



INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y
LIMNOLOGÍA

Universidad Nacional Autónoma de México



**RELACIÓN DEL HÁBITAT CON LA COMUNIDAD
DE PECES EN LA BAHÍA SAN AGUSTÍN,
HUATULCO, OAXACA.**

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA

Hidrobiol: José Martín Ramírez Gutiérrez

Director de tesis: Dr. Adolfo Gracia Gasca

Comité tutorial: Dr. Margarito Tapia García
Dr. Isaías Salgado Ugarte
Dra. Elaine Espino Barr
Dr. Manuel Gallardo Cabello



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.

DEDICATORIA

Este trabajo lo dedico a toda mi familia por haberme apoyado en todo momento e inagotablemente, a mis hermanos Fernando, Lourdes y Javier, pero especialmente a mis queridos padres Santos y Lolita por su compañía, consejos y amor, que han sido guía y combustible en mi vida. Simplemente no alcanzan los diccionarios para manifestarles toda mi gratitud, pero qué mejor homenaje que predicar con sus ejemplos de respeto y sobre todo de paciencia y fortaleza ante la vida que cotidianamente he visto en ustedes a lo largo de mi vida.

Todos mis logros también son suyos.

GRACIAS.....GRACIAS.....GRACIAS.....

AGRADECIMIENTOS

Quiero brindarles mi más sincero agradecimiento a la UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA-IZTAPALAPA (UAM-I) y al INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (UNAM) por haberme brindado el espacio de crecimiento y prosperidad personal que han significado para mí.

Al CONACyT por su apoyo económico a lo largo de mi carrera.

Al departamento de HIDROBIOLOGÍA (UAM-I) especialmente al laboratorio de ICTIOLOGÍA Y ECOLOGÍA COSTERA por su financiamiento a lo largo del estudio, que formó parte del proyecto “Evaluación del grado de deterioro de los arrecifes de coral de las bahías de Parque Nacional Huatulco”

A todos mis maestros con los que tuve el privilegio y suerte de compartir el aula, pero que por la inercia de la vida a muchos ya no veo, les mando un fuerte abrazo donde quiera que se encuentren.... y a los que todavía frecuento.....

DR. MARGARITO TAPIA, gracias por la confianza y oportunidad con la que me has apoyado. Tu tiempo y enseñanzas son y serán fundamentales a lo largo de mi carrera profesional, pero sobre todo gracias por ser ejemplo de superación.

Al DR. ADOLFO GRACIA por su tiempo, disposición y asesoría con la que conté de una manera incondicional cada vez que era necesario.

Al DR. ISAÍAS SALGADO por su apoyo y profesionalismo que mostró en todo momento. Sus aportes fueron invaluable en la realización de esta investigación.

A la DRA. BAR ESPINO y DR. MANUEL GALLARDO por su atención y voluntad con la que me han tratado.

Especialmente quiero agradecer a las autoridades del PARQUE NACIONAL HUATULCO, por todo su apoyo material y en las actividades de campo, al capi Arturo. Con su apoyo el camino fue más fácil.

A todos mis compañeros de laboratorio Forest, Gibran, Samuel y David por su apoyo, pero sobre todo por su compañía y por todas esas carcajadas.

A todos los amigos de Huatulco que siempre nos reciben con los brazos abiertos, gracias por su amistad: Marina, Marisol, Juliet, Nanci, Eugenio y Rigo.

A todos ustedes

!!!!! Gracias !!!!!

RESUMEN

La presión antropogénica a la que está expuesto el arrecife coralino de la Bahía San Agustín y la susceptibilidad inherente a factores naturales que soportan estos ecosistemas, disminuyen su capacidad de resiliencia a impactos de tipo natural y humano. De ello se desprendió la necesidad de conocer el estado actual de la placa arrecifal y la manera en que influye sobre la comunidad de peces de esta bahía. Para ello se determinaron ciertos atributos del hábitat. Con trabajos previos, utilizando fotografía digital y sistemas de información geográfica, se determinó la diversidad coralina y los porcentajes de cobertura de tejido coralino vivo, muerto, erosionado y por alga. Seis especies de coral fueron registradas, de las cuales *Pocillopora damicornis* fue la dominante con 75% de cobertura, seguida por *P. verrucosa* con 13.62%. Se encontró 34.02% de la placa arrecifal en buenas condiciones, mientras que 27.04% está erosionado, 24.72% cubierto por algas y 13.84% muerto. Otros atributos como índices de complejidad estructural (ICE), número y tamaño de huecos y cantidad de macroinvertebrados también fueron determinados. Por medio de censos visuales 65 especies y 29 familias de peces fueron registradas. De ellas las familias Labridae, Pomacentridae y Carangidae presentaron el mayor número de especies. En términos de abundancia y ocurrencia relativa las especies de peces dominantes fueron *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis*, *Chromis atrilobata*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes flavilatus*, *Arothron meleagris* y *Ophioblennius steindachneri*. Con base en el análisis de varianza, los índices ecológicos no presentaron diferencias significativas entre las épocas del año, secas y lluvias. Sin embargo, el análisis de escalamiento multidimensional (EMD) marcó claras diferencias entre ambas épocas. Con la ayuda del análisis BIOENV se encontró la combinación de las variables ambientales que mejor se asociaron a la comunidad de peces, las cuales fueron: la cobertura de coral vivo y de algas, los macroinvertebrados, la temperatura y pH. Por medio del análisis de regresión lineal múltiple (RLM), la cobertura de coral vivo presentó una asociación negativa con el índice de Shannon (H') y de riqueza de Margalef (D). Con el análisis de correspondencia (AC) se pudo reconocer la asociación que guardan ciertas especies de peces con las diferentes características del sustrato. Algunos grupos de peces mantienen gran afinidad con ciertas zonas del arrecife en particular, independientemente de la época climática, mientras que para otros la influencia estacional fue más fuerte. Ambas características, atributos del hábitat y condiciones ambientales, mostraron actuar selectivamente en la estructuración de la comunidad de peces de este ecosistema.

Palabras clave: Bahía San Agustín, atributos del hábitat, peces de arrecife, ecología, variaciones estacionales.

ABSTRACT

The antropogenic pressure on the coral reef of the San Agustín Bay and the inherent susceptibility of these ecosystems to natural disturbs, diminish its resilience capability to human and natural impacts. Therefore, there is the need to study the actual condition of this coral reef and its influences on fish community. Some habitat attributes were determined. With previous studies, using digital photograph and geographical information systems, coral diversity was registered, coverage percent of live, dead, eroded coral tissue and covered with algae. Six coral species were registered, from which *Pocillopora damicornis* was dominant with 75% of coverage, followed by *P. verrucosa* with 13.62%. A total of 34.02% of the reef plate was in good conditions, while 27.04% was eroded, 24.72% covered by algae and 13.84% was dead. Structural complexity index (ICE), number and size of hollows and macroinvertebrates were also determined. By visual censuses 65 species and 29 families of fishes were registered. Labridae, Pomacentridae and Carangidae families were dominant. In terms of relative abundance and occurrence fishes with high dominance were *Thalassoma lucasanum*, *Stegastes acapulcoensis*, *Chromis atrilobata*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes flavilatus*, *Arothron meleagris* and *Ophioblennius steindachneri*. Based on the analysis of variance, ecological indexes did not show significant differences between climatic seasons, dry and rainy. However, the multidimensional scaling analysis (EMD) indicated differences between both seasons. The BIOENV analysis found the enviromental variables that were associated with the fish community, which were: coverage of live coral, algae, macroinvertebrates, temperature and pH. The multiple regression analysis showed a negative association with the Shannon (H') and Margalef (D) indexes. The correspondence analysis (CA) was used to recognize the association of certain fish species with substrate. It was observed that fish groups mantain high affinity on particular reef zones, independently of climatic season, while the season effects were stonger for other shoals. These two characteristics, habitat attributes and enviromental conditions, showed a selective influence in the fish community structure in this ecosystem.

Key words: San Agustín Bay, habitat attributes, reef fishes, ecology, seasonal variability

ÍNDICE

DEDICATORIA

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN.....i

ABSTRACT.....ii

1. INTRODUCCIÓN.....1

2. JUSTIFICACIÓN.....5

3. ANTECEDENTES.....6

3.1. Relación hábitat-comunidad de peces.....6

3.2. Relación entre las comunidades biológicas del arrecife.....6

3.3. Variaciones espacio-temporales.....9

3.4. Degradación del coral.....10

3.5. Reservas marinas.....11

3.6. Trabajos biológicos del Parque Nacional Huatulco (PNH).....13

4. OBJETIVOS.....14

4.1. Objetivo general.....14

4.2. Objetivos particulares.....14

5. ÁREA D ESTUDIO.....15

5.1. Clima.....15

5.2. Hidrología.....15

5.3. Oceanografía.....16

5.4. Bahía San Agustín.....17

6. MÉTODO.....	19
6.1. Complejidad del sustrato.....	21
6.2. Selección de las variables ambientales.....	22
6.3. Muestreo de la ictiofauna.....	22
6.4. Análisis general de datos.....	23
6.4.1. Índices de diversidad.....	23
6.4.2. Análisis estadísticos.....	24
6.4.3. Variación espacio-temporal.....	25
6.4.4. Relación espacio-temporal de la comunidad de peces.....	26
6.4.5. Relación de las variables ambientales con la comunidad de peces.....	27
6.4.6. Relación del sustrato con la comunidad de peces.....	28
7. RESULTADOS.....	30
7.1. Distribución y abundancia de la comunidad coralina.....	30
7.2. Complejidad estructural del hábitat.....	32
7.3. Variables ambientales.....	34
7.4. Composición de la comunidad de peces.....	37
7.5. Variación temporal de la comunidad de peces.....	39
7.5.1. Variación anual.....	39
7.5.2. Variación estacional.....	41
7.6. Variación espacial de la comunidad de peces.....	43
7.6.1. Variación por transectos.....	43
7.6.2. Variación por zonas.....	46
7.7. Relación espacio-temporal de la comunidad de peces.....	49
7.8. Relación de las variables ambientales con la comunidad de peces.....	51

7.9. Relación del sustrato con la comunidad de peces.....	53
8. DISCUSIÓN.....	57
8.1. Atributos del hábitat.....	57
8.2. Composición de la comunidad de peces.....	61
8.3. Variación espacio-temporal de la comunidad de peces.....	64
8.3.1. Variación temporal.....	64
8.3.2. Variación espacial.....	66
8.4. Relación entre las variables ambientales y la comunidad de peces.....	67
8.5. Relación entre el sustrato y la dinámica de la comunidad de peces.....	69
8.6. Grupos funcionales.....	70
8.6.1. Peces-invertebrados.....	70
8.6.2. Peces-algas.....	73
8.7. Reserva marina Parque Nacional Huatulco.....	75
9. CONCLUSIONES.....	79
10. LITERATURA CITADA.....	81
ANEXOS.....	98

1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas más antiguos del planeta, precediendo incluso a los ecosistemas vegetales como pastizales y bosques, además de haber formado las estructuras masivas más grandes del mundo hechas por organismos vivos. Su distribución se encuentra limitada en latitudes tropicales, compartidas por más de 100 países, principalmente subdesarrollados, de los cuales, un tercio de estas costas han sido hechas por estos organismos (Birkeland, 1997).

Estos ecosistemas proporcionan importantes bienes y servicios de interés económico, como las pesquerías y turismo, así como valores culturales (Bellwood *et al.*, 2004). Sus servicios no sólo se limitan a este ámbito, sino también los servicios ecológicos que brindan son de primer orden, por ejemplo, son conectores entre diferentes hábitats, como pastos, manglares y el mar abierto, son importantes áreas de desove, crianza y alimentación para múltiples organismos, por lo tanto son exportadores de energía (Ogden y Gladfelter, 1983), además de fijar nitrógeno atmosférico, servir como reservorios de CO₂ (Birkeland, 1997), desintoxicar las aguas contaminadas por humanos, y ser barreras naturales contra inundaciones marinas, servicios de los cuales dependen alrededor de 500 millones de personas (Moberg y Folke, 1999).

Sin embargo, las demandas directas e indirectas, al igual que los impactos humanos y naturales que recaen sobre los recursos coralinos, son cada vez más intensos y más diversificados, lo que los ha puesto en un serio riesgo. Hughes *et al.* (2003) estiman que el 30% de los corales están dañados, y que el 60% se habrá perdido para el 2030, mientras que Pandolfi *et al.* (2003) aseguran la inexistencia de corales prístinos.

Algunas de las causas de esta pérdida son la sobre-pesca, la agricultura, el desarrollo costero, el cambio climático (Hughes *et al.*, 2003), enfermedades (Harvell *et al.*, 2002), deforestación, minería, dragado (Hughes, 1994), irrupciones de organismos, especialmente de equinodermos y florecimientos de algas, fenómenos naturales como ciclones y “El Niño” (Jackson *et al.*, 2001). Sin embargo, la sobre-pesca y la contaminación son los principales factores que han alterado la diversidad, abundancia y estructura del hábitat de una manera masiva y a largo plazo (Hughes, 1994; Pandolfi *et al.*, 2003), de tal manera que los efectos son a diferente escala en espacio y tiempo (Connell *et al.*, 1997). Tales efectos pueden manifestarse de múltiples maneras,

reflejándose en la reducción de la tasa de reclutamiento, incremento de bioerosión, cambio de los grupos funcionales, pérdida de conectividad entre hábitats, pérdida de macrofauna y reducción en el stock de peces, entre otros (Bellwood *et al.*, 2004).

La influencia que el hombre ha ejercido sobre los recursos arrecifales no es nueva, empezó con la pesca que grupos aborígenes practicaban decenas de siglos atrás (Jackson *et al.*, 2001), afectando una gran parte de este recurso antes de 1900 (Pandolfi, 2003). Ejemplo de ello ocurrió en Palaos donde el impacto humano sobre los recursos marinos tiene una antigüedad de 3000 años (Fitzpatrick y Donaldson, 2007). Las alteraciones severas o a gran escala, o una combinación de ambas, han dejado cambios permanentes en la estructura de las comunidades (Scheffer *et al.*, 2001), lo que se conoce como “cambios de fase” (Berumen y Pratchett, 2006). En el caso de los corales estos cambios afectan a la comunidad bentónica del arrecife coralino modificando significativamente su estructura y repercutiendo en la comunidad íctica (Halford *et al.*, 2004). La salud de este hábitat es de gran importancia en la estructura de la comunidad de peces (Feary, 2007), que se asocian a características específicas del coral (Munday, 2000). Su deterioro afecta negativamente el proceso de colonización y reclutamiento (Booth y Beretta, 2002), con consecuencias demográficas, así como en la composición de especies (Syms y Jones, 2000), y en la estructura trófica de la comunidad (Lewis, 1998). Los organismos dependientes del coral forman grupos funcionales (bioerosionadores, jardineros y forrajeros), que juegan un papel preponderante en la resiliencia y vulnerabilidad del sistema coralino (Bellwood *et al.*, 2004). Como ejemplo, Graham *et al.* (2003), observaron en La Gran Barrera Arrecifal una reducción del 60% en la captura de peces, causando cambios drásticos en la abundancia de sus presas, lo que se ha asociado, probablemente, con la irrupción de la estrella *Acanthaster planci*, cuyos brotes han sido más frecuentes a partir de los años 60 (Sapp, 1999). Jackson *et al.* (2001) mencionan que los registros de peces herbívoros ya eran raros antes del siglo XX. Como resultado de la reducción de los peces herbívoros más los aportes provenientes de tierra, han sustituido la dominancia del sistema coralino por el de praderas de algas (Hughes, 1994). El entendimiento de la asociación histórica coral-peces podría explicar la manera en que influye la pérdida de la cobertura coralina sobre la comunidad de peces (Feary, 2007), así como los efectos de la sobre-pesca y la pérdida de la comunidad coralina.

Los bienes y servicios ambientales que brinda este ecosistema, son mantenidos y generados por la comunidad biológica, por lo tanto, la transición de la comunidad coralina a una dominada por algas, disminuye la capacidad de resiliencia de los corales, afectando su renovación y por lo tanto la calidad y cantidad de los bienes y servicios (Moberg *et al.*, 1999). La sobre-pesca crónica, la erosión y la contaminación del agua alrededor de los arrecifes, los ha hecho más vulnerables a los ciclones, al cambio climático y ha disminuido su potencial de recuperación debido a los tsunamis, lo cual es más evidente en las regiones costeras poco desarrolladas, donde las demandas turísticas son cada vez más crecientes (Adger *et al.*, 2005).

Sin duda, las actividades humanas son uno de los principales factores que afectan la sobrevivencia de los corales, por lo que la capacidad de los corales como abastecedores de bienes y servicios requiere ser manejada como un gran componente terrestre-marino en el que se desarrollan las actividades humanas (Moberg y Folke, 1999). Las Áreas Marinas Protegidas (AMP), junto con otras acciones, son una gran alternativa que pueden mejorar la conservación de los sistemas marinos. Una variante son las NAT (Áreas intocables), las cuales han sido efectivas en la preservación de los recursos pesqueros (Hughes *et al.*, 2003). Otro concepto son los “Hotspots” (zonas calientes) que son áreas con una gran riqueza de especies (Bellwood *et al.*, 2004), y las Redes de Reservas Marinas que comprenden áreas biogeográficas conectadas por la dispersión de organismos (Lubchenco *et al.*, 2003), además de los cierres a la actividad pesquera que ayudan a incrementar la biomasa y proporcionan áreas de protección para peces adultos en el arrecife y zonas cercanas (Cinner *et al.*, 2009). Los beneficios de estas áreas incluyen protección del hábitat y mejoramiento de los servicios ecológicos, conservación de la biodiversidad, recuperación de especies explotadas y exportación de organismos, educación, recreación e inspiración (Allison *et al.*, 1998). La protección de áreas biogeográficas basada en los ecosistemas, especies y ambiente biofísico, son una alternativa para el manejo pesquero y conservación de las reservas marinas. Sin embargo, no pueden controlar problemas como la contaminación, cambio climático o la sobre-pesca que se da fuera de las reservas, por lo que tienen que ser complementadas con otras aproximaciones (Lubchenco *et al.*, 2003). Para ello es necesario el entendimiento desde un contexto espacial, así como de la magnitud de las conexiones de conservación que aseguren la representación y persistencia de las especies en el ecosistema (Lourie y Vincent, 2004). Los esfuerzos deben estar enfocados en el mejoramiento de la calidad del agua y la restauración de los recursos pesqueros (Adger *et al.*, 2005), así como en el entendimiento de los sistemas de manejo, involucrando aspectos socioeconómicos y de

gobierno que aseguren el papel ecológico que guardan los grupos funcionales en la resiliencia de los corales (Bellwood *et al.*, 2004).

Los arrecifes coralinos en nuestro país cuentan con una de las mayores extensiones a nivel mundial, distribuidas principalmente en los estados de Quintana Roo, Veracruz, Campeche, Golfo de California, en islas del Pacífico Mexicano, y en las Bahías de Huatulco, siendo éstas últimas las que cuentan con las formaciones coralinas más grandes del Pacífico Mexicano. En ellas se encuentran 17 especies de coral (Leyte-Morales, 2001). Debido a la gran riqueza natural de esta región fue creado el Parque Nacional de Huatulco, además de ser sitio RAMSAR, el cual incluye 11 bahías con formaciones coralinas. En particular, la Bahía San Agustín cuenta con una de las formaciones coralinas de mayor tamaño del parque, lo que la hace susceptible para la actividad, no sólo turística, sino también pesquera. Actualmente se realizan actividades de snorkelero, buceo, paseos en lancha, pesca, entre otras, sin control y sin ninguna política de manejo, lo que ha ocasionado deterioro en algunas zonas del arrecife. Aunado a esto hay una gran proyección turística para esta región, lo que está ejerciendo mayor presión sobre los recursos naturales. Por esto es imprescindible generar información científica, y como parte de ello este trabajo contribuye a un mejor entendimiento entre la comunidad de peces con su entorno. Esta información representa un acercamiento biológico que será de utilidad para sentar las bases de las medidas de manejo de los recursos arrecifales de la Bahía San Agustín.

2. JUSTIFICACIÓN

Debido a la gran riqueza biológica que representa el Parque Nacional Huatulco, actualmente se encuentra bajo diversos estatus de conservación declarados por diferentes organismos de carácter nacional e internacional, como la CONABIO y la UICN, además de contar con varias especies, terrestres y marinas, bajo algún estatus de protección por la Norma Oficial Mexicana NOM-059. Respecto a la parte marina, algunos autores han señalado a la comunidad coralina del parque como una de las más importantes del Pacífico Mexicano (Reyes-Bonilla y Leyte-Morales, 1998; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), además de presentar 84% de endemismo de la comunidad íctica (Allen y Robertson, 1998). Aunado a ello, esta región del Pacífico se considera ecológicamente aislada de otros sistemas coralinos del Pacífico Oriental (Glynn y Ault, 2000; Allen y Robertson, 1998). Esto aumenta la susceptibilidad a alteraciones del ecosistema marino del Parque Nacional Huatulco, como la que experimenta actualmente con el desarrollo de la infraestructura turística, lo que puede llegar a ejercer una enorme presión sobre los recursos naturales del parque, afectando especialmente a la comunidad coralina de la región que depende de condiciones ambientales particulares. Estas alteraciones pueden traer efectos en cadena, repercutiendo en ciertos grupos de organismos, que brindan al arrecife coralino una función ecológica de vital importancia en la resiliencia de esta comunidad, volviéndola más vulnerable a alteraciones de tipo biológico y antropogénico. Las consecuencias pueden ser devastadoras, en el ámbito ecológico, como ya se ha documentado para el Caribe, ya que la riqueza de especies estaría en riesgo, y también en el ámbito económico pues la calidad de los bienes y servicios que este ecosistema ofrece se perdería, y el panorama de desarrollo para esta región del país sería inapropiado. El concepto de desarrollo sustentable no se alcanzaría si la pobreza no es abatida y los límites de explotación de los recursos son inexistentes. Los primeros pasos para alcanzar este objetivo ya se han dado, como fue la declaratoria del Parque Nacional Huatulco, por parte de la iniciativa ciudadana, el involucramiento de instituciones de gobierno y educativas son otra parte fundamental en este sentido. Como parte de ello, los trabajos de investigación para conocer los recursos biológicos del Parque Nacional Huatulco, aunque incipientes y a nivel inventario, ya han arrojado resultados, sin embargo, sientan precedentes para futuras investigaciones, las cuales son los principales elementos a considerar dentro del manejo de los recursos naturales.

3. ANTECEDENTES

3.1. Relación hábitat-comunidad de peces

Los estudios realizados para un mejor entendimiento entre la complejidad estructural del coral y la asociación que guarda con los peces son diversos. Uno de los pioneros fueron Luckhurst y Luckhurst (1978) quienes obtuvieron correlaciones significativas entre la rugosidad del sustrato y la riqueza de especies de la comunidad íctica. Trabajos posteriores como el de Bell y Galzin (1984) encontraron una relación positiva entre el porcentaje de coral vivo con el número de especies e individuos. Gilinsky (1984) realizó un estudio en el que observó la importancia que ejerce la depredación de peces sobre el número de macroinvertebrados bentónicos. Otros aportes importantes fueron hechos por Roberts y Ormond (1987), quienes relacionaron variables ambientales como la diversidad biológica del sustrato, el número y tamaño de huecos y un índice de área superficial, sin encontrar correlaciones significativas con la abundancia de la comunidad íctica. Similar a este estudio, Chabanet *et al.* (1997) midieron diferentes características del sustrato como: morfología del coral, diversidad, riqueza de especies y porcentaje de cobertura de coral vivo y de algas, encontrando una relación significativa entre estas variables y la comunidad de peces. Gratwicke y Speight (2005) realizaron un trabajo más completo en el que compararon diferentes hábitats como arena, algas, pasto y arrecifes, midiendo en cada uno de ellos, rugosidad, formas de crecimiento, altura, tamaño de huecos, porcentaje de cobertura de coral vivo y sustrato duro, donde la rugosidad fue el factor determinante de la riqueza de peces, mientras que la altura de la arquitectura del hábitat lo fue para la abundancia. Almany (2004a) introdujo como variable biológica a la complejidad del hábitat, en el que determinó cómo la complejidad del hábitat y la presencia de depredadores y competidores afectan la abundancia de reclutas y adultos.

3.2. Relación entre comunidades biológicas del arrecife

Uno de los primeros trabajos que trata sobre la asociación que guardan las diferentes comunidades biológicas del ecosistema coralino fue realizado por Hiatt y Strasburg (1960), en el que describen los hábitos alimentarios y las relaciones ecológicas que guardan 56 familias de peces en las Islas Marshall. Randall (1961) contribuyó con un análisis sobre la importancia que

juegan los peces en la productividad primaria y en las comunidades biológicas en los arrecifes tropicales del Caribe. Randall (1965) describió los hábitos alimentarios de varias especies de peces sobre una pradera de pastos en un arrecife. En los años 70 sobresalieron los trabajos de Sale (1977 y 1979; Sale y Dybdahl, 1975 y 1978), los cuales tratan principalmente sobre la estructura de la comunidad de peces.

La inquietud por descubrir los mecanismos que controlan las poblaciones de peces fueron tratados por Shulman *et al.* (1983) quienes encontraron que la presencia de peces territorialistas, como las damiselas, influyen negativamente en la colonización de reclutas. Shulman (1984) observó que la disponibilidad de refugio limita seriamente las poblaciones de peces, no así la disponibilidad de alimento. Sin embargo, una escasez puede limitar la tasa de crecimiento afectando el tamaño de las poblaciones adultas e incrementando la tasa de mortandad (Forrester, 1990). La condición fisiológica de los reclutas es importante para la subsecuente generación de juveniles (Booth y Beretta, 2002). Shulman (1985, 1987) observó que la interacción entre los patrones espaciales de reclutamiento y la depredación influyen en la abundancia y composición de especies juveniles, y afirma que los factores que controlan la mortandad son más importantes que la tasa de reclutamiento. Jones (1990), con base en un modelo experimental menciona que en un buen año de reclutamiento los peces juveniles pueden servir como amortiguadores de las poblaciones adultas en un año de reclutamiento pobre. Caley (1995) encontró una mayor abundancia de depredadores en zonas con alta tasa de reclutamiento pero de baja riqueza de especies residentes, lo que sugiere la importancia que ejercen los depredadores sobre la estructura de la comunidad de peces (Caley, 1993). Esto es corroborado en un estudio hecho por Steward y Jones (2001) en donde encontraron una disminución de peces piscívoros debido a factores denso-dependientes correlacionados con la abundancia de sus presas. Por su parte Hixon y Beets (1993) mencionan que además de la depredación, otros factores determinantes son la magnitud de reclutamiento, la colonización por juveniles y adultos, así como la disponibilidad de refugio.

Respecto a las relaciones intra e interespecíficas, otros factores importantes son propuestos por Öhman *et al.* (1998) quienes afirman que la selección precisa del hábitat durante las primeras horas de colonización son de vital importancia en la distribución de los nuevos residentes ícticos. Forrester *et al.* (2006) encontraron que una alta densidad conespecífica provoca más desgaste físico a los organismos en su búsqueda por alimento, lo que se traduce en una menor tasa de

crecimiento, así como de fecundidad, y menor sobrevivencia, por lo tanto en un control poblacional. Resultados similares fueron obtenidos por Shima (2000) afirmando que en arrecifes abiertos, cuya capacidad de regeneración depende de ellos mismos, las poblaciones locales son reguladas por la mortalidad denso-dependiente. Otro factor importante es el que se da entre residentes establecidos y el arribo de nuevos juveniles, ya que la colonización de nuevos organismos es un factor determinante en la estructura de la comunidad de peces (Almany, 2003). Bonin *et al.* (2009) demostraron que tanto la competencia inter-específica como el tipo de microhábitat interactúan para determinar la sobrevivencia de los nuevos residentes, al igual que un estudio realizado por Kane *et al.* (2009) en el que sugieren que la preferencia de hábitat y la organización social influyen en la distribución espacial de los individuos.

Basándose en la abundancia y composición de tres familias de herbívoros (Acanthuridae, Scaridae y Siganidae), Russ (1984) comprobó que las diferentes estructuras de peces herbívoros se asocian a diferentes zonas del arrecife. El grado de territorialismo de estas especies conforma la distribución de otros herbívoros, controlando así la biota sésil del arrecife de la cual se alimentan (Choat y Bellwood, 1985). Esta relación es trascendental, ya que la interacción alga-herbívoro afecta el flujo de la productividad primaria hacia otros niveles de la cadena trófica del arrecife (Carpenter, 1986). Klumpp *et al.* (1987) comprobaron que los territorios ocupados por peces de la familia Pomacentridae son significativamente más productivos que áreas adyacentes. Ceccarelli (2007) encontró que debido al territorialismo de este grupo de peces ocupan grandes proporciones del sustrato controlando así a la comunidad bentónica, además de promover el crecimiento de algas apetecibles, disminuir la sedimentación e incrementar la abundancia de epífitas, importantes en un sentido evolutivo ya que muchos de estos organismos son simbioses o parásitos (Hay, 1997), afectando positiva o negativamente la competencia de esta comunidad.

Paddack *et al.* (2006) basados en el impacto de tres grupos de peces herbívoros (Acanthuridae, Scaridae y Pomacentridae) sobre tres zonas diferentes de un arrecife, sugieren que la intensidad de pastoreo de estos grupos de peces es suficiente para controlar la expansión de algas pero no lo suficiente para excluirlas. En otro estudio experimental, utilizando grupos funcionales (forrajeros y jardineros), Ceccarelli *et al.* (2005a) mencionan que los forrajeros tienen cuantitativa y cualitativamente efectos distintos que los jardineros sobre la biota sésil. Al ser los forrajeros excluidos de la zona, la biomasa algal se incrementó en perjuicio del coral, sugiriendo que el impacto de los forrajeros es mayor, sin embargo, los jardineros mantienen la calidad de la

estructura de algas. La depredación de peces también influye significativamente en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Gilinsky, 1984). Edgar y Shaw (1995a) encontraron que la dieta principal de los peces que se alimentan de macroinvertebrados se basaba en crustáceos y en menor grado en moluscos y poliquetos, sugiriendo una fuerte dependencia de los peces sobre los crustáceos, lo cual trae consecuencias importantes de productividad y competencia en la comunidad íctica. La remoción de peces de arrecife por actividades pesqueras incrementa la abundancia de erizos, que aún siendo controladores de algas, si están en densidades importantes provocan altas tasas de bioerosión del coral (McClanahan *et al.*, 1999; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001; Brown-Saracino *et al.*, 2007), y disminuyen la complejidad estructural del arrecife (McClanahan y Kurtis, 1991). La dominancia de erizos sobre otras comunidades en el arrecife, marca la diferencia de un coral prístino a uno degradado (McClanahan, 1987). Sin embargo, la función benéfica de los erizos no se limita en controlar el crecimiento de las algas, sino que los aportes de nutrientes, como el amonio, a través de sus excretas, vuelve más productivas las zonas en las que se encuentran. William y Carpenter (1988) apuntan que las praderas de algas de las que se alimentan los erizos son de 2 a 10 veces más productivas. Los bivalvos cumplen con la misma función de abasto de nitrógeno al coral, además le brinda al coral protección en contra de depredadores (Shafir y Loya, 1983), al igual que los poliquetos, que entre otras funciones, mejoran la circulación del agua cerca del coral, previniéndolo de un posible blanqueamiento (Nakamura *et al.*, 2003) y removiendo los productos nocivos (Ben-Tzvi *et al.*, 2006). Los productos de desecho de los animales marinos sirven como fuentes de nitrógeno a organismos capaces de asimilarlo (Mokadi *et al.*, 1998), como la zooxantela que hospeda el coral, reciclando de esta manera la energía producida en el mismo coral.

3.3. Variaciones espacio-temporales

Los procesos ecológicos que ocurren a una escala local tienen una repercusión significativa sobre la abundancia a escalas geográficas mayores (Munday, 2002). Por ejemplo, la dispersión de larvas podría tener un efecto importante en la tasa de reclutamiento y por consiguiente en la abundancia en otras regiones, o en la mayoría de los casos en su vecindad inmediata (Sale y Douglas, 1984). Ault y Johnson (1998) analizaron la variación espacio-temporal de la estructura comunitaria de peces en 39 parches arrecifales con diferente grado de conectividad entre cada uno de ellos, y encontraron que sin importar el sedentarismo de las especies, la conectividad entre arrecifes es un factor que influye en los patrones de distribución y abundancia local,

modificados posteriormente por la migración, lo cual no es el único factor, como la señalaron Nanami y Nishihira (2003). En su estudio mencionan que hay mayor estabilidad en la composición de especies en hábitats continuos que en hábitats aislados, probablemente por factores como la competencia, depredación y selección de hábitat. En este sentido, la selección de hábitat puede condicionar las características de una población o comunidad, como lo sugiere Gust *et al.* (2001) quienes al cuantificar la abundancia y biomasa de la familia Scaridae, encontraron que la densidad es distinta en los diferentes hábitats del arrecife, con consecuencias en el crecimiento de los organismos y por consiguiente en la mortandad. El hábitat influye sobremano en la estructuración de la comunidad de peces (Halford *et al.*, 2004). Sin embargo, la explotación de los recursos asociados al arrecife coralino, principalmente peces y moluscos, ha venido en aumento desde hace miles de años en deterioro del número de taxa, riqueza y diversidad biológica en varias localidades (Fitzpatrick y Donaldson, 2007).

3.4. Degradación del coral

Son varios los autores que han tratado el tema de la degradación de los arrecifes de coral. Connell *et al.* (1997) mencionan que el tema ya había sido tratado siglos atrás por autores como Darwin, Thoreau y Clements. El mismo autor, con observaciones a lo largo de 30 años propone que las consecuencias de la degradación de los corales son múltiples y están en función del tipo y magnitud espacio-temporal de la perturbación, además de las condiciones físicas y biológicas de la localidad. En este sentido, un trabajo paleontológico realizado por Pandolfi *et al.* (2003), con registros de 14 regiones diferentes a lo largo del mundo, que comprende etapas anteriores a la aparición del hombre hasta la actualidad, concluye que hay una degradación cronológica en la cual los organismos mayores desaparecen antes que los pequeños. Jackson *et al.* (2001) observaron que las abundancias históricas de los consumidores mayores eran extraordinariamente superiores que en la actualidad, y resalta la importancia de la información histórica para aclarar causas, tasas de cambios ecológicos y su éxito en la restauración y manejo de estos recursos.

A escalas de tiempo menores, otra de las consecuencias de la degradación lo abordan Hughes (1994) y Hughes *et al.* (2003) quienes explican un cambio dramático de 50 a menos de 5% de cobertura de coral a una dominada por algas a partir de los años 70, debido a factores como huracanes, enfermedades y reducción del stock de peces herbívoros, resultado de la adición de

nutrientes y a la sobrepesca. Halford *et al.* (2004) mencionaron que la degradación del coral también se manifiesta en cambios dramáticos de la comunidad de peces. Esta magnitud de cambio en respuesta al cambio del hábitat ilustra la fuerte dependencia de los peces sobre el hábitat, su degradación puede ser el principal factor del declive de las poblaciones de peces (Feary *et al.*, 2007a), ya que los juveniles son altamente selectivos de un hábitat en particular durante su colonización (Holbrook *et al.*, 2002). Feary (2007) menciona que las especies generalistas son menos propensas que las especialistas a las perturbaciones ejercidas sobre el coral, por lo que estas especies pueden ser un buen indicador biológico de estrés del coral.

Algunos autores como Scheffer *et al.* (2001) afirman que perturbaciones severas o múltiples pueden traer cambios permanentes o a larga escala sobre las comunidades biológicas, conocidos como “cambio de fase” (Berumen y Pratchett, 2006). Halford *et al.* (2004) encontraron evidencia de resiliencia y recuperación de la comunidad de peces. Wilson *et al.* (2009) monitorearon a la comunidad íctica en diez parches arrecifales por más de once años, en los que a pesar de fuertes perturbaciones como blanqueamiento, tormentas e irrupciones de estrellas marinas, la complejidad del hábitat y la riqueza de la comunidad de peces, indistintamente se mantuvo en la mayoría de los arrecifes estudiados. Esto lleva a un replanteamiento sobre la crisis que ha subsistido en este ecosistema a lo largo de la historia. La incorporación de las actividades humanas y el entendimiento de la diversidad y composición de los grupos funcionales están fuertemente implicadas en la restauración de los arrecifes, en el manejo de las pesquerías y en el enfoque de las diferentes modalidades de las Áreas Marinas Protegidas (Bellwood, 2004). La protección de áreas biogeográficas incluyendo especies y al ambiente biofísico ofrece una aproximación para la conservación y manejo pesquero (Lubchenco *et al.*, 2003).

3.5. Reservas marinas

El impacto que juegan las reservas marinas es demostrado en un trabajo bibliográfico realizado por Halpern (2003), en el que evaluó 89 estudios, tomando en cuenta factores biológicos como la densidad, biomasa, talla y diversidad de los diferentes grupos funcionales (carnívoros, herbívoros, planctívoros, depredadores de invertebrados e invertebrados), y menciona que estos factores biológicos son significativamente más altos adentro que afuera de las reservas. Además el efecto de la reserva es directamente proporcional a su tamaño; áreas más grandes comprenden mayor número de hábitats, aumentando su complejidad y por lo tanto incluyendo más especies

(Neigel, 2003). Otro estudio similar lo hizo Gerber *et al.* (2003) en el cual evaluaron 34 modelos de reservas basados principalmente en el manejo pesquero, entendimiento científico, conservación, educación, recreación y turismo. Muy pocos modelos abordaron el factor de las cohortes poblacionales y de la dispersión de larvas, sugiriendo estudios más completos sobre configuraciones espaciales, de la interacción entre organismos y de los efectos de la concentración del esfuerzo pesquero en el hábitat. Sin embargo, concluye indicando que las reservas marinas juegan un papel importante en la protección de los recursos marinos en contra de la sobrepesca. Mora (2010) incorporó variantes socioeconómicas y ambientales al estatus biológico de la comunidad coralina del Caribe, afirmando que actividades humanas como la agricultura, el desarrollo costero, la pesca y el cambio climático han generado respuestas independientes en las diferentes comunidades biológicas de esta región. Otros autores como Bostford *et al.* (2003) cuestionan los logros de las reservas, debido principalmente a huecos en la comprensión de la biología de los organismos, por ejemplo en la dispersión, reclutamiento y en la discontinuidad de hábitats que son vitales en el ciclo biológico de las especies, así como resultado de presiones sociopolíticas (Bostford *et al.*, 1997). Estudios de genética poblacional (Palumbi, 2003; Planes *et al.*, 2009) apoyan los supuestos de que la dispersión de larvas es un factor vital en la sustentabilidad de las reservas marinas.

Callum *et al.* (2003) proponen diferentes criterios para que el diseño de las reservas marinas sea exitoso. Estos criterios tienen diferentes enfoques, que van de la protección del hábitat y procesos biológicos, hasta de la provisión de bienes y servicios, así como de amenazas de tipo natural y humana. Timko e Innes (2009) realizaron una evaluación sistemática de seis reservas exitosas y terminan haciendo una serie de recomendaciones para realizar un monitoreo ecológico integral de las áreas protegidas. Wilson *et al.* (2009) y Munday *et al.* (2009) tratan el tema del impacto del cambio climático y sus posibles consecuencias sobre los arrecifes de coral. Las reservas marinas no son la panacea, pero pueden mejorar las medidas de recuperación debido a alteraciones y a la sustentabilidad de los organismos que dependen de los corales (Mumby *et al.*, 2007).

3.6. Trabajos biológicos marinos del PNH

Las características biológicas generales del Parque Nacional Huatulco están descritas en el Programa de Manejo del Parque Nacional Huatulco, México (SEMARNAT, 2003). Las investigaciones biológicas realizadas hasta ahora para la región son pocas, sin embargo, se han ido robusteciendo a lo largo de estos años. Entre los primeros autores que describen la comunidad coralina fueron Mitchell-Arana (1994); Glynn y Leyte (1997); Reyes-Bonilla y López-Pérez, (1998). Investigaciones relacionadas a la estructura y características geomorfológicas de los arrecifes, se encuentra el trabajo de Leyte-Morales (2001), y de reclutamiento y dinámica de la comunidad de corales de López-Pérez *et al.* (2001 y 2007) y por López-Pérez y Hernández-Ballesteros (2004). Por su parte Alejandre-Samaniego (2010) y Fonseca-Gally (2010) determinaron la cobertura de las placas coralinas y su grado de deterioro por medio de sistemas de información geográfica para las bahías Riscalillo y San Agustín, respectivamente.

Allen y Robertson (1994) realizaron un trabajo único hasta la fecha, donde registraron las especies exclusivamente costeras y asociadas a los arrecifes, desde el Golfo de California hasta el Ecuador. Otros trabajos más específicos en el PNH acerca de la diversidad y abundancia íctica han sido realizados por Barrientos-Villalobos (2000); Ramos-Santiago (2004); Ramírez-Gutiérrez (2004); Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) y Juárez-Hernández (2008). Otro trabajo acerca de la distribución de larvas de peces en toda la costa del PNH fue hecho por Acosta-Garay (2006).

Respecto a otros trabajos realizados en el PNH, está el de León y González (1993) sobre la comunidad de microalgas del estado de Oaxaca; González-Resendiz (2008) sobre la estructura comunitaria de la comunidad de macroalgas de los arrecifes; Benítez-Villalobos (2001) quien hace una comparación de la comunidad de equinodermos asociados a los arrecifes de dos localidades distintas de las Bahías de Huatulco y Bautista-Guerrero (2006) sobre las esponjas perforadoras en los sistemas arrecifales de las bahías.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

- Determinar la influencia de los diferentes componentes bióticos, abióticos y áreas deterioradas del arrecife coralino sobre la comunidad de peces para las diferentes épocas del año, lluvias y secas, en la Bahía San Agustín, Huatulco, Oaxaca.

4.2. Objetivos particulares

- Determinar la distribución y abundancia coralina.
- Determinar la complejidad estructural del hábitat.
- Caracterizar la comunidad de peces, espacial y temporalmente.
- Determinar las asociaciones ictiofaunísticas de acuerdo a la estructura del hábitat.
- Determinar el estado de la comunidad íctica con relación al estado ecológico de la placa arrecifal.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Por iniciativa del gobierno mexicano, en los años 70 se empezaron a promover regiones de la república que por sus características naturales, culturales y paisajísticas, tuvieran el potencial de desarrollo turístico, con el objetivo de combatir las condiciones de rezago y marginalidad de la población de esas regiones. Dentro de ellas surge Huatulco, y por decreto presidencial se expropiaron los bienes comunales del municipio en 1984, comenzando el mismo año la construcción del Desarrollo Turístico Bahías de Huatulco, bajo la jurisdicción del FONATUR. Junto con la construcción del desarrollo turístico se incrementó la inmigración y la demanda de terrenos urbanos, cambiando radicalmente el paisaje de la región. Motivados por ello, la sociedad civil promueve la creación del Parque Nacional Huatulco, lo cual es respaldado por el INE y FONATUR, otorgándole la categoría de Área Natural Protegida en 1998.

5.1. *Clima*

El clima de la región es predominantemente cálido subhúmedo con lluvias en verano A_w mayor a 90% (Köppen modificado por García, 1973), y temperaturas que van de 14° C en enero a 38°C en mayo (Luna-Vargas, 1993). La intensidad lumínica casi constante, con oscilaciones menores a 5°C y días soleados la mayor parte del año (SEMARNAT, 2003). Su régimen pluvial es de tipo torrencial y de corta duración con una precipitación media anual entre 1,000 y 1,500 mm de junio a octubre, y una canícula de julio a agosto, en donde el riesgo a incendios es alto (SEMARNAT, 2003). Estas características son determinadas principalmente por la Zona de Convergencia Intertropical, los vientos provenientes del norte (alisios), además de tormentas tropicales, y a periodos de tiempo mayores por el Niño (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

5.2. *Hidrología*

Huatulco se encuentra conformado por una serie de cuencas separadas y autónomas de la red general de drenaje. Su régimen hidrológico está conformado por redes de drenaje dendrítico y subdendrítico bien desarrollados, aunque la infiltración es muy baja, lo que vuelve a los suelos muy susceptibles a la erosión. Las cuencas cuentan con ríos anteriormente perennes, que conecta a las regiones altas de la sierra con las bajas, por lo que juegan un papel de gran importancia en el flujo de energía. También se encuentran arroyos y lagunas intermitentes, así como una laguna

salobre. El volumen mínimo de escurrimiento mensual se presenta en abril con 18.5 millones de m³, mientras que en septiembre se reporta el máximo con 250.2 millones de m³ (SEMARNAT, 2003).

5.3. Oceanografía

Las mareas que se presentan son mixtas con dominancia semidiurna y la altura promedio de las olas oscila entre 0.3 a 2.4 m (SEMARNAT, 2003). Las corrientes son débiles y variables, con una dirección predominante hacia el sureste durante el invierno, y hacia el noreste en verano, dominadas por los desplazamientos latitudinales de los vientos Alisios y La Zona de Convergencia Intertropical (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). De acuerdo a Wyrcki (1967), durante el verano y otoño la Corriente Costera de Costa Rica llega al Golfo de Tehuantepec con aguas superficiales de temperatura mayor a 25° C y una salinidad menor a los 34.00 ppm, mientras que en invierno y primavera la Corriente de California es predominante con temperaturas que oscilan entre 12 y 18° C, y una salinidad menor a 34 ppm.

Por otro lado, los vientos del norte provenientes de Norteamérica, corren sobre el Golfo de México, durante los meses de octubre a abril, atravesando el Istmo de Tehuantepec en donde adquieren una gran fuerza (llamados tehuanos) debido a las características orográficas de la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas. Estos desembocan sobre el Golfo de Tehuantepec induciendo a la vez una surgencia y una circulación horizontal (Gallegos-García y Barberán Falcón, 1998), la cual emerge con una temperatura superficial entre 17 y 22 ° C, provocando una diferencia de temperatura de 10° C (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998), lo que genera una capa de mezcla y una termoclina muy somera (Wyrcki, 1967), al igual que una oxiclina, permitiendo buen intercambio entre el agua profunda y superficial, concentrando gran cantidad de nutrientes (Vázquez-Gutiérrez *et al.*, 1998). Este fenómeno sustenta una alta productividad marina (Molina-Cruz y Martínez-López, 1994).

La parte marina del PNH cuenta con un área aproximada de 5, 516.00 ha, cuyo paisaje es dominado principalmente por bahías, acantilados y escarpes rocosos que llegan hasta la franja marina formando morros o bajos, sobre los que se desarrollan 17 especies de corales hermatípicos (Leyte-Morales, 2001), dentro de las cuales domina el género *Pocillopora*. Estas 17 especies forman 18 comunidades coralinas a lo largo del parque a una profundidad promedio de

10 m, cubriendo un área total de 49.5 ha, lo que representa el 1% del área marina del PNH. Por su cercanía a la costa se les considera arrecifes de tipo bordeante o de franja (SEMARNAT 2003), y su edad oscila entre los 200 y 1200 años (Cortés *et al.*, 1994). Dentro de estas comunidades coralinas sobresale por sus dimensiones la Bahía San Agustín, la cual abarca 20 % de la cobertura total coralina de todo el parque (SEMARNAT, 2003).

5.4. Bahía San Agustín

La Bahía San Agustín se localiza entre los paralelos 15° 41' 00'', 15° 41' 32'' de latitud norte y 96° 13' 36'', 96° 14' 19'' de latitud oeste, y se encuentra hacia el extremo suroeste del PNH (Figura 1), de la cual solo la parte marina está incluida dentro del parque. Existen dos playas, la de San Agustín y la de Cacalutilla, formando ambas a la Bahía San Agustín. Están protegidas por islas rocosas con farallones entre los que sobresale la Isla San Agustín. Existen dos zonas agrícolas cercanas a la bahía: la de Coyula y la de el Arenal, esta última irrigada por los ríos San Agustín y el Coyote (Luna-Vargas, 1993). La comunidad está conformada por 66 viviendas permanentes, habitadas por 261 personas. El grueso poblacional es menor de 35 años de edad (<http://www.inegi.org.mx/inegi/>), dedicados principalmente a las actividades turísticas y pesqueras. La población cuenta con luz y carecen de agua potable y alcantarillado.

La playa tiene aproximadamente 1,500 metros de longitud y su anchura varía de 20 a 80 metros. La arena es fina y blanca, con pendiente suave. El parche arrecifal mide 201 m de ancho y 131 m de largo (Leyte-Morales, 1995), cubriendo un área aproximada de 2,7 ha (Gally-Fonseca, 2010). La comunidad coralina se encuentra dominada por *Pocillopora damicornis* (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004; Gally-Fonseca, 2010). Se tienen registradas dentro de la bahía un total de 64 especies de algas, comprendidas en tres divisiones principalmente: Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta (González-Resendiz, 2008). Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007) registraron un total de 65 especies de peces comprendidas en 46 géneros y 29 familias, dominadas principalmente por las especies de las familias *Pomacentridae*, *Labridae*, *Acanthuridae* y *Tetraodontidae*. Hay un registro de 7 especies de esponjas pertenecientes a 5 géneros, las cuales son más abundantes en la zona periférica del arrecife donde hay mayor disponibilidad de sustrato de coral muerto (Bautista-Guerrero, 2006).

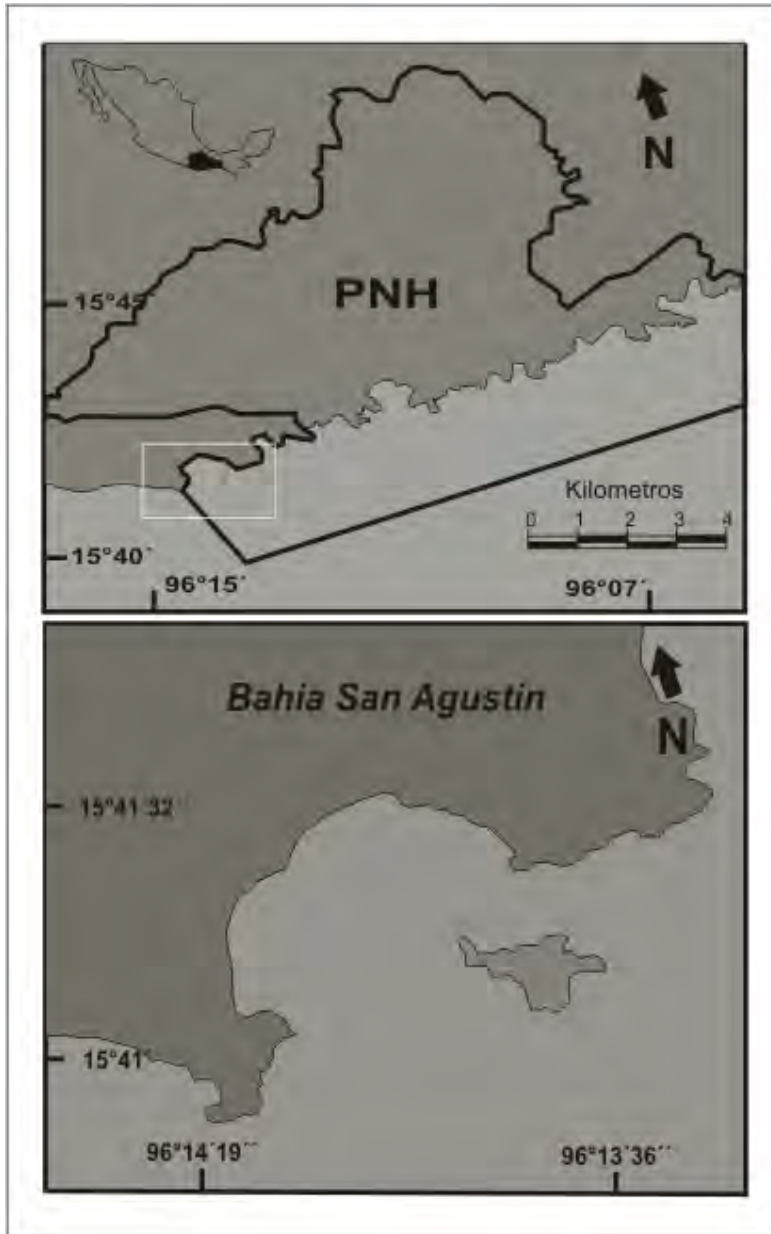


Figura. 1. Parque Nacional Huatulco (PNH) y Bahía San Agustín, Huatulco, Oaxaca.

6. MÉTODO

Se realizó una salida prospectiva a la Bahía San Agustín para determinar los diferentes ambientes de la bahía, así como las condiciones actuales en las que se encuentra, y determinar los métodos pertinentes a seguir. Con la ayuda de un GPS se determinó el tamaño, ubicación, y los diferentes tipos de sustrato del sistema. Con esta información se elaboró un mapa de los diferentes ambientes para determinar la técnica de muestreo empleada, así como el número, tamaño y ubicación de los transectos. Estos fueron ubicados en los diferentes ambientes, y las coordenadas de cada uno fueron registradas, evitando confusión en su colocación en las diferentes visitas. La técnica de muestreo empleada fue la misma para los diferentes ambientes. Los transectos (T) tuvieron una longitud de 10 m de largo, y se ubicaron de la siguiente manera: T1 y T4 (Zona I) correspondieron a la planicie arrecifal, el T2 y T3 (Zona II) al ambiente coral-roca, los T5 y T8 (Zona III) correspondieron al ambiente de coral degradado con cobertura de algas y escombros y los T6 y T7 (Zona IV) al ambiente con pendiente arrecifal y (Figuras 2a y 2b).

Posteriormente se realizaron visitas de muestreo repartidas a lo largo de cada año con el fin de completar un ciclo anual y obtener la información necesaria correspondiente a las diferentes épocas climáticas de la región, lluvias y secas, con el objeto de observar la variabilidad espacio-temporal de la comunidad de peces. Las salidas de campo se realizaron a partir del año 2003 al 2010.

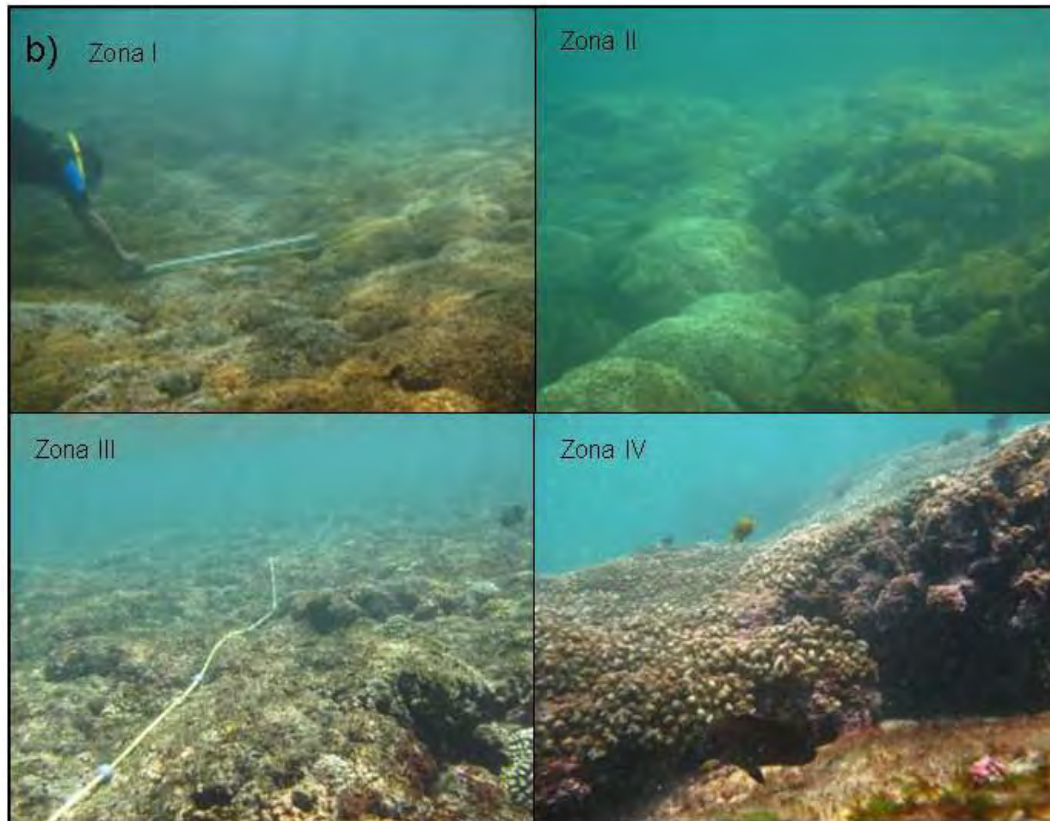
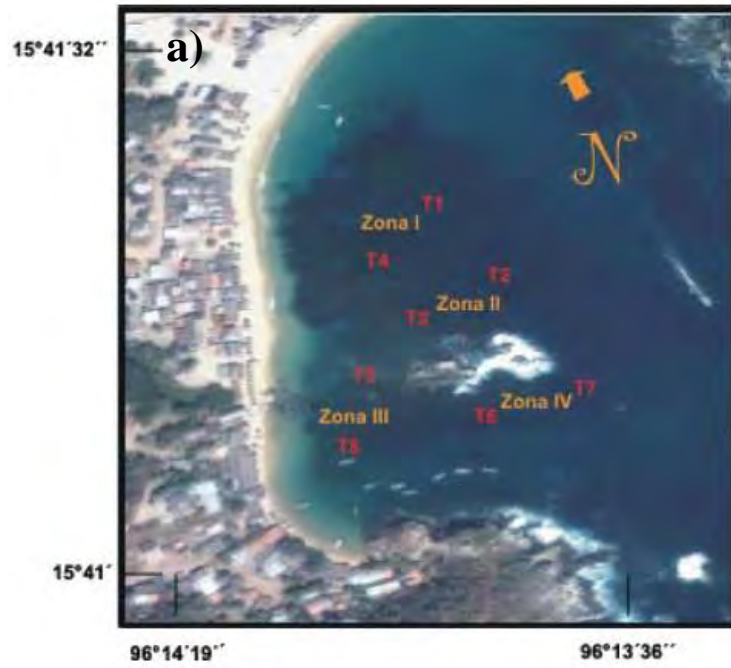


Figura 2: a) Ubicación de los transectos, y b) Características de la complejidad estructural del sustrato

6.1. Complejidad del sustrato

En cada uno de los transectos se realizaron las siguientes observaciones:

- **Porcentaje de cobertura de coral y diversidad del sustrato.** Los porcentajes de cobertura coralina se obtuvieron con base en el trabajo realizado por Fonseca-Gally (2010), donde se propone una técnica utilizando fotografías digitales georeferenciadas y analizadas con el software ArgGis 9.3. Con este software se elaboraron mapas de Voronoi con los diferentes tipos de cobertura de la placa arrecifal, con el fin de tener una representación gráfica de la distribución de los atributos del hábitat.
- **Formas de crecimiento de coral.** (Cortés y Guzmán, 1998; López-Pérez *et al.*, 2007).
- **Rugosidad o complejidad estructural.** El índice de complejidad estructural (ICE) es una técnica que fue utilizada por McCormick (1994) y diseñado por Risk (1972). Consiste en obtener una relación entre el contorno del sustrato y una longitud estándar. El transecto de 10 m se colocó siguiendo lo mejor posible el contorno del sustrato, la distancia que se obtuvo se dividió entre la longitud estándar de 10 m. Esta relación da un valor entre 0 y 1 en el que 0 indica una máxima complejidad del sustrato y 1 la mínima.
- **Número y diámetro de los huecos.** Se hizo el conteo del número de huecos dentro del área muestreada, y se obtuvieron las dimensiones de cada uno por medio de una regla de 1 m de largo. De acuerdo a lo propuesto por Roberts y Ormond (1987) se clasificaron de acuerdo a sus dimensiones: 1-20; 21-40; 41-50; 51-70 y >70 cm
- **Macroinvertebrados:** Los organismos fueron registrados a nivel de grupo y se contabilizó el número de individuos a lo largo de cada transecto.

Paralelamente a esto, en cada uno de los transectos se registraron los parámetros físico-químicos del sistema como temperatura (°C) y pH.

Con las especies de coral registradas se elaboró un listado sistemático de acuerdo a Myers (2008) (ANEXO I).

6.2. Selección de las variables ambientales.

Para la identificación de las variables ambientales más apropiadas que mejor describieran las características de la comunidad de peces, se realizó una matriz con los coeficientes de correlación de Spearman, con el fin de identificar colinealidad entre las variables ya que restan precisión a pruebas de significancia posteriores (Berger *et al.*, 2006). Posteriormente a la identificación de estas variables se aplicaron técnicas de clasificación y ordenamiento multivariado como el análisis de conglomerado, cluster (dendrograma), y de escalamiento multidimensional (EMD), respectivamente, por medio de matrices de similitud de Bray-Curtis, con el objeto de corroborar las relaciones entre las variables ambientales de acuerdo a Clarke y Ainsworth (1993) y Berger *et al.* (2006).

6.3. Muestreo de la ictiofauna

Se utilizó la técnica de censos visuales, la cual ha sido descrita y utilizada comúnmente por autores como Sale (1997) y Samoilys y Carlos (2000) entre otros. Aunque esta técnica presenta inconvenientes y desventajas, como una identificación errónea de las especies y una estimación de las densidades imprecisa (Sale, 1980; Brock, 1982; Sale y Sharp, 1983; Buckley y Hueckel, 1989; Greene y Alevizon, 1989; Elorduy-Garay y Jiménez-Gutiérrez, 2000), es la menos nociva. Con la ayuda de equipo de snorkel, y sobre una hoja de campo de papel polypap, se registraron las especies, número de individuos por especies, y observaciones generales, considerando lo propuesto por Sale y Douglas (1981). Se colocaron dos buzos en un extremo a cada lado del transecto, y se consideró un campo de visión de 2.5 m de distancia a cada lado de los buzos, cubriendo un área total de 100 m². Se realizó el recorrido hacia el otro extremo del transecto

registrando las especies, y otro recorrido de regreso hacia el punto de partida para buscar entre los recovecos a las especies crípticas, todo esto en un intervalo de 5 minutos. Todos los muestreos fueron hechos siempre por las mismas personas para minimizar errores de identificación (Brock, 1982; Buckley y Hueckel, 1989; Sale, 1980).

Todas las especies censadas fueron identificadas taxonómicamente de acuerdo a la literatura especializada (Allen y Robertson, 1998; Amezcua-Linares, 1996; Fischer *et al.*, 1995). Con las especies registradas se elaboró un listado taxonómico de acuerdo a Nelson (1994) (ANEXO II).

6.4. Análisis general de datos

A partir de los datos obtenidos de las comunidades estudiadas se elaboraron matrices para realizar los análisis conducentes a la interpretación de los datos, para ser expresados en forma de gráficos de acuerdo a los datos obtenidos. Posteriormente se realizó un análisis de la diversidad, riqueza y equidad de especies con los índices ecológicos correspondientes.

6.4.1. Índices de diversidad

Para obtener los diferentes índices comunitarios, se utilizó el paquete PAST 1.6, obteniéndose los siguientes índices:

Índice de riqueza de especies (D) de Margalef (1958) con la expresión:

$$D = \frac{S - 1}{\log(N)}$$

Este índice se basa en la relación entre el número total de especies en una comunidad S y el número total de individuos observados N.

Índice de Shannon y Wiener (1963), de acuerdo a la expresión:

$$H'_n = -\sum p_i \ln p_i$$

En donde N es el número de individuos observados y p_i es la proporción de individuos encontrados en la especie i .

Índice de equitatividad (J') de Pielou (1975, 1977), con:

$$J' = \frac{H'}{\log(S)} = \frac{H'}{H'_{max}}$$

En donde H' corresponde a la diversidad obtenida en el muestreo y H'_{max} es relativa al valor máximo que puede obtener cuando todas las especies en las muestras están perfectamente uniformes con un individuo por especie.

6.4.2. Análisis estadístico

Para la aplicación de los análisis estadísticos correspondientes fue necesaria la comprobación de la normalidad de los datos por medio del método de Kolmogorov-Smirnov y el de homosedasticidad de varianzas, para el que se aplicó la prueba de Levene. Cuando los datos cumplieron con ambos supuestos se realizó la prueba t-Student para datos pareados, con el fin de comparar la existencia de diferencias significativas entre los índices ecológicos de la comunidad de peces y las dos épocas climáticas de la región, secas y lluvias. La prueba t-Student para varianzas iguales de acuerdo a Zar (1984) se basa en las siguientes expresiones:

$$t = \frac{\bar{d}}{S_{\bar{d}}}$$

En donde \bar{d} es el promedio de la diferencia entre las dos muestras, secas y lluvias, y $S_{\bar{d}}$ es la desviación estándar.

Y los grados de libertad asociados, se definen por la siguiente ecuación:

$$V = n - 1$$

En donde n es el número de pares de datos de la muestra (Zar, 1984).

La prueba de hipótesis queda determinada de la siguiente forma:

H_0 = Los índices ecológicos son los mismos en ambas épocas, secas y lluvias ($\mu_1 = \mu_2$).

H_a = Los índices ecológicos son diferente en ambas épocas, secas y lluvias ($\mu_1 \neq \mu_2$).

Bajo los mismos supuestos, se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para poder descubrir diferencias significativas entre los índices ecológicos y las diferentes variables espacio-temporales, como fueron los diferentes años de muestreo, los transectos y las zonas propuestas, para los cuales se utilizó el paquete estadísticos Statistica versión 7.

6.4.3. Variación espacio-temporal

Para conocer a las especies que más contribuyen a las diferencias o similitudes entre las épocas climáticas y entre las diferentes zonas de la placa arrecifal se realizó el análisis de porcentaje de similitud, SIMPER, propuesto por Clarke y Ainsworth (1993), con el software PRIMER versión 5. Este análisis se basa en los coeficientes de disimilitud de Bray-Curtis entre dos muestras. Su expresión matemática es:

$$\delta_{jk} = \sum_{i=1}^p \delta_{jk}(i)$$
$$\delta_{jk}(i) = \frac{100|y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_{i=j}^p (y_{ij} + y_{ik})}$$

En donde y_{ij} es el número de individuos de cada una de las especies en cada uno de las muestras, j , y p es el número de especies, en cada una de las épocas climáticas o zonas, según

el caso. Promediando la disimilitud de Bray-Curtis (δ_{jk}) entre la suma de todos los pares posibles (i como primer grupo y j como segundo) que se forman, se obtiene el promedio de disimilitud total entre estos dos. De esta misma manera también se obtiene la contribución para cada una de las especies, $\delta_{jk}(i)$, la cual es posible medir con la desviación estándar. Por ejemplo, si la contribución de cada especie, $\overline{\delta}_i$, es grande y la desviación estándar pequeña ($\overline{\delta}_i / DE\overline{\delta}_i = \text{grande}$) contribuye a una mayor disimilitud entre las diferentes épocas y/o zonas, y entre las mismas especies.

6.4.4. Relación espacio-temporal de la comunidad de peces.

Por medio del análisis no paramétrico de escalamiento multidimensional (EMD) se realizó el ordenamiento de cada una de los transectos y zonas de la placa arrecifal en función de las épocas climáticas, tomando como base la abundancia de las especies. Éste es un método gráfico que permite observar las relaciones dentro de una comunidad. El objetivo de este método es detectar dimensiones que expliquen las similitudes o diferencias entre los elementos que se están analizando. Parte de una matriz de similitud definida, a manera de hacer resaltar los rasgos de interés de la comunidad biológica. En este caso la matriz utilizada fue la de similitud de Bray-Curtis, ya que estandariza valores extremos, equilibrando las diferencias entre especies dominantes y raras, permitiendo visualizar patrones de la comunidad de estudio (Clarke y Ainsworth, 1993). Los elementos distantes entre sí, serán más disímiles, y de lo contrario, la cercanía entre ellos denota mayor similitud, a lo que se le llama “Escalamiento Multidimensional no Métrico” (EMD) (Legendre y Legendre, 2000).

Debido a que las dimensiones de este análisis pueden ser manipuladas al criterio del usuario, la manera de evaluar las distancias entre los elementos es por medio de una prueba de bondad de ajuste, conocida como “Stress”, la cual es una prueba de regresión monótona que utiliza mínimos cuadrados (Legendre y Legendre, 2000), maximizando la relación lineal entre la matriz reproducida con la matriz de similitud. Un valor de estrés bajo indica un mejor ajuste entre la matriz reproducida con la matriz observada.

6.4.5. Relación de las variables ambientales con la comunidad de peces.

Por medio del software PRIMER 5 se realizó el método BIOENV, propuesto por Clarke y Ainsworth (1993), con el que se identificaron las variables ambientales más importantes que estructuran la comunidad de peces. Este método se basa en la correlación de dos matrices; una de similitud de Bray-Curtis para la comunidad biológica y otra de distancia Euclidiana para las variables ambientales. Al contrastar variables biológicas con ambientales, se elige la combinación de variables ambientales que mejor ajustan ambas configuraciones. La ventaja de tener dos matrices diferentes es la de conservar rasgos importantes de la comunidad biológica, ya que mantiene las relaciones de similitud (Figura. 3). La justificación de este método sobre los Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) es que muchas especies se relacionan tanto monotónica como no monotónicamente (unimodal) a los gradientes ambientales, y los métodos canónicos lo hacen por medio de correlaciones lineales, lo que los hace inapropiados para estos fines. Su procedimiento es el siguiente:

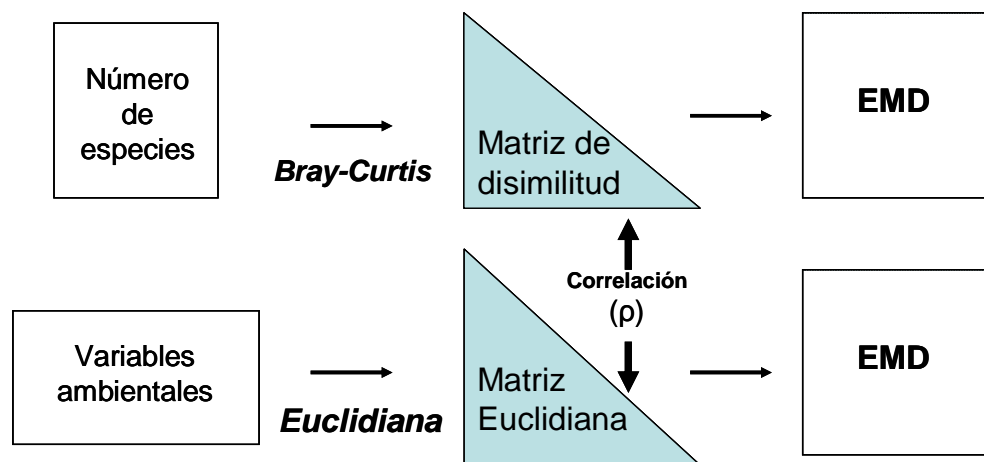


Figura 3. Diagrama del procedimiento BIOENV (Clarke y Ainsworth, 1993).

Para medir el mejor grado de correlación entre la combinación de las variables se obtiene por medio de un coeficiente llamado *grado de correlación armónico*, alternativo al coeficiente de Spearman:

$$\rho_w = 1 - c \sum_{i=1}^N \frac{(r_i - s_i)^2}{(r_i - s_i)}$$

Dónde:

C: Es elegido convencionalmente, y toma valores de -1 a 1

$r_i; i = 1, \dots, N$

$s_i; i = 1, \dots, N.$

ρ puede tomar valores de -1 a 1, expresando una total oposición o similitud entre los dos grupos de variables. Un valor alrededor de cero mostrará que la relación entre las variables es azarosa.

Posteriormente al análisis BIOENV se aplicó un análisis de regresión lineal múltiple (RLM), utilizando el método “Forward Stepwise”, para conocer cual de las variables ambientales seleccionadas tiene una mayor influencia con los índices ecológicos de la comunidad de peces. Para ello fue necesario las evaluaciones de colinealidad, de normalidad y homoscedasticidad, con la ayuda del software Statistica 7.

6.4.6. Relación del sustrato con la comunidad de peces

El método elegido para conocer las variables estructurales del sustrato que mejor se relacionan con la comunidad de peces, fue el Análisis de Correspondencia (AC). Es un método de ordenación, análogo a las tablas de contingencia, pero que construye un diagrama cartesiano, en el que asocia variables categóricas como numéricas. A partir de la matriz de contingencia se construye el sistema de coordenadas entre las filas (Y) y columnas (X) de la matriz. La relación de distancia entre los puntos del gráfico cartesiano representa el grado de asociación que hay entre ellos. A esta distancia se les conoce como *propiedad de equivalencia distribucional*; afirmando que si dos filas y/o columnas son proporcionales, su amalgamamiento no afectará las distancias entre las columnas y/o filas. El nivel de asociación entre las variables se establece por medio de la χ^2 de Pearson, la cual establece:

H₀ = Columnas y filas (X e Y) son independientes

H_a = Columnas y filas (X e Y) son dependientes.

<http://www.5campus.com/leccion/correspondencia>

Posterior a ello se aplicó una descomposición de valores singulares, a partir de los cuales se obtendrán los eigenvalores y eigenvectores que serán graficados en el diagrama cartesiano (Legendre y Legendre, 2000).

Su interpretación se realiza por medio de la inercia total, la cual mide el grado de dependencia entre las variables X e Y. A partir de ellas se obtienen las proporciones de inercia explicada, que ayuda a calibrar la importancia de las dimensiones así como las proporciones de inercia acumulada, que ayudan a discernir el número de dimensiones necesarias. Las contribuciones totales miden la importancia de cada una de las variables analizadas en la construcción de los ejes factoriales, y las contribuciones relativas miden la importancia de cada factor para explicar la posición de las variables dentro del diagrama cartesiano.

<http://www.5campus.com/leccion/correspondencia>

7. RESULTADOS

7.1. Distribución y abundancia de la comunidad coralina

De acuerdo a Fonseca-Gally (2010) la placa arrecifal está constituida por seis especies de coral: *Pocillopora capitata*, *P. darmicornis*, *P. meandrina*, *P. verrucosa*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*, de las cuales *P. darmicornis* es la especie dominante, cubriendo 75% del total de la placa coralina, seguida de *P. verrucosa* con 13.62%, y el resto por las otras cuatro especies.

Los porcentajes de cobertura obtenidos por el mismo autor indican que 34.02% del coral se encuentra en buen estado de conservación, 27.40% de la placa está erosionado, 24.72% de la superficie arrecifal está cubierto por algas, mientras que 13.84% está muerto (Figura 4).

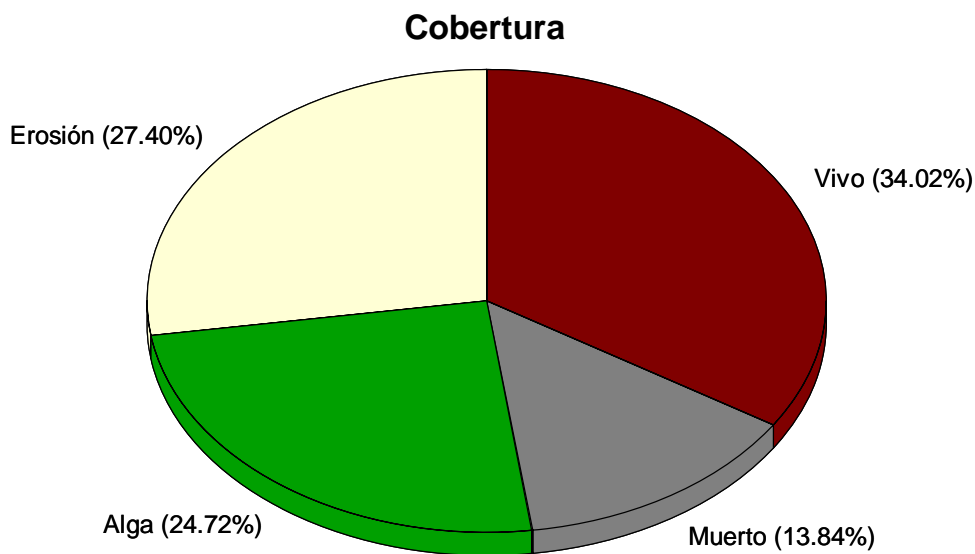


Figura 4. Porcentajes de cobertura de los componentes del sustrato de la placa arrecifal de la Bahía San Agustín.

Respecto a la distribución de los diferentes tipos de cobertura, se observó que la mayor concentración de tejido coralino vivo se encontró en la periferia de la placa arrecifal, mientras que el coral muerto lo fue en la parte oeste del arrecife. Esta zona es fuertemente influenciada por los turistas y por la marea, ya que en bajamar esta parte del arrecife queda expuesta a la intemperie por periodos diurnos prolongados. La zona de coral muerto coincidió con las mayores concentraciones de alga. La parte central del arrecife mostró una combinación de coral vivo, erosionado y alga (Figura 5).

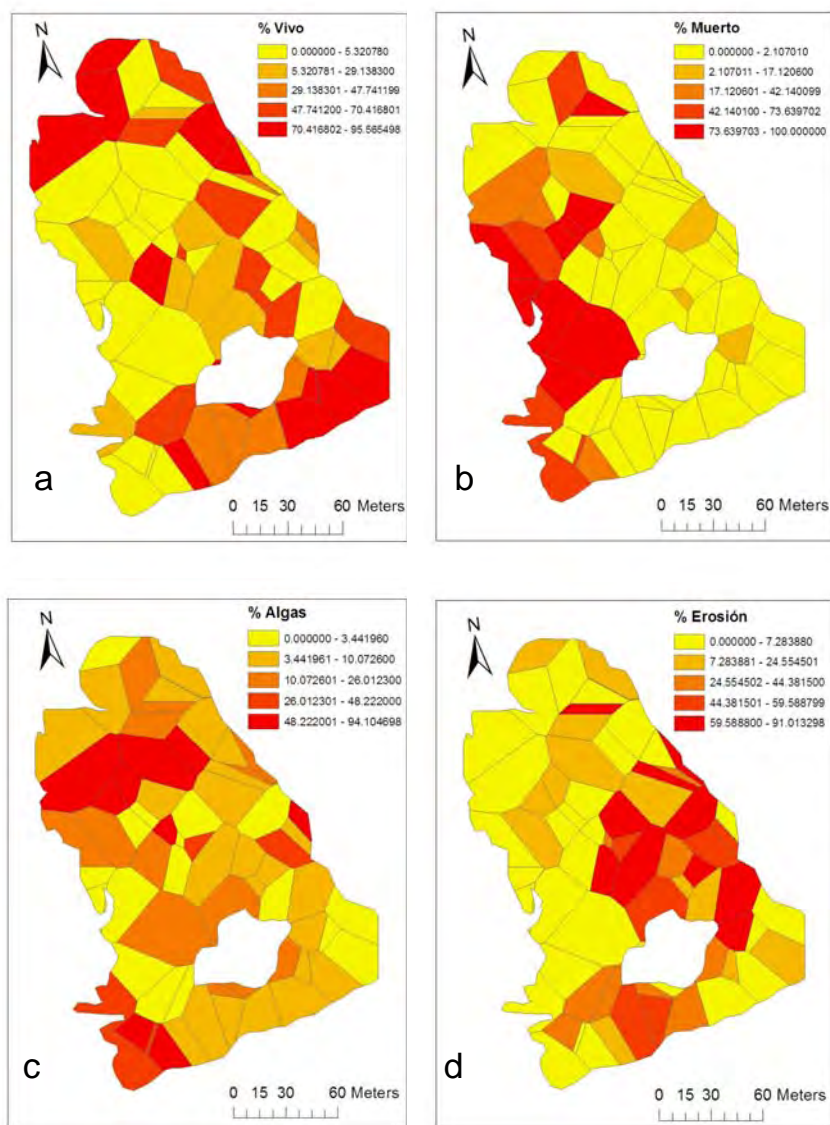


Figura 5. Porcentajes de cobertura de los diferentes tipos de hábitat de la placa arrecifal de la Bahía San Agustín.

1.2. Complejidad estructural del hábitat

La forma de crecimiento del coral es prácticamente ramificada (Cortés *et al.*, 1994 y López-Pérez *et al.*, 2007) en su totalidad, y la complejidad estructural del arrecife resultó ser muy escasa (0.8687 ± 0.0729) (Tabla I, Figura 6a), por lo que se decidió excluir a estas dos variables ambientales de los análisis posteriores.

Tabla I. Índice de complejidad estructural (ICE) de la placa arrecifal.

	Zona I		Zona II		Zona III		Zona IV		
	T1	T4	T2	T3	T5	T8	T6	T7	Prom / Desv. Estd.
ICE	0.8	0.8	0.9	0.75	0.9	1	0.9	0.9	0.8687 / 0.0729

Con respecto al número de huecos, se registró un total de 91, de los cuales la mayoría tuvieron un diámetro superior a los 41 cm, además de ser escasos en la Zona III. El resto de las demás zonas presentaron un número similar, notándose una ligera mayoría dentro de la Zona I (Tabla II, Figura 6b).

Tabla II. Número de huecos de acuerdo a su diámetro para cada transecto de la placa arrecifal.

Número de huecos									
	Zona I		Zona II		Zona III		Zona IV		
Diámetro (cm)	T1	T4	T2	T3	T5	T8	T6	T7	Total
1 a 20	4	2	1	0	0	0	0	2	9
21 a 40	5	1	3	3	0	0	2	7	21
41 a 50	3	2	0	4	1	0	1	3	14
51 a 70	2	6	5	0	2	0	3	0	18
> 70	2	7	2	6	1	0	8	3	29
Total	16	18	11	13	4	0	14	15	91

En cuanto a los invertebrados, los poliquetos fueron el grupo dominante, registrándose el mayor número de ellos en la Zona II (Tabla III, Figura 6c). En cuanto a la variación estacional para la época de secas el promedio fue de 38.75 ± 15.99 , mientras que para la época de lluvias el

promedio registrado fue 31.37 ± 13.00 . Para ambas épocas del año se observó gran similitud (Figura 7), sin mostrar diferencias significativas entre ellas ($t=0.3576$; $gl=14$; $p=0.0725$).

Tabla III. Número de organismos invertebrados para cada transecto de la placa arrecifal.

Número de organismos									
	Zona I		Zona II		Zona III		Zona IV		
Invertebrados	T1	T4	T2	T3	T5	T8	T6	T7	Total
Erizos	1	3	1	0	9	0	4	5	23
Cangrejos	2	16	0	1	0	0	3	4	26
Poliquetos	60	69	229	97	156	0	84	90	785
Total	63	88	230	98	165	0	91	99	834

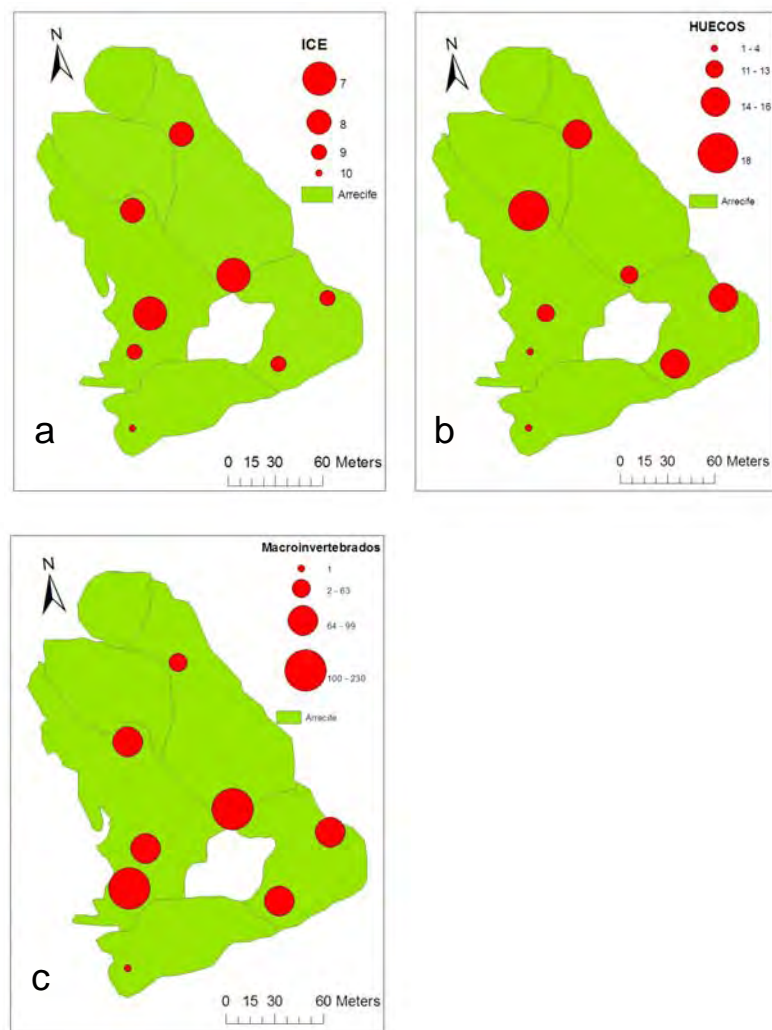


Figura 6. Componentes del sustrato: a) ICE (Índice de complejidad estructural); b) Número de huecos y c) Macroinvertebrados.

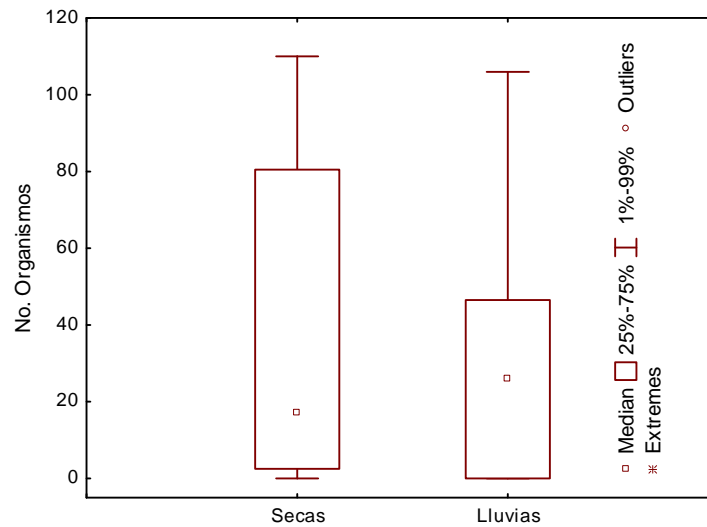


Figura 7. Variación temporal entre la época de secas y lluvias del número de invertebrados

7.3. Variables ambientales

El análisis de correlación de Spearman entre pares de variables, indicó las que presentaron colinealidad y que son susceptibles a ser omitidas ya que pueden reducir la precisión de estimaciones posteriores (Booth *et al.*, 1994) (Tabla IV). El mayor número de correlaciones significativa se obtuvieron entre las distintas categorías de huecos, además del pH con la cobertura de coral muerto, con alga, y algunas categorías de huecos. Otras colinealidades se dieron entre los invertebrados con el coral vivo y muerto, además de las coberturas entre coral vivo con el erosionado, y el coral muerto con el alga.

Tablas IV. Correlaciones entre los pares de las diferentes variables ambientales, por medio del análisis de Spearman: (ρ) es el coeficiente de correlación; (p) es la probabilidad y en gris aparecen las variables con una colinealidad significativa.

Vivo												
Muerto	$\rho = 0.00$ $p = 1$											
Alga	$\rho = 0.000$ $p = 1$	$\rho = 0.9552$ $p = 0.045$										
Erosión	$\rho = -0.8272$ $p = 0.20$	$\rho = 0.5986$ $p = 0.401$	$\rho = 0.40$ $p = 0.60$									
1 a 20	$\rho = 0.40$ $p = 0.60$	$\rho = -0.2091$ $p = 0.791$	$\rho = -0.1586$ $p = 0.841$	$\rho = 0.006$ $p = 0.994$								
21 - 40	$\rho = 0.3162$ $p = 0.6837$	$\rho = 0.7365$ $p = 0.264$	$\rho = 0.6345$ $p = 0.366$	$\rho = 0.2669$ $p = 0.733$	$\rho = 0.4281$ $p = 0.572$							
41 - 50	$\rho = 0.6324$ $p = 0.3675$	$\rho = -0.31$ $p = 0.746$	$\rho = 0.31$ $p = 0.6837$	$\rho = -0.1138$ $p = 0.886$	$\rho = 0.9486$ $p = 0.0513$	$\rho = 0.50$ $p = 0.50$						
51 - 70	$\rho = 0.8147$ $p = 0.185$	$\rho = -0.3753$ $p = 0.625$	$\rho = -0.4468$ $p = 0.553$	$\rho = -0.446$ $p = 0.554$	$\rho = 0.8862$ $p = 0.114$	$\rho = 0.3504$ $p = 0.650$	$\rho = 0.9486$ $p = 0.051$					
> 70	$\rho = 0.20$ $p = 0.660$	$\rho = 0.6347$ $p = 0.365$	$\rho = 0.5363$ $p = 0.464$	$\rho = 0.2054$ $p = 0.795$	$\rho = 0.80$ $p = 0.20$	$\rho = 0.9897^*$ $p = 0.010$	$\rho = 0.6324$ $p = 0.3675$	$\rho = 0.478$ $p = 0.522$				
Invert.	$\rho = 0.5554$ $p = 0.445$	$\rho = 0.80$ $p = 0.20$	$\rho = -0.80$ $p = 0.20$	$\rho = -0.20$ $p = 0.80$	$\rho = -0.3999$ $p = 0.600$	$\rho = 0.2262$ $p = 0.774$	$\rho = 0.181$ $p = 0.6837$	$\rho = -0.20$ $p = 0.997$	$\rho = 0.00$ $p = 1$			
T °C	$\rho = -0.4754$ $p = 0.525$	$\rho = 0.77$ $p = 0.2254$	$\rho = 0.77$ $p = 0.2254$	$\rho = 0.1447$ $p = 0.855$	$\rho = -0.7745$ $p = 0.2254$	$\rho = 0.00$ $p = 1$	$\rho = -0.5774$ $p = 0.423$	$\rho = -0.7745$ $p = 0.2254$	$\rho = -0.2682$ $p = 0.732$	$\rho = 0.77$ $p = 0.2254$		
pH	$\rho = 0.40$ $p = 0.992$	$\rho = 0.9368$ $p = 0.20$	$\rho = 0.8228$ $p = 0.177$	$\rho = 0.371$ $p = 0.629$	$\rho = 0.40$ $p = 0.60$	$\rho = 0.9486$ $p = 0.051$	$\rho = 0.5507$ $p = 0.449$	$\rho = 0.200$ $p = 0.800$	$\rho = 0.80$ $p = 0.20$	$\rho = 0.60$ $p = 0.40$	$\rho = 0.295$ $p = 0.705$	
	Vivo	Muerto	Alga	Erosión	1 - 20	21 - 40	41 - 50	51 - 70	> 70	Invertebrados	T °C	pH

Posteriormente, los análisis multivariados corroboraron las colinealidades antes descritas. En las Figuras 8 a y 8 b se observan las similitudes que presentaron los diferentes tipos de sustrato, como las coberturas de coral muerto, erosionado y por algas, con variables ambientales como el pH. Otras colinealidades importantes fueron las que se obtuvieron con las categorías de los huecos. De esta manera se decidió dejar fuera algunas de estas variables; como por ejemplo las categorías de huecos entre 21 y ≤ 70 cm. También se decidió omitir la cobertura de coral muerto y el erosionado, por la razón de que el coral cubierto con alga está muerto, y el erosionado no necesariamente, también puede estar vivo, observaciones que estuvieron fuera del alcance del estudio. Por lo tanto las variables, que por criterio personal, se decidieron conservar fueron la cobertura de coral vivo y por alga, las categorías de huecos de 1-20 y >70 cm, con el objeto de apreciar alguna influencia que pudiera guardar las dimensiones de estos con la comunidad de peces. Por último también se decidió mantener a la comunidad de invertebrados por ser la única variable de este tipo, al igual que las variables ambientales como la temperatura y el pH.

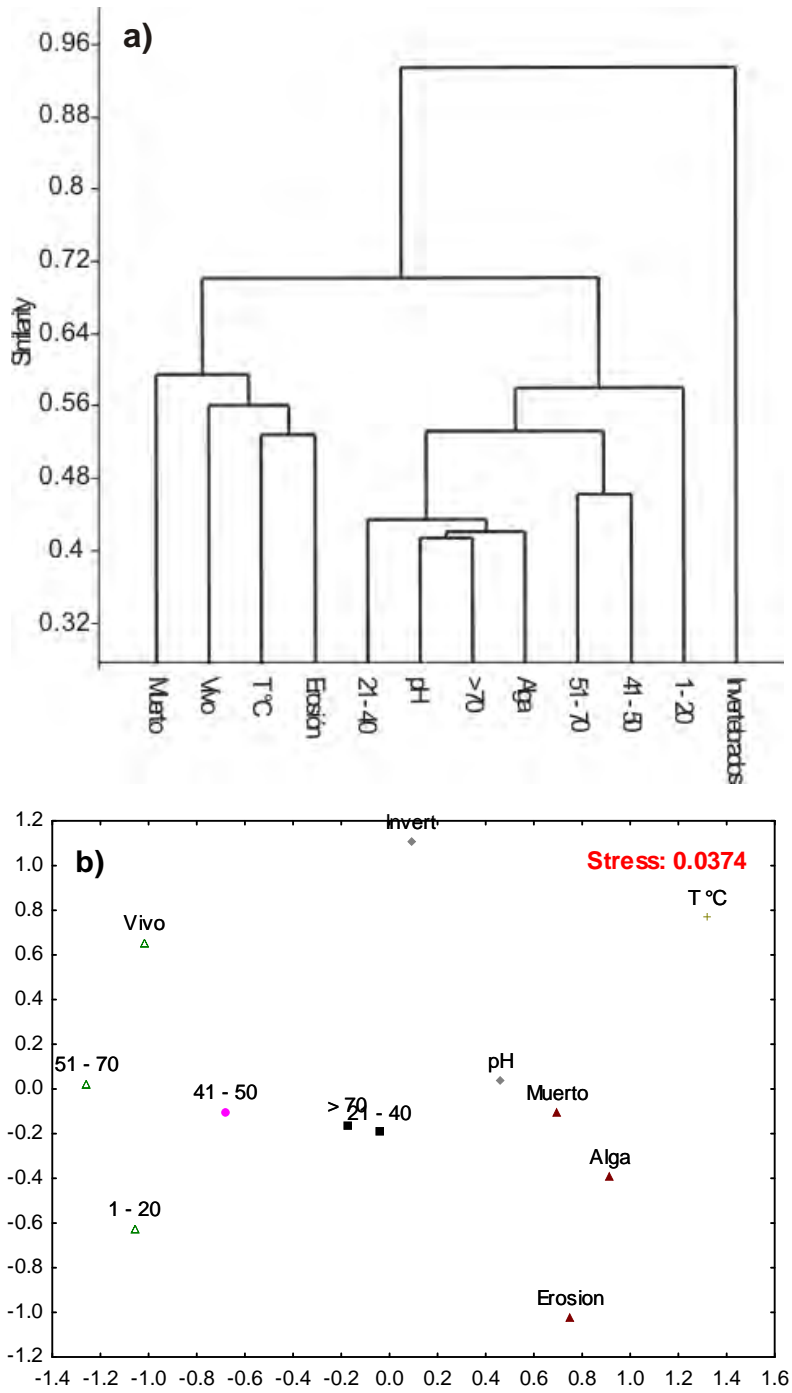


Figura 8. Análisis multivariados para la selección de las variables ambientales; a) Dendrograma y b) EMD por medio de la similitud de Bray-Curtis.

7.4. Composición de la comunidad de peces

Del año 2003 al 2010 se registraron un total de 18,036 individuos. De ello fueron identificadas 65 especies comprendidas en 29 familias. Las que presentaron mayor número de especies fueron las familias Labridae y Pomacentridae, con 8 especies cada una, seguida de la familia Carangidae, con 5. Las familias Muraenidae, Haemulidae, Scaridae y Serranidae presentaron 3 especies cada una. El resto contó con 1 y 2 especies por familia. A nivel de especie las dominantes fueron *Thalassoma lucasanum* y *Stegastes acapulcoensis*, con una abundancia relativa de 46.68 y 15.51%, respectivamente, y una ocurrencia de 100%, encontrándose en todos los transectos analizados. Otras especies como *Chromis atrilobata*, *Prionurus punctatus*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes flavilatus*, *Arothron meleagris* y *Ophioblennius steindachneri*, también presentaron abundancias importantes, además de una ocurrencia de 100% a excepción de *C. atrilobata* (87.5%). Otras especies como *Microspathodon bairdii*, *Haemulon sexfasciatum*, *Halichoeres notospilus*, *Kyphosus elegans*, *Holacanthus passer*, *Sufflamen verres*, *Haemulon maculicauda*, *Kyphosus analogus*, *Mulloidichthys dentatus* y *Scarus compressus* presentaron una ocurrencia importante (>60%), aunque su abundancia relativa no alcanzó 1% (Tabla V).

Tabla V. Lista de las especies registradas en la Bahía San Agustín y su dominancia en términos de abundancia y ocurrencia relativa.

Familia	Especie	Abund. %	Ocurr. %
Labridae	<i>Thalassoma lucasanum</i>	46.68	100
Pomacentridae	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	15.51	100
Pomacentridae	<i>Chromis atrilobata</i>	6.29	87.5
Acanthuridae	<i>Prionurus punctatus</i>	5.33	100
Pomacentridae	<i>Microspathodon dorsalis</i>	4.25	100
Pomacentridae	<i>Stegastes flavilatus</i>	3.84	100
Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i>	3.15	100
Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	2.58	100
Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i>	0.86	100
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>	0.80	75
Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	0.79	100
Pomacentridae	<i>Microspathodon bairdii</i>	0.72	87.5
Labridae	<i>Halichoeres chierchiae</i>	0.70	75
Haemulidae	<i>Haemulon maculicauda</i>	0.65	62.5
Haemulidae	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.61	87.5
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	0.58	100
Labridae	<i>Halichoeres notospilus</i>	0.57	87.5
Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>	0.53	100
Mugilidae	<i>Mugil curema</i>	0.52	75
Kyphosidae	<i>Kyphosus elegans</i>	0.50	87.5
Labridae	<i>Halichoeres dispilus</i>	0.44	75
Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.36	100
Hemiramphidae	<i>Hemiramphus saltator</i>	0.32	50
Kyphosidae	<i>Kyphosus analogus</i>	0.29	62.5
Labridae	<i>Halichoeres nicholsi</i>	0.29	75
Chaetodontidae	<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	0.27	100
Pomacentridae	<i>Abudefduf concolor</i>	0.25	75
Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i>	0.19	87.5
Holocentridae	<i>Sargocentron suborbitalis</i>	0.18	100
Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	0.17	62.5
Labridae	<i>Xyrichtys pavo</i>	0.17	12.5
Scaridae	<i>Scarus compressus</i>	0.16	62.5
Gerridae	<i>Eucinostomus currani</i>	0.14	25
Serranidae	<i>Cephalopholis panamensis</i>	0.13	75
Cirrithidae	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0.13	75
Carangidae	<i>Caranx caninus</i>	0.11	75
Balistidae	<i>Sufflamen verres</i>	0.11	87.5
Pomacentridae	<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.10	75
Urolophidae	<i>Urobatis concentricus</i>	0.10	37.5
Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>	0.09	75
Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	0.08	75
Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	0.07	75
Diodontidae	<i>Diodon hystrix</i>	0.05	75
Carangidae	<i>Seriola rivoliana</i>	0.04	12.5
Carangidae	<i>Elegatis bipinnulata</i>	0.03	12.5
Acanthuridae	<i>Prionurus laticlavus</i>	0.03	75
Tetraodontidae	<i>Canthigaster punctatissima</i>	0.03	37.5
Apogonidae	<i>Apogon pacifici</i>	0.02	25
Haemulidae	<i>Haemulon steindachneri</i>	0.02	12.5
Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris</i>	0.02	37.5
Serranidae	<i>Epinephelus niphobles</i>	0.02	25
Muraenidae	<i>Gymnomuraena zebra</i>	0.02	25
Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	0.01	25
Carangidae	<i>Caranx caballus</i>	0.01	12.5
Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i>	0.01	12.5
Scaridae	<i>Scarus ghobban</i>	0.01	12.5
Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>	0.01	25
Apogonidae	<i>Apogon retrosella</i>	0.01	12.5
Carangidae	<i>Gnathanodon speciosus</i>	0.01	12.5
Muraenidae	<i>Gymnothorax castaneus</i>	0.01	12.5
Muraenidae	<i>Muraena lentiginosa</i>	0.01	12.5
Ophichthidae	<i>Myrichthys tigrinus</i>	0.01	12.5
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.01	12.5
Scaridae	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	0.01	12.5
Labridae	<i>Thalassoma grammaticum</i>	0.01	12.5

7.5. Variación temporal de la comunidad de peces

7.5.1. Variación anual

En cuanto a los índices ecológicos de la comunidad, los promedios no variaron de una manera considerable en los diferentes años del estudio, a excepción del 2004, en que se observó el valor más bajo en cada uno de los índices ecológicos (número de especies, índices de Shannon y de Margalef y la equidad) (Tabla VI, Figura 9). Sin embargo, el análisis estadístico ANDEVA no reveló diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los años analizados (Tabla VII), lo que sugiere que la comunidad no ha sufrido perturbaciones importantes que de alguna manera se hayan reflejado en la comunidad de peces, manteniéndose estable durante la última década.

Tabla VI. Promedio y desviación estándar para cada índice ecológico. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef ; (J') Equidad de Pielou.

		# Individuos	S	H'n	D	J'
2003	Promedio	1339.00	26.40	2.04	4.41	0.59
	Desv. Estd.	946.96	3.58	0.35	1.10	0.07
2004	Promedio	1002.00	17.67	1.28	2.40	0.46
	Desv. Estd.	474.73	10.69	0.38	1.40	0.08
2005	Promedio	1501.00	30.25	1.73	4.01	0.51
	Desv. Estd.	436.71	3.86	0.30	0.41	0.09
2006	Promedio	691.00	28.00	1.99	3.82	0.61
	Desv. Estd.	118.79	8.49	0.29	0.77	0.05
2009	Promedio	745.75	23.25	1.70	3.38	0.54
	Desv. Estd.	339.01	7.50	0.38	1.04	0.06

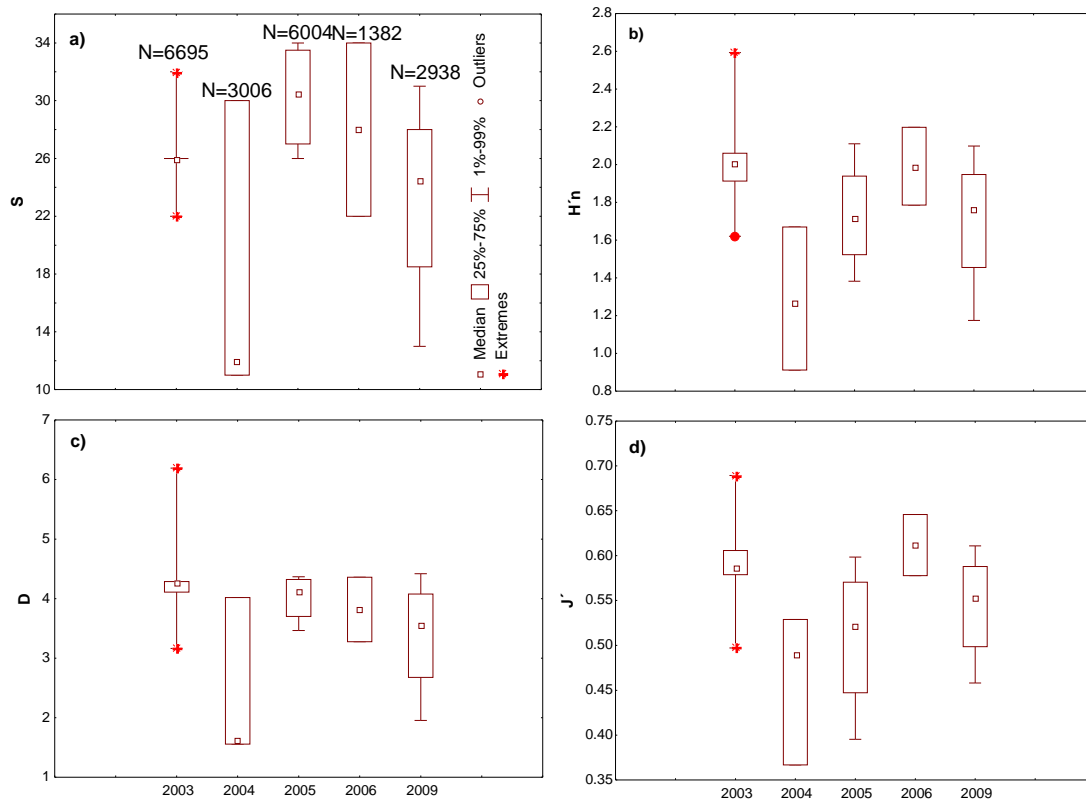


Figura 9. Variación anual de los índices ecológicos: a) Número de especies; b) Índice de Shannon; c) Índice de Margalef; d) Equidad de Pielou.

Tabla VII. ANDEVA anual para cada uno de los índices ecológicos. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Índice	$F_{c,4,13}$	P
# individuos	1.079	0.4063
S	1.7834	0.1923
H'n	1.777	0.0992
D	2.0804	0.1418
J'	2.118	0.1366

* diferencias significativas

7.5.2. Variación estacional

En cuanto a la variación de las dos épocas del año presentes en la región, aunque se observaron diferencias en cada uno de los índices, los promedios se mantuvieron relativamente similares (Tabla VIII, Figura 10). Al realizar la prueba t-Student, no arrojó diferencias significativas en ninguno de los índices ecológicos (Tabla IX). Por otro lado, en el análisis SIMPER (Tabla X) las especies como *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* son las dominantes en ambas épocas del año, lo que concuerda con la inexistencia de diferencias significativas en la prueba t-Student. Durante la época de lluvias a este primer grupo de especies se agregaron otras como *P. punctatus*, *O. steindachneri* y *C. atrilobata*, entre otras, que también fueron dominantes, marcando diferencias entre las dos épocas climáticas. Sin embargo, *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* representaron el 90% durante la temporada de secas y 80% durante las lluvias, reflejando su importancia ecológica dentro de este sistema.

Muy probablemente durante la época de lluvias aumente la disposición de los recursos, impulsando a su vez una mayor cantidad de alimento, lo que se refleja en un incremento en el número de especies durante esta temporada.

Tabla VIII. Promedio de las épocas climáticas de la región para cada índice ecológico. (Ind) Número de individuos; (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Año	Ind		S		H'n		D		J'	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
2003	1498	1556	35	32	1.859	1.803	4.65	4.218	0.5229	0.5203
2004	2243	883	34	43	1.39	2.593	4.277	6.192	0.3942	0.6894
2005	1239	3613	34	43	2.036	1.997	4.633	5.127	0.5774	0.5309
2006	2705	1889	26	32	1.62	2.006	3.163	4.109	0.4971	0.5788
2009	2529	2635	38	34	1.625	1.842	4.722	4.19	0.4467	0.5223

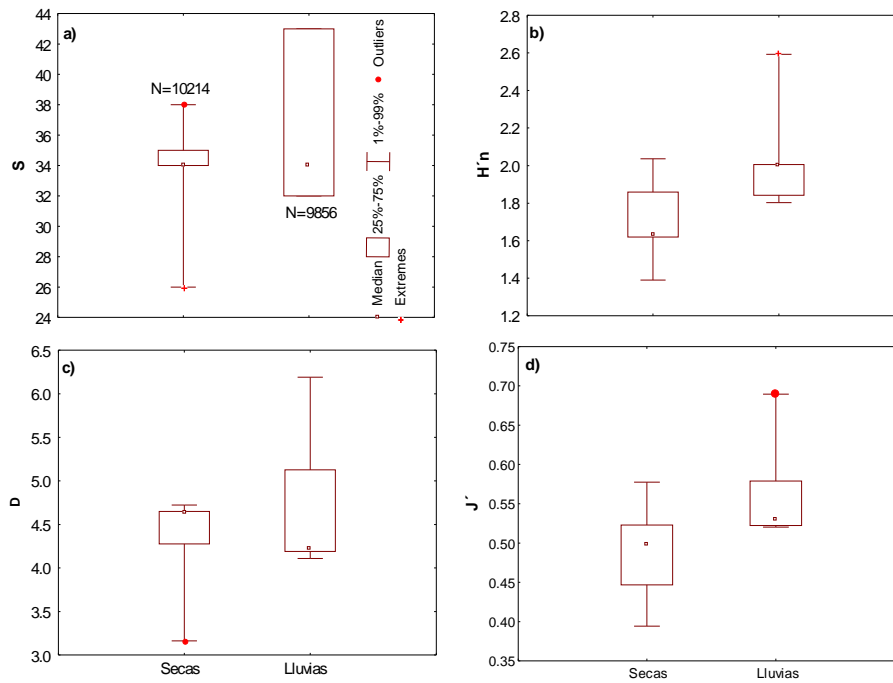


Figura 10. Variación estacional de los índices ecológicos: a) Número de especies; b) Índice de Shannon; c) Índice de Margalef; d) Equidad de Pielou.

Tabla IX. Evaluación t-Student estacional para cada uno de los índices ecológicos. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Índice	t-Student	Grados de libertad	P
# individuos	-0.0999	8	0.9228
H'n	-1.8962	8	0.0942
D	-0.963	8	0.3637
J'	-1.7953	8	0.1103

* diferencias significativas

Tabla X. Análisis SIMPER para las diferentes épocas del año: **a)** Secas y **b)** Lluvias.

a)

Secas

Especies	Abundancia	Similitud	Similitud	Contribución Acumulado	
	promedio	promedio	Desv. Est.	%	%
<i>Thalassoma lucasanum</i>	614.25	39.27	2.98	62.45	62.45
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	166	13.74	3.2	21.85	84.3
<i>Microspathodon dorsalis</i>	44.88	2.78	2.96	4.42	88.72
<i>Arothron meleagris</i>	57	1.16	0.87	1.85	90.57

b)

Lluvias

Especies	Abundancia	Similitud	Similitud	Contribución Acumulado	
	promedio	promedio	Desv. Est.	%	%
<i>Thalassoma lucasanum</i>	438.25	27.02	1.7	44.45	44.45
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	183.25	15.02	4.33	24.71	69.15
<i>Prionurus punctatus</i>	98.5	3.9	0.95	6.41	75.57
<i>Microspathodon dorsalis</i>	50.88	3.19	2.4	5.25	80.81
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	40.13	2.58	2.25	4.24	85.05
<i>Chromis atrilobata</i>	75.63	1.71	0.52	2.81	87.86
<i>Stegastes flavilatus</i>	62.63	0.91	1.31	1.49	89.35
<i>Chaetodon humeralis</i>	11	0.79	5.39	1.29	90.64

7.6. Variación espacial de la comunidad de peces

7.6.1. Variación por transectos

Para identificar algún componente estructural del ambiente, de alguna manera importante para la comunidad de peces, se obtuvieron los índices ecológicos para cada uno de los transectos propuestos, los cuales mostraron un comportamiento similar. En términos de promedio, los valores más altos fueron registrados en los transectos T4 y T7, además de estos, en algunos casos como el número de especies y riqueza de Margalef también se registraron en el transecto T8. Los valores más bajos se ubicaron en los T2, T5 y T6 en cada uno de los índices (Tabla XI, Figura 11). Por otro lado, el análisis de ANDEVA no confirmó diferencias significativas entre los transectos (Tabla XII), lo que probablemente evidencie un ambiente estructuralmente poco complejo, dominado por las mismas especies.

Tabla XI. Promedio y desviación estándar de los transectos para cada índice ecológico. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

		# Individuos	S	H'n	D	J'
T1	Promedio	666	20.60	1.67	3.03	0.57
	Desv. Estd.	445.18	8.88	0.35	1.12	0.10
T2	Promedio	464	15.60	1.40	2.40	0.52
	Desv. Estd.	198.60	3.05	0.25	0.39	0.10
T3	Promedio	554	16.60	1.55	2.55	0.59
	Desv. Estd.	470.97	9.15	0.47	1.24	0.17
T4	Promedio	633	21.00	1.75	3.20	0.58
	Desv. Estd.	409.43	4.47	0.19	0.37	0.10
T5	Promedio	479	18.40	1.53	2.80	0.53
	Desv. Estd.	202.42	9.13	0.47	1.32	0.07
T6	Promedio	449	16.60	1.43	2.55	0.53
	Desv. Estd.	295.27	8.50	0.42	1.22	0.09
T7	Promedio	250	16.40	1.95	2.84	0.71
	Desv. Estd.	104.40	5.55	0.43	1.01	0.09
T8	Promedio	519	18.20	1.74	2.90	0.63
	Desv. Estd.	565.89	8.81	0.45	1.15	0.13

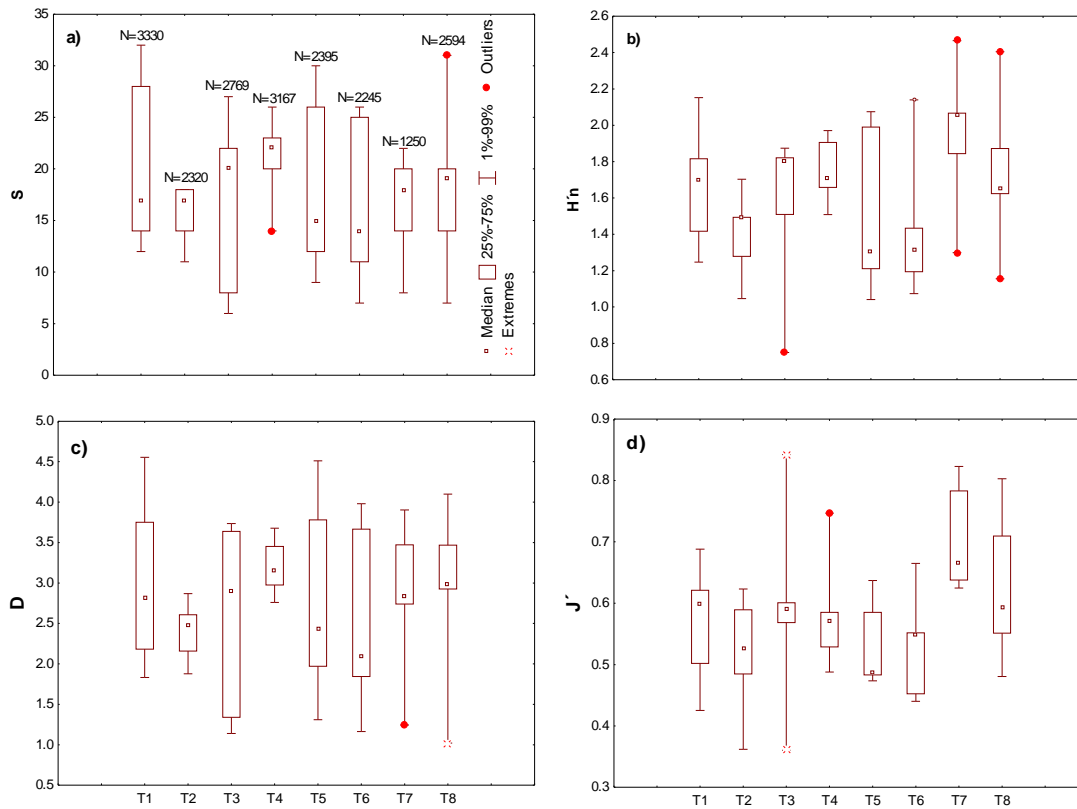


Figura 11. Variación espacial por transecto de los índices ecológicos: a) Número de especies; b) Índice de Shannon; c) Índice de Margalef; e) Equidad de Pielou.

Tabla XII. ANDEVA por transecto, para cada uno de los índices ecológicos. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Índice	$F_{c,7,32}$	P
# individuos	0.579	0.7677
S	0.3528	0.9225
H'n	1.0988	0.3874
D	0.3397	0.9295
J'	1.573	0.1791

* diferencias significativas

7.6.2. Variación por zonas

Respecto al número de individuos, el promedio menor fue registrado en la Zona III. Sin embargo, en la Zona II a pesar de ser la segunda mayor en número de individuos, en número de especies fue la más baja en promedio, demostrando nuevamente que pocas especies son las dominantes, al menos en esa zona. En el resto de las zonas el número de especies presentó muy poca variación y el índice de Shannon y Margalef fue menor a la unidad (Tabla XIII, Figura 12). De acuerdo al análisis de ANDEVA no hay diferencias significativas entre las diferentes zonas de la placa coralina (Tabla XIV), debido probablemente a la poca complejidad estructural del hábitat. El análisis SIMPER corroboró la dominancia de las especies *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *O. steindachneri*, principalmente, con la incorporación de algunas especies en ciertas zonas, como *C. atrilobata* en la Zona I, *P. punctatus* en la Zona I y IV, y *A. meleagris* en la Zona II (Tabla XV). A pesar de la constancia de las especies dominantes la afinidad de especies como *C. atrilobata*, *P. punctatus* y *A. meleagris* por ciertas zonas, sugiere la existencia de particularidades ambientales donde algunas especies satisfacen sus requerimientos.

Tabla XIII. Promedio y desviación estándar de las zonas para cada índice ecológico. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

		# Individuos	S	H'n	D	J'
Zona I	Promedio	1299.40	28.40	1.87	3.86	0.57
	Desv. Estd.	827.35	7.99	0.23	0.82	0.08
Zona II	Promedio	1017.80	22.20	1.62	3.12	0.53
	Desv. Estd.	658.82	7.19	0.32	0.88	0.10
Zona III	Promedio	699.00	23.40	1.71	3.42	0.55
	Desv. Estd.	327.62	8.38	0.27	1.07	0.05
Zona IV	Promedio	997.80	26.40	1.81	3.71	0.56
	Desv. Estd.	672.06	11.72	0.46	1.44	0.07

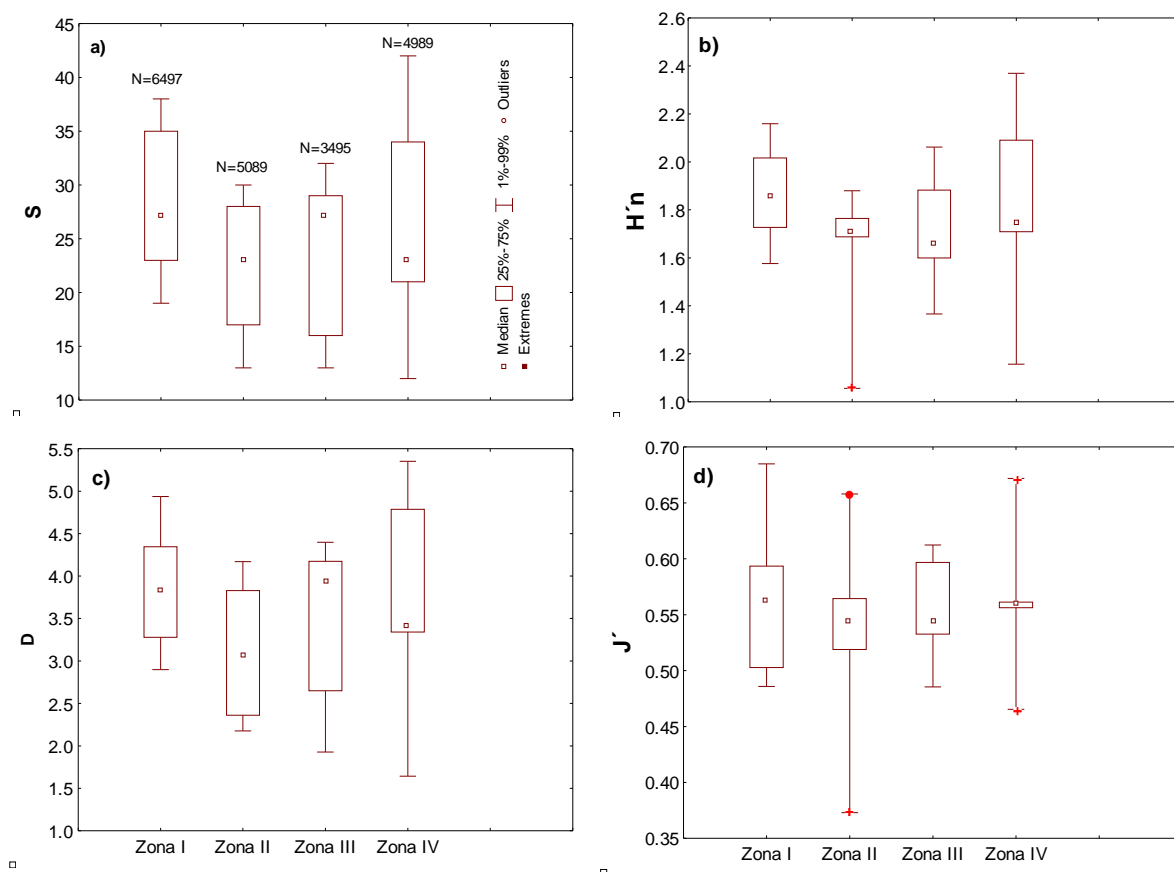


Figura 12. Variación espacial por zona de los índices ecológicos: a) Número de especies; b) Índice de Shannon; c) Índice de Margalef; d) Equidad de Pielou.

Tabla XIV. ANDEVA por zona, para cada uno de los índices ecológicos. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Índice	$F_{c,3,16}$	P
# individuos	0.592	0.6294
S	0.4927	0.6923
H'n	0.5485	0.6563
D	0.4606	0.7136
J'	0.1901	0.9016

* diferencias significativas

Tabla XV. Análisis SIMPER para las diferentes zonas de la placa coralina: a) Zona I, b) Zona II, c) Zona III y d) Zona IV.

a)

Zona I

Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud Desv. Est.	Contribución %	Acumulado %
<i>Thalassoma lucasanum</i>	527.8	23.81	1.69	50.59	50.59
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	139.6	8.84	3.14	18.78	69.37
<i>Microspathodon dorsalis</i>	58.8	3.24	3.42	6.89	76.26
<i>Prionurus punctatus</i>	70.2	2.91	1.68	6.18	82.44
<i>Chromis atrilobata</i>	155.6	2.46	0.57	5.23	87.67
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	35.6	1.29	1.18	2.74	90.41

b)

Zona II

Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud Desv. Est.	Contribución %	Acumulado %
<i>Thalassoma lucasanum</i>	389.4	16.01	0.89	47.09	47.09
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	132.6	11.53	4.09	33.93	81.82
<i>Microspathodon dorsalis</i>	24.4	1.85	2.29	5.45	86.47
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	13	0.69	1.1	2.02	88.5
<i>Arothron meleagris</i>	16.6	0.69	0.68	2.03	90.53

c)

Zona III

Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud Desv. Est.	Contribución %	Acumulado %
<i>Thalassoma lucasanum</i>	289.4	25.28	3.63	51.03	51.03
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	142.6	15.89	3.12	32.08	83.11
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	21.6	2.57	2.24	5.18	88.29
<i>Microspathodon dorsalis</i>	28.4	2.39	4.15	4.81	93.11

d)

Zona IV

Especies	Abundancia promedio	Similitud promedio	Similitud Desv. Est.	Contribución %	Acumulado %
<i>Thalassoma lucasanum</i>	349	27.93	3.38	56.57	56.57
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	147	12.7	3.3	25.72	82.89
<i>Microspathodon dorsalis</i>	34	2.13	1.86	4.31	86.6
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	15	1.12	2.47	2.26	88.86
<i>Prionurus punctatus</i>	57	0.84	0.56	1.7	90.56

7.7. Relación espacio-temporal de la comunidad de peces

El análisis EMD mostró cambios importantes en la comunidad de peces (Figura 13a), en las que se observa una clara discriminación entre las dos épocas del año sobre la dimensión 1, resaltando cambios en los factores que afectan a la biota del ecosistema, probablemente no en composición de especies, como ya se ha visto anteriormente, pero sí en número de individuos. Por otro lado, en la dimensión 2 hay una yuxtaposición de los transectos T1, T2, T3 y T6, en las dos temporadas climáticas, haciendo suponer que se trata de zonas dentro de la placa coralina con condiciones ambientales adecuadas para determinados grupos de especies de la comunidad de peces.

En cuanto a la ordenación de las diferentes zonas por época, no se encontró una discriminación clara de las variables, con excepción de la Zona LI-IV, manteniéndose totalmente aislada del resto. En este sentido, en la dimensión 1 es notable un ambiente relativamente homogéneo en un ciclo anual, no así en la dimensión 2, donde se describe una mejor discriminación de las variables. Las zonas S_IV con LI_IV, y la zona S_II con LI_II se agruparon en diferentes asociaciones (Figura 13b), manifestando que alguna influencia ambiental, provocada por las particularidades de las estaciones climáticas presentes en la región afecta a la comunidad biológica. Para las zonas S_I con LI_I y S_III con LI_III hay cierta agrupación, indicando una relativa homogeneidad de la comunidad de peces en estas zonas del arrecife, donde al parecer, más que las condiciones ambientales, las variables físicas tienen un efecto biológico importante dentro de estas zonas.

Por otro lado, estos análisis permitieron hacer una diferencia clara sobre el papel que juegan las condiciones ambientales de una manera general, al igual que permitió revelar la posibilidad de que algunas variables físicas puedan ser importantes en ciertas zonas del arrecife para la configuración de la comunidad biológica de este ecosistema.

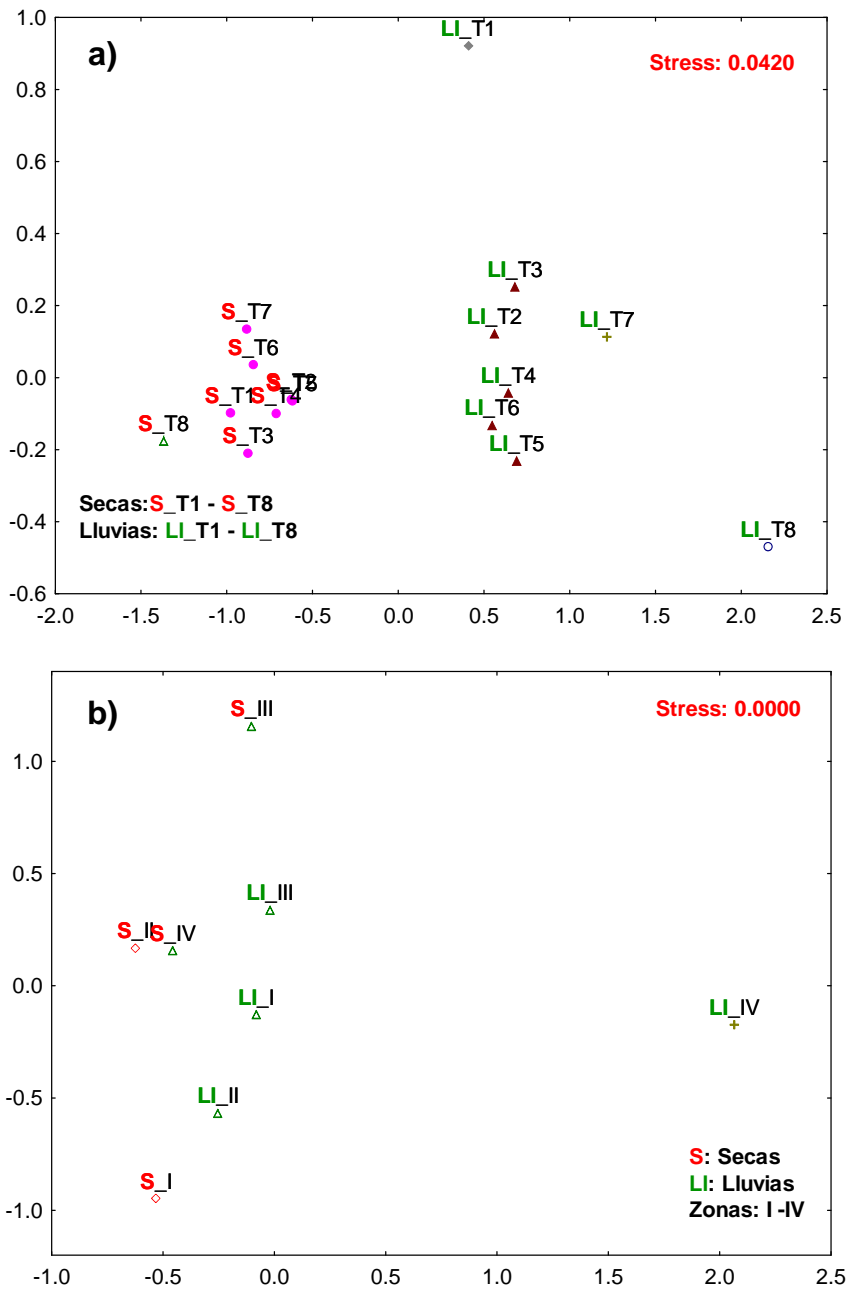


Figura 13: Análisis EMD de las épocas climáticas para cada una de las diferentes zonas propuestas; a) Transecto y b) Zonas.

7.8. Relación de las variables ambientales con la comunidad de peces

Por medio del análisis BIOENV, se identificaron las combinaciones de las variables óptimas que mejor se relacionaron con la comunidad de peces. Estas variables fueron de tipo bióticas y abióticas: coral vivo, algas, número de invertebrados, temperatura y pH, con un coeficiente de asociación (pW) mayor al 0.80, observándose un patrón consistente de estas variables en las diferentes épocas climáticas del año. La adición de otras variables como los tamaños de los huecos disminuyeron el coeficiente de asociación (Tabla XVI), haciéndolas poco explicativas. Esto es corroborado con el análisis EMD, en el cual estas variables no mostraron colinealidad.

Identificadas las variables ambientales óptimas, se realizó un análisis de regresión lineal múltiple (RLM), con el objeto de discernir el nivel de asociación que se guarda entre las variables ambientales con los diferentes índices ecológicos de la comunidad de peces (Tabla XVII).

Tablas XVI. Análisis BIOENV, para identificar las mejores combinaciones de las variables ambientales: a) Ambas épocas; b) Secas; c) Lluvias.

a) Ambas épocas

Combinación de las mejores variables						pW
Alga	# Invertebrados	T °C	pH			0.829
Vivo	Alga	# Invertebrados	T °C	pH		0.714
Vivo	Invert	T °C	pH			0.6
Vivo	>70	# Invertebrados	T °C	pH		0.029
Vivo	Alga	>70	# Invertebrados	T °C	pH	0.029
Vivo	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH		-0.029
Vivo	Alga	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH	-0.029
>70	# Invertebrados	T °C	pH			-0.143
Alga	> 70	# Invertebrados	T °C	pH		-0.143
Vivo	1 a 20	>70	# Invertebrados	T °C	pH	-0.314

b) Secas

Combinación de las mejores variables						pW
Alga	# Invertebrados	T °C	pH			0.829
Vivo	Alga	# Invertebrados	T °C	pH		0.429
Vivo	Invert	T °C	pH			0.314
Vivo	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH		-0.257
Vivo	Alga	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH	-0.257
>70	# Invertebrados	T °C	pH			-0.429
Vivo	>70	# Invertebrados	T °C	pH		-0.429
Alga	>70	# Invertebrados	T °C	pH		-0.429
Vivo	Alga	> 70	# Invertebrados	T °C	pH	-0.429
1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH			-0.314

c) Lluvias

Combinación de las mejores variables						pW
Vivo	Alga	# Invertebrados	T °C	pH		0.886
Vivo	# Invertebrados	T °C	pH			0.829
Vivo	>70	Invert	T °C	pH		0.371
Vivo	Alga	>70	# Invertebrados	T °C	pH	0.371
Alga	# Invertebrados	T °C	pH			0.029
Vivo	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH		-0.029
Vivo	Alga	1 a 20	# Invertebrados	T °C	pH	0.029
> 70	# Invertebrados	T °C	pH			-0.314
Alga	> 70	# Invertebrados	T °C	pH		-0.314
Vivo	1 a 20	> 70	# Invertebrados	T °C	pH	-0.314

La asociación más importante se registró entre el índice de Shannon (H'n) con el coral vivo, mostrando una correlación negativa entre estas dos variables. Otras asociaciones importantes se obtuvieron entre el índice de Margalef (D) con el coral vivo, y la equidad de Pielou (J') con la comunidad de algas, lo que indica la importancia que guardan este tipo de coberturas en el funcionamiento de la comunidad de peces.

Tablas XVII. Regresión lineal múltiple (RLM) entre los índices ecológicos de la comunidad de peces y las variables ambientales seleccionadas por el análisis BIOENV. (S) Número de especies; (H'n) Índice de Shannon; (D) Índice de Margalef; (J') Equidad de Pielou.

Variable	No Individuos		S		H'n		D		J'	
	Corr. par	P	Corr. par.	P	Corr. par.	P	Corr. par.	P	Corr. par.	P
Vivo	-	-	-	-	-0.9	0.0121***	-0.7725	0.0192**	-	-
Alga	-	-	-	-	-	-	-	-	0.779	0.02**
Invertebrados	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T°C	-42	0.2605*	-0.476	0.144*	-	-	-0.27	0.2818*	0.391	0.048*
pH	-0.37	0.3272*	-	-	0.395	0.1522*	-	-	0.591	0.1121**
r²	0.3535		0.5833		0.7466		0.7163		0.8371	

7.9. Relación del sustrato con la comunidad de peces.

Por medio del análisis de correspondencia fue posible revelar las principales características estructurales de cada una de las zonas propuestas. Por medio de la dimensión 1, en la Zona III, la cual contó con una de las mayores contribuciones relativas de clasificación (0.62), predominó la comunidad de algas, al igual que en la Zona II y Zona IV, aunque estas dos principalmente se caracterizaron por los huecos de dimensiones mayores a los 70 cm, mientras que en la Zona I, con la mayor contribución relativa de clasificación (0.69), se presentó la mayor variedad estructural del hábitat, comprendiendo al coral vivo, a los invertebrados y a los huecos de dimensiones entre 1 y 20 cm. Por otro lado, en la dimensión 2 es importante señalar la contribución relativa de la cobertura de coral vivo sobre la Zona II, ya que la complejidad estructural del hábitat en esta zona es muy similar al de la Zona I (Figura 14).

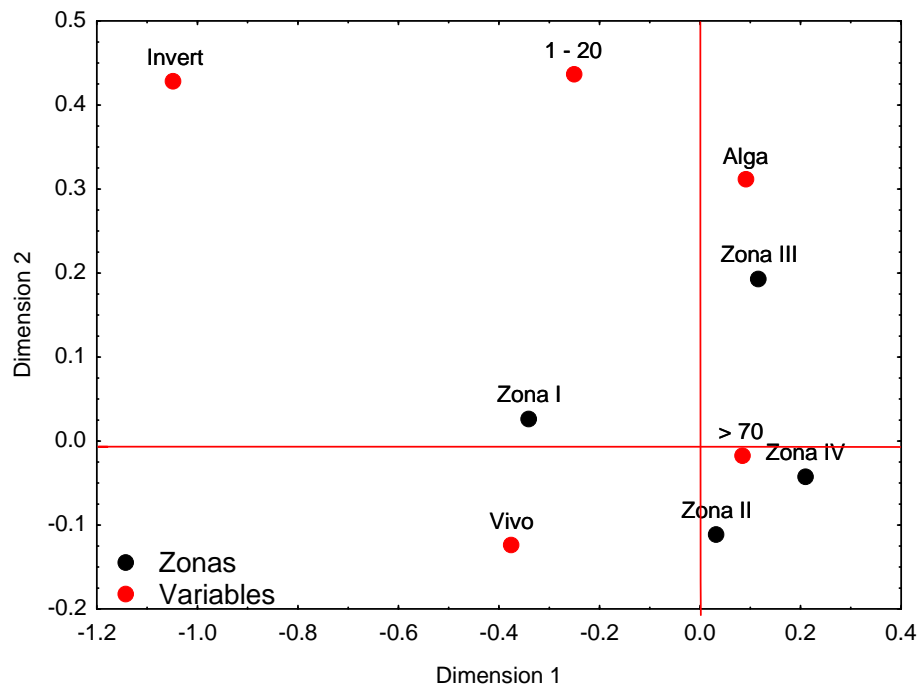


Figura 14. Análisis de correspondencia (AC) entre las variables estructurales del hábitat y las diferentes zonas propuestas.

El análisis de correspondencia permitió observar las preferencias de distribución espacial de las especies. Sobre el eje de la dimensión 1 se agruparon las Zonas II, III y IV, discriminando a la Zona I. Durante la época de secas, las especies *H. dispilus*, *H. chierchiaie*, *H. nicholsi* y *A. concolor* presentaron una dinámica particular, las cuales oscilan entre los ambientes donde predominan el coral vivo y los invertebrados, debido probablemente a sus hábitos alimentarios, ya que la dieta de estas especies se basa principalmente en pequeños invertebrados como poliquetos, crustáceos y algas en el caso de *A. concolor*. Para la época de lluvias estas mismas especies se encontraron en el hábitat de la Zona IV, donde predominan los huecos >70 cm además de ser importante la cobertura de coral vivo. Al igual que estas especies, *C. atrilobata* presentó una dinámica similar, oscilando entre la Zona I durante la época de secas, a la Zona II durante las lluvias, aunque estas zonas de la placa coralina prácticamente presentan la misma complejidad estructural, con pocas variantes, lo que indica un cambio de las condiciones del hábitat, y por lo tanto en la disposición de alimento, lo cual se refleja en el comportamiento de estas especies.

Por otro lado, la presencia de especies como *H. dispilus*, *M. dorsalis*, *B. diplotaenia* y *S. verres* fue persistente durante las dos épocas climáticas sobre la Zona I, cuyas características estructurales del subsistema coincidieron con sus hábitos alimentarios (pequeños invertebrados), a excepción de *M. dorsalis* de alimentación herbívora, pero que probablemente encuentra disponibilidad de refugio, ya que esta zona también se caracterizó por presentar la mayor cantidad de huecos entre 1 a 20 cm. Otras especies que mostraron una fuerte dependencia sobre un hábitat en particular fueron *H. saltator*, *H. maculicauda*, *D. holocanthus*, *C. panamensis* y *E. labriformis*, registradas exclusivamente en la Zona II, que aunque al igual que la Zona I, el coral vivo es el predominante, la disponibilidad de los refugios fue mayor, de los que dependen *C. panamensis*, y *E. labriformis*, las cuales viven asociados al sustrato con necesidad de refugio para poder acechar a sus presas como otros peces de menor tamaño, al igual que *H. saltator*. Otra especie con fuerte afinidad por su hábitat fue *A. meleagris*, de características omnívoras, sobre la Zona III, donde se encontró la mayor comunidad de algas, pero también donde hubo la mayor disponibilidad de refugio. Esta especie es de hábitos omnívoros alimentándose principalmente de coral y en menor medida de detritos, pasando por invertebrados y algas.

Las especies que se observan en la periferia de los gráficos (Figura 15) como *A. nari nari*, *M. leiognathus*, *G. castaneus*, *G. zebra*, *S. rubroviolaceus*, *A. pacifici*, *E. bipinulata*, *C. caballus* y *S. lacertinius*, entre otras, se debió probablemente a su baja dominancia dentro del sistema, ya que algunas son difíciles de observar por sus hábitos crípticos, o bien por tratarse de especies con mayor capacidad de desplazamiento y visitan el arrecife ocasionalmente con fines de alimentación o protección. Tal es el caso de *E. bipinulata*, *C. caballus*, *S. rubroviolaceus* y *A. nari nari*. De esta manera su contribución relativa para asociarse a alguna zona fue muy escasa. Al contrario de estas especies, otras como *S. acapulcoensis*, *T. lucasanum*, *P. punctatus* y *H. notospilus*, por encontrarse en el centro de los gráficos en ambas épocas del año, su contribución relativa de cada una de ellas para ser asociadas a alguna zona en particular, fueron muy altas debido a su mayor abundancia y ocurrencia en toda la placa coralina (Figura 15). Estas especies fueron las dominantes, además de ser uno de los grupos funcionales más importantes dentro de este ecosistema, ya que al ser de hábitos herbívoros son los principales controladores de la comunidad de algas y de la placa coralina en general.

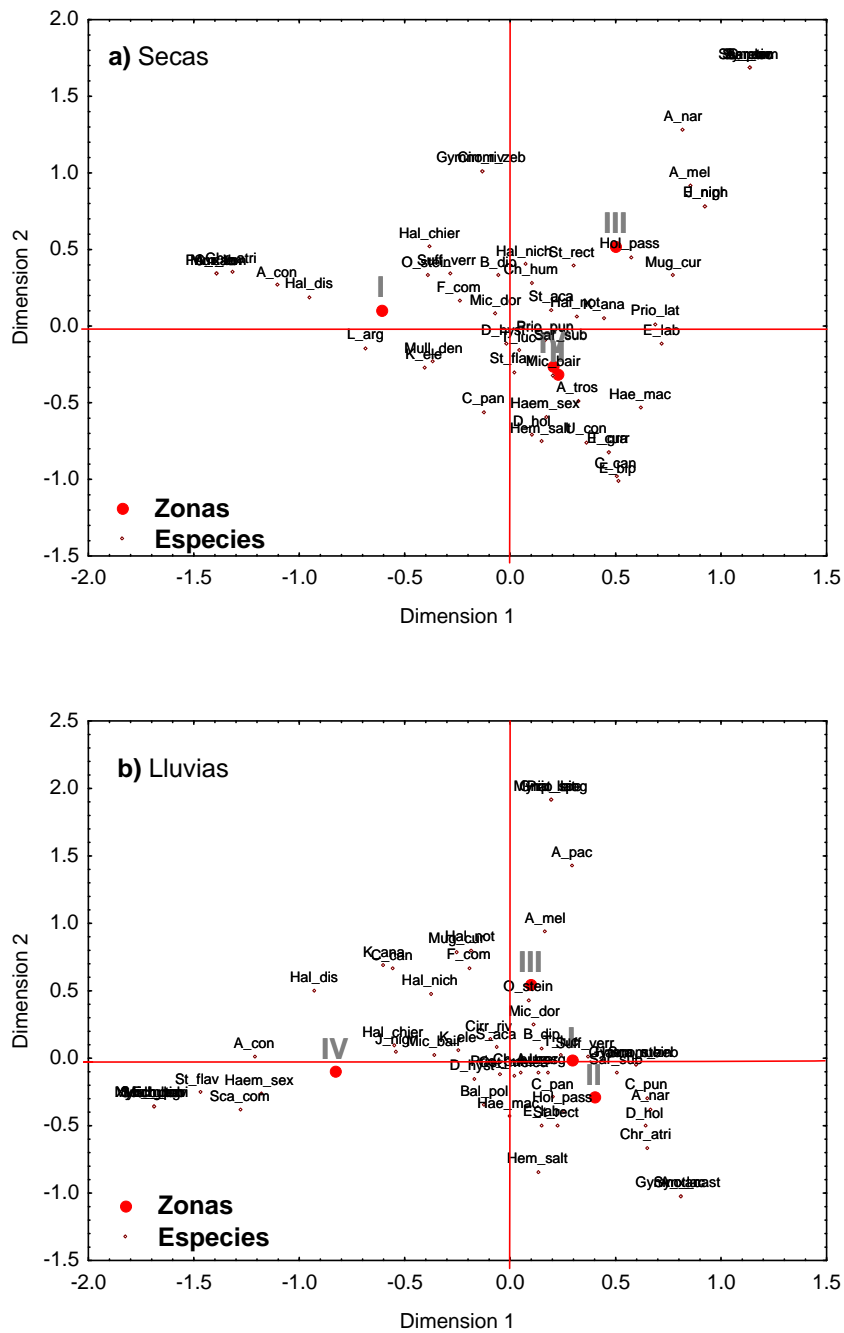


Figura 15. Análisis de correspondencia (AC) entre las variables estructurales del hábitat y las especies para ambas épocas del año: a) Secas y b) Lluvias.

8. DISCUSIÓN

8.1. Atributos del hábitat

Los arrecifes coralinos del PNH han sido considerados por varios autores como unos de los ecosistemas marinos más importantes del Pacífico Oriental (Glynn y Leyte-Morales, 1997), debido a sus características biológicas, así como a su tamaño, ser resistentes a los embates climáticos y a sus hábitos reproductivos. Por ejemplo, la cobertura coralina en Huatulco es considerada alta respecto a otras comunidades coralinas del Pacífico Mexicano y muy probablemente las más alta dentro del Pacífico Oriental (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), además de presentarse el evento reproductivo, registrado, más importante del mismo Pacífico Oriental (López-Pérez *et al.*, 2007).

La cobertura coralina de Huatulco se encuentra dominada entre 95 y 99% por taxa del género Pocillopora, siendo *P. damicornis* la especie dominante (López-Pérez *et al.*, 2007) y del Pacífico Oriental (Chávez-Romo y Reyes-Bonilla, 2007). Para la Bahía San Agustín existen trabajos que registraron coberturas de 59.6% (López-Pérez *et al.*, 2007), y de 75.7%, seguida de *P. verrucosa* con 13.6% (Fonseca-Gally, 2010). Al ser la placa coralina dominada prácticamente por una especie se desprende el hecho del escaso valor del índice de complejidad estructural (ICE) del sustrato (0.8687). La arquitectura del sustrato en términos topográficos y de diversidad de sustrato es relativamente baja, lo cual es factor determinante en los patrones de abundancia de los organismos (McCormick, 1994). Al parecer, mayor disponibilidad de área estimula la diversidad de refugios y de sitios de alimentación, incrementando la riqueza de especies de peces (Bell y Galzín, 1984), de invertebrados simbioses (Hobson, 1974), incluso de coral al fragmentarse mecánica o biológicamente (López-Pérez *et al.*, 2007). Por igual, la complejidad estructural también determina la diversidad del sustrato ya que las superficies con mayor rugosidad ofrecen refugio a los propágulos de algas, protegiéndolos de las corrientes y de los herbívoros, con un reclutamiento de 165% mayor que superficies menos complejas (Díaz-Pulido y McCook, 2004).

Con datos obtenidos por Fonseca-Gally (2010) la cobertura coralina resultó ser la dominante (34.02%) dentro de la Bahía San Agustín, concordando con López-Pérez *et al.* (2004). La cobertura algal y el arrecife erosionado tuvieron porcentajes similares de 24.72% y 27.40%

respectivamente, y el coral muerto fue el de menor cobertura con 13.84%, por lo que podría considerarse, en términos generales como una placa coralina en buen estado de conservación, ya que el arrecife erosionado no está muerto necesariamente, y de acuerdo a González-Resendiz, (2008), las algas dominantes son cespitosas de tipo filamentosas, las cuales no se consideran factor de mortandad del coral, pero sí de una alta productividad. Sin embargo, ciertas perturbaciones, naturales o no, pueden modificar severamente la comunidad coralina, como lo encontró López-Pérez (2001) en un estudio realizado en el PNH, en donde se registró una mortandad de corales entre 90 y 95%, seguida de una invasión de algas filamentosas y coralinas en un lapso de semanas a meses, atribuible probablemente al Niño de 1998 y a factores antropogénicos. También se han observado episodios de mortandad y recuperación que parecen ser recurrentes en la región (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), regulados principalmente por las corrientes oceánicas del Pacífico Este y la surgencia eólica del Golfo de Tehuantepec, que induce una diferencia de temperatura alrededor de 10°C respecto a las masas de agua adyacentes, con una duración de hasta 20 días (Monreal-González y Salas de León, 1998). Esto genera condiciones de estrés y posterior mortandad del tejido de coral, lo que es aprovechado por una rápida colonización de las algas, siendo el principal mecanismo regulador de esta interacción (Díaz-Pulido y McCook, 2004).

Respecto al número de huecos que se presentan en la placa, la mayoría fueron superiores a los 41 cm de diámetro, con un número similar entre las diferentes zonas, a excepción de la zona III con el menor número de huecos. Esta zona coincidió con el área más deteriorada de la placa coralina, la cual presentó la mayor cobertura de algas. Aunque los huecos son parte importante de la complejidad estructural, pues representan disponibilidad de refugio, pocos han sido los autores que han tomado en cuenta esta variable, cuyos estudios han tenido resultados importantes al respecto. Roberts y Ormond (1987) no encontraron correlaciones entre el número de huecos con la abundancia y riqueza de especies, sin embargo, observaron la preferencia que ciertos grupos de peces guardan con el tamaño de algunos huecos en particular, como las familias Scaridae, Pomacentridae y Chaetodontidae. Caley y St John (1996) por medio de un diseño experimental en condiciones naturales sugirieron que la estructura comunitaria puede estar determinada, a escalas pequeñas, por la disponibilidad de refugio, ya que la complejidad del hábitat contribuye a la evasión de depredadores. Gratwicke y Speight (2005) no encontraron a los huecos como un factor importante dentro de la comunidad arrecifal. Aunque es evidente la diferencia en resultados de las investigaciones, la disponibilidad de refugios es un atributo cuya

contribución parcial puede ser importante dentro de este ecosistema, ya sea en términos de abundancia o de riqueza de especies, sin consecuencias negativas evidentes para la comunidad. La disponibilidad de refugios realza la complejidad estructural de las comunidades de peces (Luckhurst y Luckhurst, 1978) y biológicas en general.

En cuanto a los macroinvertebrados los poliquetos fueron el grupo dominante de una manera considerable, con la mayor concentración de ellos en la zona II, cuyas características estructurales predominó la cobertura coralina relativamente bien conservada, con cierta proporción de cobertura rocosa. Los otros grupos registrados fueron los erizos y cangrejos con abundancias relativamente bajas, mayores a 20 organismos para cada grupo. En conjunto, estos tres grupos de organismos mostraron afinidad por la cobertura coralina siendo considerable su abundancia en estas zonas del arrecife y notablemente menores donde predominó la cobertura del coral muerto y cubierta por algas. Respecto a la variación temporal no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre ambas épocas del año, por lo que se puede considerar como un grupo homogéneo, sin variaciones estacionales importantes. Se observó que la baja abundancia de invertebrados, para el caso de los erizos, coincidió con las mayores abundancias de algunas especies de peces de la familia Labridae, las cuales se alimentan de invertebrados. Resultados similares fueron obtenidos por Brown-Saracino *et al.* (2007) quienes registraron densidades de erizos inversamente proporcionales con la de la familia Labridae para el Mar Caribe. En muchos de los sistemas coralinos la abundancia de los erizos está en función de la de sus depredadores y competidores (McClanahan *et al.*, 1994), lo cual es de gran importancia para la salud del coral, ya que los erizos además de ser controladores del crecimiento algal, también pueden convertirse en los principales bioerosionadores en ausencia de sus depredadores y competidores, con efectos críticos sobre el coral y el balance geoquímico (Brown-Saracino *et al.*, 2007), en un nivel local para el caso de la comunidad coralina del PNH. Irrupciones importantes de erizos podrían traer consecuencias graves a los arrecifes de la región, debido a que al ser *P. damicornis* la principal constructora y reproductora arrecifal de esta región y probablemente del Pacífico Oriental, los episodios de mortandad de esta especie podría resultar en su desaparición a nivel local (López-Pérez *et al.*, 2007), dependiendo del abasto de reclutas de otras regiones, como es el caso del Golfo de California (Chávez-Romo y Reyes-Bonilla, 2007), o de las corrientes de Costa Rica.

Las variables fisicoquímicas del ambiente presentaron variaciones estacionales entre ambas épocas del año; la temperatura presentó una diferencia de 2.2 °C con relación a la temperatura promedio, siendo más alta durante las lluvias (31 °C), y menor en la época de secas (28.81 °C). Esta misma relación se presentó con el pH con valores promedios para la época de lluvias de 9.93 y de 8.03 durante la temporada de secas. Éste es un régimen natural que se presenta en la región, debido a la surgencia eólica del Golfo de Tehuantepec durante la temporada de estiaje (noviembre-abril) (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Tapia *et al.*, 2007), en la cual emergen las masas de agua de capas inferiores con menor temperatura, pH, y baja concentración de oxígeno, relacionada a la mayor tasa de descomposición de la materia orgánica.

Aunque algunos autores como Lluich-Cota *et al.* (1997) han considerado que en la región de Huatulco predomina una masa de agua relativamente homogénea, sujeta a la dinámica anteriormente mencionada, otros autores como López-Pérez *et al.* (2007) han sugerido dinámicas particulares para las diferentes bahías de la región, de ahí que se presenten parches arrecifales con distintas etapas de desarrollo, además de periodos frecuentes de mortandad y recuperación de las comunidades de coral de esta región. Esto puede obedecer a la conectividad de las diferentes comunidades de coral dentro del PNH, la ubicación de las bahías, y sus características geomorfológicas, con lo que se puede establecer cierto orden entre localidades cercanas unas de las otras, debido probablemente a la teoría de similitud de nicho (Pandolfi, 2002).

Sin embargo, las consecuencias de estas fluctuaciones no repercuten de la misma manera en las diferentes comunidades que componen un ecosistema. Por ejemplo la intensidad de radiación solar, los vientos y aportes pluviales son de vital importancia para el crecimiento y colonización de las larvas de peces (Bergenius *et al.*, 2005). La temperatura es determinante en el crecimiento de las larvas (Meekan *et al.*, 2003), las cuales a menores periodos de crecimiento se convierten en juveniles en menor tiempo, lo que los hace permanecer expuestos periodos más breves a la depredación. La radiación solar (Fortier *et al.*, 1996) y el viento (Gallegos *et al.*, 1996) influyen en el encuentro de alimento y de depredadores de las mismas larvas de peces. Aunque otros factores como el pH, O₂, salinidad y de tipo social dentro de la comunidad íctica, son vitales en las primeras etapas de desarrollo de los peces (Gagliano *et al.*, 2007), sin duda es la temperatura uno de los factores principales que influyen en el aspecto biológico y social de los peces teleóstos (Koumoundouros *et al.*, 2001).

8.2. Composición de la comunidad de peces

Con el presente trabajo y con investigaciones previas realizadas por Ramos-Santiago (2004), Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007), Juárez-Hernández (2008) y López-Pérez *et al.* (2010), hay un registro de 119 especies para la región de Huatulco y áreas aledañas. Esto representa 17.5% del total de especies para el Pacífico Oriental Tropical, de acuerdo a las especies registradas por Allen y Robertson (1998) (alrededor de 680 especies); 67% del total de las especies registradas para el Golfo de Tehuantepec, de acuerdo a Tapia-García (1998) (178 especies), y el 45% del total de las especies registradas para el Golfo de California de acuerdo a Villareal-Cavazos *et al.* (2000) (263 especies).

A la fauna costera de la región de Huatulco, y del Pacífico Oriental en general, se le considera como una zona relativamente pobre si se compara con el Mar Caribe e Indo-Pacífico Occidental (Allen y Robertson, 1998). Se manejan varias hipótesis de tipo geológico, oceanográfico, físico y ecológico, sin embargo, todas concuerdan con la escasa amplitud de las áreas con sustrato coralino como el principal factor limitante. Esto puede ser resultado de:

- a) La escasa extensión de la plataforma continental (Tapia-García, 1998), ya que disminuye la disponibilidad de área para ser colonizados por los corales, restando heterogeneidad al ambiente.
- b) La existencia de pocas islas oceánicas (Allen y Robertson, 1998), sirve de barrera a la colonización progresiva de fauna, proveniente de otras latitudes, e incluso de otros océanos como el Indo-Pacífico Occidental. Como lo señalado por Reyes-Bonilla y López-Pérez (1998), afirmando que la mayoría de los corales del Pacífico Mexicano son colonizadores recientes del Indo-Pacífico.
- c) La gran distancia entre el Pacífico Occidental y Oriental, que va de 5000 a 8000 km, la cual es una barrera infranqueable para la dispersión de larvas (Glynn y Ault 2000). Esto, aunado a la falta de islas oceánicas, determina a la zona Central del Pacífico Oriental como una región aislada, debido al escaso reclutamiento de fauna (Allen y Robertson, 1998).

d) La surgencia eólica característica de la región (Allen y Robertson, 1998; Lluch-Cota *et al.*, 1997), ya que interrumpe la estabilidad climática, importante para el establecimiento y desarrollo de los corales.

e) La dependencia de nuevos reclutas de otras regiones y la baja población de las especies las hace propensas a la extinción local, estancando la sucesión comunitaria, lo que las vuelve inestables en cuanto a la comunidad coralina (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), y a las comunidades biológicas en general.

Debido a que estas comunidades viven en los límites de su tolerancia y el limitado reclutamiento como consecuencia de su aislamiento, perturbaciones importantes podrían llegar a extinguirlas (Glynn y Ault, 2000).

Con relación a la dominancia las familias Labridae y Pomacentridae, y las especies *T. lucasanum* y *S. acapulcoensis* fueron dominantes, lo cual coincide con otros trabajos previos realizados en el PNH como el de Ramos-Santiago (2004) y Juárez-Hernández (2008). Esto es similar para el Golfo de California, como lo indican los trabajos de Pérez-España (1996) y Aburto-Oropeza y Balart (2001), donde ubican a las especies de estas mismas familias como las dominantes, especialmente a *T. lucasanum*, la cual tiene una distribución desde el G. de California hasta las Islas Galápagos (<http://www.fishbase.org>). Muy probablemente su éxito dependa de la gran plasticidad morfológica y de comportamiento que esta especie presenta, ya que de acuerdo a Giraldo y Ospina (2001) no se ha comprobado una dependencia sobre algún tipo de sustrato coralino o de la complejidad del mismo, sino que su abundancia está probablemente relacionada con la disponibilidad de alimento o del sistema social de la especie. Bajo este último punto, *T. lucasanum* presenta características reproductivas particularmente adaptables a las circunstancias; la reversión sexual observada de esta especie, de hembra a macho (hermafroditismo protógino), y las transiciones de fase de juvenil a maduro, además de la separación de hábitats entre machos jóvenes y adultos. Todas estas características con fines reproductivos, determinadas por las condiciones sociales de la población (Warner y Hoffman, 1980), son aspectos importantes para el éxito colonizador que ha tenido sobre el Pacífico Oriental Tropical, incluso en regiones templadas (Allen y Robertson, 1998).

La otra especie dominante fue *S. acapulcoensis*, de alimentación herbívora, altamente territorialista. Es una especie considerada como el pez herbívoro numéricamente más abundante en algunos arrecifes (Ceccarelli, 2007), con un papel ecológico de primer orden dentro de la comunidad arrecifal. Debido a sus hábitos alimentarios estructuran a las comunidades bentónicas del arrecife (Barneche *et al.*, 2009). Por ejemplo, controlan la calidad de la comunidad de algas en el arrecife (Hyxon y Brostoff, 1996), por lo tanto, promueven el establecimiento y crecimiento de los corales (Ceccarelli *et al.*, 2005b), además de aumentar la productividad primaria dentro de sus territorios con relación a los sustratos adyacentes (Klump *et al.*, 1987).

Otras especies que presentaron alta abundancia fueron *C. atrilobata*, *P. punctatus* y *M. dorsalis*, la primera planctívora y las otras dos herbívoras, por lo que estas dos últimas también deben tener una influencia importante en el control de la comunidad de algas y por lo tanto sobre la heterogeneidad del sustrato. Por ejemplo una de las interacciones sociales trascendentales para el sistema coralino que existe entre *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *P. punctatus*, es la de competencia por el mismo alimento. Al ser las dos primeras territorialistas presentan muy poca movilidad, en comparación con *P. punctatus*, cuyos movimientos por el arrecife son amplios y constantes. Este hecho ha marcado una relación de competencia, que a su vez ha ido moldeando la estructura de la comunidad de peces del arrecife. Bajo condiciones experimentales, Lewis (1986) observó que los peces herbívoros tienen una profunda influencia sobre la distribución y abundancia de las algas bentónicas dentro de los arrecifes tropicales, lo que a su vez determina una heterogeneidad ambiental promoviendo la formación de microhábitats y por lo tanto de refugios para otras especies, incrementando la diversidad del sistema. Los organismos herbívoros son los principales exportadores de la productividad primaria algal hacia niveles tróficos superiores (Carpenter, 1986).

El registro de la especie *Selar crumenophthalmus* presentó cardúmenes demasiado grandes como para hacer una estimación confiable por medio de los censos visuales, lo que podría traer como consecuencia cambios muy evidentes en los índices ecológicos de la comunidad de peces. Al ser considerada esta especie como ocasional no forma parte de la diversidad de las especies permanentes de la comunidad de peces de este sistema, por lo que se decidió no incluirla en las estimaciones realizadas. Sin embargo, debe tener un fuerte impacto sobre el ecosistema, trayendo como consecuencia fluctuaciones en la composición y densidad de la comunidad. Por ejemplo, al alimentarse de larvas de peces y pequeños invertebrados bentónicos (<http://www.fishbase.org>),

causaría una escasez en el reclutamiento de nuevos individuos y competiría por el alimento con otros peces que se alimentan del mismo recurso. La presencia de esta especie en el arrecife podría traer efectos directos en el reclutamiento, competencia (Jones, 1987, 1988; Clarke, 1989; Robertson, 1996), o depredación (Hyxon y Beets, 1993) sobre la comunidad, alterando el equilibrio del sistema.

8.3. Variación espacio-temporal de la comunidad de peces

8.3.1. Variación temporal

Respecto a la dinámica temporal de la comunidad íctica, ninguno de los índices ecológicos presentó una diferencia significativa a lo largo de 7 años, lo que manifiesta una estabilidad ambiental durante la última década, sin cambios importantes de las comunidades biológicas del área de estudio. La variación estacional tampoco presentó cambios significativos de los índices comunitarios entre las épocas de lluvias y secas, con la dominancia de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis* en ambas temporadas climáticas. Aunque estos resultados difieren con los obtenidos por Ramos-Santiago (2004) y Juárez-Hernández (2008), donde registraron mayores abundancias en la época de lluvias, en el presente estudio estas diferencias no fueron observadas y numéricamente las abundancias fueron muy similares.

Por otra parte, la composición de especies fue prácticamente la misma para las diferentes bahías reportando Ramos-Santiago (2004) para la Bahía la Entrega 65 especies y Juárez-Hernández (2008) registró 62 para la Bahía Maguey. Sin embargo, la diferencia radicó probablemente en la omisión de los análisis ecológicos de la especie *S. crumenophthalmus*, donde a diferencia de las demás bahías, La Entrega y Maguey, en la Bahía San Agustín los cardúmenes no se pudieron medir a través de la técnica de muestreo utilizada, por lo que como ya se mencionó anteriormente, se decidió omitirla en este estudio. A pesar de esta diferencia de resultados fue evidente la dominancia de las mismas especies herbívoras en el ecosistema arrecifal del PNH, sugiriendo la gran importancia de este grupo funcional que mantiene y controla las características biológicas de la placa coralina tanto para la Bahía San Agustín como de la región en general.

Con los datos observados hasta ahora se puede concluir que dentro de la bahía San Agustín existen grupos de peces residentes permanentes y otros que son cíclicos, que visitan el arrecife diurna o estacionalmente. Este es el caso de *S. crumenophthalmus*, que aún cuando se registró en ambas épocas climáticas, su abundancia más importante fue observada durante la temporada de sequía, cuando también se registran las temperaturas más bajas. La estabilidad que se presentó a lo largo del estudio (2003-2010) concuerda con la “hipótesis de la estabilidad comunitaria”, la cual es controlada a través de interacciones biológicas (Ogden y Ebersole, 1981), cuyas bases han sido apoyadas por estudios realizados en el Mar Caribe principalmente, Hawaii y Golfo de California. Contrario a esta hipótesis, otros estudios apoyan la “hipótesis del desequilibrio” (las bases de esta hipótesis han sido cimentadas en estudios realizados en la Gran Barrera Arrecifal por más de 30 años continuos, Connell *et al.*, 1997) sobre comunidades coralinas. En ellos se encontró que perturbaciones crónicas y graduales, ya sea de origen natural o humano, son los principales mecanismos de variación en la estructura de las especies. Sin tales perturbaciones la teoría del equilibrio podría lograrse, sin embargo, las variaciones climáticas en el corto tiempo impide alcanzarlo (Connell, 1978).

En el PNH, a pesar de los cambios bruscos de temperatura de hasta 10°C (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998), que se llegan a presentar durante las surgencias del Golfo de Tehuantepec se le considera una masa de agua relativamente homogénea (Lluch-Cota *et al.*, 1997), cuyas variaciones espacio-temporales trae como consecuencia episodios de mortandad y recuperación de la comunidad coralina que depende de la magnitud y periodicidad de estos cambios (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), así como en el reclutamiento de peces. Lozano y Zapata (2003) consideran a las variaciones climáticas y a los eventos oceanográficos como los factores más importantes de este proceso, observándose una relación muy estrecha entre las condiciones oceanográficas y la distribución de larvas (Booth *et al.*, 2000). Otro tipo de factores a una escala más pequeña, como lo son el régimen de marea, el cual tiene una variación importante en el Pacífico Oriental (Lozano y Zapata, 2003), y la variación diurna influyen en la abundancia y distribución de peces (Holbrook *et al.*, 1994). Por otra parte, el entendimiento del proceso de reclutamiento de peces podría dar pistas acerca de la importancia de los factores que controlan la dinámica de la estructura comunitaria (Lozano y Zapata, 2003).

8.3.2. Variación espacial

Los índices ecológicos no mostraron diferencias significativas dentro de la comunidad de peces, ni entre los diferentes transectos, ni entre las diferentes zonas. El análisis de porcentaje de similitud mostró la dominancia de *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *C. atrilobata* y *O. Steindachneri* en las diferentes zonas de la placa coralina. La adición de otras especies como *C. atrilobata*, *P. punctatus* y *A. meleagris*, como especies dominantes, fue determinada para algunas zonas en particular. Sin embargo, por medio del análisis multivariado de escalamiento multidimensional (EMD) se logró observar diferencias claras entre la época de secas y de lluvias, basadas en la abundancia de las especies para cada transecto y zona. De acuerdo a Sale y Douglas (1984), la segregación de hábitats a escalas espaciales pequeñas, como lo es la Bahía San Agustín, es más evidente en la abundancia relativa de las especies que en la presencia/ausencia, debido en parte, al alto reclutamiento estacional que algunas especies presentan, cuya abundancia y distribución está en función de la disponibilidad de hábitat y recursos (Munday, 2002), de la competencia, depredación, circulación oceánica (Chittaro *et al.*, 2005), e incluso de eventos históricos, por ejemplo las perturbaciones (Lecchini y Tsuchiya, 2008). El momento posterior al reclutamiento es el más crítico debido a la gran presión en la selección del hábitat, determinando los patrones de abundancia de los organismos adultos (Lecchini y Poygnonec, 2009). Ciertos hábitats proveen de un mejor abasto de alimento y refugio, aumentando la probabilidad de sobrevivencia de las especies (Chittaro *et al.*, 2005). Por ejemplo, las fluctuaciones en la densidad de las poblaciones es mayor en los hábitats aislados, como es considerada la Bahía San Agustín, que en los hábitats continuos, debido a que en estos hábitats las tasas de reclutamiento y mortandad son mayores, como resultado de la intensidad en la agregación de peces, de la competencia y depredación, lo que hace a los hábitats aislados más inestables en la dinámica y densidad poblacional (Nanami y Nishihira, 2003).

Estas afirmaciones concuerdan con el análisis SIMPER, donde *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *O. steindachneri* fueron las especies dominantes. Además de ser el grupo funcional más importante del arrecife, su alta especialización en alimentación y en la preferencia de hábitats tiene implicaciones importantes en los patrones de abundancia de las especies (Munday 2002). Aunque con la aparición y desaparición, ya sea por migración o muerte, de otras especies cíclicas como *S. crumenophthalmus*, *C. atrilobata* y *P. punctatus* repercute de una manera importante sobre las especies que son residentes permanentes, sea por depredación o

competencia, ya que la diversidad y dinámica de la comunidad también está en función de la capacidad de dispersión de los organismos (Tilman, 1994).

Por otra parte, para el caso de especies territorialistas como *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*, junto con la incorporación de especies con alta dispersión, como *P. punctatus*, forman el grupo funcional más importante del arrecife de San Agustín. La competencia que se da entre estas especies por el mismo recurso muestra una estabilidad de coexistencia, facilitada por la disponibilidad del recurso, lo que puede ser explicado por la “hipótesis de competencia por el espacio” (Tilman, 1994). La funcionalidad de este grupo de peces, al ser de hábitos herbívoros, pueden llegar a crear hábitats bien definidos, cada uno con su comunidad bentónica particular, por lo que se le considera una comunidad clave en la estructuración de hábitats (Vroom *et al.*, 2005).

La dinámica de la comunidad está determinada por una serie de factores de tipo espacial, como lo son la disponibilidad de hábitat y nivel de aislamiento con respecto a otros hábitats, de los cuales se puede proveer de nuevos reclutas. De este modo la dinámica oceánica, con sus ciclos temporales, juega un papel muy importante en el abasto de larvas hacia estos lugares, y ya establecidos los nuevos reclutas, las relaciones inter e intraespecíficas, como la competencia y la depredación, principalmente, determinarán la colonización definitiva de éstas, dando forma a las comunidades biológicas.

8.4. Relación entre las variables ambientales y la comunidad de peces

Las variables que presentan una mayor relación con la comunidad de peces, son el coral vivo, la presencia de algas, la presencia de invertebrados, la temperatura y el pH. La presencia de huecos no ejerció alguna influencia significativa dentro de la comunidad. Por otro lado, por medio de la correlación lineal múltiple (RLM) se registraron dependencias negativas; una muy estrecha entre la Índice de Shannon (H') y el de Margalef con la cobertura coralina. Los trabajos realizados respecto a los factores controladores de la comunidad de peces han tenido resultados opuestos; por ejemplo Luckhurst y Luckhurst (1978), y posteriormente Roberts y Ormond (1987), no encontraron relaciones significativas entre la cobertura y diversidad coralina con la diversidad de peces. Gratwicke y Speight (2005) indicaron que la topografía del arrecife (rugosidad, formas de crecimiento y altura) fue el factor que mejor se relaciona a la diversidad de peces. En cambio

otros autores como Bell y Galzin (1984) y Chabanet *et al.* (1997) encontraron correlaciones positivas entre estas dos variables biológicas.

En el caso de la Bahía San Agustín, la complejidad estructural del arrecife fue relativamente pobre (0.8687), presentando un sustrato muy llano y homogéneo, con prácticamente una especie coralina (*P. damicornis*) dominando el ambiente arrecifal. A pesar de ser considerada como una especie de crecimiento ramificado (López-Pérez *et al.*, 2007), el macizo que se ha formado durante 1 200 años, aproximadamente (Cortés *et al.*, 1994), los espacios entre las ramas del coral han sido ocupados por material que se ha ido cimentando sin dejar espacio físico entre los intersticios, especialmente en la parte central del arrecife, restando complejidad estructural al ambiente coralino. Esta complejidad es de vital importancia, ya que controla la distribución y diversidad de los organismos (los juveniles buscan refugio entre los intersticios de corales ramificados), así como la coexistencia de especies (Shulman, 1984). Sin embargo, otros factores de tipo biológico como la competencia y depredación pueden llegar a ser más determinantes en la abundancia de los reclutas, no así en la de los adultos, para éstos la complejidad estructural juega un papel más importante (Almany, 2004a). Esto obedece al hecho de que la complejidad estructural del sustrato provee de mayor refugio, reduciendo el encuentro de la presa y el depredador, sea este último de hábitos sedentarios o dispersivos (Almany, 2004b), estableciendo una relación proporcional entre sus abundancias. La abundancia de los depredadores está en función de sus presas, y éstas en función de aquellas (Steward y Jones, 2001). A este tipo de concentraciones se les conoce como “respuesta de agregación” (Krebs y Davis, 1978), las cuales son características en ecosistemas de baja diversidad, donde las tramas tróficas son cortas (Mengue, 1992).

Sin embargo, otros factores de tipo ontogénicos están implicados en estas interacciones de diversidad, distribución y abundancia de las especies. Un ejemplo son las preferencias por el sustrato, sea para colonizar o depredar, ya que la sobrevivencia de los juveniles es mayor sobre corales de crecimiento complejo (Beukers y Jones, 1997). La capacidad de dispersión de las especies es otro factor ontogénico relevante. Su movilidad está en función del riesgo de mortandad, además de su tasa de crecimiento, pues implica búsqueda de hábitats que maximicen sus beneficios en las diferentes etapas de desarrollo de los organismos (Dahlgren y Eggleston, 2000). Se han registrado mayores abundancias de presas en hábitats complejos, en donde los depredadores son menos eficientes (Almany, 2004b; Beukers y Jones, 1997).

Tomando como referencia la literatura, es posible observar la importancia que tiene la complejidad estructural de los arrecifes sobre la comunidad íctica. De este hecho se desprende la iniciativa de considerar los huecos y sus dimensiones como factor determinante de la comunidad biológica, tal como lo han sugerido Robertson y Ormond (1987) y Gratwicke y Speight (2005) independientemente de sus resultados.

8.5. Relación entre el sustrato y la dinámica de la comunidad de peces

Basados en el Análisis de Correspondencia (AC) fue posible observar una dinámica particular de las especies, en la que un grupo fue más abundante en diferentes zonas respecto a las épocas climáticas. Estas especies fueron *H. dispilus*, *H. chierchiae*, *H. nicholsi* y *A. concolor*, las cuales fueron más abundantes en la Zona II durante las lluvias y durante la época de secas en la Zona IV; en ambas zonas predominó el sustrato coralino, a diferencia de la Zona II, donde los invertebrados fueron más abundantes. Esto coincidió con los hábitos alimentarios de las especies del género *Halichoeres* las cuales se alimentan de pequeños invertebrados, a excepción de *A. concolor* que es omnívoro (www.fishbase.org).

Algunas especies como *H. dispilus*, *M. dorsalis*, *B. diplotaenia* y *S. verres*, las cuales se alimentan de invertebrados, persisten en la Zona I. *M. dorsalis* es herbívoro y fuertemente territorialista para fines reproductivos y de alimentación (www.fishbase.org). La alta abundancia de esta especie se relacionó con la zona donde se registró el mayor número de huecos de 1 a 20 cm. Otras especies como *H. saltador*, *H. maculicauda*, *D. holocanthus*, *C. panamensis* y *E. labriformis* tuvieron afinidad a la Zona II, en la que predominó la cobertura coralina y los huecos >70 cm de diámetro fueron relativamente importantes, de lo que dependen *C. panamensis* y *E. labriformis* para ocultarse y emboscar a sus presas.

Respecto a las especies transitorias o cíclicas como *A. nari nari*, *S. rubroviolaceus*, *E. bipinulata* y *C. caballus*, su ubicación fue difícil dentro de una zona en particular, debido a su gran movilidad. Otras especies de características crípticas o nocturnas como *G. castaneus*, *G. zebra*, *M. leiognathus*, *A. pacifici* y *S. lacertinus* (www.fishbase.org), sus abundancias y ocurrencias fueron demasiado bajas debido a sus hábitos y al tipo de muestreo planteado en este estudio. De otra manera, especies como *S. acapulcoensis*, *T. lucasanum* y *P. punctatus* tuvieron una abundancia y ocurrencia de tal magnitud que se registraron prácticamente en todas las zonas del

arrecife, así como en ambas épocas del año. Estas especies junto con *M. dorsalis* formaron el grupo funcional más importante dentro del arrecife coralino de la Bahía San Agustín, con implicaciones ecológicas determinantes en la estructura y funcionamiento de este ecosistema en particular.

La formación de grupos que se da entre las diferentes especies de peces, especialmente entre especies de la misma familia, se observó la preferencia sobre ciertos recursos o por ciertos hábitats. De acuerdo a Thompson *et al.* (2007) el tamaño y la distancia de hábitats puede llegar a determinar la composición y el tamaño de estos grupos, ambientes más complejos tienden a albergar organismos de hábitos solitarios o grupos pequeños, mientras que los ambientes homogéneos a grupos más grandes (Janson y Goldsmith, 1995). Por ejemplo, la competencia intra e interespecífica por hábitats pequeños (microhábitats) influye en la abundancia, distribución y mortandad de la comunidad de peces, lo cual también va a depender del comportamiento y el arraigo de las especies hacia un tipo de hábitat, y de la calidad de éste (Bonin *et al.*, 2009). Los organismos dominantes controlan el acceso de organismos subordinados a recursos como el alimento, anidamiento o refugio (Jones, 2005), por lo que la selección del hábitat influye sobremedida en la organización social y en las interacciones entre los miembros del grupo (Kane *et al.*, 2009). En este mismo sentido, otro factor controlador es la densidad poblacional, los hábitats con mayor población estimulan desplazamientos más prolongados en distancia y tiempo, y menos periodos de tiempo en sus refugios, lo que puede traducirse en mayores requerimientos energéticos en la búsqueda de alimento, pero menos energía para su crecimiento, reduciendo la fecundidad, al igual que su sobrevivencia y contribuyendo de esta manera a la regulación poblacional (Forrester *et al.*, 2006).

8.6. Grupos funcionales

8.6.1. Peces-Invertebrados

Basados en la literatura (Allen y Robertson, 1998; www.fishbase.org) y en observaciones personales a lo largo del estudio se consideró a las especies *H. dispilus*, *H. chierchiae*, *H. nicholsi*, *B. diplotaenia* (familias Labridae), *A. meleagris* (familia Tetraodontidae), *D. holocanthus* y *D. hystirix* (familia Diodontidae) como un grupo funcional del arrecife, ya que su dieta se basa principalmente en macroinvertebrados, como crustáceos, poliquetos y erizos, entre

otros. La mayor abundancia de estas especies coincidió con las zonas donde se registraron las mayores abundancias de invertebrados, Zona I y II. La función de estas especies es determinante en la estructuración del arrecife coralino. Sus hábitos alimentarios regulan las poblaciones de invertebrados, los cuales influyen tanto positiva como negativamente sobre el arrecife, ambas de vital importancia para la salud del ecosistema. Un ejemplo de ello es el abasto de fuentes nitrogenadas y fosfatadas por medio de las excretas a las comunidades de algas, responsables en la mayor parte de la productividad primaria en los sistemas arrecifales (Carpenter, 1986), además ayuda a mantener la altura del folio algal, importante para la difusión de nutrientes en la comunidad de algas (William y Carpenter, 1988). Este abasto de nutrientes es también aprovechado por la zooxantela que se hospeda dentro del coral, estableciéndose la relación mutualista entre ambos organismos (Mokady *et al.*, 1998). En el caso de los poliquetos, además de colaborar con el abasto de nutrientes, disminuye la probabilidad de blanqueamiento (Nakamura *et al.*, 2003), ya que favorece la circulación del agua en sus alrededores, lo que sirve para la eliminación de desechos y aumentar la disponibilidad de alimentos al coral (Mokadi *et al.*, 1998). Otra función importante de los poliquetos es de servir como sustrato a las colonias de pólipos (Smith, 1998), fomentando el crecimiento de las colonias del coral a su alrededor (Ben-Tzvi *et al.*, 2006). Densidades altas de gusanos tubícolas puede ser contraproducente ya que tienen el efecto de suavizar o adelgazar el tejido de las colonias de corales, especialmente la de especies que crecen ramificada o submasivamente, como es el caso de *P. damicornis* (Smith, 1998). Además, esta especie de coral es una de las que presenta una alta correlación con los gusanos tubícolas, por lo que altas concentraciones de este organismo puede poner en riesgo la integridad de la comunidad coralina de la Bahía San Agustín, ya que fue el invertebrado dominante en este estudio. Un monitoreo de las relaciones simbióticas entre estos organismo, así como el espesor del tejido del coral sería un indicador importante de la salud del coral (Cooper *et al.*, 2009).

Crecimientos poblacionales de macroinvertebrados en la comunidad puede traer cambios drásticos del sustrato arrecifal, a tal grado que se considera la diferencia entre un arrecife prístino y degradado por la abundancia de los erizos (McClanahan, 1987), los cuales son bioerosionadores efectivos (Brown-Saracino *et al.*, 2007). Existen varios factores, principalmente biológicos, que llegan a controlar la abundancia de este grupo de organismos, como por ejemplo la depredación, la competencia por recursos y enfermedades (McClanahan *et al.*, 1994). La reducción de poblaciones de sus depredadores, como peces, debido a la pesca

principalmente, ha traído como consecuencia altos niveles de bioerosión y disminución en la complejidad estructural (McClanahan y Kurtis, 1991). Es frecuente observar poblaciones más grandes de erizos en áreas no protegidas, y de peces herbívoros como lora y cirujanos en áreas protegidas (McClanahan *et al.*, 1994), volviendo crítica la herbivoría de los erizos en el control de la cobertura algal (Carpenter, 1981). Sin embargo, en ausencia de estos factores, las poblaciones son autorreguladas por otros de tipo denso-dependientes, como la competencia intraespecífica. McClanahan y Kurtis (1991) encontraron gónadas más pequeñas, contenidos estomacales más bajos y menores tasas de respiración en poblaciones con mayores densidades de erizos que en aquellas menos densas.

De la misma manera, mayor densidad poblacional de poliquetos puede traer como consecuencia la disminución en el espesor de tejido vivo, especialmente de especies que presentan un crecimiento ramificado como lo es *P. damicornis* (Smith *et al.*, 1995). Por otro lado, los poliquetos también son considerados como bioerosionadores internos del coral, ya que aprovechan el sustrato de coral muerto a causa de los erizos para colonizarlo posteriormente, lo que trae implicaciones importantes en la preservación del sustrato coralino en diferentes ambientes del arrecife (Kiene y Hutchings, 1994).

La depredación de peces influye en la comunidad de macroinvertebrados, en número de especies y en abundancia (Gilinsky, 1984). La exclusión de depredadores aumenta las densidades y riqueza de los invertebrados (Bell y Coull, 1978). Edgar y Shaw (1995b) afirman que la dieta principal de peces pequeños estuvo compuesta por poliquetos y moluscos, pero principalmente por crustáceos, consumidos casi en su totalidad al rebasar 1 mm de tamaño, indicando que la disponibilidad de estos organismos puede limitar la producción de la comunidad íctica, lo que puede explicar la baja abundancia de este grupo en el presente estudio. Por otro lado, los mismos autores encontraron que la mayor producción de invertebrados y peces se registró en los hábitats de pastos marinos y no en los hábitats sin vegetación. En este sentido, a las especies de la familia Pomacentridae se le atribuye un papel ecológico de primer orden, identificándolos como especies clave en el funcionamiento de la comunidad coralina, de algas y de invertebrados (Ceccarelli *et al.*, 2005a), y de la comunidad bentónica en general (Ceccarelli, 2007), y por consiguiente de la comunidad de peces. La composición de algas dentro de sus territorios está en función del tamaño del pez y de las agregaciones conespecíficas o congénéricas, lo cual puede determinar la

biomasa, la productividad y la calidad de la comunidad de algas, de un monocultivo a uno de gran diversidad (Ceccarelli, 2007).

8.6.2. Peces-Algas

Las especies que formaron este grupo funcional en el presente estudio fueron, en orden de importancia *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis*, *P. punctatus*, *O. steindachneri* y ocasionalmente *S. compressus* y *S. ghobban*, la cual fue muy rara. Aunque todas ellas explotan el mismo recurso, cada una tiene diferente comportamiento. *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *O. steindachneri* son de hábitos más sedentarios, las dos primeras son altamente territorialistas, mientras que *P. punctatus* y *S. compressus* forman cardúmenes, el primero mucho mayores y con desplazamientos sobre el coral amplios y constantes. Se observaron diferentes cohortes en el mismo cardumen o separados, a diferencia de *S. compressus* que fueron muy reducidos y compuestos sólo de juveniles.

Algunas de las funciones del grupo de herbívoros es la de remover y reducir el sobrecrecimiento de las algas, lo cual trae como consecuencia la disminución del sombreado por macroalgas (Bellwood *et al.*, 2004), y distribución óptima de los nutrientes dentro de la comunidad de algas (William y Carpenter, 1988). Además de controlar la composición de algas y de la ecología bentónica en general (Ceccarelli, 2007), promueve la formación de microhábitats incrementando la diversidad del ecosistema (Lewis, 1986). Sin embargo, la función más importante es la de exportador de la productividad primaria algal hacia niveles tróficos superiores, siendo estos efectos fundamentales en el entendimiento de la mecánica del ecosistema arrecifal (Carpenter, 1986). También las especies con facultad de migración, en este caso acantúridos y escáridos, ayudan al intercambio de nutrientes, ya que con su movilidad aportan cantidades considerables de nitrógeno por medio de sus excretas cuando se trasladan a otros ecosistemas o a otras profundidades (Duarte y Acero, 1998).

Hixon y Brostoff (1996) afirman que la herbivoría de los peces puede afectar la sucesión de la comunidad de algas de tres maneras: acelerando o desacelerando la tasa de sucesión, y desviándola hacia una nueva trayectoria, dependiendo de las especies. Tal es el caso de especies de la familia Acanthuridae (en este caso *P. punctatus*) y Scaridae (*S. compressus* y *S. ghobban*), que en ausencia de especies de pomacéntridos, son capaces de desviar la sucesión hacia una

nueva trayectoria, en donde las algas pioneras rápidamente son sustituidas por otras especies más agresivas hacia el coral, ganándole espacio, desplazándolo y más tarde eliminándolo. De manera contraria especies de la familia Pomacentridae (por ejemplo, *S. acapulcoensis* y *M. dorsalis*) desaceleran la sucesión, de tal manera que la sucesión de algas pioneras o de estado intermedio se interrumpe, y estas especies, al no presentar una herbivoría selectiva, mantienen una alta diversidad de algas bentónicas sobre y cerca de los arrecifes coralinos, dentro y entre hábitats (Hay y Taylor, 1985). Al desacelerar la sucesión mantienen un equilibrio espacial entre los parches de algas y los corales promoviendo una heterogeneidad ambiental. Este grupo funcional ejerce una profunda influencia en la productividad de plantas y de comunidades animales de los arrecifes tropicales (Randall, 1961, 1965). La influencia de este grupo es tal, que la reducción de stocks ha llegado a tener repercusiones ecológicas de gran relevancia, cambiando de un sustrato dominado por tejido coralino a otro dominado por algas, lo que reduce la disponibilidad de refugios e inhiben el establecimiento de nuevas colonias de reclutas (Feary *et al.*, 2007b), y por consiguiente afectan localmente la riqueza y abundancia de las especies (Schmitt y Holbrook, 2000).

Debido a la especialización que presenta este grupo de peces, son dependientes de algún tipo de hábitat en particular, al menos en algún momento de su ciclo vital, volviéndolos vulnerables a cambios en su hábitat (Moore y Elmendorf, 2006). Especialmente la eliminación de acantúridos y escáridos debido a la sobrepesca ha vulnerado la inmunidad de los corales, volviéndolos más susceptibles a perturbaciones como las enfermedades, ciclones e invasión de algas (Hughes *et al.*, 2003). Por otro lado, la pérdida de coral ha traído consecuencias como la pérdida de reclutamiento, de macrofauna y stocks de peces, cambio de grupos de peces a uno dominado por una especie de equinoideos y su consecuente incremento de bioerosión coralina (Bellwood *et al.*, 2004). Sin embargo, estas consecuencias son subestimadas, ya que de acuerdo a Feary *et al.* (2009) los efectos también se manifiestan fisiológicamente sobre la comunidad de peces, como por ejemplo en la pérdida de crecimiento y madurez, con alteraciones demográficas de esta comunidad (Feary *et al.*, 2007b).

Por otro lado, el mantenimiento adecuado de los grupos funcionales y de la heterogeneidad espacial del sustrato coralino es capaz de preservar la biodiversidad y la redundancia funcional de los grupos, lo que ayuda a obtener capacidad de respuesta del ecosistema ante eventualidades ambientales (Adger *et al.*, 2005). Derivado de los ideales de conservación y manejo surgió el

concepto de la reservas marinas, que si bien no son pieza clave, trae enormes beneficios a los ecosistemas marinos (Lubchenco *et al.*, 2003).

8.7. Reserva Marina Parque Nacional Huatulco

El PNH ha experimentado un crecimiento progresivo de la infraestructura hotelera a partir de 1984, en que comenzó la construcción del complejo hotelero, hasta alcanzar 2 041 habitaciones en 1997 (SEMARNAT, 2003). Como parte de un proyecto federal se tiene planeado contar con 24 000 habitaciones y una población de aproximadamente 345 000 habitantes para el año 2014 (Fernández-Chávez, 1999). Junto con ello la inmigración y la demanda de terrenos urbanos se ha incrementado, al igual que asentamientos irregulares, lo que ha cambiando radicalmente el paisaje de la región. Esto a su vez ha ejercido una presión en el sector primario de la producción, por lo que las fronteras agrícolas y agropecuarias se han extendido en espacio e intensidad. Estas actividades se realizan sin ningún control, ya que en el caso de la agricultura se practica la roza y quema, además del uso desmesurado de agroquímicos para aumentar los rendimientos. Por parte de la ganadería los animales no se confinan a corrales, pastoreando libremente sobre la flora silvestre. Por otro lado, el continuo desarrollo turístico demanda recursos forestales maderables para la construcción, además de su uso para fines domésticos (SEMARNAT, 2003).

En el ámbito turístico el número de embarcaciones se ha incrementando, registrándose en 2001 600 embarcaciones en el primer mes a 1 600 para finales del mismo año. Hicieron uso de ellas 30 000 turistas tan sólo en el mes de diciembre, observándose cada vez mayores concentraciones en algunas bahías, especialmente aquellas con formaciones coralinas (SEMARNAT, 2003). Además del uso directo de los recursos, algunos efectos colaterales por esta actividad son la generación de basura y aguas negras de los centros urbanos, el uso de cremas y bloqueadores, y derrames de combustibles y aceites de motores acuáticos (SEMARNAT, 2003).

Estos factores, entre otros, aumenta el estrés de la comunidad coralina limitando su capacidad de colonización, lo que ya empieza a ser evidente en la Bahía San Agustín, en donde el área mayormente deteriorada es la visitada por los turistas. El daño físico debido al uso recreativo, la contaminación por sustancias tóxicas y el aporte de fuentes nitrogenadas por las actividades agrícolas y agropecuarias provoca brotes importantes de algas, lo que cubriría al sustrato coralino, y mas tarde sustituiría el arrecife de coral del PNH por praderas de algas, similar a lo

documentado por Hughes (1994) en el Mar Caribe. La pérdida de diversidad de la comunidad bentónica modifica significativamente la estructura del arrecife coralino, ya que serían afectados los procesos de reclutamiento y colonización (Booth y Beretta, 2002), con consecuencias demográficas, de composición específica de la comunidad de peces (Syms y Jones, 2000), y en la estructura trófica de la comunidad en general (Lewis, 1998).

La pesca es otra de las actividades que se ha intensificado, aunque el tipo de pesca que se practica es de tipo artesanal, se ha visto afectada por las naves de gran calado, disminuyendo los stocks, principalmente de la fauna sésil. Sin embargo, a partir de los años 90, su producción aumentó de 56 a 125 tons/año tan solo de 1995 al 2000, al igual que las artes de pesca, pasando de un total de 12 en 1991 a 561 para el año 2000 (SEMARNAT, 2003). Comercialmente se explotan un total de 33 especies, de las cuales 15 son las importantes por su volumen de captura. Algunas de ellas son el cocinero (*C. caballus*), el huachinango (*Lutjanus peru*) y el cazón (*Rhizoprionodon longurio*), gran depredador, estas dos últimas de valor comercial importante, y la chapeta, probablemente (*Selene oerstedii*), además de otras especies de tiburón y el jurel (*C. caninus*) (SEMARNAT, 2003).

La pesca de consumidores secundarios como *S. crumenophthalmus*, *C. caninus*, *C. caballus*, y *E. bipinnulata* principalmente, de herbívoros como *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis* y *P. punctatus*, pero especialmente la de grandes depredadores como el tiburón de la especie *R. longurio*, en zonas consideradas poco biodiversas, como la región de Huatulco, son más susceptibles a cambios de fase por otras especies menos deseadas comercialmente, con consecuencias económicas considerables (Bellwood *et al.*, 2004). Otra de las consecuencias de estos cambios de fase es la transición de una cobertura coralina a una dominada por algas, pudiendo ser muy repentinas, con efectos profundos en la comunidad bentónica y especialmente en la comunidad de peces, los cuales son un grupo con enorme potencial de resiliencia dentro de la comunidad coralina (Berumen y Pratchett, 2006). El incremento de la comunidad algal estimula la abundancia y diversidad de organismos herbívoros, detritívoros y de peces que se alimentan de invertebrados (McClanahan, 2002). Los organismos suspensívoros, como *C. atrilobata*, pueden llegar a remover la mayoría del material de la columna de agua incrementando la transparencia y limitando las poblaciones de patógenos y por lo tanto de enfermedades de las especies marinas, e incluso humanas como el cólera, así como también la remoción de organismos vuelve más susceptible al ecosistema a la invasión de especies introducidas (Jackson *et al.*, 2001).

La alteración en la estructura de estos ecosistemas provoca cambios en la diversidad de especies, en la abundancia de las poblaciones, en la talla de los organismos, en la dinámica trófica, cambios en las interacciones biológicas, (Lubchenco *et al.*, 2003), además de la distribución y reclutamiento de especies (Jones y Syms, 1998). Las diferencias biogeográficas en la riqueza y composición de los grupos funcionales tiene profundas implicaciones en la restauración de estos ecosistemas, en el manejo de pesquerías y en el enfoque de las reservas marinas para su manejo (Bellwood *et al.*, 2004). Halpern (2003) encontró índices ecológicos significativamente mayores dentro de las reservas que fuera de ellas, tanto en las comunidades en general como en grupos funcionales, con efectos en cascada sobre la trama trófica, con lo cual se aumenta el número de herbívoros y se disminuye la cobertura de algas sobre el coral (Mumby *et al.*, 2007).

Todos estos factores junto con perturbaciones de tipo natural como las tormentas, El Niño y el cambio climático, guardan un efecto sinérgico sobre los ecosistemas costeros. Sin duda la sobrepesca es una de las primeras perturbaciones en la cronología de estos sucesos y principal responsable de la eutrofización, irrupciones de poblaciones, enfermedades e invasiones de especies introducidas (Jackson *et al.*, 2001).

Uno de los principios de las reservas es que, en cuestiones pesqueras, tienen una función similar a la de la talla de primera captura, además de reducir el esfuerzo pesquero, aseguran el movimiento adecuado de especies y que a mayor capacidad de dispersión mayor área de reserva es necesaria (Botsford *et al.*, 2003), lo cual, junto con las áreas de retención (Warner *et al.*, 2000), y la dispersión de larvas, son elementos de vital importancia en su ubicación y tamaño que pueden ser mejoradas por medio del diseño de una red de reservas que representen ampliamente el sistema (Almany *et al.*, 2009). Las conexiones biogeográficas y los movimientos de los organismos entre diferentes áreas representan más apropiadamente la biogeografía marina (Lourie y Vincent, 2004).

Sin embargo, el establecimiento de las reservas está bajo consideraciones por varias razones, una de ellas es la falta de experiencia y el desconocimiento de la biología de las especies y de la presión pesquera (Botsford, *et al.*, 2003). Por otro lado el traspale de zonas ha traído como consecuencia conflictos entre entidades que persiguen fines distintos, generando confusión de sus usuarios y dejando una sensación de inoperancia, distinta para la que fue creada, por ofrecer pocos resultados (Callum *et al.*, 2003). Las reservas pueden perder su estatus cuando se limita o

detiene la extracción de los recursos naturales, o bien cuando la zona es económicamente rentable y compite con los desarrollos inmobiliarios, por lo que las especies dentro de estas zonas no serán protegidas aunque las perturbaciones, transformaciones del suelo y fragmentaciones del hábitat continúen (Margules y Pressey, 2000). A pesar de las contradicciones que enfrentan las reservas marinas, dentro de las diversas modalidades que existen, han probado ser herramientas que incrementan tanto productividad como diversidad de los ecosistemas, pero que por sí solas distan de ser efectivas. El conocimiento de los recursos biológicos es uno de los primeros pasos para alcanzar los objetivos de las reservas, aunque no serán suficientes si el desarrollo económico no se asocia con la legislación, con las instituciones y a acuerdos regionales (Cinner *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

- La placa arrecifal se encuentra constituida principalmente por la especie *Pocillopora damicornis*, la cual cubre el 75% de la placa.
- La mayor parte del arrecife se encuentra en buenas condiciones y solo un pequeño porcentaje en grave deterioro (13.48%).
- La mayor concentración de coral vivo se registró en la periferia de la placa arrecifal, mientras que el coral muerto en la zona que es visitada comúnmente por los bañistas y más expuesta a la intemperie durante el bajamar. La parte central del arrecife esta conformada por una combinación de coral vivo, erosionado y por algas.
- La complejidad estructural del hábitat (ICE) resultó muy escasa, por lo que otros factores como los tipos de cobertura, huecos, macroinvertebrados y variables ambientales fueron considerados de mayor relevancia en la estructuración de la comunidad de peces.
- Se registró un total de 65 especies y 29 familias de peces, de las cuales Labridae, Pomacentridae y Carangidae fueron las familias con el mayor número de especies cada una.
- Las especies de peces dominantes, en orden de abundancia y ocurrencia fueron *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *C. atrilobata*, *P. punctatus*, *M. dorsalis*, *S. flavilatus*, *A. meleagris* y *O. steindachneri*. Muy similar a lo registrado para otras regiones como el Golfo de California, Centroamérica y las Galápagos.
- Del año 2003 a la fecha la comunidad de peces no presentó cambios importantes en su composición, manteniéndose estable durante la última década.
- Especialmente *T. lucasanum*, *S. acapulcoensis*, *M. dorsalis*, *P. punctatus* y *O. steindachneri* fueron las especies más abundantes en los diferentes subsistemas de la placa arrecifal.

- Estacionalmente las especies dominantes fueron las mismas en ambas épocas del año, sin embargo durante la época de lluvias se presentó un mayor número de especies lo que provocó una mayor abundancia de peces durante esta época, marcando clara diferencia de la comunidad íctica entre ambas épocas climáticas.
- Las variables ambientales que mejor se relacionaron con la comunidad de peces fueron: el coral vivo, cobertura de algas, los huecos mayores a 70 cm de diámetro, temperatura y pH.
- Los índices de diversidad ($H'n$) y riqueza de especies (D) presentaron una asociación negativa con la cobertura de coral vivo, haciendo evidente la escasa complejidad estructural del hábitat (ICE), por lo que otros factores como los huecos, algas, macroinvertebrados, temperatura y pH tienen mayor relevancia en la estructuración de la comunidad de peces.
- Algunos grupos de peces fueron persistentes sobre cierta zona del arrecife durante ambas épocas climáticas, mientras que otros mostraron mayor dinámica estacional, lo que manifiesta una segregación de hábitats, dependiente de las condiciones climáticas y de la disponibilidad de recursos de la placa arrecifal.
- Hay cambios importantes en la estructura de la comunidad de peces y otros grupos biológicos que pueden ser atribuibles a perturbaciones del hábitat.
- El monitoreo continuo de ciertos grupos biológicos que son clave en la estructura y función del ecosistema, y que utilizan los recursos arrecifales similarmente, son de vital importancia dentro de las políticas de manejo de este recurso.

LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza O. y E. F. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*. 22(4): 283-305.
- Acosta-Garay, A. 2006. Distribución y abundancia de larvas de peces en la Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Informe Final de servicio social. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 30 p.
- Adger, W. N., T. P. Hughes, C. Folke, S. R. Carpenter y J. Rockström. 2005. Social ecology resilience to coastal disaster. *Science*. 309: 1036-1039.
- Alejandre-Samaniego, D. 2010. Evaluación del grado de deterioro de la placa arrecifal de la Bahía Riscalillo, Parque Nacional Huatulco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 p.
- Allen, G. R. y D. R. Robertson. 1998. Peces del Pacífico Oriental Tropical. CONABIO, Agrupación Sierra Madre y CEMEX. 327 p.
- Allison, G. W., J. Lubchenco y M. H. Carr. 1998. Marine reserves are necessary but not suficiente for marine conservation. *Ecological Applications*. 8: 79-92.
- Almany, G. R. 2003. Priority effects in coral reefs fish communities. *Ecology*. 85(7): 1920-1935.
- Almany, G. R. 2004a. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia*. 141: 105-113.
- Almany, G. R. 2004b. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblage? *Oikos*. 106: 275-284.
- Almany, G. R., S. R. Connolly, D. D. Heath, J. D. Hogan, G. P. Jones, L. J. McCook, M. Mills, R. L. Pressey y D. H. Williamson. 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reef. *Coral Reefs*. 28: 339-351.
- Amezcu-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. *Instituto de Ciencias Marinas y Limnología*. UNAM. México, 184 p.
- Ault, T. R. y C. R. Johnson. 1998. Spatially and temporally predictable fish communities on coral reef. *Ecological Monographs*. 68(1): 25-50.
- Barneche D. R., S. R. Floeter, D. M. Ceccarelli, D. M. B. Frensel, D. F. Dinslaken, H. F. S. Mário y C. E. L. Ferreira. 2009. Feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae). *Mar. Biol.* 156: 289-299.

- Barrientos-Villalobos, J. 2000. Diversidad y abundancia de la ictiofauna de los arrecifes coralinos del Parque Nacional de Huatulco. Tesis profesional de licenciatura en biología. Univ. Aunton. Pue. 52p.
- Bautista-Guerrero, E. 2006. Diversidad y abundancia de esponjas perforadoras en dos sistemas arrecifales en las Bahías de Huatulco (Oaxaca, México). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 83 p.
- Bell, J. D. y R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*. 15: 265-274.
- Bell, S. S. y B. C. Coull. 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecología*. 35: 141-148.
- Bellwood, D. R., T. P. Hughes, C. Folke y M. Nyström. 2004. Confronting coral reef crisis. *Nature*. 429 (29): 827-833.
- Benítez-Villalobos, F. 2001. Comparación de la comunidad de equinodermos asociada a arrecifes en dos localidades de las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*. 31-36.
- Ben-Tzvi O., S. Einbinder y E. Brokovich. 2006. A beneficial association between a polychaete worm and a scleractinian coral? *Coral Reefs*. 25: 98.
- Bergenius, M. A. J., M. I. McCormick, M. G. Meekan y D. Ross. 2005. Environmental influences on larval duration, growth and magnitude of settlement of a coral reef fish. *Marine Biology*. 147: 291-300.
- Berger, M., G. P. Jones y H. P. Possingham. 2006. A method of statistical modelling of coral reef fish distribution: Can it aid conservation planning in data poor regions? Proceeding of 10th International Coral Reef Symposium. 1445-1456.
- Berumen, M. L. y M. S. Pratchett. 2006. Recovery without resilience: Persistent disturbance and long-term shifts in the structure of the fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs*. 25: 647-653.
- Beukers, J. S. y G. P. Jones. 1997. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on coral reef fish population. *Oecologia*. 114: 50-59.
- Birkeland, Ch. 1997. Life and death of coral reef. Chapman y Hall, Guam, USA. 536 p.
- Bonin, M. C., M. Srinivasan y G. R. Almany. 2009. Inertactive effects of interspecific competition and microhabitat on early post-settlement in a coral reef fishes. *Coral Reefs*. 28: 265-274.

- Booth G. D., M. J. Niccolucci y E. G. Schuster. 1994. Identifying proxy sets in multiple linear regression: an aid to better coefficient interpretation research, p. 1445-1456. En: Berger M., G. P. Jones y H. P. Possingham (eds). Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium.
- Booth D. J., M. D. Kingsford, P. J. Doherty y G. A. Beretta. 2000. Recruitment of damselfishes in One Tree Island Lagoon: Persistent interannual spatial patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202: 219–230.
- Booth, D. J. y G. A. Beretta. 2002. Change in a fish assemblage after a coral reef bleaching event. *Marine Ecology Progress Series.* 245: 205-212.
- Bostford, L. W., J. C. Castilla y C. H. Peterson. 1997. The Management of fisheries and marine ecosystems. *Science.* 27: 509-515.
- Bostford, L. W., F. Micheli y A. Hastings. 2003. Principles for the design of marine reserves. *Ecological applications.* 13(1): S25-S31.
- Brock, V. E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish population. *Bulletin of Marine Science.* 32: 269-276.
- Brown-Saracino, J., P. Peckol, H. A. Curran y M. L. Robbart. 2007. Spatial variation in sea urchin, fish predator, and bioerosion rates on coral reef of Belize. *Coral Reefs.* 26: 71-78.
- Buckley, R. M. y G. J. Hueckel. 1989. Analysis of visual transect for fish assessment on artificial reef. *Bulletin of Marine Science.* 44(2): 327-342.
- Caley, M. J. 1993. Predation, recruitment and the dynamics in communities of coral-reef fishes. *Marine Biology.* 117: 33-43.
- Caley, M. J. 1995. Reef-fish community structure and dynamics: an interaction between local and larger-scale processes? *Marine Ecology Progress Series.* 129: 19-29.
- Caley, M. J. y St. John. 1996. Refuge availability structures assemblages of tropical reef fishes. *Journal of Animal Ecology.* 65: 414-428.
- Callum. R., G. Branch, R. H. Bustamante, J. C. Castilla, J. Dugan, S. B. Halpern, D. Laffetery, H. Leslie, J. Lubchenco, D. Mcardle, M. Ruckelhaus y R. R. Warner. 2003. Application of ecological criteria in selecting marine reserves and developing reserve networks. *Ecological Applications.* 13(1): S215-S228.
- Carpenter, R. C. 1981. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J. Mar. Res.* 39:749–765.
- Carpenter, R. C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs.* 56: 345-363.

- Carreiro-Silva, M. y T. R. McClanahan. 2001. Echinoid bioerosion and herbivory on Kenia coral reef: The role of protection from fishing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 262: 133-153.
- Ceccarelli, D. M., G. P. Jones y L. J. McCook. 2005a. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs*. 24:606–620.
- Ceccarelli, D. M., G. P. Jones y L. J. McCook. 2005b. Foragers versus farmers: Contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reef. *Oecologia*. 145: 445–453.
- Ceccarelli, D. M. 2007. Modification of benthic communities by territorial damselfish: A multi-species comparison. *Coral Reefs*. 26: 853-866.
- Chabanet, P., H. Ralambondrainy, M. Amanieu, G. Faure y R. Galzin. 1997. Relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*. 16: 93-102.
- Chávez-Romo, H. E. y H. Reyes-Bonilla. 2007. Reproducción sexual del coral *Pocillopora damicornis* al sur del Golfo de California. México. *Ciencias Marinas*. 33(4): 495-501.
- Chittaro, P. M., P. Usseglio y P. F. Sale. 2005. Variation in fish density, assemblage composition and relative rates of predation among mangrove, seagrass and coral reef habitats. *Environmental Biology of Fishes*. 72: 175-187.
- Choat J. H. y D. R. Bellwood. 1985. Interactions between herbivorous fishes on coral reef: Influence of spatial variation. *Marine Biology*. 89: 221-234.
- Cinner, J. E., T. R. McClanahan, T. M. Daw, N. A. J. Graham, J. Maina y S. K. Wilson. 2009. Linking social and ecological systems to sustain coral reef fisheries. *Current Biology*. 19: 206-212.
- Clarke, R. D. 1989. Populations fluctuations, competition and microhabitat distribution of two species of tube blennies, *Acanthemblemaria* (Teleostei: Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Science*. 44: 1174-85.
- Clarke, K. R. y M. Ainsworth. 1993. A method linking multivariate community structure to environmental biology. *Marine Ecology Progress Series*. 92: 205-219.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science*. 199: 1302-1310.
- Connell, J. H., T. P. Hughes y C. C. Wallace. 1997. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs*. 67(4): 461-488.
- Cortés, J., I. J. McIntyre y P. W. Glynn. 1994. Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef, Punta Islotes, Costa Rica. *Coral Reef*. 13: 65:73.

- Dahlgren C. P. y D. B. Eggleston. 2000. Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*. 81: 2227–2240.
- Díaz-Pulido, G. y L. J. McCook. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs*. 23: 225-233.
- Duarte, C. S. y P. A. Acero. 1998. Hábitos alimentarios de los peces del género *Acanthurus* (Periformes: Acanthuridae) en la región de Santa María (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical*. 36: 399-405.
- Edgar G. J. y C. Shaw. 1995a. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia. II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 194: 83–106.
- Edgar, G. J. y C. Shaw. 1995b. The production and trophic ecology of shallow water fish assemblage in southern Australia. III. General relationship between sediments, seagrasses, invertebrates and fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 194: 107-131.
- Elorduy-Garay, F. J. y S. V. Jiménez-Gutiérrez. 2000. Metodología para el estudio de los peces de arrecifes, p. 209-228. En: Aburto-Oropeza, O. y C. A. Sánchez-Ortiz (eds.). Recursos arrecifales del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México.
- Feary, D. A. 2007. The influence of resource specialization on the response of reef fish to coral disturbance. *Marine Biology*. 153: 153-161.
- Feary, D. A., G. R. Almany, G. P. Jones y M. I. McCormick. 2007a. Coral degradation and the structure of tropical reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*. 333. 243-248.
- Feary, D. A., G. R. Almany, M. I. McCormick y G. P. Jones. 2007b. Habitat choice, recruitment and the response of coral reef fishes to coral degradation. *Oecologia*. 153: 727-737.
- Feary, D. A., M. I. McCormick y G. P. Jones. 2009. Growth of reef fishes in response to live coral cover. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
doi:10.1016/j.jembe.2009.03.002.
- Fernández-Chávez, E. 1999. Bahías de Huatulco. Sol y Sombras (Reportaje). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 102 p.

- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Soomer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Roma, FAO. 2: 647-1200.
- Fitzpatrick S. M. y T. J. Donaldson. 2007. Anthropogenic impacts to coral reef in Palau, Western Micronesia during the Late Holocene. *Coral Reefs*. 26: 915-930.
- Fonseca-Gally, S. F. 2010. Evaluación del grado de deterioro de la placa arrecifal de la Bahía de San Agustín, Parque Nacional Huatulco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 p.
- Forrester, G. E. 1990. Factors influencing the juvenile demography of a coral reef fish population. *Ecology*. 71: 1666-1681.
- Forrester, G. H., B. Evans, M. A. Steele y R. R. Vance. 2006. Assessing the magnitude of intra- and interspecific competition in two coral reef fishes. *Oecologia*. 148: 632-640.
- Fortier L., M. Gilbert, D. Ponton, G. Ingram, B. Robinou y L. Legendre. 1996. Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal ice (south-eastern Hudson Bay, Canada). III. Feeding success of marine fish larvae. *J. Mar. Syst.* 7:251–265.
- Gagliano, M., M. I. McCormick y M. G. Meekan. 2007. Temperature-induced shifts in selective pressure at a critical developmental transition. *Oecologia*. 152: 219–225.
- Gallegos A., M. R. Heath, E. McKenzie y L. H. Cargill. 1996. Environmentally induced short-term variability in the growth rates of larval herring. *Marine Ecology Progress Series*. 137:11–23.
- Gallegos-García, A. y J. Barberán-Falcón. 1998. Surgencia eólica, p. 27-35. En: M. Tapia-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 240 p.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Gerber, L. R., L. W. Botsford, A. Hastings, H. P. Possingham, S. D. Gaines, S. R. Palumbi y S. Andelman. 2003. Population models for marine reserve design: a retrospective and prospective synthesis. *Ecological Applications* 13: S47-S64.
- Gilinsky, E. 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*. 65(2): 455-468.
- Giraldo, A. C. y F. Ospina. 2001. Abundance and spatial distribution of *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1863) in coral reef of the Eastern Tropical Pacific. *Bull. Mar. Sci.* 68: 147-152.

- Glynn P. W. y J. S. Ault. 2000. A biogeography analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*. 19: 1-23.
- Glynn, P. y G. Leyte. 1997. Coral reef, West México: Reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*. 45(3): 1003-1047.
- González-Resendiz, M. L. 2008. Estructura comunitaria de macroalgas en dos sistemas arrecifales en las Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 68 p.
- Graham, N. A. J., R. D. Evans y G. R. Russ. 2003. The effects of marine reserve protection on the trophic relationship of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*. 30: 200-208.
- Gratwicke, B. y M. R. Speight. 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.
- Greene, L. E. y W. S. Alevizon. 1989. Comparative accuracies of visual assessment method for coral reef fishes. *Bulletin of Marine Science*. 44: 899-912.
- Gust N., J. C. Howard y M. I. McCormick. 2001. Spatial variability in reef fish distribution, abundance, size and biomass: A multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 214: 237-251.
- Halford, A., A. J. Cheal, D. Ryan y D. McB. Williams. 2004. Resilience to a large-scale disturbance in coral and fish assemblage of the Great Barrier Reef. *Ecology*. 85(7): 1892-1905.
- Halpern, B. S. 2003. The impact of marine reserves: Do marine reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*. 13(1): S117-S137.
- Harvell, C. D., Ch. E. Mitchell, J. R. Ward, S. Altizer, A. P. Dobson, R. S. Ostfeld y M. D. Samuel. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*. 296 (5576): 2158-2162.
- Hay, M. E. y P. R. Taylor. 1985. Competition between herbivorous fishes and urchin on Caribbean reef. *Oecologia*. 65: 591-598.
- Hay, M. E. 1997. The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reef. *Coral Reefs*. 16:67-76.
- Hiatt, R. W. y W. Strasburg. 1960. Ecological relationship of the fish fauna on coral reef of the Marshall Islands. *Ecological Monographs*. 30(1): 65-127.

- Hobson, E. S. 1974. Diel feeding migration in tropical reef fishes. *Helgoländer Wissensch Meersunters.* 2: 361-370.
- Holbrook. S. J., M. J. Kingsford, R. J. Schmitt y J. S. Stephens. 1994. Spatial and temporal patterns in assemblages of temperate reef fish. *Am. Zool.* 34 : 463-475.
- Holbrook, S. J., A. J. Brooks y R. J. Schimtt. 2002. Variation in structural attributes of patch-forming corals and in patterns of abundance of associated fish. *Mar Freshwater Research.* 53: 1045-1053.
- <http://www.5campus.com/leccion/correspondencia>
- <http://www.fishbase.org>.
- <http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx?s=est&c=124>
- Hughes, T. 1994. Catastrophes, phase shift, and large-scale degradation of a caribbean coral reef. *Science.* 265: 1547-1551.
- Hughes, T. P., A. H. Baird, D. R. Bellwood, M. Card, S. R. Connoly, C. Folke, R. Grossberg, O. Hoegh-Guldberg, J. B. C. Jackson, J. Kleypas, J. M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S. R. Palumbi, J. M. Pandolfi, B. Rosen y J. Roughgarden. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reef. *Science.* 301: 929-933.
- Hyxon, M. A. y J. P. Beets. 1993. Predation, prey refuge, and the structure of coral reef fish assemblage. *Ecological Monographs.* 63: 77-101.
- Hyxon, M. A. y W. N. Brostoff. 1996. Succession and herbivory: Effects of differential grazing on Hawaiian coral-reef algae. *Ecological Monograph.* 66: 67-90.
- Jackson, J. B. C., M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Bostford, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C. B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, Ch. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner y R. R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science.* 293: 629-637.
- Janson, C. H. y M. L. Goldsmith. 1995. Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. *Behav. Ecol.* 6:326-336.
- Jones, G. P. 1987. Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef. *Ecology.* 68: 1534-47.
- Jones, G. P. 1988. Experimental evaluation of the effects of habitat-structure and competitive interaction on the juveniles of two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 123: 115-26.
- Jones, G. P. 1990. The importance of recruitment to the dynamics of coral reef fish population. *Ecology.* 71(5): 1691-1698.

- Jones, G. P. y C. Syms. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reef. *Australian Journal of Ecology*. 23:287–297.
- Jones, K. M. M. 2005. The effect of territorial damselfish (Family: Pomacentridae) on the space use and behaviour of the coral reef fish, *Halichoeres bivittatus* (Bloch, 1971) (Family Labridae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 324:99–111.
- Juárez-Hernández. L. G. 2008. Composición, distribución y abundancia de la ictiofauna en la Bahía Maguey, Huatulco, Oaxaca, y su relación con la complejidad (estructura) del hábitat. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 128 p.
- Kane, C. N., A. J. Brooks, S. J. Holbrook y R. J. Schmitt. 2009. The role of microhabitat preference and social organization in determining the spatial distribution of a coral reef fish. *Environmental Biology of Fishes*. 84: 1-10.
- Kiene, W. E. y P. A. Hutchings. 1994. Bioerosion experiments at Lizard Islands, Great Barrier reef. *Coral Reefs*. 13: 91-98.
- Klumpp D. W., A. D. McKinnon y P. Daniel. 1987. Damselfish territories: Zones of high productivity on coral reef. *Marine Ecology Progress Series*. 40:41–51.
- Koumoundouros, G., P. Divanach y L. Anezaki. 2001. Temperature induced ontogenetic plasticity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Marine Biology*. 139:817–830.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1978. Behavioural ecology; an evolutionary approach. Blackwell. Oxford. 456 p.
- Lecchini, D. y M. Tsuchiya. 2008. Spatial structure of coral reef fish communities at Kudaka Island (Ryukyu Archipelago), Japan. *Ichthyology Research*. 55: 321.327.
- Lecchini, D. y D. Poignonec. 2009. Spatial variability of ontogenic patterns in habitat associations by coral reef fishes (Moorea-lagoon-French Polynesia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 82: 553-556.
- Legendre, P. y L. Legendre. 2000. Numerical Ecology. Elsevier Science. Amsterdam. 853 p.
- León, H. y J. González. (1993), “Macroalgas de Oaxaca”, En: Salazar, S. y N. E. González (Eds.). Biodiversidad marina y costera de México, CONABIO, Centro de Investigación de Quintana Roo, México. 486-498 p.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*. 56: 183-228.

- Lewis, A. R. 1998. Effects of experimental coral disturbance on the population dynamics of fishes on large patch reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 230: 91-110.
- Leyte-Morales, G. E. 1995. Zonas coralinas de Bahías de Huatulco, Res. XIII, Congreso Nacional de Zoología, Morelia, Michoacán. 68 p.
- Leyte-Morales, G. E. 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de Maestría, Universidad del Mar, México.
- Lluch-Cota, S. E., S. Álvarez-Borrogo, E. M. Santamaría-Del Ángel, F. E. Muller-Karger y S. Hernández-Vásquez. 1997. El Golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: Variación espacio-temporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Ciencias Marinas*. 23: 329-340.
- López-Pérez, R. A., L. M. Hernández-Ballesteros y T. Herrera-Escalante. 2001. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*. 33-38.
- López-Pérez, R. A. y L. M. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, Western México. *Bulletin of Marine Science*. 75(3): 453-472.
- López-Pérez, R. A., M. G. Mora-López y G. E. Leyte-Morales. 2007. Coral (Anthozoa: Scleractinia). Recruitment at Bahías de Huatulco, Western México: Implications for coral community structure and dynamics. *Pacific Science*. 61(3): 355-369.
- López-Pérez, R. A., I. L. Pérez-Maldonado, A. M. López-Ortiz, L. M. Barranco-Servin, J. Barrientos-Villalobos y G. E. Leyte-Morales. 2010. Reef fishes of the Mazunte-Bahías de Huatulco reef track, Oaxaca, Mexican Pacific. *Zootaxa*. 1-10.
- Lourie, S. A. y A. C. J. Vincent. 2004. Using biogeography to help set priorities in marine conservation. *Conservation Biology*. 18(4): 1004-1020.
- Lozano, S. y F. A. Zapata. 2003. Short-term temporal patterns of early recruitment of coral reef fishes in the tropical eastern Pacific. *Marine Biology*. 142: 399-409.
- Lubchenco, J., S. R. Palumbi, S. D. Gaines y S. Andelman. 2003. Plugging a hole in the ocean: The emerging science of marine reserves. *Ecological Applications*. 13 (1): S3-S7.
- Luckhurst, B. E. y K. Luckhurst. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*. 49: 317-323.

- Luna-Vargas, E. L. I. 1993. Impacto de la infraestructura turística en Bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis profesional de Licenciatura en Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 189p.
- Margalef, R. 1958. Perspectives in ecological theory. Univ. press, Chicago, 240 p.
- Margules, C. R., y R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*. 405: 243-253.
- McClanahan, T. R. 1987. Overfishing and coral reef degradation: A preliminary report from East Africa. *Conservation Biology*. 1: 97-99.
- McClanahan, T. R. y J. D. Kurtis. 1991. Population regulation of the rock-boring sea urchin *Echinometra mathaide* (de Blainville). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 147: 121-146.
- McClanahan, T. R., M. Nugues y S. Mwachireya. 1994. Fish and urchin herbivory and competition in Kenya coral reef lagoons: The role of reef management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 184: 237-254.
- McClanahan, T. R., V. Hendrick, M. J. Rodrigues y N. V. C. Polunin. 1999. Varying responses of herbivorous and invertebrate-feeding fishes to macroalgal reduction on a coral reef. *Coral Reefs*. 18: 195-203.
- McClanahan, T. R. 2002. The near future of coral reef. *Environmental Conservation*. 29:460-483.
- McCormick, M. I. 1994. Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 87-96.
- Meekan, M. G., J. H. Carleton, A. D. McKinnon, K. Flynn y M. Furnas. 2003. What determines the growth of tropical reef fish larvae in the plankton: Food or temperature? *Marine Ecology Progress Series*. 256:193-204.
- Mengue, B. A. 1992. Community regulation: Under what condition are bottom-up factors important on rocky shores. *Ecology*. 73: 755-765.
- Mitchell-Arana, L. M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oax. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. Mex. 74 p.
- Moberg, F. y C. Folke. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*. 29: 215-233.
- Mokady, O., Y. Loya y B. Lazar. 1998. Ammonium contribution from boring bivalves to their coral host-a mutualistic symbiosis? *Marine Ecology Progress Series*. 169: 295-301.

- Molina-Cruz, A. y M. Martínez-López. 1994. Oceanography of the Gulf of Tehuantepec, México, indicated by Radiolaria remains. *Paleography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 81-91.
- Monreal-Gómez, M. A. y D. A. Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina, p. 13-26. En: M. Tapia-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 240 p.
- Moore. K. A. y S. C. Elmendorf. 2006. Propagule vs. niche limitation: Untangling the mechanisms behind plant species distributions. *Ecological Letters*. 9: 797–804.
- Mora, C. 2010. A clear human footprint in the coral reef of the Caribbean. *Proc. R. Soc. B*. 275: 767–773.
- Mumby, P. J., A. R. Harborn, J. William, C. V. Kappel, D. R. Brumbaugh, F. Micheli, K. E. Holmes, C. P. Dahlgren, C. B. Paris y P. G. Blackwell. 2007. Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *PNAS*. 104(20): 8362-8367.
- Munday, P. L. 2000. Interaction between habitats use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes of the genus *Gobiodon*. *Environmental Biology of Fishes*. 58: 355-369.
- Munday, P. L. 2002. Does habitat availability determine geographical-scale abundance of coral-dwelling fishes. *Coral Reefs*. 21: 105-116.
- Munday, P. L., M. C. Öhman, M. S. Pratchett, B. Riegl, M. Sano, R. J. Schmitt y C. Syms. 2009. Crucial knowledge gaps in current understanding of climate change impacts on coral reef fishes. *The Journal of Experimental Biology*. 213: 894-900.
- Nakamura T., H. Yamasaki y R. Van Woesik. 2003. Water flow facilitates recovery from bleaching in the coral *Stylophora pistillata*. *Marine Ecology Progress Series*. 256: 287–291.
- Nanami, A. y M. Nishihira. 2003. Population dynamics and spatial distribution of coral reef fishes: comparison between continuous and isolated habitats. *Environmental Biology of Fishes*. 68: 101-112.
- Neigel, J. E. 2003. Species-area relationships and marine conservation. *Ecological Applications* 13: S138-S145.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. 3ra ed. Jhon Wiley & Sons, Inc. 600 p.
- Ogden, J. C. y J. P. Ebersole. 1981. Scale and community structure of coral reef fishes: A long-term study of a large artificial reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4: 97-103.
- Ogden, J. C. y E. H. Gladfelter. 1983. Coral reef, seagrass beds and mangroves: Their interaction in the coastal zone of the Caribbean. UNESCO Rep. Mar. Sci. 23, 133.

- Öhman, M. C., A. Rajasuriya y S. Svensson. 1998. The use of butterflyfishes (Chaetodontidae) as bio-indicators of habitat structure and human disturbance. *Ambio*. 27 (8):708-716.
- Paddack, M. J., K. Robert y C. S. Sponaugle. 2006. Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reef. *Coral Reefs*. 25: 461–472.
- Palumbi, S. R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13: S146-S158.
- Pandolfi, J. M. 2002. Coral community dynamics at multiple scales. *Coral Reefs*. 21: 13-23.
- Pandolfi, J. M., R. H. Bradbury, E. Sala, T. P. Hughes, K. A. Bjorndal, R. G. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M. J. H. Newman, G. Paredes, R. R. Warner y J. B. C. Jackson. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*. 301: 955-958.
- Pérez-España, H., F. Galván-Magaña y L. A. Abitia-Cárdenas. 1996. Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*. 22(3): 273-294.
- Pielou, E. C. 1975. *Mathematical Diversity*. Wiley. New York. 165 p.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. Wiley. New York. 385 p.
- Planes, S., G. P. Jones y S. R. Thorrold. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *PNAS*. 106(14): 5693–5697.
- Ramírez-Gutiérrez, J. M. 2004. Estructura de la comunidad de peces de la Bahía San Agustín, Huatulco, Oaxaca. Informe Final de servicio social. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México. 69 p.
- Ramírez-Gutiérrez, J. M., M. Tapia-García, E. Ramos-Santiago y R. Ulloa. 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Oaxaca, México. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 80 (4): 419-430.
- Ramos-Santiago, E. 2004. Estructura de la comunidad de peces de la Bahía La Entrega, Huatulco, Oaxaca. Tesis profesional de maestría. Univ. Autón. Metro. Iztapalapa. México. 120 p.
- Randall, J. E. 1961. Overgrazing of algae by herbivorous marine fishes. *Ecology*. 2: 812.
- Randall, J. E. 1965. Grazing effects on seagrasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. *Ecology*. 46: 255-260.
- Reyes-Bonilla, H. y G. E. Leyte-Morales. 1998. Corals and coral reef of the Puerto Angel Regio, west coast of México. *Revista de Biología Tropical*. 46: 679-681.

- Reyes-Bonilla, H. y R. A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas*. 24: 211-224.
- Risk, M. J. 1972. Fish Diversity on coral reef in the Virgin Island. *Atoll Research Bulletin*. 153: 1-6.
- Roberts, C. M. y R. F. G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reef. *Marine Ecology Progress Series*. 41: 1-8.
- Robertson, D. R. 1996. Interspecific competition controls abundance and habitat of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology*. 77: 885-889.
- Russ, G. 1984. Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier reef. I. Levels of variability across the entire continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*. 20: 23-24.
- Sale, F. P. y R. Dybdahl. 1975. Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology*. 56: 1343-1355.
- Sale, F. P. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist*. 111: 337-35.
- Sale, F. P. y R. Dybdahl. 1978. Determinants of community structure for coral reef fishes in isolated coral heads at lagoonal and reef slope site. *Oecología*. 34: 57-74.
- Sale, F. P. 1979. Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia*. 42: 159-177.
- Sale, F. P. 1980. The ecology of fishes coral reef . *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 367-421.
- Sale, F. P. y W. A. Douglas. 1981. Precision and accuracy of visual census technique for fish assemblage of coral patch reef. *Environmental Biology of Fishes*. 6:333-339.
- Sale, F. P. y B. J. Sharp. 1983. Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fish. *Coral Reefs*. 2: 37-42.
- Sale, F. P. y W. A. Douglas. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reef and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*. 65 (2): 409-422.
- Sale, F. P. 1997. Visual census of fishes: How well do we see what is there? Proceedings 8th International Coral Reef Symposium. 2: 1435-1440.
- Samoilys, M. A. y G. Carlos. 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 57:289-304.
- Sapp, J. 1999. What is natural? Coral reef crisis. Oxford. Univ. Press, Nueva York. 275 P.

- Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke y B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413: 591-596.
- Schmitt, R. J. y S. J. Holbrook. 2000. Habitat limited recruitment of coral reef damselfish. *Ecology*. 81:3479–3494.
- SEMARNAT. 2003. Programa de Manejo del Parque Nacional Huatulco. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 205 p.
- Shafir, A. e Y. Loya. 1983. Consumption and assimilation of coral mucus by the burrowing mussel *Lithophaga lessepsiana*. *Bull. Inst. Oceanogr. Fish.* 9:135-140.
- Shannon, C. E. y W. Wiener, 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois, 117 p.
- Shima, J. S. 2000. Regulation of local populations of a coral reef fish via joint effects of density- and number-dependent mortality. *Oecologia*. 126: 58-65.
- Shulman, M. J., J. C. Ogden, J. P. Ebersole, W. N. McFarland, S. L. Miller y N. G. Wolf. 1983. Priority effects in the recruitment of juvenile coral reef fishes. *Ecology*. 64(6): 1508-1513.
- Shulman, M. J. 1984. Resource limitation and recruitment patterns in a coral reef fish assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 74: 85-109.
- Shulman, M. J. 1985. Recruitment of coral reef fishes: Effects of distribution of predators and shelter. *Ecology*. 66: 1056-1066.
- Shulman, M. J. y J. C. Ogden. 1987. What controls tropical reef fish populations: Recruitment or benthic mortality? An experimental in the Caribbean reef fish *Haemulon flavolineatum*. *Marine Ecology Progress Series*. 39: 233-242.
- Smith, S. D. A., V. J. Harriott, S. A. Banks y L. G. Roberts. 1995. Coral/algal dynamics in the Solitary Islands Marine Reserve, northern NSW: 1995 Report. Progress report prepared for the Australian Nature Conservation Agency, Canberra. July 1995. 35 p.
- Smith, S. D. A. 1998. Tube-building polychaete worms smother coral in the Solitary Islands Marine Park, northern NWS Australia. *Coral Reefs*. 17: 342.
- Steward, B. D. y G. P. Jones. 2001. Associations between the abundance of piscivorous fishes and their prey on coral reef: Implications for prey-fish mortality. *Marine Biology*. 138: 383-397.
- Syms, C. y G. P. Jones. 2000. Disturbance, habitat structure, and the dynamics of coral reef fish community. *Ecology*. 81(10): 2714-2729.

- Tapia-García, M., M. C. García-Abad, G. González-Medina, M. C. Macuitl-Montes y G. Cerdiales L. de la Guevara. 1994. Composición, distribución y abundancia de la comunidad de peces demersales del Golfo de Tehuantepec, México. *Tropical Ecology*. 35(2): 229-255.
- Tapia-García, M. 1998. Evaluación ecológica de la ictiofauna demersal. p. 129-148. En: M. Tapia-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 240 p.
- Thompson, V. J., P. L. Munday y G. P. Jones. 2007. Habitat patch size and mating systems as determinants of social group in coral-dwelling fishes. *Coral Reefs*. 26: 165-174.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*. 75(1): 2-16.
- Timko, J. A. y J. L. Innes. 2009. Evaluating ecological integrity in national parks: Case studies from Canada and South Africa. *Biological Conservation*. 142: 676-688.
- Vázquez-Gutiérrez, F., G. Salvador-López, A. Ramírez-Alvarez, M. Turner-Garcés, A. Fausto-Castillo y H. Alexander-Valdez. 1998. La química del agua. p. 35-50. En: M. Tapia-García (ed.). El Golfo de Tehuantepec: El ecosistema y sus recursos. Univ. Autón. Metro. México. 240 p.
- Villareal-Cavazos, A., H. Reyes-Bonilla, B. Bermúdez-Almada y A. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Rev. Biol. Trop.* 48(2-3): 413-424.
- Vroom, P. S., K. M. Page, K. A. Peyton y J. K. Kukea-Shultz. 2005. Spatial heterogeneity of benthic community assemblage with emphasis on reef algae at French Frigate Shoals, Northwestern Hawaiian Island. *Coral Reefs*. 24: 574-581.
- Warner R. R. y S. G. Hoffman. 1980. Local population size as a determinant of mating system and sexual composition in two tropical marine fishes (*Thalassoma* spp.). *Evolution*. 34(3): 508-518.
- Warner, R. R., S. E. Swearer y J. E. Caselle. 2000. Larval accumulation and retention: Implication for the design of marine reserves and essential habitat. *Bulletin of Marine Science*. 66: 821-830.
- William, S. L. y R. C. Carpenter. 1988. Nitrogen-limited primary productivity of coral reef algal turfs: Potential contribution of ammonium excreted by *Diadema antillarum*. *Marine Ecology Progress Series*. 47: 145-152.

- Wilson, S. K., M. Adjeroud, D. R. Bellwood, M. L. Berumen, D. Booth, Y. Marie Bozec, P. Chabanet, A. Cheal, J. Cinner, M. Depczynski, D. A. Feary, M. Gagliano, N. A. J. Graham, A. R. Halford, B. S. Halpern, A. R. Harborne, A. S. Hoey, S. J. Holbrook, G. P. Jones, M. Kulbiki, Y. Letourneur, T. L. De Loma, T. McClanahan, M. I. McCormick, M. G. Meekan, P. J. Mumby, P. L. Munday, M. C. Öhman, M. S. Pratchett, B. Riegl, M. Sano, R. J. Schmitt y C. Syms. 2009. Crucial knowledge gaps in current understanding of climate change impacts on coral reef fishes. *The Journal of Experimental Biology*. 213: 894-900.
- Wyrski, K. 1967. Circulation and water mass of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 1: 117:147.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc, New Jersey. 718 p.

ANEXO I

Listado taxonómico de la comunidad de corales de la Bahía San Agustín de acuerdo a Myers (2008).

Reino Animalia

Phylum Cnidaria

Clase Anthozoa

Subclase Zoantharia

Orden Scleractinia

Suborden Astroceeniina

Familia Pocilloporidae

Pocillopora capitata (Verrill, 1864)

Pocillopora damicornis (Linnaeus, 1758)

Pocillopora meandrina Dana, 1846

Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander, 1786)

Suborden Fungiina

Familia Agariciidae

Pavona gigantea Verrill, 1868*

Familia Poritidae

Porites panamensis Verrill, 1868

ANEXO II

Listado taxonómico de la comunidad de peces de la Bahía San Agustín de acuerdo a Nelson (1994).

Phylum Chordata

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

Orden Rajidae

Suborden Myliobatoidei

Familia Urolophidae

Urobatis concentricus Osborne & Nichols, 1916

Familia Myliobatidae

Aetobatus narinari (Euphrasen, 1790)

Clase Actinopterygii

Subclase Neopterygii

Orden Anguiliformes

Suborden Muraenoidei

Familia Muraenidae

Gymnothorax castaneus (Jordan & Gilbert, 1882)

Gymnomuraena zebra (Shaw, 1797)

Muraena lentiginosa Jenyns, 1842

Suborden Congroidei

Familia Ophichthidae

Myrichthys tigrinus Girard, 1859

Orden Aulopiformes

Suborden Alepisauridae

Familia Synodontidae

Synodus lacertinus Gilbert, 1890

Orden Mugiliformes

Familia Mugilidae

Mugil curema Valenciennes, 1846

Orden Beloniformes

Suborden Belonidae

Familia Hemiramphidae

Hemiramphus saltator Gilbert y Starks, 1904

Orden Beryciformes

Suborden Holocentroidei

Familia Holocentridae

Myripristis leiognathus Valenciennes, 1836

Sargocentron suborbitalis (Girard, 1864)

Orden Gasterosteiformes

Suborden Syngnathoidei

Familia Fistularidae

Fistularia commersonii Rüppell, 1835

Orden Perciformes

Suborden Percoidei

Familia Serranidae

Epinephelus labriformis (Jenyns, 1843)

Epinephelus niphobles Gilbert y Starks, 1897

Cephalopholis panamensis (Steindachner, 1877)
 Familia Apogonidae
Apogon pacifici Herre, 1935
Apogon retrosella (Gill, 1863)
 Familia Carangidae
Caranx caninus Günther, 1869
Caranx caballus Günther, 1869
Elegatis bipinnulata (Quoy & Gaimard, 1825)
Selar crumenophthalmus (Bloch, 1793)
Seriola rivoliana (Valenciennes, 1833)
Gnathanodon speciosus (Forsskal, 1775)
 Familia Lutjanidae
Lutjanus argentiventris (Peters, 1869)
 Familia Gerreidae
Eucinostomus currani Yañez-Aracibia, 1978
 Familia Haemulidae
Haemulon maculicauda (Gill, 1863)
Haemulon sexfasciatum Gill, 1863
Haemulon steindachneri (Jordan & Gilbert, 1881)
 Familia Mullidae
Mulloidichthys dentatus (Gill, 1863)
 Familia Chaetodontidae
Chaetodon humeralis Günther, 1860
Johnrandallia nigrirostris (Gill, 1863)
 Familia Pomacanthidae
Holacanthus passer Valenciennes, 1846
Pomacanthus zonipectus (Gill, 1862)
 Familia Kyphosidae
Kyphosus analogus (Gill, 1863)
Kyphosus elegans (Peters, 1869)
 Familia Cirrhitidae
Cirrhitus rivulatus Valenciennes, 1855
 Familia Pomacentridae
Abudefduf concolor (Gill, 1863)
Abudefduf troschelii (Gill, 1862)
Chromis atrilobata (Gill, 1862)
Microspathodon bairdii (Gill, 1862)
Microspathodon dorsalis (Gill, 1862)
Stegastes acapulcoensis (Fowler, 1944)
Stegastes flavilatus (Gill, 1863)
Stegastes rectifraenum (Gill, 1862)
 Familia Labridae
Bodianus diplotaenia (Gill, 1862)
Halichoeres chierchiae (Caporiacco, 1947)
Halichoeres dispilus (Günther, 1864)
Halichoeres nicholsi (Jordan & Gilbert, 1881)
Halichoeres notospilus (Günther, 1864)
Thalassoma lucasanum (Gill, 1863)
Thalassoma grammaticum Gilbert, 1890

Xyrichtys pavo (Valenciennes, 1840)
 Familia Scaridae
 Scarus compressus (Osburn & Nichols, 1916)
 Scarus ghobban Forsskål, 1775
 Scarus rubroviolaceus Bleeker, 1847
 Suborder Blennoidei
 Familia Blenniidae
 Ophioblennius steindachneri Jordan y Evermann, 1989
 Suborder Acanthuroidei
 Familia Acanthuridae
 Acanthurus xanthopterus Valenciennes, 1835
 Prionurus laticlavus (Valenciennes, 1846)
 Prionurus punctatus Gill, 1862
 Orden Tetraodontiformes
 Suborden Tetraodotoidei
 Familia Balistidae
 Sufflamen verres (Gilbert & Starks, 1904)
 Balistes polylepis Steindachner, 1876
 Familia Ostracidae
 Ostracion meleagris Shaw, 1796
 Familia Tetraodontidae
 Arothron meleagris Bloch & Schneider, 1801)
 Canthigaster punctatissima Günther, 1870
 Familia Diodontidae
 Diodon holocanthus Linnaeus, 1758
 Diodon hystrix Linnaeus, 1758