



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

**(BIOLOGÍA MARINA)**

**DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE CRUSTÁCEOS DECÁPODOS EN  
ARRECIFES CON DIFERENTE NIVEL DE DEGRADACIÓN**

**T E S I S**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**ROBERTO GONZÁLEZ GÓMEZ**

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (PUERTO MORELOS)**

**COMITÉ TUTORAL: DR. ADOLFO GRACIA GASCA**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (UNAM)**

**DR. MICHEL EDMOND HENDRICKX RENERS**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (MAZATLÁN)**

**DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP**  
**INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA (PUERTO MORELOS)**

**PUERTO MORELOS, Q. ROO, JULIO 2016**



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.



**DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE CRUSTÁCEOS  
DECÁPODOS EN ARRECIFES CON DIFERENTE  
NIVEL DE DEGRADACIÓN**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**Maestro en Ciencias**

**(Biología Marina)**

**PRESENTA**

**Roberto González Gómez**

Directora de Tesis: Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán

Comité Tutorial: Dr. Adolfo Gracia Gasca

Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners

Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

Puerto Morelos, Q. Roo, Julio, 2016



*Cinetorhynchus manningi*

**A la memoria de Antonio Torres Díaz-Malaguilla**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), en el proyecto n° IN205614 por las becas otorgadas para la elaboración de este trabajo y durante el transcurso de la maestría.

A mi tutora principal, la Dra. Patricia Dolores Briones Fourzán, por compartir conmigo su vasto conocimiento y estar siempre dispuesta a atender mis dudas, resolviéndolas con claridad y paciencia, así como por brindarme siempre su apoyo en el ámbito personal.

Al Dr. Enrique Lozano Álvarez, por las importantes sugerencias hechas para la mejora de este trabajo y por su apoyo personal en todo momento.

A los integrantes del comité tutorial, el Dr. Adolfo Gracia Gasca, Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners, Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz y Dr. Lorenzo Álvarez Filip, quienes, con sus valiosos comentarios, mejoraron notablemente la calidad del presente trabajo.

A la M. en C. Amada Cecilia Barradas Ortiz y al M. en C. Fernando Negrete Soto por su indispensable ayuda en el trabajo de campo y laboratorio, habiendo compartido conmigo multitud de horas bajo el agua de día y de noche.

Al M. en C. Francisco Ruiz Rentería por su amistad y sus sabios consejos.

Al M. en C. José Edgar Escalante Mancera por su ayuda en la utilización del software Surfer® 11.

A Darren Brown, por sus acertados comentarios al trabajo.

A todo el personal de la UASA por su apoyo y simpatía.

A los amigos y compañeros del laboratorio, Rubén Muñoz de Cote Hernández, Rogelio Martínez Calderón, Leslie Nayeli Cid González, María Piedad Sánchez Morillo-Velarde, Alí Espinosa Magaña, Nelia Luviano Aparicio, Rebeca Iliana Candia Zulbarán y Charlotte Eve Davies por compartir muy buenos momentos y trabajar en equipo durante los muestreos para este trabajo.

A mi familia, en especial a mi madre, cuyo principal objetivo en la vida ha sido siempre que tanto mi hermana como yo consiguiésemos la mejor educación y formación.

A mi queridísima Pi, quien con todo su cariño y apoyo me hace mejor cada día. Por tenerte a mi lado soy el hombre más afortunado del mundo.

## CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS.....	I
ÍNDICE DE TABLAS.....	II
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Objetivos.....	5
MATERIAL Y MÉTODOS.....	5
Área de estudio.....	5
Muestreo de crustáceos mediante censo visual subacuático.....	7
Caracterización de la complejidad estructural de los sitios arrecifales.....	10
Caracterización de tipos de sustratos en los arrecifes.....	12
Análisis de los datos.....	13
Caracterización de la complejidad estructural y tipos de sustratos.....	13
Caracterización de la comunidad de crustáceos decápodos.....	13
RESULTADOS.....	15
Evaluación del hábitat por el método de puntos (HAS).....	15
Rugosidad.....	16
Análisis de los principales sustratos ocupados por crustáceos decápodos.....	16
Listado de especies.....	21
Especies registradas durante los muestreos nocturnos.....	24
Caracterización de la comunidad de crustáceos decápodos.....	24
DISCUSIÓN.....	31
CONCLUSIONES.....	36
REFERENCIAS.....	37
ANEXO 1.....	46
ANEXO 2.....	47

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (a) y de los arrecifes Limones y Bonanza (b).....	7
Figura 2. Puntos de muestreo en el arrecife Limones.....	9
Figura 3. Puntos de muestreo en el arrecife Bonanza.....	9
Figura 4. Registro de crustáceos decápodos mediante censo visual.....	10
Figura 5. Comparación del índice de rugosidad entre los arrecifes Limones y Bonanza. Las líneas centrales representan la mediana, las cajas representan el rango intercuartil y los bigotes los valores mínimo y máximo excluyendo los valores atípicos (representados por círculos).....	16
Figura 6. Abundancia de crustáceos (porcentaje de individuos) por tipo de sustrato ocupado en los arrecifes Limones y Bonanza.....	17
Figura 7. Porcentaje de cobertura de <i>Acropora palmata</i> en los arrecifes Limones y Bonanza.....	18
Figura 8. Porcentaje de cobertura de <i>Millepora complanata</i> en los arrecifes Limones y Bonanza.....	19
Figura 9. Porcentaje de cobertura de <i>Agaricia agaricites</i> en los arrecifes Limones y Bonanza.....	19
Figura 10. Porcentaje de cobertura de algas carnosas en los arrecifes Limones y Bonanza.....	20
Figura 11. Porcentaje de cobertura de algas calcáreas en los arrecifes Limones y Bonanza.....	20
Figura 12. Curvas de acumulación de especies y de rarefacción basada en muestras ilustrando el número de especies registradas durante los muestreos realizados en los arrecifes Bonanza y Limones de Puerto Morelos.....	27
Figura 13. Número de especies (dentro de cada Infraorden) de decápodos registradas en los arrecifes Limones y Bonanza.....	27
Figura 14. Escalonamiento multidimensional no métrico (MDS) de los valores de abundancia relativa de los crustáceos decápodos muestreados en Limones (triángulos verdes) y Bonanza (círculos azules).....	28

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Variables y escalas de medición empleadas en el HAS. Modificado de Gratwicke & Speight (2005).....	11
Tabla 2. Lista de especies registradas en los sitios arrecifales Limones y Bonanza.....	21
Tabla 3. Número de individuos de las especies de decápodos registrados mediante censo visual (n = 30 transectos). Arrecife Bonanza: 44 especies; 2800 individuos. Arrecife Limones: 33 especies; 2067 individuos. Adicionalmente, los muestreos nocturnos permitieron registrar las especies <i>C. rigens</i> , <i>C. fasciatus</i> , <i>M. goodei</i> , <i>P. gundlachi</i> , <i>P. antarcticus</i> , <i>S. aequinoctialis</i> y <i>C. corallinus</i> .....	25
Tabla 4. Valor medio ( $\pm$ intervalo de confianza 95%) de los índices de riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), dominancia (D) y equitatividad ( $J'$ ) en los arrecifes Limones y Bonanza.....	28
Tabla 5. Especies discriminativas en la definición de las similitudes en cada arrecife y las disimilitudes entre arrecifes. Resultados de la prueba SIMPER (Abund. Prom.: Abundancia media (N° de individuos/transecto); Sim. prom.: Similitud media; Sim./D.E.: Similitud/Desviación estándar; Contrib%: Contribución en %; Acum.%: Valor acumulado de la contribución en %; Dis. prom.: Disimilitud media; Dis./D.E.: Disimilitud/Desviación estándar).....	30

## RESUMEN

En el presente estudio se puso a prueba la hipótesis de que un arrecife con un menor nivel de degradación tendría un mayor número de sustratos y, por ende, una mayor diversidad y abundancia de crustáceos decápodos. Para ello, se seleccionaron dos arrecifes con características estructurales contrastantes, Limones y Bonanza, ubicados en Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Empleando la técnica del censo visual, se realizaron muestreos en 30 transectos de 50 m<sup>2</sup> en la zona posterior de cada arrecife para caracterizar la comunidad de decápodos. Además, se analizó la complejidad estructural y el porcentaje de cobertura de los componentes béticos de cada arrecife empleando el índice de rugosidad y el método de evaluación del hábitat por escala de puntuación (HAS por sus siglas en inglés) y el protocolo AGRRA, respectivamente. Los resultados mostraron que aunque la complejidad estructural de la zona de arrecife posterior no difirió significativamente entre ambos arrecifes, sí hubo diferencias significativas en el porcentaje de cobertura de los principales sustratos (p. ej. algas, coral muerto y cascajo) ocupados por decápodos así como en la composición de la comunidad de estos organismos. La comunidad de decápodos estuvo constituida por 63 especies, con una diversidad mayor en Bonanza, donde hubo más variedad de sustratos ocupados por decápodos. En ambos arrecifes, las especies *Mithraculus coryphe* y *Calcinus tibicen* fueron las especies dominantes, mientras que *Domecia acanthophora*, cangrejo comensal de *Acropora palmata* fue la principal especie discriminante entre ambos sitios. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la diversidad y la abundancia de los crustáceos decápodos de Puerto Morelos están determinadas conjuntamente por la diversidad de sustratos presentes en el arrecife y por la complejidad estructural derivada del crecimiento de los corales hermatípicos.

## INTRODUCCIÓN

La arquitectura que presenta un determinado hábitat influye profundamente en la abundancia y diversidad de especies presentes en el mismo a través del aporte de diferentes modos de explotar los recursos ambientales (Tews *et al.* 2004). Así, los hábitats más complejos facilitan la coexistencia de especies mediante el aporte de refugios ante depredadores y factores de estrés ambientales (Bruno & Bertness 2001; Willis *et al.* 2005). En muchos ecosistemas, entre los que se encuentran los arrecifes de coral, la arquitectura del hábitat está definida por la abundancia y los atributos morfológicos de las especies fundadoras, es decir aquellas que definen la mayor parte de la estructura de una comunidad al crear condiciones locales estables para otras especies y modular y estabilizar los procesos fundamentales del ecosistema (Dayton 1972; Ellison *et al.* 2005). En el ambiente arrecifal, este papel está representado por los corales hermatípicos que al crecer dotan al sistema de una gran complejidad espacial al aportar una amplia variedad de refugios tales como grietas, agujeros y ramas, lo que influye en la diversidad y estructura de las comunidades asociadas (Jones & Syms 1998).

Desgraciadamente, muchas especies de corales han sufrido graves pérdidas en sus poblaciones a nivel global (Gardner *et al.* 2003). De forma cada vez más generalizada, los arrecifes de coral están experimentando un cambio de fase ecológico de un dominio coralino a uno de macroalgas (McCook 1999, Wilkinson 1999, Bruno *et al.* 2007, Graham & Nash 2013). Diversos factores estresantes crónicos como la eutrofización, las enfermedades coralinas, el cambio climático y la sobrepesca, en combinación con alteraciones naturales (como los huracanes), disminuyen la resiliencia arrecifal, promueven los cambios de fase y amenazan la persistencia de los arrecifes de coral (Carpenter *et al.* 2008).

A nivel mundial, la degradación de arrecifes es más notoria en el mar Caribe, donde cada vez es menor la presencia de arrecifes estructuralmente complejos, lo que se debe principalmente a la pérdida de corales constructores de arrecifes y de morfología compleja (Álvarez-Filip *et al.* 2009, 2011a, 2011b) y a las altas tasas de crecimiento y cobertura de macroalgas en los arrecifes degradados (Roff & Mumby 2012). Además, la desaparición de corales formadores de arrecife, como *Acropora palmata*, favorece la dominancia de especies de corales más resistentes al estrés que a menudo tienen tasas de

crecimiento rápidas pero no aportan tanto beneficio estructural al sistema (Steneck *et al.* 2009).

Como consecuencia de la degradación de los arrecifes, las comunidades de organismos que viven asociados a ellos también se ven afectadas ya que muchas especies dependen en gran medida de los sustratos rugosos para alimentarse, asentarse y ocultarse (Gratwicke & Speight 2005). En los arrecifes de coral, este problema cobra una especial relevancia ya que los mayores índices de biodiversidad oceánica han sido registrados en estos ecosistemas (Glynn & Enochs 2011).

Los crustáceos bentónicos y particularmente los del orden Decapoda son un componente importante de la fauna de los arrecifes de coral ya que son abundantes, forman parte de varias tramas tróficas, establecen asociaciones con organismos de otros phyla (Glynn & Enochs 2011, Briones-Fourzán *et al.* 2012, Brown & Edmunds 2013), defienden al coral vivo de los depredadores (Pratchett 2001) y eliminan parásitos de los peces (Becker & Grutter 2004). En particular, los decápodos constituyen una parte importante de la dieta de peces arrecifales localizados en los niveles más altos de la red trófica arrecifal, algunos de los cuales, como los meros, son de interés comercial (Randall 1967, Dubiaski-Silva & Masunari 2008, Machado *et al.* 2008). Asimismo, la dieta de otros organismos invertebrados, como los pulpos, se basa también en crustáceos decápodos (Leite *et al.* 2009).

Los decápodos tienen un amplio espectro de hábitos alimenticios; muchas especies son detritívoras y reciclan la materia orgánica, poniéndola a disposición de organismos en niveles tróficos más elevados (Glynn & Enochs 2011). Otros decápodos son herbívoros y ayudan a controlar el crecimiento algal en los arrecifes coralinos (Wagner 1990, Butler & Mojica 2012) y los hay también carnívoros y omnívoros (Briones-Fourzán *et al.* 2003). Por otro lado, muchos decápodos bentónicos se relacionan también con el hábitat pelágico a través de la producción de larvas planctónicas. Por todo esto, el estudio de los crustáceos decápodos resulta de gran utilidad para evaluar el estado de conservación de las áreas arrecifales (Gaeta *et al.* 2011).

Existen diversos estudios sobre la composición y la distribución de los crustáceos decápodos en hábitats costeros del mar Caribe. Por ejemplo, Abele (1974, 1976) y Abele & Patton (1976) analizaron la composición, diversidad y abundancia de crustáceos decápodos en Panamá, centrándose en hábitats someros tales como playas

arenosas, marismas, manglares y zonas rocosas intermareales. En la región del Caribe colombiano, Campos & Manjarrés (1988, 1991) y Cortés & Campos (1999) analizaron la fauna de decápodos braquiuros incluyendo anotaciones sobre su distribución y hábitat. Por otra parte, Martínez-Iglesias & García-Raso (1999) estudiaron la composición, abundancia y estructura de la comunidad de decápodos en la región suroeste de Cuba. En el Caribe mexicano, los trabajos sobre la fauna de crustáceos decápodos constituyen principalmente listas de especies en las que se incluyen datos sobre la distribución geográfica y algunas observaciones ecológicas (Chace 1972, Markham *et al.* 1990, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2002, Carricart-Ganivet *et al.* 2004, Román-Contreras & Martínez-Mayén 2009, Álvarez *et al.* 2014). Briones-Fourzán *et al.* (2012) analizaron de forma más específica la relación existente entre ciertos crustáceos simbióticos y sus sustratos preferentes. Sin embargo, hasta la fecha, el único estudio cuantitativo sobre la fauna de crustáceos decápodos de Puerto Morelos es el de Monroy-Velázquez (2000) y este se centra en el ecosistema bentónico que conforman los pastizales marinos.

La relativa escasez de datos sobre la diversidad y abundancia de crustáceos decápodos en arrecifes de coral podría deberse a que muchas especies tienen hábitos crípticos y durante el día viven ocultas en madrigueras, oquedades y cuevas, lo que limita las posibilidades de recolección (Glynn & Enochs 2011). Tradicionalmente el muestreo de crustáceos decápodos ha implicado el uso de métodos indirectos tales como dragas, redes y trampas y como resultado, multitud de organismos eluden la captura y no son incluidos en los registros (Giraldes *et al.* 2015). Durante los últimos años, el buceo científico con equipo autónomo ha revolucionado la investigación de este grupo de organismos puesto que permite por un lado muestrear puntos de difícil acceso y por otro observar directamente a los organismos en su medio (Bouzon & Freire 2007). Uno de los métodos más empleados últimamente en estudios sobre comunidades marinas es el censo visual subacuático (Wilson *et al.* 2007, Glynn & Enochs 2011, Gaeta *et al.* 2011, Giraldes *et al.* 2012) puesto que es un método de muestreo directo y de bajo impacto. Estas características lo hacen particularmente apropiado para los estudios llevados a cabo en hábitats sensibles como los arrecifes coralinos, y en áreas naturales protegidas, como es el caso del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, donde se ha desarrollado el presente estudio.

En el presente trabajo se hace una caracterización de la fauna de decápodos asociada a arrecifes coralinos que difieren en su nivel de degradación y forma parte de un proyecto más amplio que pretende investigar cómo influyen la complejidad estructural y la cobertura coralina en las relaciones tróficas de las comunidades arrecifales.

La pregunta de investigación planteada en este trabajo es: ¿son mayores la diversidad y la abundancia de crustáceos decápodos en un arrecife menos degradado que en uno más degradado? Para intentar responder a esta pregunta se contrastará la siguiente hipótesis: si los arrecifes menos degradados proveen de más sustratos que aquellos más degradados, entonces habrá una mayor diversidad y abundancia de crustáceos decápodos en arrecifes más sanos.

### **Objetivo general**

Comparar la comunidad de crustáceos decápodos entre arrecifes con diferente nivel de degradación.

### **Objetivos específicos**

- Caracterizar morfológica y ecológicamente dos arrecifes con diferente nivel de degradación.
- Caracterizar la fauna de crustáceos decápodos asociados a dos arrecifes con diferente nivel de degradación.
- Comparar la riqueza específica y la abundancia de crustáceos decápodos entre arrecifes con diferente nivel de degradación.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM; Fig. 1a) tiene una superficie total de 9,066 ha y se ubica en la costa Caribe del municipio de Puerto Morelos, frente al poblado de Puerto Morelos en el estado de Quintana Roo. Sus coordenadas

geográficas extremas son: 21°00'00" N, 86°53'14.40" W y 20°48'33" N, 86°46'38.94" W (INE 2000).

El sistema arrecifal de Puerto Morelos está constituido por una serie de arrecifes costeros y parches arrecifales de diferente tamaño y complejidad estructural (Ruiz-Rentería *et al.* 1998). El arrecife está separado de la costa por una laguna arrecifal angosta (~500–1500 m) y somera (<5 m), caracterizada por arena calcárea estabilizada por praderas de pastos marinos. Según Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez (2003), se trata de un arrecife bordeante extendido, cuya zona arrecifal posterior está dominada por los corales escleractinios *Acropora palmata* y *Orbicella annularis* variando entre áreas someras protegidas (2-3 m) y áreas más profundas (5-7 m) con mayor relieve. El arrecife frontal consta también de una zona de escasa pendiente colonizada por muchas colonias pequeñas de escleractinios así como gorgonáceos y esponjas y de una zona de mayor relieve donde dominan corales escleractinios de gran tamaño.

Banaszak & Álvarez-Filip (2014) llevaron a cabo una amplia caracterización de la zona arrecifal somera dentro del PNAPM con el objeto de conocer la distribución espacial e identificar áreas arrecifales de extensiones relativamente amplias que presentaran alta densidad y cobertura de *A. palmata*, especie de coral que por su forma ramificada confiere una mayor complejidad estructural a los arrecifes en los que crece. La caracterización se llevó a cabo utilizando sistemas de información geográfica (SIG), imágenes aéreas de alta calidad y mapas de hábitats bentónicos y batimetría generados por CONABIO (Cerdeira-Estrada *et al.* 2012) y posteriormente se utilizaron técnicas de prospección por medio de transectos de buceo. Como resultado de la caracterización, se determinó el grado relativo de complejidad estructural de los diversos arrecifes del parque sobre la base de la distribución y extensión de los parches de *A. palmata*.

Para los fines del presente trabajo, se seleccionaron dos arrecifes con características contrastantes, denominados “Limonés” y “Bonanza” (Fig. 1b). Limonés presentó una amplia cobertura de *A. palmata*, principalmente en la zona de rompiente y partes someras, mientras que Bonanza presentó una cobertura relativamente pobre de *A. palmata* (Banaszak & Álvarez-Filip 2014). En ambos arrecifes, la profundidad en la cresta varía entre 0.5-1.5 m (INE 2000).

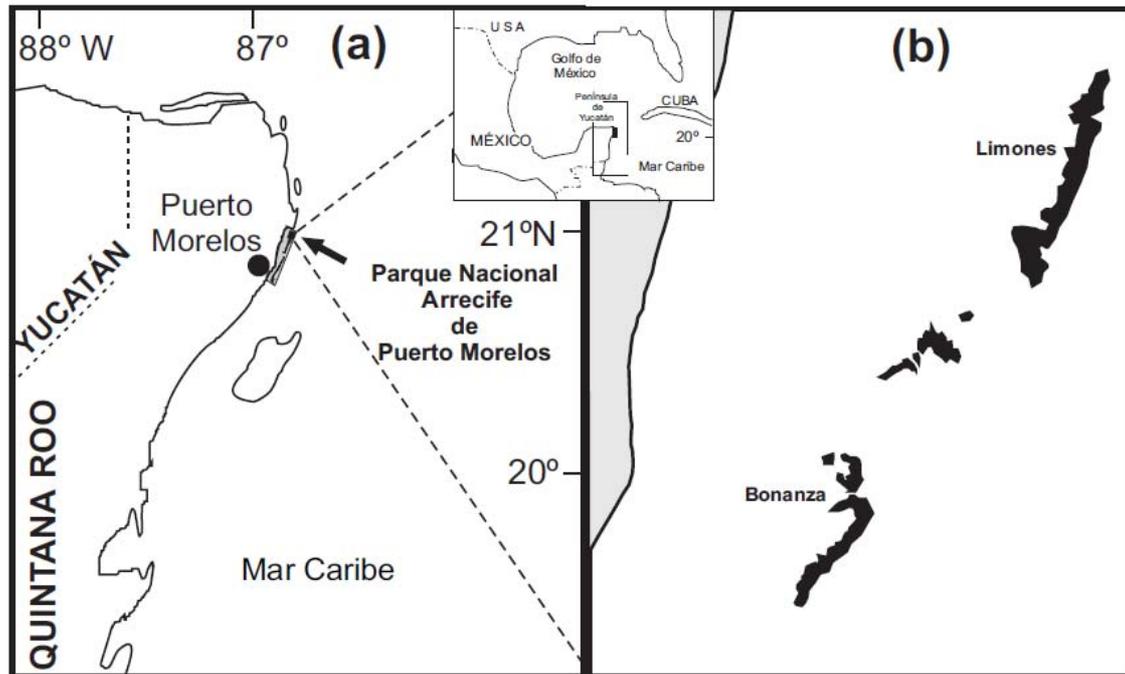


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (a) y de los arrecifes Limones y Bonanza (b).

### Muestreo de crustáceos mediante censo visual subacuático

El muestreo de crustáceos decápodos se llevó a cabo empleando la técnica del censo visual subacuático, un método directo y de bajo impacto que ha sido empleado en diversos estudios ecológicos sobre comunidades marinas (Willis 2001, Hill & Wilkinson 2004, Bakus 2007). Las principales ventajas de este método son la rapidez con que se ejecuta, su reducido costo económico y la escasa perturbación que causa en el ambiente. No obstante, la efectividad del método depende en gran medida de las habilidades del observador para registrar con precisión los avistamientos en condiciones ambientales variables. Por tanto, para minimizar el error y mantener constante cualquier tipo de sesgo los procedimientos han de estandarizarse siempre que sea posible (Lessios 1996, Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2001, Lozano-Álvarez *et al.* 2007). En este sentido, los muestreos fueron realizados por dos personas con un entrenamiento similar en la identificación de los organismos. La familiarización con la identificación de las especies *in situ* se consiguió gracias al esfuerzo reiterado en la asignación de fotografías de decápodos a la especie correspondiente, empleando para ello guías de identificación, referencias taxonómicas y presentaciones de PowerPoint realizadas para tal fin.

Debido al método de muestreo empleado, el estudio no incluyó crustáceos de la criptofauna sino únicamente crustáceos conspicuos, es decir, registrables a simple vista.

Los muestreos realizados tuvieron carácter cuantitativo y cualitativo. El muestreo cuantitativo se llevó a cabo durante el día y solamente en la zona de arrecife posterior (es decir, la porción del arrecife entre la cresta y la laguna arrecifal) por restricciones logísticas (la dificultad que implica el manejo de la lancha en la zona de arrecifes someros durante la noche). Se seleccionaron al azar 30 puntos GPS en cada uno de los dos arrecifes, Limones y Bonanza. Dado el carácter alargado que presentan estos arrecifes, extendiéndose por alrededor de 1.5 km (Fig. 1), se muestrearon 10 puntos distribuidos por la parte norte, 10 puntos por la parte central y 10 por la parte sur de cada arrecife. En cada punto, se tendió un transecto de banda de 25 m de largo y 2 m de ancho (= 50 m<sup>2</sup> de área), dando un total de 30 transectos por arrecife (Figs. 2 y 3). Los transectos se delimitaron empleando una cuerda plomada colocada sobre el sustrato, marcada cada metro. En cada transecto, dos buzos registraron los crustáceos decápodos observados dentro de una distancia de 1 m perpendicular a la cuerda plomada, uno a cada lado de la misma, buscando cuidadosamente sobre el sustrato, en oquedades y bajo las rocas según el caso (véase Fig. 4). La información registrada fue la siguiente: sitio de muestreo, número de transecto, observador, especie, número de individuos de cada especie y sustrato en el que se encontraba el espécimen. Estos datos permitieron caracterizar la comunidad de decápodos en cuanto a su relación con los diferentes tipos de sustrato presentes en el arrecife.

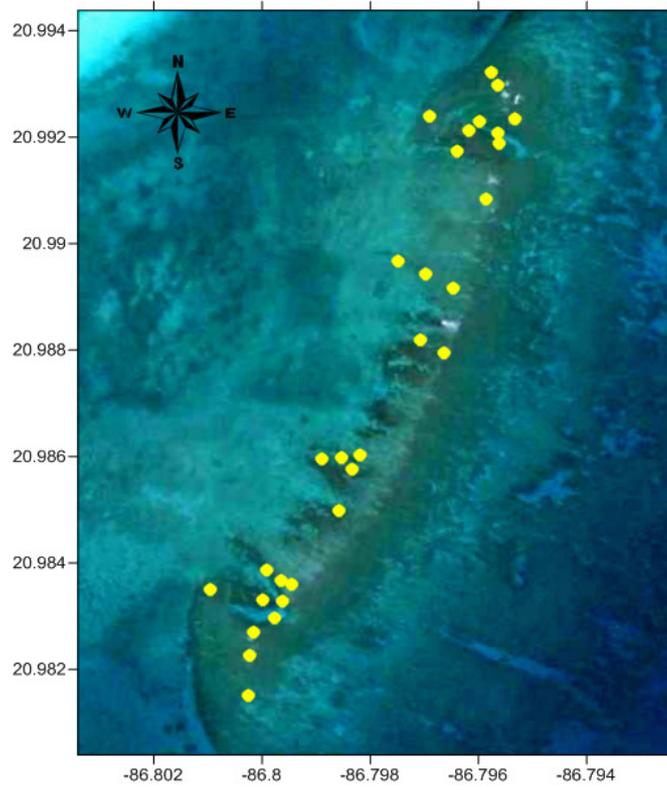


Figura 2. Puntos de muestreo en el arrecife Limones.

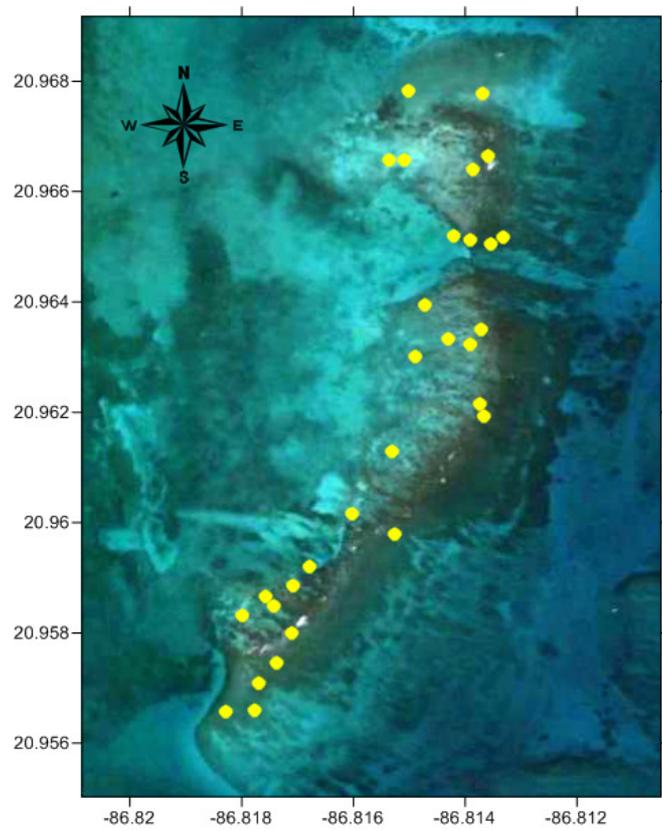


Figura 3. Puntos de muestreo en el arrecife Bonanza.



Figura 4. Registro de crustáceos decápodos mediante censo visual.

Con la intención de realizar un listado taxonómico lo más completo posible, también se llevaron a cabo tres muestreos cualitativos nocturnos en cada arrecife, pues diversas especies habitan en grietas y cuevas de los arrecifes de coral, ocultándose por completo durante el día y moviéndose activamente para alimentarse sobre la superficie del coral durante la noche (Okuno 1997). Estos muestreos consistieron en buscar y registrar los crustáceos decápodos que fue posible observar durante una hora de buceo con equipo autónomo, comenzando al ponerse el sol.

Los crustáceos que no consiguieron identificarse *in situ* fueron transportados en bolsas herméticas al Laboratorio de Crustáceos de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos para su identificación mediante referencias taxonómicas apropiadas (p. ej. Abele & Kim 1986, Wagner 1990, McLaughlin *et al.* 2010, Windsor & Felder 2014).

### **Caracterización de la complejidad estructural de los sitios arrecifales**

En el presente trabajo se emplearon dos métodos para evaluar la complejidad morfológica de los arrecifes Limones y Bonanza, el método de evaluación del hábitat por escala de puntuación, o método HAS (del inglés “Habitat Assessment Score”)

desarrollado por Gratwicke & Speight (2005) y el método de la rugosidad (Risk 1972). El primero supone que existen seis componentes para describir la complejidad del hábitat que difieren en los atributos medidos, la escala de medición y el grado de subjetividad. Estos son: 1) la complejidad topográfica o rugosidad del sustrato, 2) la variedad de formas de crecimiento, 3) el relieve vertical del sustrato, 4) el tamaño de los refugios, 5) el porcentaje de cobertura viva (incluyendo corales, fanerógamas, macroalgas y esponjas) y 6) el porcentaje de sustrato duro excluyendo el coral vivo (Tabla 1). Cada una de estas variables descriptivas recibe un valor de entre uno y cinco, de forma que un hábitat de máxima complejidad tendrá una puntuación de 30 (cuando todas las variables reciben la máxima puntuación) y uno de mínima complejidad la tendrá de seis (cuando todas las variables reciben la puntuación mínima). De los 30 puntos previamente seleccionados para los muestreos de crustáceos en cada arrecife, se seleccionaron al azar nueve (tres en cada porción del arrecife: norte, centro, sur). En cada punto de muestreo se colocó un transecto de 25 m y se puntuaron las variables HAS en un cuadrante de 4 m<sup>2</sup> al inicio, en la mitad y al final del transecto. El promedio de las mediciones en los tres cuadrantes constituyó el valor HAS para cada punto de muestreo.

Tabla 1. Variables y escalas de medición empleadas en el HAS. Modificado de Gratwicke & Speight (2005).

	Puntuación HAS				
	1	2	3	4	5
<b>Rugosidad</b> (estimación visual de la topografía del sustrato)					
<b>Variedad de formas de crecimiento</b> (lobulado, filamentosos, masivo, ramificado, laminado, incrustante, otros)	<2	3 y 4	5 y 6	7 y 8	9 y 10
<b>Altura</b> estimación visual de la altura media de la arquitectura del hábitat) (cm)	0-9	10-19	20-39	40-79	>80
<b>Tamaño de los refugios</b> (oquedades o huecos en el sustrato con los siguientes tamaños, en cm)	1-5	6-15	16-30	31-50	>50
<b>Cobertura viva</b> (porcentaje total de cobertura de coral vivo, raíces de mangle, pasto marino, macroalgas y esponjas)	0-19	20-39	40-59	60-79	80-100
<b>Sustrato duro</b> (% excluyendo lodo, arena, cascajo y coral vivo)	0-19	20-39	40-59	60-79	80-100

El denominado índice de rugosidad, es el método más empleado para medir la complejidad de la arquitectura arrecifal porque, a pesar de su sencillez, provee de una medida cuantitativa de dicha complejidad y además está altamente correlacionado con otros métodos (Wilson *et al.* 2007). El índice de rugosidad se expresa como la razón entre la longitud de una cadena amoldada a la superficie arrecifal y la distancia en línea recta entre los puntos inicial y final (Risk 1972). Una superficie perfectamente plana tendría un índice de rugosidad de 1, con valores mayores indicando un mayor grado de complejidad estructural. A pesar de que teóricamente el índice de rugosidad tiende al infinito con el aumento de complejidad estructural, es muy improbable obtener valores superiores a tres (Álvarez-Filip *et al.* 2009). De esta manera, cabe esperar que los sitios arrecifales con mayor presencia de grandes colonias de corales hermatípicos con crecimiento ramificado presenten índices de rugosidad más elevados. En el presente estudio, se estimó el índice de rugosidad utilizando una cadena de 33 m de longitud marcada cada 20 cm que fue colocada sobre el transecto (de 25 m) en los puntos de muestreo poniendo especial cuidado en seguir el contorno de los corales y demás componentes del arrecife.

### **Caracterización de tipos de sustratos en los arrecifes**

Como parte del proyecto más amplio en el que se inscribe el presente trabajo, se estimó la composición bentónica de cada arrecife utilizando la metodología del protocolo AGRRA (Atlantic and Gulf Reef Rapid Assessment; Lang *et al.* 2010). Para ello, se seleccionaron al azar 35 puntos GPS en Bonanza y 44 en Limones en los que se colocaron transectos de 10 m de longitud siguiendo el eje norte-sur. Empleando el método de punto de intercepto (Hill & Wilkinson 2004), se registró la presencia de los componentes bentónicos (como corales vivos, algas carnosas y calcáreas, gorgonáceos, esponjas, coral muerto, cascajo, arena, etc.) cada 10 cm a lo largo de cada transecto (generando un total de 100 puntos por transecto). De esta manera, el porcentaje de cobertura de cada componente bentónico se expresó como el número de puntos en los que se registró ese sustrato dividido entre el número total de puntos.

## **Análisis de los datos**

### **Caracterización de la complejidad estructural y tipos de sustratos**

Los datos de complejidad estructural (puntuación HAS e índice de rugosidad) fueron analizados para verificar la normalidad y homocedasticidad de los mismos. Cuando se cumplieron estos supuestos, las comparaciones de los valores medios entre arrecifes fueron realizadas mediante la prueba de ANOVA y en caso contrario se empleó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney empleando un nivel de significancia del 95 % en ambos casos. Para estos análisis se utilizó el programa PAST v2.17c.

Con el fin de poder comparar la ocupación de los distintos tipos de sustrato por los crustáceos y su abundancia en los arrecifes, se generaron mapas indicativos de la cobertura de los sustratos más ocupados por los crustáceos empleando el programa ArcGis v10.0.

### **Caracterización de la comunidad de crustáceos decápodos**

Para caracterizar la comunidad de decápodos en cada arrecife se registró la densidad de cada especie (número de individuos de cada especie/50 m<sup>2</sup>) y empleando estos datos se calcularon los siguientes índices (Simpson 1949, Magurran 1988, Martínez Iglesias & García Raso 1999, Giralde *et al.* 2012):

- Riqueza específica S, donde S = número de especies de la muestra.
- Dominancia (Simpson)  $D = \sum \left( \frac{n_i}{N} \right)^2$ ; donde  $n_i$ : número de individuos de la especie  $i$ , y N: número total de individuos.
- Índice de Diversidad de Shannon-Wiener  $H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$ ;

siendo  $H'$ : información contenida en la muestra (bits/individuo) y  $p_i = n_i / N$  donde  $n_i$  = número de individuos de la especie  $i$  y  $N$  = número total de individuos. Este índice se considera ligeramente diverso si  $H' < 1$  bits/individuo, diverso si  $1 \leq H' < 2$  bits/individuo, o muy diverso si  $2 \leq H' < 3$  bits/individuo.

- Índice de equitatividad (Pielou)  $J' = \frac{H'}{\log s}$ ; donde  $H'$ : índice de Shannon-Wiener y  $s$ : número de especies.

Las diferencias en los índices ecológicos entre arrecifes fueron evaluadas mediante pruebas de ANOVA utilizando el programa PAST v2.17c.

Adicionalmente, se realizaron curvas de acumulación de especies y curvas de rarefacción para cada arrecife empleando el programa EstimateS v9.1.0, con objeto de poder comparar el número de especies observadas de acuerdo con el esfuerzo de muestreo realizado, en este caso, el número de transectos. Las curvas de acumulación representan una ordenación simple de las muestras a medida que estas se suceden. Las curvas de rarefacción, en cambio, representan la media de un remuestreo repetido del número total de muestras, en el que en cada repetición se aleatoriza el orden de las muestras. De esta manera, las curvas de rarefacción representan la expectativa estadística para la correspondiente curva de acumulación a lo largo de los diferentes reordenamientos de las muestras (Gotelli & Colwell 2001).

Los datos de abundancia de las especies no cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad y por tanto la composición de especies fue analizada con técnicas no paramétricas empleando el programa PRIMER 6 versión 6.1.9 (PRIMER-E Ltd). Los valores de abundancia fueron transformados a raíz cuarta para reducir el efecto de las especies más comunes (que podrían enmascarar la influencia de las menos abundantes) e interpretar mejor los resultados. Posteriormente, estos fueron utilizados para generar una matriz de similitud empleando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis que tiene en cuenta el número de especies comunes y sus abundancias relativas para calcular el porcentaje de similitud entre cada par de muestras analizadas. Este coeficiente ha sido ampliamente aceptado por ser uno de los pocos que cumple con los criterios relacionados con estudios ecológicos, tales como dar el valor 100 cuando dos muestras son idénticas; dar el valor 0 cuando dos muestras no tienen especies en común, y no verse afectado su valor cuando se produce un cambio en la unidad de medición (Clarke & Warwick 2001).

Una vez obtenida la matriz de similitud de Bray-Curtis se llevó a cabo un análisis de escalonamiento multidimensional no métrico (MDS; Clarke 1993) para determinar de forma visual un posible patrón de similitud entre los arrecifes

estudiados en términos de composición de la comunidad. La proximidad relativa entre cada par de puntos del mapa MDS representa la similitud relativa de las comunidades muestreadas en esos transectos. Los puntos que se encuentran próximos entre sí representan comunidades similares, mientras que los que están más separados representan comunidades relativamente diferentes. La bondad de ajuste de los datos en el mapa MDS viene indicada por el coeficiente de estrés, que tiende a 0 cuando los datos están perfectamente representados; de esta forma, el estrés representa la distorsión implicada en la representación de datos multidimensionales en dos dimensiones. Se considera que los mapas MDS proporcionan una representación aceptable de los datos cuando el valor de estrés es  $<0.25$  (Clarke & Warwick 2001).

El análisis MDS es una técnica de visualización de patrones pero no permite el contraste de hipótesis; por ello, se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM) de una vía (Clarke & Green 1988) para determinar posibles diferencias entre los arrecifes Limones y Bonanza contrastando la hipótesis nula de que no hay diferencias en la composición de especies entre ambos. El test ANOSIM calcula un estadístico, R, cuyo valor oscila entre 0 y 1. Los valores de R cercanos a 0 indican diferencias escasas mientras que los valores de R cercanos a 1 indican una composición muy diferente entre muestras (Clarke & Warwick 2001).

Finalmente, con el propósito de discernir qué taxa contribuyeron más a las disimilitudes entre los dos arrecifes, se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER; Clarke 1993) que identifica qué especies contribuyen en mayor medida (debido a su abundancia relativa) a la disimilitud general observada entre grupos definidos *a priori*.

## **RESULTADOS**

### **Evaluación del hábitat por el método de puntos (HAS)**

En el arrecife Limones, los valores HAS estuvieron comprendidos entre 14 y 24, con una media de  $18.33 \pm 2.07$  (media  $\pm$  intervalo de confianza al 95%). En Bonanza, los valores estuvieron comprendidos entre 14 y 21, con una media de  $18.00 \pm 1.50$ . La diferencia en los valores HAS medios entre ambos arrecifes no fue significativa (ANOVA,  $F = 0.066$ ,  $df=1, 16$ ,  $p = 0.801$ ).

## Rugosidad

Los datos correspondientes al índice de rugosidad no cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad y por tanto se expresaron como mediana y rango intercuartil (Fig. 5). Los valores de rugosidad fueron 1.20 (1.08-1.54) para Limones y 1.28 (1.10-1.40) para Bonanza (Fig. 5). Las diferencias de rugosidad entre ambos arrecifes no resultaron significativas (Mann-Whitney U test,  $U=419.5$ ,  $z=-0.4437$ ,  $n_1 = n_2 = 30$ ,  $p = 0.657$ ).

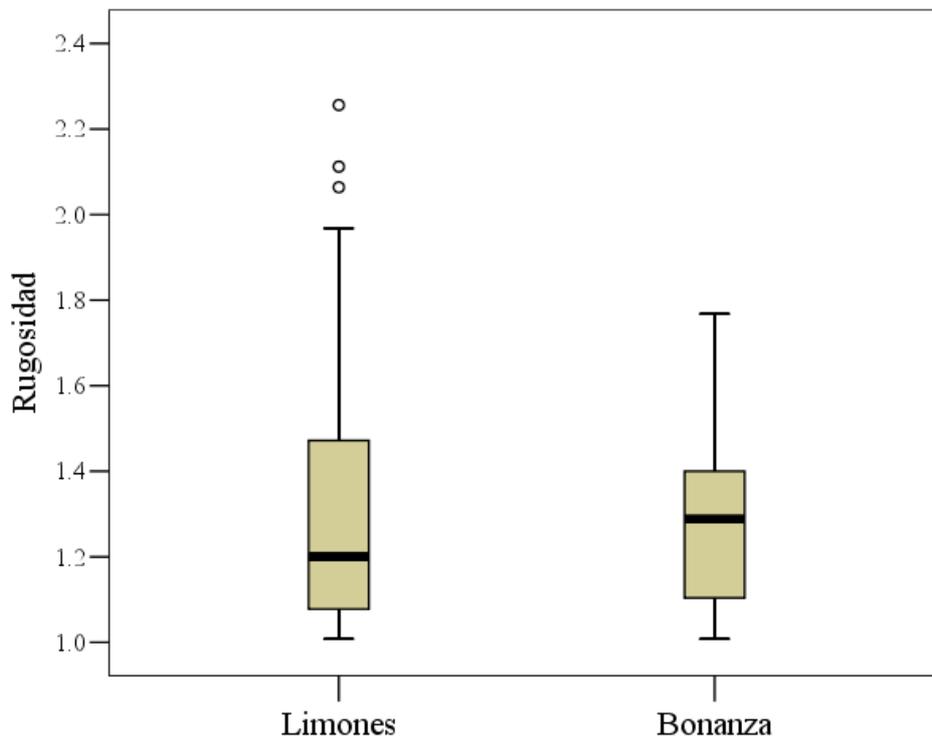


Figura 5. Comparación del índice de rugosidad entre los arrecifes Limones y Bonanza. Las líneas centrales representan la mediana, las cajas representan el rango intercuartil y los bigotes los valores mínimo y máximo excluyendo los valores atípicos (representados por círculos).

## Análisis de los principales sustratos ocupados por crustáceos decápodos

El censo de crustáceos decápodos permitió determinar que los sustratos más comúnmente ocupados por estos organismos en el arrecife Limones fueron el coral de fuego *Millepora complanata*, el coral cuerno de alce *Acropora palmata*, el cascajo, el coral muerto y el coral *Agaricia agaricites* (Fig. 6).

En el arrecife Bonanza los sustratos más poblados de decápodos conspicuos fueron en orden de importancia el cascajo, el coral muerto, las algas y los corales *A. agaricites* y *M. complanata* (Fig. 6).

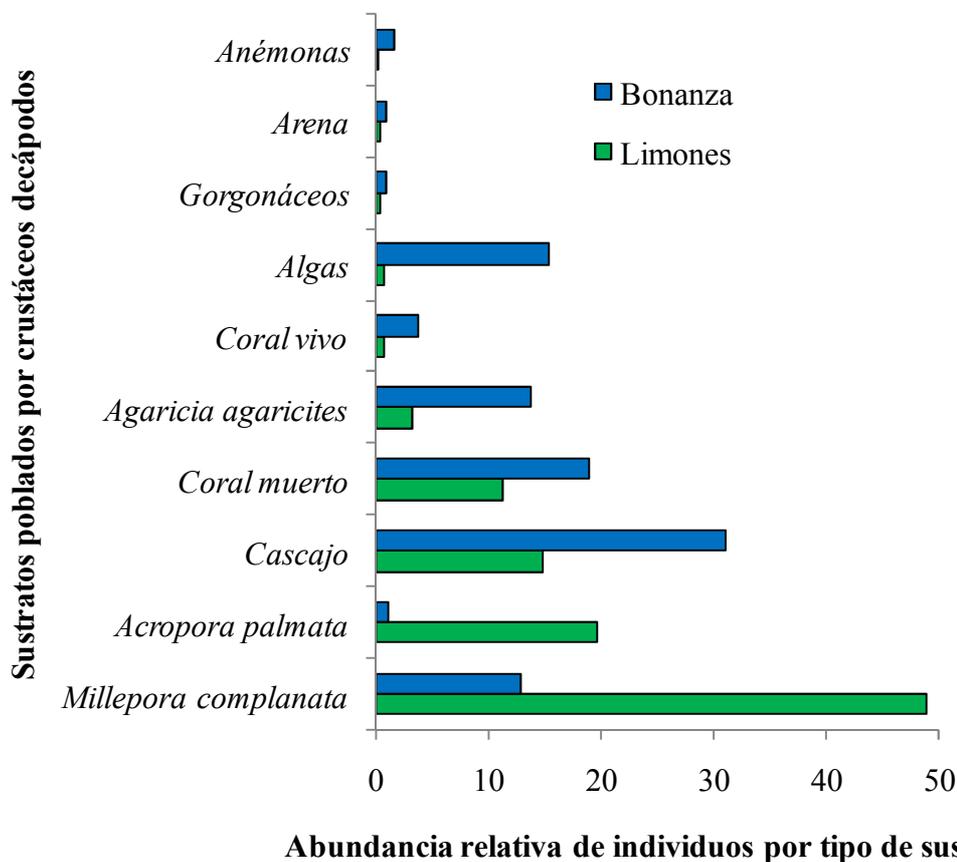


Figura 6. Abundancia de crustáceos (porcentaje de individuos) por tipo de sustrato ocupado en los arrecifes Limones y Bonanza.

En las figuras 7-11 se muestran los mapas que ilustran el porcentaje de cobertura de los sustratos más poblados por los crustáceos decápodos en los arrecifes Limones y Bonanza realizados a partir de la información derivada del método AGRRA. En estos mapas, el sustrato “algas carnosas” (Fig. 10) corresponde al sustrato denominado “algas” en la figura 6, mientras que el sustrato “algas calcáreas” (Fig. 11) incluye una combinación de los sustratos denominados “cascajo” y “coral muerto” en la figura 6. Esto se llevó a cabo con objeto de facilitar la interpretación de los resultados teniendo en cuenta que en los arrecifes de Puerto Morelos, el coral muerto y el cascajo exhiben una amplia cobertura de algas calcáreas, principalmente *Lithophyllum* sp. y *Porolithon* sp. (Hepburn *et al.* 2006).

Al comparar ambos arrecifes, la cobertura tanto de *A. palmata* como de *M. complanata* fue mayor en Limones, con valores de 26 y 2.8%, respectivamente, mientras que en Bonanza fue de 2.2 y 1.1%, respectivamente.

En cambio, los sustratos *A. agaricites*, algas carnosas y algas calcáreas tuvieron mayor cobertura en el arrecife Bonanza, con valores de 0.2, 33.6 y 17.4%, respectivamente, mientras que en Limones la cobertura de estos sustratos fue de 0.1, 20.5 y 6.1% respectivamente.

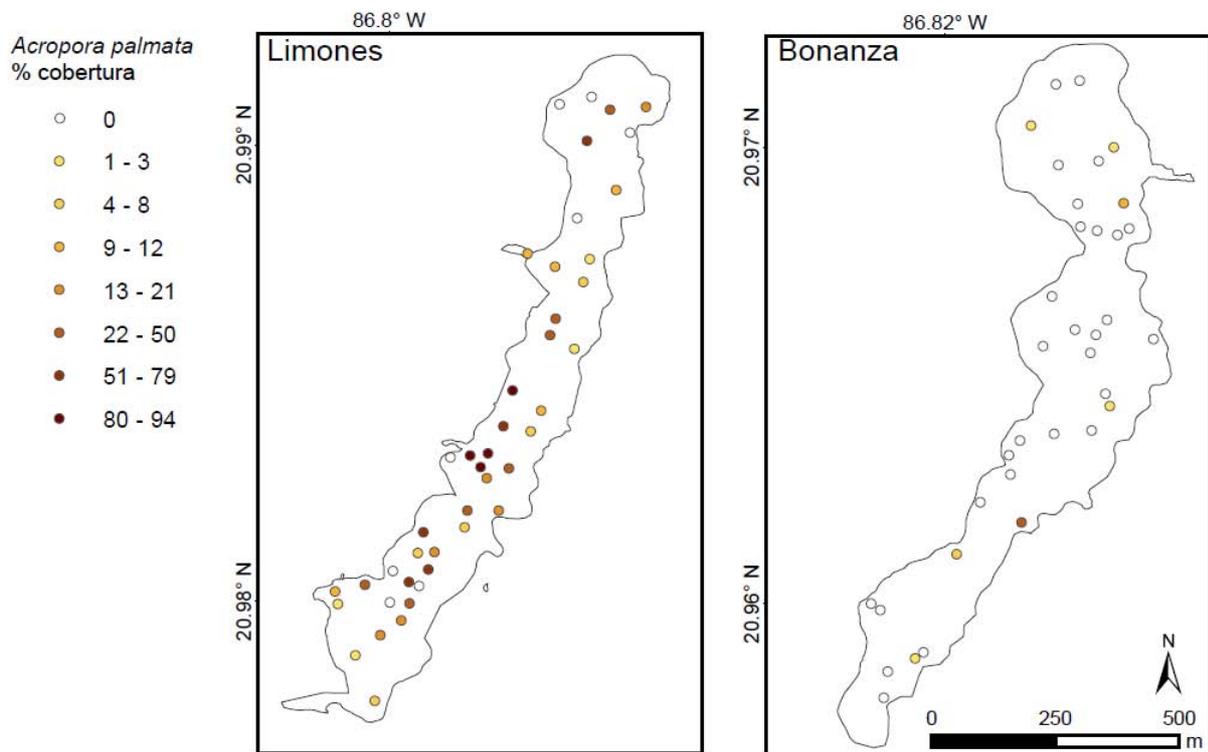


Figura 7. Porcentaje de cobertura de *Acropora palmata* en los arrecifes Limones y Bonanza.

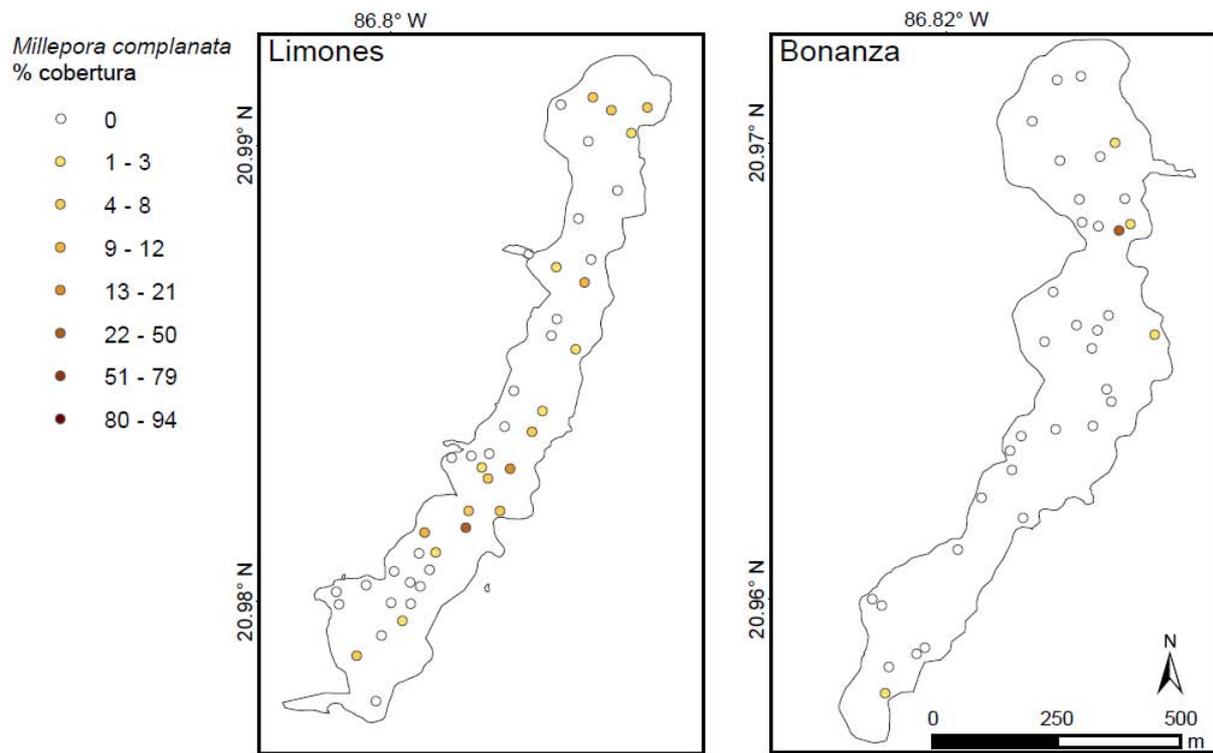


Figura 8. Porcentaje de cobertura de *Millepora complanata* en los arrecifes Limones y Bonanza.

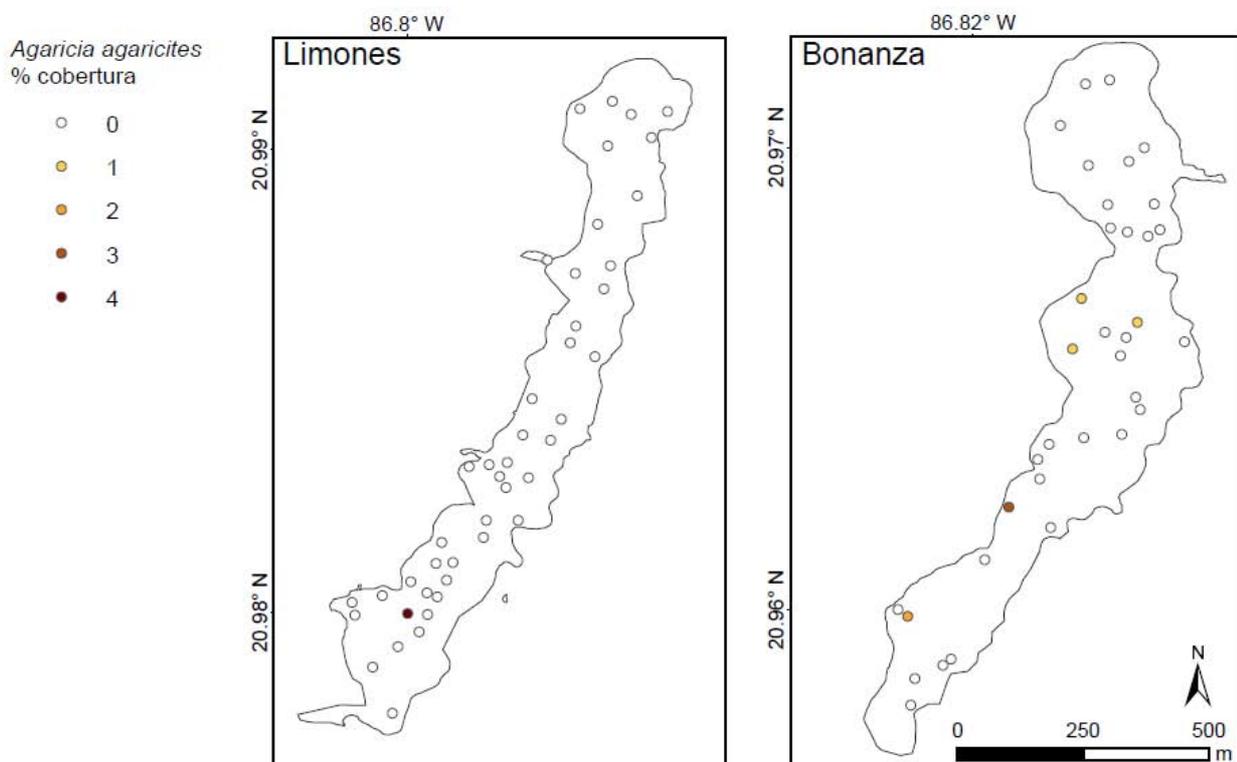


Figura 9. Porcentaje de cobertura de *Agaricia agaricites* en los arrecifes Limones y Bonanza.

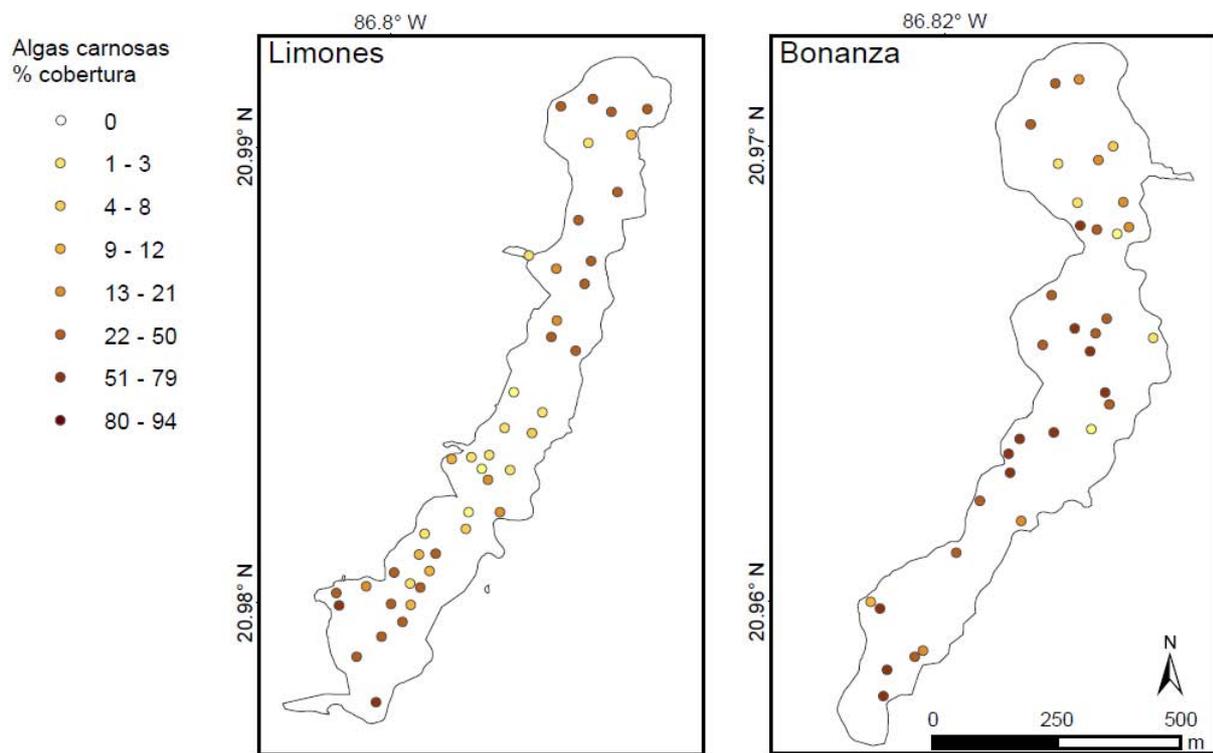


Figura 10. Porcentaje de cobertura de algas carnosas en los arrecifes Limones y Bonanza.

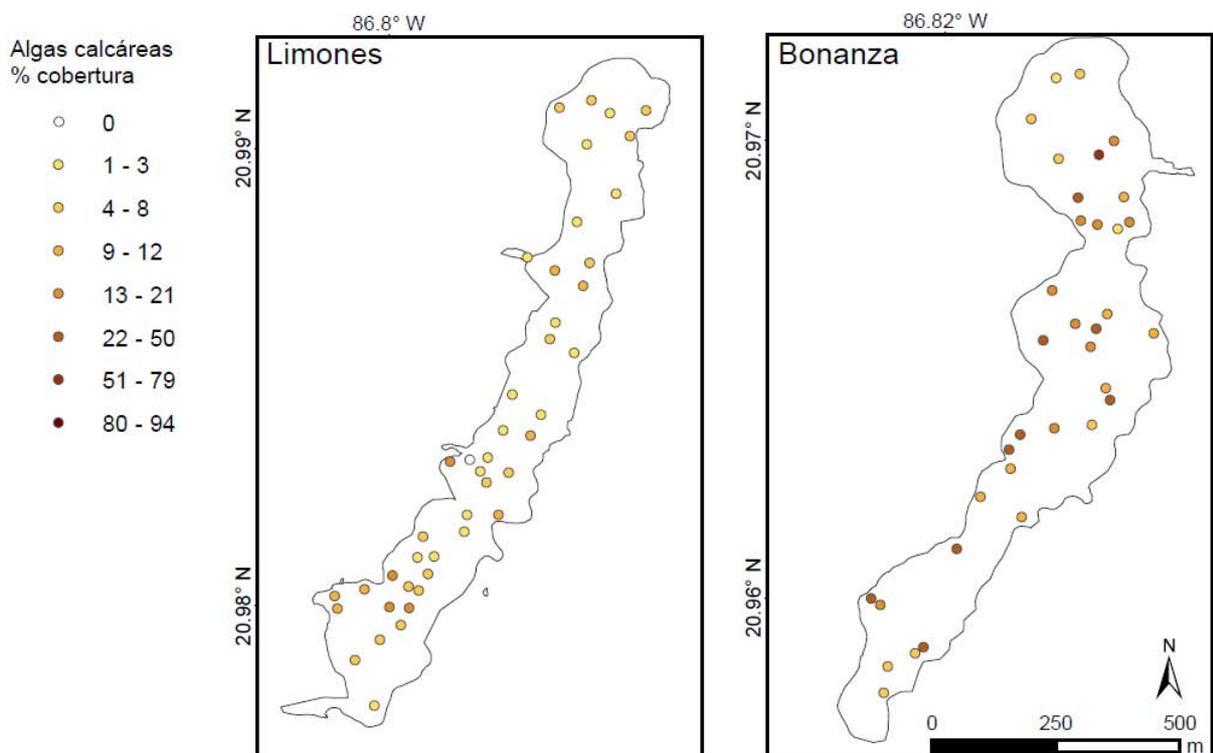


Figura 11. Porcentaje de cobertura de algas calcáreas en los arrecifes Limones y Bonanza.

## Listado de especies

En total se registraron 63 especies de decápodos pertenecientes a los infraórdenes Brachyura (33 especies), Caridea (11 especies), Anomura (10 especies), Achelata (5 especies), Axiidea (2 especies) y Stenopodidea (1 especie), así como una especie de la Superfamilia Penaeoidea. Además, se registraron dos especies de Stomatopoda de la familia Gonodactylidae. En la tabla 2 se muestra el listado taxonómico siguiendo la clasificación de De Grave *et al.* (2009) para Decapoda y de Ng *et al.* (2008) específicamente para los Brachyura. Entre los Brachyura, la familia más diversa fue Majidae, con 18 especies.

Tabla 2. Lista de especies registradas en los sitios arrecifales Limones y Bonanza.

### PHYLUM ARTHROPODA

#### SUBPHYLUM CRUSTACEA Brünnich, 1772

#### ORDEN DECAPODA Latreille, 1802

#### Suborden Dendrobranchiata Bate, 1888

##### Superfamilia Penaeoidea Rafinesque, 1815

##### Familia Penaeidae Rafinesque, 1815 *Metapenaeopsis goodei* (Smith, 1885)

#### Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963

#### Infraorden Stenopodidea Bate, 1888

##### Familia Stenopodidae Claus, 1872 *Stenopus hispidus* (Olivier, 1811)

#### Infraorden Caridea Dana, 1852

##### Carideo A

##### Superfamilia Nematocarcinoidea Smith, 1884

##### Familia Rhynchocinetidae Ortmann, 1890 *Cinetorhynchus manningi* Okuno, 1996 *Cinetorhynchus fasciatus* Okuno & Tachikawa, 1997 *Cinetorhynchus rigens* (Gordon, 1936)

##### Superfamilia Palaemonoidea Rafinesque, 1815

Familia Palaemonidae Rafinesque, 1815  
*Ancylomenes pedersoni* (Chace, 1958)  
*Brachycarpus biunguiculatus* (Lucas, 1849)

Superfamilia Alpheoidea Rafinesque, 1815

Familia Alpheidae Rafinesque, 1815  
*Alpheus armatus* Rathbun, 1901  
*Synalpheus* sp.

Familia Hippolytidae Bate, 1888  
*Lysmata wurdemanni* (Gibbes, 1850)  
*Lysmata* sp.  
*Thor amboinensis* (De Man, 1888)

#### **Infraorden Axiidea** Saint Laurent, 1979

Familia Axiidae Huxley, 1879  
*Axiopsis serratifrons* (A. Milne Edwards, 1873)

Familia Callianassidae Dana, 1852  
Calianásido 1

#### **Infraorden Achelata** Scholtz & Richter, 1995

Familia Palinuridae Latreille, 1802  
*Palinurellus gundlachi* von Martens, 1878  
*Panulirus argus* (Latreille, 1804)  
*Panulirus guttatus* (Latreille, 1804)

Familia Scyllaridae Latreille, 1825  
*Parribacus antarcticus* (Lund, 1973)  
*Scyllarides aequinoctialis* (Lund, 1973)

#### **Infraorden Anomura** MacLeay, 1838

Anomuro A

Superfamilia Galattheoidea Samouelle, 1819

Familia Porcellanidae Haworth, 1825  
*Petrolisthes galathinus* (Bosc, 1802)  
*Pachycheles pilosus* (H. Milne Edwards, 1837)

Superfamilia Paguroidea Latreille, 1802

Familia Diogenidae Ortmann, 1892  
*Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)  
*Paguristes anomalus* Bouvier, 1918  
*Paguristes cadenati* Forest, 1954

*Paguristes puncticeps* Benedict, 1901  
*Paguristes tortugae* Schmitt, 1933

Familia Paguridae Latreille, 1802  
*Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859)  
*Phimochirus holthuisi* (Provenzano, 1961)

**Infraorden Brachyura** Linnaeus, 1758  
Sección Eubrachyura de Saint Laurent, 1980  
Subsección Heterotremata Guinot, 1977

Superfamilia Carpilioidea Ortmann, 1893  
Familia Carpiliidae Ortmann, 1893  
*Carpilius corallinus* (Herbst, 1783)

Superfamilia Majoidea Samouelle, 1819

Familia Inachidae MacLeay, 1838  
*Podocheila macrodera* Stimpson, 1860  
*Stenorhynchus seticornis* (Herbst, 1788)

Familia Epialtidae MacLeay, 1838  
*Pitho lherminieri* (Schramm, 1867)  
*Pitho mirabilis* (Herbst, 1794)

Familia Majidae Samouelle, 1819  
Subfamilia Mithracinae MacLeay, 1838  
*Damithrax hispidus* (Herbst, 1790)  
*Damithrax spinosissimus* (Lamarck, 1818)  
*Macrocoeloma diplacanthum* (Stimpson, 1860)  
*Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825)  
*Macrocoeloma subparellem* (Stimpson, 1860)  
*Omalacantha bicornuta* (Latreille, 1825)  
*Mithraculus cinctimanus* Stimpson, 1860  
*Mithraculus coryphe* (Herbst, 1801)  
*Mithraculus forceps* A Milne Edwards, 1875  
*Mithraculus ruber* Stimpson, 1871  
*Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818)  
*Nonala holderi* (Stimpson, 1871)  
*Mithrax aculeatus* (Herbst, 1790)  
*Nemausa acuticornis* (Stimpson, 1871)  
Májido A  
Májido B  
Májido C  
Májido D

Superfamilia Portunoidea Rafinesque, 1815

Familia Portunidae Rafinesque, 1815  
*Achelous sebae* (H. Milne Edwards, 1834)

Superfamilia Trapezioida Miers, 1886

Familia Domeciidae Ortmann, 1893  
*Domecia acanthophora* (Desbonne & Schramm, 1867)  
Superfamilia Xanthoidea MacLeay, 1838

Familia Xanthidae MacLeay, 1838  
*Actaea acantha* (H. Milne Edwards, 1834)  
*Chlorodiella longimana* (H. Milne Edwards, 1834)  
Xanthido A  
Xanthido B  
Xanthido C  
Xanthido D  
Xanthido E

Superfamilia Grapsoidea MacLeay, 1838

Familia Plagusiidae Dana, 1851  
*Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853)

ORDEN STOMATOPODA Latreille, 1817  
Suborden Unipeltata Latreille, 1825  
Superfamilia Gonodactyloidea Giesbrecht, 1910  
Familia Gonodactylidae Giesbrecht, 1910  
*Neogonodactylus oerstedii* (Hansen, 1895)  
*Neogonodactylus torus* (Manning, 1969)

### **Especies registradas durante los muestreos nocturnos**

Durante los muestreos nocturnos se registraron siete especies que no fueron observadas durante el día en los mismos arrecifes. Estas especies fueron los camarones rincocinétidos *Cinetorhynchus rigens* y *C. fasciatus*, el peneido *Metapenaeopsis goodei*, las langostas *Palinurellus gundlachi*, *Parribacus antarcticus* y *Scyllarides aequinoctialis* y el braquiuro *Carpilius corallinus* (Anexo 1).

### **Caracterización de la comunidad de crustáceos decápodos**

En el arrecife Bonanza se registraron 44 especies y 2800 individuos mientras que en el arrecife Limones se contabilizaron 33 especies y 2067 individuos (Tabla 3).

Tabla 3. Número de individuos de las especies de decápodos registrados mediante censo visual (n = 30 transectos). Arrecife Bonanza: 44 especies; 2800 individuos. Arrecife Limones: 33 especies; 2067 individuos. Adicionalmente, los muestreos nocturnos permitieron registrar las especies *C. rigens*, *C. fasciatus*, *M. goodei*, *P. gundlachi*, *P. antarcticus*, *S. aequinoctialis* y *C. corallinus*.

<b>Especie</b>	<b>Bonanza</b>	<b>Limones</b>
<i>Mithraculus coryphe</i>	1017	290
<i>Calcinus tibicen</i>	1002	1143
<i>Pagurus brevidactylus</i>	97	48
<i>Mithraculus ruber</i>	95	40
<i>Paguristes tortugae</i>	84	0
<i>Mithraculus sculptus</i>	70	17
<i>Paguristes anomalus</i>	66	15
<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	57	15
<i>Domecia acanthophora</i>	45	377
<i>Mithrax aculeatus</i>	45	11
<i>Omalacantha bicornuta</i>	43	1
<i>Alpheus armatus</i>	19	4
<i>Paguristes puncticeps</i>	19	4
Calianásido A	19	1
<i>Thor amboinensis</i>	19	0
<i>Panulirus argus</i>	18	4
<i>Macrocoeloma subparallelum</i>	14	0
<i>Axiopsis serratifrons</i>	12	4
<i>Percnon gibbesi</i>	8	7
<i>Nonala holderi</i>	7	0
<i>Petrolisthes galathinus</i>	5	38
<i>Macrocoeloma diplacanthum</i>	5	0
Xanthido E	4	0
<i>Mithraculus cinctimanus</i>	3	3
<i>Stenopus hispidus</i>	3	0
<i>Actaea acantha</i>	2	0
<i>Ancylomenes pedersoni</i>	2	0
<i>Chlorodiella longimana</i>	2	0
<i>Macrocoeloma trispinosum nodipes</i>	2	0
<i>Mithraculus forceps</i>	2	0
<i>Panulirus guttatus</i>	1	3
<i>Lysmata wurdemanni</i>	1	1
Anomuro A	1	0
<i>Brachycarpus biunguiculatus</i>	1	0
Májido B	1	0
Májido C	1	0

... continúa

Májido D	1	0
<i>Neogonodactylus torus</i>	1	0
<i>Pitho lherminieri</i>	1	0
<i>Pitho mirabilis</i>	1	0
<i>Podochela macrodera</i>	1	0
<i>Stenorhynchus seticornis</i>	1	0
Xanthido C	1	0
Xanthido D	1	0
<i>Paguristes cadenati</i>	0	18
<i>Phimochirus holthuisi</i>	0	5
Carideo A	0	3
<i>Pachycheles pilosus</i>	0	3
<i>Cinetorhynchus manningi</i>	0	2
Májido A	0	2
<i>Nemausa acuticornis</i>	0	2
<i>Damithrax hispidus</i>	0	1
<i>Damithrax spinosissimus</i>	0	1
<i>Achelous sebae</i>	0	1
<i>Synalpheus</i> sp.	0	1
Xanthido A	0	1
Xanthido B	0	1

Las curvas de acumulación de especies basadas en muestras (transectos) tomadas en cada arrecife mostraron un incremento del número de especies registradas conforme aumentaba el número de transectos realizados (Fig. 12). En el arrecife Bonanza se observó un aumento acusado en el número de especies observadas durante los primeros 20 transectos, suavizándose después esta tendencia. En el arrecife Limones, en cambio, la adición de nuevas especies se produjo más lentamente que en Bonanza y se obtuvieron nuevos registros de forma relativamente constante hasta el transecto número 29. Por otro lado, las curvas de rarefacción mostraron una relativa tendencia asintótica para ambos arrecifes, siendo esta superior en el arrecife Limones y sugieren que el número esperado de especies podría ser mayor en el caso del arrecife Bonanza.

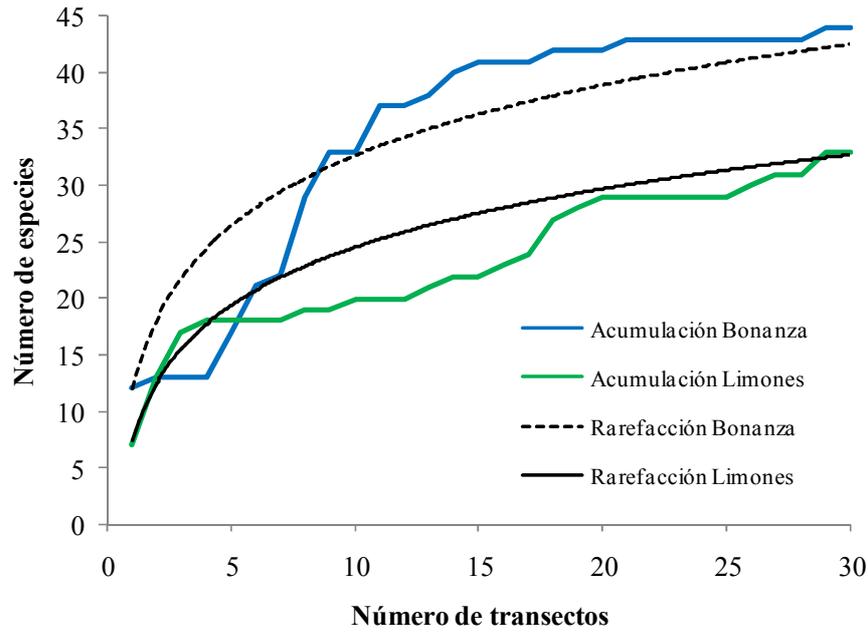


Figura 12. Curvas de acumulación de especies y de rarefacción basada en muestras ilustrando el número de especies registradas durante los muestreos realizados en los arrecifes Bonanza y Limones de Puerto Morelos.

En ambos arrecifes el infraorden Brachyura fue el más diverso, con 25 especies en Bonanza y 15 en Limones, seguido de Anomura, Caridea, Achelata, Axiidea y Stenopodidea (Fig. 13).

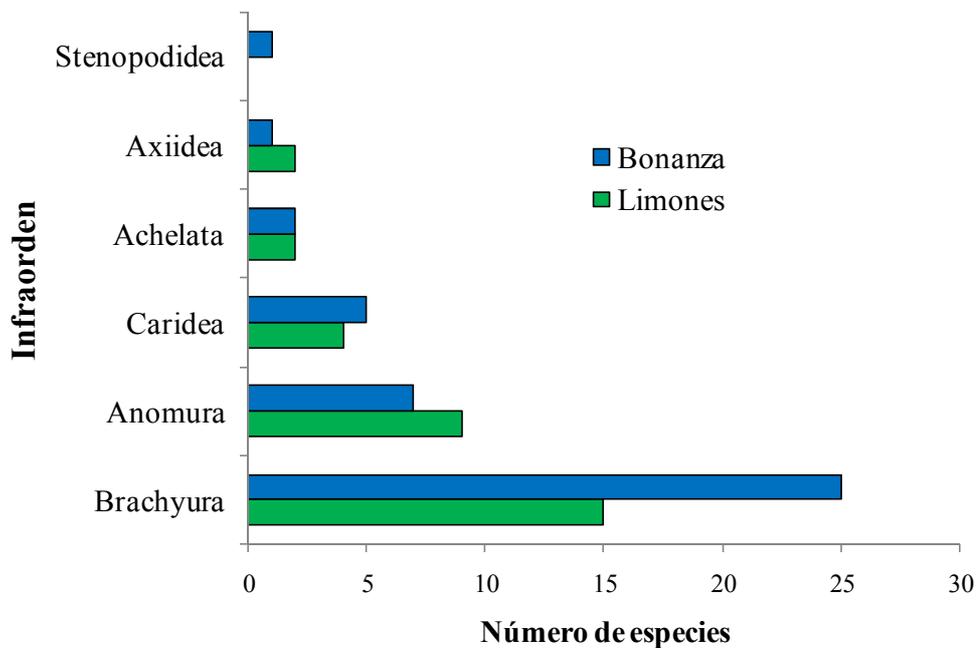


Figura 13. Número de especies (dentro de cada Infraorden) de decápodos registradas en los arrecifes Limones y Bonanza.

Todos los índices ecológicos (Tabla 4) difirieron significativamente entre arrecifes de acuerdo con los ANOVAs. Los índices de riqueza específica (S), diversidad ( $H'$ ) y equitatividad ( $J'$ ) fueron significativamente mayores en Bonanza que en Limones (S:  $F= 9.07$ ,  $df= 1$ ,  $58$ ,  $p = 0.004$ ;  $H'$ :  $F= 17.97$ ,  $df=1$ ,  $58$ ,  $p <0.001$ ;  $J'$ :  $F= 10.09$ ,  $df =1$ ,  $58$ ,  $p = 0.002$ ), mientras que el índice de dominancia (D) fue significativamente mayor en el arrecife Limones que en Bonanza ( $F = 18.60$ ,  $df=1$ ,  $58$ ,  $p <0.001$ ).

Tabla 4. Valor medio ( $\pm$  intervalo de confianza 95%) de los índices de riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), dominancia (D) y equitatividad ( $J'$ ) en los arrecifes Limones y Bonanza.

Índice ecológico	Limones	Bonanza
S	6.53 $\pm$ 0.71	8.66 $\pm$ 1.18
$H'$	1.54 $\pm$ 0.15	2.07 $\pm$ 0.19
D	0.47 $\pm$ 0.05	0.33 $\pm$ 0.04
$J'$	0.58 $\pm$ 0.04	0.69 $\pm$ 0.04

El análisis MDS reflejó una aparente separación de la composición de especies presentes en los arrecifes Limones y Bonanza (Fig. 14); sin embargo, es posible apreciar cierto grado de sobreposición entre ellos, lo que refleja la presencia de especies comunes en ambos arrecifes.

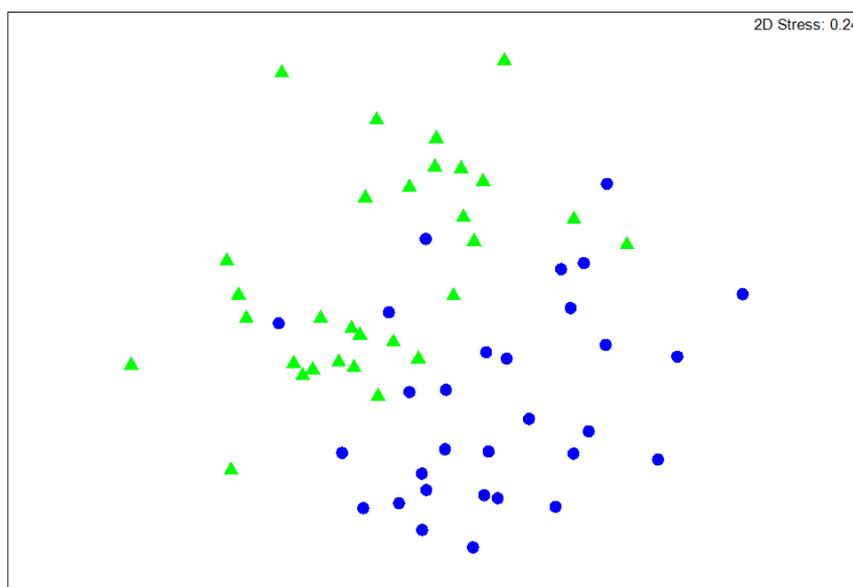


Figura 14. Escalonamiento multidimensional no métrico (MDS) de los valores de abundancia relativa de los crustáceos decápodos muestreados en Limones (triángulos verdes) y Bonanza (círculos azules).

La prueba ANOSIM determinó la existencia de diferencias significativas en la composición de especies entre ambos arrecifes ( $R=0.279$ ,  $p<0.001$ ). Por otra parte, el análisis de los resultados de la prueba SIMPER (Tabla 5) permitió discernir qué especies contribuyeron en mayor medida a tales diferencias y mostraron que cada arrecife tiene especies distintivas en términos de sus abundancias relativas.

Entre los transectos realizados en el arrecife Limones, se obtuvo una similitud media del 48.10%, siendo tres especies (*C. tibicen*, *M. coryphe* y *D. acanthophora*), responsables de más del 80% de la similitud observada en este grupo de transectos. El 90% de la similitud observada entre los transectos de Limones fue explicado por un total de seis especies. El diogénido *Calcinus tibicen*, que fue la especie más abundante en Limones (2.33 individuos/transecto), fue la principal especie discriminativa en este arrecife ya que contribuyó en mayor medida (con un 45.18%) a la similitud observada.

En el arrecife Bonanza se advirtió una mayor heterogeneidad taxonómica, siendo necesarias ocho especies para explicar el 90% de la similitud observada. El braquiuro *Mithraculus coryphe* fue la especie más abundante (2.22 individuos/transecto) y la que contribuyó de forma más consistente, con un 33.14%, a la similitud media observada en el arrecife (46.90%). En segundo lugar, se sitúa *C. tibicen*, contribuyendo con un 29.09%.

Merece la pena destacar que *C. tibicen* y *M. coryphe* fueron las especies que más contribuyeron a la similitud observada en ambos arrecifes, erigiéndose además como los componentes característicos en ambos sitios (aquellos en los que el cociente SIM/D.E. fue relativamente elevado). Esto podría explicar, al menos parcialmente, la relativa sobreposición en la composición de especies entre ambos arrecifes que se aprecia en el mapa MDS.

La disimilitud en la composición de crustáceos entre los arrecifes Limones y Bonanza fue de 58.49% (véase Anexo 2). La especie que contribuyó en mayor medida (con un 8.14%) a esta disimilitud entre arrecifes fue *D. acanthophora*, seguida por el májido *M. coryphe* y el pagúrido *P. brevidactylus*, cuya abundancia relativa fue mayor en el arrecife Bonanza. Las especies que contribuyeron de forma más uniforme a las disimilitudes entre arrecifes (aquellas con un valor de Dis/D.E. relativamente elevado) fueron *M. coryphe*, *N. oerstedii*, *P. brevidactylus* y *M. sculptus*, todas ellas con una abundancia relativa mayor en el arrecife Bonanza.

Tabla 5. Especies discriminativas en la definición de las similitudes en cada arrecife y las disimilitudes entre arrecifes. Resultados de la prueba SIMPER (Abund. Prom.: Abundancia media (N° de individuos/transecto); Sim. prom.: Similitud media; Sim./D.E.: Similitud/Desviación estándar; Contrib%: Contribución en %; Acum.%: Valor acumulado de la contribución en %; Dis. prom.: Disimilitud media; Dis./D.E.: Disimilitud/Desviación estándar).

Arrecife Limones						
Similitud media: 48.10						
Especies	Abund. prom.	Sim. prom.	Sim./D.E.	Contrib.%	Acum.%	
<i>Calcinus tibicen</i>	2.33	21.73	4.10	45.18	45.18	
<i>Mithraculus coryphe</i>	1.52	12.62	2.07	26.23	71.41	
<i>Domecia acanthophora</i>	1.04	4.16	0.57	8.65	80.06	
<i>Petrolisthes galathinus</i>	0.58	2.18	0.50	4.54	84.60	
<i>Mithraculus ruber</i>	0.52	1.71	0.41	3.55	88.16	
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.51	1.66	0.41	3.46	91.61	
Arrecife Bonanza						
Similitud media: 46.90						
Especies	Abund. prom.	Sim. prom.	Sim./D.E.	Contrib.%	Acum.%	
<i>Mithraculus coryphe</i>	2.22	15.54	3.64	33.14	33.14	
<i>Calcinus tibicen</i>	2.15	13.64	2.51	29.09	62.22	
<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	0.85	4.12	0.89	8.79	71.02	
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.90	3.40	0.77	7.25	78.27	
<i>Mithraculus sculptus</i>	0.76	2.85	0.64	6.08	84.35	
<i>Omalacantha bicornuta</i>	0.52	1.29	0.45	2.75	87.10	
<i>Paguristes tortugae</i>	0.57	1.07	0.37	2.29	89.39	
<i>Mithraculus ruber</i>	0.52	0.80	0.33	1.70	91.09	
Arrecifes Limones y Bonanza						
Disimilitud media: 58.49						
Especies	Limones Abund. prom.	Bonanza Abund. prom.	Dis. prom.	Dis./D.E.	Contrib.%	Acum.%
<i>Domecia acanthophora</i>	1.04	0.29	4.76	0.96	8.14	8.14
<i>Mithraculus coryphe</i>	1.52	2.22	3.88	1.23	6.63	14.77
<i>Pagurus brevidactylus</i>	0.51	0.90	3.73	1.17	6.38	21.15
<i>Calcinus tibicen</i>	2.33	2.15	3.55	0.99	6.07	27.22
<i>Neogonodactylus oerstedii</i>	0.33	0.85	3.43	1.21	5.86	33.08
<i>Mithraculus sculptus</i>	0.34	0.76	3.39	1.07	5.80	38.88
<i>Mithraculus ruber</i>	0.52	0.52	3.10	0.97	5.30	44.18
<i>Petrolisthes galathinus</i>	0.58	0.11	2.61	0.90	4.46	48.64
<i>Paguristes tortugae</i>	0.00	0.57	2.28	0.72	3.90	52.54

## DISCUSIÓN

En el presente trabajo se puso a prueba la hipótesis de que un arrecife con un menor nivel de degradación tendría más sustratos y, por ende, una mayor diversidad y abundancia de crustáceos decápodos que otro más degradado. Los resultados obtenidos llevaron a refutar la hipótesis planteada ya que fue en el arrecife Bonanza, con mayor nivel de degradación, donde se registró la mayor diversidad de decápodos y la mayor heterogeneidad de sustratos preferidos por estos organismos.

Este estudio ha revelado que la diversidad y riqueza de especies de crustáceos decápodos conspicuos registradas en los arrecifes Limones y Bonanza de Puerto Morelos fueron considerablemente elevadas, con valores similares a los reportados por otros autores (p. ej. Martínez Iglesias & García Raso 1999; Briones-Fourzán *et al.* 2003; Giraldes *et al.* 2012). Por otra parte, los muestreos cualitativos realizados durante la noche permitieron registrar siete especies no observadas durante las horas de luz. Es sabido que muchas especies durante el día permanecen ocultas en el entramado arrecifal y emergen durante la noche para alimentarse (Glynn & Enochs 2011). Los camarones del género *Cinetorhynchus*, por ejemplo, han sido reportados como organismos de hábitos estrictamente nocturnos (Okuno 1997). Posiblemente, un muestreo más exhaustivo permitiría registrar un mayor número de especies tales como alfeidos y talasínidos, que suelen tener hábitos crípticos (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez 2002). Las curvas de rarefacción, particularmente en el caso del arrecife Bonanza, parecen apoyar esta suposición, no siendo posible observar claramente la asíntota que indica el número total de especies que teóricamente podría encontrarse en la zona estudiada, con los métodos utilizados y durante el tiempo en que se llevó a cabo el muestreo (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). Considerando estos aspectos, podría suponerse que la diversidad de crustáceos decápodos de los arrecifes Limones y Bonanza es aún mayor de lo que ha podido constatar en este estudio, lo que evidencia la gran diversidad propia de los arrecifes de coral tropicales (Glynn & Enochs 2011).

En ambos arrecifes, la comunidad de decápodos estuvo dominada por el infraorden Brachyura. Según Glynn & Enochs (2011), este grupo es uno de los más abundantes y diversos en los arrecifes de coral. En el presente estudio los braquiuros constituyeron el 52 % de las especies registradas. De forma similar, Giraldes *et al.* (2012) reportaron un 55 % de cangrejos braquiuros entre las especies observadas en arrecifes costeros del noreste de Brasil. Dentro de este infraorden, la familia más diversa

fue Majidae, con 18 especies, registro muy semejante al obtenido por Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez (2002) y Briones-Fourzán *et al.* (2003) en la isla de Cozumel y la laguna arrecifal de Puerto Morelos, respectivamente.

La comunidad de crustáceos decápodos del arrecife Bonanza resultó ser más diversa, más rica en especies y tener un mayor índice de equitatividad que la del arrecife Limones, cuya comunidad en cambio tuvo un mayor índice de dominancia. Estos resultados podrían reflejar la mayor heterogeneidad de sustratos encontrada en Bonanza. Abele (1974) observó que el número de sustratos es el factor de mayor importancia para determinar el número de especies de decápodos presentes en un determinado hábitat. La explicación más plausible para esta observación es que un mayor número de sustratos posiblemente aporte mayor variedad de refugios, más sitios de alimentación y más fuentes de nutrición, permitiendo coexistir a un mayor número de especies a través de un uso diferencial de los recursos y la consecuente reducción de interacciones competitivas interespecíficas. En el arrecife Bonanza fue mayor el porcentaje de cobertura de algas carnosas y calcáreas, sustratos que ofrecen refugio y fuente de alimento a diversos decápodos, entre ellos ciertos májidos de constatados hábitos herbívoros como *M. coryphe* y *M. sculptus* (Coen 1988; Stachowicz & Hay 1996). Teniendo en cuenta que la familia más diversa fue Majidae, el haber registrado una mayor abundancia relativa de estos organismos en el arrecife Bonanza apoya las observaciones de Stachowicz & Hay (1996) y pone de manifiesto la relación existente entre los decápodos y el tipo de sustrato que ocupan.

En el arrecife Limones, la comunidad de decápodos estuvo dominada por el cangrejo ermitaño *C. tibicen*, lo que se refleja en su elevada abundancia relativa con relación al resto de especies. Este diogénido ha sido reportado como especie dominante en la comunidad de decápodos arrecifales por diversos autores (Abele 1976; Martínez Iglesias & García Raso 1999; Giraldes *et al.* 2012; Brown & Edmunds 2013). Según Brown & Edmunds (2013), esta especie vive en una relación de comensalismo facultativo con los corales de fuego del género *Millepora*, obteniendo de esta asociación protección frente a los depredadores. En el presente estudio, *C. tibicen* fue registrado principalmente en *M. complanata*, sustrato cuya cobertura fue mayor en el arrecife Limones; no obstante, también fue observado en varias ocasiones sobre el coral muerto y el cascajo. La presencia de *C. tibicen* en diversos tipos de sustrato podría estar relacionada con su tipo de alimentación que ha sido clasificada como omnívora

detritívora (Hazlett 1981). Considerando estos aspectos, es posible que los ermitaños salgan de la colonia coralina para buscar su alimento en este tipo de sustratos y posteriormente regresen al coral en busca de refugio. Brown & Edmunds (2013) sugieren que los ermitaños buscan refugio en las colonias de coral de fuego durante las horas de luz para evitar a los depredadores. Con objeto de discernir si la presencia de esta especie sobre el coral muerto y el cascajo está relacionada con su alimentación, sería deseable realizar censos nocturnos para verificar si la abundancia de organismos en las colonias de *M. complanata* es similar a la que es posible observar durante el día. La resistencia de *C. tibicen* frente a los pólipos urticantes de los corales del género *Millepora* (Brown & Edmunds 2013) y su dominancia sobre otras especies de ermitaños en la competencia por la adquisición de conchas (Bach *et al.* 1976; Hazlett 1981) son dos factores que podrían explicar parcialmente la dominancia de este cangrejo ermitaño en el arrecife Limones.

Los resultados de los análisis de la complejidad estructural mostraron que esta no difirió entre los arrecifes estudiados, lo cual pudo deberse a la elevada variabilidad registrada en las mediciones HAS y del índice de rugosidad en los diferentes puntos de muestreo del mismo arrecife, así como a la obtención de valores semejantes para ambos parámetros en ambos arrecifes. Los valores HAS registrados en este estudio son similares a los reportados por Beer (2012) para un arrecife degradado por la pesca con explosivos y para un arrecife prístino. Esto pone de manifiesto que el método HAS puede generar valores elevados independientemente del estado de conservación del arrecife estudiado, lo que sugiere que la cobertura de coral vivo no es un factor determinante en el nivel de complejidad estructural (Lindahl *et al.* 2001). La variabilidad obtenida en la puntuación HAS pudo deberse a la heterogeneidad de sustratos en los arrecifes muestreados. Por ejemplo, en ciertos transectos la cobertura de coral vivo fue relativamente elevada, lo cual generó valores HAS elevados por su contribución con puntuaciones altas a las variables “rugosidad”, “variedad de formas de crecimiento” y “cobertura viva”. Sin embargo, otros transectos representaron hábitats totalmente despoblados de coral vivo, donde el sustrato estuvo constituido básicamente por pavimento calcáreo y el perfil del fondo fue prácticamente horizontal. De forma análoga, aquellos transectos en los que abundó el coral muerto generaron valores HAS elevados puesto que las variables “rugosidad”, “altura”, “tamaño de los refugios” y “sustrato duro” tuvieron puntuaciones altas. Este hecho explica también la ausencia de

diferencias significativas en el índice de rugosidad entre ambos arrecifes. A pesar de que en el arrecife Limones la cobertura de *A. palmata* es mucho mayor y ello podría asociarse con un índice de rugosidad superior, en el arrecife Bonanza es muy abundante el coral muerto y ambos sustratos pueden arrojar el mismo valor de rugosidad, ya que este no depende de la cobertura de coral vivo sino del relieve topográfico *per se*. La ausencia de diferencias significativas en la complejidad estructural podría deberse a que los muestreos se llevaron a cabo solamente en la zona de arrecife posterior, ya que, si se consideran también las zonas de cresta arrecifal y de arrecife frontal, el arrecife Limones sí presenta una complejidad estructural mayor debido a un crecimiento profuso de *Acropora palmata* en este arrecife, en particular alrededor de la cresta arrecifal (L. Álvarez-Filip, com. pers.; véase Fig. 7).

El método AGRRA puso de manifiesto que hubo diferencias relativas en la cobertura de los principales tipos de sustrato ocupados por crustáceos decápodos en los arrecifes Limones y Bonanza, evidenciando tanto la especificidad de algunas especies por un tipo de sustrato determinado (Stella *et al.* 2011), como la relación que tiene la heterogeneidad de sustratos con la diversidad de crustáceos (Abele 1973). La íntima asociación que se establece en ocasiones entre crustáceos decápodos y determinadas especies de coral ha sido bien documentada (Abele & Patton 1976; Grajal & Laughlin 1984; Stella *et al.* 2011). Los cangrejos del género *Trapezia* viven en simbiosis con su coral hospedador, usándolo al mismo tiempo como fuente de alimento y como refugio frente a la depredación (Stella *et al.* 2011). Algunas especies, como las pertenecientes al género *Tetralia*, son extremadamente selectivas con el tipo de sustrato que ocupan, habiendo sido registradas únicamente en corales del género *Acropora* (Abele & Patton 1976). El braquiuro *D. acanthophora* habita típicamente colonias de coral vivo (Grajal & Laughlin 1984). Reed *et al.* (1982) lo registraron en colonias de *Oculina varicosa* y *O. arbuscula* en la costa de Florida mientras que Patton (1967) lo hizo en Puerto Rico en tres especies del género *Acropora*: *A. prolifera*, *A. cervicornis* y *A. palmata*, siendo esta última la que más ejemplares albergó. Como expone este autor, la mayoría de los individuos de *D. acanthophora* que es posible observar en una colonia de *A. palmata* se encuentran refugiados en pequeñas oquedades del coral denominadas fosetas, cuya formación se cree asociada a la casi siempre estática posición del braquiuro sobre el tejido vivo del coral. En el presente estudio se registró de forma evidente la estrecha relación existente entre *D. acanthophora* y *A. palmata*, siendo esta la única especie de

decápodo registrada de forma frecuente en las colonias vivas de *A. palmata*, lo cual coincide con las observaciones de Patton (1967). Además, se observaron individuos juveniles de *D. acanthophora* también en colonias de *M. complanata*. Es posible que estos individuos fueran desplazados por los adultos, que suelen ser más agresivos, trasladándose temporalmente al coral de fuego, que podría ser un hábitat subóptimo durante la búsqueda de nuevos territorios (Head *et al.* 2015). Teniendo en cuenta el hecho de que la cobertura viva de *A. palmata* fue muy superior en el arrecife Limones y que *D. acanthophora* tuvo una abundancia relativa muy superior en este arrecife y fue la principal especie discriminante entre los arrecifes estudiados, queda clara la estrecha relación existente entre ambos organismos.

Los sustratos más poblados por decápodos en el arrecife Bonanza fueron el cascajo y el coral muerto, hábitats cuya importancia para las comunidades de invertebrados ha sido señalada en diversos trabajos (Coles 1980; Grajal & Laughlin 1984; Enochs 2012). Kramer *et al.* (2014) encontraron que estos dos sustratos son los más importantes en el arrecife en términos de abundancia, biomasa y productividad de crustáceos, con aproximadamente tres órdenes de magnitud más en el caso de los individuos y tres veces más para la biomasa que el coral vivo ramificado por unidad de área. Según estos autores, este hecho puede deberse a la combinación de una gran complejidad estructural y a la diversidad de “nano-hábitats” (como algas filamentosas, macroalgas, algas coralinas y esponjas) que aportan al mismo tiempo refugio y recursos tróficos (como microalgas y detritus). En este sentido, a pesar de que en el coral muerto no están disponibles las fuentes alimenticias que proporciona el coral vivo, como el mucus, este sustrato es colonizado por diversa flora y fauna epibionte que da sustento a una gran variedad de taxa no simbióticos (Coles 1980; Enochs 2012). Esto parece apoyar las observaciones realizadas en el presente estudio en cuanto a que el arrecife Bonanza presenta una mayor diversidad de decápodos y una mayor abundancia relativa de especies herbívoras (como *M. coryphe* y *M. sculptus*) y omnívoras-detritívoras (como *P. brevidactylus*) que podrían encontrar cierto beneficio al ocupar estos dos tipos de sustrato.

En el presente trabajo se ha demostrado la relación que tiene la diversidad de sustratos con la diversidad y abundancia relativa de los crustáceos decápodos de los arrecifes Limones y Bonanza de Puerto Morelos. De igual manera, se ha constatado la importancia del coral muerto y el cascajo para estos organismos. En este sentido, ya que

ambos sustratos constituyen hábitats temporales que son erosionados con el tiempo por organismos como esponjas, bivalvos y poliquetos (Hepburn *et al.* 2006), su disponibilidad a largo plazo dependerá en primera instancia de la existencia de colonias de coral vivo. Teniendo en cuenta que la bioerosión es más rápida en aguas someras (Sheppard *et al.* 2002), la conservación de la diversidad coralina y por ende de sustratos potenciales resulta imprescindible para asegurar la diversidad y abundancia de crustáceos decápodos de los arrecifes de Puerto Morelos.

## CONCLUSIONES

- La zona posterior de los arrecifes Limones y Bonanza no difirió en complejidad estructural.
- Los arrecifes Limones y Bonanza presentaron diferencias en la cobertura de los principales tipos de sustrato poblados por crustáceos decápodos.
- La comunidad de decápodos del arrecife Bonanza fue más diversa, más rica en especies y más equitativa, mientras que la del arrecife Limones presentó mayor índice de dominancia.
- Las especies más abundantes en ambos arrecifes fueron *Mithraculus coryphe* y *Calcinus tibicen*.
- La principal especie discriminante entre ambos arrecifes fue *Domecia acanthophora*, cangrejo comensal de *Acropora palmata*.

## REFERENCIAS

- Abele, L. G. (1974). Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, 156-161.
- Abele, L. G. (1976). Comparative species composition and relative abundance of decapod crustaceans in marine habitats of Panama. *Marine Biology*, 38, 263-278.
- Abele, L. G. & Kim, W. (1986). An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. State of Florida, Department of Environmental Regulation. Technical Series 8 (1): i-xvii, 1-326 (Part 1), 327-760 (Part 2). Tallahassee, Florida, U.S.A.
- Abele, L. G. & Patton, W. K. (1976). The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans. *Journal of Biogeography*, 3, 35-47.
- Álvarez, F., Villalobos, J. L., Hendrickx, M. E., Escobar-Briones, E., Rodríguez-Almaraz, G. & Campos, E. (2014). Biodiversity of decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 208-219.
- Álvarez-Filip, L., Côté, I. M., Gill, J. A., Watkinson, A. R. & Dulvy, N. K. (2011a). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology*, 17, 2470-2477.
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M. & Watkinson, A. R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 3019-3025.
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Côté, I. M., Watkinson, A. R. & Gill, J. A. (2011b). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21, 2223-2231.
- Bach, C., Hazlett, B. & Rittschof, D. (1976). Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57, 579-586.
- Banaszak, A. T. & Álvarez-Filip, L. (2014). Diagnóstico y estado de conservación de las poblaciones de *Acropora* en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Informe Técnico de Proyecto, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bakus, G. J. (2007). Quantitative analysis of marine biological communities: field biology and environment. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.

- Becker, J. H. & Grutter, A. S. (2004). Cleaner shrimps do clean. *Coral Reefs*, 23, 515-520.
- Bouzon, J. L. & Freire, A. S. (2007). The Brachyura and Anomura fauna (Decapoda; Crustacea) in the Arvoredo Marine Biological Reserve on the southern Brazilian coast. *Brazilian Journal of Biology*, 67, 321-325.
- Briones-Fourzán, P., Castañeda-Fernández de Lara, V., Lozano-Álvarez, E. & Estrada-Olivo, J. (2003). Feeding ecology of the three juvenile phases of the spiny lobster *Panulirus argus* in a tropical reef lagoon. *Marine Biology*, 142, 855-865.
- Briones-Fourzán, P. & Lozano-Álvarez, E. (2001). Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*, in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 221–232.
- Briones-Fourzán, P. & Lozano-Álvarez, E. (2002). Shallow-water benthic decapod crustaceans of Chankanaab Park, Cozumel Island, Mexico. In: Escobar-Briones, E. & Álvarez, F (eds.) *Modern Approaches to the Study of Crustacea*. Kluwer/Plenum, Nueva York, pp. 197-204.
- Briones-Fourzán, P., Pérez-Ortiz, M., Negrete-Soto, F., Barradas-Ortiz, C. & Lozano-Álvarez, E. (2012). Ecological traits of Caribbean sea anemones and symbiotic crustaceans. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 55-68.
- Brown, D. & Edmunds, P. J. (2013). The hermit crab *Calcinus tibicen* lives commensally on *Millepora* spp. in St. John, United States Virgin Islands. *Coral Reefs*, 32, 127-135.
- Bruno, J. F. & Bertness, M. D. (2001). Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In Bertness, M. D., Gaines, S. D. & Hay, M. E. (eds.) *Marine community ecology*. Sunderland, MA: Sinauer, pp. 201-218.
- Bruno, J. F., Selig, E. R., Casey, K. S., Page, C. A., Willis, B. L., Harvell, C. D., Sweatman, H. & Melendy A. M. (2007). Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLoS Biology*, 5, e124.
- Butler IV, M.J. & Mojica, A. M. (2012). Herbivory by the Caribbean king crab on coral patch reefs. *Marine Biology*, 159, 2697–2706.
- Campos, N. H. & Manjarrés, G. (1988). Decápodos Brachyura de la región noroccidental del Golfo de Urabá (Caribe colombiano). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*, 18, 17-23.

- Campos, N. H. & Manjarrés, G. (1991). Los crustáceos de la superfamilia Parthenopoidea (Brachyura; Oxyrhyncha) de la región de Santa Marta. *Boletín Ecotrópica*, 24, 1-13.
- Carpenter, K. E., Abrar, M., Aeby, G., Aronson, R. B., Banks, S., Bruckner, A., Chiriboga, A., Cortés, J., Delbeek, J. C., DeVantier, L., Edgar, G. J., Edwards, A. J., Fenner, D., Guzmán, H. M., Hoeksema, B. W., Hodgson, B., Johan, O., Licuanan, W. Y., Livingstone, S. R., Lovell, E. R., Moore, J. A., Obura, D. O., Ochavillo, D., Polidoro, B. A., Precht, W. F., Quibilan, M. C., Reboton, C., Richards, Z. T., Rogers, A. D., Sanciangco, J., Sheppard, A., Sheppard, C., Smith, J., Stuart, S., Turak, E., Veron, J. E. N., Wallace, C., Weil, E. & Wood, E. (2008). One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science*, 321, 560-563.
- Carricart-Ganivet, J. P., Carrera-Parra, L. F., Quan-Young, L. I. & García-Madrigal, M. S. (2004). Ecological note on *Troglocarcinus corallicola* (Brachyura: Cryptochiridae) living in symbiosis with *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia) in the Mexican Caribbean. *Coral Reefs*, 23, 215–217.
- Cerdeira-Estrada, S., Heege, T., Kolb, M., Ohlendorf, S., Uribe, A., Müller, A., Garza, R., Ressler, R., Aguirre, R., Mariño, I., Silva, R. & Martell, R. (2012). Benthic habitat and bathymetry mapping of shallow waters in Puerto Morelos reefs using remote sensing with a physics based data processing. In: *Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2012 IEEE International Conference: IEEE Conference Publications*, pp. 4383–4386.
- Chace Jr., F. A. (1972). The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 98, 1–179.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Clarke, K. R. & Green, R. H. (1988). Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series*, 46, 213-226.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth.

- Coen, L. D. (1988). Herbivory by Caribbean majid crabs: feeding ecology and plant susceptibility. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 122, 257-276.
- Coles, S. L. (1980). Species diversity of decapods associated with living and dead reef coral *Pocillopora meandrina*. *Marine Ecology Progress Series*, 2, 281–291.
- Cortés, M. L. & Campos, N. H. (1999). Crustáceos decápodos de fondos blandos en la franja costera del Departamento del Magdalena, Caribe colombiano. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*, 23, 603-614.
- Dayton, P. K. (1972). Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. In *Proceedings of the Colloquium on Conservation Problems in Antarctica*. Allen Press, Lawrence, Kansas, pp. 81-96.
- de Beer, M. (2012). The influence of habitat structural complexity on invertebrate diversity: A comparison between an impacted and a pristine coral reef. University of Lund. Master Thesis.
- De Grave, S., Pentcheff, N. D., Ahyong, S.T., Chan, T. Y., Crandall, K. A., Dworschak, P. C., Felder, D. L., Feldman, R. M., Fransen, C. H. J. M., Goulding, L. Y. D., Lemaitre, R., Low, M. E. Y., Martin, J. W., Ng, P. K. L., Schweitzer, C. E., Tan, S. H., Tshudy, D. & Wetzer, R. (2009). A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, Supplement 21, 1-109.
- Dubiaski-Silva, J. & Masunari, S. (2008). Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. *Journal of Natural History*, 42, 1907-1922.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliott, K., Ford, C. R., Foster, D. R., Kloeppel, B. D., Knoepp, J. D., Lovett, G. M., Mohan, J., Orwig, D. A., Rodenhouse N. L., Sobczak, W. V., Stinson, K. A., Stone, J. K., Swan, C. M., Thompson, J., Holle, B. V. & Webster, J. R. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 479-486.
- Enochs, I.C. (2012). Motile cryptofauna associated with live and dead coral substrates: implications for coral mortality and framework erosion. *Marine Biology*, 159, 709–722.

- Gaeta, J. C., Faria Júnior, E., Aguiar, M. M. & Freire, A. S. (2011). The use of a non-destructive method to estimate the abundance of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda) in coastal islands of a marine protected area. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 6, 264-272.
- Gardner, T. A., Côté I.M., Gill J. A., Grant A. & Watkinson A. R. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301, 958–960.
- Giraldes, B. W., Coelho Filho, P. A. & Coelho, P. A. (2012). Composition and spatial distribution of subtidal decapoda on the " Reef Coast", northeastern Brazil, evaluated through a low-impact visual census technique. *Nauplius*, 20, 187-201.
- Giraldes, B. W., Coelho Filho, P. A. & Smyth, D. M. (2015). Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones - Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Global Ecology and Conservation*, 3, 163-175.
- Glynn, P. W. & Enochs, I. C. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. In: Dubinsky, Z. & Stambler, N. (eds.). *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 273-325.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. k. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Graham, N. A. J. & Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32, 315–326.
- Grajal A. P. & Laughlin R. G. (1984). Decapod crustaceans inhabiting live and dead colonies of three species of *Acropora* in the Roques Archipelago, Venezuela. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 54, 220-230.
- Gratwicke, B. & Speight, M. R. (2005). Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 292, 301-310.
- Hazlett, B. A. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 1–22.
- Head, C. E. I., Bonsall, M. B., Koldewey H., Prarchett, M. S., Speight, M. & Rogers, A. D. (2015). High prevalence of obligate coral-dwelling decapods on dead corals in the Chagos Archipelago, central Indian Ocean. *Coral Reefs*, 34, 905-915.
- Hepburn, L. J., Perry, C. T. & Blanchon, P. (2006). Distribution of macroborers in reef rubble, Puerto Morelos, Mexican Caribbean. Okinawa, Japan: *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium*, 327-334.

- Hill, J. & Wilkinson, C. (2004). Methods for ecological monitoring of coral reefs. Australian Institute of Marine Science, Townsville.
- INE (2000). Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151-161.
- Jones, G. P. & Syms C. (1998). Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Austral Ecology*, 23, 287–297.
- Jordán-Dahlgren E. & Rodríguez-Martínez R. (2003). The Atlantic coral reefs of Mexico. In: Cortés J. (ed) Latin American coral reefs. Elsevier, Amsterdam, p 131–158.
- Kramer, M. J., Bellwood, D. R. & Bellwood, O. (2014). Benthic Crustacea on coral reefs: a quantitative survey. *Marine Ecology Progress Series*, 511, 105-116.
- Lang J. C., Marks K. W., Kramer P. A., Kramer P. R. & Ginsburg R. N. (2010). AGRRA protocols version 5.4. 31 p. Available: [http://www.agrra.org/method/AGRRAV5.4\\_2010.pdf](http://www.agrra.org/method/AGRRAV5.4_2010.pdf).
- Leite, T. S., Haimovici, M. & Mather, J. (2009). *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing hunter. *Marine Biology*, 156, 2355-2367.
- Lessios, H. A. (1996). Methods for quantifying abundance of marine organisms. In: Lang M. A., Baldwin C. C. (eds.) Methods and techniques of underwater research. Proceedings of the American Academy of Underwater Sciences 16th Annual Scientific Diving Symposium, Smithsonian Institution, Washington DC. American Academy of Underwater Sciences, Nahant, MA, pp.149–157.
- Lindahl, U., Öhman, M. C. & Schelten, C. K. (2001). The 1997/1998 mass mortality of corals: effects on fish communities on a Tanzanian coral reef. *Marine Pollution Bulletin*, 42, 127-131.
- Lozano-Álvarez E., Briones-Fourzán P., Osorio-Arciniegas A., Negrete-Soto F. & Barradas-Ortiz C. (2007). Coexistence of congeneric spiny lobsters on coral reefs: differential use of shelter resources and vulnerability to predators. *Coral Reefs*, 26, 361–373.

- Machado, L. F., Daros, F. A., Bertoncini, Á. A., Hostim-Silva, M. & Barreiros, J. P. (2008). Feeding ecology and trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Perciformes: Serranidae) from south Brazil. *International Journal of Ichthyology*, 32, 33-41.
- Magurran, A. (1988). *Ecological biodiversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton.
- Markham, J. C., Donath, F. E., Villalobos, J. L. & Díaz, A. C. (1990). Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoológica*, 61, 405-446.
- Martínez-Iglesias, J. C. & García-Raso, J. E. (1999). The crustacean decapod communities of three coral reefs from the southwestern Caribbean Sea of Cuba: species composition, abundance and structure of the communities. *Bulletin of Marine Science*, 65, 539-557.
- McCook, L. J. (1999). Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 18, 357-367.
- McLaughlin, P. A., Komai, T., Lemaitre, R., & Rahayu, D. L. (2010). Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I—Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 23, 131-137.
- Monroy-Velázquez, L.V. (2000). Variaciones en la composición y abundancia en la fauna de decápodos asociados a pastizales marinos en el Caribe mexicano. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 75 p.
- Ng, P. K. L., Guinot, D. & Davie, P. J. F. (2008). *Systema Brachyrorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1-286.
- Okuno, J. (1997). Crustacea Decapoda: Review on the genus *Cinetorhynchus* Holthuis, 1995 from the Indo-West Pacific (Caridea: Rhynchocinetidae). In: Richer de Forges, B. (ed.) *Les Fonds Meubles des Lagons de Nouvelle-Calédonie (Sédimentologie, Benthos)*. *Études & Thèses*, Vol. 3, ORSTOM, Paris, pp. 31-58.

- Patton, W. K. (1967). Studies on *Domecia acanthophora*, a commensal crab from Puerto Rico, with particular reference to modifications of the coral host and feeding habits. *Biological Bulletin*, 132, 56-67.
- Pratchett, M. S. (2001). Influence of coral symbionts on feeding preferences of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in the western Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 214, 111-119.
- Randall, J.E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5, 655–847.
- Reed, J. K., Gore, R. H., Scotto, L. E. & Wilson, K.A. (1982). Community composition, structure, areal and trophic relationships of decapods associated with shallow- and deep-water *Oculina varicosa* coral reefs. *Bulletin of Marine Science*, 32, 761–786.
- Risk, M. J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 193, 1–6.
- Roff, G. & Mumby, P. J. (2012). Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 404-413.
- Román-Contreras, R. & Martínez-Mayén, M. (2009). Camarones hipolítidos (Crustacea: Decapoda: Caridea) de aguas someras de la costa del Caribe mexicano. *Hidrobiológica*, 19, 119-128.
- Ruiz-Rentería, F., van Tussenbroek, B.I. & Jordán-Dahlgren, E. (1998). Puerto Morelos, Quintana Roo, México. In: Kjerfve, B. C. (ed.) *Caribbean coastal marine productivity (CARICOMP): coral reef, seagrass, and mangrove site characteristics*. UNESCO, Paris, pp. 57–66.
- Sheppard, C. R. C., Spalding, M. D., Bradshaw, C. & Wilson, S. (2002). Erosion vs recovery of coral reefs after 1998 El Nino: Chagos reefs, Indian Ocean. *Ambio*, 31, 40–48.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Stachowicz, J. A. & Hay, M. E. (1996). Facultative mutualism between an herbivorous crab and a coralline alga: advantages of eating noxious seaweeds. *Oecologia*, 105, 377-387.
- Stella J. S., Pratchett, M. S., Hutchings, P. A. & Jones, G. P. (2011). Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 49, 43-104.

- Steneck, R. S., Paris, C. B., Arnold, S. N., Ablan-Lagman, M. C., Alcala, A. C., Butler, M. J., McCook, L. J., Russ, G. R. & Sale P. F. (2009). Thinking and managing outside the box: coalescing connectivity networks to build region-wide resilience in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 28, 367–378.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.
- Wagner, H.P. (1990). The genera *Mithrax* Latreille, 1818 and *Mithraculus* White, 1847 (Crustacea: Brachyura: Majidae) in the Western Atlantic Ocean. *Zoologische Verhandelingen*, 264, 3–65.
- Wilkinson, C. R. (1999). Global and local threats to coral reef functioning and existence: review and predictions. *Marine and Freshwater Research*, 50, 867-878.
- Willis, T. J. (2001). Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 59, 1408-1411.
- Willis, S., Winemiller, K. & López-Fernández, H. (2005). Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142, 284-295.
- Wilson, S. K., Graham, N. A. J. & Polunin, N. V. C. (2007). Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology*, 151, 1069-1076.
- Windsor, A. M. & Felder, D. L. (2014). Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics*, 28, 145-173.

ANEXO 1

Crustáceos decápodos exclusivos de los muestreos nocturnos



*Cinetorhynchus rigens*



*Cinetorhynchus fasciatus*



*Metapenaeopsis goodei*



*Palinurellus gundlachi*



*Carpilius corallinus*



*Parribacus antarcticus*



*Scyllarides aequinoctialis*

**ANEXO 2**

**Crustáceos responsables de la disimilitud entre los arrecifes Limones y Bonanza**



*Domecia acanthophora*



*Pagurus brevidactylus*



*Calcinus tibicen*



*Mithraculus coryphe*



*Mithraculus sculptus*



*Neogonodactylus oerstedii*



*Petrolisthes galathinus*



*Mithraculus ruber*



*Paguristes tortugae*