se suele clasificar en grupos funcionales e incluye a los sustratos inertes y organismos vivos sésiles, dichos organismos se caracterizan por carecer de locomoción y habitar en el fondo de los cuerpos acuáticos (Cifuentes et al., 2003), en este caso de los arrecifes coralinos.

Garza (2010), propuso 8 grupos funcionales para la identificación de organismos arrecifales bentónicos y sustratos inertes en el Caribe mexicano:

Tabla 1. Descripción de los grupos funcionales considerados en la identificación de organismos bentónicos y sésiles. Basada en la propuesta de Garza (2010).

Grupo funcional	Características
Corales escleractinios	Este grupo pertenece al orden Scleractinia de la clase Anthozoa (filo Cnidaria) y está compuesto por todos los corales que depositan carbonato de calcio para formar sus esqueletos (coralitos), se caracterizan por ser los principales constructores de la estructura arrecifal. Dicha estructura la conforman mayoritariamente representantes de la familia Acroporidae, Poritidae, Faviidae, Pocilloporidae, Merulinidae, Mussiidae y Fungiidae (Allemand <i>et al.</i> , 2004; Morgan y Kench, 2012).
Octocorales	Pertenecen a la subclase octocorallia de la clase Anthozoa, pero a diferencia de los corales escleractinios, la mayoría de los octocorales no depositan un esqueleto rígido de carbonato de calcio, por lo que no contribuyen a la acreción arrecifal. Tienden a adherirse a estructura formada por los corales escleractinios o a otros sustratos; este grupo es el mayor componente de la fauna béntica en muchos arrecifes coralinos (Berntson <i>et al.</i> , 2001; Fabricius, 2011).
Hidrocorales	Son organismos coloniales que pertenecen a la clase Hydrozoa (filo Cnidaria). Al igual que los corales escleractinios secretan carbonato de calcio, sin embargo sus pólipos se diferencian por poseer funciones especializadas; además su contribución a la formación arrecifal es menor que la de los corales

	<p>escleractinios. Existen dos familias representantes, Milleporidae (corales de fuego) y Stylasteridae (corales de encaje) (Humann y DeLoach, 2002).</p>
Esponjas	<p>Son animales del filo porífera carentes de órganos o tejidos verdaderos con una gran diversidad de formas de crecimiento. Este grupo brinda algunos beneficios al arrecife coralino, como filtrar la columna de agua, proveer alimento a otros organismos como tortugas, peces ángel y nudibranquios, protege las superficies carbonatadas que carecen de tejido coralino de organismos excavadores, etc., sin embargo algunas formas de crecimiento erosionan las estructuras coralinas sobre las que se adhieren y favorecen el desprendimiento del tejido coralino vivo (Wulff, 2011).</p>
Zoántidos y tunicados	<p>Los zoántidos también pertenecen a la clase Anthozoa, pero se agrupan dentro de otro orden (Zoantharia), pueden encontrarse solitarios o formar colonias de pólipos incrustantes que crecen como tapetes sobre corales muertos, esponjas u otros sustratos duros. No contribuyen a la acreción arrecifal (Sinniger <i>et al.</i>, 2005; Campbell y Dawes, 2007). Los tunicados bentónicos son organismos del filo Chordata, solitarios o coloniales que se fijan al sustrato (Humann y DeLoach, 2002).</p>
Algas	<p>Son un grupo parafilético de organismos protistas con crecimiento unicelular o colonial, de tamaño micro y macroscópico, estas últimas son parecidas a las plantas marinas. Son las responsables de la mayoría de la producción primaria en el océano y para fines de la evaluación de cobertura, se separan en: macroalgas (Phaeophyta, Rhodophyta, Chlorophyta); algas calcáreas articuladas (genero <i>Halimeda</i>); Algas filamentosas (Phaeophyta y Rhodophyta); algas calcáreas rojas (Rhodophyta); y algas coralinas incrustantes (Rhodophyta) (Garza, 2010; Littler y Littler, 2011). El desarrollo de macroalgas se ve favorecido por el incremento de nutrientes en la columna de agua (contaminación), lo que aumenta su abundancia y les brinda ventaja sobre los corales en la competencia por el espacio, ventaja que se favorece ante la disminución de los peces herbívoros a causa de la sobre pesca y otros factores como la pérdida de hábitat (Done, 1992; McCook <i>et al.</i>, 2001). Por otra parte las algas coralinas articuladas contribuyen al depósito de carbonato de calcio, mientras que las algas coralinas incrustantes actúan como cementante de los depósitos de carbonato de los corales, favoreciendo el asentamiento de las larvas</p>

coralinas y la recolonización, así como micro-hábitats para pequeños invertebrados (Goreau, 1963; Littler y Littler, 2011).

Pastos marinos Son angiospermas marinas pertenecientes al super orden Alismatiflorae. Forman praderas extensas que crecen sobre el sustrato arenoso en aguas someras y están generalmente asociados a manglares y arrecifes coralinos (den Hartog y Kuo, 2006; Mateo *et al.*, 2006). Por su alta productividad brindan alimento a tortugas marinas, erizos de mar, peces, etc. Además desempeñan varias funciones ecológicas como guardería de varias especies de peces y crustáceos, remueven nutrimentos de la columna de agua, favorecen la estabilización del sedimento, etc. (Short y Coles, 2001; Green y Short, 2003).

Sustratos inertes Sustrato que carece de organismos vivos a simple vista y se subdivide en arena (grano grueso); sedimento fino (arcillas y lodo); pavimento calcáreo o roca (sustrato carbonatado desnudo); pedacería o cascajo (pedazos de coral muerto no reciente); y coral muerto reciente (se alcanza a apreciar los detalles del esqueleto y en ocasiones el tipo de lesión que lo daño) (Garza, 2010).

Uno de los métodos empleados para caracterizar la cobertura bentónica es la filmación de video-transectos, que fue propuesto en los 90's para muestrear arrecifes coralinos en Estados Unidos de América y en Australia, por autores como Aronson y Swanson (1997) y Osborne y Oxley (1997); quienes validaron su eficacia para detectar diferencias significativas entre arrecifes con diferencias en porcentaje de coberturas coralinas $\geq 3\%$, con un mínimo de 10 puntos por cuadro. También Houk y VanWoesik (2006) establecieron que filmar la comunidad bentónica en transectos de 50 m de longitud, utilizando entre 40 y 60 cuadros por video (pausas) y entre 10 y 15 puntos por cuadro para estimar la cobertura o riqueza coralina, provee datos consistentes y con mayor poder de resolución estadística que filmar sobre longitudes menores (35 m o 15 m) utilizando más cuadros y/o más puntos. Variantes del método de video-transecto (diferente longitud de transecto o de número de cuadros o de puntos) han sido utilizados para caracterizar la comunidad bentónica en el Caribe y Golfo de México desde los 90's, por ejemplo en Boca Paila, el arrecife de Mahahual, el arrecife de Akumal anteriormente, el arrecife de Alacranes, entre otros; dando como resultado datos de alta calidad, útiles para el tipo de investigación aquí

propuesta (-Cáceres, 1998; Maldonado, 1998; Garza, 1999; Garza y Arias ,1999; Membrillo, 1999; Santos, 2002;, Hernández, 2004- citados en Garza 2004, Garza et al., 2004).

El área proporcional de cada grupo bentónico se reporta como un porcentaje en función del resto de los grupos, incluyendo sustratos inertes (McField y Kramer, 2007; Garza 2010). Debido a que los organismos bentónicos se ven fuertemente influenciados por variables ambientales y efectos antropogénicos (Arocena, 1996; Díaz *et al.*, 2004), algunos son utilizados como indicadores del estado de condición de los arrecifes coralinos, siendo la cobertura de corales y de macro-algas, de los más empleados (McField y Kramer, 2007; Garza *et al.*, 2011; Arias y Acosta, 2012; HRI, 2012). Así mismo, por la estructura arrecifal que brindan los corales escleractinios, su cobertura bentónica es uno de los factores más influyentes en la estructura comunitaria de los peces (Núñez y Arias, 1998; Alvarez, 2004; Alva, 2007).

La complejidad topográfica, es otra característica importante de los arrecifes, conferida principalmente por los esqueletos calcáreos producidos por los corales hermatípicos (Gladfelter *et al.*, 1978; Morgan y Kench, 2012). Zawada (2011), la define como el arreglo o disposición tridimensional de las características estructurales sobre la superficie del fondo marino que puede ser estimada de perfiles verticales del relieve superficial (Luckhurst y Luckhurst, 1978; Zawada, 2011). Dicha complejidad influye en las características físicas, químicas y biológicas del ecosistema, razón por la cual es utilizada como un indicador del estado de condición de los arrecifes coralinos (Almany, 2004; Walker *et al.*, 2009; Zawada, 2010, 2011).

2.2. Peces arrecifales

La caracterización de los peces arrecifales como grupo ha sido abordada por varios autores. Bellwood (1988), los caracterizó basándose en el grado de asociación con el arrecife, en términos del rol del arrecife como fuente de alimento o refugio. Choat y Bellwood (1991), los caracterizaron como un grupo que presenta una alta diversidad específica y morfológica; en su mayoría perciformes; con cuerpos que presentan compresión lateral y modificaciones estructurales que favorecen la flotabilidad, la orientación, la alimentación y la digestión; así como ciclos de vida donde generalmente las fases adulta y juvenil relativamente sedentarias

alternan con las fases de larvas y juveniles móviles. Los autores resaltaron la abundancia numérica de las familias Labridae, Pomacentridae, Chaetodontidae y Acanthuridae. En 1996, Bellwood estableció una lista de las familias de peces arrecifales que podrían encontrarse en cualquier arrecife independientemente de su ubicación geográfica, que incluía a Acanthuridae, Apogonidae, Blenniidae, Carangidae, Chaetodontidae, Holocentridae, Labridae, Mullidae, Pomacentridae, y Scaridae. De las cuales Labridae y Pomacentridae mostraban la mayor riqueza específica. Por su parte, Sale (1991, 2002), aplicó el término para taxa característicos que se encuentran sobre los arrecifes coralinos. Mientras que Bellwood (1998), argumentó que sería mejor limitar su definición al hábitat arrecifal y no a familias taxonómicas características. Para fines prácticos, en este trabajo se tomará en cuenta la propuesta de Bellwood de 1998.

El término comunidad en el sentido más amplio y comúnmente conocido, hace referencia al conjunto de especies que interactúan entre si y con el ambiente en un área determinada (Smith y Smith, 2007). Sin embargo con fines prácticos, muchos investigadores usan este término para definir un subconjunto de especies de interés (Bohnsack y Bannerot, 1986; Jackson, 1992; Pérez *et al.*, 1996; Núñez y Arias, 1998; Sandin, *et al.* 2008), generalmente, relacionadas taxonómicamente, por el uso que hacen de los recursos o por su respuesta al ambiente (i.e. peces, aves, hormigas, corales, etc.) (Smith y Smith, 2007). En este sentido la estructura de una comunidad se define por la riqueza de especies, su abundancia, biomasa, especies dominantes, grupos tróficos, otros grupos funcionales, por su distribución y por su persistencia temporal (Marcinkevage, 2007; Smith y Smith, 2007).

Existen varios métodos para caracterizar la comunidad de peces, los cuales se pueden agrupar en dos tipos: los métodos de captura que generalmente involucran muestreos destructivos y los métodos observacionales no destructivos, entre los que se incluyen los censos visuales. Este método fue implementado desde los 50's pero con mayor importancia y éxito desde los 80's (Brock, 1954; Sale y Douglas, 1981; Kimmel, 1985; Russ y Alcala, 1989); actualmente es muy utilizado en evaluaciones de comunidades arrecifales con fines de investigación y programas de monitoreo, por proveer información rápida sobre la riqueza específica, abundancia, tallas, biomasa y distribución de estos organismos, además en relación al método de captura, su costo es inferior y no es destructivo (Halford y Thompson, 1994; Bortone *et al.*, 2000; Samoily y

Carlos, 2000). En la zona del Caribe Mexicano y Golfo de México ha sido implementado con éxito (Nuñez y Arias, 1998; Núñez *et al.*, 2005; Arias *et al.*, 2011). Sin embargo se reconocen algunas desventajas en relación a la identificación y conteo de especies crípticas, de hábitos nocturnos, así como de etapas juveniles de algunas familias (p.e. Haemulidae, Pomacentridae, Scaridae) (Brock, 1982; Halford y Thompson, 1994; Willis, 2001; Pelletier *et al.*, 2011).

Se ha observado que los censos visuales tienden a subestimar la abundancia real de peces en un área determinada, lo que afecta también la estimación de la biomasa. Sin embargo, de acuerdo a Bellwood y Alcala (1988) y Ackerman y Bellwood (2000), la magnitud en que se subestima la abundancia es mayor y más variable, dependiendo de la talla mínima establecida para realizar los conteos y estimación de talla. Ackerman y Bellwood (2000), realizaron censos visuales y capturas de peces en un arrecife de la Gran Barrera Australiana para calcular la diferencia entre la abundancia y biomasa registrada entre ambas técnicas. En general, los conteos visuales registraron hasta 50% menos individuos (en peces <5 cm), mientras que la biomasa se subestimo solo en 1%. Este resultado se atribuyó a que la mayoría de los individuos que son contados a partir de las capturas pero que no son contados en los censos visuales, son de tallas chicas (<5 cm). Esta categoría de talla representó el 9.7% y 10.7% de la biomasa en los censos visuales y conteos de peces capturados respectivamente, una diferencia de 1% en biomasa entre ambos métodos.

La caracterización de las comunidades ícticas con un enfoque de grupos funcionales permite analizar patrones e interacciones agrupando especies no emparentadas taxonómicamente pero que por sus características desempeñan la misma función en el arrecife (Matthews, 1998), en este caso enfocado a las dietas de los peces identificados. Se han propuesto diversas categorías de grupos funcionales con base en la dieta y hábitos; en el presente trabajo se seguirá la categorización de Randall (1967), que incluye 8 grupos: herbívoros detritívoros, omnívoros, zooplanctívoros, depredadores de animales sésiles, depredadores de invertebrados con concha, carnívoros generalistas, depredadores de ectoparásitos y piscívoros. Esta categorización se basa en los principales hábitos alimenticios reportados a partir de la revisión del contenido de 5,526 estómagos de 212 especies de peces arrecifales y costeros. Ha sido ampliamente usada y por lo tanto los resultados son comparables. Existen otras clasificaciones con base en la dieta, que

generalmente incluyen entre 3 y 9 grupos tróficos, dependiendo del objetivo de la investigación y la información disponible sobre hábitos alimenticios (Gladfelter y Gladfelter, 1978; Lowe, 1987; Kulbicki et al., 1994; Bozec et al., 2005; Clark *et al.*, 2009).

2.3. Peces arrecifales y su relación con el hábitat

La relación de los peces arrecifales con el hábitat ha sido objeto de estudio desde los años 70 y se ha demostrado que las condiciones ambientales particulares de los arrecifes proveen a los peces de hábitat, alimento, refugio contra depredadores, etc. De modo que las variaciones espacio-temporales en el hábitat arrecifal moldean de forma directa e indirecta la estructura comunitaria de la ictiofauna (Pratchett *et al.*, 2012). Esto se refleja en el uso del espacio en un arrecife, siguiendo por ejemplo las diferencias entre las zonas arrecifales (Lowe 1987; Chabanet y Letourneur, 1995; Núñez y Arias, 1998; Bergman *et al.*, 2000).

Lowe (1987), describió las características generales de cuatro zonas de un arrecife típico y los peces que se podrían encontrar ahí, debido a las fluctuaciones en la temperatura, salinidad, profundidad, la marea, las corrientes, la complejidad topográfica, la disponibilidad de alimento, la diversidad y cobertura coralina, etc. Núñez y Arias (1998), encontraron que los mejores descriptores para la composición y abundancia específica de peces de tres arrecifes del Caribe mexicano (Boca Paila, Tampalam y Mahahual) fueron en orden de importancia la complejidad topográfica, profundidad, porcentaje de coral incrustante y el relieve vertical.

La complejidad estructural puede afectar la riqueza específica, abundancia y la distribución espacial de los peces, al reducir la depredación y competencia por recursos, permitiendo una mayor eficiencia del espacio disponible para refugio, interacciones y desarrollo de varias etapas del ciclo de vida en un mismo sitio (Risk, 1972; Luckhurst y Luckhurst, 1978; Nuñez y Arias, 1998). Friedlander y Parrish (1998), encontraron que en general en un arrecife de Hawaii, la composición del ensamblaje de peces, la composición por grupos funcionales y por grupos por movilidad tendió a ser más alta en sitios con mayor complejidad estructural (volumen de oquedades como refugio) y topográfica, relación que se incrementaba a mayor profundidad. Kuffner *et al.* (2007), también reportaron una relación positiva entre la abundancia y riqueza de

especies con la complejidad topográfica en parches arrecifales del Parque Nacional Biscayne, en Florida. Luckhurst y Luckhurst (1978), encontraron que la complejidad topográfica influye en la distribución de peces de tallas grandes, en las Antillas Neerlandesas.

En combinación con la profundidad, la complejidad topográfica puede afectar tanto la riqueza como la abundancia de peces, ya que las estructuras tridimensionales con gran número de oquedades reducen la depredación y competencia por recursos, permitiendo una mayor eficiencia del espacio disponible para refugio, interacciones y desarrollo de varias etapas del ciclo de vida en un mismo sitio (Núñez y Arias, 1998; Alamany, 2004; Alva, 2007; Walker *et al.*, 2009). McGehee (1994), encontró que en un arrecife en Puerto Rico, la profundidad tiene una influencia en la abundancia de peces específico-dependiente: en el caso de *Ophionnius atlanticus*, *Stegastes dorsopunicans*, *Thalassoma bifasciatum*, *Microspathodon chrysurus*, *Acanthurus coeruleus*, *Acanthurus chirurgus*, *Malacoctenus macropus*, la abundancia disminuyó conforme aumentó la profundidad, pero en el caso de *Stegastes planifrons*, *Holocentrus rufus*, *Stegastes leucostictus*, *Stegastes patitus* y *Stegastes variabilis* la abundancia aumento a mayor profundidad.

Munday *et al.* (2008), estimaron que cerca del 9% de las especies de la Gran Barrera Arrecifal tienen una dependencia directa con los corales, de tal forma que las alteraciones al sistema arrecifal afectan a la comunidad de peces. Como ejemplo de esta relación, en la isla de Irimote, Japón, se reportó una disminución de un 76% de especies de peces tras la pérdida masiva de cobertura coralina por el aumento de la población de la estrella de mar “corona de espinas” (Sano *et al.*, 1987). Pratchett (2005), reportó que los peces *Chaetodon spp.* que se alimenta de pólipos de corales duros, exhiben rápidas caídas en su abundancia tras una disminución de cobertura coralina. Otras especies muy afectadas por la pérdida de coral son las damiselas, los peces ángel y los góbidos (Pratchett *et al.*, 2012).

Las características ambientales influyen sobre la comunidad de peces, al mismo tiempo que estos desempeñan funciones ecológicas importantes para la estructura y resiliencia de estos ecosistemas. Por ejemplo, los peces herbívoros han sido fundamentales a lo largo de la historia de los arrecifes coralinos. La diversificación de linajes de peces (durante el cenozoico) se dio antes de la gran diversificación y proliferación de los arrecifes escleractinios modernos y se ha

sugerido que posiblemente la composición béntica haya sido moldeada por los peces, vía supresión de las macro-algas por herbivoría, lo que les daría ventaja a las algas coralinas y a los corales para proliferar bajo menor competencia y así desarrollarse en aguas oligotróficas (Bellwood y Wainwright, 2002). En este escenario, la función de los herbívoros es controlar el desarrollo de algas, previniendo o desacelerando cambios de dominancia de corales por algas, determinando patrones de sucesión en la comunidad bentónica (Lewis, 1985; Fox y Bellwood, 2008; Mumby, 2009).

Los escáridos (peces loro) son de las especies con mayor intensidad de ramoneo entre los herbívoros y en el Caribe pueden llegar a representar hasta el 80% de la biomasa de este grupo, que también incluye especies de la familia Acanthuridae, Kypdosidae y Pomacentridae (Mumby, 2009). En el Caribe, a finales del siglo XX las especies más abundantes fueron *Sparisoma viride*, *S. aurofrenatum*, *Scarus croicensis*, y en el Indo-Pacífico *S. rivulatus*, *Chlorurus sordidus*, *S. globiceps*, entre otras (Sale, 2002). Se ha propuesto que el ramoneo de los peces loro facilita el reclutamiento coralino, pues al ramonear algas aclaran y mantienen espacios en el sustrato para el establecimiento de plánulas de coral, además de impedir el establecimiento de algas gruesas que atrapan y retienen sedimento aumentando la mortalidad de las plánulas que ya se han asentado. Se ha estimado que los herbívoros pueden remover entre el 20% y 90% de la producción diaria de la comunidad algal (Fox y Bellwood, 2007; Mumby, 2009). Por su importancia en el arrecife, la talla de distintas especies de peces loros ha sido propuesta como indicador de efectos por pesca en algunas zonas del Caribe (Vallès *et al.*, 2015).

Los peces carnívoros pueden favorecer la prevalencia de corales al limitar el incremento de peces u organismos que se alimentan de corales y/o que esparcen enfermedades (Bone y Moore, 2008; Raymundo *et al.*, 2010; Froese y Pauly, 2011). Además los carnívoros de tallas chicas se alimentan de tejido dañado o enfermo, así como de parásitos externos, lo que les ha caracterizado como peces limpiadores (p. e. Labridae) que mantienen saludables a otras especies (Pratchett *et al.*, 2012).

Los peces coralívoros se alimentan de pólipos, mordiendo la superficie coralina y removiendo material calcáreo actuando como bio-erosionadores, contribuyendo de forma natural a la

producción de sedimento, la modificación del hábitat y la formación de playas de origen calcáreo (Glynn, 1997). Los peces mariposa son de los más representativos en este grupo (Chaetodontidae). También se ha demostrado que *Chaetodon plebeius* detiene progresivamente la enfermedad de la banda negra sobre *Acropora muricata*, que en ausencia de esta especie de pez se esparce rápidamente (Pratchett *et al.*, 2012).

Poblaciones numerosas de peces, por ejemplo de damiselas (familia: Pomacentridae) pueden favorecer el crecimiento de las colonias de *Pocillopora damicornis* que habitan, debido al aporte de nutrientes por la excreción *in situ* (Pratchett *et al.*, 2012). Sin embargo dado el *statu quo* de los arrecifes, se ha propuesto que la actividad de cultivar jardines algales realizada por las damiselas genera impactos negativos significativos sobre el tejido coralino (Roberts, 1993). Roy (2004) propuso que en Akumal la pérdida de grandes carnívoros pudo haber permitido el incremento en el número de damiselas y por lo tanto el aumento de los tapetes algales cultivados sobre los corales, así como la muerte del tejido coralino en sus territorios.

Como describe Hixon (2015), peces, corales y algas marinas, juegan un rol muy importante en el arrecife, donde estos tres elementos tienen fuertes efectos entre sí y sobre el resto de los componentes, principalmente los bentónicos, por lo cual son un importante triángulo interactivo sobre la salud de arrecife. La alteración directa o indirecta sobre alguno de estos componentes, afecta toda la interacción, pudiendo derivar en cambios de fase, donde tras la pérdida de cobertura coralina generalmente las macro-algas ganan terreno, factores como la sobrepesca (reducción de la herbivoría), el incremento en los nutrientes en la columna de agua, la mortalidad continua de tejido coralino y la proliferación de algas resistentes a la herbivoría, favorecen la continuidad de la dominancia de las algas sobre los corales, de tal forma que continúen a lo largo del tiempo constituyendo estados estables alternativos, resistentes a ser revertidos (Beisner *et al.*, 2003; Hixon, 2015).

Algunas características del hábitat bentónico y de la comunidad de peces arrecifales como la complejidad topográfica, el porcentaje de cobertura coralina y de otros organismos bentónicos, la riqueza específica, abundancia y biomasa de peces (principalmente de herbívoros y de importancia comercial), así como las condiciones fisicoquímicas registradas en la columna de

agua y sedimentos, son indicadores utilizados para establecer el estado de condición de los arrecifes por diversos investigadores y organizaciones como: The Great Barrier Reef Park Authority and the Marine Monitoring Program, The International Coral Reef Research and Monitoring Center, Healthy Reef Initiative (McField y Kramer, 2007; Garza, 2010; HRI, 2012). Por ejemplo, Kramer *et al.* (2015), reportaron recientemente el estado de condición general del SAM como regular, con base en cinco niveles (entre muy bueno y crítico) de cuatro indicadores (tabla 21): cobertura coralina, cobertura algal, biomasa de peces comerciales clave y biomasa de peces herbívoros clave. Por una parte la cobertura algal promedio en el SAM fue 23% y la cobertura coralina promedio fue inferior a 20%; la biomasa de peces herbívoros clave (escáridos y acantúridos) fue 2,605 g/100m², es decir regular, mientras que la biomasa de peces comerciales clave (meros y pargos) fue 1,023 g/100m², también regular. Por otra parte, el Caribe mexicano también registró una condición regular en general; la cobertura coralina promedio fue 14% y la cobertura algal promedio fue 18%, mientras que la biomasa de peses herbívoros clave fue 1,952 g/100m² (regular) y la biomasa de peces comerciales clave fue 1,387 g/100m² (buena) (HRI, 2012; Kramer *et al.*, 2015).

Así mismo, un estudio publicado en 2003 (Pandolfi *et al.*, 2003), reportó que de 14 arrecifes estudiados en todo el mundo, el 100% había sufrido algún grado de degradación mucho tiempo antes del inicio del estudio sistemático de los arrecifes coralinos en los años 50's (i.e. entre 1500 y 1800); década a partir de la cual y hasta finales de los 90's, se documentó una degradación en los arrecifes a nivel mundial de entre 30% y 80%, sin contar los casos de arrecifes extintos (Jackson, 1997; Pandolfi *et al.*, 2003). Posteriormente, la Red Global de Monitoreo de Arrecifes Coralinos informó que hasta 2008, alrededor del mundo se había perdido aproximadamente 19% del área cubierta por arrecifes coralinos y que 15% más podría perderse en los siguientes 10 o 20 años.

3. ANTECEDENTES

3.1. Estudios ícticos y de grupos bentónicos realizados el arrecife de Akumal.

Se han reportado 393 especies de peces arrecifales para la costa de Quintana Roo, observadas en formaciones arrecifales y zonas contiguas, entre las que destacaron las familias Serranidae, Ophichthidae, Carangidae, Gobiidae y Labrisomidae por su abundancia (Schmitter *et al.* 2000).

En 1993, Gutiérrez *et al.* (1995), realizaron la primer caracterización de la ictiofauna arrecifal de Akumal y otros nueve arrecifes cercanos en las costas de Quintana Roo, siguiendo una metodología específica para tales propósitos, comparable a los métodos utilizados actualmente (mediante censos visuales en transectos de 20 m de longitud). Los autores reportaron 164 especies de peces arrecifales censadas desde Punta Petempich hasta Tulum, donde las familias más abundantes fueron: Acanthuridae, Chaetodontidae y Pomacentridae. Los autores también caracterizaron la comunidad de corales escleractinios de Akumal, reportando una cobertura coralina promedio de 32% y una cobertura algal de 36.9% en general.

Entre 1997 y 1998 Garza (1999), realizó un análisis del estado de condición del arrecife de Akumal y otros tres sitios del Caribe (Mahahual, Tampalam y Xcalak), así como su relación con las actividades antropogénicas; reportó que el arrecife de Akumal era un sitio de crecimiento antiguo (i.e. grandes colonias, poca diversidad), perturbado, con alta cobertura algal, baja cobertura coralina y alta influencia antropogénica (reflejado en el alto nivel de nutrientes del sistema), con un estado de condición inferior al del arrecife de Tampalam y Mahahual, pero superior al de Xcalak.

Steneck y Lang (2003), realizaron una evaluación del arrecife de Akumal antes (1997) y después (1999) de un evento de incremento de temperatura superficial en 1998. Encontraron que la condición del arrecife se vio disminuida tras dicho evento por blanqueamiento coralino (que afectó <3% de los corales pétreos), aumento de mortalidad parcial reciente de colonias, aumento en la abundancia relativa de macro-algas (de 25% a 44%) y aumento de colonias afectadas por la enfermedad de la banda blanca; además estimaron una tasa de herbivoría de 175 mordidas/m²/h

(considerando acantúridos, escáridos y la especie *Microspathodon chrysurus*) y reportaron una baja abundancia de peces (26.1 ind/100m²), la familia Scaridae fue la más abundante.

Entre 1998 y 2000, Roy (2004), evaluó la condición de los corales pétreos del área de Akumal. El autor encontró que la cobertura coralina viva, su densidad y la exposición periférica relativa entre colonias coralinas y tapetes de césped alga-sedimento presentan una relación inversa con el gradiente de sedimentación a 13 m de profundidad. Reportó que desde 1990 la cobertura coralina había disminuido hasta 50% en dos sitios del arrecife, debido principalmente al brote de la enfermedad de la plaga blanca ocurrido entre 1998 y 2000. Además estimó como bajas las abundancias de carnívoros y herbívoros sugiriendo una posible relación con la numerosa presencia de tapetes algales de los pomacéntridos registrados.

En 2001 Alva (2007), realizó censos visuales de peces y organismos bentónicos; obtuvo una lista de especies de peces típicas (de acuerdo al índice de Importancia Relativa), las cuales se agrupaban dentro de cinco familias, Acanthuridae, Haemulidae, Labridae, Pomacentridae y Scaridae. Además determinó que en el arrecife de Akumal que la cobertura coralina, la temperatura, los pastos marinos y el nivel de oxígeno disuelto fueron las principales variables explicativas sobre las asociaciones de los peces arrecifales. También encontró que la abundancia de los pomacántidos se distribuyó en relación inversa a la profundidad y que la abundancia general de este grupo varió entre temporadas climáticas (nortes, secas y lluvias).

En 2004, Garza re-evaluó el estado de condición de Akumal y lo caracterizó como estresado y proclive a la degradación, con una cobertura algal de 24.76% (principalmente de pardas y filamentosas) que alcanza el 60% en algunos sitios y alta proporción de coral muerto reciente.

Núñez *et al.* (2005), realizaron un estudio en la costa de Quintana Roo en 13 arrecifes entre los que se incluyó el de Akumal; identificaron 183 especies de peces arrecifales y determinaron que la familia Labridae, Scaridae, Pomacentridae y Acanthuridae fueron las mejor representadas. Los autores determinaron que existen diferencias en la comunidad de peces arrecifales entre zonas geomorfológicas (i.e. laguna, terraza y pendiente arrecifal) y que las actividades humanas influyen negativamente en la comunidad, principalmente en la zona de laguna.

Garza *et al.* (2011), presentaron un reporte actualizado del estado de condición del arrecife de Akumal, que concluyó que desde el 2004 la cobertura de macro-algas aumentó 10%, mientras que la cobertura de corales escleractinios disminuyó un 4%. Además incluyeron una caracterización de la comunidad de peces arrecifales, en la que reportaron 81 especies y 22 familias, siendo Pomacentridae y Scaridae las de mayor abundancia; también encontraron que el grupo de herbívoros-detritívoros fue el más abundante (24%) seguido por los depredadores de animales con concha (21%) y los carnívoros generalistas (15%). Finalmente definieron el estado de condición del arrecife como “crítico” basándose en la baja riqueza de especies coralinas, baja cobertura coralina (10%), dominancia de macro-algas (37%), baja presencia de corales raros, dominancia de especies oportunistas y alta mortalidad de tejidos.

Swaempoel (2015), encontró que en la bahía de Akumal, especies de damiselas (genero: *Stegastes*) facilitan la expansión de jardines algales sobre colonias de corales como *O. annularis*, y disuaden por su comportamiento territorial, a otras especies de herbívoros ramoneadores de algas, de alimentarse sobre sus territorios en la laguna. Sin embargo menciona que la abundancia de los depredadores de damiselas y de los herbívoros ramoneadores (familia: Scaridae; Labridae) es baja en la laguna y por lo tanto posiblemente insuficiente para ramonear y reducir significativamente la cobertura de algas en los jardines de las damiselas.

Los estudios sobre la comunidad íctica del arrecife de Akumal han sido pocos en comparación a los realizados sobre la comunidad bentónica, sin embargo existen dos reportes del Centro Ecológico Akumal, que indican una disminución del 60% en la abundancia general de las especies de peces y una disminución del 50% en la biomasa de las especies de interés comercial desde finales de los años 70s (Figueroa y Penié, 2013; Penié, *et al.*, 2014), década en que se impulsó oficialmente el desarrollo turístico-urbano en la región (Pérez y Carrascal, 2000; Dupont y Thomas, 2004).

Es necesario analizar y actualizar la información sobre la comunidad de peces teniendo en cuenta el factor temporal, ya que acerca de estas variaciones solo existe el trabajo de Alva (2007).

4. OBJETIVOS

General:

Analizar la estructura comunitaria de los peces arrecifales de Akumal y su relación con algunas características del hábitat (cobertura bentónica, complejidad topográfica, profundidad e Índice de Estructura Arrecifal) en tres temporadas climáticas (secas, lluvias, nortes).

Particulares:

- Caracterizar el hábitat arrecifal de Akumal con base en la cobertura bentónica, la profundidad, la complejidad topográfica, profundidad y el Índice de Estructura Arrecifal, en tres temporadas climáticas.
- Caracterizar la estructura comunitaria de los peces arrecifales de Akumal con base en la riqueza específica, abundancia y biomasa, en tres temporadas climáticas.
- Analizar la relación entre la comunidad de peces arrecifales y las variables del hábitat consideradas.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El arrecife de Akumal se localiza en la costa este del estado de Quintana Roo, México (Fig.1), forma parte del SAM, que abarca un conjunto de arrecifes bordeantes de aproximadamente 1,000 km de largo, que se extienden desde el noreste de la Península de Yucatán, México, hasta las Islas de la Bahía, Honduras (García *et al.*, 2006).

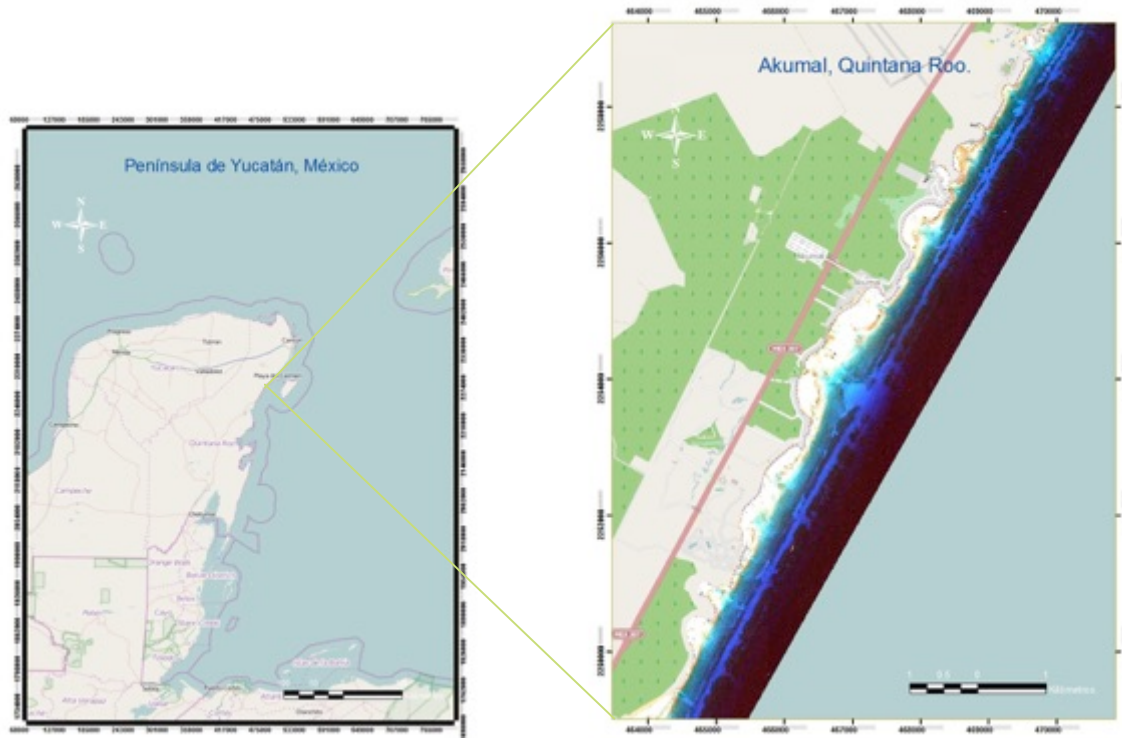


Fig. 1. Área de estudio. Península de Yucatán (izquierda) y arrecife de Akumal (derecha), Quintana Roo, México.

La morfología del arrecife Akumal ha sido descrita anteriormente, caracterizándola como una morfología típica de arrecifes bordeantes con estructuras altamente desarrolladas. Presenta un sistema de lagunas arrecifales con alta complejidad morfológica (con caletas y bahías), con presencia de extensos pastizales marinos, arena, roca caliza descubierta, pedacería y algas verdes, con aportes de agua dulce puntuales (Yalkú y Yalkuító) y difusos (Chemuyil, Bahía Principe, Akumal Sur, Akumal Norte, Media Luna, Catamarán). La zona del arrecife anterior presenta parches coralinos lagunares dominados por *O. annularis* y *Agaricia tenuifolia*, así como

arenales y camas de pasto marino y algas. La cresta arrecifal está bien delineada y dominada por colonias de *A. palmata*, en diversos estados de conservación. El arrecife posterior presenta zonas de transición dominadas por pavimento calcáreo, canales de arena y macizos, y canales más profundos (hasta 50m), en esta zona domina *O. faveolata*. La pendiente arrecifal presenta dos escalones y la riqueza coralina es superior en el segundo (34 especies). En contraste con las lagunas, el frente y la pendiente arrecifal presentan mayores coberturas de coral pétreo, octocoral y esponjas, que incrementan conforme la pendiente generalmente hasta los 25 m de profundidad (Jordán 1979, Garza 2004).

Otros aspectos ambientales

El clima dominante de la región es el Ax'(w1)w'' o cálido sub-húmedo intermedio con lluvias uniformemente repartidas, con tendencia a presentarse principalmente en verano, alto porcentaje de lluvia invernal y canícula. La precipitación media anual va de 1500 a 2000 mm y la temperatura media anual oscila entre 24 y 26 °C. (García, 1988, 1998).

Los vientos predominantes son del sureste y este, con alta incidencia de vientos de norte entre otoño e invierno. La temperatura media anual del agua es de 27.5°C, con la media mensual más baja de 25.6°C en enero, y la más alta de 27.5°C en agosto (Jordán, 1979). La dirección predominante de las corrientes fuera de las lagunas costeras es suroeste, con algunos eventos invertidos en dirección norte. La velocidad de corriente dentro de la columna de agua es más fuerte que la superficial, principalmente en mayo y septiembre con valores entre 0.2 m/s y 0.4 m/s, siendo más débiles en junio y agosto. El oleaje del sitio registra valores máximos de 3 m y valores promedio entre 0.1 y 1m de altura, en periodos de 6 a 7 segundos (de la Lanza, 2006).

Por la naturaleza kárstica de la de la Península de Yucatán, en esta región no existen ríos superficiales. El agua del acuífero es transportada al mar a través de los ojos de agua (fuentes naturales de agua que emerge del subsuelo) y por filtración por pequeñas fisuras (Barrera y Namihira, 2004; Amigos de Sian Ka'an *et al.*, 2009; CONAGUA, 2011).

Se han identificado tres temporadas climáticas para esta zona: secas, lluvias y nortes:

- Secas abarca desde marzo a principios de junio; se registra mayor insolación, evaporación y ausencia o déficit notable de precipitación, entre 16 mm y 60 mm (Vidal, 2005; OMM, 2012).
- Lluvias abarca de junio a octubre (pudiendo prolongarse hasta noviembre). La precipitación varía entre 800 a 2000 mm, principalmente en dirección norte-sur y oeste-este de la península, entre Playa del Carmen y Xcalak, en una franja costera de 35 km de ancho (INEGI, 2012).
- Nortes abarca de noviembre a febrero (pudiendo presentarse desde octubre a mayo dependiendo del año), está caracterizada por tormentas y los fuertes vientos fríos de corta duración que alcanzan velocidades de hasta 110 km/h, esto ocurre debido a “*la acumulación de aire frío en latitudes medias e intensos gradientes meridionales de presión en la troposfera baja*” (Acevedo y Díaz, 2005) que se originan al este de las montañas rocallosas en Estados Unidos de América y se desplazan hacia los trópicos (Capurro y Reid, 1972; Acevedo y Díaz, 2005).

La vegetación terrestre está representada por dunas costeras, petén, selva baja sub-caducifolia, selva mediana sub-perennifolia y manglar (Amigos de Sian Ka’an A. C., 2009). Predominan los suelos tipo litosol, rocosos, con una profundidad promedio de 30 cm, debajo del suelo hay grandes depósitos de material calcáreo por lo que el agua se filtra rápidamente a través de la roca hacia el acuífero (Amigos de Sian Ka’an A. C., 2009).

La vegetación marina está representada por camas de pastos marinos de tres especies (*Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*) que comparten territorio con una gran variedad de algas rizofíticas de los géneros *Halimeda*, *Penicillus*, *Rhipocephalus*, *Udotea* y *Caulerpa*, algas calcáreas rojas y epífitas. En el arrecife domina la cobertura de macro-algas pardas (Mutchler *et al.*, 2007; Garza *et al.*, 2011).

La fauna marina está representada por especies de poríferos, cnidarios (corales, octocorales, medusas), moluscos, anélidos, artrópodos, quinodermos, cordados (peces, tortugas marinas, aves, mamíferos marinos) (Morales, 2004; de la Lanza, 2006).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos para caracterizar la comunidad bentónica e íctica del arrecife se realizaron durante mayo y agosto de 2014 y febrero de 2015 para cubrir las tres temporadas climáticas continuas: secas, lluvias y nortes respectivamente. Éstos se hicieron entre las 9:00 y 15:00 h, con equipo autónomo SCUBA para las zonas profundas, o mediante buceo libre cuando la profundidad fue inferior a 2 m. Los sitios de muestreo se localizaron con un GPS Garmin® 72H con precisión horizontal aproximada de 2 m. Durante los muestreos participaron al menos dos buzos para la toma los datos, un realizó la filmación de videos del bentos y otro efectuó censos de peces. Los datos registrados en el campo fueron procesados en la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sisal, de la Universidad Nacional Autónoma de México, en Yucatán.

6.1. Diseño muestral

Para el diseño del muestreo se tomó como referencia el polígono de 12 km paralelos a la costa x 1 km mar adentro definido por Garza (2004) y que fue utilizado posteriormente por: Garza *et al.* (2011), Mata (2012) y García (2013), el cual corresponde a un muestreo estratificado al azar que incluye 41 sitios de muestreo distribuidos en tres zonas arrecifales: 12 en la laguna arrecifal, 16 en el frente arrecifal y 13 en la pendiente arrecifal (Fig. 2).

6.2. Caracterización del hábitat arrecifal

Se utilizó el método de video-transecto (modificado por Garza *et al.*, 2011) para caracterizar la cobertura bentónica en los 41 sitios de muestreo, este consistió en filmar perpendicularmente el sustrato arrecifal (a 90°), a lo largo de 50 m de longitud y 0.6 m de ancho (30 m²). Para la filmación del video se utilizó una videocámara de alta resolución GoPro Hero3+ (1080p a 30 fps) con filtro rojo y una lámpara de video submarino BigBlue 1800, además se utilizó un pequeño plomo atado con cabo a la base de la lámpara de la cámara para mantener un distancia constante entre esta y el sustrato, que garantizó el tamaño mínimo de cuadro.

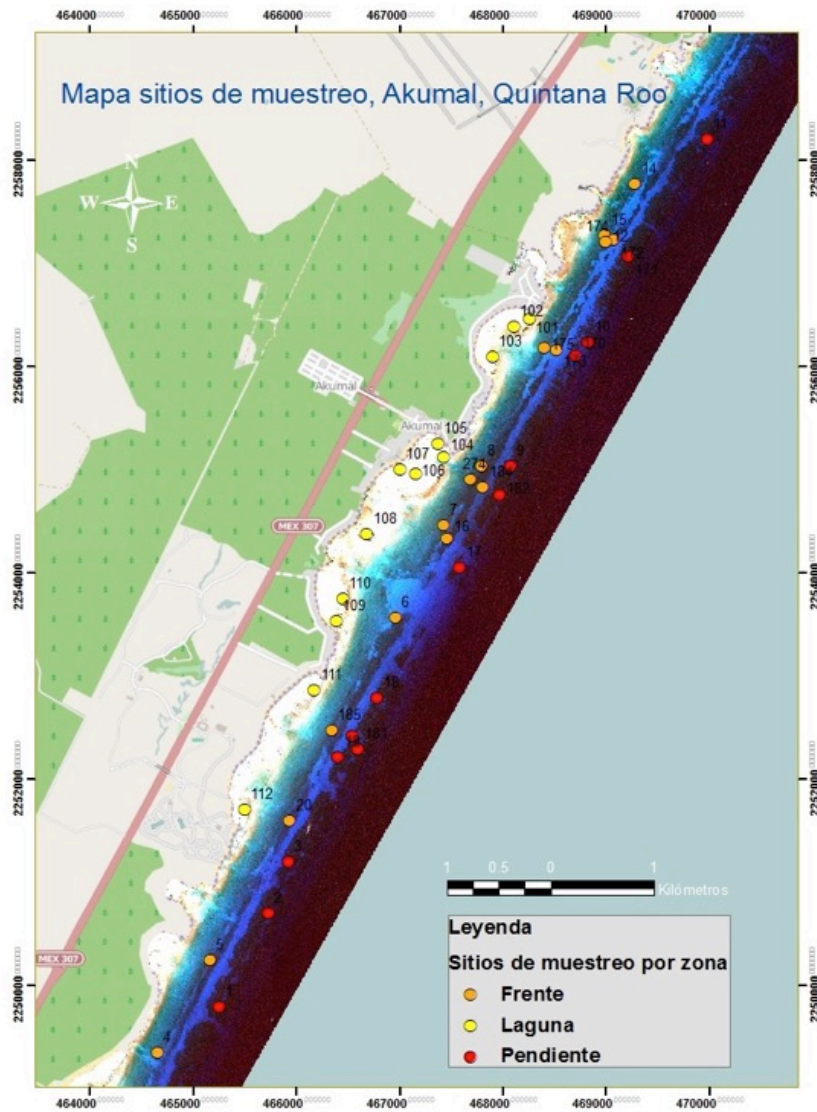


Fig. 2. Mapa de sitios de muestreo en tres zonas arrecifales de Akumal, Quintana Roo, México.

El buzo encargado de filmar se colocó sobre el inicio de cada transecto marcado con una cinta métrica; el procedimiento fue encender la cámara y luces y grabar una señal con las manos para indicar la estación y el día de grabación, como referencia al momento de procesar los datos en el laboratorio; después el buzo hizo una toma panorámica y una señal para indicar el inicio y final de cada grabación. Cada filmación se hizo de forma simultánea al censo visual, se dejaron aproximadamente 10 m de distancia entre el buzo que realizó los censos y el que grabó los videos.

Los archivos de video del bentos se almacenaron en una computadora para su procesamiento, que consistió en revisar cada video sobre un monitor: durante la reproducción de cada video se realizaron 40 pausas a intervalos regulares entre el inicio y final del mismo (transecto de 50 m). En cada pausa (cuadro) se identificaron los organismos bentónicos y sustratos inertes ubicados debajo de 13 puntos marcados en la pantalla, de acuerdo con los grupos funcionales propuestos por Garza (2010). En total se registró la cobertura bentónica en 520 puntos a lo largo de cada video-transecto. En una segunda revisión de cada video se contó el número de colonias coralinas por especie (Garza, 2010).

La complejidad topográfica de los 41 sitios de muestreo se estimó siguiendo el método de la cadena descrito por Aronson *et al.* (1994) y Aronson y Swason (1997), que consistió en colocar una cadena de eslabones de metal de longitud conocida (20 m para el presente proyecto) en línea recta sobre el sustrato, procurando seguir su contorno (insertándola entre las cavidades y siguiendo las elevaciones). El valor de la complejidad topográfica se estimó dividiendo la longitud alcanzada por la cadena sobre el sustrato entre la longitud conocida de la cadena (Aronson, *et al.* 1994; Aronson y Swason, 1997; Garza, 2010), de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$CT=x/Lc*-1$$

Dónde:

CT= Complejidad Topográfica

x= longitud alcanzada por la cadena sobre el sustrato

Lc= longitud conocida (20 m)

Un valor de CT igual a 0 indica nula complejidad topográfica

Un valor de CT igual a 1 indica alta complejidad topográfica

La profundidad se registró a partir de la lectura de una computadora de buceo.

El Índice de Estructura arrecifal (IEA) se calculó a partir tres indicadores que permiten una evaluación sinóptica de la estructura arrecifal: la complejidad topográfica, la densidad de colonias coralinas vivas por especie y la cobertura coralina (García, 2013; López, 2014):

$$IEA = (IPPEC) * (CC) * (CT)$$

$$IPPEC = (a^1 \dots a^n * 1) + (b^1 \dots b^n * 0.55) + (c^1 \dots c^n * 0.25) + (d^1 \dots d^n * 0.1)$$

Dónde:

IEA= Índice de Estructura Arrecifal

IPPEC= Índice Potencial de Preservación de Estructura Coralina

$a^1 \dots a^n$ = especies coralinas constructoras con potencial de acreción

$b^1 \dots b^n$ = especies de menor acreción coralina

$c^1 \dots c^n$ = especies de mínima acreción coralina

CC= Cobertura coralina

CT = Complejidad topográfica

De acuerdo con García (2013) este índice “...incorpora y pondera tres indicadores que influyen en la composición de los arrecifes coralinos, (p.e. la estructura arrecifal puede tener una alta rugosidad pero baja cobertura coralina) presentando un solo resultado fácilmente interpretable, y que puede ser adoptado como una herramienta de apoyo a la toma de decisiones en manejo.”

6.3. Caracterización de la comunidad de peces arrecifales

Se realizaron censos visuales en los 41 sitios de muestreo, sobre transectos de 50 m de longitud y 2 m de ancho, utilizando una cinta métrica de PVC, que se fijó a alguna estructura rocosa al inicio de cada transecto. Se utilizó lápiz y tabla plastificada para registrar la especie, talla y el número de peces observados por especie, así como la fecha, hora y profundidad. Como medida auxiliar en la identificación de las especies de peces, durante los censos visuales se utilizó una cámara GoPro® Hero3 en la cabeza del buzo para filmar en dirección del campo de visión. Cada vez que no se identificó un individuo se realizó una señal frente a la cámara para indicar el organismo y se registró el evento en el formato de toma de datos para su posterior identificación en el laboratorio, con ayuda de guías de identificación de peces arrecifales, listados taxonómicos y literatura de peces arrecifales para el Caribe (Núñez y Arias, 1998; Schmitter *et al.*, 2000; Humann y Deloach, 2002; Alva, 2007; Garza *et al.*, 2011).

Los datos obtenidos se capturaron y sistematizaron en un archivo Excel, a partir del cual se describió la comunidad de peces en función de la riqueza específica, abundancia y biomasa por especie, familias y por grupos funcionales por dieta, de acuerdo con la clasificación propuesta de Randall, 1967, por considerarse adecuada para los fines de investigación propuestos, además de ser comparable con otros estudios realizados en el Caribe (Núñez y Arias, 1998; Arias *et al.*, 2004; Núñez *et al.*, 2003; Clark *et al.*, 2009; Garza *et al.*, 2011). La biomasa (peso por unidad de área: g/100m²) se estimó con ayuda de la ecuación alométrica:

$$P=aL^b$$

Dónde:

P= peso a estimar (g)

L= longitud registrada (cm)

a y b = parámetros estimados a partir de regresiones

lineales de datos de talla y peso transformados

logarítmicamente para cada especie.

*Todos los valores de a y b utilizados están disponibles en el Sistema de Información Global de Peces FishBase.

*Se encontraron los valores correspondientes a todas las especies observadas.

El estudio de la relación entre las comunidades de peces y el hábitat se puede abordar desde dos perspectivas; la primera es la clasificación del hábitat para establecer la estructura comunitaria de peces asociados a esos hábitats (Arias *et al.*, 2006). La segunda es clasificar las comunidades de peces y establecer posteriormente las características del hábitat asociadas a los ensamblajes. En el presente estudio, primero se establecieron como hábitats las 3 zonas arrecifales seleccionadas: laguna, frente y pendiente, y posteriormente se estableció la comunidad de peces asociada, con ayuda de los análisis descriptivos y los análisis estadísticos.

6.4. Análisis estadísticos

Se utilizaron métodos multivariados no paramétricos de ordenación: i) El análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (MDS) se empleó para explorar visualmente si la comunidad de peces, en términos de biomasa, presentaba una ordenación asociada a las zonas arrecifales. En combinación con los análisis de similitud (ANOSIM) y de similitud de

porcentajes (SIMPER), se probó la existencia de diferencias significativas en la comunidad de peces dadas por los grupos definidos (tres zonas arrecifales) y se identificaron las especies explicaron las diferencias o similitudes. ii) El análisis de redundancia (RDA), se empleó para relacionar las variables ambientales estimadas en cada transecto con la comunidad de peces arrecifales.

El análisis MDS es un método de ordenación que permite visualizar sobre un espacio bidimensional o tridimensional la relación entre los valores de biomasa de las especies de peces obtenidos en cada uno de los 41 transectos, de acuerdo con su similitud. Este análisis se genera a partir de una matriz de similitud, que mediante un análisis iterativo genera y presenta la ordenación espacial que proyecte dicha relación con el mejor ajuste y el menor nivel de estrés posible. Dependiendo de los autores, niveles de estrés inferiores a 0.2 son útiles en términos de interpretación directa (Clarke y Warwick, 2001).

El ANOSIM, permite establecer si existen diferencias significativas entre grupos formados *a priori*, dadas por uno (una vía) o dos factores (dos vías), utilizando como base una matriz de similitud. Este análisis presenta la diferencia dada por el factor de interés (p. ej. zona arrecifal), y se complementa con pruebas pareadas para establecer entre que grupos particulares se encuentran las diferencias (Clarke y Warwick, 2001).

El SIMPER, es un análisis que complementa al ANOSIM, ya que estima el porcentaje de similitud o disimilitud entre los grupos de datos establecidos previamente e identifica que especies de peces explicaron las diferencias entre grupos (contribución porcentual) y su contribución acumulada (Clarke y Warwick, 2001).

El Análisis de Redundancia (RDA) es un análisis multivariado de ordenación que permite relacionar una matriz de variables predictivas X (variables ambientales) y una matriz de variables de respuesta Y (biomasa especies), para determinar el grado de interacción entre los dos componentes utilizando pruebas de permutación. El resultado se representa en un espacio geométrico que muestra a partir de un modelos lineal, la relación entre las variables explicativas y las variables de respuesta en los sitios de muestreo (triplot). Es muy útil en estudios de ecología que incluyen muchas especies en relación al número de sitios (ter Braak, 1994; Legendre & Legendre, 1998). Esta técnica se utilizó para encontrar las relaciones entre las variables ambientales estimadas y la biomasa de peces en cada temporada climática.

7. RESULTADOS

7.1. Caracterización de hábitat arrecifal

Esta sección comprende una caracterización integrada por la información de las tres temporadas de muestreo en una sola descripción general del arrecife en términos de cobertura bentónica, comunidad coralina, (especies coralinas, cobertura coralina por especies, número de colonias coralinas), complejidad topográfica, profundidad e Índice de Estructura Arrecifal, denominada anual para fines prácticos. Además se presentan tres descripciones independientes para cada temporada climática, que incluye los grupos bentónicos que registraron variaciones en sus valores entre temporadas climáticas.

7.1.1. Caracterización anual

La cobertura bentónica del arrecife de Akumal, compuesta por 17 grupos funcionales (Fig. 3), estuvo dominada por macro-algas pardas (37.4%), el resto del sustrato estuvo cubierto por sedimento (13.1%), octocoral (8.3%), coral pétreo (7.9%), algas filamentosas (7.7%) y algas coralinas incrustantes (7.6%). En contraste los grupos con valores más bajos son: las algas verdes (0.4%), rojas (0.4%) y calcáreas rojas (0.3%), pastos marinos (0.2%), zoántidos/tunicados (0.1%) y coral muerto (0.1%).

En la pendiente y frente arrecifal dominaron las macro-algas pardas con un 56.3 y 33.7% respectivamente, mientras que en la laguna dominó el sedimento (23.7%). Corales pétreos, octocorales y esponjas presentaron los valores más altos en la pendiente y valores bajos en el frente y laguna arrecifal (Fig. 4). Mientras que grupos bentónicos como el sedimento, la arena y el material rocoso presentaron un patrón inverso, pues los valores de su cobertura fueron más altos en la laguna y disminuyeron en el frente y la pendiente.

Cobertura bentónica anual promedio del arrecife de Akumal

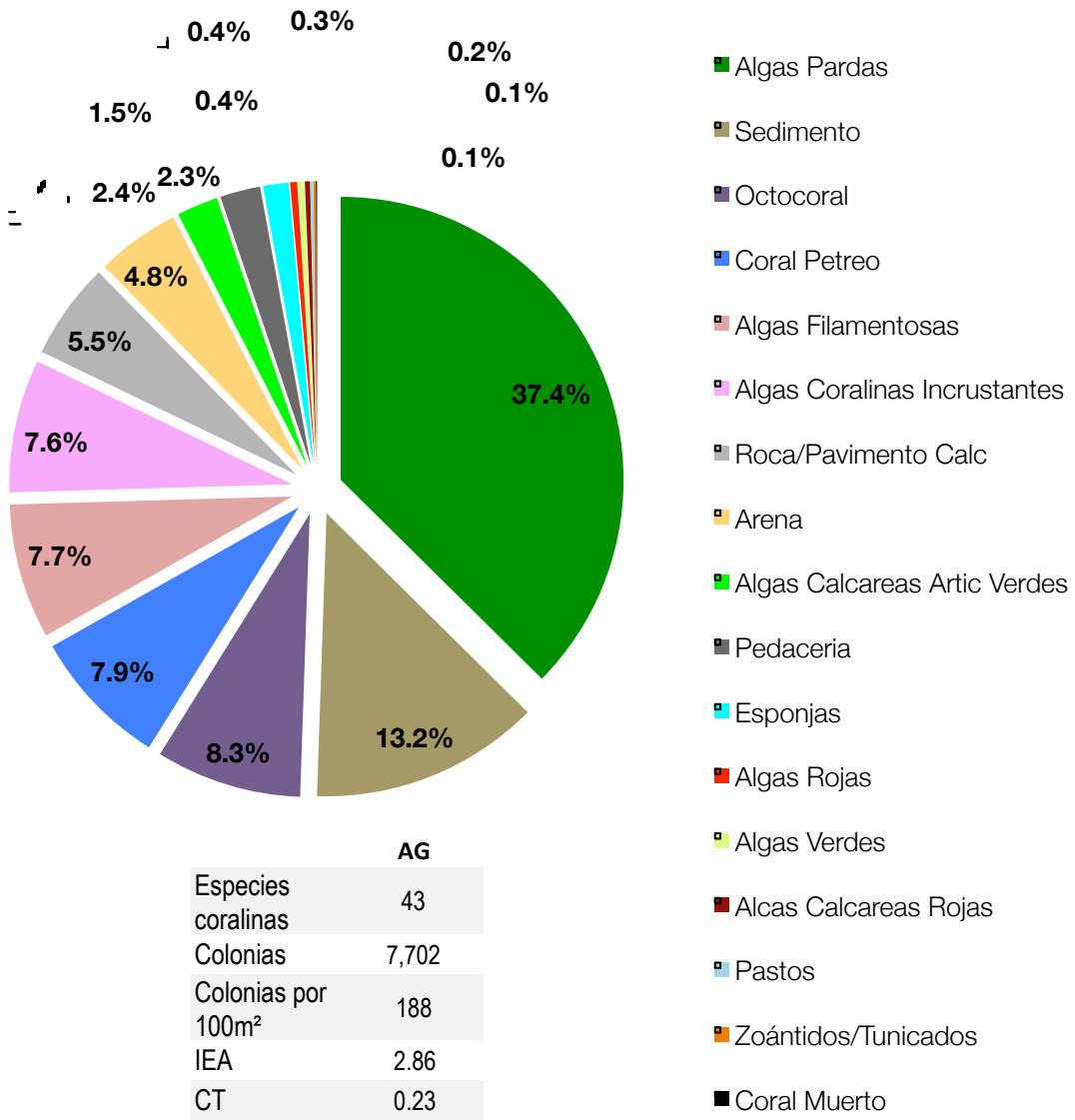


Fig. 3. Cobertura bentónica anual promedio del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales, el promedio de colonias por cada 100m², el Índice de Complejidad Estructural (IEA) y la Complejidad Topográfica (CT) para el arrecife en general (AG).

Cobertura bentónica anual promedio del arrecife de Akumal (+/-DesvEst)

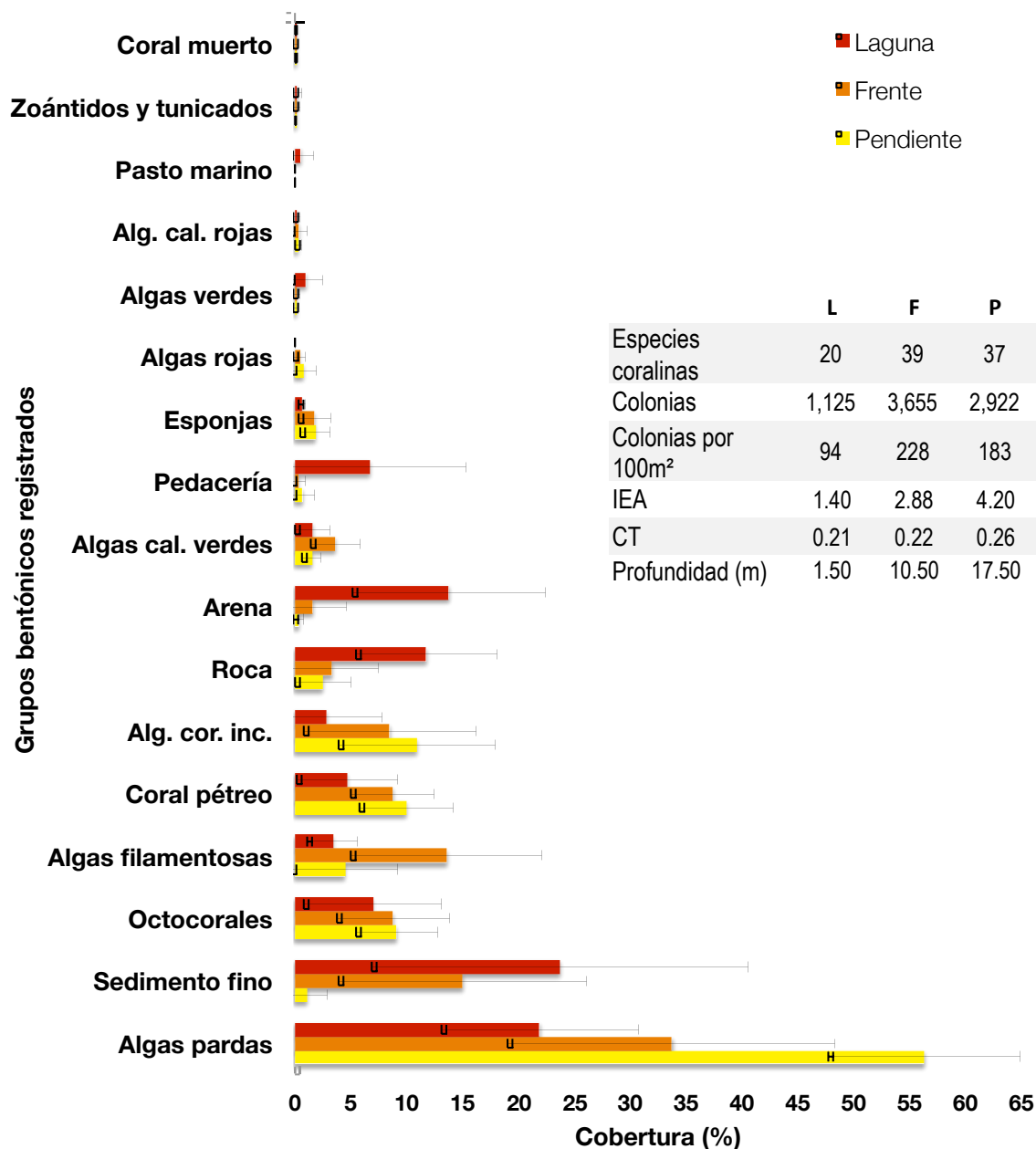


Fig. 4. Cobertura bentónica anual media del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales, el promedio de colonias por cada 100m², el Índice de Complejidad Estructural (IEA) y la Complejidad Topográfica (CT) para cada zona geomorfológica: laguna (L), frente (F) y pendiente (P).

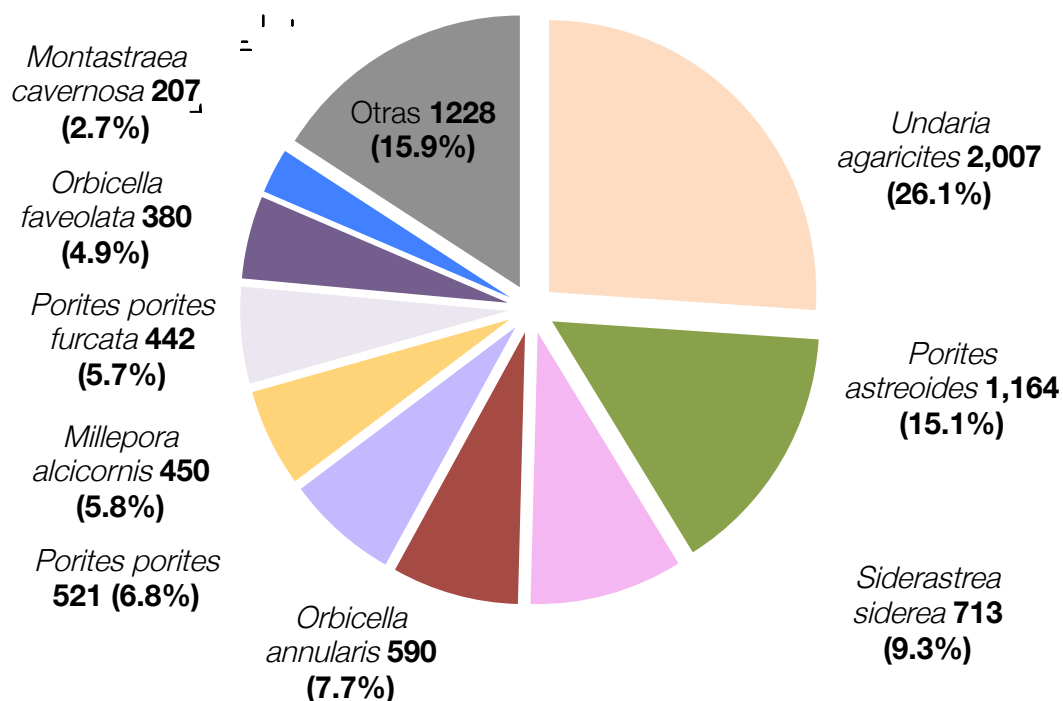
En cuanto a la comunidad coralina, se identificaron 43 especies en el área muestreada (anexo 1), en general las especies de con mayor número de colonias fueron: *Undaria agaricites* (26.1%), *Porites astreoides* (15.1%), *Siderastrea siderea* (9.3%), *Orbicella annularis* (7.7%) y *Porites porites* (6.8%) (Fig. 5).

En la laguna se identificaron 20 especies de coral, las especies dominantes por el número de colonias fueron: *O. annularis* (28.9%), *P. astreoides* (23.2%), *P. porites* (12.0%), *U. agaricites* (10.9%), *Porites furcata* (10.1%), *Undaria tenuifolia* (5.2%), *S. siderea* (2.1%), *Pseudodiploria strigosa* (1.8%) y *Millepora alcicornis* (1.2%).

En el frente se identificaron 39 especies de coral, las especies dominantes por el número de colonias fueron: *U. agaricites* (32.5%), *S. siderea* (17.6%), *P. astreoides* (13.4%), *M. alcicornis* (6.9%), *P. strigosa* (4.4%), *Montastraea cavernosa* (3.7%), *P. porites* (3.3%), *O. annularis* (2.8%) y *Orbicella faveolata* (2.7%).

En la pendiente se identificaron 37 especies de coral, las especies dominantes por el número de colonias fueron: *U. agaricites* (23.8%), *P. astreoides* (14.1%), *O. faveolata* (9.3%), *P. furcata* (9.1%), *P. porites* (9.0%), *M. alcicornis* (6.3%), *O. annularis* (5.5%), *Porites divaricata* (4.9%) y *Acropora cervicornis* (2.7%).

Porcentaje general de colonias de coral esclactínio vivas por especie (n=7,702) del arrecife de Akumal.



	AG	L	F	P
Especies coralinas	43	20	39	37
Colonias	7,702	1,125	3,655	2,922
Colonias por 100m ²	188	94	228	183

Fig. 5. Porcentaje general de colonias de coral vivas por especie (total=7,702) del arrecife de Akumal e información sobre el número de especies coralinas, el número de colonias totales y el promedio de colonias por cada 100m², para el arrecife en general (AG), la laguna (L), el frente (F) y la pendiente (P).

7.1.2. Caracterización temporal

Los grupos bentónicos que presentaron mayores coberturas en las tres temporadas fueron macroalgas pardas, sedimento fino, octocorales, algas filamentosas, coral pétreo, algas coralinas incrustantes, roca y arena (Fig. 6).

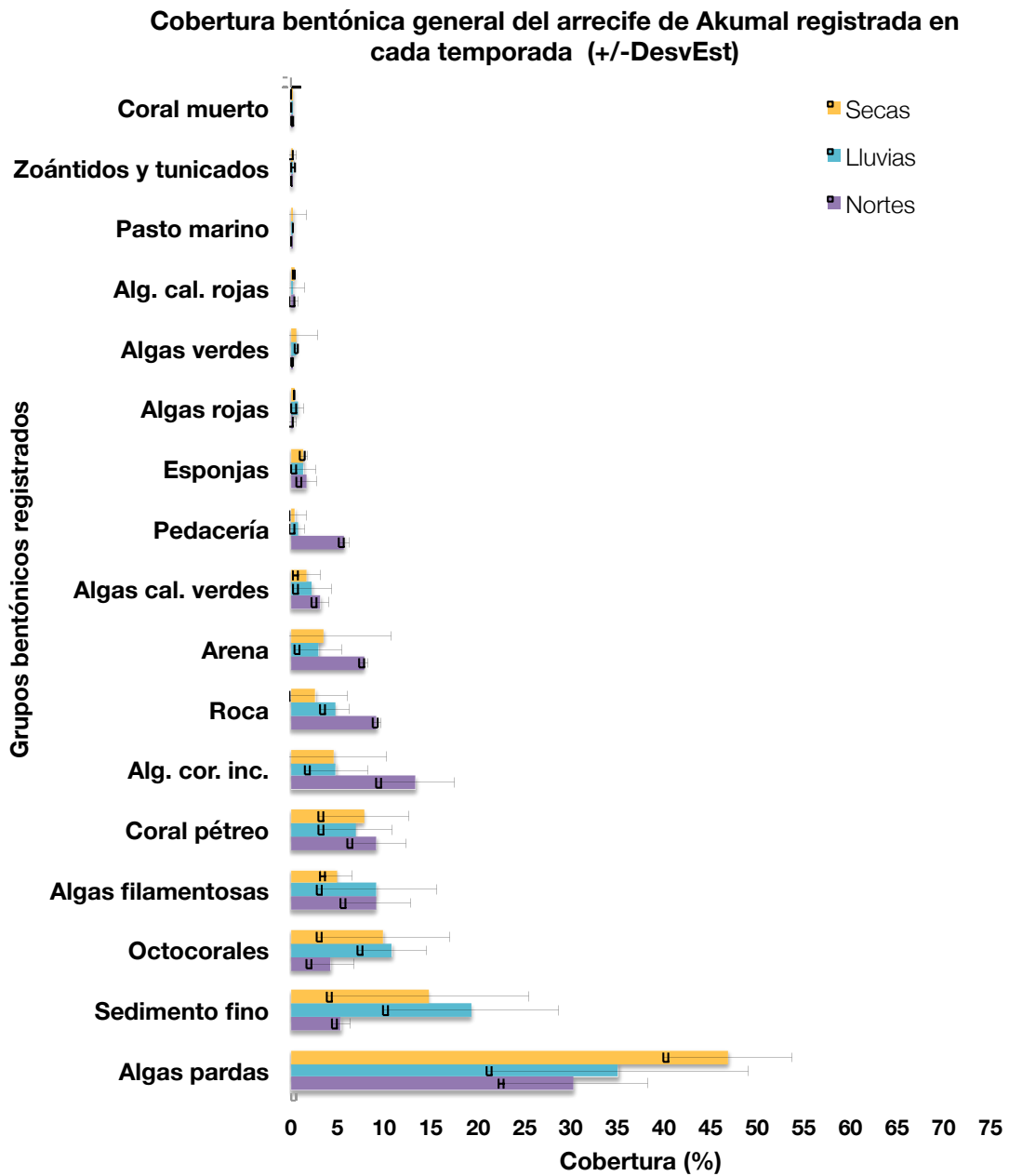


Fig. 6. Cobertura bentónica general (promedio de las tres zonas) de los grupos bentónicos muestreados en el arrecife de Akumal durante cada temporada climática.

Temporada de secas

La cobertura bentónica estuvo dominada por macro-algas pardas, sedimento fino y octocorales (Fig. 7). En la temporada de secas se registró el mayor porcentaje de macroalgas, particularmente en la pendiente arrecifal.

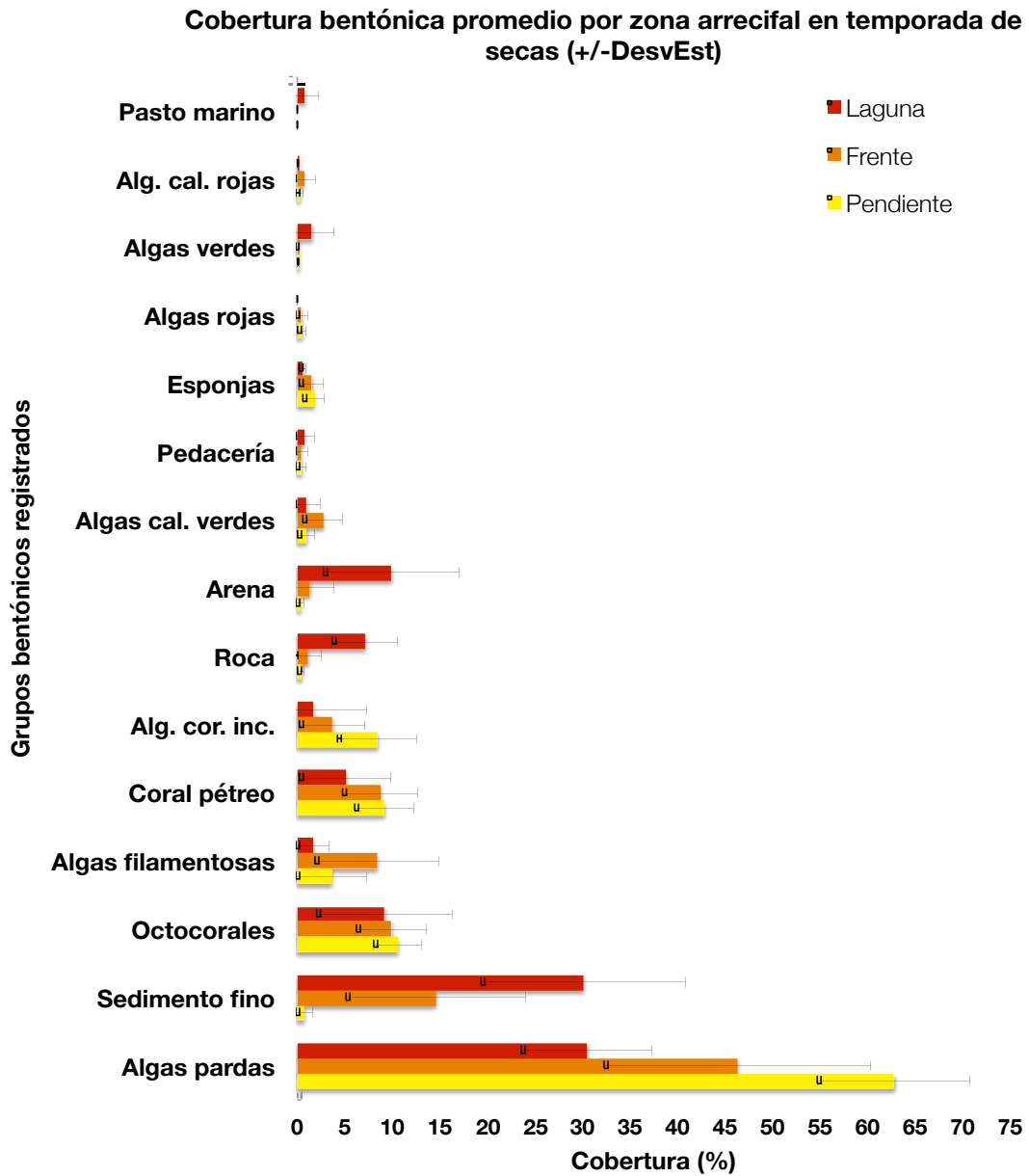


Fig. 7. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de secas.

Temporada de lluvias

La cobertura bentónica estuvo dominada por macro-algas pardas, seguidas por sedimento fino, octocorales y algas filamentosas en la temporada de lluvias (Fig. 8). En esta temporada se registró la mayor cobertura de sedimento y algas filamentosas.

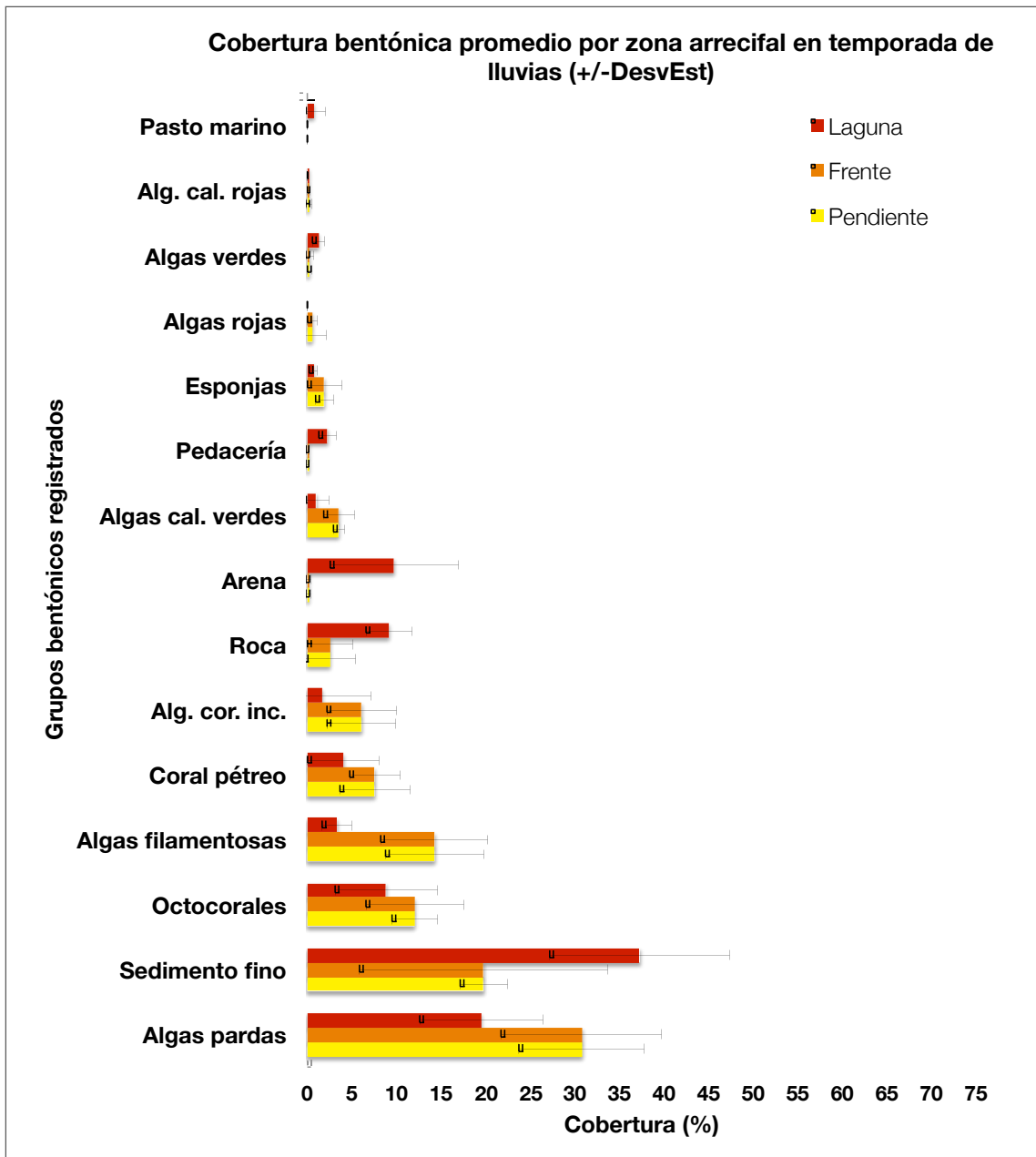


Fig. 8. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de lluvias.

Temporada de nortes

La cobertura estuvo dominada por macro-algas pardas, algas coralinas incrustantes, sedimento y algas filamentosas (Fig. 9). En nortes se registró el mayor porcentaje arena, roca, algas coralinas incrustantes y pedacería.

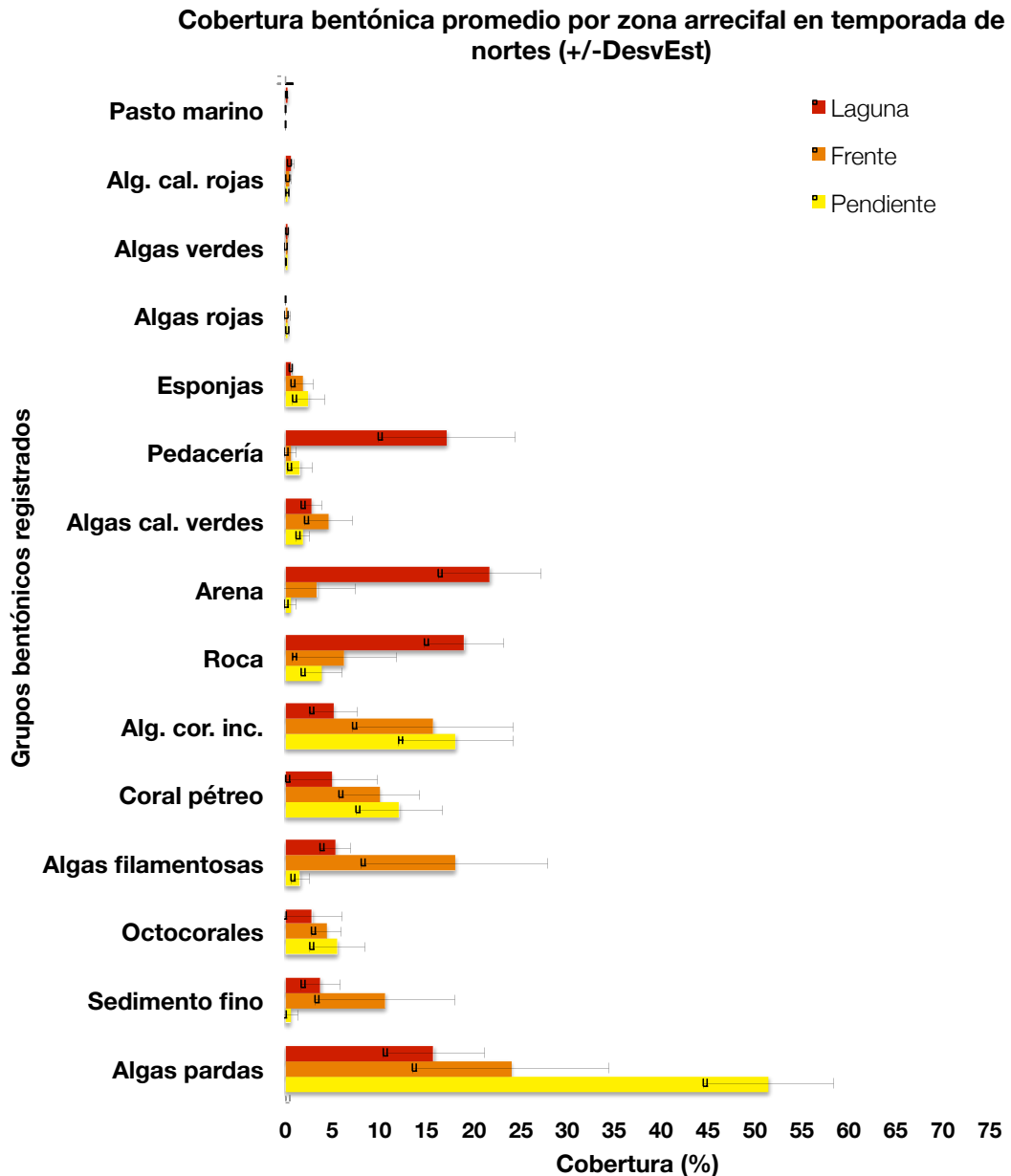


Fig.9. Cobertura bentónica del arrecife de Akumal en la temporada de nortes.

7.2. Caracterización de la comunidad de peces arrecifales

7.2.1. Caracterización anual

Se registró un total de 13,040 individuos durante los censos visuales en las tres temporadas climáticas y se identificaron 101 especies agrupadas en 30 familias y 58 géneros; estos datos corresponden a observaciones hechas exclusivamente en los sitios de muestreo (41 transectos) durante las tres temporadas climáticas, sin embargo ocasionalmente se observaron otras especies fuera del área de los transectos. Estas especies no se incluyeron en las bases de datos, análisis estadísticos o resultados, pero si se consideraron como parte de un listado general de especies observadas, son 25 especies agrupadas en 20 familias y 22 géneros. Lo que dio un listado general de 126 especies observadas, agrupadas en 39 familias y 71 géneros (tabla 2).

En términos generales las familias con mayor riqueza específica fueron: Serranidae (11 spp.), Scaridae (10 spp.), Haemulidae (9 spp.), Pomacentridae (9 spp.), Labridae (8 spp.), Lutjanidae (5 spp.) y Gobiidae (5 spp.). El resto de las familias estuvieron representadas por 4 o menos especies, de las cuales 9 familias registraron solo una especie. Así mismo, todos los grupos funcionales considerados estuvieron representados en las tres temporadas, los carnívoros generalistas registraron la mayor riqueza específica (42 spp.), seguidos de los herbívoros-detritívoros (19 spp.), depredadores de animales sin concha (10 spp.), depredadores de animales sésiles (10 spp.), omnívoros (6 spp.), zooplanctívoros (6 spp.), depredadores de ectoparásitos (5 spp.) y piscívoros (3 spp.).

Tabla 2. Listado general de especies de peces registradas fuera y dentro de los transectos, durante las tres temporadas climáticas en el arrecife de Akumal, Quintana Roo. Donde ID grupo funcional es HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

ID nombre de la especie	ID Grupo funcional (Randall, 1967)	Familia	Especie	Secas	Lluvias	Nortes	Extra
Acabah	HD	Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> (Castelnau, 1855)	•	•	•	
Acachi	HD	Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	–	•	•	
Acacoe	HD	Acanthuridae	<i>Acanthurus coeruleus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	•	•	
Albvul	CG	Albulidae	<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	•
Aulmac	CG	Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i> (Valenciennes, 1841)	–	•	•	
Balvet	DIC	Balistidae	<i>Balistes vetula</i> (Linnaeus, 1758)	–	•	–	
Cansuf	Z	Balistidae	<i>Canthidermis sufflamen</i> (Mitchill, 1815)	–	•	–	
Melnig	HD	Balistidae	<i>Melichthys niger</i> (Bloch, 1786)	•	•	•	
Botlun	CG	Bothidae	<i>Bothus lunatus</i> (Linnaeus, 1758)	•	–	–	
Carcry	P	Carangidae	<i>Caranx crysos</i> (Mitchill, 1815)	–	–	–	•
Carrub	P	Carangidae	<i>Caranx ruber</i> (Bloch, 1793)	•	•	•	
Chlchr	CG	Carangidae	<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	•
Tragoo	DIC	Carangidae	<i>Trachinotus goodei</i> (Jordan & Evermann, 1896)	–	–	–	•
Chacap	DAS	Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	
Chaoce	DAS	Chaetodontidae	<i>Chaetodon ocellatus</i> (Bloch, 1787)	•	•	•	
Chastr	DAS	Chaetodontidae	<i>Chaetodon striatus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	
Proacu	DAS	Chaetodontidae	<i>Prognathodes aculeatus</i> (Poey, 1860)	–	•	–	
Dasame	CG	Dasyatidae	<i>Dasyatis americana</i> (Hildebrand & Schroeder, 1928)	–	–	•	
Diohol	DAS	Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	•
Diohys	DAS	Diodontidae	<i>Diodon hystrix</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	•
Echnau	DE	Echeneidae	<i>Remora remora</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	•
Gercin	CG	Gerreidae	<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)	•	•	•	
Gincir	P	Ginglymostomatidae	<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)	–	–	–	•
Elaeve	DE	Gobiidae	<i>Elacatinus evelyne</i> (Böhlke & Robins, 1968)	–	–	•	
Elaoce	DE	Gobiidae	<i>Elacatinus oceanops</i> (Jordan, 1904)	–	•	•	
Elapro	DE	Gobiidae	<i>Elacatinus prochilos</i> (Böhlke & Robins, 1968)	•	–	•	
Elaxan	DE	Gobiidae	<i>Elacatinus xanthiprora</i> (Böhlke & Robins, 1968)	–	•	–	
Gnacau	HD	Gobiidae	<i>Gnatholepis thompsoni</i> (Jordan, 1904)	–	•	•	
Gralor	DE	Grammidae	<i>Gramma loreto</i> (Poey, 1868)	•	•	•	
Anivir	CG	Haemulidae	<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	–	–	–	•
Anisur	CG	Haemulidae	<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	
Haeaur	CG	Haemulidae	<i>Haemulon aurolineatum</i> (Cuvier, 1830)	•	•	•	
Haecar	DIC	Haemulidae	<i>Haemulon carbonarium</i> (Poey, 1860)	•	•	•	
Haechr	CG	Haemulidae	<i>Haemulon chrysargyreum</i> (Günther, 1859)	•	•	–	
Haefla	CG	Haemulidae	<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	•	•	•	
Haemac	DIC	Haemulidae	<i>Haemulon macrostomum</i> (Günther, 1859)	•	•	–	
Haepar	CG	Haemulidae	<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	–	–	•	
Haepflu	DIC	Haemulidae	<i>Haemulon plumierii</i> (Lacepède, 1801)	•	•	•	
Haesci	DIC	Haemulidae	<i>Haemulon sciurus</i> (Shaw, 1803)	•	•	•	
Hembra	O	Hemiramphidae	<i>Hemiramphus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	•
Holads	CG	Holocentridae	<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	•	•	•	
Holruf	CG	Holocentridae	<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	•	•	•	
Neomar	CG	Holocentridae	<i>Neoniphon marianus</i> (Cuvier, 1829)	–	–	•	
Sarcor	CG	Holocentridae	<i>Sargocentron coruscum</i> (Poey, 1860)	–	–	•	
Kypsec	HD	Kyphosidae	<i>Kyphosus sectatrix</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•	

Bodruf	DIC	Labridae	<i>Bodianus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Clepar	Z	Labridae	<i>Clepticus parrae</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	•	•
Halbiv	DIC	Labridae	<i>Halichoeres bivittatus</i> (Bloch, 1791)	•	•	•
Halcy	DIC	Labridae	<i>Halichoeres cyanocephalus</i> (Bloch, 1791)	•	•	–
Halgar	DIC	Labridae	<i>Halichoeres garnoti</i> (Valenciennes, 1839)	•	•	•
Halmac	CG	Labridae	<i>Halichoeres maculipinna</i> (Müller & Troschel, 1848)	–	•	•
Halpoe	DIC	Labridae	<i>Halichoeres poeyi</i> (Steindachner, 1867)	–	–	– •
Halrad	DIC	Labridae	<i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Thabif	Z	Labridae	<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch, 1791)	•	•	•
Malmac	CG	Labrisomidae	<i>Malacoctenus macropus</i> (Poey, 1868)	•	•	–
Maltri	CG	Labrisomidae	<i>Malacoctenus triangulatus</i> (Springer, 1959)	•	•	•
Lutana	CG	Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)	•	•	•
Lutapo	CG	Lutjanidae	<i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	•	•	–
Lutgri	CG	Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	– •
Lutmah	CG	Lutjanidae	<i>Lutjanus mahogoni</i> (Cuvier, 1828)	•	•	•
Lutsyn	CG	Lutjanidae	<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	•
Osychr	Z	Lutjanidae	<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	•	•	•
Malplu	CG	Malacanthidae	<i>Malacanthus plumieri</i> (Bloch, 1786)	–	•	•
Aluscr	O	Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)	•	•	–
Canpul	O	Monacanthidae	<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	•	•	•
Montuc	O	Monacanthidae	<i>Monacanthus tuckeri</i> (Bean, 1906)	–	•	–
Mulmar	CG	Mullidae	<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	–	•	•
Psemac	CG	Mullidae	<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	•	•	•
Echcat	CG	Muraenidae	<i>Echidna catenata</i> (Bloch, 1795)	•	–	–
Gymfun	P	Muraenidae	<i>Gymnothorax funebris</i> (Ranzani, 1839)	–	–	– •
Gymmil	P	Muraenidae	<i>Gymnothorax miliaris</i> (Kaup, 1856)	–	–	•
Aetnar	DIC	Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i> (Euphrasen, 1790)	–	–	– •
Acapol	DAS	Ostraciidae	<i>Acanthostracion polygonius</i> (Poey, 1876)	–	•	•
Lactri	CG	Ostraciidae	<i>Lactophrys trigonus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	•
Rhitri	CG	Ostraciidae	<i>Rhinesomus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Holcil	DAS	Pomacanthidae	<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	– •
Holtri	DAS	Pomacanthidae	<i>Holacanthus tricolor</i> (Bloch, 1795)	•	•	•
Pomarc	O	Pomacanthidae	<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	•
Pompar	O	Pomacanthidae	<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	–	–	•
Abusax	DAS	Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Chrcya	Z	Pomacentridae	<i>Chromis cyanea</i> (Poey, 1860)	•	•	•
Chrmul	Z	Pomacentridae	<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	–	•	•
Micchr	HD	Pomacentridae	<i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	•	•	•
Steadu	HD	Pomacentridae	<i>Stegastes adustus</i> (Troschel, 1865)	•	•	•
Stedie	DAS	Pomacentridae	<i>Stegastes diencaeus</i> (Jordan & Rutter, 1897)	•	•	•
Stepar	DAS	Pomacentridae	<i>Stegastes partitus</i> (Poey, 1868)	•	•	•
Stepla	HD	Pomacentridae	<i>Stegastes planifrons</i> (Cuvier, 1830)	•	•	•
Stevar	DAS	Pomacentridae	<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)	•	•	•
Hetcru	CG	Priacanthidae	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1801)	–	–	– •
Scacoe	HD	Scaridae	<i>Scarus coelestinus</i> (Valenciennes, 1840)	–	–	•
Scacoe	HD	Scaridae	<i>Scarus coeruleus</i> (Edwards, 1771)	–	•	–
scagua	HD	Scaridae	<i>Scarus guacamaia</i> (Cuvier, 1829)	–	–	– •
Scaise	HD	Scaridae	<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	•	•	•
Scatae	HD	Scaridae	<i>Scarus taeniopterus</i> (Lesson, 1829)	•	•	•
Scavet	HD	Scaridae	<i>Scarus vetula</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	•	•
Spaato	HD	Scaridae	<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)	•	•	•
Spaaur	HD	Scaridae	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	•	•	•
Spachr	HD	Scaridae	<i>Sparisoma chrysopterygum</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	•	•
Sparub	HD	Scaridae	<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	•	•	•
Spavir	HD	Scaridae	<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre, 1788)	•	•	•

Equpun	CG	Scianidae	<i>Equetus punctatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	–	–
Paracu	CG	Scianidae	<i>Pareques acuminatus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	•	–	–
Scomac	CG	Scombridae	<i>Scomberomorus maculatus</i> (Mitchill, 1815)	–	•	–
Scoreg	CG	Scombridae	<i>Scomberomorus regalis</i> (Bloch, 1793)	–	•	–
Ptevol	CG	Scorpenidae	<i>Pterois volitans</i> (Linnaeus, 1758)	–	•	–
Scoplu	CG	Scorpenidae	<i>Scorpaena plumieri</i> (Bloch, 1789)	–	–	•
Rypsap	CG	Serranidae	<i>Rypticus saponaceus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	–	–	•
Cepcru	CG	Serranidae	<i>Cephalopholis cruentata</i> (Lacepède, 1802)	•	•	•
Cepful	CG	Serranidae	<i>Cephalopholis fulva</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Epigut	CG	Serranidae	<i>Epinephelus guttatus</i> (Linnaeus, 1758)	•	•	•
Epistr	CG	Serranidae	<i>Epinephelus striatus</i> (Bloch, 1792)	–	•	–
Hypnig	CG	Serranidae	<i>Hypoplectrus nigricans</i> (Poey, 1852)	–	–	•
Hyppue	CG	Serranidae	<i>Hypoplectrus puella</i> (Cuvier, 1828)	•	•	•
Hypuni	CG	Serranidae	<i>Hypoplectrus unicolor</i> (Walbaum, 1792)	–	–	•
Liorub	CG	Serranidae	<i>Liopropoma rubre</i> (Poey, 1861)	–	–	•
Myctig	CG	Serranidae	<i>Mycteroperca tigris</i> (Valenciennes, 1833)	–	•	–
Mycven	CG	Serranidae	<i>Mycteroperca venenosa</i> (Linnaeus, 1758)	–	•	–
Sertab	CG	Serranidae	<i>Serranus tabacarius</i> (Cuvier, 1829)	–	–	•
Sertig	CG	Serranidae	<i>Serranus tigrinus</i> (Bloch, 1790)	•	•	•
Calcal	CG	Sparidae	<i>Calamus calamus</i> (Valenciennes, 1830)	–	–	•
Sphbar	P	Sphiraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	–	•	–
Sphbor	P	Sphiraenidae	<i>Sphyraena borealis</i> (DeKay, 1842)	–	–	•
Synint	P	Synodontidae	<i>Synodus intermedius</i> (Spix & Agassiz, 1829)	–	–	•
Synsau	P	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	•
Canros	O	Tetraodontidae	<i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch, 1786)	•	•	•
Sphspe	DIC	Tetraodontidae	<i>Sphaeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	–	–	•

Las especies que presentaron las mayores biomazas fueron: *S. viride*, *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *S. aurofrenatum* y *H. flavolineatum*, que acumularon $\approx 40\%$ del total, y las familias con mayor biomasa fueron: Scaridae, Acanthuridae y Haemulidae, que acumularon $\approx 60\%$ del total (Fig. 10, tabla 3). En cuanto a los grupos tróficos, los herbívoros detritívoros acumularon 56.1% del total de la biomasa, seguidos de los carnívoros generalistas con el 20.8% (Fig. 11, tabla 3).

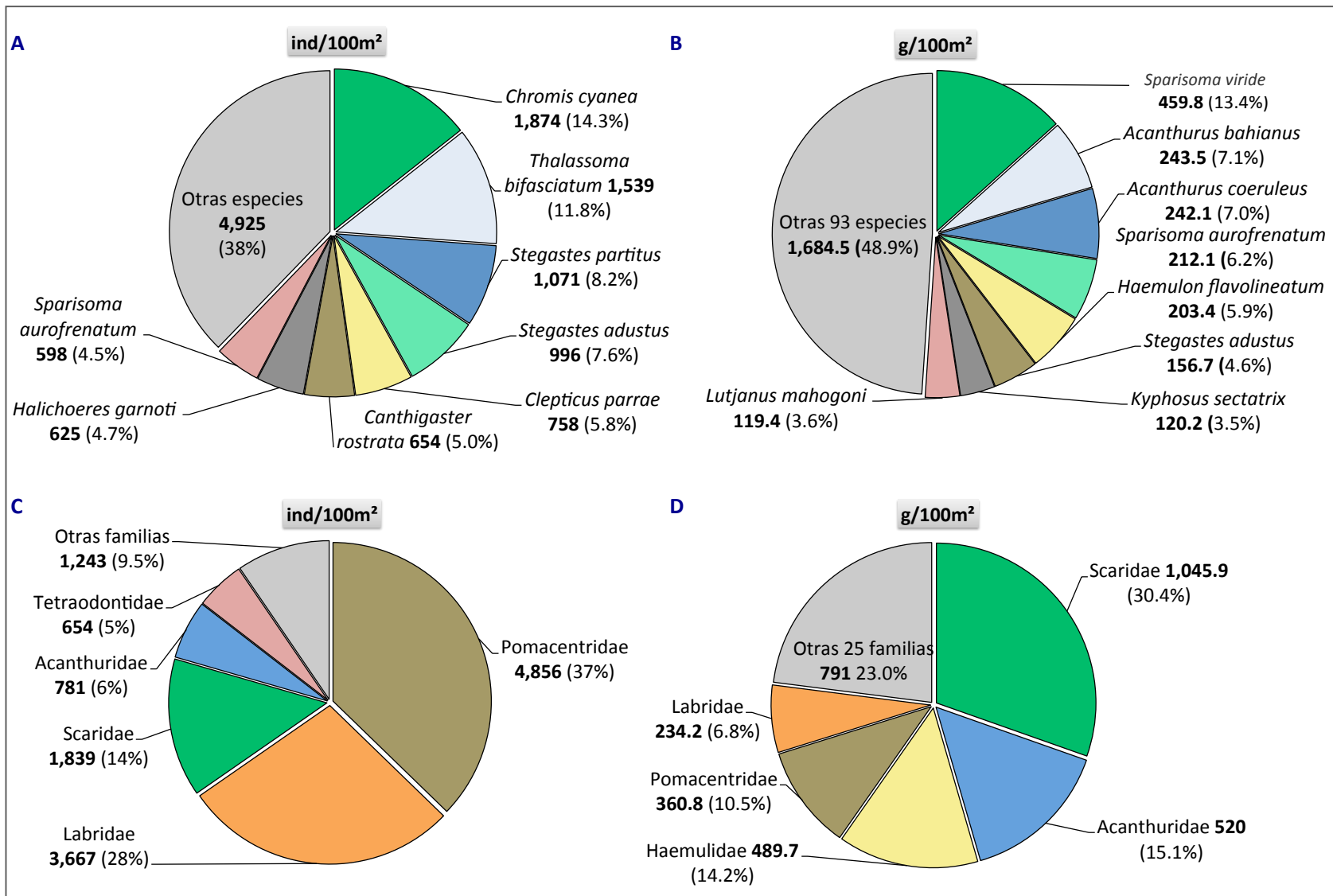


Fig. 10. Abundancia media anual (ind/100m²) y biomasa media anual (g/100m²) de la ictiofauna de Akumal por especie y familia. A) especies con mayor abundancia; B) especies con mayor biomasa; C) familias con mayor abundancia; D) familias con mayor biomasa. Los valores promedio se presentan en “negritas” y su porcentaje relativo entre paréntesis.

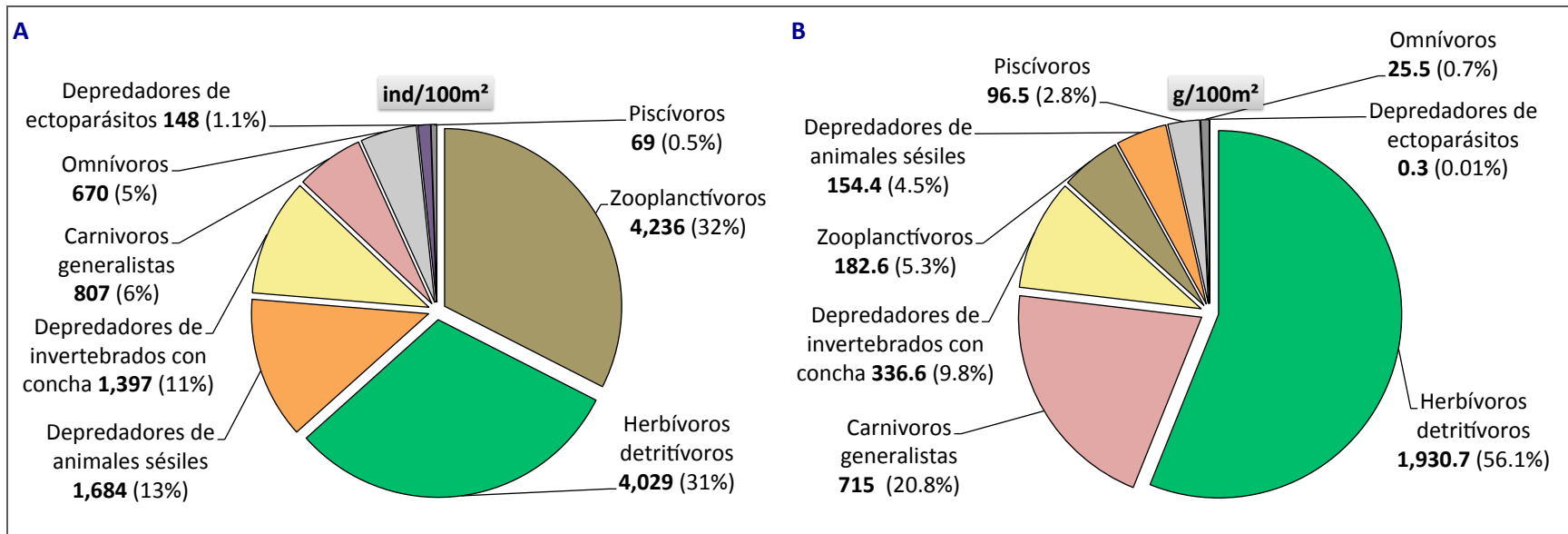


Fig. 11. Abundancia media anual (ind/100m²) y biomasa media anual (g/100m²) de grupos tróficos de los peces de Akumal. A) abundancia; B) biomasa. Los valores promedio se presentan en “negritas” y su porcentaje relativo entre paréntesis.

Tabla 3. **Datos promedio anuales** de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m²) y biomasa (g/100m²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general). Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

ANUAL	Riqueza	Abundancia	Biomasa			
	Especies	Promedio ind/100m ²	Promedio g/100m ²	Familias con mayor biomasa promedio g/100m ²	Especies con mayor biomasa promedio g/100m ²	Grupos funcionales con mayor biomasa promedio g/100m ²
Arrecife general	101	106	3,441.6	Scaridae 1,045.9 (30.4%) Acanthuridae 520.0 (15.1%) Haemulidae 489.7 (14.2%) Pomacentridae 360.8 (10.5%) Labridae 234.2 (6.8%)	<i>Sparisoma viride</i> 459.8 (13.4%) <i>Acanthurus bahianus</i> 243.5 (7.1%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 242.1 (7.0%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 212.1 (6.2%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 203.4 (5.9%)	HD 1,930.7 (56.1%) CG 715.0 (20.8%) DIC 336.6 (9.8%) Z 182.6 (5.3%) DAS 154.4 (4.5%)
Laguna	68	87.7	3,816.1	Scaridae 939.1 (24.6%) Haemulidae 761.8 (20.0%) Pomacentridae 565.0 (14.8%) Acanthuridae 482.2 (12.6%) Kyphosidae 379.7 (9.9%)	<i>Sparisoma viride</i> 407.9 (10.7%) <i>Kyphosus sectatrix</i> 379.7 (9.9%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 367.1 (9.6%) <i>Stegastes adustus</i> 331.6 (8.7%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 267.3 (7.0%)	HD 2,203.3 (57.7%) CG 925.6 (24.3%) DIC 360.5 (9.4%) DAS 182.5 (4.8%) Z 67.2 (1.8%)
Frente	83	107.1	3,535.0	Scaridae 1,163.2 (32.9%) Acanthuridae 633.7 (17.9%) Haemulidae 510.9 (14.5%) Pomacentridae 290.9 (8.2%) Labridae 209.0 (5.9%)	<i>Sparisoma viride</i> 500.6 (14.2%) <i>Acanthurus bahianus</i> 309.7 (8.8%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 285.5 (8.1%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 280.8 (7.9%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 174.5 (4.9%)	HD 2,024.7 (57.3%) CG 629.4 (17.8%) DIC 380.4 (10.8%) P 187.9 (5.3%) Z 153.5 (4.3%)
Pendiente	75	121.6	3,229.4	Scaridae 1,000.2 (38.4%) Acanthuridae 414.9 (15.9%) Labridae 341.2 (13.1%) Pomacentridae 258.2 (9.9%) Haemulidae 212.5 (8.2%)	<i>Sparisoma viride</i> 457.4 (15.3%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 258.7 (8.7%) <i>Acanthurus bahianus</i> 228.6 (7.7%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 165.3 (5.5%) <i>Clepticus parrae</i> 150.3 (5.0%)	HD 1563.4 (52.4%) CG 626.1 (21.0%) Z 324.9 (10.9%) DIC 260.6 (8.7%) DAS 157.8 (5.3%)

Las especies más abundantes (promedio anual) fueron: *C. cyanea*, *T. bifasciatum*, *S. partitus*, *S. adustus* y *C. parrae*, que acumulan aprox. 50% de los individuos. Las familias más abundantes fueron: Pomacentridae, Labridae, Scaridae y Acanthuridae, que acumulan el 85% de los individuos. Mientras que los grupos tróficos más abundantes fueron los zooplanctívoros y los herbívoros detritívoros que acumularon más del 60% de los individuos (Tabla 4).

Tabla 4. **Datos promedio anual** de abundancia promedio (ind/100m²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general). Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

ANUAL	Familias con mayor abundancia promedio ind/100m ²	Especies con mayor abundancia promedio ind/100m ²	Grupos funcionales con mayor abundancia promedio ind/100m ²
Arrecife general	Pomacentridae 39.5 (37.2%) Labridae 29.8 (28.1%) Scaridae 15.0 (14.1%) Acanthuridae 6.3 (6.0%) Tetraodontidae 5.3 (5.0%)	<i>Chromis cyanea</i> 15.2 (14.4%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 12.5 (11.8%) <i>Stegastes partitus</i> 8.7 (8.2%) <i>Stegastes adustus</i> 8.1 (7.6%) <i>Clepticus parrae</i> 6.2 (5.8%)	Z 34.4 (32.5%) HD 32.8 (30.9%) DAS 13.7 (12.9%) DIC 11.4 (10.7%) CG 6.6 (6.2%)
Laguna	Pomacentridae 30.9 (35.3%) Labridae 22.1 (25.2%) Scaridae 14.3 (16.3%) Acanthuridae 7.0 (8.0%) Haemulidae 6.3 (7.1%)	<i>Stegastes adustus</i> 19.1 (21.8%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 6.7 (7.6%) <i>Bodianus rufus</i> 5.6 (6.4%) <i>Halichoeres bivittatus</i> 5.3 (6.0%) <i>Stegastes diencaeus</i> 3.7 (4.2%)	HD 43.7 (49.8%) DIC 13.3 (15.2%) CG 11.0 (12.6%) DAS 10.2 (11.6%) Z 7.5 (8.6%)
Frente	Pomacentridae 33.2 (31.0%) Labridae 32.2 (30.1%) Scaridae 15.5 (14.5%) Tetraodontidae 8.1 (7.5%) Acanthuridae 7.2 (6.7%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 18.9 (17.7%) <i>Stegastes partitus</i> 11.8 (11.0%) <i>Chromis cyanea</i> 11.1 (10.4%) <i>Canthigaster rostrata</i> 8.1 (7.5%) <i>Halichoeres garnoti</i> 7.9 (7.4%)	Z 31.5 (29.4%) HD 30.8 (28.8%) DAS 14.9 (13.9%) DIC 13.6 (12.7%) O 8.3 (7.7%)
Pendiente	Pomacentridae 55.1 (45.3%) Labridae 34.0 (27.9%) Scaridae 14.8 (12.2%) Tetraodontidae 6.5 (5.4%) Acanthuridae 4.7 (3.8%)	<i>Chromis cyanea</i> 34.4 (28.3%) <i>Clepticus parrae</i> 17.6 (14.5%) <i>Stegastes partitus</i> 12.9 (10.6%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 10.0 (8.2%) <i>Canthigaster rostrata</i> 6.5 (5.4%)	Z 62.9 (51.7%) HD 25.1 (20.6%) DAS 15.5 (12.8%) DIC 6.8 (5.6%) O 6.5 (5.4%)

7.2.2. Caracterización temporal

Temporada de secas

Se registraron 3,046 individuos en esta temporada, que fue la menor abundancia en comparación a lluvias y nortes. Se identificaron 65 especies, 38 géneros y 24 familias.

En esta temporada las familias con mayor riqueza específica fueron: Haemulidae, Pomacentridae y Scaridae, con 8 especies cada una, seguidas de Labridae (7 spp.) y Serranidae (5 spp.), el resto de las familias registraron menos de 4 especies, de las cuales 12 estuvieron representadas por una sola especie. Los ocho grupos funcionales considerados estuvieron representados, la mayor riqueza se registró entre los carnívoros generalistas (23 spp.) y los herbívoros detritívoros (15 spp.), mientras que para los depredadores de ectoparásitos y piscívoros solo se registraron 2 y 1 especie respectivamente.

Cuatro especies se observaron únicamente en esta temporada: *B. lunatus*, *E. catenata*, *E. punctatus*, y *P. acuminatus*. En esta temporada también se registró la menor abundancia y biomasa de peces respecto a las otras dos temporadas de muestreo.

Las familias con mayor biomasa en la temporada de secas fueron: Scaridae, Haemulidae y Acanthuridae, que acumularon 74.3% del total. Las especies con mayor biomasa fueron: *S. viride*, *H. flavolineatum*, *A. coeruleus*, *A. bahianus* y *S. aurofrenatum*, que acumularon el 55.4% del total. Así mismo, los grupos funcionales con mayor biomasa fueron: los herbívoros detritívoros y los carnívoros generalistas, que acumularon el 81.1% del total (tabla 5).

Tabla 5. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m²) y biomasa (g/100m²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de secas**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

SECAS	Riqueza	Abundancia		Biomasa				
	Especies	Total Ind/4100m ²	Promedio Ind/100m ²	Total g/4100m ²	Promedio g/100m ²	Familias con mayor biomasa promedio g/100m ²	Especies con mayor biomasa promedio g/100m ²	Grupos funcionales con mayor abundancia promedio g/100m ²
Arrecife general	65	3046	78.8	83,420.1	2,034.6	Scaridae 653.5 (31.9%) Haemulidae 489.5 (23.9%) Acanthuridae 379.4 (18.5%) Pomacentridae 237.9 (11.6%) Labridae 90.3 (4.4%)	<i>Sparisoma viride</i> 349.7 (17.1%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 269.0 (13.1%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 191.2 (9.3%) <i>Acanthurus bahianus</i> 188.1 (9.2%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 116.7 (5.7%)	HD 1,208.4 (59.0%) CG 451.6 (22.1%) DIC 176.5 (8.6%) Z 92.3 (4.5%) DAS 88.1 (4.3%)
Laguna	41	847	70.6	44,763.4	3,730.3	Haemulidae 1,445.1 (38.7%) Scaridae 1,162.4 (31.2%) Acanthuridae 454.8 (12.2%) Pomacentridae 366.2 (9.8%) Labridae 77.3 (2.1%)	<i>Haemulon flavolineatum</i> 853.8 (22.9%) <i>Sparisoma viride</i> 767.0 (20.6%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 339.3 (9.1%) <i>Haemulon aurolineatum</i> 284.7 (7.6%) <i>Sparisoma rubripinne</i> 269.1 (7.2%)	HD 1,981.1 (53.1%) CG 1,272.9 (34.1%) DIC 339.8 (9.1%) DAS 80.8 (2.2%) Z 30.8 (0.8%)
Frente	48	1260	78.8	23,096.3	1,443.5	Scaridae 483.6 (33.5%) Acanthuridae 380.3 (26.4%) Pomacentridae 182.4 (12.6%) Haemulidae 140.1 (9.7%) Labridae 101.7 (7.0%)	<i>Sparisoma viride</i> 222.3 (15.4%) <i>Acanthurus bahianus</i> 212.4 (14.7%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 167.9 (11.6%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 134.0 (9.3%) <i>Sparisoma rubripinne</i> 80.5 (5.6%)	HD 983.2 (68.2%) CG 135.2 (9.4%) DIC 122.6 (8.5%) Z 105.9 (7.3%) DAS 64.3 (4.5%)
Pendiente	40	939	72.2	15,560.4	1,197.0	Scaridae 392.9 (31.7%) Acanthuridae 308.5 (24.9%) Pomacentridae 187.7 (15.1%) Labridae 88.4 (7.1%) Pomacanthidae 67.9 (5.5%)	<i>Acanthurus bahianus</i> 225.2 (18.2%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 151.8 (12.2%) <i>Sparisoma viride</i> 121.4 (9.8%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 83.2 (6.7%) <i>Chromis cyanea</i> 77.4 (6.2%)	HD 772.2 (62.3%) Z 132.3 (10.7%) DAS 124.2 (10.0%) DIC 92.3 (7.4%) CG 83.0 (6.7%)

Las familias más abundantes en esta temporada fueron: Pomacentridae, Labridae y Tetraodontidae. Las especies más abundantes en la temporada de secas fueron *C. rostrata*, *T. bifasciatum*, *C. cyanea*, *S. adustus* y *S. adustus*, que acumulan aproximadamente el 40% de los individuos. Los peces herbívoros detritívoros fueron los más abundantes (Tabla 6).

Tabla 6. Abundancia promedio (ind/100m²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de secas**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

SECAS	Familias con mayor abundancia promedio ind/100m ²	Especies con mayor abundancia promedio ind/100m ²	Grupos funcionales con mayor abundancia promedio ind/100m ²
Arrecife general	Pomacentridae 23.6 (31.8%) Labridae 16.8 (22.6%) Tetraodontidae 11.8 (15.9%) Scaridae 8.4 (11.3%) Acanthuridae 5.5 (7.5%)	<i>Canthigaster rostrata</i> 11.8 (11.8%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 11.3 (11.3%) <i>Chromis cyanea</i> 7.6 (7.6%) <i>Stegastes adustus</i> 5.6 (5.6%) <i>Stegastes partitus</i> 5.5 (5.5%)	HD 22.3 (30.0%) Z 19.2 (25.9%) O 11.9 (16.0%) DAS 8.4 (11.4%) DIC 6.0 (8.1%)
Laguna	Pomacentridae 21.3 (30.2%) Labridae 15.6 (22.1%) Haemulidae 12.7 (17.9%) Scaridae 10.7 (15.1%) Acanthuridae 6.8 (9.6%)	<i>Stegastes adustus</i> 13.3 (18.8%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 10.2 (14.4%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 7.0 (9.9%) <i>Haemulon aurolineatum</i> 4.3 (6.0%) <i>Sparisoma viride</i> 4.3 (6.0%)	HD 34.5 (48.9%) CG 13.3 (18.9%) Z 10.2 (14.4%) DIC 6.5 (9.2%) DAS 5.1 (7.2%)
Frente	Pomacentridae 20.2 (25.6%) Tetraodontidae 20.1 (25.5%) Labridae 19.3 (24.4%) Scaridae 7.1 (9.0%) Acanthuridae 5.4 (6.8%)	<i>Canthigaster rostrata</i> 20.1 (25.5%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 14.4 (18.2%) <i>Stegastes partitus</i> 6.8 (8.6%) <i>Chromis cyanea</i> 6.0 (7.6%) <i>Stegastes adustus</i> 3.9 (5.0%)	Z 20.9 (26.5%) O 20.2 (25.6%) HD 18.4 (23.4%) DAS 9.0 (11.4%) DIC 5.5 (7.0%)
Pendiente	Pomacentridae 30.0 (41.6%) Labridae 14.8 (20.5%) Tetraodontidae 11.7 (16.2%) Scaridae 7.9 (11.0%) Acanthuridae 4.6 (6.4%)	<i>Chromis cyanea</i> 16.6 (23.0%) <i>Canthigaster rostrata</i> 11.7 (16.2%) <i>Stegastes partitus</i> 8.8 (12.3%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 8.6 (11.9%) <i>Halichoeres garnoti</i> 5.3 (7.4%)	Z 25.6 (35.5%) HD 15.8 (21.9%) O 11.7 (16.2%) DAS 10.8 (15.0%) DIC 6.2 (8.5%)

Temporada de lluvias

Se registraron 6,300 individuos en el mes de agosto de 2014 y se identificaron 84 especies agrupadas en 47 géneros y 26 familias. En esta temporada se registró un mayor número de especies, abundancia y biomasa que en secas y nortes.

Las familias con mayor riqueza específica fueron: Pomacentridae y Scaridae con 9 especies cada una, seguidas de Haemulidae, Labridae y Serranidae con 8 especies cada una y Lutjanidae con 5 especies. El resto de las familias registraron 4 o menos especies cada una y de estas, 9 registraron una sola especie. Los ocho grupos funcionales considerados estuvieron representados, la mayor riqueza se registró entre los carnívoros generalistas (31 spp.) y los herbívoros detritívoros (18 spp.), mientras que para los depredadores de ectoparásitos y piscívoros solo se registraron 3 y 2 especies respectivamente.

15 especies fueron registradas únicamente en esta temporada: *B. vetula*, *C. sufflamen*, *C. chrysurus*, *P. aculeatus*, *E. xanthiprora*, *L. griseus*, *M. tuckeri*, *S. coeruleus*, *S. maculatus*, *S. regalis*, *P. volitans*, *E. striatus*, *M. tigris*, *M. venenosa* y *S. barracuda*.

Las familias con mayor biomasa en la temporada de lluvias fueron: Scaridae, Acanthuridae y Haemulidae, que acumularon el 54.7% del total. Las especies con mayor biomasa fueron: *S. viride*, *A. coeruleus*, *A. bahianus*, *S. aurofrenatum* y *K. sectatrix* que acumularon el 40% del total. Así mismo los grupos funcionales con mayor biomasa fueron: los herbívoros detritívoros y los carnívoros generalistas 78.5% del total (tabla 7).

Tabla 7. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m²) y biomasa (g/100m²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de lluvias**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

LLUVIAS	Riqueza	Abundancia		Biomasa				
	Especies	Total Ind/4100m ²	Promedio Ind/100m ²	Total g/4100m ²	Promedio g/100m ²	Familias con mayor biomasa promedio g/100m ²	Especies con mayor biomasa promedio g/100m ²	Grupos funcionales con mayor biomasa promedio g/100m ²
Arrecife general	84	6,300	153.7	214,120.6	5,222.5	Scaridae 1,453.3 (27.9%) Acanthuridae 738.5 (14.2%) Haemulidae 660.9 (12.7%) Pomacentridae 546.0 (10.5%) Lutjanidae 413.3 (7.9%)	<i>Sparisoma viride</i> 606.7 (11.6%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 365.9 (7.0%) <i>Acanthurus bahianus</i> 316.8 (6.1%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 297.6 (5.7%) <i>Kyphosus sectatrix</i> 286.5 (5.5%)	HD 2,920.6 (56.1%) CG 1,171.9 (22.5%) DIC 538.6 (10.3%) P 199.4 (3.8%) DAS 187.5 (3.6%)
Laguna	48	1,481	123.4	59,982.6	4,998.6	Kyphosidae 978.9 (19.6%) Pomacentridae 941.5 (18.8%) Scaridae 786.6 (15.7%) Lutjanidae 701.3 (14.0%) Acanthuridae 689.1 (13.8%)	<i>Kyphosus sectatrix</i> 978.9 (19.6%) <i>Lutjanus griseus</i> 674.4 (13.5%) <i>Stegastes adustus</i> 581.7 (11.6%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 344.5 (6.9%) <i>Microspathodon chrysurus</i> 302.3 (6.0%)	HD 3,338.9 (66.8%) CG 1,323.0 (26.5%) DIC 185.3 (3.7%) Z 65.9 (1.3%) DAS 61.8 (1.2%)
Frente	70	2,532	158.3	92,492.9	5,780.8	Scaridae 1757.1 (32.3%) Haemulidae 986.8 (18.1%) Acanthuridae 889.1 (16.4%) Pomacentridae 418.0 (7.7%) Labridae 345.0 (6.3%)	<i>Sparisoma viride</i> 856.7 (15.8%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 459.6 (8.5%) <i>Acanthurus bahianus</i> 364.1 (6.7%) <i>Haemulon flavolineatum</i> 321.8 (5.9%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 270.3 (5.0%)	HD 2,927.4 (53.8%) CG 1,105.9 (20.3%) DIC 734.4 (13.5%) DAS 250.3 (4.6%) Z 227.0 (4.2%)
Pendiente	52	2,287	175.9	61,645.1	4,741.9	Scaridae 1694.9 (33.1%) Acanthuridae 598.5 (11.7%) Labridae 497.0 (9.7%) Haemulidae 482.3 (9.4%) Serranidae 410.9 (8.0%)	<i>Sparisoma viride</i> 693.9 (13.5%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 473.9 (9.2%) <i>Sphyaena barracuda</i> 398.9 (7.8%) <i>Acanthurus bahianus</i> 328.3 (6.4%) <i>Mycteroperca tigris</i> 310.1 (6.0%)	HD 2,526.2 (49.3%) CG 1,113.5 (21.7%) DIC 623.8 (12.2%) P 398.9 (7.8%) Z 229.7 (4.5%)

Las familias más abundantes en la temporada de lluvias fueron: Pomacentridae, Labridae, Scaridae y Acanthuridae y las especies más abundantes fueron: *C. cyanea*, *T. bifasciatum*, *S. adustus*, *S. partitus* y *C. parrae*, que acumulan aprox. 50% de los individuos. Mientras que los grupos tróficos más abundantes fueron: los zooplantívoros y los herbívoros detritívoros que acumularon más del 60% de los individuos (Tabla 8).

Tabla 8. Abundancia promedio (ind/100m²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de lluvias**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplantívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

LLUVIAS	Familias con mayor abundancia promedio Ind/100m ²	Especies con mayor abundancia promedio Ind/100m ²	Grupos funcionales con mayor abundancia promedio Ind/100m ²
Arrecife general	Pomacentridae 63.1 (41.0%) Labridae 42.2 (27.5%) Scaridae 22.1 (14.4%) Acanthuridae 8.5 (5.5%) Haemulidae 3.8 (2.5%)	<i>Chromis cyanea</i> 28.3 (18.4%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 19.5 (12.7%) <i>Stegastes adustus</i> 12.4 (8.1%) <i>Stegastes partitus</i> 12.4 (8.1%) <i>Clepticus parrae</i> 8.2 (5.3%)	Z 57.0 (37.1%) HD 49.2 (32.0%) DAS 16.9 (11.0%) DIC 14.2 (9.3%) CG 10.3 (6.7%)
Laguna	Pomacentridae 46.7 (37.8%) Labridae 28.8 (23.4%) Scaridae 20.7 (16.7%) Acanthuridae 10.3 (8.4%) Lutjanidae 4.5 (3.6%)	<i>Stegastes adustus</i> 31.5 (25.5%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 16.4 (13.3%) <i>Scarus iseri</i> 9.5 (7.7%) <i>Microspathodon chrysurus</i> 9.0 (7.3%) <i>Halichoeres maculipinna</i> 5.8 (4.7%)	HD 74.3 (60.2%) CG 18.7 (15.1%) Z 16.7 (13.5%) DIC 7.3 (5.9%) DAS 6.1 (4.9%)
Frente	Pomacentridae 54.9 (34.7%) Labridae 49.4 (31.2%) Scaridae 24.6 (15.6%) Acanthuridae 9.1 (5.7%) Haemulidae 5.1 (3.2%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 26.6 (16.8%) <i>Chromis cyanea</i> 21.8 (13.7%) <i>Stegastes partitus</i> 19.6 (12.4%) <i>Halichoeres garnoti</i> 11.1 (7.0%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 10.6 (6.7%)	Z 49.6 (31.3%) HD 43.4 (27.4%) DIC 24.5 (15.5%) DAS 23.9 (15.1%) CG 8.4 (5.3%)
Pendiente	Pomacentridae 88.3 (50.2%) Labridae 45.7 (26.0%) Scaridae 20.4 (11.6%) Acanthuridae 6.0 (3.4%) Tetraodontidae 6.0 (3.4%)	<i>Chromis cyanea</i> 62.4 (35.5%) <i>Clepticus parrae</i> 25.3 (14.4%) <i>Stegastes partitus</i> 14.5 (8.2%) <i>Thalassoma bifasciatum</i> 13.5 (7.7%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 6.8 (3.8%)	Z 103.2 (58.7%) HD 33.2 (18.9%) DAS 18.3 (10.4%) DIC 7.9 (4.5%) O 6.0 (3.4%)

Temporada de nortes

Se registraron 3,694 individuos en el mes de febrero de 2015 y se identificaron 78 especies agrupadas en 45 géneros y 25 familias. En esta temporada se registró un mayor número de especies, abundancia y biomasa que en la temporada de secas, pero valores inferiores respecto a la temporada de lluvias. Las familias con mayor riqueza específica fueron: Pomacentridae y Scaridae con 9 especies cada una, seguidas de Serranidae (8 spp.) y Haemulidae y Labridae con 7 especies cada una. El resto de las familias registraron 4 especies o menos cada una y de estas 12 están representadas por una sola especie. Los ocho grupos funcionales considerados estuvieron representados, la mayor riqueza se registró entre los carnívoros generalistas (29 spp.) y los herbívoros detritívoros (18 spp.), mientras que para los omnívoros y Piscívoros solo se registraron 4 y 2 especies respectivamente.

Catorce especies fueron registradas únicamente en esta temporada: *D. americana*, *E. evelyne*, *H. parra*, *N. marianus*, *S. coruscum*, *L. synagris*, *G. miliaris*, *L. trigonus*, *P. arcuatus*, *P. paru*, *S. coelestinus*, *R. saponaceus*, *H. nigricans* e *H. unicolor*.

Las familias con mayor biomasa en la temporada de nortes fueron: Scaridae, Acanthuridae y Haemulidae, que acumularon el 58.6% del total. Las especies con mayor biomasa fueron: *S. viride*, *S. aurofrenatum*, *D. americana*, *A. coeruleus* y *A. bahianus*, que acumularon el 43.9% del total. Así mismo, los grupos funcionales con mayor biomasa acumulada fueron: los herbívoros detritívoros y los carnívoros generalistas, que acumularon el 76.4% del total (Tabla 9).

Tabla 9. Datos de riqueza de especies de peces; abundancia promedio (ind/100m²) y biomasa (g/100m²) por familia, especie y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de nortes**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

NORTES	Riqueza	Abundancia		Biomasa				
	Especies	Total Ind/4100m ²	Promedio Ind/100m ²	Total g/4100m ²	Promedio g/100m ²	Familias con mayor biomasa promedio g/100m ²	Especies con mayor biomasa promedio g/100m ²	Grupos funcionales con mayor biomasa promedio g/100m ²
Arrecife general	78	3694	90.1	125,779.2	3,067.8	Scaridae 1030.9 (33.7%) Acanthuridae 442.1 (14.5%) Haemulidae 318.8 (10.4%) Pomacentridae 298.5 (9.8%) Labridae 267.3 (8.7%)	<i>Sparisoma viride</i> 475.3 (15.6%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 249.7 (8.2%) <i>Dasyatis americana</i> 219.7 (7.2%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 199.3 (6.5%) <i>Acanthurus bahianus</i> 195.4 (6.4%)	HD 1,751.5 (57.3%) CG 582.9 (19.1%) Z 287.0 (9.4%) DIC 261.5 (8.6%) DAS 101.9 (3.3%)
Laguna	40	828	69.0	32,634.2	2,719.5	Scaridae 868.2 (32.6%) Haemulidae 420.8 (15.8%) Pomacentridae 387.3 (14.5%) Acanthuridae 302.8 (11.4%) Labridae 198.4 (7.4%)	<i>Sparisoma viride</i> 456.8 (17.1%) <i>Haemulon carbonarium</i> 264.6 (9.9%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 221.1 (8.3%) <i>Stegastes adustus</i> 186.8 (7.0%) <i>Sparisoma rubripinne</i> 176.0 (6.6%)	HD 1,591.8 (59.8%) DIC 443.3 (16.6%) CG 397.2 (14.9%) Z 117.6 (4.4%) DAS 112.2 (4.2%)
Frente	63	1348	84.3	54,092.6	3,380.8	Scaridae 1248.9 (36.9%) Acanthuridae 631.5 (18.7%) Haemulidae 405.8 (12.0%) Pomacentridae 272.4 (8.1%) Dasyatidae 204.2 (6.0%)	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> 438.0 (13.0%) <i>Sparisoma viride</i> 422.9 (12.5%) <i>Acanthurus bahianus</i> 352.4 (10.4%) <i>Acanthurus coeruleus</i> 229.0 (6.8%) <i>Dasyatis americana</i> 204.2 (6.0%)	HD 2,163.4 (64.0%) CG 628.3 (18.6%) DIC 284.0 (8.4%) Z 127.6 (3.8%) DAS 76.9 (2.3%)
Pendiente	56	1518	116.8	39,052.5	3,004.0	Scaridae 912.7 (30.2%) Dasyatidae 441.7 (14.6%) Labridae 438.3 (14.5%) Acanthuridae 337.6 (11.2%) Pomacentridae 248.5 (8.2%)	<i>Sparisoma viride</i> 556.9 (18.4%) <i>Dasyatis americana</i> 441.7 (14.6%) <i>Clepticus parrae</i> 372.0 (12.3%) <i>Ocyurus chrysurus</i> 168.9 (5.6%) <i>Sparisoma aurofrenatum</i> 150.3 (5.0%)	HD 1,391.9 (46.1%) CG 698.3 (23.1%) Z 639.5 (21.2%) DAS 123.1 (4.1%) P 95.2 (3.2%)

Las familias más abundantes en la temporada de nortes fueron: Pomacentridae, Labridae, Scaridae y Acanthuridae y las especies más abundantes fueron: *C. cyanea*, *T. bifasciatum*, *S. adustus*, *S. partitus* y *C. parrae*, que acumulan aprox. 50% de los individuos. Mientras que los grupos tróficos más abundantes fueron: los zooplanctívoros y los herbívoros detritívoros que acumularon más del 60% de los individuos (Tabla 10).

Tabla 10. Abundancia promedio (ind/100m²) de peces por familia, especies y grupo trófico en el arrecife de Akumal (en cada zona arrecifal y un promedio general) en la **temporada de nortes**. Donde HD: herbívoros detritívoros, CG: carnívoros detritívoros, DIC: depredadores de invertebrados con concha, Z: zooplanctívoros, P: piscívoros, DAS: depredadores de animales sésiles, O: omnívoros, DE: depredadores de ectoparásitos.

NORTES	Familias con mayor abundancia promedio Ind/100m ²	Especies con mayor abundancia promedio Ind/100m ²	Grupos funcionales con mayor abundancia promedio Ind/100m ²
Arrecife general	Pomacentridae 31.7 (35.2%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 11.5 (12.8%)	Z 31.3 (34.8%)
	Labridae 30.5 (33.8%)	<i>Chromis cyanea</i> 9.8 (10.9%)	HD 29.3 (32.5%)
	Scaridae 14.3 (15.9%)	<i>Clepticus parrae</i> 9.6 (10.7%)	DAS 13.3 (14.8%)
	Acanthuridae 5.0 (5.6%)	<i>Stegastes partitus</i> 8.4 (9.3%)	DIC 8.9 (9.9%)
	Haemulidae 2.2 (2.5%)	<i>Stegastes adustus</i> 6.2 (6.9%)	CG 5.4 (6.0%)
Laguna	Pomacentridae 24.8 (36.0%)	<i>Stegastes adustus</i> 12.7 (18.4%)	HD 31.0 (44.9%)
	Labridae 21.8 (31.6%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 9.7 (14.0%)	DAS 11.2 (16.2%)
	Scaridae 11.7 (16.9%)	<i>Abudefduf saxatilis</i> 7.2 (10.4%)	Z 10.0 (14.5%)
	Acanthuridae 4.0 (5.8%)	<i>Halichoeres bivittatus</i> 6.2 (8.9%)	DIC 9.2 (13.3%)
	Haemulidae 2.8 (4.0%)	<i>Sparisoma viride</i> 4.3 (6.3%)	CG 7.3 (10.6%)
Frente	Labridae 28.0 (33.2%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 15.8 (18.7%)	HD 30.6 (36.3%)
	Pomacentridae 24.6 (29.2%)	<i>Stegastes partitus</i> 8.9 (10.6%)	Z 24.1 (28.6%)
	Scaridae 14.9 (17.7%)	<i>Halichoeres garnoti</i> 8.8 (10.4%)	DAS 11.7 (13.9%)
	Acanthuridae 7.2 (8.5%)	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> 8.7 (10.3%)	DIC 10.7 (12.7%)
	Haemulidae 2.9 (3.4%)	<i>Stegastes adustus</i> 5.6 (6.6%)	CG 5.8 (6.8%)
Pendiente	Pomacentridae 46.8 (40.1%)	<i>Clepticus parrae</i> 27.2 (23.3%)	Z 59.8 (51.3%)
	Labridae 41.5 (35.5%)	<i>Chromis cyanea</i> 24.2 (20.7%)	HD 26.2 (22.4%)
	Scaridae 16.1 (13.8%)	<i>Stegastes partitus</i> 15.3 (13.1%)	DAS 17.4 (14.9%)
	Acanthuridae 3.4 (2.9%)	<i>Thalassoma bifasciatum</i> 7.9 (6.8%)	DIC 6.5 (5.5%)
	Tetraodontidae 1.8 (1.6%)	<i>Halichoeres garnoti</i> 5.9 (5.1%)	CG 3.2 (2.8%)

7.3. Relación entre la comunidad de peces y el hábitat

Temporada de secas

Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de porcentajes (SIMPER)

En el diagrama de ordenación MDS correspondiente a la temporada de secas, se observó que la estructura de los datos de biomasa siguen un gradiente asociado a la profundidad, inherente a las zonas arrecifales muestreadas: lagunas, frente y pendiente. Aun que la separación espacial entre los grupos no es explícita en el diagrama, la etiqueta de cada grupo (zona arrecifal) por color facilita su observación (Fig. 12).

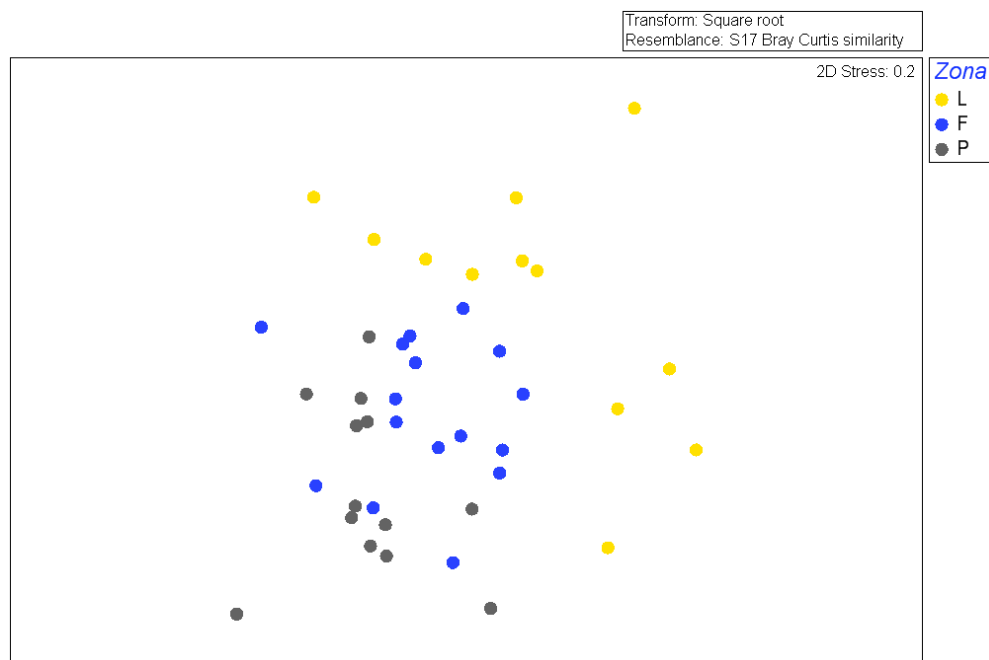


Fig. 12. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la **temporada de secas**. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris.

El análisis de similitud (ANOSIM) mostró que existen diferencias significativas entre grupos de datos asociados a las zonas arrecifales (valor R global=0.385; n.s.=0.1%). Estas diferencias son más evidentes entre lagunas-pendientes (valor R=0.620 n.s.=0.1%) y las lagunas-frente (valor R=0.433; n.s.=0.1%), que entre el frente-pendiente (valor R=0.195; n.s.=0.2%). Posteriormente un análisis exploratorio de Similitud de Porcentajes (SIMPER) indicó las especies que contribuyeron principalmente a la diferencia entre grupos previamente establecidos (Tabla 11).

Tabla 11. Resultado análisis SIMPER **temporada de secas**. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.

Grupo Lagunas		
Similitud media entre muestras: 31.70		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. coeruleus</i>	26.11	26.11
<i>H. flavolineatum</i>	22.65	48.76
<i>A. bahianus</i>	21.15	69.91
Grupo Frente		
Similitud media entre muestras: 46.71		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. bahianus</i>	38.12	38.12
<i>C. rostrata</i>	15.14	53.26
Grupo pendiente		
Similitud media entre muestras: 46.81		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. bahianus</i>	38.96	38.96
<i>C. cyanea</i>	22.65	61.61
Disimilitud promedio entre grupos (%)		
Lagunas y frente		70.53
Lagunas y pendiente		78.9
Frente y pendiente		57.99

Análisis de redundancia (RDA)

A lo largo del primer eje de ordenación del diagrama RDA correspondiente a la temporada de secas, se observa la distribución de las especies y puntos de muestreos asociadas principalmente al gradiente de profundidad, que refleja la zonación arrecifal y variables ambientales asociadas al cambio en este.

A la derecha del eje vertical, en el primer y cuarto cuadrante se proyectan variables bentónicas características de lagunas arrecifales por presentar mayores coberturas en dicha zona respecto al frente y pendiente, estos son: arena, roca, pastos marinos, sedimento fino, zoántidos-tunicados y pedacería. A estas variables se asocian especies como: *A. coeruleus*, *C. ocellatus*, *G. cinereus*, *H. plumierii*, *H. sciurus*, *A. saxatilis*, *M. chrysurus*, *S. adustus*, *S. iseri*, *S. rubripinne* y *S. viride*, etc. Del lado izquierdo del eje vertical se proyectan variables bentónicas características de la zona de frentes y pendientes en Akumal, por presentar mayores coberturas en dichas zonas, como: algas pardas, esponjas, algas coralinas incrustantes, algas filamentosas, coral pétreo, entre otras. Asociadas a estas variables se encuentran especies como: *T. bifasciatum*, *S. diencaeus*, *S. aurofrenatum*, *S. partitus*, *C. cyanea*, *S. chrysopterum*, *E. punctatus*, *H. puella*, *C. rostrata*, etc.

De acuerdo al análisis, las variables ambientales explicaron el 53.3% de la variabilidad de los datos de los peces. El primer eje explicó el 11.7% de la variabilidad total, mientras que el porcentaje explicado por los cuatro ejes principales fue de 26.5% (Tabla 12).

En esta temporada nueve variables ambientales tuvieron efecto significativo en la variación de los datos de biomasa de la comunidad de peces (Tabla 13), en orden de significancia fueron: profundidad, arena, roca, algas pardas, sedimento fino, pastos marinos, esponjas, algas coralinas incrustantes y algas filamentosas.

Fig. 2. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la **temporada de secas**. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacería, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris.

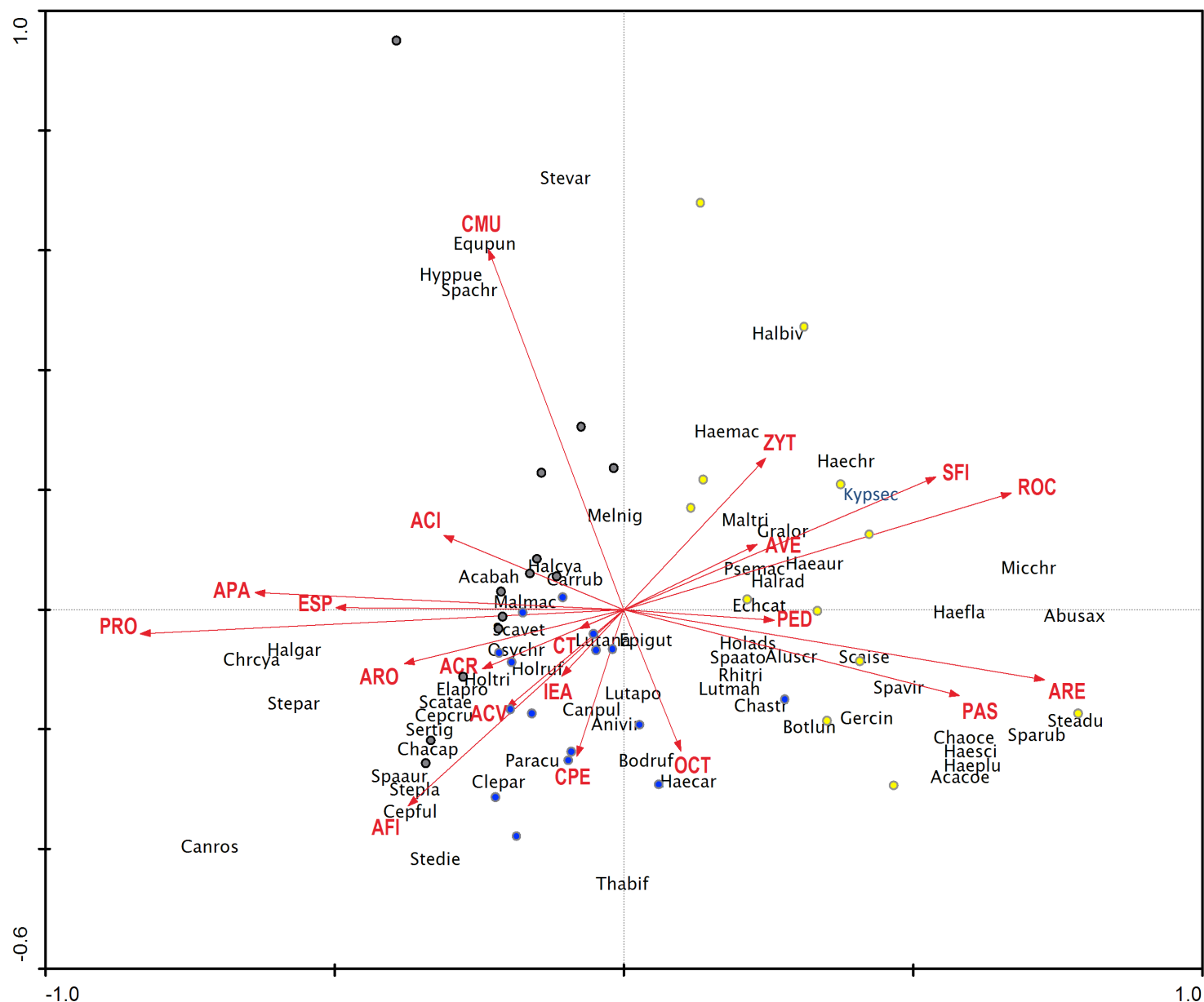


Tabla 12. Resultados del análisis RDA para la **temporada de secas**. Valores de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.

Ejes	1	2	3	4
Valores propios	0.117	0.054	0.051	0.044
Correlaciones especies-ambiente	0.977	0.921	0.930	0.942
Variación porcentual acumulada de				
datos de las especies:	11.700	17.000	22.100	26.500
relación especies-ambiente:	21.900	31.900	41.400	49.800
Suma de todos los ejes canónicos: 0.533				

Tabla 13. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre los datos de biomasa de la comunidad de peces . **Temporada de secas**.

Efecto de los atributos del hábitat sobre los peces arrecifales			
Prueba de permutaciones Monte Carlo			
Variable	Fit	F	P
Profundidad	0.089	3.812	0.002
Arena	0.074	3.135	0.002
Roca	0.067	2.812	0.002
Algas pardas	0.057	2.372	0.002
Pastos marinos	0.057	2.342	0.008
Sedimento fino	0.050	2.055	0.002
Esponjas	0.046	1.878	0.008
Algas coralinas incrustantes	0.045	1.827	0.008
Algas filamentosas	0.040	1.606	0.048
Coral muerto	0.044	1.783	0.092
Zoántidos y tunicados	0.037	1.482	0.124
Pedacería	0.030	1.212	0.234
Octocorales	0.029	1.173	0.210
Algas rojas	0.029	1.176	0.246
Coral pétreo	0.027	1.068	0.328
Algas verdes	0.025	0.981	0.410
Índice de Estructura Arrecifal	0.024	0.976	0.480
Algas calcareas verdes	0.023	0.907	0.578
Complejidad topográfica	0.020	0.802	0.784
Algas calcareas rojas	0.016	0.644	0.804

Temporada de lluvias

Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de porcentajes (SIMPER)

En el diagrama de ordenación MDS correspondiente a la temporada de lluvias, se observó que la estructura de los datos, aunque también presenta un gradiente asociado a las zonas arrecifales muestreadas (como en la temporada de secas), solo se distinguen dos grupos con relativa claridad: los peces de las lagunas y los peces del frente y pendiente (los datos de estas dos zonas no se diferencian claramente) (Fig. 14).

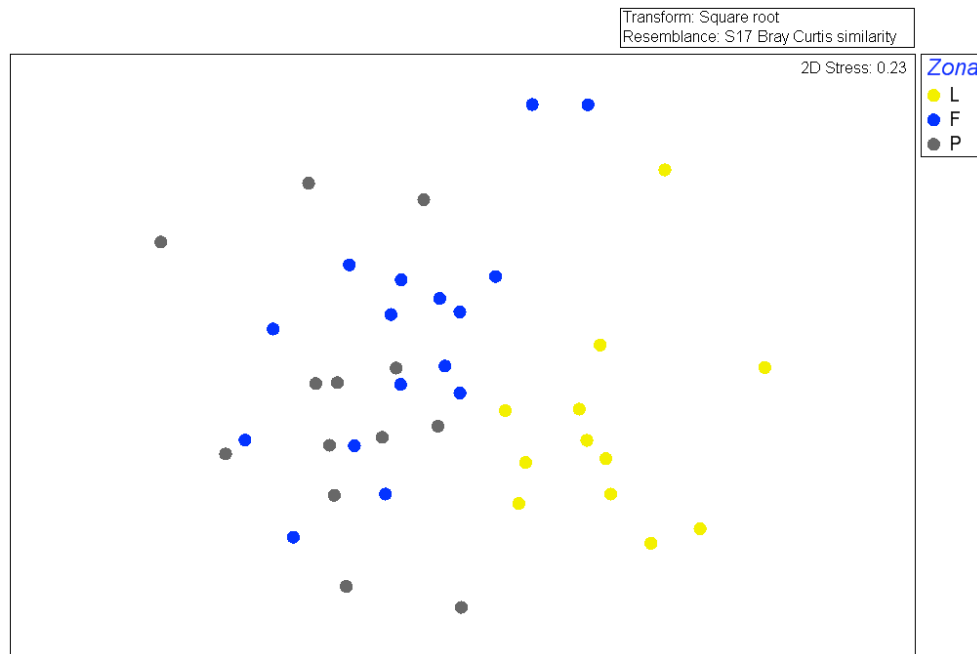


Fig. 14. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la **temporada de lluvias**. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris.

En concordancia con lo observado en el diagrama MDS, el ANOSIM mostró que existen diferencias significativas entre grupos de datos asociados a las zonas arrecifales (valor R global=0.346; n.s.=0.1%), particularmente entre lagunas y pendientes (valor R =0.543 n.s.=0.1%) y entre lagunas y frente (valor R =0.462; n.s.=0.1%). No se registraron diferencias significativas

entre el frente y la pendiente (valor $R=0.072$; $n.s.=5.3\%$). El SIMPER indicó las especies que contribuyeron principalmente a la diferencia entre grupos previamente establecidos (Tabla 14).

Tabla 12. Resultado análisis SIMPER **temporada de lluvias**. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.

Grupo Lagunas		
Similitud media entre muestras: 42.54		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. adustus</i>	27.41	27.41
<i>A. bahianus</i>	13.17	40.57
<i>A. coeruleus</i>	12.07	52.65
Grupo Frente		
Similitud media entre muestras: 38.91		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. coeruleus</i>	17.3	17.3
<i>S. viride</i>	14.93	32.23
<i>A. bahianus</i>	8.88	41.11
<i>S. aurofrenatum</i>	8.34	49.45
<i>T. bifasciatum</i>	6.53	55.98
Grupo pendiente		
Similitud media entre muestras: 38.55		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. aurofrenatum</i>	11.5	11.5
<i>A. bahianus</i>	9.64	21.14
<i>S. taeniopterus</i>	8.58	29.72
<i>A. coeruleus</i>	8.22	37.93
<i>C. cyanea</i>	8.09	46.02
<i>S. viride</i>	7.68	53.7
Disimilitud promedio entre grupos (%)		
Lagunas y frente		69.38
Lagunas y pendiente		71.81
Frente y pendiente		62.81

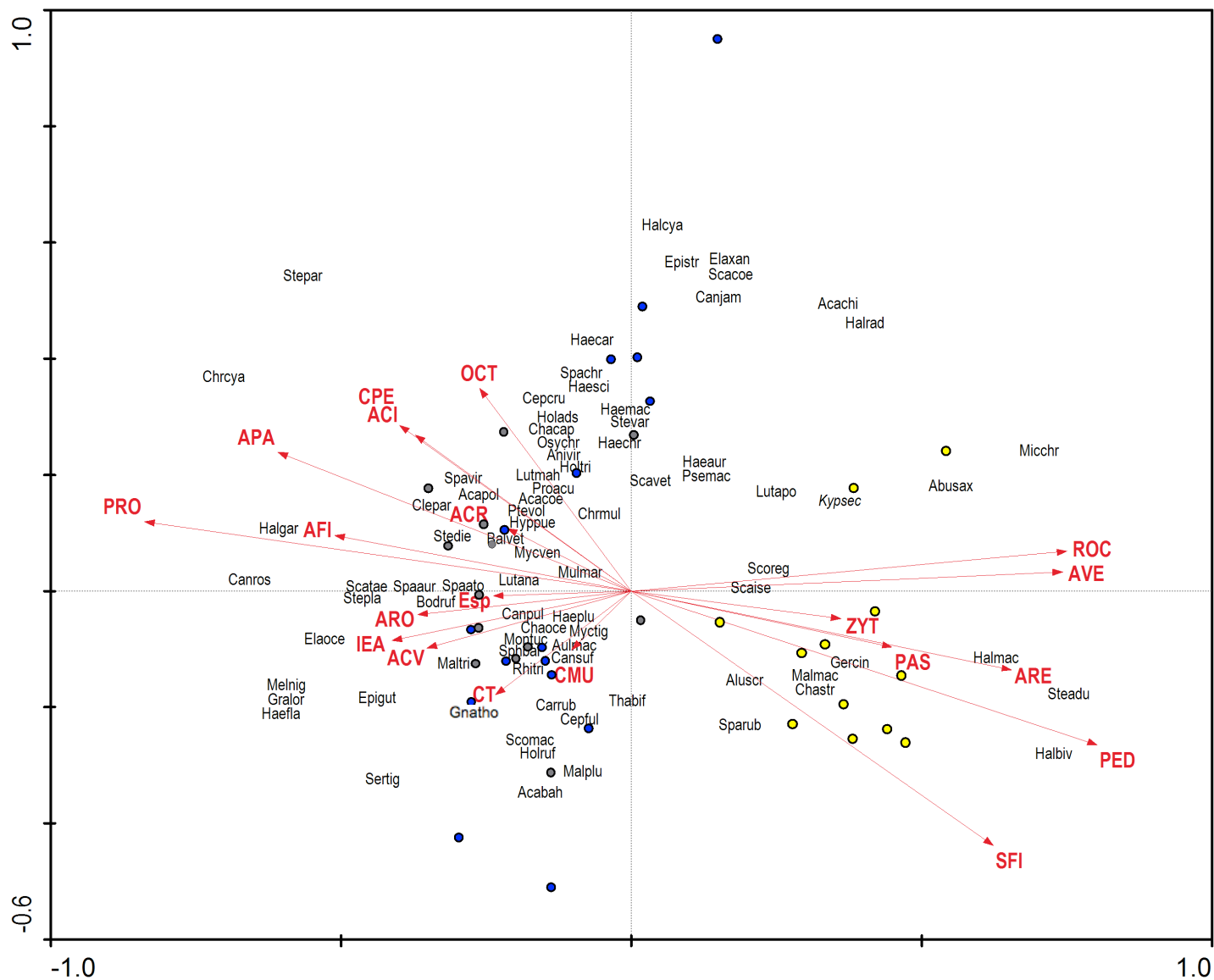
Análisis de redundancia (RDA)

En el diagrama RDA correspondiente a la temporada de lluvias (Fig. 15), al igual que en la temporada de secas, se observa la distribución de las especies y puntos de muestreos asociadas principalmente al gradiente de profundidad a lo largo del primer eje de ordenación.

A la derecha del eje vertical se proyectan atributos del hábitat característicos de lagunas arrecifales por presentar mayores coberturas en dicha zona respecto al frente y pendiente, estos son: pedacería, roca, sedimento fino, algas verdes, arena, pastos marinos y zoántidos y tunicados. A estas variables se asociaron especies como: *H. bivittatus*, *S. adustus*, *H. maculipinna*, *G. cinereus*, *M. macropus*, *C. striatus*, *K. sectatrix*, *A. saxatilis*, *M. chrysurus*, etc. A la izquierda de eje vertical se proyectaron variables bentónicas que son característicos de la zona de frentes y pendientes en Akumal, por presentar mayores coberturas en dichas zonas (Fig. 9) como: las algas pardas, algas coralinas incrustantes, coral pétreo, algas filamentosas, octocorales, esponjas, algas coralinas rojas y verdes, etc., así como el indicador IEA y el índice de CT. Asociadas a estas variables se encuentran especies como: *C. rostrata*, *H. garnoti*, *C. cyanea*, *M. niger*, *G. loreto*, *E. oceanops*, *S. partitus*, entre otras. Un segundo gradiente separa los sitios y especies del segundo cuadrante del resto del diagrama, determinado por la cobertura de algas filamentosas y sedimento fino principalmente. A estas variables se asociaron las especies: *P. maculatus*, *E. oceanops*, *G. thompsoni*, *M. plumieri*, *M. triangulatus*, *R. triqueter*, entre otras.

Las variables ambientales explicaron el 49.5% del variabilidad de los datos de los peces. El primer eje explicó el 8.4% de la variabilidad total, mientras que el porcentaje explicado por los cuatro ejes principales fue de 23.3% (Tabla 15).

Fig. 3. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la **temporada de lluvias**. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacería, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris.



En esta temporada (lluvias) once variables ambientales tuvieron efecto significativo en la variación de los datos de biomasa de la comunidad de peces, en orden de significancia fueron: profundidad, pedacería, roca, sedimento fino, algas verdes, algas pardas, arena, algas coralinas incrustantes, algas filamentosas, coral pétreo y el IEA (Tabla 16).

Tabla 15. Resultados del análisis RDA para la **temporada de lluvias**. Valores propios de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.

Ejes	1	2	3	4
Valores propios	0.084	0.057	0.049	0.043
Correlaciones especies-ambiente	0.952	0.897	0.923	0.878
Variación porcentual acumulada de				
datos de las especies:	8.400	14.100	19.000	23.300
relación especies-ambiente:	16.900	28.500	38.400	47.100
Suma de todos los ejes canónicos: 0.495				

Tabla 16. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre la los datos de biomasa de la comunidad de peces. **Temporada de lluvias**.

Efecto de los atributos del hábitat sobre los peces arrecifales			
Prueba de permutaciones Monte Carlo			
Variable	Fit	F	P
Profundidad	0.065	2.723	0.002
Pedacería	0.064	2.647	0.002
Roca	0.059	2.432	0.002
Sedimento fino	0.057	2.340	0.002
Algas verdes	0.054	2.234	0.002
Algas pardas	0.052	2.130	0.002
Arena	0.045	1.836	0.004
Algas coralinas incrustantes	0.042	1.724	0.004
Algas filamentosas	0.041	1.680	0.006
Coral pétreo	0.036	1.465	0.020
Índice de Estructurta Arrecifal	0.034	1.366	0.042
Zoántidos y tunicados	0.037	1.488	0.080
Algas calcareas verdes	0.032	1.300	0.110
Octocorales	0.031	1.242	0.110
Complejidad topográfica	0.029	1.180	0.196
Pastos marinos	0.029	1.185	0.244
Algas calcareas rojas	0.023	0.919	0.558
Algas rojas	0.022	0.897	0.624
Esponjas	0.022	0.896	0.578
Coral muerto	0.018	0.725	0.660

Temporada de nortes

Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de porcentajes (SIMPER)

En el diagrama de ordenación MDS correspondiente a la temporada de nortes se observó que la estructura de los datos de biomasa presentan un gradiente relacionado a las zonas arrecifales (Fig. 16). El grupo correspondiente a las lagunas se separó con mayor claridad que los otros dos grupos (frente y pendiente).

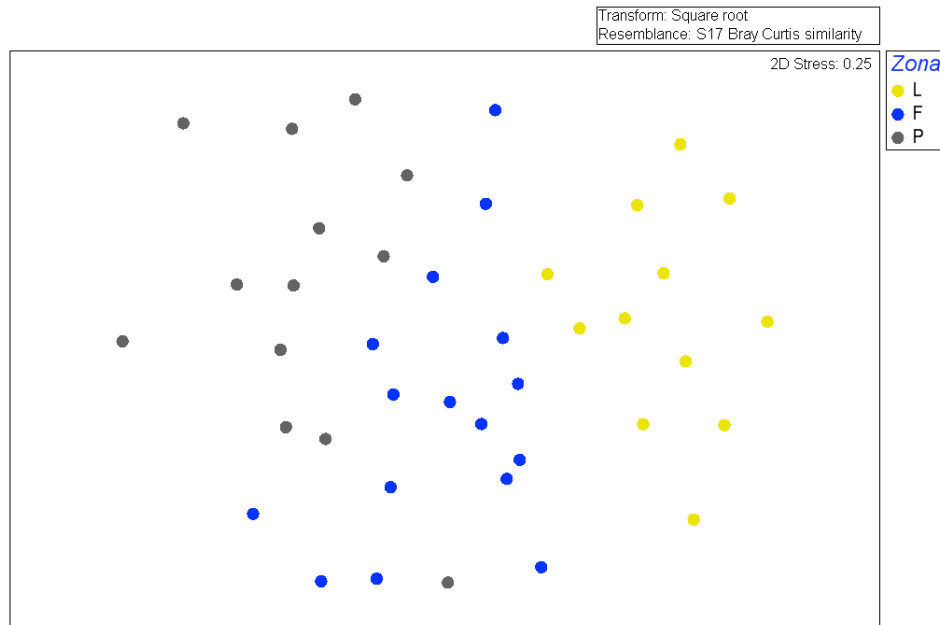


Fig. 16. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la **temporada de nortes**. Los datos de cada zona arrecifal en color diferente, (L) lagunas: amarillo, (F) frente: azul y (P) pendiente: gris.

El ANOSIM correspondiente a esta temporada, mostró que existen diferencias significativas entre los grupos de datos asociados a las zonas arrecifales (valor R global=0.552; n.s.=0.1%). Estas diferencias se dieron entre los tres grupos, principalmente entre lagunas-pendientes (valor R =0.771 n.s.=0.1%), las lagunas-frente (valor R =0.509; n.s.=0.1%) y entre el frente-pendiente (valor R =0.411; n.s.=0.1%).

El análisis SIMPER indicó las especies que contribuyeron principalmente a la diferencia entre los grupos de peces por zona arrecifal (Tabla 17).

Tabla 13. Resultado análisis SIMPER **temporada de nortes**. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.

Grupo Lagunas		
Similitud media entre muestras: 44.83		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. viride</i>	18.96	18.96
<i>S. adustus</i>	14.48	33.44
<i>A. coeruleus</i>	11.71	45.15
<i>H. carbonarium</i>	10.27	55.42
Grupo Frente		
Similitud media entre muestras: 40.01		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. aurofrenatum</i>	18.24	18.24
<i>A. bahianus</i>	17.57	35.81
<i>A. coeruleus</i>	8.44	44.25
<i>S. adustus</i>	6.62	50.87
Grupo pendiente		
Similitud media entre muestras: 38.75		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. viride</i>	19.17	19.17
<i>C. cyanea</i>	8.99	28.15
<i>S. aurofrenatum</i>	8.92	37.08
<i>C. parrae</i>	8.78	45.86
<i>S. partitus</i>	5.92	51.77
Disimilitud promedio entre grupos (%)		
Lagunas y frente		68.23
Lagunas y pendiente		75.17
Frente y pendiente		67.3

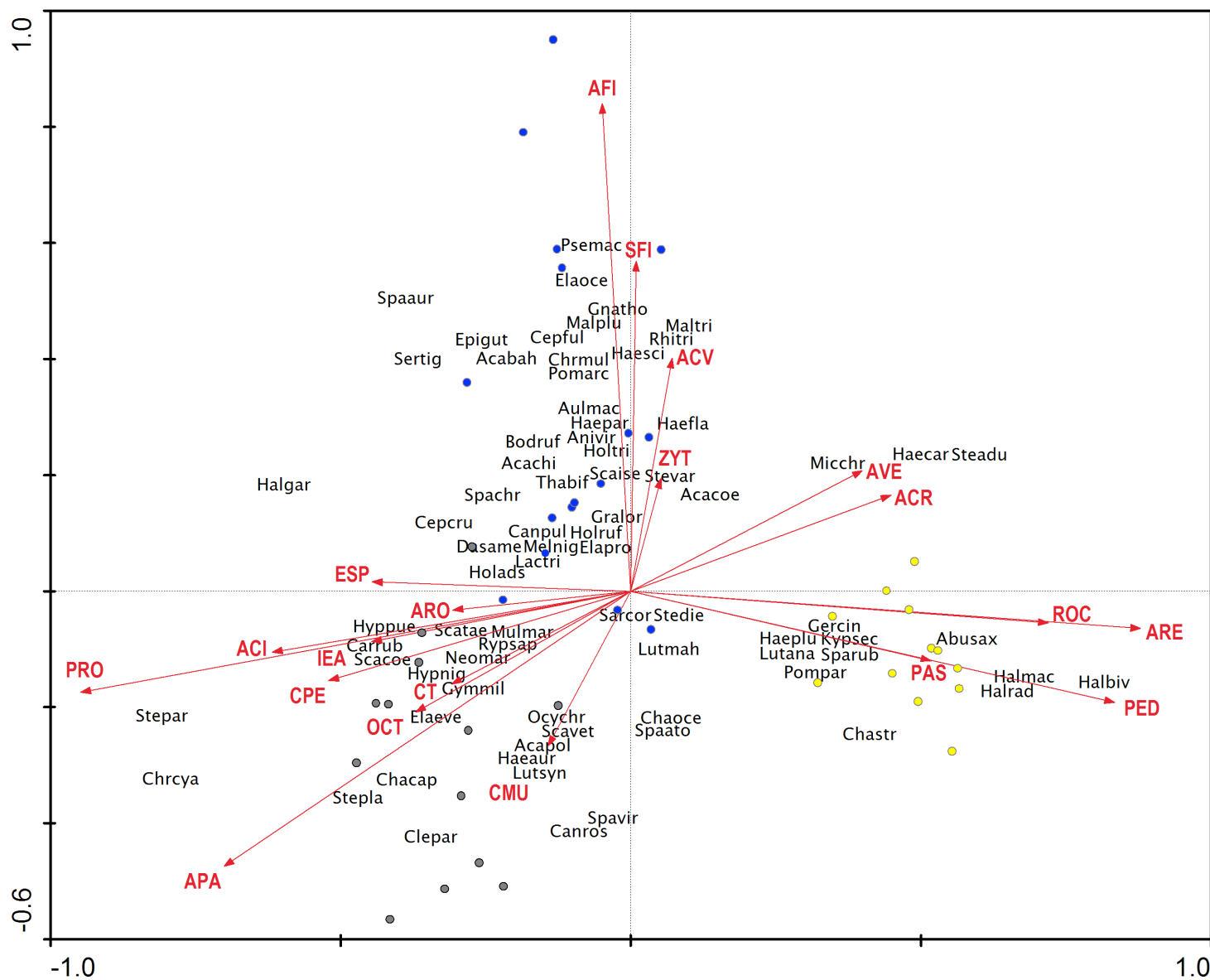
Análisis de redundancia (RDA)

A lo largo del primer eje de ordenación del diagrama RDA correspondiente a la temporada de nortes, también se observa la distribución de las especies y puntos de muestreos asociadas principalmente al gradiente de profundidad, reflejo de la zonación arrecifal y variables ambientales asociadas al cambio en este (Fig. 17).

A la derecha del eje vertical se proyectan variables bentónicas características de lagunas arrecifales por presentar mayores coberturas en dicha zona respecto al frente y pendiente, como: arena, pedacera, rocas, algas calcáreas rojas, pastos marinos y algas verdes. Las especies de peces que se asociaron a estas variables fueron: *H. bivittatus*, *H. maculipinna*, *H. radiatus*, *A. saxatilis*, *C. striatus*, *G. cinereus*, *K. sectatrix*, entre otras. A la izquierda de eje vertical se proyectaron atributos que son característicos de la zona de frentes y pendientes en Akumal, por presentar mayores coberturas en dichas zonas como: algas pardas, algas coralinas incrustantes, coral pétreo, octocorales, esponjas, así como el Índice de Estructura Arrecifal y el índice de complejidad topográfica. Las especies de peces que se asociaron a estas variables fueron: *S. partitus*, *C. cyanea*, *H. garnoti*, *H. puella*, *C. ruber*, *S. coeruleus*, *S. taeniopterus*, etc.

Es esta temporada las algas filamentosas, el sedimento fino, algas calcáreas verdes y zoántidos y tunicados se proyectaron en una misma dirección separándose del resto de las variables que caracterizaron a las lagunas y frente y pendiente. Las variables ambientales explicaron el 53.4% del variabilidad de los datos de los peces. El primer eje explicó el 8.5% de la variabilidad total, mientras que el porcentaje explicado por los cuatro ejes principales fue de 24.8% (Tabla 18).

Fig. 4. Diagrama de ordenación RDA (triplot) correspondiente a la **temporada de nortes**. Se proyectan las especies de peces (ID con seis letras, ver tabla 2), los sitios de muestreo (círculos) y las variables ambientales (flechas rojas), donde ACI: alga coralina incrustante, ACR: alga calcárea roja, ACV: alga calcárea verde, AFI: alga filamentosa, AVE: alga verde, APA: alga parda, ARE: arena, ARO: alga roja, CMU: coral muerto, CPE: coral pétreo, CT: complejidad topográfica, ESP: esponjas, IEA: Índice de Estructura Arrecifal, OCT: octocoral, PAS: pasto, PED: pedacería, PRO: profundidad, ROC: roca, SFI: sedimento fino, ZYT: zoántidos y tunicados. Los círculos (sitios de muestreo) de las lagunas en amarillo, los del frente en azul y los de la pendiente en gris.



En la temporada de nortes once variables ambientales tuvieron efecto significativo en la variación de los datos de biomasa de la comunidad de peces, en orden de significancia fueron: profundidad, arena, pedacería, algas pardas, roca, algas filamentosas, algas coralinas incrustantes, coral pétreo, el IEA, algas calcáreas rojas y octocorales (tabla 19).

Tabla 18. Resultados del análisis RDA para la **temporada de nortes**. Valores propios de los cuatro ejes, su porcentaje asociado de contribución a la varianza y valores de correlación entre las especies y las variables ambientales.

Ejes	1	2	3	4
Valores propios	0.085	0.065	0.052	0.046
Correlaciones especies-ambiente	0.965	0.967	0.952	0.960
Variación porcentual acumulada de				
datos de las especies:	8.500	15.000	20.200	24.800
relación especies-ambiente:	15.900	28.000	37.800	46.400
Suma de todos los ejes canónicos: 0.534				

Tabla 19. Test de permutaciones Monte Carlo. Efecto de las variables ambientales sobre la los datos de biomasa de la comunidad de peces. **Temporada de nortes**.

Efecto de los atributos del hábitat sobre los peces arrecifales			
Prueba de permutaciones Monte Carlo			
Variable	Fit	F	P
Profundidad	0.080	3.396	0.002
Arena	0.071	2.999	0.002
Pedacería	0.067	2.814	0.002
Algas pardas	0.064	2.649	0.002
Roca	0.053	2.196	0.002
Algas filamentosas	0.052	2.148	0.002
Algas coralinas incrustantes	0.051	2.116	0.002
Coral pétreo	0.044	1.775	0.004
Índice de Estructura Arrecifal	0.036	1.441	0.022
Algas calcareas rojas	0.036	1.462	0.028
Octocorales	0.034	1.389	0.042
Algas verdes	0.036	1.451	0.074
Sedimento fino	0.033	1.325	0.120
Esponjas	0.031	1.257	0.158
Pastos marinos	0.030	1.195	0.304
Complejidad topográfica	0.028	1.116	0.262
Zoántidos y tunicados	0.025	1.005	0.432
Algas calcareas verdes	0.024	0.946	0.488
Coral muerto	0.023	0.902	0.692
Algas rojas	0.021	0.855	0.658

7.4. Variación anual

Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de porcentajes (SIMPER)

En el diagrama de ordenación MDS correspondiente a los datos anuales (tres temporadas), se observa que los datos siguen un gradiente de profundidad (Fig. 18). Los datos de biomasa de lagunas se separan con mayor claridad que los datos de las otras zonas.

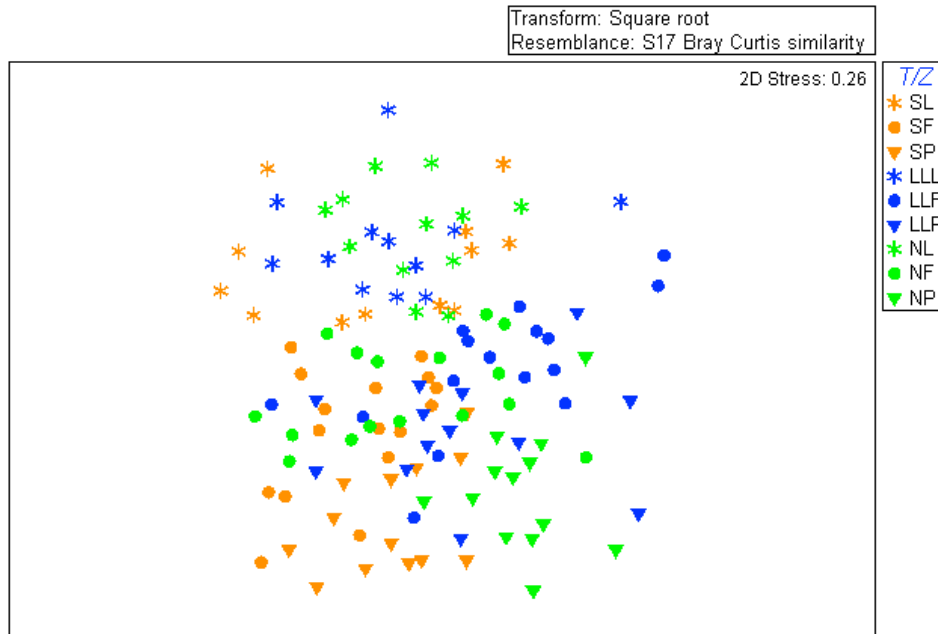


Fig. 18. Diagrama de ordenación MDS (2D) de las especies de peces (biomasa) durante la temporada de nortes. Los datos de cada temporada climática en diferente color, (S) secas: naranja, (LL) lluvias: azul y (N) nortes: verde. Los datos de cada zona arrecifal con etiqueta en forma diferente, (L) lagunas: asterisco, (F) frente: círculo y (P) pendiente: triángulo invertido.

Un ANOSIM de dos vías mostró diferencias significativas en la comunidad de peces arrecifales (biomasa) dadas por el factor temporal (temporada climática) (valor R global=0.245; n.s.=0.1%). La diferencia entre temporadas se dio principalmente entre secas y lluvias (valor R=0.275 n.s.=0.1%) y secas y nortes (valor R=0.269; n.s.=0.1%), y en menor medida entre lluvias y nortes (valor R=0.192; n.s.=0.1%). El factor zona arrecifal fue significativo (valor R global=0.452;

n.s.=0.1%) a lo largo a lo largo de dichas temporadas (como se observó previamente en los análisis independientes de cada temporada), principalmente entre la laguna-frente (valor $R=0.492$; n.s.=0.1%) y laguna-pendiente (valor $R=0.703$; n.s.=0.1%), y en menor medida entre el frente-pendiente (valor $R=0.227$; n.s.=0.1%).

Tabla 20. Resultado análisis SIMPER para **grupos por temporada climática**. Similitud media intra grupos y especies que contribuyeron a la similitud. Disimilitud promedio inter grupos. C(%): porcentaje de contribución de cada especie, CA(%) porcentaje acumulado.

Grupo Secas		
Similitud media entre muestras: 43.51		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. bahianus</i>	17.84	17.84
<i>S. adustus</i>	9.09	26.93
<i>S. aurofrenatum</i>	8.87	35.81
<i>T. bifasciatum</i>	8.85	44.66
<i>S. viride</i>	7.23	51.89
<i>A. coeruleus</i>	6.80	58.69
Grupo Lluvias		
Similitud media entre muestras: 39.75		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>A. coeruleus</i>	13.31	13.31
<i>S. adustus</i>	10.85	24.15
<i>S. viride</i>	10.39	34.54
<i>A. bahianus</i>	10.24	44.79
<i>A. aurofrenatum</i>	7.10	51.89
<i>T. bifasciatum</i>	6.12	58.00
Grupo Nortes		
Similitud media entre muestras: 40.84		
Especies	C (%)	CA (%)
<i>S. viride</i>	12.57	12.57
<i>S. aurofrenatum</i>	10.86	23.43
<i>A. bahianus</i>	10.04	33.48
<i>A. coeruleus</i>	8.50	41.98
<i>S. adustus</i>	7.51	49.48
<i>H. carbonarium</i>	4.66	54.14
<i>T. bifasciatum</i>	4.37	58.51
Disimilitud promedio entre grupos (%)		
Secas y Lluvias		64.22
Secas y Nortes		62.80
Lluvias y Nortes		63.54

8. DISCUSIÓN

8.1. Hábitat arrecifal

La cobertura bentónica del arrecife de Akumal, representada por corales pétreos (7.9%) y macroalgas (40.9%) corroboran las conclusiones de Garza (2004), que indican una tendencia del ecosistema al deterioro, ya que al comparar con los resultados de Gutiérrez *et al.* (1995), se estimó una pérdida del 75.3% de la cobertura coralina registrada hace 22 años, es decir, una disminución neta de 1.12% cada año, dado que en 1993 su cobertura era de 32%. En ese mismo lapso de tiempo (1993-2015), la cobertura de macroalgas aumentó de 36.9% a 40.9%. Estos datos permiten catalogar al arrecife Akumal como un sistema estresado en continuo deterioro (Gutiérrez, *et al.*, 1995, Garza *et al.*, 2011; López, 2014).

Aunque la cobertura algal ha aumentado desde 1993, sus valores han tenido un comportamiento variable, por ejemplo: en 2004, Garza reportó una cobertura promedio relativamente baja en Akumal (24.6%), mientras que en 2014 Naranjo (2016), registró una cobertura algal superior al 55%. Esta variabilidad es notoria en los valores registrados en cada temporada climática durante este estudio: 47% en la temporada de secas, 35% en la temporada de lluvias y 30% en la temporada de nortes y se ha explicado por la capacidad de algunas especies de algas de responder rápidamente a cambios en la disponibilidad de nutrientes, luz, espacio, temperatura, intensidad de las corrientes, aporte de sedimentos, etc., es decir, muchas especies son oportunistas y compiten por el espacio con los corales, por lo cual una alta cobertura algal es considerada indicadora de degradación arrecifal (Josselyn y West, 1985; Lowthion *et al.*, 1985; Mumby *et al.*, 2005; García y Díaz, 2006; Díaz y McCook, 2008); en un proceso mediado fuertemente por la herbivoría, que puede tener efectos sobre la composición y la estructura de la comunidad bentónica, en la cual puede ocurrir un cambio de fase, de un sistema previamente dominado por corales a una dominancia de algas (Lang y Chomesky, 1990; Done, 1992; McCook *et al.*, 2001; Barott 2012; Beisner *et al.*, 2003; Hixon, 2015). Este cambio está caracterizado por un incremento de sustrato disponible debido a la mortalidad coralina, el incremento en el suministro de nutrientes, la reducción de la herbivoría (intensidad de ramoneo) debido a la pesca, la pérdida de hábitat o por enfermedades, y la proliferación de algas resistentes

a la herbivoría, entre otros factores (Fong y Paul, 2011), que de acuerdo con Garza *et al.*, (2011) corresponden a las condiciones presentes en Akumal desde hace más de una década.

Otras características importantes del ecosistema arrecifal son la riqueza y abundancia específica de la comunidad coralina, debido a las diferencias en la contribución de algunas especies a la acreción arrecifal (Goreau, 1959; Logan *et al.*, 2011; Mercado, 2012; Carricart, 2007; Alvarez *et al.*, 2013), que Hubbard (1985), definió como el incremento lateral o vertical de la superficie del arrecife en el tiempo. En el Caribe las especies que contribuyen mayormente a la acreción son: *Acropora* spp., *Orbicella* spp. y *M. cavernosa*, mientras que otras especies como *Undaria* spp., *Agaricia* spp., *Scolymia* spp. o *Siderastrea radians*, aportan menos a la acreción (Goreau, 1959; Logan *et al.*, 2011; Mercado, 2012; Carricart, 2007; Alvarez *et al.*, 2013). En 1993 Gutiérrez *et al.*, (1995), registraron 40 especies de coral duro en el arrecife de Akumal (19 en las lagunas, 33 en el frente y 29 en la pendiente), de las cuales *S. siderea* registró una alta cobertura y densidad relativa en todo el arrecife, sin embargo entre zonas dominaron diferentes especies: en las lagunas y cresta *Porites* spp., *Acropora palmata* y *Millepora* spp. y en el frente y pendiente *O. annularis*. El presente estudio registró 43 especies de coral: 20 en la laguna, 39 en el frente y 37 en la pendiente, incluyendo hidrocorales. Las especies más abundantes en la laguna fueron *O. annularis* y *P. astreoides*; en el frente *U. agaricites* y *S. siderea*; y en la pendiente *U. agaricites* y *P. astreoides*. Estos resultados indican que la riqueza de especies coralinas en Akumal es relativamente constante desde 1993 y considerablemente alta en relación a otros arrecifes del Caribe mexicano incluyendo áreas protegidas como el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, donde se reportan 41 especies de corales escleractinios, además de otros arrecifes del Caribe mexicano donde se reportan entre 7 y 28 especies (Gutiérrez *et al.*, 1995; INE, 2000; Arias *et al.*, 2011, 2012). Sin embargo especies coralinas formadoras de arrecife como *A. palmata* y *O. annularis* dejaron de ser dominantes en el arrecife Akumal y fueron reemplazadas por especies como *Undaria* spp. y *S. siderea*, que aportan menor complejidad estructural y acreción arrecifal, además de ser más vulnerables a la erosión (Goreau, 1959; Logan *et al.*, 2011; Mercado, 2012; Carricart, 2007; Alvarez *et al.*, 2013).

Una de las principales consecuencias de la pérdida de cobertura coralina y en particular de la disminución de la densidad de colonias de especies constructoras de arrecife, es el incremento

relativo en la tasa de erosión arrecifal, a tal grado que supera la acreción, resultando en la pérdida de las estructuras carbonatadas (Glynn y Maté, 1997). Alvarez *et al.* (2013), mostraron mediante dos modelos, que no se puede garantizar la integridad y funcionalidad de los arrecifes del Caribe, cuando se modifica considerablemente el ensamblaje de la comunidad coralina, en este caso, al disminuir la abundancia relativa de especies formadoras de arrecife y ser sustituidas por especies oportunistas, debido a que disminuye drásticamente el potencial de calcificación del arrecife y la rugosidad. De acuerdo con Perry *et al.* (2013), los arrecifes del Caribe con coberturas coralinas inferiores al 10% generalmente presentan tasas de producción de carbonato negativas, que amenazan la acreción arrecifal en mayor o menor medida, dependiendo de las características particulares de cada arrecife, como el ensamblaje de corales y el número y tipo de organismos erosionadores.

La tendencia de detrimento en la estructura arrecifal, se refleja en los bajos valores de la complejidad topográfica (0.23 ± 0.07 , promedio frente y pendiente) y del IEA (3.54 ± 2.06 , promedio frente y pendiente), los cuales han sido bajos en Akumal desde hace más de una década (López, 2014). Por una parte la disminución de la complejidad topográfica se ha atribuido a factores como: el impacto de huracanes y el aumento de la tasa de erosión en relación a la tasa de acreción, este último directamente relacionado con las características del ensamblaje de la comunidad coralina y la proporción de cada especie o grupo morfo-funcional con mayor o menor tasa de acreción arrecifal y diferente resistencia a la erosión, así como con el impacto de la herbivoría, que regula la competencia por el espacio entre macro-algas y corales (Lewis, 1985; Lang y Chomesky, 1990; Fox y Bellwood, 2008; Mumby, 2009; Alvarez, 2011a, 2011b, 2011c; Hixon, 2015). Por otra parte, se ha explicado por: incrementos en la acidez del océano y su temperatura (cambio climático global) (Wild *et al.*, 2011; Bozec *et al.*, 2013), que provocan estrés en los corales, mayor susceptibilidad a enfermedades y mortalidad de tejido coralino (Pauly *et al.*, 1998; Precht y Aronson, 2006; Helfman, 2007). A su vez, el IEA en Akumal presenta una tendencia de declive como consecuencia de la disminución de la complejidad topográfica y del número de colonias asociados a la pérdida de cobertura coralina. Como referencia García (2013), registró un valor de IEA de 0.01 en la zona de laguna arrecifal de Mahahual, en el Caribe mexicano, el cual representa una zona con una complejidad topográfica casi nula en una área plana con mínima cobertura coralina principalmente de especies que

contribuyen poco a la acreción arrecifal; mientras que en la zona del frente arrecifal en Montecristi, República Dominicana, reportó un valor promedio de 56.39, que representa una complejidad topográfica media, con alta riqueza de especies y cobertura coralina, incluyendo especies constructoras como *Acropora* spp., además de abundantes octocorales y esponjas (Garza y Ginsburg, 2007; García, 2013).

El declive de los arrecifes del Caribe notable por la pérdida de la cobertura coralina, la disminución en la complejidad topográfica y el aumento de las macro-algas, se ha asociado principalmente a impactos antropogénicos y eventos estocásticos. Por una parte, algunos de los principales impactos antropogénicos como el incremento de nutrientes y contaminantes por descarga de aguas negras, la remoción de arena y sedimento asociada a la urbanización y la pesca, están ligados al aumento poblacional en la zona costera (Garza, 1999, 2004; Szmant, 2002; Ruíz *et al.*, 2003; Mora, 2008; Álvarez *et al.*, 2014). En el caso particular de Akumal, aunque la población local es relativamente chica: 1,310 habitantes, recibe 205,000 turistas al año que demandan servicios e infraestructura (INEGI, 2010; Aranda, 2016); esto se reflejó en los resultados de López (2014), quien reportó que entre el año 2000 y 2010, el área terrestre modificada por actividades antropogénicas se incrementó en un 192%, sin implementar medidas que mitiguen eficientemente el impacto de tal desarrollo, por ejemplo no existe una red de drenaje y tratamiento de las aguas residuales, a excepción de una planta local que no es operativa, por lo que las aguas se descargan directamente al sistema subterráneo y son transportadas al mar sin previo saneamiento, afectando los manglares, pastizales marinos y arrecifes coralinos, además del consumo y actividades humanas (Barrera y Namihira, 2004; Amigos de Sian Ka'an *et al.*, 2009; CONAGUA, 2011); como evidencia de esto, Naranjo (2016), registró una concentración de nutrientes en el arrecife de Akumal, hasta 32 veces superior al límite permitido por normas nacionales e internacionales como la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos-EPA, así como una incidencia de enfermedades coralinas promedio de 9.81%, que alcanzó los valores más altos en la zona con mayor tasa de captura de sedimento, menor cobertura coralina y mayor concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (proxy de la magnitud de la actividad antropogénica empleado por Naranjo, 2016). Por otra parte, algunos de los principales eventos estocásticos que han influido en las últimas décadas han sido: huracanes, la enfermedad de la banda blanca y eventos de blanqueamiento asociados a elevadas temperaturas ocurridos entre 1980 y 1990, los cuales redujeron hasta el 95% de la

cobertura coralina en algunos arrecifes, además de otro evento de blanqueamiento en 1998, que afectó entre 40% y 50% en algunos arrecifes del Caribe mexicano y al 33.48% del coral escleractinio en Akumal (Garza, 1999).

8.2. Comunidad de peces arrecifales

Se observaron 126 especies de peces, pero solo 101 especies se registraron dentro de los transectos. Otros estudios en el mismo arrecife registraron entre 81 y 113 especies, con un esfuerzo de muestreo menor (Alva 2007; Garza *et al.*, 2011). Aunque la riqueza específica registrada en este estudio fue relativamente alta, posiblemente se sub-estimaron especies crípticas, de hábitos nocturnos o con diferencias de distribución batimétrica más allá de 25 m de profundidad.

Abundancia

Las especies más abundantes a lo largo del año fueron: *C. cyanea*, *T. bifasciatum*, *S. partitus*, *S. adustus* y *C. parrae*. A excepción del género *Acanthurus*, que no acumuló abundancias relativamente altas, estos resultados son similares a lo reportado para otros arrecifes del Caribe (Gutiérrez, *et al.*, 1995; Núñez *et al.*, 2003; Alemu, 2014), y a lo registrado por Gutiérrez *et al.*, (1995), en Akumal, donde *T. bifasciatum*, que presentaba una distribución amplia, *A. coeruleus*, *C. parrae* y *C. cyanea*, fueron las especies más abundantes.

La alta abundancia de *T. bifasciatum*, *C. parrae* y otros lábridos se ha explicado por sus hábitos generalistas, que les permite alimentarse de una amplia variedad de organismos bentónicos y zooplancton; además la mayoría de las especies de lábridos son depredadores de ectoparásitos facultativos, que cambian su dieta en la etapa adulta, presentando una amplia distribución en el arrecife durante todo el año (Randall, 1967; Richards, 1987; Hernández, 2006).

En el caso de las especies de Pomacéntridos, su alta abundancia se ha atribuido por una parte a la disminución de sus depredadores debido a la pesca y por otra parte a la diversidad de especies asociadas a distintos hábitats y grupos morfofuncionales del sustrato, razón por la cual esta

familia es considerada como indicadora de heterogeneidad ambiental (Itzcowitz, 1977; González y Arias, 2004; Oppenheim, 2013; Steneck *et al.*, 2013). *C. cyanea* se alimenta principalmente de zooplancton; *S. partitus* de animales sésiles y *S. adustus* de algas; por lo que no compiten directamente entre si por el alimento (Randall, 1967; Harkoo, 2011).

Las especies más abundantes pertenecen a las familias de peces arrecifales que acumulan mayor abundancia: Pomacentridae y Labridae (65%), además de Scaridae y Acanthuridae, familias típicamente abundantes en los arrecifes del Caribe mexicano y otros arrecifes tropicales del mundo (Choat y Bellwood, 1991; Gutiérrez, *et al.*, 1995; Nuñez *et al.*, 2005; Alemu, 2014). Sin embargo, en relación a los registros de 1993, algunas familias como Chaetodontidae, Serranidae, Haemulidae, Lutjanidae y Carangidae dejaron de ser abundantes en Akumal (Gutiérrez, *et al.*, 1995; Alva, 2007), lo que pudiera considerarse un indicador de deterioro en la condición arrecifal, ya que por ejemplo, la mayoría de las especies de la familia Chaetodontidae incluyen en su dieta pólipos de coral (Randall, 1967, Kulbicki *et al.*, 2005) y se han observado rápidas caídas en su abundancia tras una disminución de cobertura coralina en la Gran Barrera Arrecifal Australiana (Pratchett, 2006). Mientras que las familias Serranidae y Lutjanidae, son importantes especies de interés comercial, intensamente pescadas en Quintana Roo (McField y Kramer, 2007; CONAPESCA, 2011; Kramer *et al.*, 2015) e incluyen depredadores tope con efectos letales y no letales sobre poblaciones de niveles tróficos similares e inferiores, funcionando como un grupo regulador en la competencia de los peces u otros organismos presa por los recursos (Reinhardt, 1999; Sale, 2002). Además los meros de tallas grandes (además de barracudas, morenas y tiburones) pueden alimentarse de la especie invasora *P. volitans* (pez león) (Arias *et al.*, 2011; Jud, *et al.*, 2011; Mumby *et al.*, 2011).

En términos de la estructura trófica de la comunidad de peces, los resultados son similares a los reportados para el Caribe mexicano y otros arrecifes tropicales: es notable la baja abundancia de piscívoros (0.5%), grupo representado en los registros únicamente por tres especies, mientras que el grupo de zooplantívoros, representado por seis especies, acumula el mayor número de individuos (32.5%), debido a que tres de esas especies son las más abundantes (*T. bifasciatum*, *C. parrae* y *C. cyanea*), seguidos por el grupo de los herbívoros-detritívoros (30.9%), representado por 19 especies entre ellas las de los géneros *Acanthurus* y *Stegastes*, relativamente abundantes (Sorokin, 1995; Nuñez *et al.*, 2003; Alemu, 2014).

La abundancia promedio de peces en Akumal fue baja (106 ind/100m²) en comparación con la abundancia registrada en otros arrecifes del Caribe (305.2 ind/100m² en los arrecifes de Tobago) (Alemu, 2014; Kojis y Quinn, 2010). Sin embargo en comparación con los valores reportados anteriormente en Akumal (entre 26.1 ind/100m² y 65.4 ind/100m²) o en otros sitios del Caribe mexicano (entre 27 ind/100m² y 91 ind/100m²), es relativamente alta, aunque existen diferencias importantes en los métodos empleados que dificultan las comparaciones, por ejemplo la época del año y la profundidad considerada para realizar los censos visuales, generalmente inferior a 15m (Steneck y Lang, 2003; Núñez *et al.*, 2005; Alva, 2007; García *et al.*, 2008; Alvarez *et al.*, 2011; Garza *et al.*, 2011).

Biomasa

Las especies que acumularon la mayor biomasa fueron: *S. viride*, *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *S. aurofrenatum* y *H. flavolineatum*. Estas especies no fueron las más abundantes, sin embargo presentan tallas relativamente grandes en la mayoría de los arrecifes tropicales, que generalmente van de lo 20 cm a 40 cm (Sale, 2002), por lo cual suelen acumular biomasa relativamente altas, mientras que las especies más abundantes no acumulan grandes biomasa, debido a que generalmente presentan tallas inferiores (<10cm) (Sale, 2002). De acuerdo con Núñez *et al.* (2003), en los arrecifes del centro y sur de Quintana Roo, la clase de talla que registró la mayor frecuencia de herbívoros clave (Acantúridos, escáridos >3cm y *M. chrysurus* según los autores) fue la de 11 cm a 20 cm.

Las especies de peces con mayor biomasa corresponden a las familias con mayor biomasa: Scaridae, Acanthuridae y Haemulidae (≈60%), además de Pomacentridae y Labridae. Las familias Scaridae y Acanthuridae (herbívoros clave) tienen el papel de ramoneadores y remueven gran porción de la producción algal del arrecife, convirtiéndolos en un indicador del estado de condición arrecifal, ya que se ha encontrado correlación entre una alta biomasa de estas familias y una baja cobertura de macro-algas (Marah, *et al.*, 2006; Sale, 2002; Kramer *et al.*, 2015). Sin embargo, en Akumal, la biomasa de estas dos familias es pobre (1,565.9 g/100m²) e inferior al promedio registrado en el Caribe mexicano (1,952 g/100m²) (Kramer *et al.*, 2015), además el incremento de nutrientes en la zona costera favorece el aumento de la producción y cobertura

algal, disminuyendo el impacto relativo del ramoneo (McField y Kramer, 2007; Kramer *et al.*, 2015). Como se mencionó anteriormente, otras familias de particular interés por su valor comercial y su función como depredadores tope, son Serranidae y Lutjanidae, que han dejado de ser abundantes en Akumal y registran actualmente valores críticos de biomasa ($304.9 \text{ g}/100\text{m}^2$), inferiores al valor promedio registrado en el Caribe mexicano ($1,387 \text{ g}/100\text{m}^2$) (Kramer *et al.*, 2015).

Este estudio muestra que la estructura trófica de los peces arrecifales en términos de biomasa es similar a la descrita para otros arrecifes deteriorados, donde los peces herbívoros y planctívoros acumulan las mayores biomásas debido a la explotación de los principales depredadores (piscívoros y carnívoros como: barracudas, tiburones y meros), quienes suelen acumular la mayor biomasa en arrecifes poco perturbados o que se han recuperado considerablemente tras perturbaciones (Roberts, 1995; Bellwood *et al.*, 2004; Newman, 2006). Por otra parte, los grupos funcionales que incluyen peces de tallas más pequeñas se ven afectados principalmente por la degradación y pérdida del hábitat, al depender en mayor medida (respecto a los grandes depredadores) de la estructura arrecifal que les provee sitios de refugio y alimento (Alvarez *et al.*, 2011; Graham *et al.*, 2011).

En un esfuerzo por estimar valores de referencia de biomasa en arrecifes prístinos, Trebilco (2014), realizó un modelo de predicción, que sugiere una pérdida general de biomasa superior al 50% a nivel mundial y una pérdida del 90% en el caso de los peces de tallas grandes que pasan de 1 kg en peso. Para la región suroeste del Caribe, Trebilco (2014), estimó una pérdida aproximada de 85% de biomasa de peces de tallas grandes y del 13% en general. Por otra parte, Williams *et al.*, (2011), realizaron una aproximación diferente a valores de referencia de biomasa, comparando entre sitios perturbados y poco perturbados; ellos registraron biomásas de peces hasta 4 veces superiores en arrecifes poco perturbados y alejados zonas costeras pobladas, y hasta 15 veces más biomasa de piscívoros. Como referencia en el Caribe mexicano, Núñez y Arias (1998) registraron entre $10,320 \text{ g}/100\text{m}^2$ a $12,954 \text{ g}/100\text{m}^2$ en tres arrecifes localizados al sur de Akumal. García *et al.*, (2008), reportaron $3,030 \text{ g}/100\text{m}^2$ en promedio en el Caribe mexicano, la menor biomasa respecto a los otros países integrantes del SAM (entre $3,100 \text{ g}/100\text{m}^2$ y $11,300 \text{ g}/100\text{m}^2$). En este estudio la biomasa promedio de peces de Akumal ($3,441.6 \text{ g}/100\text{m}^2$) fue relativamente baja, aun considerando el valor de biomasa más alto registrado en la

temporada de lluvias (5,222.5 g/100m²).

Los bajos valores de biomasa y abundancia de peces registrados en este estudio concuerdan con los resultados de Figueroa y Penié (2013) y Penié *et al.* (2014) para Akumal, quienes reportaron una disminución del 60% en la abundancia general de peces y una disminución del 50% en la biomasa de las especies de interés comercial desde finales de los años 70s, década en que se impulsó oficialmente el desarrollo turístico-urbano en la región (Pérez y Carrascal, 2000; Dupont y Thomas, 2004), aunque en este sitio las actividades turísticas se iniciaron una década antes, siendo el primer sitio turístico en Quintana Roo (Pérez y Carrascal, 2000; Dupont y Thomas, 2004; Navarrete, 2012). La baja abundancia y biomasa de peces en Akumal, al igual que otros indicadores de degradación, como los discutidos en la sección anterior, se pueden explicar como consecuencia de actividades antropogénicas como: la pesca, la transformación y pérdida de hábitat, la contaminación, la introducción de especies exóticas, etc. (Szmant, 2002; Núñez *et al.*, 2003; Mora, 2008; Fong y Paul, 2011; Hixon, 2015) . Derivando en una situación crítica para el ecosistema en conjunto y también para las pesquerías (Pauly *et al.*, 1998; Precht y Aronson, 2006; Helfman, 2009). Por ejemplo en el Quintana Roo, la pesca es principalmente de tipo artesanal y dirigida a especies de mero, rubio, tiburón, peto, róbalo y pargo (INEGI, 2011); peces que registraron abundancias y biomasa bajas o nulas en este estudio; además en Akumal, también existe la pesca deportiva y la pesca ilegal, esta última practicada con equipo autónomo y/o con arpón, que extrae además langostas, pulpos, caracol, peces loro, etc., algunos de los cuales son organismos herbívoros que influyen en la prevención y desaceleración de cambios de dominancia entre algas y corales (Lewis, 1985; Fox y Bellwood, 2008; Mumby, 2009; Diario Oficial de la Federación, 2012; Inapesca, 2013). Así mismo, la degradación de la calidad del hábitat en Akumal, que se ha discutido en la sección anterior, particularmente observada en la pérdida de cobertura coralina y de complejidad topográfica, podrían estar afectando negativamente la abundancia y biomasa de peces, debido a que estos organismos suelen asociarse al sustrato coralino o rocoso y utilizar las oquedades para descansar o refugiarse, depositar sus huevos, desarrollar diferentes etapas de sus ciclos de vida o alimentarse de organismos que a su vez se refugian o anclan sobre éste sustrato, etc. (Randall, 1967; Ambrose y Swarbrick, 1989; Núñez y Arias, 1998; Jennings, 1996; Alamany, 2004; Álvarez, 2004; Dominici y Wolff, 2005; Walker *et al.*, 2009). Al respecto, Álvarez *et al.*, (2015), encontraron

que la abundancia de los peces especialistas del Caribe (aquellos distribuidos únicamente en el arrecife coralino, de acuerdo con los autores) mostraron un importante declive en la década de los 80's, posiblemente relacionada con la pérdida de complejidad topográfica durante ese tiempo, asociada a la alta mortalidad de *Acropora spp.*, causada por la enfermedad de la banda blanca; mientras que la abundancia de los peces generalistas (aquellos distribuidos en otros hábitats como pastizales marinos, camas de algas, zonas de gorgonias, etc.) se mantuvo relativamente constante.

De acuerdo a los resultados obtenidos de la comunidad bentónica y de la comunidad íctica, y tomando en cuenta los indicadores que componen el Índice Integrado de la Salud del Arrecife Simplificado (IISAS), propuesto por McField y Kramer (2007), el estado de salud del arrecife de Akumal es crítico e inferior a la media registrada en los arrecifes del Caribe mexicano (Tabla 21). Esto coincide con lo reportado anteriormente por Garza *et al.* (2011), López (2014) y Naranjo (2016), para el mismo arrecife, quienes se basan principalmente en las características bentónicas además de las enfermedades coralinas. El IISAS, que incluye cuatro indicadores: porcentaje de cobertura coralina, porcentaje de cobertura de macro-algas, biomasa de peces herbívoros clave y biomasa de peces comerciales clave, es útil en términos comparativos, ya que se ha implementado casi durante una década en varios arrecifes del SAM, incluidos 86 arrecifes en el caribe mexicano durante el último reporte (Kramer *et al.*, 2015).

Tabla 21. Indicadores del Índice integrado de la salud del arrecife simplificado (IISAS). Dos casos: arrecifes del Caribe mexicano y arrecife de Akumal. Modificado de Kramer et al., 2015.

Indicadores del Índice integrado de la salud del arrecife simplificado (IISAS)	Niveles del Índice					Casos	
	Muy bueno 5	Bueno 4	Regular 3	Pobre 2	Crítico 1	Caribe mexicano 3	Akumal 1.5
Cobertura coralina (%)	≥ 40	20.0-39.9	10.0-19.9	5.0-9.9	<5	14	7.9
Cobertura de macro-algas carnosas (%)	0-0.9	1.0-5.0	5.1-12.0	12.1-25	>25.0	18	40.9
Peces herbívoros clave (g/100m ²) *peces loro y cirujanos	≥ 3480	2880-3479	1920-2879	960-1919	<960	1952	1565.9
Peces comerciales clave (g/100m ²) *pargos y meros	≥ 1680	1260-1679	840-1259	420-839	>420	1387	304.9

Dado que en Akumal, la cobertura coralina es baja, la abundancia y cobertura de especies coralinas formadoras de arrecife como: *A. palmata* y *O. annularis* dejaron de ser dominantes y que la abundancia y biomasa de los herbívoros clave es baja, es posible que la continuidad de las estructuras arrecifales esté comprometida en este arrecife (mayor erosión que acreción), acelerando la pérdida del hábitat y agudizando las consecuencias negativas en los organismos asociados, como poríferos, cnidarios, moluscos, anélidos, nematodos, artrópodos, equinodermos, cordados (peces, tortugas marinas, aves, mamíferos), etc., que llegan a formar redes tróficas complejas (Walker, 1975; Buddemeier *et al.*, 2004; Allsopp *et al.*, 2009; Alvarez *et al.*, 2013).

8.3. Relación entre la comunidad de peces y el hábitat

De acuerdo con los análisis MDS, ANOSIM y SIMPER, existen diferencias espaciales y temporales significativas en la comunidad de peces arrecifales de Akumal; que se reflejan en el uso del espacio que hacen los peces, siguiendo las diferencias en las características del sustrato de las tres zonas arrecifales a lo largo de las tres temporadas climáticas (Lowe 1987; Chabanet y Letourneur, 1995; Núñez y Arias, 1998; Bergman *et al.*, 2000).

A nivel de zonas, las diferencias en la comunidad de peces se registraron particularmente entre la laguna y frente arrecifal, y entre la laguna y pendiente arrecifal; mientras que entre el frente y la pendiente arrecifal, la diferencia fue significativa únicamente en la temporada de nortes. En concordancia con lo anterior, en los diagramas RDA, en donde se analiza la relación entre las variables ambientales y la comunidad de peces arrecifales (biomasa), tanto las variables, como los puntos de muestreo (transectos) y las especies, presentaron un gradiente de profundidad que reflejó las zonas arrecifales muestreadas y características de los arrecifes bordeantes como el SAM (García *et al.*, 2006; Garza *et al.*, 2010; Blanchón, 2011). La prueba de permutaciones Montecarlo, definió las variables del hábitat significativas ($\alpha=0.05$), es decir, aquellas que tuvieron un peso determinante en las variaciones en los datos de biomasa de la comunidad de peces del arrecife de Akumal, como: la profundidad, arena, roca, algas pardas, sedimento, algas coralinas incrustantes y algas filamentosas. De acuerdo con los RDA, las variables probadas explicaron aproximadamente el 50% de la variación en la biomasa de la comunidad de peces arrecifales en cada temporada muestreada, en concordancia con otros estudios que han asociado

este tipo de variables a la estructura de la comunidad de peces arrecifales (Núñez y Arias, 1998; Adams y Ebersole, 2002; Gratwicke y Speight, 2005; Gratwicke *et al.*, 2006; Alva, 2007).

La asociación de especies de peces a diferentes hábitats, atiende a sus requerimientos particulares en la columna de agua y/o sustrato para su reproducción, desove, crianza, alimentación y crecimiento (Lange, 2003). Por ejemplo:

En el diagrama RDA de cada temporada, los puntos de muestreo correspondientes a **la laguna arrecifal de Akumal**, se asociaron a seis variables: arena, roca, pasto marino, sedimento fino, pedacería y algas verdes, que son las que presentan el mayor porcentaje de cobertura en dicha zona (Fig. 5) y han sido descritos como característicos de lagunas arrecifales (Jordán, 1979; Gutiérrez *et al.*, 1995; Garza, 2004). Diez especies de peces se relacionaron con estos atributos durante las tres temporadas: *G. cinereus*, *H. radiatus*, *H. bivittatus*, *H. macrostomum*, *A. saxatilis*, *C. striatus*, *M. chrysurus*, *S. adustus*, *S. rubripinne* y *K. sectatrix*. Estas especies han sido registradas comúnmente en las lagunas arrecifales del Caribe, asociadas a las mismas variables (Núñez y Arias, 1998; Adams y Ebersole, 2002; Gratwicke y Speight, 2005; Gratwicke *et al.*, 2006; Alva, 2007). Por ejemplo:

G. cinereus, un carnívoro generalista, suele habitar sustratos arenosos y lagunas salinas entre 1 y 12 m de profundidad, donde busca sus presas (crustáceos, bivalvos, gasterópodos, gusanos, etc.) entre la arena y ocasionalmente entre el pasto marino, haciendo uso de su boca puntiaguda y protrusible (Randall, 1967; Randall, 1996; Robins *et al.*, 1999; Humann y DeLoach, 2002; Chen *et al.*, 2007).

H. bivittatus y *H. radiatus* son depredadores de animales con concha, que al igual que varias especies del mismo género se alimentan de pequeños crustáceos, equinodermos, poliquetos, gasterópodos, isópodos, escafópodos, bivalvos, etc., pero en diferente proporción. Ambas especies habitan fondos arenosos salobres entre 1 y 15 m, donde *H. bivittatus* puede ocultarse enterrándose cuando se siente amenazado, además de pastizales marinos donde suelen buscar sus presas, por lo cual se ha encontrado en sus estómagos arena y fragmentos de *Thalassia* (Randall, 1967; Humann y DeLoach, 2002).

A. saxatilis y *C. striatus*, generalmente se alimentan de animales sésiles. Los juveniles de *Abudefduf saxatilis* se refugian en pozas de marea (Randall, 1967; 1996) y los adultos habitan sustratos rocosos someros que defienden durante el apareamiento y protección de los huevos (Breder y Rosen, 1966; Itzkowitz, 1977); esta especie presenta hábitos alimenticios muy diversificados y es capaz de utilizar como principal fuente el recurso más abundante, por ejemplo: zoóntidos, zooplancton, algas bentónicas, etc., o limpiar algas, tejido muerto y parásitos de tortugas *Chelonia mydas* que se alimentan en pastizales marinos someros (Bjorndal, 1979). Por su parte, *C. striatus*, puede habitar sitios profundos heterogéneos ambientalmente, pero prefieren fondos arenosos rocosos entre 3 y 18 m de profundidad, en donde puede refugiarse de sus depredadores y alimentarse, principalmente de poliquetos, pólipos de coral, crustáceos y moluscos; también se agrega ocasionalmente sobre sustratos rocosos para alimentarse de plancton. Debido a su amplia dieta, es la especie de la familia Chaetodontidae más extendida en el Atlántico (Randall, 1967; Hailey, 2011; Liedke *et al.*, 2016).

S. adustus, *M. chrysurus*, *S. rubripinne* y *K. sectatrix*, son herbívoros detritívoros con dietas relativamente distintas (Randall, 1967). Por una parte, ambas especies de pomacéntridos habitan zonas arrecifales rocosas someras, *S. Adustus* pasa la mayor parte del tiempo alimentándose en el fondo y defendiendo su territorio sobre el sustrato rocoso (entre 30 cm y 8 m), al igual que *M. Chrysurus* (entre 3 m y 12 m) pero en menor intensidad, los juveniles de esta especie se han asociado a colonias de *Millepora spp.*, (que son abundantes en las lagunas de Akumal) (Randall, 1967; Valdés y Mochek, 2001; Humann y DeLoach, 2002; Dromard *et al.*, 2013). Su principal dieta son macro-algas, mismas que pueden cultivar en tapetes algales, además de invertebrados y detritus, pero en diferente proporción, restringiéndose generalmente a zonas someras (Allen, 1975). Estas especies (además de *S. planifrons*) han sido consideradas como negativas en el contexto actual de degradación de los arrecifes, ya que eliminan tejido coralino para extender sus territorios y permitir el desarrollo de tapetes algales comestibles, sin embargo, las damiselas también brindan protección contra la erosión causada por otros grupos de peces como los escáridos y los erizos de mar dentro de sus territorios, además favorecen la dominancia de *Acropora spp.* sobre formas masivas de crecimiento como *Orbicella spp.* (Kaufman, 1977; Osborne, 2000). En el arrecife de Akumal, la abundancia y biomasa de estas dos especies es considerablemente baja en relación a otros arrecifes del Caribe, donde se ha registrado en

promedio 44.9 ind/100m² y una biomasa de 1,221 g/100m², solo para *S. planifrons* y *S. adustus* (Oppenheim, 2013). Por su parte, *S. rubripinne*, se alimenta principalmente de algas, además de pasto marino y esponjas en menor proporción. Habita principalmente pastizales marinos, manglares y zonas rocosas someras (entre 1 m y 15 m), donde pasa gran parte de su tiempo ramoneando solitariamente o en agregaciones (Randall, 1967; Ruffo y Nemeth, 2013; Rocha *et al.*, 2016). Esta especie mantienen territorios relativamente grandes (hasta 1,400m²) para refugio o alimento principalmente (Mumby y Wabnitz, 2002). Mientras que *K. sectatrix* generalmente nada cerca de las rocas, donde se alimenta de una gran cantidad de algas, incluyendo *Sargassum spp.* flotante y en menor proporción pasto marino y crustáceos; esta especie se suele encontrar en fondos rocosos, arenosos y pastizales marinos someros (entre 1m y 10m) (Randall, 1967; Drass, 2005).

Por otra parte, en los diagramas RDA, algunas de las estaciones (sitios de muestreo) del **frente y la pendiente arrecifal de Akumal**, presentaron una ordenación espacial mezclada, particularmente en la temporada de lluvias, tanto para los atributos del hábitat (IEA y cobertura bentónica), como para las especies de peces. Esto podría indicar mayor homogeneidad entre estas dos zonas en términos de las variables bentónicas y de las especies de peces asociadas.

Considerando ambas zonas, el análisis las relacionó principalmente con especies de las familias Lutjanidae, Serranidae, Gobiidae y Holocentridae; las cuales a excepción de Gobiidae son principalmente carnívoros generalistas, de tallas medianas con amplios rangos de distribución horizontal y vertical, las cuales se alimentan principalmente durante la noche desplazándose hasta zonas someras de fondos arenosos, rocosos, coralinos y pastizales marinos; refugiándose durante el día en zonas arrecifales más profundas y generalmente con mayor complejidad topográfica (Randall, 1967; Acero y Garzón, 1985; Humann y DeLoach, 2002; Helfman *et al.*, 2009). Por otra parte los góbidos registrados son depredadores de ectoparásitos de tallas considerablemente chicas (2 a 3 cm), los cuales pueden montar estaciones de limpieza a las que se acercan otros peces (clientes) para que los góbidos remuevan sus parásitos, tejido muerto o infectado, etc., (Randall, 1958; Losey *et al.*, 1999). Durante las salidas de campo, ocasionalmente se observaron especies de meros y pargos de tallas medianas (40 cm a 60 cm) aproximarse a estaciones de limpieza de góbidos, quienes inmediatamente se pegaban al cuerpo del pez, posiblemente para alimentarse; estas estaciones de limpieza se observaron asociadas a

colonias de corales vivos como: *M. cavernosa*, *Orbicella spp.* y *Porites spp.* (*obs. pers.*). Sin embargo también se pueden encontrar en fondos arenosos o fangosos asociados a lagunas arrecifales y otros ambientes costeros (Randall, 1967).

A pesar de que los sitios de muestreo del frente y la pendiente presentaron una ordenación espacial menos clara en relación a la zona de lagunas en los diagramas RDA, se pudieron establecer patrones en términos de las variables dominantes entre áreas, así como especies asociadas a cada zona (frente y pendiente). Como tendencia general la cobertura de algas pardas, esponjas, algas coralinas incrustantes, octocorales, coral pétreo, además de la complejidad topográfica y el IEA, fueron mayores en la pendiente, mientras que la cobertura de algas filamentosas y algas calcáreas rojas y verdes fue superior en el frente.

El análisis mostró que a la **zona del frente arrecifal**, se asociaron varias especies de Hemúlidos, además de *C. pullus* y *H. rufus*. La familia Haemulidae incluye varias especies depredadoras de animales invertebrados y carnívoros generalistas (excepto juveniles, que se alimentan principalmente de zooplancton); habitan aguas relativamente someras, aunque algunas especies descienden hasta 100 m de profundidad (Randall, 1967; Cervigón *et al.*, 1992). Al igual que los lutjánidos, durante la noche se desplazan a los pastizales marinos y sustratos arenosos someros para alimentarse y utilizan sitios más profundos durante el día para protegerse (a menudo agrupados) de sus depredadores (Randall, 1967). Durante los censos visuales, se les observó principalmente en zonas de profundidad media (frente y pendiente), sin embargo las agrupaciones de hemúlidos más grandes se observaron en dos sitios localizados en la laguna Media Luna, asociadas a cementerios colonias grandes de *A. palmata* (colonias muertas que quedaron depositadas ahí) (*obs. pers.*). Aunque estos cementerios de *A. palmata* cumplen aún su función estructural al brindar sustrato y alta complejidad del hábitat, esta función no podrá perdurar por largo tiempo debido a la ausencia de tejido coralino vivo, y a que la erosión no es contrarrestada por un constante depósito de carbonato de calcio, además de que muchas colonias ya no están fijadas al suelo o a estructuras arrecifales más grandes (como la cresta, los parches o las cordilleras arrecifales), siendo aun más susceptibles a ser fragmentadas y arrastradas a otros sitios en eventos como huracanes.

Por otra parte, a los sitios de muestreo de **la pendiente arrecifal**, que presentaron una separación espacial más clara en los RDA, caracterizados por presentar mayor cobertura de algas pardas, esponjas, algas coralinas incrustantes, octocorales, coral pétreo, además de la complejidad topográfica y el IEA, se asociaron constantemente especies como: *C. cyanea*, *S. partitus*, *S. planifrons* y *C. rostrata*. Como se mencionó, Pomacentridae incluye especies asociadas a distintos hábitats o grupos morfo-funcionales de cada biotopo (Itzcowitz, 1977; González y Arias, 2004). En este caso, las tres especies registradas en la pendiente presentan hábitos alimenticios relativamente distintos y se asocian generalmente a sitios relativamente profundos (Randall, 1967; Humann y DeLoach, 2002): *C. cyanea* suele alimentarse en grupos sobre la columna de agua, atrapando pequeñas presas entre la corriente, sin embargo descansa y se refugia de depredadores en sustratos rocosos y coralinos relativamente profundos con oquedades, lo que se ha relacionado con su forma y largo de cola, así como con su color azul, útil camuflaje contra depredadores en aguas profundas (Randall, 1967; De Boer, 1978). Durante los muestreos se le observó siempre en grupos y en acompañamiento de *C. parrae*, sin embargo esta última especie mostraba mayor desplazamiento vertical y horizontal en la columna de agua (*obs. pers.*), en oposición a la naturaleza territorial de *C. Cyanea* (principalmente durante la anidación) (Breder y Rosen, 1966). *S. partitus* se alimenta de animales sésiles, zooplancton y algas. Al igual que *C. cyanea* prefiere sitios relativamente profundos (entre 6 y 25 m), donde las algas son más abundantes y hay corrientes que les facilitan alimento (Humann y DeLoach, 2002; Hailey, 2011). *S. planifrons* se asocia a sitios similares, pero se alimenta principalmente de algas y como se mencionó anteriormente, puede facilitar el desarrollo de tapetes algales comestibles al eliminar tejido coralino (Kaufman, 1977; Chaves, 2012). Sin embargo a diferencia de *S. adustus* y *M. chrysurus*, se encontró asociado a sitios más profundos. Tras una revisión bibliográfica, Precht *et al.*, (2010), sugirieron que anteriormente *S. planifrons*, era común en sitios someros con alta cobertura de *Acropora* spp., hasta su declive a partir de los 70's, tiempo en el que algunos investigadores registraron el desplazamiento de *S. planifrons* hacia hábitats más profundos con mayor complejidad topográfica y presencia de colonias donde podía refugiarse y extender sus territorios, como *M. cavernosa*, *Orbicella* spp, *Porites* spp., entre otras.

Además de las especies asociadas por los RDA a las variables bentónicas características de la zona de la laguna, frente y pendiente arrecifal, los análisis SIMPER mostraron las especies que

contribuyeron principalmente a las diferencias o similitudes entre zonas (Tabla 11, 14 y 17), mismas que se distribuyen ampliamente y acumulan gran parte de la biomasa y en algunos casos también de la abundancia en de cada zona arrecifal. Por una parte, en la laguna arrecifal, las especies que presentaron la mayor contribución fueron: *A. coeruleus*, *A. bahianus* y *S. adustus*, que como se discutió, son algunas de las especies que acumularon las mayores biomasa y abundancias (esta última específicamente en el caso de *S. adustus*), y que fueron observaron en la mayoría de los transectos de la laguna arrecifal, por ejemplo: *A. coeruleus* y *A. bahianus*, fueron registradas en el 77.7% de los transectos; mientras que *S. adustus* se registro en el 97.2% de transectos de esta zona. Por otra parte, en el frente arrecifal, las especies que aportaron la mayor contribución fueron: *A. bahianus* y *S. aurofrenatum*, observadas en el 91.6% de los transectos, mismas que acumularon gran parte de la biomasa en conjunto con *A. coeruleus*, observada en el 83.3 % de los transectos de esta zona. Además de *S. adustus*, *T. bifasciatum* y *C. rostrata*, que también fueron observadas en la mayoría de los transectos del frente (75%, 91.6% y 62.5% respectivamente) pero acumularon menos biomasa, aunque si gran parte de la abundancia en esta zona. Finalmente, en la pendiente arrecifal, las especies que aportaron la mayor contribución fueron: *C. cyanea*, que se observo en el 97.4% de los transectos con una biomasa relativamente alta debido a su alta abundancia; así como *A. bahianus*, observada en el 74.3% de los transectos, especie que acumuló la mayor parte de la biomasa en esta zona en conjunto con *S. aurofrenatum* y *S. viride*, quienes se observaron en el 87.1% y 71.7% de los transectos respectivamente, además de *C. parrae*, que fue observada en el 41% de los transectos de la pendiente, y *S. partitus*, observada en el 94.8% de los transectos, esta especie acumuló menor biomasa que las enlistadas arriba, pero acumuló una alta abundancia en relación a las mismas especies, en la pendiente arrecifal. Estos resultados coinciden con la lista de especies típicas de Akumal que reportó Alva (2007) de acuerdo con el Índice de Importancia Relativa Total (IRT), obtenido a partir de la abundancia relativa de cada especie y de su amplitud de nicho; las especies que coinciden son: *A. coeruleus*, *A. bahianus*, *S. adustus*, *T. bifasciatum*, *S. viride*, *S. taeniopterus* y *H. flavolineatum*. Mientras que las especies *C. cyanea*, *C. parrae*, *S. aurofrenatum* y *S. partitus*, que contribuyeron a la similitud de la pendiente arrecifal (SIMPER) en este estudio, no aparecieron enlistadas en el trabajo de Alva (2007), lo cual se explica por su esfuerzo de muestreo, que no incluyó sitios con profundidad mayor a 10.1m, por lo cual la lista que reporta esta limitada a especies de distribución somera.

En cuanto al efecto significativo de la temporalidad, se han observado resultados similares en otros arrecifes tropicales y templados, aunque con mayor tendencia a ser significativos en latitudes más altas con marcada estacionalidad (Robertson, 1991; Pérez *et al.*, 1996; Alva, 2004; Alvarez, 2004; Mellin *et al.*, 2007; Irigoyen *et al.*, 2013).

De acuerdo al análisis SIMPER, las especies que aportaron la mayor contribución a la similitud intra-grupos por temporadas (mínimo 50%), fueron casi las mismas: *S. viride*, *S. aurofrenatum*, *A. coeruleus*, *A. bahianus*, *S. adustus* y *T. bifasciatum*, de las cuales, las primeras tres acumularon gran parte de la biomasa durante las tres temporadas, mientras que las últimas dos acumularon gran parte de la abundancia. Sin embargo en las cinco especies, los valores de biomasa y abundancia variaron considerablemente entre temporadas, por un factor de entre 1.5 y 2.5 veces. Los picos en abundancia, reproducción, reclutamiento, crecimiento etc., han sido registrados por otros investigadores en las temporadas más cálidas, con diferencias significativas respecto a las otras temporadas climáticas (Russell *et al.*, 1977; Gibson *et al.*, 1993; Pérez *et al.*, 1996; Alvarez, 2004; Sponaugle *et al.*, 2006; Mellin *et al.*, 2007; Irigoyen *et al.*, 2013). De acuerdo con Jordán (1979) y Alva (2007), y Naranjo (2016), en el Caribe Mexicano y en Akumal, las temperaturas más cálidas se registraron durante las temporadas de secas y lluvias. En Akumal, en correspondencia con estos antecedentes, las mayores abundancias, biomasa y riqueza de especies ocurrieron durante la temporada de lluvias.

El efecto de la estacionalidad sobre las comunidades de peces es similar al de la profundidad, en relación a que su efecto está determinado por las variables ambientales que co-varían, en este caso a lo largo del año, y que a su vez inciden sobre las características del arrecife (por ejemplo la cobertura de grupos bentónicos, especies presentes, formas de crecimiento, etc.) y por lo tanto en la disponibilidad de alimento y refugio para la comunidad de peces y otros organismos en las diferentes zonas del arrecife. En opinión de muchos investigadores, esas diferencias están dadas principalmente por cambios en la temperatura y en la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua, para lo cual la reproducción de muchas especies de peces pareciera sincronizarse, con el fin de favorecer principalmente el reclutamiento, alimentación y crecimiento de los peces juveniles; aunque muchas especies se reproducen dos o más veces al año (Russell *et al.*, 1977; Jones, 1986; Robertson, 1991; Mellin *et al.*, 2007; Irigoyen *et al.*, 2013).

Alva (2007) había reportado anteriormente que la temporalidad afecta la estructura comunitaria de los peces de Akumal, sin embargo él registró mayor abundancia en la temporada de secas y nortes, a pesar de que durante su investigación registró las temperaturas más altas entre agosto y octubre, lo cual es opuesto a los resultados de este trabajo. De acuerdo con Russell *et al.*, (1977) y Robertson (1991), la temporalidad de la reproducción a nivel comunitario y por lo tanto de los reclutas, no está relacionada consistentemente con la estación o temporada climática o las co-variables, es decir, los picos y valles no ocurre siempre en las mismas fechas del año y en diferentes años puede no haber diferencias significativas entre estaciones o temporadas. Por lo tanto es importante tener en cuenta los requerimientos particulares de cada especie para su reproducción, asentamiento, crecimiento y sobrevivencia, así como la variabilidad interanual en las condiciones prevalentes de las temporadas climáticas (que pueden estar influenciadas de manera significativa por eventos de El Niño/ La Niña, entre otros factores que afectan el clima global) al hacer generalizaciones sobre el efecto de la variación ambiental a nivel comunitario.

9. CONCLUSIONES

- La riqueza específica de corales y peces es relativamente alta y se ha mantenido constantes desde hace más de dos décadas.
- Los grupos bentónicos muestreados siguieron el patrón espacial general descrito en otros arrecifes del Caribe: las lagunas presentaron mayor cobertura de pasto marino, algas verdes, pedacería, arena, roca y sedimento fino. Mientras que el frente y pendiente presentaron mayor cobertura de coral pétreo, octocoral, esponjas, algas pardas, algas coralinas incrustantes y algas rojas; particularmente en la pendiente.
- La comunidad de peces arrecifales en términos de abundancia está dominada por especies de hábitos generalistas y tallas chicas como: *T. bifasciatum* y *C. parrae*, además de *C. cyanea*, *S. partitus* y *S. adustus*, las cuales representan a las familias más abundantes: Pomacentridae y Labridae, además de Scaridae y Acanthuridae, típicamente abundantes en los arrecifes del Caribe mexicano. Mientras que en términos de biomasa, las especies dominantes son: *S. viride*, *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *S. aurofrenatum* y *H. flavolineatum*, especies de tallas relativamente grandes que suelen acumular gran parte de la biomasa en los arrecifes tropicales, mismas que representaron a las familias con mayor biomasa: Scaridae, Acanthuridae y Haemulidae, además de Pomacentridae y Labridae.
- Las características del hábitat evaluadas y la estructura comunitaria de los peces de Akumal, son propias de un arrecife degradado; donde se registra una baja cobertura coralina, baja abundancia y cobertura de especies formadoras de arrecife como *A. palmata*, *Orbicella spp.* y *M. cavernosa*, alta cobertura de macro-algas y bajos valores de complejidad topográfica que reflejan el detrimento en la estructura arrecifal; además de abundancias y biomásas de peces relativamente bajas en general y particularmente preocupantes en el caso de los herbívoros y algunos depredadores tope.
- De acuerdo con los análisis estadísticos, existen diferencias significativas en la comunidad de peces arrecifales de Akumal, dadas por la zona arrecifal (laguna, frente y pendiente arrecifal)

y por la temporada climática (secas, lluvias y nortes). En correspondencia, en los diagramas RDA, tanto las variables, como los puntos de muestreo y las especies, presentaron un gradiente de profundidad que reflejó las zonas arrecifales muestreadas:

- Las especies asociadas a las características típicas de las lagunas fueron: *G. cinereus*, *H. radiatus*, *H. bivittatus*, *H. macrostomum*, *A. saxatilis*, *C. striatus*, *M. chrysurus*, *S. adustus*, *S. rubripinne* y *K. Sectatrix*.
- A la zona del frente arrecifal se asociaron especies como: *C. pullus* y *H. rufus* y varias especies de familias Haemulidae.
- A la zona de la pendiente se asociaron especies como: *C. cyanea*, *S. partitus*, *S. planifrons* y *C. rostrata*. Así mismo, estas dos últimas zonas se asociaron varias especies de las familias: Lutjanidae, Serranidae, Gobiidae y Holocentridae.
- Además se encontró que las especies que contribuyen principalmente a la similitud dentro de cada zona corresponden con las especies que acumularon mayor biomasa y abundancia y que se distribuyen ampliamente, al igual que las especies que contribuyen principalmente a la similitud intra-grupal por temporadas.
- Las variables ambientales que tuvieron un efecto significativo sobre la variabilidad de los datos de biomasa de la comunidad de peces arrecifales durante las tres temporadas climáticas fueron: profundidad, arena, roca, algas pardas, algas coralinas incrustantes y algas filamentosas. Mientras que la pedacería, sedimento fino, coral pétreo, índice de estructura arrecifal, pastos marinos, esponjas, algas calcáreas rojas y octocorales, tuvieron efecto significativo sobre la comunidad de peces al menos en una temporada climática.
- El conjunto de variables ambientales explicaron aproximadamente el 50% de la variación de la estructura comunitaria de los peces en cada temporada muestreada, en concordancia con otros estudios que han asociado este tipo de variables a la estructura de la comunidad de peces arrecifales. Sin embargo la complejidad topográfica no fue significativa, la cual presentó valores bajos, como reflejo de la pérdida de estructura arrecifal. Lo cual apunta la importancia de otros grupos bentónicos no carbonatados como esponjas, octocorales, pastos, etc., con menor estabilidad, pero que brindan en cierta medida refugio además de alimento, aunque sin equipararse con la función de las estructuras coralinas vivas.

- Debido al estado de condición crítico de este arrecife, es posible que la tendencia de declive tanto del hábitat como de la comunidad íctica continúe, agudizando los mecanismos de retroalimentación negativa que podrían estar comprometiendo la continuidad de la estructura arrecifal (mayor erosión que acreción), favoreciendo la pérdida del hábitat y afectando las asociaciones de organismos que se forman en torno a este; tal como se refleja en la estructura trófica de los peces de Akumal, que es similar a la observada en varios sitios del Caribe mexicano y otros arrecifes tropicales deteriorados.

10. LITERATURA CITADA

- Acero, A. y Garzón, J. 1985. Los pargos (Pisces: Perciformes: Lutjanidae) del caribe colombiano. *Actualidades Biológicas*. 14(53): 89-99.
- Acevedo, F. y Díaz A. 2005. Principales fenómenos meteorológicos que afectaron al estado de Veracruz en el año 2005. En: Calatayud (ed), *Inundaciones 2005 en el estado de Veracruz*. México: Universidad Veracruzana.
- Ackerman, J. L., y Bellwood, D. R. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology-Progress Series*. 206: 227-237.
- Adams, A. J. y Ebersole, J. P. 2002. Use of Back-reef and lagoon habitats by coral reef fishes. *Marine Ecology-Progress Series*. 228: 213-226.
- Alemu, J. B. 2014. Fish assemblages on fringing reefs in the southern Caribbean: biodiversity, biomass and feeding types. *Revista de Biología Tropical*. 62(3): 169-181.
- Allemand, D., Ferrier, C., Furla, P., Houbrèque, F., Puverel, S., Reynaud, S., Tambutté, E., Tambutté, S. y Zoccola, D. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *C. R. Palevol*. 3: 453-467.
- Allen, G. R. 1975. *Damselfishes of the South Seas*. China. TFH. Publications.
- Allsopp, M., Page, R., Johnston, P. y Santillo, D. 2009. *State of the world's oceans*. Reino Unido: Springer.
- Almany, G. R. 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*, 106: 275-284.
- Alva, J. C. 2007. *Distribución y abundancia de las especies de peces típicas en el sistema arrecifal Akumal, Caribe mexicano: relaciones peces-hábitat*. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Alvarez L., Carricart J. P., Horta G. e Iglesias, R. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*. 3: 1-5.
- Alvarez L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., y Watkinson, A. R. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 276: 3019-3025.
- Alvarez L., Paddock M.J., Collen B., Robertson D.R., Côté I.M. 2015. Simplification of Caribbean reef-fish assemblages over decades of coral reef degradation. *PLoS ONE* 10(4): e0126004.
- Alvarez, L. 2004. *Influencia del hábitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de Cabo Pulmo, B. C. S., México*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
- Alvarez, L., Côté, I. M., Gill, J. A., Watkinson, A. R. y Dulvy, N. K. 2011. Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology*. 17: 2470-2477.
- Alvarez, L., Gill, J. A. y Dulvy, N. K. 2011. Complex reef architecture supports more small-bodied fishes and longer food chains on Caribbean reefs. *Ecosphere*. 2(10): 1-17.
- Alvarez, L., Gill, J. A., Dulvy, N. K., Perry, A. L., Watkinson, A. R y Côté, I. M. 2011. Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral Reefs*. 30: 1051-1060.
- Ambrose, R. F. y Swarbrick, S. L. 1989. Comparison of fish assemblage on artificial and natural reefs off the coast of southern California. *Bulletin of Marine Science*. 44(2): 718-733.
- Aranda, A. 2016. *Estudio de la factibilidad para la implementación de una zona de exclusión pesquera en Akumal, Quintana Roo*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Amigos de Sian Ka'an A.C., Centro Ecológico Akumal, Centro Investigador del Acuífero de Quintana Roo A.C., Centro de Investigación Científica de Yucatán, Unidad Quintana Roo, Centro Mexicano de Derecho Ambiental A.C., *et al.* 2009. *Planificación para la conservación de Akumal-Tulum*. México: Grupo promotor.

- Arias, J. E. y Acosta, G. 2012. Desarrollo de una metodología para determinar la cobertura arrecifal en Areas Naturales Protegidas. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados. Unidad Mérida. Departamento de Recursos del Mar. Informe final NIBCONABIO, proyecto No. DQ036 México D. F.
- Arias, J. E., Acosta, G., Membrillo, N., Garza, J. R. y Castro, J. M. 2011. Predicting spatially explicit coral reef fish abundance, richness and Shannon–Weaver index from hábitat characteristics. *Biodivers Conserv.* DOI 10.1007/s10531-011-0169-y.
- Arias, J. E., Done, T. J., Page, C. A., Cheal, A. J., Kininmonth, S. y Garza, J. R. 2006. Towards a reefscape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series.* 320: 29-41.
- Arias, J. E., Núñez, E., González, C. y Gazlin, R. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling.* 132: 197-212.
- Arocena, R. 1996. La comunidad bentónica como indicadora de zonas de degradación y recuperación en el arroyo Toledo (Uruguay). *Rev. Biol. Trop.*, 44: 659-671.
- Aronson, R. B. y Swason, Dione, W. 1997. Video surveys of coral reefs: uni-and multivariate applications. *Proc 8th Int Coral Reef Sym.* 2: 1441-1446.
- Aronson, R. B., Edmunds, P. J., Precht, W. F., Swanson, D. W. y Levitan, D. R. 1994. Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Research Bulletin.* 421: 1-19.
- Barnes, D. J. y Devereux, M. J. 1984. Productivity and calcification on a coral reef: a survey using pH and oxygen electrode techniques. *J. Exp. Mar. Ecol.* 79: 213-231.
- Barott, K. L., Williams, G.J., Vermeij, M. J. A., Harrias, J., Smith, J. E., Rohwer, F. L. y Sandin, S. A. 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series.* 460: 1-12.
- Barrera, G. y Namihira, P. E. 2004. Contaminación microbiológica en la zona costera de Akumal, Quintana Roo, México. *Hidrobiológica.* 14: 27-35.
- Barrett, N. S. 1995. Short-and long-term movement patterns of six temperate reef fishes (families Labridae and Monacanthidae). *Oceanographic Literature Review.* 5(43): 504.
- Beisner, B. E., Haydon, D. T. y Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment.* 1(7): 376-382.
- Bellwood, D. R. 1988. Seasonal changes in the size and composition of the fish yield from reefs around Apo Island, Central Philippines, with notes on methods of yield estimation. *Journal of Fish Biology.* 32: 881-893.
- Bellwood, D. R. 1996. Production and reworking of sediment by parrotfishes (family Scaridae), on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Biology.* 125: 795-800.
- Bellwood, D. R. 1998. What are reef fishes? - Comment on the report by D. R. Robertson: Do coral-reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure?. *Coral Reefs.* 17:187-189.
- Bellwood, D. R. y Alcalá, A. C. 1988. The effect of a minimum length specification on visual estimates of density and biomass of coral reef fishes. *Coral Reefs.* 7:23–27.
- Bellwood, D. R. y Waingwright. 2001. Locomotion in labrid fishes: implications for habitat use and cross-shelf biogeography on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 20: 139-150.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. y Nyström, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature.* 429: 827-833.
- Bergman, K. C., Öhman, M. C. y Svensson, S. 2000. Influence of habitat structure on *Pomacentrus sulfureus*, a western Indian Ocean reef fish. *Environmental Biology of Fishes* 59: 243–252.
- Berntson, E. A., Bayer, F. B., McArthur, A. G. y France, S. C. 2001. Phylogenetic relationships with the Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) based on nuclear 18S rRNA sequences. *Marine Biology.* 138: 235-246.
- Bjorndal, K. A. Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the Green turtle, *Chelonia mydas*. *Comparative Biochemistry and Physiology.* 63: 127-133.
- Blanchon, P. 2011. Geomorphic zonation. En: Hopley, D. (ed.), *Encyclopedia of modern Coral reefs.*

- Structure, form and process (pp. 469-486). Springer.
- Bohnsack, J. A. y Bannerot, S. P. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA Technical Report NMFS 41.
- Bohonak, A. J. y Jenkins, D. G. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters*. 6: 783-796.
- Bone, Q. y Moore, R. H. 2008. *Biology of fishes*. Reino Unido: Taylor & Francis Group.
- Bortone, S. A., Samoilys, M. A. y Francour, P. 2000. Fish and macroinvertebrate evaluation methods. En: Seaman, W. (eds.), *Marine science series*. USA: CRC Press.
- Bozec, Y., Alvarez, L. y Mumby, P. J. Modelling the Response of Reef Rugosity and Fish Assemblages to Climate Change in the Caribbean. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*.
- Bozec, Y., Ferraris, J. Gascuel, D. y Kulbicki, M. 2005. The trophic spectrum- theory and application as an ecosystem indicator. *Journal of Marine Science- Journal du Conseil*. 62(3): 443-452.
- Breder, C.M. y D.E. Rosen, 1966. *Modes of reproduction in fishes*. USA. TFH Publications.
- Brey, T., Rumohr, H. y Ankar, S. 1988. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 117(3): 271-278.
- Brock, R. E. 1982. Reef Fish Populations. *Bulletin of Marine Science*. 32: 269-276.
- Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *The Journal of Wildlife Management*. 18: 297-308.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A. y Aronson, R. B. 2004. *Coral reefs & global climate change*. Pew Center.
- Cáceres, C. E. 1998 *Caracterización del Arrecife de Boca Paila, ubicado en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. México.
- Campbell, A. y Dawes, J. 2007. *La gran enciclopedia de la vida acuática*. España: Editorial Libsa Sa.
- Capurro, L. y Reid, J. L. 1972. *Contribution on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Estados Unidos de América: Gulf Publishing Corp.
- Carr, M. H. 1994. Predicting recruitment of temperate reef fishes in response to changes in macrophyte density caused by disturbance. *Theory and application in fish feeding ecology*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science. (18): 255-269.
- Carricart, J. P. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology* 153: 1-5.
- Cervigón, A., Cipriani, R., Fischer, W., Garibaldi, L., Hendricks, M., Lemus, A. J., *et al.*, 1992. *Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca*. Italia. FAO.
- Cesar, H., Burke, L. y Soede. 2003. *The economics of the worldwide coral reef degradation*. Holanda. Cesar Environmental Consulting.
- Chabanet, P. y Letourneur, Y. 1995. Spatial pattern of size distribution of four species on Réunion coral reef flat. *Hydrobiologia*. 300/301: 299-308.
- Chateau, O. y Wantiez, L. 2009. Movement patterns of four coral reef fish species in a fragmented habitat in New Caledonia: implications for the design of marine protected area networks. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 66(1), 50-55.
- Chaves, L. D. C. T., Ormond, C. G. A., McGinty, E. S., y Ferreira, B. P. 2012. Space partitioning among damselfishes in the Caribbean coast of Panama: the role of habitat preferences. *Neotropical Ichthyology*. 10(3): 633-642.
- Chen, W. J., Ruiz, R. y Ortís, G. 2007. Relationships among four genera of mojarras (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from the western Atlantic and their tentative placement among percomorph fishes. *Journal of Fish Biology*. 70: 202-218.
- Chin, A., Lison, T., Reytar, K., Planes, S., Gerhard, K., Clua, E., Burke, L. y Wikinson. 2011. *Status of coral reefs of the Pacific and Outlook: 2011*. USA. Publishers Global Coral Reef Monitoring Network.
- Choat, J. H. y Bellwood, D. R. 1991. Reef fishes: their history and evolution. En: Sale, P. F. (eds.). *The*

- ecology of fishes on coral reefs (pp. 39-66). USA: Academic Press.
- Cifuentes, J. L., Torres, P. y Frías, M. 2003. El océano y sus recursos, VI. Bentos y necton. United States of America: Fondo de Cultura Económica.
- Clark, R. D., Pittman, S., Caldwell, C., Christensen, J., Roque, B., Appeldorn, R. S. y Monaco, M. E. 2009. Nocturnal fish movement and trophic flow across hábitat boundaries in coral reef ecosystem (SW Puerto Rico). *Caribbean Journal of Science*. 45: 282-303.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. Change in marine Communities. An Approach to Statistical Analysis and interpretation. UK. PRIMER-E Ltd.
- Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca CONAPESCA. 2011. Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2011. México. CONAPESCA.
- Comisión Nacional del Agua CONAGUA. 2011. Inventario nacional de plantas municipales de potabilización y de tratamiento de aguas residuales en operación. México: SEMARNAT.
- Copper, P. 1994. Ancient reef ecosystem expansion and collapse. *Coral Reefs*. 13: 3-11.
- Cruz, I. S. C., Loiola, M., Albuquerque, T., Reis, R., de Anchieta, C.C., J., Reimer, J. D., *et al.*, 2015. Effect of Phase Shift from Corals to Zoantharia on Reef Fish Assemblages. *PloS ONE*. 10(1).
- de Boer, B. A. 1978. Factors influencing the damselfish chromis cyanea Distribution of the (poey), pomacentridae, on a reef at Curaçao, Netherlands Antilles. *Bulletin of Marine Science*. 28(3): 550-565.
- de la Cruz, V. 2013. Estructura de las comunidades macrobentónicas y nectónicas asociadas a los sustratos rocosos coralinos del arrecife Lobos, Veracruz, México. Universidad Veracruzana. México.
- de la Lanza, G. 2006. Evaluación de la calidad ambiental y dinámica de la zona costera (playas) para la certificación Bandera Azul del Mpio Solidaridad, Q. Roo, México Influencia de la calidad del agua en el estado de conservación de los arrecifes coralinos de la Riviera Maya. UNAM. Informe final* del Proyecto CQ017.
- De Raedemaeker, F., Miliou, A. y Perkins, R. 2010. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 90: 35-44.
- den Hartog, C. y Kuo, J. 2006. Taxonomy and Biogeography of Seagrasses. En: Larkum, A. W. D., Orth, R. J., y Duarte C. M. (eds.), *Seagrasses: Biology, ecology and conservation* (pp. 159-192). The Netherlands: Springer.
- Díaz, G. y McCook, L. J. 2008. Environmental Status: Macroalgae (seaweeds). Australia. Great Barrier Reef Marine Park Authority.
- Díaz, G., Sánchez, J. A., Zea, S., Díaz, J. M. y Garzón, J. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28: 337-347.
- Díaz, R., Aguirre, A. y Arias, J. E. 1998. Habitat interdependence in coral reef ecosystems: a case study in a Mexican Caribbean reef. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 1: 387-397.
- Dominici, A. y Wolf, M. 2005. Reef Fish Community Structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): Gradients in Habitat Complexity and Exposure. *Caribbean Journal of Science*. 41(3): 613-637.
- Done, T. J. 1992. Phase shifts in coral reefs communities and their ecological role. *Hydrobiologia* 247: 121-132.
- Drass, D. M. 2005. Kyphosidae: sea chubs. 1753-1759. En: Richards, W. J. (ed.), *Early stages of Atlantic Fishes*. USA: CRC Taylor y Francis.
- Dromard, C. R., Bouchon, Y., Cordonnier, S., Fontaine, M. F., Verlaque, M., Harmelin-Vivien, M., y Bouchon, C. 2013. Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* and *Stegastes adustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles): Inference from stomach content and stable isotope analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 440: 116-125.
- Dupont, T. M. Y Thomas, S. M. 2004. Desarrollo turístico en México: el caso de Cancún Quintana Roo. Tesis de licenciatura. Universidad de las Américas Puebla. México.
- Ellis, T., Hoowell, B. R., y Hughes, R. N. 1997. The cryptic responses of hatchery-reared sole to a natural sand substratum. *Journal of Fish Biology*. 51(2): 389-401.
- Fabricius, K. 2011. Nutrient pollution/eutrophication. En: Hopley, D. (Ed), *Encyclopedia of modern coral reef*. Springer.

- Figueroa, B. y Penié, I. 2013. Reporte de Resultados del Programa de Monitoreo Arrecifal CEA 2006-2012. Centro Ecológico Akumal, A.C. Reporte técnico. En: SCPPPT *et al.*, 2014. Estudio Técnico Justificativo: Propuesta de zona de refugio pesquero Akumal. México.
- Fong, P. y Paul, V. J. 2011. Coral Reef Algae. En: Dubinsky, Z. y Stambler, N. (eds.), Coral reefs ecosystem in transition (pp. 119-150). Israel: Springer Science y Business Media.
- Fox, R. J. y Bellwood, D. R. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*. 339:49-59.
- Fox, R. J. y Bellwood, D. R. 2008. Direct versus indirect methods of quantifying herbivore grazing impact on a coral reef. *Marine Biology*. 154:325-334.
- Freiwald, A. 2011. Cold-Water coral reefs. In: Hopley, D. (Ed). *Encyclopedia of modern coral reefs*. Springer.
- Friedlander, A. M. y Parrish, J. D. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 224: 1-30.
- Froese, R. y Pauly, D. 2011. Fish Base. World Wide Web electronic publication. Obtenido el 3 de noviembre de 2013 de www.fishbase.org.
- García, C. B. y Díaz, G. 2006. Dynamics of a macroalgal rocky intertidal community in the colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 35: 1-18.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), México: Offset Larios S. A.
- García, E. 1998. "Climas (Clasificación de Köppen, modificado por García)". Escala 1:1 000 000. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- García, J. A., Pérez, Á., Sánchez, P., Bayle, J. T., Reñones, O. y Moreno, D. 2004. Multi-scale spatial heterogeneity, hábitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblage. *Marine Biology*. 144: 161-182.
- García, M., Camarena, T., Gold, G., Vasquez, M., Galland, G., Nava, G., Alarcón, G. y Ceja, V. 2006. Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Belize: Documento técnico del SAM No. 18.
- García, M., Nava, G., Bood, N., McField, M., Molina, A., Yañez, B., Jacobs, N., Shank, B., Vasquez, M., Majil, I., Adoni, C., Dominguez, J. y Arrivillaga, A. 2008. Status of coral reefs in the Mesoamerican Region. En: Wilkinson, C. (Ed), *Status of the coral reefs of the world 2008*. Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre.
- García, S. M. 2013. Desarrollo de un índice de estructura arrecifal como propuesta de herramienta de manejo. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Garza, J. P. y Ginsburg, R. N. 2007. Expanded Management Plan for a Dominican Republic Coral Reef: Montecristi National Park. Reporte técnico.
- Garza, J. R. 1999. Análisis comparativo de cuatro comunidades coralinas arrecifales del Caribe Mexicano. Tesis de maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN. México.
- Garza, J. R. 2004. Información y Manejo para la Protección de la Biodiversidad de la Barrera Arrecifal de México: Evaluación de Variables, Modelación Espacial del Hábitat y SIG. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN. México.
- Garza, J. R. 2010. Evaluación de comunidades bentónicas arrecifales. Guía de campo y laboratorio. México: UNAM.
- Garza, J. R. y Arias, J. E. 1999. Temporal change of a coral reef community in the south Mexican Caribbean, Procs. 52nd Annual Meeting GCFI, Key West Florida USA 415-427.
- Garza, J. R., Lehmann, A. y Arias, J. E. 2004. Spatial prediction of coral reef habitats: integrating ecology with spatial modeling and remote sensing. *Marine Ecology Progress Series*. 269: 141-152.
- Garza, J. R., Mata, M., García, S. y Schirp, E. A. 2011. Reporte de caracterización y evaluación de estado de condición arrecifal. Akumal. Q. Roo. 2010. México: UNAM.

- Gibson, R. N., Ansell, A. D., y Robb, L. 1993. Seasonal and annual variations in abundance and species composition of fish and macrocrustacean communities on a Scottish sandy beach. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 98(1): 89-105.
- Gladfelter, E. H., Monahan, R. K. y Gladfelter, W. B. 1978. Growth rates of five reef building corals in northeastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 28: 728-734.
- Glynn, P. W. 1997. Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance. En: Birkeland, C. (Ed), *Life and death of coral reefs*. USA: Chapman & Hall.
- Glynn, P. W. Y Maté, J. L. 1997. Field guide to the Pacific coral reefs of Panamá. *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium*. 1:145-166.
- González, C. G. y Arias, J. E. 2004. Los Pomacéntridos del arrecife Alacranes, Yucatán, México: composición, distribución y abundancia. *Revistas de Investigaciones Marinas*. 25(3): 231-239.
- Goreau, T. F. 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 109: 127-167.
- Goreau, T. F. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology*. 40: 67-90.
- Graham, N. A. E., Chabanet, P., Evans, R. D., Jennings, S., Letourneur, Y., MacNeil, M. A., McClanahan, T. R., Öhman, M. C., Polunin, N. V. C. y Wilson, S. K. 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*. 14: 342-348.
- Gratwicke, B. Y Speight, M. R. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of fish biology*. 66: 650-667.
- Gratwicke, B., Petrovic, C. y Speight, M. R. 2006. Fish distribution and ontogenetic habitat preferences in non-estuarine lagoons and adjacent reefs *Environmental Biology of Fishes*. 76: 191-210.
- Green, E. P. y F. T. Short. 2003. *World atlas of seagrasses*. United States of America: University of California Press.
- Gutiérrez, D., Pérez, M. L., Padilla, C., Pizarra, J., García, G., Loreto, R. M., Camarena, T. 1995. Caracterización de los arrecifes coralinos en el corredor Cancún-Tulum, Quintana Roo, México. *Sian Ka'an Serie documentos No. 4*.
- Guzmán, H. M. y Guevara, C. A. 1998. Arrecifes coralinos de Bocas del Toro, Panamá: distribución, estructura y estado de conservación de los arrecifes continentales de la Laguna de Chiriquí y la Bahía Almirante. *Revista de Biología Tropical*. 46(3): 601-623.
- Hailey, A. 2011. The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago. <https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/ogatt.asp>.
- Halford, A. R. y Thompson A. A. 1994. Visual census surveys of reef fish. Long-term monitoring of the Great Barrier Reef. Australia: Australian Institute of Marine Science.
- Harkoo, H. K., 2011. *Stegastes partitus* (Bicolour Damselfish). En: Hailey, A. (ed), *The Online Guide to the Animals of Trinidad and Tobago*. <https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/ogatt.asp>.
- Hay, M. E. 1996. Marine chemical ecology: what's known and what's next?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 200(1): 103-134.
- Healthy Reefs Initiative HRI. 2012. Report Card for Mesoamerican Reef. México.
- Helfman, G. S. 2007. *Fish conservation. A guide to understanding an restoring global aquatic biodiversity and fishery resources*. Island Press.
- Helfman, G. S., Collete, B. B., Facey, D. E. y Bowen, B. W. 2009. *The diversity of fishes. Biology, evolution, and ecology*. Reino Unido: Wiley-Blackwell.
- Hernández, I., Aguilar, C. y González, G. Variación estacional de la abundancia de especies de peces seleccionadas en el sublitoral rocoso de ciudad de La Habana, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 27(1): 61-68.
- Hernández, R. C. 2001. Diagnóstico del estado actual de tres arrecifes en Quintana Roo México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Hixon, M. A. 2015. Reef fishes, seaweeds, and corals: a complex triangle. En: Birkeland, C. (ed.), *Coral reefs in the Anthropocene* (pp. 195-215). USA: Springer.
- Houk, P. y Van Woesik, R. 2006. Coral reef benthic video surveys facilitate long-term monitoring in the Commonwealth of the Northern Mariana Islands: toward an optimal sampling strategy. *Pacific Science*. 60(2): 177-189.
- Howard, J., Robbins, W. D. y Clements, K. D. 2004. The status of herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Biology*. 145: 445-454.
- Hubbard, D. K. 1985. What do we mean by reef growth? In *Proceedings NOAA*. Vol 5.
- Humann, P. y DeLoach, N. 2002. *Reef Fish Identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. Estados Unidos de América: New World Publications, Inc.
- Humann, P. y DeLoach, N. 2013. *Coral reef Identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. Estados Unidos de América: New World Publications, Inc.
- Instituto Nacional de Ecología INE. 2000. Programa nacional de manejo Parque Nacional Puerto Morelos. México. INE-SEMARNAP.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía INEGI. 2010. Censo de Población y Vivienda 2010. Principales resultados por localidad (ITER). México: INEGI.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía INEGI. 2012. La agricultura en Quintana Roo. Censo Agropecuario 2007. México: INEGI.
- Irigoyen, A. J., Galván, D. E., Venerus, L. A. y Parma, A. M. 2013. Variability in abundance of temperate reef fishes estimated by visual census. *PloS one*. 8(4): e61072.
- Itzkowitz, M. 1977. Spatial organization of the Jamaican damselfish community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 28: 217-241.
- Jackson, J. 1997. Reefs since Columbus. *Coral Reefs*. 16: 23-32.
- Jackson, J. B. 1992. Pleistocene perspectives on coral reef community structure. *American Zoologist*, 32(6): 719-731.
- Jankowski, M. W., Gardiner, N. R. y Jones, G. P. 2015. Depth and reef profile: effects on the distribution and abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 98(5): 1373-1386.
- Jennings, S., Boullé, D. P., y Polunin, N. V. 1996. Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles' reef fishes. *Environmental Biology of fishes*. 46(1): 15-25.
- Jones, G. P. 1986. Food availability affects growth in a coral reef fish. *Oecologia*. 70(1): 136-139.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol*. 6:6986.
- Jordán, E. 1993. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe mexicano. Parte I, El sector Continental. México: CIQRO e ICML, UNAM.
- Josselyn, M. N. y West, J. A. 1985. The distribution and temporal dynamics of the estuarine macroalgal community of San Francisco Bay. *Hidrobiologia*. 129: 139-152.
- Jud, Z. R., Layman, C. A., Lee, J. A. y Arrington, D. A. 2011. Recent invasion of a Florida (USA) estuarine system by lionfish *Pterois volitans* / *P. miles*. *Aquatic Biology*. 13(1): 21-26.
- Kaufman, L. S. 1977. The threespot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. *Proceedings 3rd International Coral Reef Symposium, Miami*. 1: 559-564
- Kendall, M. S. y Miller, T. J. 2010. Relationships among map resolution, fish assemblages, and habitat variables in a coral reef ecosystem *Hydrobiologia*. 637: 101-119.
- Kiessling, W. 2005. Habitat effects and sampling bias on Phanerozoic reef distribution. *Facies*. 51: 24-32.
- Kimmel, J. 1985. A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Environmental Biology of Fishes*. 12: 23-32.
- Kojis, B. L. y Quinn, N. J. 2010. Distribution and Abundance of Fish Populations in Various Habitats in the Mutton Snapper (*Lutjanus analis*) Conservation Area on the South Shelf St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute*.

- Kramer, P., McField, M., Alvarez, L., Drysdale, I., Rueda, M., Giró, A., y Pott, R. 2015. Reporte de la salud ecológica del Arrecife Mesoamericano. México: HRI.
- Kuffner, I. B., Brock, J. C., Grober, R., Bonito, V. E., Donald, T. y Wright, C. W. 2007. Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environ. Biol. Fish.* 78: 71-82.
- Kulbicki, M., Barbigant, G., Menou, J. L., Mou-Tham, G., Thollot, P., Wantiez, L., y William, J. 1994. Evaluation des ressources en poissons du lagon d'Ouvéa: 3ème partie. Les poissons. ORSTOM.
- Lang, J. C. y Chomesky, E. A. 1990. Competition between scleractinian reef corals: A review of mechanisms and effects. En: Dubinsky, Z. (ed.), *Ecosystems of the world: coral reefs* (pp. 209-252). Elsevier science publishing.
- Lange, M. 2003. What is essential in fish habitat? *Environmental Biology of Fishes.* 66: 99-101.
- Lawton, J. H. y Jones, C. G. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. En: Jones, C. G. y Jones, C. G. (eds.), *Linking species & ecosystems*. Springer Science & Business Media.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Alemania. Elsevier Science B. V.
- Lewis, S. M. 1985. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia.* 65: 370-375.
- Liedke, A. M., Barneche, D. R., Ferreira, C. E., Segal, B., Nunes, L. T., Burigo, A. P., *et al.*, 2016. Abundance, diet, foraging and nutritional condition of the banded butterflyfish (*Chaetodon striatus*) along the western Atlantic. *Marine Biology.* 163(1): 1-13.
- Littler, M. M. y Littler, D. S. 2011. Algae, blue-green boring. En: Hopley, D. (Ed), *Encyclopedia of modern coral reef*. Springer.
- Livingstone, R. J. *Trophic organization in coastal systems*. USA. CRC PRESS.
- López, A. 2014. Análisis comparativo entre dos arrecifes coralinos bajo diferentes presiones antropogénicas en un decenio. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Losey, G. S., Grutter, A. S., Rosenquist, G., Mahon, J. L. y Zamzow, J. P. 1999. Cleaning symbiosis: a review. En: Almada, V. C., Oliveira, R. F. y Goncalves, E. J. (eds.), *Behaviour and Conservation of Littoral Fishes* (pp. 379-395). Instituto Superior de Psicologia Aplicada.
- Lowe, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. UK. Cambridge University Press.
- Lowman, M. 2012. Earth system environmental literacy. In: *Earth system monitoring*. Nueva York. Springer.
- Lowthion D, Soulsby PG y Houston MCM. 1985. Investigation of a eutrophic tidal basin: part 1 – factors affecting the distribution and biomass of macroalgae. *Marine Environmental Research*, 15: 263-284.
- Luckhurst, B. E. y Luckhurst, K. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology.* 49: 317-323.
- MacNeil, M. A. y Connolly, S. R. 2015. Multi-scale patterns and processes in reef fish abundance. En: Mora, C. (ed.), *Ecology of fishes on coral reefs*. Cambridge University Press.
- Maeder, J., Narumalani, S., Rundquist, D. C., Perk, R. L., Schalles J, Hutchins, K. y Keck, J. 2002. Classifying and mapping general coral-reef structure using Ikonos data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 68: 1297–1305.
- Marcinkevage, A. C. 2007. An individual-based model of fish habitat selection for network-scale watershed assessment. ProQuest
- Mata, M. 2012. Evaluación de estrategias de manejo arrecifal en Akumal, Q. Roo: Disturbios antropogénicos y enfermedades coralinas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Mateo, M. A., J. Cebrián, K. Dunton y T. Mutchler. 2006. Carbon flux in seagrass ecosystem. En: Larkum, A. W. D., Orth, R. J., y Duarte C. M. (eds.), *Seagrasses: Biology, ecology and conservation* (pp. 159-192). The Netherlands: Springer.

- Matthews, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Estados Unidos de América. Kluwer Academic Publishers.
- McCook, L. J., Jompa, J. y Diaz, G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*. 19: 400-417.
- McField, M. y Kramer, P. 2007. A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-being in the Mesoamerican Reef Region. Belize: The Smithsonian Institution.
- McGehee, M. A. 1994. Correspondence between assemblage of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series*. 105: 243-255.
- Mejía, L. S. y Garzón, J. 2000. Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del Archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Revista de Biología Tropical*. 48(4): 883-896.
- Mellin, C., Kulbicki, M., y Ponton, D. 2007. Seasonal and ontogenetic patterns of habitat use in coral reef fish juveniles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 75(4): 481-491.
- Membrillo, N. 1999. Descripción de los paisajes arrecifales en la laguna del arrecife Alacranes, Yucatán México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN. México.
- Mercado, M. 2012. Reef accretion during the last 700 years in the outer insular shelf of southwest Puerto Rico. Tesis de maestría. University of Puerto Rico. Puerto Rico.
- Miller, B. S. y Kendall, A. W. 2009. Early life history of marine fishes. USA. University of California Press.
- Moberg, F. y Folke, C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*. 29: 215-233.
- Mora, C. 2008. A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 275: 767-773.
- Morales, B. P. 2004. Diversidad y abundancia de la fauna bentónica asociada a pastos marinos, en bahías de Akumal, Quintana Roo. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. España: GORFI, S. A.
- Morgan, K. M. y Kench, P. S. 2012. Skeletal extension and calcification of reef building corals in the central Indian Ocean. *Marine Environmental Research*. 81: 78-82.
- Mumby, P. J. 2009. Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*. 28:683-690.
- Mumby, P. J. Nicola, L., Foster, E. A. y Glynn, F. 2005. Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reefs*. 24: 681-692.
- Mumby, P. J. y Steneck, R. S. 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in Ecology and Evolution*. 23(10): 555-563.
- Mumby, P. J. y Wabnitz, C. C. C. 2002. Spatial patterns of aggression, territory size, and harem size in five sympatric Caribbean parrotfish species. *Environmental Biology of Fishes*. 63: 265-279.
- Mumby, P. J., Harborne, A. R., y Brumbaugh, D. R. 2011. Grouper as a natural biocontrol of invasive lionfish. *PloS one*. 6(6): e21510.
- Munday, P. L., Jones, G. P., Pratchett, M. S. y Williams, A. 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fish*. 9: 261-285.
- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend, A., Fredriksen, S. y Rasser, M. K. 2007. Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 74: 449-457.
- Naranjo, J. 2016 (en preparación). Patrones de sedimentación y calidad del agua relacionados con indicadores de degradación arrecifal en Akumal, Q Roo. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Navarrete, D. M. 2012. The ideology of growth. Tourism and alienation in Akumal, Mexico. En: Pelling, M., Navarrete, D. M. Y Redclift, M. (eds.), *Climate Change and the crisis of capitalism. A chance to reclaim self, society and nature*. USA: Routledge.

- Nemeth, M. y Appeldoorn, R. 2009. The Distribution of Herbivorous Coral Reef Fishes within Fore-reef Habitats: the Role of Depth, Light and Rugosity Caribbean Journal of Science. 45(2-3): 247-253.
- Newman, M. J. H., Paredes, G. A., Sala, E. Jackson, J. B. C. 2006. Structure of Caribbean coral reef communities across a large gradient of fish biomass. Ecology Letters. 9: 1216-1227.
- Núñez, E. y Arias, E. 1998. The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. Journal of Fish Biology. 53: 209-221.
- Núñez, E., Arias, J. E. y Legendre, P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 324: 157-169.
- Núñez, E., González, C., Ruiz, M. A. Hernández, R. y Arias, J. E. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo (Part 2: reef fish communities). Atoll Research Bulletin. 496: 338-359.
- Oppenheim, N. G. 2013. Patterns of Distribution and Abundance in Territorial Damselfish Populations in Bonaire. En: Steneck, R. S., Arnold, S. N. y Rasher, D. B. (eds.), Status and trends of Bonaire's reefs in 2013: causes for optimism. USA: University of Maine.
- Organización Meteorológica Mundial OMM. 2012. Atlas de salud y del clima. Suiza: OMM & OMS.
- Osborne, K. y Oxley, W. G. 1997. Sampling benthic communities using video transects. en English S, Wilkinson C. y Baker, B. (eds.) 1997 Survey manual for tropical marine resources. Australia: Australian Institute of Marine Sciences.
- Osborne, P. L. 2000. Tropical ecosystems and ecological concepts. UK. Cambridge University Press.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. y Jackson, J. B. C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. Science. 301: DOI: 10.1126/science.1085706.
- Pauly, D., V. Chistensen, J. Dalsgaard, R. Froese and F.C. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. Science 279: 860-863.
- Pawlik, J. R., Chanas, B., Toonen, R. J., y Fenical, W. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrence. Marine Ecology Progress Series. 127(1-3): 183-194.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics. 5: 285-307.
- Pelletier, D., Leleu, K., Mou, G., Guillemot, N. y Chabanet, P. 2011. Comparison of visual census and high definition video transects for monitoring coral reef fish assemblages. Fisheries Research. 107: 84-93.
- Penié, I., Figueroa, B., Lozano, M. A., Suárez, M. y Sánchez P. 2014. Aprovechamiento no extractivo para la operación de recorridos de snorkel en la bahía de Akumal, Tulum, Quintana Roo, hábitat de especies protegidas como las tortugas marinas *Chelonia mydas*, *Caretta caretta* y *Eretmochelys imbricata*, así como de las especies de coral *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis*. Centro Ecológico Akumal CEA, Akumal, Quintana Roo, México. En: SCPPPT *et al.*, 2014. Estudio Técnico Justificativo: Propuesta de zona de refugio pesquero Akumal. México.
- Pérez, G. y Carrascal, E. 2000. El desarrollo turístico en Cancún, Quintana Roo y sus consecuencias sobre la cubierta vegetal. investigaciones Geográficas, Boletín del instituto de Geografía, UNAM. Núm. 43.
- Pérez, H., Galván, F. y Abitia, L. A. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifales rocosos del suroeste del golfo de California, México. Ciencias Marinas. 22(3): 273-294.
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. 2013. Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. Nature Communications. 4: 1402.

- Pratchett, M. S. 2005. Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology*. 148: 373-382.
- Pratchett, M. S., Wilson, S. K. y Baird, A. H. 2006. Declines in the abundance of Chaetodon butterflyfishes following extensive coral depletion. *Journal of Fish Biology*. 69: 1269-1280.
- Pratchett, M. S., Hoey, A., Coker, D. y Gardiner, N. 2012. Interdependence between reef fishes and scleractinian corals. Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9-13 July 2012 13C Ecological effects of habitat degradation.
- Precht, W. F. y Aronson, R. B. 2006. Death and resurrection of Caribbean coral reefs: a paleoecological perspective. En: Côté, I. M. y Reynolds, D. J. (eds), *Coral reef conservation* (pp. 40-77) UK: Cambridge University Press.
- Randall, J. E. 1958. A review of the labrid fish genus *Labroides*, with descriptions of two new species and notes on ecology. USA. University of Hawaii Press.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the west Indies. *Studies in Tropical Oceanography*. Estados Unidos de América: Institute of Marine Sciences, University of Miami.
- Randall, J. E. 1996. *Caribbean reef fishes*. China. TFH Publications.
- Raymundo, L. J., Halford, A. R., Maypa, A. P. y Kerr, A. M. 2010. Functionally diverse reef-fish communities ameliorate coral disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106: 17067-17070.
- Reinhardt, U. G. 1999. Predation risk breaks size-dependent dominance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and provides growth opportunities for risk prone individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*. 56: 1206-1212.
- Richards, W.J. 1987. Identification, distribution and abundance of larval labroid fishes from the western Atlantic. *Bulletin of Marine Science*. 41(2) 641.
- Risk, M. J. 1972. Fish diversity on a coral reef in the virgin island. *Atoll. Res. Bull.* 193: 1-6.
- Roberts, C. M. 1995. Rapid build-up of fish biomass in a Caribbean Marine Reserve. *Conservation Biology*. 9: 815-826.
- Robertson, D. R. 1991. The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes. *The ecology of fishes on coral reefs*. USA. Academic Press.
- Rocha, L. A., Choat, J. H., Clements, K. D., Russell, B., Myers, R., Lazuardi, M. E., et al., 2012. *Sparisoma rubripinne*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T190721A17783950. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T190721A17783950.en>.
- Roff, G. y Mumby, P. J. 2012. Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in ecology and evolution*. 27: 7.
- Rosas, F. L., Díaz, S. y Aguirre, A. 2007. Cuaderno de resúmenes IV Congreso Mexicano de Arrecife de Coral. La Paz, B. C.
- Roy, R. E. 2004. Akumal's reef: stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastlines. *Rev. Biol. Trop.* 52: 869-881.
- Ruffo, A. y Nemeth, R. 2013. A Preliminary Summary of Yellowtail Parrotfish (*Sparisoma rubripinne*) Acoustic Tracking at Spawning Aggregations in Reef Bay, St. John USVI. Proceedings of the 66th Gulf and Caribbean Fisheries Institute.
- Ruiz, M. A., Hernández, R. C. González, C., Núñez, E. Y Arias, J. E. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo (Part 1: stony corals and algae). En: Lang, J. C. (ed.), *Status of Coral Reefs in the western Atlantic: Results of initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. Atoll Research Bulletin 496.
- Russ, G. R. y Alcala, A. C. 1989. Effect of intense fishing pressure on an assemblage of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 13-27.
- Russell, B. C., Anderson, G. R. V., y Talbot, F. H. 1977. Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Marine and Freshwater Research*. 28(4): 521-528.

- Sale, P. F. y Douglas, W. A. 1981. Precision and accuracy of visual censuses technique for fish assemblages on coral patch reefs. *Environmental Biology of Fishes*. 6: 333-339.
- Sale, P. E. 2002. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a Complex Ecosystem*. United States of America: Academic Press.
- Sale, P. F. 1991. *The ecology of fishes on coral reefs*. United States of America: Academic press.
- Samoilys, M. A. y Carlos, G. 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 57: 289-304.
- Sánchez, O., Herzig, M., Peters, E., Márquez, R. y Zambrano, L. 2007. *Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México*. México: INE-SEMARNAT.M
- Sandin, S. A., Sampayo, E. M. y Vermeij, M. J. A. 2008. Coral reef fish and benthic community structure of Bonaire and Curaçao, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science*. 44(2): 137-144.
- Sano, M., Shimizu, M. y Nose, Y. 1987. Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Irimote Island, Japan. *Marine Ecology Progress Series*. 37: 191-199.
- Santos, L. O. 2002. *Análisis comparativo de la composición de la comunidad coralina de tres arrecifes del sur de Quintana Roo*. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. México.
- Schmitter, J. J., Vásquez, L., Aguilar, A., Curiel, C. y Caballero, J. A. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. *Anales del Instituto de Biología*: 71: 143-177.
- Short, F. T., y Coles, R. G. 2001. *Global seagrass research methods*. Amsterdam: Elsevier.
- Silverstein, R. N., Correa, A. M. S., LaJeunesse, T. C. y Baker, A. C. 2011. Novel algal symbiont (*Symbiodinium* spp.) diversity in reef corals of Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*. 422: 63-75.
- Sinniger, F., Montoya, J. I., Chevaldonné, P. y Pawlowski, J. 2005. Phylogeny of the order Zoantharia (Anthozoa, Hexacorallia) based on the mitochondrial ribosomal genes. *Marine Biology*. 147: 1121-1128.
- Smith, T. M. y Smith, R. L. 2007. *Ecología: comunidades*. Pearson.
- Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Pescadores de Tulum SCPPT, Centro Ecológico Akumal CEA, Alianza Kanan Kay. 2014. *Estudio Técnico Justificativo: Propuesta de zona de refugio pesquero Akumal*. México.
- Sorokin, Y. I. 1995. *Coral reef ecology*. Alemania. Springer.
- Sponaugle, S., Grorud-Colvert, K., y Pinkard, D. 2006. Temperature-mediated variation in early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series*. 308: 1-15.
- Stella, J. S., Pratchett, M. S., Hutchings, P. A. y Jones, G. 2011. Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 49: 43-104.
- Steneck, R. S. y Lang, J. C. 2003. Rapid Assessment of México's Yucatán reef in 1997 and 1999: pre-and post- 1998 mass bleaching and hurricane Mitch (stony corals, algae and fishes). En: Lang, J. C. (ed.), *Results of initial surveys, Atlantic and Gulf rapid assessment (AGRRA) program*. Atoll Research Bulletin: Martin Moe.
- Steneck, R. S., Arnold, S. N. y Rasher, D. B. 2013. Status and trends of Bonaire's reefs in 2013: causes for optimism. USA. University of Maine.
- Swaempoel, E. 2015. *Territorial damselfish (Stegastes) effect on turf algae growth and herbivore fishes behaviour on a patch coral reef in Akumal, Mexico*. Tesis de maestría. Université Montpellier. Francia.
- Szmant, A. M. 1983. Functional aspects of nutrient cycling on coral reefs. En: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science University of Miami (ed.), *The ecology of deep shallow coral reefs* pp. 133-139), USA: NOAA Undersea Research Program.

- Szmant, A. M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries*. 25: 743-766.
- ter Braak, C. J. F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*. 1 (2): 127-140.
- Trebilco, R. 2014. Size-based insight into the structure and function of reef fish communities. Tesis de Doctorado. Simon Fraser University. Canada.
- Vallès, H., Gill, D. y Oxenford, H. A. 2015. Parrotfish size as a useful indicator of fishing effects in a small Caribbean island. *Coral Reefs*, 34(3): 789-801.
- Valdés, E., y Mocheke, A. D. 2001. Behavior of marine fishes of the Cuban shelf. *Ecology of the Marine Fishes of Cuba*. 53-72.
- Veron, J. E. N., Turak, E., DeVatier, L. M., Stafford, M.G. y Kininmonth, S. J. 2011. *Coral Geographic*. Australia: Australian Institute of Marine Science.
- Vidal, R. 2005. Las regiones climáticas de México. *Temas selectos de geografía de México*. México: Instituto de Geografía UNAM.
- Walker, B. K., Jordan, L. K. B. y Spieler, R. E. 2009. Relationship of fish assemblages and topographic complexity on southeastern Florida coral reef habitat. *Journal of Coastal Research*. 53: 39-48.
- Walker, K. 1975. Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. *Paleobiology*. 1: 238-257.
- Wenger, A. S., Johansen, J. L. y Jones, G. P. 2012. Increasing suspended sediment reduces foraging, growth and condition of a planktivorous damselfish. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 428: 43-48.
- Wild, C., Hoegh, O., Naumann, M., Colombo, M. F., Atewebwrhan, M., Fitt, W. K., *et al.*, 2011. Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Marine and Freshwater Research*. 62: 205-215.
- Wilkinson, C. 2008. Status of the coral reefs of the world 2008. Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre.
- Wilkinson, C. y Souter, D. 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre. Townsville.
- Williams, I. D., Richards, B. I., Sandin, S. A., Baum, J. K., Schroeder, R. E., Nadon, M. O., *et al.*, 2011. Differences in Reef Fish Assemblages between Populated and Remote Reefs Spanning Multiple Archipelagos Across the Central and Western Pacific. *Journal of Marine Biology*. Vol. 2011.
- Willis, T. J. 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*. 59: 1408-1411.
- Wulff, J. 2011. Sponges. En: Hopley, D. (Ed), *Encyclopedia of modern coral reef*. Springer.
- Zawada, D. G. 2010. Topographic complexity and roughness of a tropical benthic seascape. *Geophysical Research Letters*. 37: L14604, doi:10.1029/2010GL043789.
- Zawada, D. G. 2011. Reef topographic complexity. En: Hopley, D. (Ed), *Encyclopedia of modern coral reef*. Springer.

ANEXOS

Anexo I

Tabla 22. Listado de especies coralinas registradas en Akumal, Quintana Roo.

Familia	Especie
Acroporidae	<i>Acropora cervicornis</i>
Acroporidae	<i>Acropora palmata</i>
Agariciidae	<i>Agaricia agaricites</i>
Agariciidae	<i>Agaricia fragilis</i>
Agariciidae	<i>Agaricia humilis</i>
Agariciidae	<i>Agaricia lamarcki</i>
Agariciidae	<i>Agaricia tenuifolia</i>
Agariciidae	<i>Helioseris cucullata</i>
Astrocoeniidae	<i>Madracis aurentera</i>
Astrocoeniidae	<i>Madracis decactis</i>
Astrocoeniidae	<i>Madracis formosa</i>
Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia interespta</i>
Faviidae	<i>Manicina areolata</i>
Faviidae	<i>Montastraea cavernosa</i>
Faviidae	<i>Solenastrea bournoni</i>
Meandrinidae	<i>Dendrogyra cylindricus</i>
Meandrinidae	<i>Dichocoenia stokesii</i>
Meandrinidae	<i>Eusmillia fastigiata</i>
Meandrinidae	<i>Meandrina meandrites</i>
Merulinidae	<i>Orbicella annularis</i>
Merulinidae	<i>Orbicella faveolata</i>
Merulinidae	<i>Orbicella franksi</i>
Milleporidae	<i>Millepora alcicornis</i>
Milleporidae	<i>Millepora complanata</i>
Mussidae	<i>Colpophylia nathans</i>
Mussidae	<i>Diploria clivosa</i>
Mussidae	<i>Diploria labrythiformis</i>
Mussidae	<i>Diploria strigosa</i>
Mussidae	<i>Favia fragum</i>

Mussidae	<i>Isophilastrea rigida</i>
Mussidae	<i>Isophillia sinuosa</i>
Mussidae	<i>Mussa angulosa</i>
Mussidae	<i>Mycetophilia aliciae</i>
Mussidae	<i>Mycetophilia ferox</i>
Mussidae	<i>Mycetophilia lamarckiana</i>
Mussidae	<i>Scolymia cubensis</i>
Mussidae	<i>Scolymia wellsii</i>
Poritidae	<i>Porites astreoides</i>
Poritidae	<i>Porites porites</i>
Poritidae	<i>Porites porites divar</i>
Poritidae	<i>Porites porites furc</i>
Siderastreidae	<i>Siderastrea radians</i>
Siderastreidae	<i>Siderastrea siderea</i>

Anexo II

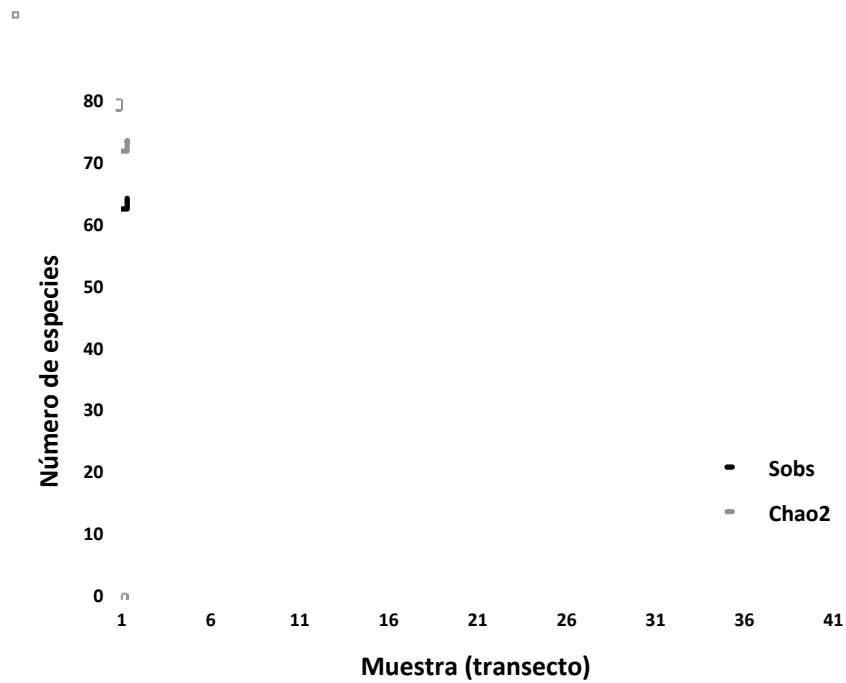


Fig. 19. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de secas

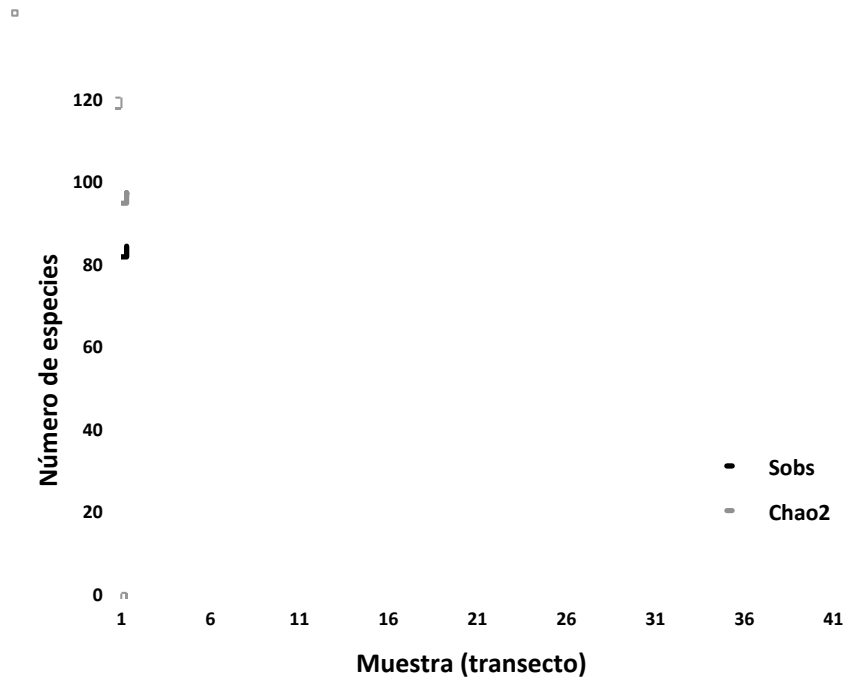


Fig. 20. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de lluvias

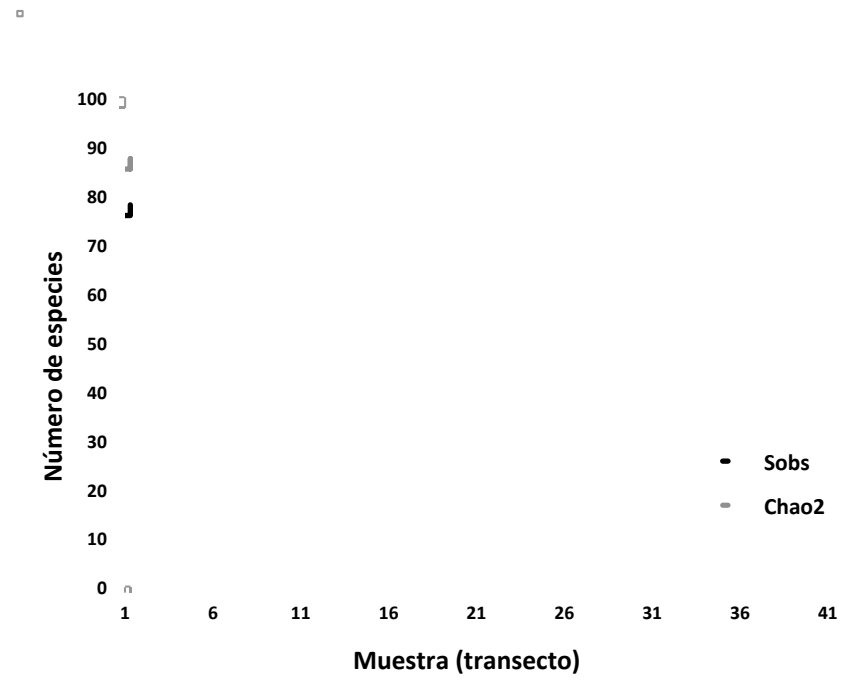


Fig. 21. Curva de acumulación de especies de peces en la temporada de nortes.