



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

**EFFECTOS DEL AUMENTO EN LA DEGRADACIÓN DE ARRECIFES  
CORALINOS DEL CARIBE SOBRE LAS COMUNIDADES DE  
CRUSTÁCEOS ARRECIFALES**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(Biología Marina)

PRESENTA:  
**MELISSA KARINE DUBÉ**

**TUTORA PRINCIPAL:**

Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán – ICMYL/UASA

**COMITÉ TUTOR:**

Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners – ICMYL/UAMaz

Dr. Lorenzo Álvarez Filip – ICMYL/UASA

Dr. Adolfo Gracia Gasca – ICMYL/UAEBA

Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simões – FC/Sisal

**MÉXICO, CD. MX., JUNIO, 2023**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



**EFFECTOS DEL AUMENTO EN LA DEGRADACIÓN DE ARRECIFES  
CORALINOS DEL CARIBE SOBRE LAS COMUNIDADES DE  
CRUSTÁCEOS ARRECIFALES**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(Biología Marina)

PRESENTA:  
**MELISSA KARINE DUBÉ**

**TUTORA PRINCIPAL:**  
Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán – ICMYL/UASA  
**COMITÉ TUTOR:**  
Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners – ICMYL/UAMaz  
Dr. Lorenzo Álvarez Filip – ICMYL/UASA  
Dr. Adolfo Gracia Gasca – ICMYL/UAEBA  
Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simões – FC/Sisal

**MÉXICO, CD. MX., JUNIO, 2023**

## Tabla de contenidos

Agradecimientos.....	3
Índice de figuras.....	4
Índice de tablas.....	5
Resumen .....	6
Abstract.....	7
Introducción.....	8
Justificación académica e Importancia.....	11
Preguntas de investigación e Hipótesis.....	11
Objetivos.....	12
Área de estudio.....	12
Materiales y métodos.....	14
Resultados.....	15
Discusión.....	30
Conclusión.....	34
Referencias.....	35

## **Agradecimientos**

Este trabajo de tesis se realizó con apoyo de UNAM-DGAPA-PAPIIT a través del proyecto IN205921. También un agradecimiento especial a CONACYT por financiar mis estudios a lo largo de mi maestría.

Quiero dar un gran agradecimiento a mi comité tutorial (Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán, Dr. Lorenzo Álvarez Filip, Dr. Michel Edmond Hendrickx, Dr. Adolfo Gracia Gasca, y Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes) por guiarme, darme consejos, y por su comprensión durante momentos difíciles. Especialmente a mi directora de tesis, Dra Briones Fourzán, por toda su ayuda y apoyo a lo largo de mis dos años de maestría.

Agradezco mucho a Fernando Negrete Soto y Cecilia Barradas Ortiz por realizar todos los muestreos conmigo y por enseñarme tantas cosas! Además, quiero decir gracias a la Coordinación del Posgrado, particularmente a Diana Juárez, por su gran apoyo para poder terminar con mi programa a pesar de los obstáculos.

También quiero agradecer infinitamente a mi esposo Christian Acosta Navarro por su apoyo incondicional durante mis estudios, por llevarme a bucear en su tiempo libre y darme muchos consejos de buceo, y por ayudarme a seguir adelante durante la enfermedad y fallecimiento de mi papá.

À mon papa, Shawn Dubé, pour m'avoir enseigné depuis que je suis toute petite à aimer et à protéger la nature, pour m'avoir partagé ta passion pour la biologie, pour croire en moi et pour m'encourager à poursuivre mes rêves jusqu'à tes derniers moments... ceci est pour toi.

## Índice de figuras

<b>Fig. 1.</b> Mapa de Limones y Bonanza, los arrecifes estudiados en 2015 y en 2021-22, ubicados en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos en la costa de Quintana Roo, México. (Tomado de González-Gomez et al. (2018)).....	13
<b>Fig. 2.</b> Porcentajes de individuos (A y B) y especies (C y D) por orden o infraorden (taxon) en Limones y Bonanza en 2015 (B y D) y en 2021-22 (A y C) .....	19
<b>Fig. 3.</b> Índices de rugosidad en los arrecifes Limones en 2015 (A; mediana: 1.33) y 2021-22 (C; mediana: 1.19), y Bonanza en 2015 (B; mediana: 1.24) y 2021-22 (D; mediana: 1.16). Los límites inferiores de las cajas (Q1) son los percentiles 25, los superiores (Q3) son los percentiles 75, las líneas dentro de las cajas (Q2) son las medianas, los “X”s son los promedios, los puntos son valores atípicos, y las barras de error indican los valores “máximos” ( $Q3 + 1.5 \cdot RIQ$ ) y “mínimos” ( $Q1 - 1.5 \cdot RIQ$ ).....	21
<b>Fig. 4.</b> Curvas de acumulación de especies registradas por transecto para Limones (A) y Bonanza (B) en 2015 (datos de González-Gómez. <i>Al.</i> 2018) y en 2021-22.....	22
<b>Fig. 5.</b> Cuatro índices ecológicos (Riqueza, Diversidad, Equidad, Dominancia) para Limones (verde) y Bonanza (azul) en 2015 (González-Gómez et al. 2018) y en 2021-22. Los límites inferiores de las cajas (Q1) son los percentiles 25, los superiores (Q3) son los percentiles 75, las líneas dentro de las cajas (Q2) son las medianas, los “X”s son los promedios, los puntos son valores atípicos, y las barras de error indican los valores “máximos” ( $Q3 + 1.5 \cdot RIQ$ ) y “mínimos” ( $Q1 - 1.5 \cdot RIQ$ ).....	23
<b>Fig. 6.</b> Ordenación de nMDS de la estructura de la comunidad de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza en 2021-22, con base en las abundancias de las especies. Cada símbolo representa un transecto .....	24
<b>Fig. 7.</b> Ordenación de nMDS de la estructura de la comunidad de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza en 2015, con base en las abundancias de las especies. Cada símbolo representa un transecto.....	25
<b>Fig. 8.</b> Porcentajes de ocupación por macrocrustáceos en los diferentes microhábitats de Bonanza y Limones en 2021-22 (A) y en 2015 (datos de González-Gómez et al. (2018)) (B) .....	29

## Índice de tablas

**Tabla 1.** Macrocrustáceos encontrados en los arrecifes Bonanza (>8244\* individuos; 49 especies) y Limones (3660 individuos; 50 especies) en 2021-22.....16

**Tabla 2.** Resultados del ANOSIM comparando los arrecifes Limones y Bonanza en 2015 y en 2021-22.....24

**Tabla 3.** Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para crustáceos asociados a arrecifes coralinos en 2 arrecifes, Limones y Bonanza, muestreados en dos períodos, 2005 y 2021-22 (A-D), y porcentaje de disimilitud entre pares de grupos (E-H). Abund.Prom, abundancia promedio; Sim.Prom, similitud promedio; Sim/DE, similitud/desviación estándar; Contrib%, contribución en %; Cum%, contribución acumulada en %; Disim.Prom, disimilitud promedio; Dis/SD, disimilitud/desviación estándar. Las familias se enlistan en orden decreciente de Abund.Prom. en cada grupo y de Disim.Prom entre grupos. Cum.% se considera hasta 90% en cada grupo y hasta 50% entre grupos para facilitar la interpretación. ....26

Efectos del aumento en la degradación de arrecifes coralinos del Caribe sobre las comunidades de crustáceos arrecifales

**Resumen**

Entre los ecosistemas más diversos e importantes de las zonas tropicales costeras se encuentran los arrecifes coralinos. Los crustáceos son un componente importante de los arrecifes de coral, una fuente de alimento para varios peces, y varios presentan relaciones mutualistas con otros organismos, como los corales. En 2015, González-Gómez et al. (2018) compararon las comunidades de macrocrustáceos (Decapoda y Stomatopoda) entre dos arrecifes del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM), uno (“Limonos”) menos degradado, con abundancia del coral *Acropora palmata*, y otro (“Bonanza”) más degradado, con baja cobertura de coral vivo y alta cobertura de macroalgas. Desde ese año, ha habido cambios ambientales que se presume han aumentado la degradación de los arrecifes. En 2018, en el Caribe mexicano se reportó el brote de la Enfermedad de la Pérdida de Tejido de Corales Pétreos (SCTLD), también llamada “Síndrome Blanco”, que ataca a muchas especies de coral, matando a las colonias y propagándose rápidamente. El SCTLD ha modificado las comunidades de corales y alterado la funcionalidad de los arrecifes. A partir de 2014, cada año han llegado al Caribe mexicano afluencias masivas del alga flotante *Sargassum*, que al quedar varadas en las costas se descomponen, contribuyen al aumento en la eutrofización y afectan a las comunidades costeras. Asimismo, el impacto de tres huracanes en octubre de 2020 y uno más en agosto de 2021 ha contribuido a la degradación de los arrecifes. Por tanto, es importante estudiar cuál ha sido el impacto de todos estos estresores en las comunidades de macrocrustáceos asociados a los arrecifes coralinos. En el presente trabajo se analizaron las comunidades de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza entre octubre de 2021 y junio de 2022, utilizando la misma estrategia de muestreo que en 2015 con fines comparativos. Se trazaron 30 transectos en cada arrecife, y buzos entrenados registraron todos los macrocrustáceos. Los datos se compararon entre Limones y Bonanza antes (2015) y después (2021-22) utilizando análisis multivariados, y se calcularon cinco índices ecológicos (riqueza, abundancia, diversidad, equidad y dominancia). Se registraron 3660 individuos pertenecientes a 50 especies en Limones, y 8244 individuos pertenecientes a 49 especies en Bonanza. La mayoría de los crustáceos perteneció a los infraórdenes Brachyura y Anomura. En Limones hubo mayor diversidad y riqueza en 2021-22 que en 2015, apoyando la idea que la diversidad y riqueza de macrocrustáceos en los arrecifes son mayores en condiciones de degradación por la disponibilidad más alta de microhábitats en macroalgas. Sin embargo, en Bonanza no cambió significativamente la diversidad o riqueza, pero sí la composición de especies, con una disminución de braquiuros, lo cual podría afectar las redes tróficas en el arrecife. No hubo diferencias en diversidad entre ambos arrecifes en 2021-22, y tampoco en rugosidad ni en ningún índice ecológico. La especie generalista *Mithraculus coryphe* se mantiene abundante en Bonanza, y ahora más que antes en Limones, y la especie generalista *C. tibicen* sigue siendo abundante en ambos arrecifes. En 2015, la especie especialista *Domecia acanthophora* era la segunda especie más abundante en Limones, de la cual González-Gómez et al. (2018) habían predicho que bajaría su abundancia si la degradación de Limones aumentaba, lo que se comprobó con este estudio. Después del efecto de los estresores arriba mencionados, Limones

actualmente es más parecido a Bonanza que en 2015. Es importante continuar monitoreando los cambios en las comunidades de macrocrustáceos y otros componentes del ecosistema frente a la degradación, especialmente en Limones.

### Abstract

Coral reefs are one of the most diverse and important ecosystems in tropical coastal zones. Crustaceans are a very important component of coral reefs as they are an important food source for various fishes, and many have mutualistic relationships with other organisms, such as corals. In 2015, González-Gómez et al. (2018) compared macrocrustacean communities (Decapoda and Stomatopoda) between two reefs in the Puerto Morelos Reef National Park, one (“Limones”) less degraded with high abundance of *Acropora palmata* corals, and the other (“Bonanza”) more degraded, with little live coral cover and high macroalgae cover. Since that year, there have been environmental stressors that are believed to have further degraded the reefs. In 2018, an outbreak of stony coral tissue loss disease (SCTLD) was reported in the Mexican Caribbean. This disease attacks many coral species, destroying colonies and spreading rapidly. The SCTLD has changed the coral communities and altered reef functions. Since 2014, every year there has been large influxes of the floating algae *Sargassum* to the Mexican Caribbean. They arrive to the shore where they decompose, contributing to eutrophication and affecting coastal communities. In addition, three hurricanes hit the coast in October of 2020, and another one in August of 2021. For these reasons, it is important to study what has been the impact of all these stressors on macrocrustacean communities in coral reefs. In this study we analyzed the macrocrustacean communities of the Limones and Bonanza reefs between October 2021 and June 2022, using the same sampling method as in 2015 for comparison. We sampled 30 transects in each reef, and trained SCUBA divers registered all species of macrocrustaceans. We compared the data between Limones and Bonanza before (2015) and after (2021-22) using multivariate analyses, and calculated five ecological indices (richness, abundance, diversity, evenness and dominance). We registered 3660 individuals belonging to 50 species in Limones, and 8244 individuals belonging to 49 species in Bonanza. The majority of crustaceans belonged to the Brachyura and Anomura infraorders. In Limones, there was more diversity and richness in 2021-22 than in 2015, supporting the idea that the diversity and richness of macrocrustaceans are greater in degraded conditions due to the increased availability of microhabitats in macroalgae. However, the diversity and richness in Bonanza did not significantly differ, but the species composition did, with a decrease in brachyurans that could affect trophic webs in the reef. There was no difference in the diversity, rugosity, or any of the ecological indices between both reefs in 2021-22. The generalist species *Mithraculus coryphe* is still abundant in both reefs. In 2015, the specialist species *Domestia acanthophora* was the second most abundant species of Limones and González-Gómez et al. (2018) predicted that its abundance would decrease if the degradation of Limones increased – our results support this claim. After the effects of the stressors mentioned above, Limones is now more similar to Bonanza than in 2015. It is important that we keep monitoring the changes in macrocrustacean communities and other ecosystem components facing degradation, especially in Limones.

## Introducción

Entre los ecosistemas más diversos de las zonas tropicales costeras se encuentran los arrecifes coralinos. Estos sistemas contienen muchas comunidades asociadas, incluyendo especies de importancia económica, y proveen de muchos servicios ecosistémicos (Stella et al. 2011). Sin embargo, son vulnerables al cambio climático y a estresores tales como la disminución en la calidad del agua, las enfermedades, la pesca destructiva y la introducción de especies no nativas (Hughes et al. 2017). En particular, los arrecifes del Caribe tienen tasas de degradación muy altas, lo que podría afectar sus comunidades asociadas y alterar sus redes tróficas (Álvarez-Filip et al. 2011; Morillo-Velarde et al. 2018).

Desde la década de 1980, la degradación de los arrecifes del Caribe ha ido en aumento por una combinación de estresores globales y locales que incluyen blanqueamiento de corales inducido por el cambio climático, las enfermedades, la sobrepesca y la eutrofización (Hughes et al. 2017). Estos estresores disminuyen la complejidad estructural de los arrecifes por la pérdida de corales duros y el aumento concomitante en la cobertura de macroalgas (Álvarez-Filip et al. 2009, 2011; Jackson et al. 2014; Estrada-Saldívar et al. 2019). Sin embargo, en 2018 se reportó un brote sin precedentes de una enfermedad cuya causa se desconoce en arrecifes del Caribe mexicano. A diferencia de otras enfermedades de corales que, por lo general, atacan a una o pocas especies y tienden a propagarse lentamente, esta enfermedad, conocida como Enfermedad de la Pérdida de Tejido de Corales Pétreos (SCTLD, por sus siglas en inglés) o “Síndrome Blanco”, ataca a muchas especies, mata a las colonias en poco tiempo, y se propaga muy rápidamente. Estrada-Saldívar et al. (2021) encontraron que las especies más susceptibles al SCTLD en el Caribe mexicano son importantes constructores de arrecifes (por ejemplo: familia Meandrinidae, subfamilia Faviinae y familia Montastraeidae), por lo que su pérdida podría causar un declive en el crecimiento de los arrecifes (Estrada-Saldívar et al. 2020). Una comparación de 24 arrecifes a lo largo del Caribe mexicano antes (2016-17) y después del brote de SCTLD (2018-19), incluyendo arrecifes del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAMP), en Quintana Roo, reveló altos niveles de mortalidad de corales y de prevalencia de la enfermedad que resultaron en un cambio significativo, no solo en en la estructura de la comunidad coralina (Álvarez-Filip et al. 2019; Estrada-Saldívar et al. 2020), sino también en la funcionalidad de los arrecifes, en ese periodo tan breve (Álvarez-Filip et al. 2022).

Los crustáceos son un componente importante de los arrecifes coralinos. Además de ser una fuente de alimento para varios peces, estableciendo una conexión muy importante entre la producción primaria y consumidores (Kramer et al. 2015) en arrecifes, cumplen varios papeles ecológicos como depredadores, parásitos, herbívoros (Glynn y Enochs 2011; Stella et al. 2011) y detritívoros (Hazlett 1981). Algunos crustáceos también establecen relaciones mutualistas con otros organismos, por ejemplo, con corales, donde el crustáceo recibe alimento y hábitat a cambio de proteger al coral contra los depredadores (McKeon y Moore 2014), el crecimiento de algas (Stachowicz y Hay 1996) y la acumulación de sedimentos (Stewart et al. 2006). Asimismo, los crustáceos son importantes removedores de parásitos en estaciones de limpieza en arrecifes coralinos, siendo los peces uno de los grupos más beneficiados por esta relación mutualista (Bruce 1976). Debido a la importancia de los crustáceos en los arrecifes coralinos y la importancia de algunos corales para los crustáceos, es fundamental estudiar cuál es el impacto en sus comunidades por la degradación de estos ecosistemas.

En 2015, previo al brote de SCTLD, se llevó a cabo un estudio para comparar las comunidades de macrocrustáceos conspicuos (Decapoda y Stomatopoda) entre dos arrecifes del PNAMP, llamados “Limonas” y “Bonanza”, que diferían en su nivel aparente de degradación. De estos dos arrecifes, Limonas era el menos degradado, con una cobertura alta del coral duro *Acropora palmata*, y Bonanza era el más degradado, con poca cobertura de coral vivo y alta cobertura de macroalgas (Morillo-Velarde et al. 2018). Con respecto a los macrocrustáceos, se encontró una alta diversidad en ambos arrecifes, una diferencia significativa en la composición de la comunidad entre arrecifes, y una mayor abundancia en términos numéricos en el arrecife más degradado (González-Gómez et al. 2018). Este resultado se adjudicó a la mayor abundancia de ciertos sustratos que favorecían la presencia de algunas especies de pequeños cangrejos ermitaños y braquiuros.

Cabe señalar que la propagación del SCTLD no es el único cambio que ha sufrido el PNAPM en los últimos años. Desde finales de la década de 1990, ha habido cambios ambientales en los ecosistemas costeros del PNAPM, principalmente asociados con un rápido crecimiento de la población y el desarrollo costero, que han provocado una eutrofización gradual y una contaminación cada vez mayor de las aguas en la laguna arrecifal (Rodríguez-Martínez et al. 2010; van Tussenbroek 2011, van Tussenbroek et al. 2014; Gómez et al. 2022). En particular, a partir de 2014, el Caribe mexicano ha estado recibiendo afluencias masivas de algas flotantes *Sargassum* spp., que al llegar a la costa quedan varadas y se descomponen,

dando origen a la llamada “marea marrón de sargazo” por el color café turbio que adquiere el agua (van Tussenbroek et al. 2017). La marea marrón de sargazo reduce la penetración de la luz solar, la concentración de oxígeno y el pH, al tiempo que aumenta la concentración de nitrógeno y fósforo. Este fenómeno ha provocado mortalidad de pastos marinos en amplias franjas adyacentes a la costa y su sustitución por algas rizofíticas de rápido crecimiento, (van Tussenbroek et al. 2017) así como eventos de mortalidad masiva de peces e invertebrados bénticos (Rodríguez-Martínez et al. 2019), llegando a afectar también a los arrecifes más cercanos a la costa (Cabanillas-Terán et al. 2019; Chávez et al. 2020). Además, en 2020, tres ciclones (la tormenta tropical Gamma y los huracanes Delta (categoría 2) y Zeta (categoría 1) tocaron tierra en la costa norte de Quintana Roo en el lapso de un solo mes, y otro huracán (Grace, categoría 1) golpeó la misma zona en 2021 (SEMARNAT 2022). Estrada-Saldívar et al. (2022) encontraron que Limones fue uno de los sitios más afectados, con más especies de coral afectadas, y más colonias rotas y volteadas.

En algunos casos, la mortalidad de corales duros puede afectar a las comunidades de invertebrados asociadas a los arrecifes (Fabricius et al. 2014), pero en otros no (Idjadi y Edmunds 2006). Incluso, en algunos estudios se ha encontrado una mayor diversidad y/o abundancia de invertebrados en general y crustáceos en particular en hábitats de corales muertos, posiblemente debido a una mayor cantidad de microhábitats o nichos ecológicos disponibles en corales muertos (Head et al. 2015; Nelson et al. 2016; González-Gómez et al. 2018). Además, los corales muertos representan un sustrato idóneo para el asentamiento de una mayor cantidad y diversidad de macroalgas, que sirven de alimento y refugio a crustáceos herbívoros (Roff et al. 2013). El rápido cambio en la estructura de la comunidad de corales duros en los arrecifes del Caribe mexicano y la funcionalidad de estos debido a la mortalidad causada por el brote y la rápida propagación de SCTLD en 2018-19, en conjunto con los otros estresores arriba mencionados, brinda la oportunidad de analizar sus efectos en las comunidades de macrocrustáceos asociados a arrecifes coralinos. Por tanto, en el presente trabajo se analizaron las comunidades de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza en 2022 para comparar los resultados con los que se obtuvieron en 2015 (González-Gómez et al. 2018), antes del brote de SCTLD.

## Justificación académica e Importancia

Debido a que los macrocrustáceos desarrollan múltiples papeles ecológicos en los sistemas arrecifales, es de gran importancia conocer cómo afecta a sus comunidades la degradación de los arrecifes de cara a la mortalidad de corales causada por el SCTL D y los demás cambios ambientales que ha habido desde 2015. Sobre la base del estudio de González-Gómez et al. (2018) desarrollado en 2015 (previo a dichos cambios) en la misma área de estudio, existe la posibilidad de comparar la diversidad y la abundancia de macrocrustáceos en dos de los arrecifes del PNAMP con niveles de degradación muy contrastantes, antes y después del brote.

## Preguntas de investigación e Hipótesis

¿Difieren las comunidades de macrocrustáceos en los dos arrecifes coralinos del PNAMP antes (2015) y después (2021-22) de cambios ambientales como el brote y rápida propagación de la SCTL D (2018-19), los huracanes consecutivos (2020) y las afluencias masivas de *Sargassum*?

H: Se espera que en 2021-22, las comunidades de macrocrustáceos tengan mayor diversidad y abundancia que en 2015.

Luego de cambios ambientales como el brote y rápida propagación de la SCTL D, los huracanes consecutivos y las afluencias de *Sargassum*, ¿difieren las comunidades de macrocrustáceos entre los dos arrecifes coralinos con diferentes niveles de degradación?

H: Se espera que en 2021-22 las comunidades de macrocrustáceos difieran entre ambos arrecifes, con valores de diversidad y abundancia más altos en el arrecife más degradado (Bonanza) que en el menos degradado (Limonas).

## **Objetivos**

### Objetivo general:

Analizar cómo ha afectado a las comunidades de macrocrustáceos asociadas a arrecifes coralinos el aumento en la degradación de los arrecifes, causado por la mortalidad de corales debida a la SCTLD en conjunto con otros estresores.

### Objetivos específicos:

1) Identificar los posibles cambios en la abundancia y diversidad de las comunidades de macrocrustáceos asociadas a los arrecifes Bonanza y Limones del PNAPM luego del brote y propagación de la SCTLD, afluencias récord de sargazo y el efecto de varios huracanes sucesivos, comparando con resultados de estudios anteriores realizados en 2015 en estos mismos arrecifes.

2) Determinar si existen diferencias en la abundancia y la diversidad de las comunidades de macrocrustáceos entre Limones y Bonanza del PNAPM, considerando la posible/probable diferencia en la degradación del hábitat.

## **Área de estudio**

El área de estudio se encuentra en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM), ubicado en la costa noreste de la península de Yucatán en Quintana Roo, México. Es un arrecife de tipo cresta, separado de la costa, de 21 km de extensión, que forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Acevedo-Rosas 2017). Está formado por 12 arrecifes (Instituto Nacional de Ecología 2000) de diferente tamaño y complejidad estructural (Lozano-Álvarez et al. 2017; Morillo-Velarde et al. 2018), separados de la costa por una laguna arrecifal poco profunda ( $\leq 5$  m) (González-Gómez et al. 2018). Las zonas con mayor cobertura de coral son la zona posterior y la cresta arrecifal, en comparación con la zona frontal cuyo relieve es relativamente bajo y en donde progresivamente se encuentran zonas arenosas que descienden hasta 20-25 m de profundidad (Jordán-Dahlgren 1993). El presente estudio se desarrolló en dos de los arrecifes más grandes del PNAMP: Limones y Bonanza (Fig. 1), con niveles de degradación contrastantes. La pesca está prohibida en ambos arrecifes, mientras que las actividades turísticas están permitidas en Bonanza pero no en Limones (DOF 2000).

El arrecife Limones es el menos degradado de los dos, con una cobertura de coral vivo de hasta 35% (la mayoría *Acropora palmata*) (Morillo-Velarde et al. 2018; Caballero-Aragón et al. 2020). Investigaciones realizadas desde 1985, cuando diversas enfermedades estaban arrasando con poblaciones enteras de acropóridos en el Caribe, han encontrado que Limones cuenta con una población de *A. palmata* sana y resiliente (Rodríguez-Martínez et al. 2014). Un aspecto interesante es que *A. palmata* es una de las especies menos afectadas por el SCTLD (Estrada-Saldívar et al. 2022), lo que es importante de tener en cuenta al momento de comparar el arrecife entre el 2015 y el 2021.

El arrecife Bonanza es el más degradado, con una cobertura de coral vivo de hasta 14% (Caballero-Aragón et al. 2020). Este arrecife está descrito como un sitio de baja resiliencia por Ladd y Collado-Vides (2013) y de salud “pobre” por Díaz-Pérez et al. (2016).



**Fig. 1.** Mapa de Limones y Bonanza, los arrecifes estudiados en 2015 y en 2021-22, ubicados en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos en la costa de Quintana Roo, México. (Tomado de González-Gomez et al. (2018))

## Materiales y métodos

En 2015 se estudiaron y compararon las comunidades de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza. Además de la información sobre crustáceos, existe también información de referencia sobre la complejidad estructural en estos y otros arrecifes en el área de Puerto Morelos, generada antes del brote de SCTLD de 2018-19 que ha cambiado las comunidades de corales (González-Gómez et al. 2018; Morillo-Velarde et al. 2018; Briones-Fourzán et al. 2019). En el presente trabajo, se analizaron las comunidades de crustáceos en los mismos dos arrecifes de Puerto Morelos: Limones y Bonanza, y se compararon con los resultados de 2015.

Con fines comparativos, la estrategia de muestreo fue la misma que en 2015. Se tendieron 30 transectos de 25 m de largo entre la zona posterior y la cresta de cada arrecife (González-Gómez et al. 2018). Se usaron los mismos puntos de inicio de cada transecto, cuyas coordenadas se anotaron, y se eligió su dirección (paralela al arrecife) al azar. Dos buzos registraron todos los crustáceos (Decapoda y Stomatopoda) conspicuos (>1 cm) observados hasta una distancia de 1 m perpendicular a cada lado del transecto, resultando en transectos de banda de 50 m<sup>2</sup> de área. Los buzos están entrenados para identificar los crustáceos bajo el agua. El entrenamiento consistió en el estudio repetido de una extensa guía fotográfica de especies locales creada en el Laboratorio de Ecología de Crustáceos de la UASA a partir de numerosas fuentes, seguido de identificación directa de especímenes en el campo durante buceos preliminares. La identificación de las especies fue verificada entre los buzos (Lessios 1996; Backus 2007; González-Gómez et al. 2018). Algunos crustáceos fueron fotografiados bajo el agua para comprobar su identidad y solo en caso de especies difíciles de identificar se recolectaron algunos individuos para identificar en el laboratorio. Se anotó el tipo de microhábitat donde se encontró cada crustáceo (p.ej. *Acropora pamata*, *Millepora* spp., *Agaricia* spp., otros corales vivos, coral muerto, cascajo, algas, arena, etc.). Para evitar posibles efectos estacionales, se intercaló la instalación y revisión de transectos entre los dos arrecifes a lo largo del año (Stewart-Oaten y Murdoch 1986; González-Gómez et al. 2018).

La complejidad estructural de los arrecifes se evaluó por medio del índice de rugosidad (IR), que es la razón de la longitud de una cadena moldeada a la superficie del arrecife sobre la distancia lineal entre su inicio y su fin (ver Álvarez-Filip et al. 2011). Para ello se utilizó una

cadena de 3 m. El IR se estimó tres veces a lo largo de cada transecto y las medidas se promediaron para obtener el IR de ese transecto.

### **Análisis de los datos**

Los datos obtenidos se compararon entre Limones y Bonanza antes (2015) y después (2021-22) del brote y propagación de la SCTLD. Los índices de rugosidad fueron comparados con pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas post-hoc de Dunn.

Las abundancias de especies se visualizaron utilizando curvas de acumulación de especies para ambos años y arrecifes. Los datos sobre diversidad y composición de las comunidades de crustáceos se sometieron a análisis multivariados utilizando el software PRIMER v.6 (Clarke y Gorley 2006). Se estimaron cinco índices ecológicos: riqueza (S), abundancia (N), diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), equidad de Pielou ( $J'$ ) y dominancia de Simpson (D) y se compararon entre arrecifes para cada periodo por medio de pruebas Mann-Whitney y Kruskal-Wallis con los datos transformados con raíz cuadrada. Se estimaron las diferencias en la estructura de la comunidad de crustáceos entre arrecifes y periodos con análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), con los datos transformados con raíz cuadrada y utilización de la medida de similitud de Bray-Curtis. La significancia de las diferencias observadas en las comunidades de crustáceos entre arrecifes y periodos se evaluó con un análisis de similitudes (ANOSIM). Esta prueba provee de un estadístico R, cuyo valor indica el grado de diferencia entre los grupos a comparar, así como de un valor de  $p$  para la significancia de esa diferencia. Los valores de R cercanos a 0 indican baja diferencia, mientras que los valores cercanos a 1 indican gran diferencia en la composición de la comunidad. Posteriormente, para identificar aquellas especies responsables de las diferencias encontradas entre arrecifes y periodos, se hizo un análisis de porcentaje de similitudes (SIMPER) (Clarke y Warwick 2001, Kramer et al. 2014, González-Gómez et al. 2018).

### **Resultados**

Se realizaron 30 transectos en cada arrecife. En total, se registraron 3660 individuos pertenecientes a 50 especies en Limones, y 8244 individuos pertenecientes a 49 especies en Bonanza (Tabla 1). En este arrecife se hizo una estimación de alrededor de 5000 individuos de *Clibanarius tricolor* en un solo transecto (Tabla 1). Los taxones con más porcentajes de

individuos en Limones fueron Anomura (62% en 2015 y 61% en 2021-22) y Brachyura (36% en 2015 y 37% en 2021-22) (Fig. 2, A y B). Los taxones con más porcentajes de individuos en Bonanza fueron Brachyura (49%) y Anomura (45%) en 2015, y también en 2021-22 pero con un aumento a 81% en Anomura y una disminución a 16% en Brachyura (Fig. 2, A y B). Los taxones con más porcentajes de especies en Limones fueron Brachyura (41% en 2015 y 48% en 2021-22), Anomura (22% en 2015 y 26% en 2021-22), Caridea (16% en 2015 y 12% en 2021-22) y Achelata con 11% en 2015 (que disminuyó a sólo 2% en 2021-22) (Fig. 2, C y D). En Bonanza, los taxones con más porcentajes de especies fueron Brachyura (53% en 2015, que bajó a 41% en 2021-22), Anomura (14% en 2015, que subió a 24% en 2021-22) y Caridea (12% en 2015 y 12% en 2021-22) (Fig. 2, C y D).

**Tabla 1.** Macrocrustáceos encontrados en los arrecifes Bonanza (>8244\* individuos; 49 especies) y Limones (3660 individuos; 50 especies) en 2021-22.

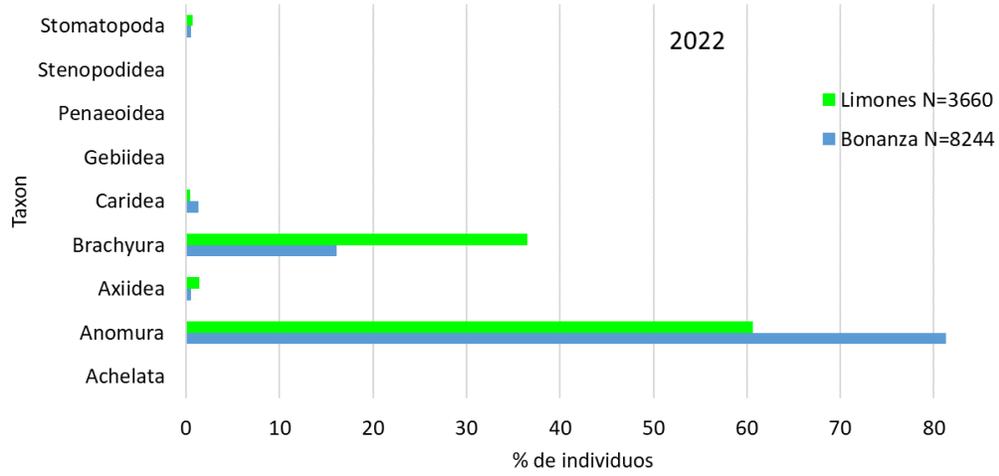
INFRAORDEN	FAMILIA	ESPECIE	BONANZA	LIMONES
Brachyura	Portunidae	<i>Achelous sebae</i>	1	1
Brachyura	Xanthidae	<i>Actaea acantha</i>	1	0
Caridea	Alpheidae	<i>Alpheus armatus</i>	6	4
Brachyura	Mithracidae	<i>Amphithrax aculeatus</i>	7	23
Caridea	Palaemonidae	<i>Ancylomenes pedersoni</i>	6	0
Axiidea	Axiidae	<i>Axiopsis serratifrons</i>	17	44
Brachyura	Calappidae	<i>Calappa gallus</i>	1	1
Anomura	Diogenidae	<i>Calcinus tibicen</i>	869	1462
Caridea	Rhynchocinetidae	<i>Cinetorhynchus manningi</i>	0	1
Anomura	Diogenidae	<i>Clibanarius tricolor</i>	~5094	47
Axiidea	Callichiridae	<i>Corallianassa longiventris</i>	28	10
Brachyura	Domeciidae	<i>Domecia acanthophora</i>	0	75
Brachyura	Epialtidae	<i>Epialtus bituberculatus</i>	5	0
Brachyura	Epialtidae	<i>Epialtus longirostris</i>	0	2
Caridea	Lysmatidae	<i>Lysmata wurdemanni</i>	0	0
Brachyura	Epialtidae	<i>Macrocoeloma diplacanthum</i>	28	1
Brachyura	Epialtidae	<i>Macrocoeloma subparallelum</i>	12	2
Brachyura	Epialtidae	<i>Macrocoeloma trispinosum</i>	0	1
Penaeoidea	Penaeidae	<i>Metapanaeopsis goodei</i>	1	1
Brachyura	Mithracidae	<i>Mithraculus cinctimanus</i>	1	0
Brachyura	Mithracidae	<i>Mithraculus coryphe</i>	1021	1064
Brachyura	Mithracidae	<i>Mithraculus forceps</i>	9	8
Brachyura	Mithracidae	<i>Mithraculus sculptus</i>	168	53
Brachyura	Mithracidae	<i>Mithrax hispidus</i>	0	9

Brachyura	Mithracidae	<i>Mithrax pleuracanthus</i>	0	3
Brachyura	Mithracidae	<i>Nemausa acuticornis</i>	1	7
Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus bredini</i>	1	0
Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	38	24
Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus torus</i>	8	2
Brachyura	Mithracidae	<i>Omalacantha bicornuta</i>	25	9
Anomura	Porcellanidae	<i>Pachycheles pilosus</i>	0	4
Anomura	Diogenidae	<i>Paguristes anomalus</i>	205	126
Anomura	Diogenidae	<i>Paguristes cadenati</i>	0	59
Anomura	Diogenidae	<i>Paguristes erythroops</i>	1	0
Anomura	Diogenidae	<i>Paguristes puncticeps</i>	53	57
Anomura	Diogenidae	<i>Paguristes tortugae</i>	40	74
Anomura	Paguridae	<i>Pagurus brevidactylus</i>	381	348
Anomura	Paguridae	<i>Pagurus marshi</i>	42	0
Anomura	Paguridae	<i>Pagurus provenzanoi</i>	7	11
Achelata	Palinuridae	<i>Phyllamphion gundlachi</i>	0	0
Achelata	Paguridae	<i>Panulirus argus</i>	6	5
Brachyura	Percnidae	<i>Percnon gibbesi</i>	2	11
Caridea	Palaemonidae	<i>Periclimenes rathbunae</i>	3	5
Caridea	Palaemonidae	<i>Periclimenes yucatanicus</i>	2	0
Anomura	Porcellanidae	<i>Petrolisthes caribensis</i>	1	0
Anomura	Porcellanidae	<i>Petrolisthes galathinus</i>	10	11
Anomura	Paguridae	<i>Phimochirus holthuisi</i>	0	1
Brachyura	Mithracidae	<i>Pitho lherminieri</i>	25	11
Brachyura	Mithracidae	<i>Pitho mirabilis</i>	0	0
Brachyura	Inachidae	<i>Podochela macrodera</i>	0	2
Anomura	Porcellanidae		0	3
Stomatopoda	Pseudosquillidae	<i>Pseudosquilla sp.</i>	1	0
Anomura	Paguridae	<i>Pylopaguridium markhami</i>	0	15
Brachyura	Xanthidae	<i>Ratha longimanus</i>	0	17
Achelata	Scyllaridae	<i>Scyllarides aequinoctialis</i>	1	0
Stenopodidea	Stenopodiidae	<i>Stenopus hispidus</i>	2	2
Brachyura	Stenorhynchidae	<i>Stenorhynchus seticornis</i>	2	0
Caridea	Alpheidae	<i>Synalpheus sp.</i>	0	0
Brachyura	Mithracidae	<i>Teleophrys ruber</i>	5	21
Gebiidea	Thalassinidae	<i>Thalassina sp.</i>	2	0
Brachyura	Mithracidae	<i>Thoe puella</i>	2	0
Caridea	Thoridae	<i>Thor dicaprio</i>	89	4
Caridea	Hippolytidae	<i>Trachycaris rugosa</i>	1	0

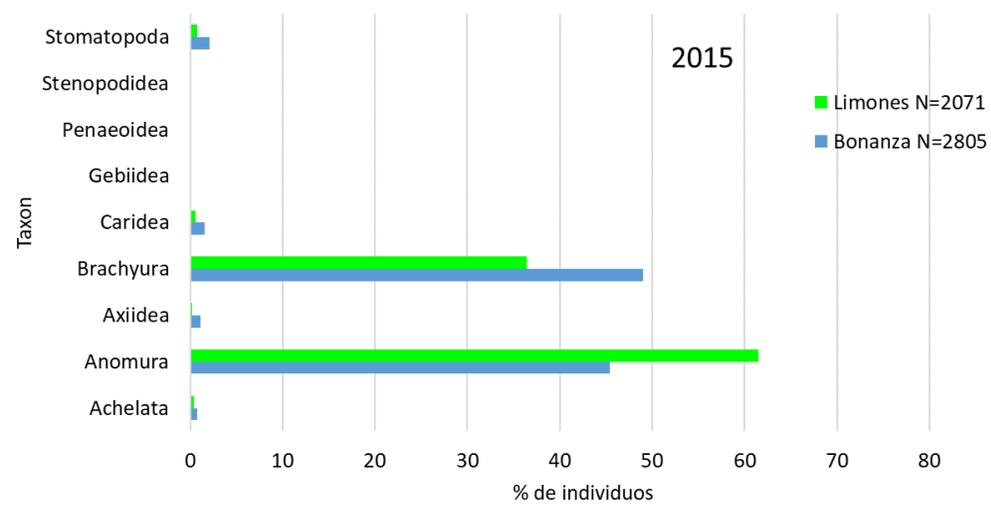
Brachyura	Xanthidae	<i>Williamstimpsonia denticulatus</i>	11	8
Brachyura	Xanthoidea		0	1
Brachyura	Xanthoidea		0	1
Caridea			0	1
Anomura	Diogenidae		1	0
Brachyura	Grapsidae		1	0
Brachyura			0	6
Caridea			0	2
<b>TOTAL INDIVIDUOS</b>			<b>8244</b>	<b>3660</b>
<b>TOTAL ESPECIES</b>			<b>49</b>	<b>50</b>

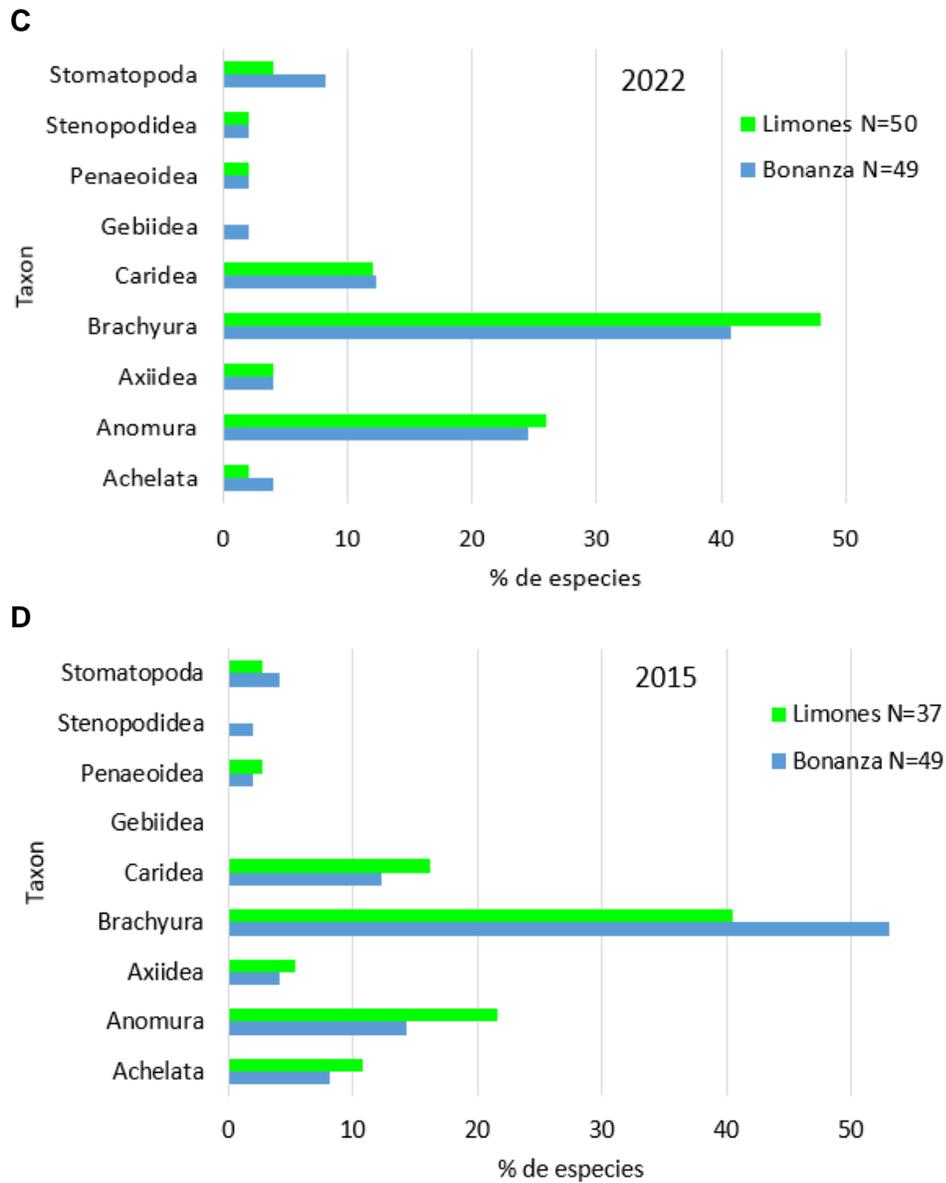
En 2021-22, el índice de rugosidad no difirió significativamente entre Bonanza (mediana [1er y 3er cuartil]): (1.16 [1.07, 1.25]) y Limones (1.19 [1.11, 1.34]) ( $p = 0.259$ ) (Fig. 3). Sin embargo, hubo una diferencia significativa en la rugosidad de Limones entre ambos periodos (2015: 1.33 [1.13, 2.29]) ( $p = 0.04$ ) (Fig. 3). Además, Limones tuvo un rango de rugosidad más amplio en 2015 que en 2021-22 y que Bonanza en ambos años; esos tres fueron más similares entre sí.

**A**

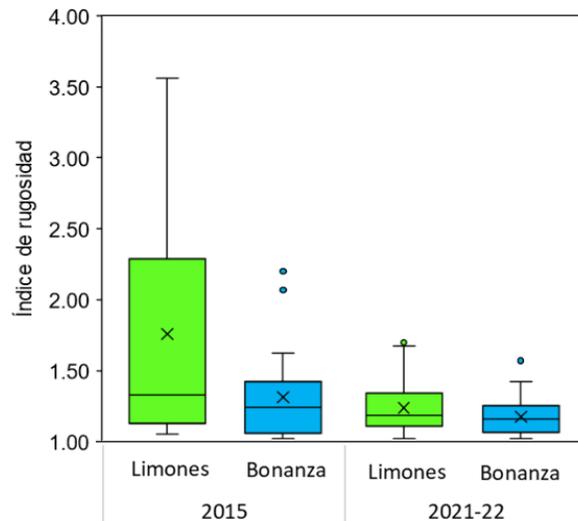


**B**



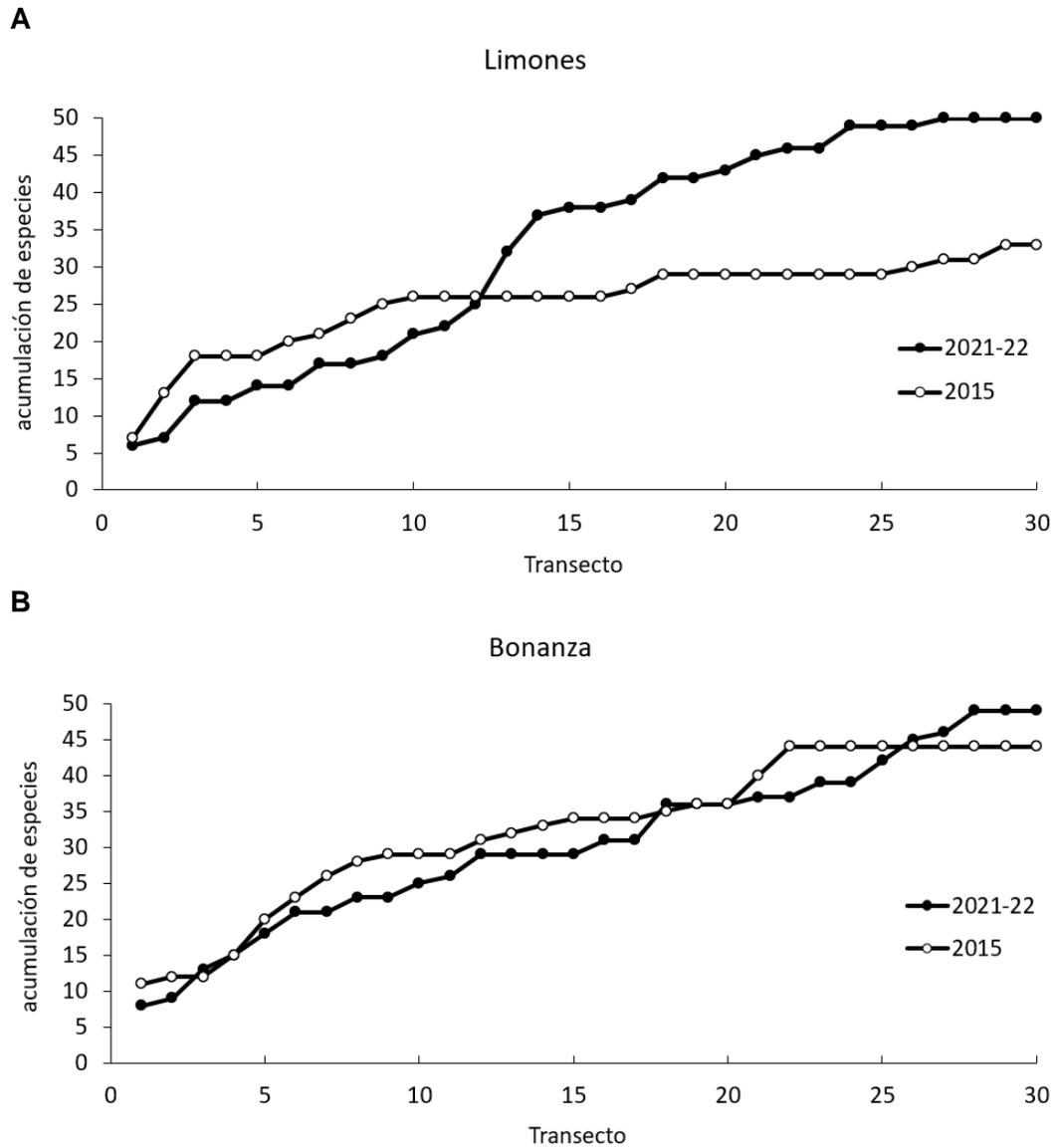


**Fig. 2.** Porcentajes de individuos (A y B) y especies (C y D) por orden o infraorden (taxon) en Limones y Bonanza en 2015 (B y D) y en 2021-22 (A y C).



**Fig. 3.** Índices de rugosidad en los arrecifes Limones en 2015 (A; mediana: 1.33) y 2021-22 (C; mediana: 1.19), y Bonanza en 2015 (B; mediana: 1.24) y 2021-22 (D; mediana: 1.16). Los límites inferiores de las cajas (Q1) son los percentiles 25, los superiores (Q3) son los percentiles 75, las líneas dentro de las cajas (Q2) son las medianas, los "X"s son los promedios, los puntos son valores atípicos, y las barras de error indican los valores "máximos" ( $Q3 + 1.5 \cdot RIQ$ ) y "mínimos" ( $Q1 - 1.5 \cdot RIQ$ ).

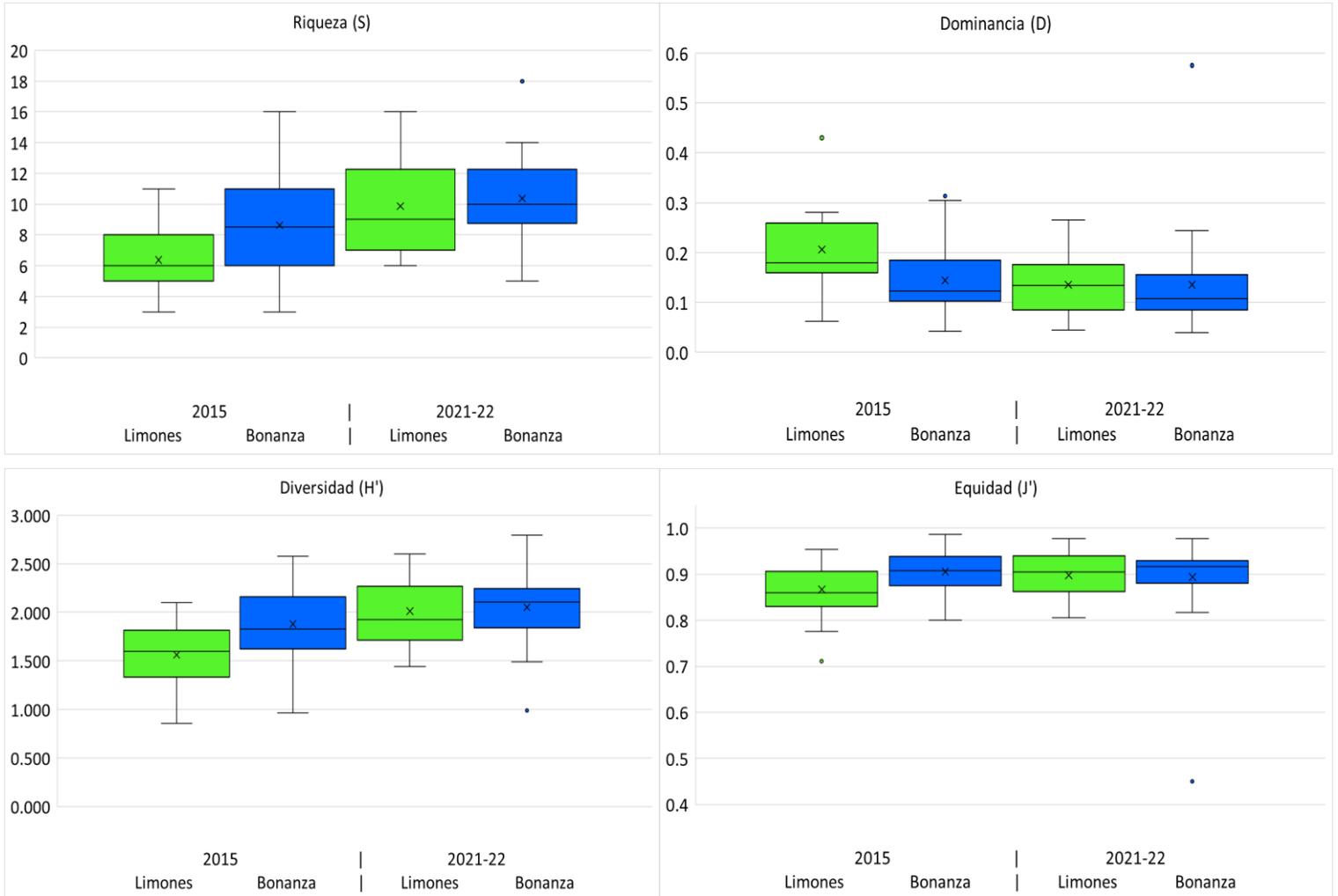
La curva de acumulación de especies (Fig. 4) en Limones pareció reducirse más rápidamente en 2015 comparando con 2021-22. En 2015, después de 10 transectos hubo pocos registros nuevos de especies. En 2021-22, entre los transectos 10 y 15 fue cuando se registró el mayor número de nuevas especies, después se redujo el número de observaciones nuevas, y hasta el transecto 24 la curva de acumulación fue muy reducida. En el caso de Bonanza en 2015, no hubo registros nuevos de especies después de 22 transectos. En 2021-22 los nuevos registros aumentaron de manera más o menos constante a lo largo del periodo de muestreo.



**Fig. 4.** Curvas de acumulación de especies registradas por transecto para Limones (A) y Bonanza (B) en 2015 (datos de Gonzlález-Gómez. *Al.* 2018) y en 2021-22.

#### *Índices ecológicos*

En 2015, Limones registró valores significativamente más bajos en riqueza ( $p = 0.004$ ), diversidad ( $p = 0.002$ ) y equidad ( $p = 0.009$ ) que Bonanza, pero más altos en dominancia ( $p = 0.001$ ). Sin embargo, en 2021-22, los arrecifes no difirieron de manera significativa ( $p > 0.05$ ) en ninguno de los índices ecológicos (Fig. 5). También, los valores de Limones en 2021-22 fueron significativamente más altos que en 2015 en riqueza ( $p < 0.001$ ), diversidad ( $p < 0.01$ ) y equidad ( $p = 0.04$ ), y más bajos en dominancia ( $p < 0.001$ ) (Fig. 5). Los valores en Bonanza no variaron significativamente entre 2015 y 2021-22 en ningún índice ( $p > 0.05$ ).



**Fig. 5.** Cuatro índices ecológicos (Riqueza, Diversidad, Equidad, Dominancia) para Limones (verde) y Bonanza (azul) en 2015 (González-Gómez et al. 2018) y en 2021-22. Los límites inferiores de las cajas (Q1) son los percentiles 25, los superiores (Q3) son los percentiles 75, las líneas dentro de las cajas (Q2) son las medianas, los “X”s son los promedios, los puntos son valores atípicos, y las barras de error indican los valores “máximos” ( $Q3 + 1.5 \cdot RIQ$ ) y “mínimos” ( $Q1 - 1.5 \cdot RIQ$ ).

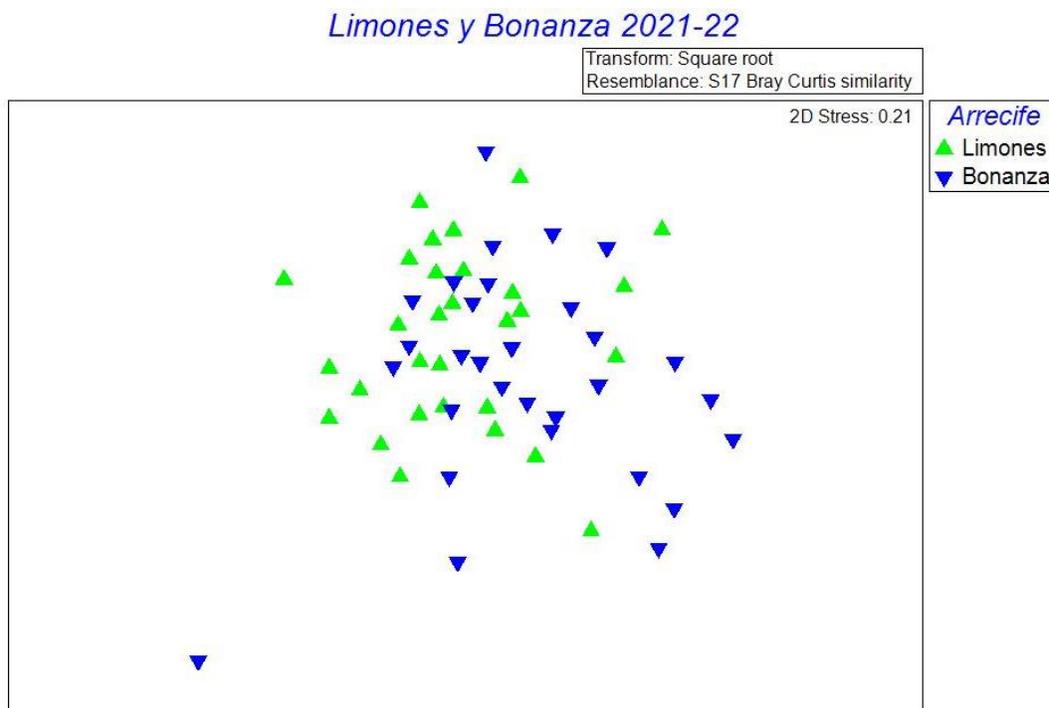
### *nMDS y ANOSIM*

Las comunidades de crustáceos mostraron diferencias significativas entre los dos arrecifes durante 2021-22, pero con mucha sobreposición (ANOSIM:  $R = 0.136$ ,  $p = 0.001$ ) (Tabla 2 y Fig. 6), mientras que en 2015 también mostraron diferencias, pero con menor sobreposición (ANOSIM:  $R = 0.256$ ,  $p = 0.001$ ) (Tabla 2 y Fig. 7). Comparado con los datos del 2015, las comunidades en Limones durante 2021-22 fueron diferentes con algo de sobreposición (ANOSIM:  $R = 0.353$ ,  $p = 0.001$ ), mientras que las de Bonanza fueron diferentes con mayor sobreposición (ANOSIM:  $R = 0.181$ ,  $p = 0.001$ ) (Tabla 2). El valor de R de los dos arrecifes fue menor en 2021-22 (0.136) que en 2015 (0.256), lo que sugiere que las

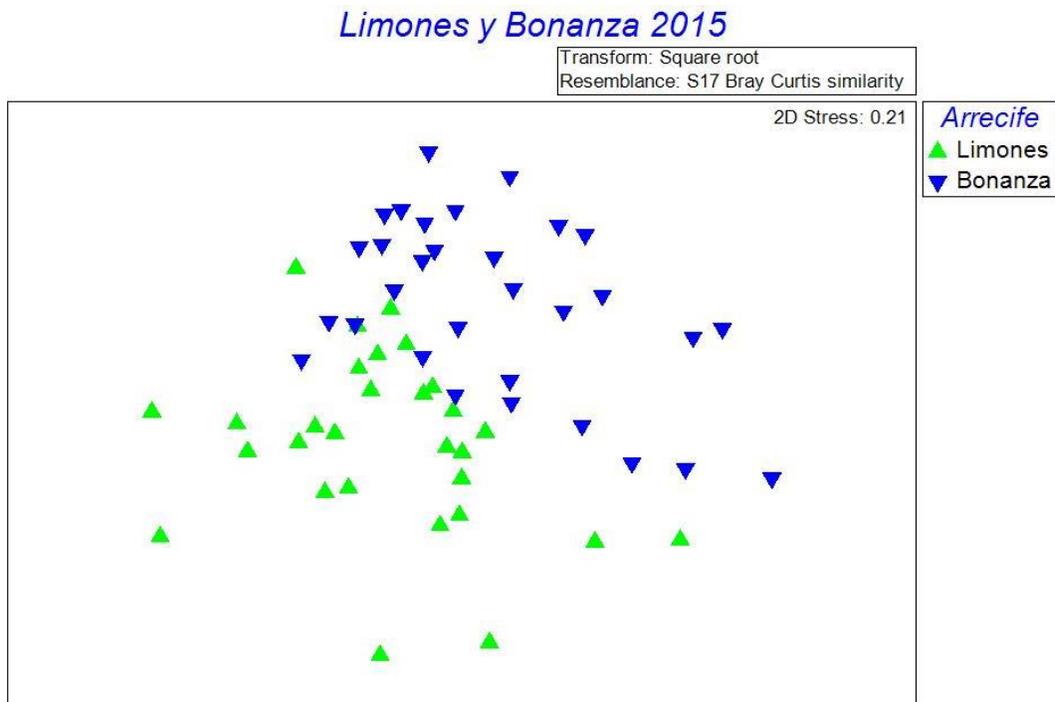
comunidades de crustáceos fueron más parecidos entre ambos arrecifes en 2021-22 que en 2015 (Tabla 2). Además, el cambio en la comunidad de crustáceos en Limones entre 2015 y 2021-22 ( $R = 0.353$ ) fue más grande que el cambio en Bonanza ( $R = 0.181$ ) (Tabla 2).

**Tabla 2.** Resultados del ANOSIM comparando los arrecifes Limones y Bonanza en 2015 y en 2021-22.

Grupos	R	p
Limones 2015, Bonanza 2015	0.256	0.001
Limones 2015, Limones 2021-22	0.353	0.001
Limones 2021-22, Bonanza 2021-22	0.136	0.001
Bonanza 2015, Bonanza 2021-22	0.181	0.001



**Fig. 6.** Ordenación de nMDS de la estructura de la comunidad de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza en 2021-22, con base en las abundancias de las especies. Cada símbolo representa un transecto.



**Fig. 7.** Ordenación de nMDS de la estructura de la comunidad de macrocrustáceos en los arrecifes Limones y Bonanza en 2015, con base en las abundancias de las especies. Cada símbolo representa un transecto.

#### *SIMPER*

El SIMPER (Tabla 3) reveló que en 2015 menos especies contribuyeron al 90% de la similitud entre transectos en Limones (cuatro especies) que en 2021-22 (siete especies) (Tabla 3A, 3B). Dentro de Limones, en 2015 *Calcinus tibicen* contribuyó con el 56.5% de la similitud, seguida de *Mithraculus coryphe* con el 22.3% y *Domecia acanthophora* con el 8.3%. En cambio, en 2021-22 la contribución de *M. coryphe* a la similitud entre transectos aumentó al 30.7% y la de *C. tibicen* disminuyó al 30.2%, mientras que *Pagurus brevidactylus* fue tercero, con una contribución de 17.2%. *D. acanthophora* bajó al sexto lugar con 2.1%. Dentro de Bonanza en 2015, seis especies contribuyeron al 90% de la disimilitud entre transectos en 2015, y ocho especies en 2021-22 (Tabla 3C, 3D). En 2015 *M. coryphe* contribuyó con el 38.7% y *C. tibicen* con el 33.8% de la similitud entre transectos, seguida de *Neogonodactylus oerstedii* con 6.1%. Para 2021-22, la contribución de *M. coryphe* a la similitud en Bonanza disminuyó al 36.5% y la de *C. tibicen* al 17.7%, seguidas por *P. brevidactylus* (14.8%).

En cuanto a la disimilitud entre 2015 y 2021-22 dentro de cada arrecife, en Limones fue de 59.7% (Tabla 3E). Las especies que contribuyeron al 50% de esta disimilitud fueron cinco, tres cuyas abundancias promedio aumentaron (*M. coryphe*, *P. brevidactylus* y *P. anomalus*),

dos cuyas abundancias promedio disminuyeron (*C. tibicen* y *D. acanthophora*). En Bonanza, la disimilitud entre periodos fue de 57.6% (Tabla 3F), con siete especies contribuyendo al 52% de dicha disimilitud, de las cuales solo una disminuyó en abundancia en 2021-22 (*C. tibicen*), mientras que cinco aumentaron (*M. coryphe*, *P. brevidactylus*, *M. sculptus*, *P. anomalus* y *T. amboinensis*) y una que fue abundante en 2021-22 no se había registrado en 2015 (*Clibanarius tricolor*).

Finalmente, en cuanto a la disimilitud entre arrecifes dentro de cada periodo, en 2015 fue de 59% (Tabla 3G). De las seis especies responsables del 50% de dicha disimilitud, *C. tibicen* y *D. acanthophora* fueron más abundantes en Limones, y *M. coryphe*, *M. sculptus*, *P. brevidactylus* y *T. ruber* en Bonanza. Para 2021-22, la disimilitud entre arrecifes fue de 54.9%, con siete especies contribuyendo al 50% de esta disimilitud (Tabla 3H). De ellas, *C. tibicen*, *M. coryphe* y *P. tortugae* fueron más abundantes en Limones, y *P. brevidactylus*, *P. anomalus*, *C. tricolor* y *M. sculptus* en Bonanza.

**Tabla 3.** Análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para crustáceos asociados a arrecifes coralinos en dos arrecifes, Limones y Bonanza, muestreados en dos periodos, 2005 y 2021-22 (A-D), y porcentaje de disimilitud entre pares de grupos (E-H). Abund.Prom, abundancia promedio; Sim.Prom, similitud promedio; Sim/DE, similitud/desviación estándar; Contrib%, contribución en %; Cum%, contribución acumulada en %; Disim.Prom, disimilitud promedio; Dis/SD, disimilitud/desviación estándar. Las familias se enlistan en orden decreciente de Abund.Prom. en cada grupo y de Disim.Prom entre grupos. Cum.% se considera hasta 90% en cada grupo y hasta 50% entre grupos para facilitar la interpretación.

**A) Grupo: Limones 2015**

**Similitud promedio: 48.33**

Especie	Abund.Prom	Sim. Prom	Sim/DE	Contrib%	Cum.%
<i>Calcinus tibicen</i>	5.71	27.34	2.74	56.57	56.57
<i>Mithraculus coryphe</i>	2.66	10.75	1.66	22.25	78.82
<i>Domecia acanthophora</i>	2.22	4.00	0.50	8.27	87.09
<i>Petrolisthes galathinus</i>	0.73	1.48	0.48	3.07	90.16

**B) Grupo: Limones 2021-22**

**Similitud promedio: 50.06**

Especie	Abund.Prom	Sim. Prom	Sim/DE	Contrib%	Cum.%
<i>Mithraculus coryphe</i>	5.43	15.37	2.7	30.71	30.71
<i>Calcinus tibicen</i>	6.07	15.13	1.55	30.22	60.93
<i>Pagurus brevidactylus</i>	3.08	8.61	1.69	17.2	78.12
<i>Paguristes puncticeps</i>	1.09	2.33	0.85	4.66	82.78
<i>Paguristes anomalus</i>	1.43	2.28	0.57	4.56	87.34
<i>Domecia acanthophora</i>	0.9	1.05	0.4	2.09	89.43
<i>Axiopsis serratifrons</i>	0.76	0.98	0.53	1.95	91.38

**C) Grupo: Bonanza 2015****Similitud promedio: 46.01**

Especie	Abund.Prom	Sim. Prom	Sim/DE	Contrib%	Cum.%
<i>Mithraculus coryphe</i>	5.21	17.79	3.02	38.66	38.66
<i>Calcinus tibicen</i>	5.13	15.53	1.88	33.75	72.41
<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	1.08	2.81	0.85	6.10	78.52
<i>Pagurus brevidactylus</i>	1.32	2.50	0.74	5.43	83.95
<i>Mithraculus sculptus</i>	1.07	2.16	0.60	4.70	88.64
<i>Paguristes tortugae</i>	0.93	0.83	0.35	1.81	90.45

**D) Grupo: Bonanza 2021-22****Similitud promedio: 46.23**

Especie	Abund.Prom	Sim. Prom	Sim/DE	Contrib%	Cum.%
<i>Mithraculus coryphe</i>	5.56	16.88	2.65	36.51	36.51
<i>Calcinus tibicen</i>	4.26	8.16	1.16	17.65	54.17
<i>Pagurus brevidactylus</i>	2.99	6.83	1.22	14.77	68.93
<i>Paguristes anomalus</i>	1.96	3.34	0.74	7.23	76.16
<i>Mithraculus sculptus</i>	1.71	3.13	0.79	6.78	82.94
<i>Thor dicaprio</i>	1.09	1.37	0.51	2.95	85.89
<i>Paguristes puncticeps</i>	0.86	1.12	0.47	2.42	88.32
<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	0.75	1.05	0.52	2.27	90.59

**E) Grupo: Limones 2015 vs Limones 2021-22****Disimilitud promedio = 59.69**

	Lim2015		Lim2021-22		Contrib%	Cum.%
	Abun.Prom	Abun.Prom	Disim.Prom	Dis/DE		
<i>Calcinus tibicen</i>	5.71	6.07	8.07	1.37	13.52	13.52
<i>Mithraculus coryphe</i>	2.66	5.43	7.79	1.31	13.05	26.57
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.70	3.08	6.37	1.61	10.68	37.25
<i>Domecia acanthophora</i>	2.22	0.90	5.44	0.94	9.11	46.36
<i>Paguristes anomalus</i>	0.20	1.43	3.50	0.96	5.86	52.22

**F) Grupos: Bonanza 2015 vs Bonanza 2021-22****Disimilitud promedio = 57.64**

Especie	Bon2015		Bon2021-22		Contrib%	Cum.%
	Abun.Prom	Abun.Prom	Disim.Prom	Dis/DE		
<i>Calcinus tibicen</i>	5.13	4.26	7.39	1.30	12.82	12.82
<i>Mithraculus coryphe</i>	5.21	5.56	5.19	1.15	9.01	21.83
<i>Pagurus brevidactylus</i>	1.32	2.99	4.82	1.31	8.37	30.20
<i>Paguristes anomalus</i>	0.70	1.96	3.98	1.12	6.90	37.09
<i>Mithraculus sculptus</i>	1.07	1.71	3.35	1.04	5.82	42.91
<i>Clibanarius tricolor</i>	0.00	2.85	2.90	0.26	5.03	47.94
<i>Thor dicaprio</i>	0.31	1.09	2.39	0.88	4.15	52.09

**G) Grupos: Limones 2015 vs Bonanza 2015**

Disimilitud promedio = 58.97

Especie	Lim2015	Bon2015	Disim.Prom	Dis/DE	Contrib%	Cum.%
	Abun.Prom	Abun.Prom				
<i>Calcinus tibicen</i>	5.71	5.13	8.61	1.21	14.61	14.61
<i>Mithraculus coryphe</i>	2.66	5.21	8.13	1.34	13.79	28.39
<i>Domecia acanthophora</i>	2.22	0.46	6.05	0.80	10.26	38.65
<i>Mithraculus sculptus</i>	0.70	1.32	3.48	1.15	5.90	44.55
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.40	1.07	3.00	0.96	5.09	49.64
<i>Teleophrys ruber</i>	0.71	0.88	2.91	0.92	4.93	54.57

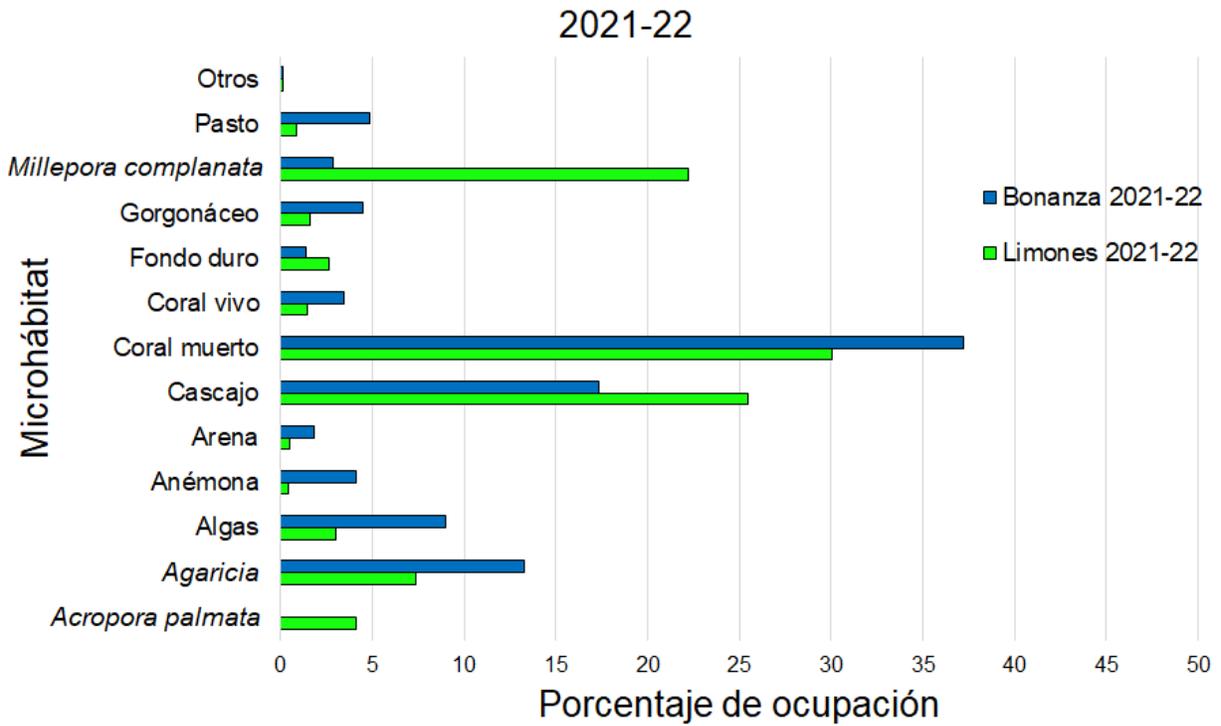
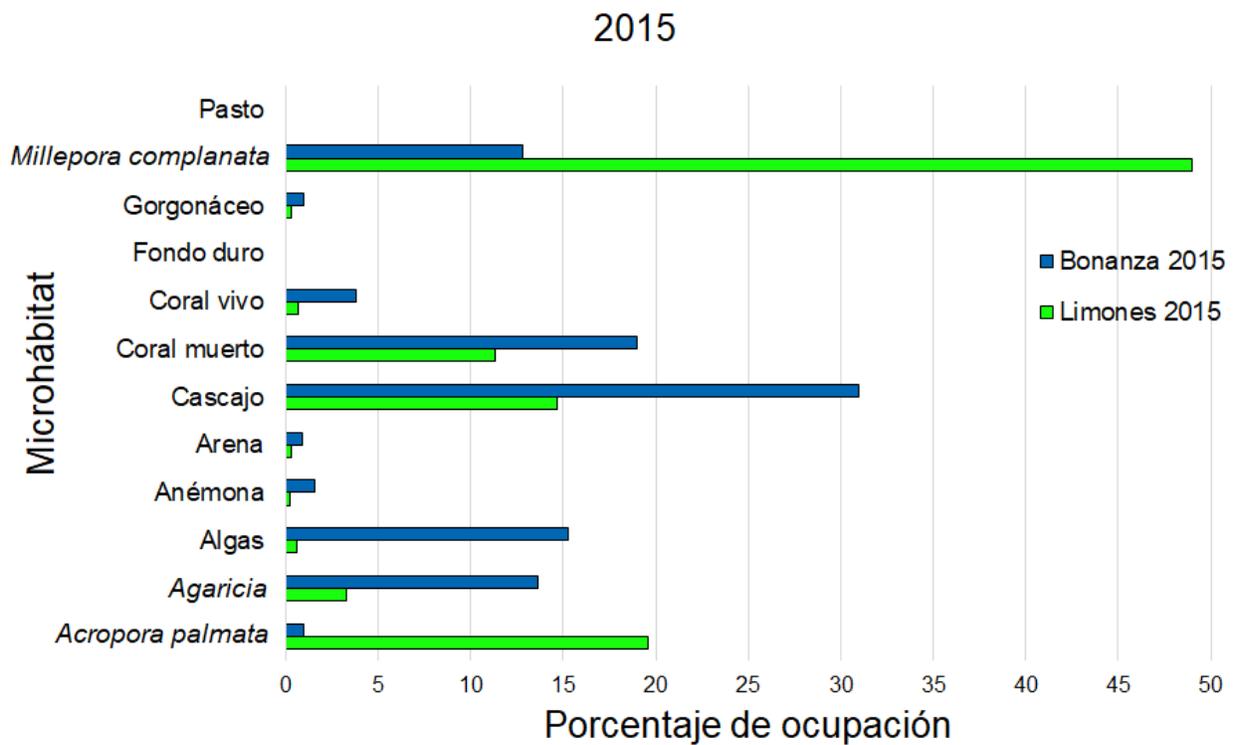
**H) Grupos: Limones 2021-22 vs Bonanza 2021-22**

Disimilitud promedio = 54.85

Especie	Lim 2021-22	Bon 2021-22	Disim.Prom	Dis/DE	Contrib%	Cum.%
	Abun.Prom	Abun.Prom				
<i>Calcinus tibicen</i>	6.07	4.26	7.8	1.37	14.23	14.23
<i>Mithraculus coryphe</i>	5.43	5.56	4.56	1.28	8.31	22.54
<i>Pagurus brevidactylus</i>	3.08	2.99	3.58	1.19	6.53	29.07
<i>Paguristes anomalus</i>	1.43	1.96	3.43	1.21	6.26	35.32
<i>Clibanarius tricolor</i>	0.32	2.85	3.15	0.29	5.74	41.06
<i>Mithraculus sculptus</i>	0.83	1.71	3.05	1.03	5.56	46.63
<i>Paguristes tortugae</i>	0.87	0.6	2.07	0.9	3.78	50.41

*Microhábitats*

En Bonanza, el microhábitat más usado por los crustáceos en 2021-22 fue el coral muerto (37%), seguido por el cascajo (17%), *Agaricia* (13%) y las algas (9%), mientras que en 2015 era el cascajo (31%), seguido por el coral muerto (19%), las algas (15%), *Agaricia* (14%) y *M. complanata* (13%) (Fig. 8). En Limones, el microhábitat más usado en 2021-22 fue el coral muerto (30%), seguido por el cascajo (25%) y *M. complanata* (22%) (Fig. 9, 2021-22), mientras que en 2015 era *M. complanata* (49%), seguido por *A. palmata* (20%), cascajo (15%) y coral muerto (11%) (Fig. 8). En 2015, no se registró el pasto marino como microhábitat presente en los arrecifes (0%), pero en 2021-22 sí, con una ocupación de 5% en Bonanza y 1% en Limones (Fig. 8).

**A****B**

**Fig. 8.** Porcentajes de ocupación por macrocrustáceos en los diferentes microhábitats de Bonanza y Limones en 2021-22 (A) y en 2015 (datos de González-Gómez et al. (2018)) (B).

## Discusión

Con respecto a la primera hipótesis, que postulaba que las comunidades de macrocrustáceos tendrían mayor diversidad y abundancia en 2021-22 que en 2015, en el arrecife Limones hubo mayor diversidad y riqueza de macrocrustáceos en 2021-22 que en 2015. Estos resultados, y la disminución del índice de dominancia en este arrecife, apoyan la idea que la diversidad y riqueza de macrocrustáceos en los arrecifes son mayores en condiciones de degradación, lo que podría explicarse por la disponibilidad más alta de microhábitats en el cascajo y en las macroalgas que crecen en los corales muertos (Head et al. 2015; Nelson et al. 2016; González-Gómez et al. 2018). Sin embargo, Estrada-Saldívar et al. (2022) no encontraron un aumento significativo de la degradación en estos arrecifes entre 2015 y 2022. Por lo tanto, es posible que los cambios en las comunidades de macrocrustáceos que encontramos sean resultado de cambios ambientales que no se lograron captar con los métodos estándares para evaluar la condición de arrecifes, como cambios en sedimentación, detritos, y aumento de fragmentos de coral, cascajo y macroalgas (Dumas et al. 2013; Roff et al. 2013; Fraser et al. 2021; Wolfe et al. 2021).

Contrario a la primera hipótesis, en Bonanza no hubo cambios significativos en la diversidad o la riqueza entre 2015 y 2021-22. Bonanza ya estaba en un estado más degradado que Limones en 2015, tal vez por eso parecería que los cambios ambientales ocurridos desde entonces no han tenido un impacto tan fuerte en ese arrecife como en Limones. En 2015 ese sitio ya tenía mayor cantidad de microhábitats por las macroalgas creciendo en los corales muertos (González-Gómez et al. 2018). También hay que considerar que las curvas de acumulación de especies no mostraron un aplanamiento evidente, lo que sugiere que hay más especies presentes que no fueron registradas. Aunque también fue el caso en 2015, en 2021-22 las curvas fueron más pronunciadas conforme aumentó el número de transectos, lo que significa que se registraron más especies hasta el final del periodo de muestreos que en 2015. Por lo tanto, es posible que, a pesar de no ver cambios significativos, la riqueza sea mayor en 2021-22 que en 2015, pero que los 30 transectos no fueran suficientes para detectarlo. Sería interesante hacer más transectos hasta que las curvas muestran aplanamiento evidente para realmente ver cuántas especies se lograrían registrar.

Con respecto a la segunda hipótesis, que postulaba que en 2021-22 las comunidades de macrocrustáceos diferirían entre ambos arrecifes, con mayor diversidad y abundancia en Bonanza, no se encontraron diferencias en la diversidad de macrocrustáceos entre ambos

arrecifes en 2021-22. Si bien tampoco hubo diferencias significativas en la rugosidad de los arrecifes, es notoria una reducción en el rango de valores de rugosidad en ambos. Mientras que en 2015 todos los índices ecológicos difirieron entre arrecife (González-Gómez et al. 2018), en 2021-22 no hubo diferencias en ninguno. Estos resultados, además de los resultados de los ANOSIMs y nMDS, sugieren que en el periodo de 7 años transcurrido entre 2015 y 2021-22, las comunidades de macrocrustáceos en Limones se han vuelto más similares a las de Bonanza, el arrecife más degradado.

Además del impacto del SCTL D sobre los arrecifes de coral, también hay que considerar el impacto de los huracanes que contribuyen a la degradación de los arrecifes, reduciendo la cobertura de coral y afectando la complejidad arrecifal (Gardner et al. 2005). En 2020, tres ciclones (Gamma, TT; Delta, H2; Zeta, H1) tocaron tierra en la costa norte de Quintana Roo, y uno (Grace, H1) en 2021 (SEMARNAT 2022). Estrada-Saldívar et al. (2022) analizaron los efectos de Gamma, Delta y Zeta sobre varios arrecifes del PNAPM, incluyendo Limones y Bonanza. Dichos autores encontraron que las especies de coral más afectadas por los huracanes fueron las de estructura ramificada (p.ej. *A. palmata*) y foliada (p.ej. *M. complanata*), las cuales son muy abundantes en el sitio de Limones, y que las especies menos afectadas fueron las de estructuras masivas e incrustantes, las cuales se encuentran más en el sitio Bonanza. De acuerdo con Estrada-Saldívar et al. (2022), Limones fue uno de los sitios más afectados por los huracanes, con más especies afectadas, y más colonias rotas y volteadas. También se tomó en cuenta que entre octubre y diciembre 2020 se hizo una restauración en Limones, donde la organización llamada “Las Brigadas de Contingencia Ambiental del Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos” salvó fragmentos y colonias de *A. palmata* (Gallegos-Aguilar 2021) después de los huracanes. Desde entonces, aunque hubo esfuerzos de restauración, Limones sigue deteriorándose. Es importante mencionar que el que los huracanes rompan colonias de *A. palmata* no necesariamente significa que sea algo muy dañino para esta especie, que suele reproducirse principalmente por fragmentación (Highsmith 1982). En cambio, el arrecife Bonanza tuvo un declive en cobertura de coral, pero esta fue atribuida a los efectos de la enfermedad SCTL D (Estrada-Saldívar et al. 2022). Durante los transectos realizados en el presente estudio, se observaron colonias de coral rotas y volteadas, pero también muchos parches de arena y sedimentos. Es difícil saber a qué atribuir la presencia de estos parches, pero esto podría explicar el aumento de diogénidos, como *C. tricolor*, que son principalmente detritívoros (Hazlett 1981).

La degradación de los arrecifes se muestra también en los resultados de rugosidad. La disminución en la rugosidad de Limones representa un ambiente con menos complejidad estructural, y respalda el estudio de Álvarez-Filip et al. (2009) que demuestra que la complejidad estructural de los arrecifes coralinos del Caribe se está homogeneizando, lo que puede traer graves consecuencias para las comunidades asociadas.

*Mithraculus coryphe* y *C. tibicen* fueron las dos especies más abundantes en Bonanza en 2015 y también en 2021-22 (sin contar el evento de más de 5000 *C. tricolor* en un solo transecto, al que se hará referencia más adelante). *Mithraculus coryphe* es una especie generalista herbívora que se alimenta de macroalgas (Coen 1988), las cuales crecen profusamente sobre los corales muertos de Bonanza. En el caso de Limones, la abundancia de esta especie generalista aumentó de 290 individuos en 2015 a 1064 en 2021-22, probablemente debido al incremento de la degradación de ese sitio. De manera similar, en algunos arrecifes de Brasil la abundancia de cangrejos mithrácidos aumentó en sitios donde la eutrofización provocó una degradación con incremento en la abundancia de macroalgas (Giraldes et al. 2021). El cangrejo ermitaño *C. tibicen*, un detritívoro omnívoro (Hazlett 1981), fue la especie más abundante en Limones y la segunda más abundante de Bonanza (sin considerar *C. tricolor*) en ambos periodos, aunque la abundancia de esta especie bajó en Bonanza y subió en Limones entre los dos periodos. *Calcinus tibicen* tiene una interacción de comensalismo facultativo con corales de fuego (*Millepora* spp.), a los que utiliza como refugio (Brown y Edmunds 2013), y Limones todavía tiene una cantidad considerable de *M. complanata*. Durante los transectos, se observaron varios individuos de *C. tibicen* en casi cada colonia de coral de fuego, pero también se observaron muchos individuos en coral muerto y cascajo, es decir, en cualquier estructura donde se pudieran proteger. Es posible que la abundancia de *C. tibicen* en Limones se deba al aumento de fragmentos de corales causados por los huracanes (Estrada-Saldívar et al. 2021), lo que proporcionaría más lugares para esconderse.

*Domecia acanthophora* es una especie de cangrejo especialista que tiene una importante relación de comensalismo con el coral *A. palmata* (Patton 1967) y también con el coral de fuego *Millepora* spp. (González-Gómez et al. 2018; Hoeksema y García-Hernández 2020), en los cuales encuentra refugio, aunque las especies hospederas de este cangrejo incluyen ocho especies de corales escleractinios, varias especies de *Millepora* e incluso esponjas (van der Meij et al. 2022). En el estudio de González-Gómez (2018), *D. acanthophora*

fue la segunda especie más abundante encontrada en Limones, que en 2015 tenía una alta abundancia de *A. palmata* y *M. complanata* vivas. González-Gómez et al. (2018) habían predicho que la abundancia de este cangrejo bajaría si la degradación de Limones aumentaba, y los resultados del presente estudio lo confirman. En 2021-22, los porcentajes de ocupación de *A. palmata* y *M. complanata* disminuyeron considerablemente, mientras que los porcentajes de ocupación de coral muerto y cascajo aumentaron, lo que demuestra un mayor nivel de degradación en Limones. Esto se puede relacionar con la abundancia de *D. acanthophora*, que pasó de ser la segunda especie más abundante (377 individuos) en Limones en 2015 a la quinta (sólo 75 individuos) en 2021-22, siendo parcialmente responsable de la disimilitud en la comunidad de macrocrustáceos de ese arrecife entre años. Estos resultados podrían sugerir que *D. acanthophora* es una especie indicadora del estado de degradación de los arrecifes de acropóridos en el Caribe; sería interesante explorar más esa hipótesis en otros estudios. La ocupación del coral de fuego bajó a aproximadamente la mitad, pero continuó con un alto porcentaje de ocupación en 2022. Estos resultados respaldan la aseveración hecha por González-Gómez et al. (2018) de que, aunque *D. acanthophora* también se encuentra en *M. complanata*, no utilizan esta especie en la misma proporción que *A. palmata*.

El aumento de abundancia y diversidad de macrocrustáceos frente a la degradación puede ser relevante para sostener las redes tróficas en los arrecifes de coral más degradados, ya que son una importante fuente de alimento para muchos peces (Kramer et al. 2015). Sin embargo, aunque la abundancia y la diversidad sean altos, los cambios en la composición de especies podrían tener un impacto en dichas redes. Kramer et al. (2015) encontraron que los peces depredadores de macrocrustáceos se alimentan mayormente de cangrejos braquiuros. La abundancia relativa de estos cangrejos en Bonanza disminuyó mucho entre 2015 y 2021-22, lo que podría alterar las redes tróficas por constituir una conexión muy importante entre la producción primaria y los consumidores en arrecifes coralinos (Kramer et al. 2015). Además, la degradación no puede sostener altas abundancias de crustáceos por mucho tiempo, ya que los arrecifes afectados se van erosionando con el tiempo, eventualmente eliminando las estructuras que sirven de hábitat y asentamiento para macroalgas y larvas de coral (Kuffner y Toth 2016).

En uno de los transectos de Bonanza realizados en 2021, se registró una agregación de aproximadamente 5000 individuos del diogénido *C. tricolor*, un cangrejo ermitaño que no había sido registrado en 2015 por González-Gómez et al. (2018). Hazlett (1966) describió en detalle

el comportamiento de esa especie. Encontró que estos ermitaños forman grupos relativamente estables utilizando una feromona de “agrupación” que hace que se orienten hacia otros individuos de la misma especie. Observó que se dispersan por la noche para alimentarse y que luego se agrupan durante el día, cuando ocurren más interacciones como la reproducción y la competencia por conchas. Aunque González-Gómez et al. (2018) no encontraron individuos de esa especie en 2015, no significa que no los hubiera. En el presente trabajo, sólo fueron registrados durante 3 días no consecutivos en Bonanza (donde se muestreó un total de 24 días), y un día en Limones (donde se muestreó un total de 26 días). Entonces, *C. tricolor* no fue una especie frecuente, pero sí muy abundante cuando se le observó. Hazlett (1966) comentó que a pesar de que *C. tricolor* fue el ermitaño más abundante en sus muestreos en la isla de Curaçao, la presencia de esta especie en dicha isla no había sido registrada con anterioridad.

Al realizar muestreos bajo el agua, hay ciertas limitaciones como el oleaje y la presión, que restringen el tiempo disponible para cada transecto (Lessios 1996). En el presente trabajo, en varias ocasiones hubo corriente y oleaje fuerte en el arrecife, que hicieron el muestro más difícil para encontrar e identificar los organismos. Además, muchos de los crustáceos son pequeños y crípticos lo que hace difícil localizarlos (Kramer et al. 2014). Algunas veces se escaparon o se escondieron profundo dentro de las rocas antes de poder identificarlos al nivel de especie. Sin embargo, los transectos de banda son útiles para registrar la mayor parte de los organismos conspicuos relativamente poco móviles dentro del área delimitada (Lessios 1996), y en la medida en que los muestreos se hicieron con la misma metodología en 2021-22 y en 2015, los resultados fueron comparables entre periodos y permitieron determinar los cambios que ha habido en la comunidad de macrocrustáceos en estos dos arrecifes.

## Conclusión

Luego de los impactos ambientales como la SCTL, los huracanes y las afluencias de *Sargassum*, las comunidades de macrocrustáceos del arrecife de Limones se han vuelto más parecidas a las del sitio degradado de Bonanza. Ahora Limones tiene mayores índices de abundancia y diversidad, lo que podría deberse a un aumento en el cascajo y los fragmentos de corales rotos por los huracanes, y un menor índice de dominancia, especialmente de la especie especialista *D. acanthophora* que antes abundaba en Limones. La especie generalista *M. coryphe* sigue abundando en Bonanza, y ahora más que antes en Limones, y *C. tibicen* sigue siendo abundante en ambos arrecifes. En Bonanza, los índices de abundancia y

diversidad no variaron significativamente desde el 2015, pero la composición de la comunidad sí cambió, con una disminución de braquiuros que podría afectar redes tróficas en el arrecife. Sería importante continuar monitoreando los posibles efectos de los cambios ambientales en el Caribe Mexicano, especialmente en Limones, tanto de los macrocrustáceos como de otros componentes del ecosistema.

## Referencias

- Acevedo-Rosas A. 2017. Efecto de la calidad del hábitat en el éxito de reclutamiento, supervivencia de reclutas y juveniles de coral en parches arrecifales constituidos por *Acropora palmata*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Álvarez-Filip L, Dulvy NC, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3019–3025.
- Álvarez-Filip L, Estrada-Saldívar N, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, González-Barrios FK. 2019. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ* 7: e8069.
- Álvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldívar N. 2022. Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology* 5: 440.
- Álvarez-Filip L, Dulvy NK, Côté IM, Watkinson AR, Gill JA. 2011. Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications* 21(6): 2223-31.
- Backus GJ. 2007. Quantitative analysis of marine biological communities. Wiley Interscience, Hoboken, USA.
- Briones-Fourzán P, Álvarez-Filip L, Barradas-Ortiz C, Morillo-Velarde PS, Negrete-Soto F, Segura-García I, Sánchez-González A, Lozano-Álvarez E. 2019. Coral reef degradation differentially alters feeding ecology of co-occurring congeneric spiny lobsters. *Frontiers in Marine Science* 5: 1-15.
- Brown D, Edmunds PJ. 2013. The hermit crab *Calcinus tibicen* lives commensally on *Millepora* spp. in St. John, United States Virgin Islands. *Coral Reefs* 32(1): 127-135.
- Bruce AJ. 1976. A report on a small collection of shrimps from the Kenyan National Marine Parks at Malindi, with notes on selected species. *Zoologische Verhandelingen* 145: 1-72.

- Caballero-Aragón H, Perera-Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Ressler R. 2020. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity* 12: 272.
- Cabanillas-Terán N, Hernández-Arana HA, Ruiz-Zárate MA, Vega-Zepeda A, Sánchez-González A. 2019. *Sargassum* blooms in the Caribbean alter the trophic structure of the sea urchin *Diadema antillarum*. *PeerJ* 7: e7589.
- Chávez V, Uribe-Martínez A, Cuevas E, Rodríguez-Martínez RE, van Tussenbroek BI, Francisco V, Estévez M, Celis LB, Monroy-Velázquez LV, Leal-Bautista R, Álvarez-Filip L, García-Sánchez M, Masia L, Silva R. 2020. Massive influx of pelagic *Sargassum* spp. on the coasts of the Mexican Caribbean 2014–2020: challenges and opportunities. *Water* 12: 2908.
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Clarke KR, Warwick RM. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth.
- Coen LD. 1988. Herbivory by Caribbean majid crabs: feeding ecology and plant susceptibility. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122(3): 257-276.
- Díaz-Pérez L, Rodríguez-Zaragoza FA, Ortiz M, Cupul-Magaña AL, Carriquiry JD, Ríos-Jara E, Rodríguez-Troncoso AP, García-Rivas MC. 2016. Coral reef health indices versus the biological, ecological and functional diversity of fish and coral assemblages in the Caribbean Sea. *PLoS ONE* 11: e0161812
- DOF. 2000. Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos; Diario Oficial de la Federación, Ciudad de México, México.
- Dumas P, Jiménez H, Peignon C, Wantiez L, Adjeroud M. 2013. Small-scale habitat structure modulates the effects of no-take marine reserves for coral reef macroinvertebrates. *PLoS ONE* 8: e58998.
- Estrada-Saldívar N, Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE, Perry C, Álvarez-Filip L. 2019. Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science* 6: 190298.
- Estrada-Saldívar N, Molina-Hernández A, Pérez-Cervantes E, Medellín-Maldonado F, González-Barríos FJ, Álvarez-Filip L. 2020. Reef-scale impacts of the stony coral tissue loss disease outbreak. *Coral Reefs* 39: 861-866.

- Estrada-Saldívar N, Pérez-Cervantes E, Navarro-Espinoza E, Secaira-Fajardo F, Alvarez-Filip L. 2022. Efectos del Huracán Delta en los arrecifes del Norte de Quintana Roo. UNAM – The Nature Conservancy, Mérida, México.
- Estrada-Saldívar N, Quiroga-García, BA, Pérez-Cervantes E, Riviera-Garibay OO, Álvarez-Filip L. 2021. Effects of the Stony Coral Tissue Loss Disease outbreak on coral communities and the benthic composition of Cozumel reefs. *Frontiers in Marine Science* 8: 632777.
- Fabricius KE, De'ath G, Noonan S, Uthicke S. 2014. Ecological effects of ocean acidification and habitat complexity on reef-associated macroinvertebrate communities. *Proceedings of the Royal Society B* 281: 20132497.
- Fraser KM, Stuart-Smith RD, Ling SD, Edgar GJ. 2021. High biomass and productivity of epifaunal invertebrates living amongst dead coral. *Marine Biology* 168, 102.
- Gallegos-Aguilar E. 2021. Informe de actividades realizadas por las Brigadas de respuesta inmediata tras el paso del huracán Delta y Zeta en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. SEMARNAT, CONANP, MARFUND.
- Giraldes BW, Coelho AP, Macedo PT, Freire SA. 2021. The ghost of the past anthropogenic impact: Reef-decapods as bioindicators of threatened marine ecosystems. *Ecological Indicators* 133: 108465.
- Glynn PW, Enochs IC. 2011. Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. In: Coral reefs: an ecosystem in transition. Springer, Netherlands, pp. 273-325.
- Gómez I, Silva R, Lithgow D, Rodríguez J, Banaszak AT, van Tussenbroek B. 2022. A review of disturbances to the ecosystems of the Mexican Caribbean, their causes and consequences. *Journal of Marine Science and Engineering* 10: 644.
- González-Gómez R, Briones-Fourzán P, Álvarez-Filip L, Lozano-Álvarez E. 2018. Diversity and abundance of conspicuous macrocrustaceans on coral reefs differing in level of degradation. *PeerJ* 6: e4922.
- Hazlett BA. 1966. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 23(1): 1-143.
- Hazlett BA. 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:1–22.
- Head CEI, Bonsall MB, Koldewey H, Prarchett MS, Speight M, Rogers AD. 2015. High prevalence of obligate coral-dwelling decapods on dead corals in the Chagos Archipelago, central Indian Ocean. *Coral Reefs* 34: 905-915.

- Highsmith RC. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Marine Ecology Progress Series* 7(2): 207-226.
- Hoeksema BW, García-Hernández JE. 2020. Host-related morphological variation of dwellings inhabited by the crab *Domecia acanthophora* in the corals *Acropora palmata* and *Millepora complanata* (Southern Caribbean). *Diversity* 12: 143.
- Hughes TP, Barnes ML, Bellwood DR, Cinner JE, Cumming GS, Jackson JBC, Kleypas J, Van de Leemput IA, Lough JM, Morrison TH, Palumbi SR, Van Nes EH, Scheffer M. 2017. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature* 546: 82-90.
- Idjadi JA, Edmunds PJ. 2006. Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series* 319: 117-127.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 2000. Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Ciudad de México, México.
- Jackson JBC, Donovan M, Cramer K, Lam V. 2014. Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970–2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN. Gland, Suiza.
- Jordán-Dahlgren E. 1993. Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe mexicano. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal, México.
- Kramer MJ, Bellwood DR, Bellwood O. 2014. Benthic Crustacea on coral reefs: a quantitative survey. *Marine Ecology Progress Series* 511: 105-116.
- Kramer MJ, Bellwood O, Fulton CJ, Bellwood DR. 2015. Refining the invertivore: diversity and specialisation in fish predation on coral reef crustaceans. *Marine Biology* 162(9): 1779-1786.
- Kuffner IB, Toth LT. 2016. A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology* 30(4): 706-715.
- Ladd MC, Collado-Vides L. 2013. Practical applications of monitoring results to improve managing for coral reef resilience: a case study in the Mexican Caribbean. *Biodiversity and Conservation* 22: 1591-1608.
- Lessios HA. 1996. Methods for quantifying abundance of marine organisms. In: Lang MA, Baldwin CC, eds. *Methods and techniques of underwater research*. American Academy of Underwater Sciences, Nahant, USA, pp 149-157.
- Lozano-Álvarez E, Luviano-Aparicio N, Negrete-Soto F, Barradas-Ortiz C, Aguíñiga-García S, Morillo-Velarde PS, Álvarez-Filip L, Briones-Fourzán P. 2017. Does reef architectural complexity influence resource availability for a large reef-dwelling invertebrate? *Journal of Sea Research* 128: 84-91.

- McKeon CS, Moore JM. 2014. Species and size diversity in protective services offered by coral guard-crabs. *PeerJ* 2: e574
- Morillo-Velarde PS, Briones-Fourzán P, Álvarez-Filip L, Aguiñiga-García S, Sánchez-González A, Lozano-Álvarez E. 2018. Habitat degradation alters trophic pathways but not food chain length on shallow Caribbean coral reefs. *Scientific Reports* 8: 4109.
- Nelson HR, Kuempel CD, Altieri AH. 2016. The resilience of reef invertebrate biodiversity to coral mortality. *Ecosphere* 7: e1399.
- Patton, WK. 1967. Studies on *Domecia acanthophora*, a commensal crab from Puerto Rico, with particular reference to modifications of the coral host and feeding habits. *The Biological Bulletin* 132(1): 56-67.
- Rodríguez-Martínez RE, Banaszak AT, McField MD, Beltrán-Torres AU, Álvarez-Filip L. 2014. Assessment of *Acropora palmata* in the Mesoamerican reef system. *PLoS ONE* 9: e96140.
- Rodríguez-Martínez RE, Ruiz-Rentería F, van Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordán-Garza G, Jordán-Dahlgren E. 2010. Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 58: 23-43.
- Rodríguez-Martínez RE, Medina-Valmaseda A, Blanchon P, Monroy-Velázquez LV, Almazán-Becerril A, Delgado-Pech B, Vázquez-Yeomans L, Francisco V, García-Rivas MC. 2019. Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic *Sargassum*. *Marine Pollution Bulletin* 146: 201-205.
- Roff G, Wabnitz CCC, Harborne AR, Mumby PJ. 2013. Macroalgal associations of motile epifaunal invertebrate communities on coral reefs. *Marine Ecology* 34: 409-419.
- SEMARNAT. 2022. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Dirección General de Estadística e Información Ambiental. Febrero 2022. Con base en: Comisión Nacional del Agua, Servicio Meteorológico Nacional, consultado en <https://smn.conagua.gob.mx/es/ciclones-tropicales/informacion-historica>
- Stachowicz JJ, Hay ME. 1996. Facultative mutualism between an herbivorous crab and a coralline alga: advantages of eating noxious seaweeds. *Oecologia* 105: 377-387.
- Stella JS, Pratchett MS, Hutchings PA, Jones GP. 2011. Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance, and vulnerability to disturbance. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 49: 43-104.
- Stewart HL, Holbrook SJ, Schmitt RJ, Brooks AJ. 2006. Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments. *Coral Reefs* 25: 609-615.

- Stewart-Oaten A, Murdoch WW. 1986. Environmental impact assessment: pseudoreplication in time? *Ecology* 67: 929-940.
- van der Meij SET, Bravo H, Scholten YJH, Dromard GR. 2022. Host use of the elkhorn coral crab *Domecia acanthophora* (Brachyura: Domeciidae), with a phylogeny of the genus. *Cahiers de Biologie Marine* 63(3): 239-246.
- van Tussenbroek BI. 2011. Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica* 21: 293-310.
- van Tussenbroek B et al. 2014. Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PLoS ONE* 9: e90600.
- van Tussenbroek BI, Hernández-Arana HA, Rodríguez-Martínez RE, Espinoza-Avalos J, Canizales-Flores HM, González-Godoy CE, Barba-Santos MG, Vega-Zepeda A, Collado-Vides L. 2017. Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. On near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin* 122: 272-281.
- Wolfe K, Kenyon TM, Mumby PJ. 2021. The biology and ecology of coral rubble and implications for the future of coral reefs. *Coral Reefs* 40: 1769-1806.