



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



PATRONES DE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA COMO INDICADOR DE CONECTIVIDAD ECOLÓGICA EN ARRECIFES DEL GOLFO DE MÉXICO Y EL CARIBE MEXICANO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

CLAUDIA MARÍA FUMERO ANDREU

LA PAZ, B.C.S., MAYO 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 24 del mes de Mayo del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"PATRONES DE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA COMO INDICADOR DE CONECTIVIDAD ECOLÓGICA EN ARRECIFES DEL GOLFO DE MÉXICO Y EL CARIBE MEXICANO"

Presentada por el alumno:

FUMERO

Apellido paterno

ANDREU

materno

CLAUDIA MARÍA

nombre(s)

Con registro:

A	1	7	0	8	8	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA

DR. ARTURO TRIPP VALDEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 11 del mes de Junio del año 2019

El (la) que suscribe BIÓL. CLAUDIA MARÍA FUMERO ANDREU Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A170880 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"PATRONES DE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA COMO INDICADOR DE CONECTIVIDAD

ECOLÓGICA EN ARRECIFES DEL GOLFO DE MÉXICO Y EL CARIBE MEXICANO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: claudiafumero9102@gmail.com - jmborgess@gmail.com -

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BIÓL. CLAUDIA MARÍA FUMERO ANDREU

Nombre y firma del alumno

RESUMEN

La conectividad ecológica es el proceso por el cual la biodiversidad se mantiene. En el medio marino, la continuidad de los hábitats es un factor importante que permite a los ecosistemas permanecer en el espacio y tiempo. La dispersión de las especies se ve afectada por dos procesos: 1) el aislamiento natural por efecto de la topografía del paisaje y 2) el deterioro y fragmentación de los hábitats por efecto de los impactos antropogénicos. Procesos que hoy en día cobran relevancia y que su estudio se torna complejo por la cantidad de variables que intervienen. Por lo antes mencionado, el presente trabajo, propone un proceso metodológico que aproxime a determinar la conectividad ecológica a través de cambios en la estructura comunitaria asociados a un gradiente geográfico entre los arrecifes del Golfo de México y Caribe mexicano. Se estimaron los patrones de similitud entre sistemas arrecifales usando datos de riqueza y abundancia de un total de 87 fototransectos tomados en ocho arrecifes del Golfo de México y ocho del Caribe mexicano. Se comparó la estructura de la comunidad entre 1-15m y 16-30m de profundidad y en los márgenes barlovento y sotavento. La detección de patrones de similitud se hizo mediante análisis de similitud de Bray-Curtis y análisis de redes topológicas. Se identificaron 203 taxones en total, de los cuales, solo 103 especies comunes se emplearon para el análisis. Se identificó que la abundancia, riqueza de especies y diversidad tiende a disminuir del Caribe al Golfo de México. Se detectó alta similitud entre los estratos someros de arrecifes cercanos, mientras mayor es la distancia entre arrecifes menor es la similitud. Este patrón fue totalmente distinto en los estratos profundos donde de manera general la similitud fue casi nula. Esta evidencia refuerza la hipótesis que los arrecifes del Caribe mexicano y Golfo de México presentan baja o nula conectividad, encontrándose evidencia que sólo los estratos someros son corredores de dispersión de las especies, y que las condiciones oceanográficas son el vector principal de esta conectividad.

Palabras claves: arrecifes coralinos, estructura de la comunidad, patrones, similitud, conectividad, análisis de redes.

ABSTRACT

In the marine environment, the connectivity of habitats is an important factor that allows species to spread in space and time. This is affected by two processes: 1) natural isolation due to the topography of the landscape and 2) deterioration and fragmentation of habitats due to anthropogenic impacts. Processes that nowadays become relevant and that their study becomes complex due to the number of intervening variables. For the aforementioned, this work proposes a methodological process that approximates the determination of ecological connectivity through changes in the community structure associated with a geographical gradient between the reefs of the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean. The patterns of similarity between reef systems were estimated using wealth and abundance data from a total of 87 photo transects taken from eight coral reefs in the Gulf of Mexico and eight from the Mexican Caribbean. The community structure of substrates of 1-15 m and 16-30 m in depth and on the windward and leeward margins were compared. The detection of connectivity patterns was done through similarity analysis and network analysis. We identified 203 taxa in total, of which only 103 common species were used for the analysis. It was identified that abundance, species richness, and diversity tend to decrease from the Caribbean to the Gulf of Mexico. It was detected that the closer the reefs, the more similar they are between the shallow strata, and vice versa. This pattern was totally different in the deep strata where there is generally no similarity. This evidence reinforces the hypothesis that the reefs of the Mexican Caribbean and the Gulf of Mexico have low or no connectivity, finding evidence that only shallow strata are corridors of dispersal of species, and that oceanographic conditions are the main vector of this connectivity.

Key words: coral reefs, community structure, patterns, similarity, connectivity, network analysis.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitios de muestreo en el Golfo de México y el Caribe mexicano. El tamaño de los puntos está exagerado en la mayoría de los casos y no se corresponde con la superficie real de los arrecifes que representan.....	16
Figura 2. Riqueza y abundancia total de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.	26
Figura 3. Riqueza de especies total y comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.	27
Figura 4. Abundancia total y de especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.	28
Figura 5. Diversidad de especies total y considerando sólo las especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.	29
Figura 6. Dominancia total de la comunidad y considerando solo las especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.	30
Figura 7. Distribución de la abundancia total de los arrecifes del Caribe.....	31
Figura 8. Distribución de la abundancia total de los arrecifes del Golfo de México.	32
Figura 9. Distribución de la abundancia total en arrecifes de plataforma del Caribe mexicano.	33
Figura 10. Distribución de la abundancia total en arrecifes marginales del Caribe mexicano.	34
Figura 11. Distribución de la abundancia total en arrecifes a barlovento.	35
Figura 12. Distribución de la abundancia total en arrecifes a sotavento.	36
Figura 13. Distribución de la abundancia total en arrecifes del estrato somero. ...	37
Figura 14. Distribución de la abundancia total en arrecifes del estrato profundo. .	38
Figura 15. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes del Golfo de México.	39
Figura 16. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes del Caribe mexicano.	40
Figura 17. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes de plataforma del Caribe mexicano.	41
Figura 18. Riqueza y abundancia por grupos taxonómicos en arrecifes marginales del Caribe mexicano.	42
Figura 19. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes a barlovento.	43

Figura 20. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes a sotavento.	44
Figura 21. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes profundos.	45
Figura 22. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes someros.	46
Figura 23. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato profundo de arrecifes con sitios orientados a barlovento.	48
Figura 24. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato somero de arrecifes con sitios orientados a barlovento.	49
Figura 25. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato profundo de arrecifes con sitios orientados a sotavento.	50
Figura 26. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato somero de arrecifes con sitios orientados a sotavento.	52
Figura 27. Análisis de similitud de arrecifes a barlovento.	53
Figura 28. Análisis de similitud de arrecifes a sotavento.	54
Figura 29. Análisis de similitud de arrecifes someros.	55
Figura 30. Análisis de similitud de arrecifes profundos.	56
Figura 31. Análisis de similitud de unidades de arrecifes someros.	57
Figura 32. Análisis de similitud de unidades de arrecifes profundos.	58
Figura 33. Análisis de detección de comunidades con base en el algoritmo “fast greedy community” con datos ponderados. Cada color representa una subred (comunidad) diferente. CARIBE: Salmón, SAV-SAT: Amarillo, CAMPECHE: Verde, BLANCA: azul, COZUMEL: Lila.	63
Figura 34. Dendrograma de equivalencia estructural basado en distancias euclidianas con vínculo completo.	64

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de fototransectos tomados por sitios, zonas y estratos de profundidad en el Golfo de México. Blv: Barlovento, Stv: Sotavento, S: somero, P: profundo.	17
Tabla 2. Número de fototransectos tomados por sitios, zonas y estratos de profundidad en el Caribe mexicano. Blv: Barlovento, Stv: Sotavento, S: somero, P: profundo.	17
Tabla 3. Rangos de similitud asociados al nivel de conectividad entre arrecifes. .	21
Tabla 4. Criterios de clasificación de las especies de acuerdo con su importancia.	25
Tabla 5. Valores de los índices de grado e intermediación ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	61
Tabla 6. Arrecifes presentes en las subredes detectadas mediante el análisis de modularidad.	62
Tabla 7. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Caribe, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	65
Tabla 8. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo SAV-SAT, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	66
Tabla 9. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Campeche, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	67
Tabla 10. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Blanca, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	67
Tabla 11. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Cozumel, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.	67

GLOSARIO

Conectividad ecológica: Se entiende como la capacidad con la que cuenta el paisaje de permitir el desplazamiento de las especies o poblaciones.

Estructura de la comunidad: Se define como la organización de los distintos elementos que la componen. Está determinada por la clase, número y distribución de los organismos que conforman las poblaciones de especies que coexisten en tiempo y espacio, íntimamente relacionadas a través del intercambio de materia y energía.

Patrones de estructura: Los patrones son consistencias repetidas, como el agrupamiento repetido de formas de crecimiento similares en diferentes lugares, o tendencias repetidas en la riqueza de especies a lo largo de diferentes gradientes ambientales. conjuntos de características que se repiten en tiempo y espacio.

Gradiente: Cambio progresivo, brusco o tenue en las características ambientales de un ambiente, zona geográfica o bioma.

Similitud: Correspondencia entre elementos (estratos, zonas, arrecifes) que tienen características o cualidades comunes.

Análisis de redes: Área del conocimiento cuyo objetivo es analizar las redes mediante la teoría de redes o teoría de grafos. Las redes pueden ser de diversos tipos: social, biológica, de transporte, etc.

Índice de intermediación: Describe la importancia de un nodo como conector entre diferentes partes de la red, de tal manera que indica el nivel de incidencia de dicho nodo en las rutas entre otros nodos. Muestra la importancia de las especies para la cohesividad de la red.

Modularidad: Es un indicador que mide la fuerza de la división de una red en módulos (subgrupos, agrupamientos o comunidades).

Equivalencia estructural: Definición de categorías en función de la similitud de las relaciones entre nodos de una red. Dos nodos son estructuralmente equivalentes, cuando están conectados de manera idéntica al resto de los nodos de la red y, por tanto, cumplen funciones similares.

1. Introducción	1
2. Antecedentes	4
2.1 Estructura de la comunidad y patrones	4
2.2 Conectividad	5
2.3 Circulación y barreras oceanográficas	6
2.4 Área de estudio	7
2.4.1 Características de los arrecifes del Golfo de México	7
2.4.2 Características de los arrecifes del Caribe mexicano	11
2.5 Planteamiento del problema	13
2.6 Hipótesis	14
2.7 Objetivo general	15
2.7.1 Objetivos específicos	15
3. Metodología	16
3.1 Métodos de muestreo	16
3.1.1 Muestreo	16
3.1.2 Análisis de los transectos fotográficos	17
3.2 Depuración de datos	18
3.3 Análisis de estructura de la comunidad	19
3.4 Análisis de similitud	19
3.5 Análisis topológico	21
3.5.1 Centralidad	21
3.5.2 Análisis de detección de comunidades (Modularidad)	22
3.5.3 Equivalencia	24
4. Resultados	25
4.1 Composición y distribución de abundancia	25
4.2 Estructura de la comunidad	46
4.2.1 Atributos e indicadores ecológicos	46
4.3 Análisis de similitud	52
4.3.1 Similitud por arrecifes	52
4.3.2 Similitud por unidades (U)	56
4.4 Análisis de redes	59
4.4.1 Centralidad	59
4.5 Análisis de detección de comunidades. Arrecifes someros	61
4.6 Equivalencia estructural	63
5. Discusión	69
5.1 Estructura de la comunidad	69
5.1.1 Composición y abundancia de especies. Análisis estratificado	69
5.1.2 Atributos e indicadores de la estructura de la comunidad	71
5.2 Similitud, Similitud, Equivalencia	73
5.3 Modularidad	78
5.4 Centralidad en subredes	80
6. Conclusiones	82
7. Referencias bibliográficas	83
8. Anexos	95

1.Introducción

El ecosistema arrecifal se caracteriza por tener alta complejidad estructural y madurez, ubicándose como uno de los ecosistemas más diversos del planeta (Odum, 1963; Margalef, 1974). La alta diversidad en el arrecife de coral es atribuida a la estabilidad ambiental, donde la competencia interespecífica es el principal mecanismo que regula la estructura de la comunidad (Chávez & Hidalgo, 1988).

El principal componente en el arrecife de coral son los corales hermatípicos, quienes constituyen el sustrato fundamental que da forma y confiere estructura. Junto a este grupo, las esponjas, las algas y los octocorales también contribuyen a generar la heterogeneidad estructural (Jørgensen, 2009).

La estructura en la comunidad se define como la organización de sus distintos elementos (Odum, 1963). Está determinada por la clase, número y distribución de especies que coexisten en tiempo y espacio, relacionadas a través del intercambio de materia y energía (Margalef, 1974). La riqueza de especies y la abundancia son los atributos de la comunidad más usados para describir la estructura (Moreno, 2001; Begon *et al.*, 2006). Esta no es una característica estática, sino el resultado de la influencia de factores, tanto físicos (profundidad, sedimentación, intensidad luminosa, corrientes, oleaje) como biológicos (relaciones inter e intraespecíficas).

Los arrecifes coralinos se han clasificado con base en su formación e historia geológica. Los principales tipos incluyen: atolones, arrecifes de barrera, arrecifes de plataforma y arrecifes marginales. Los tipos de arrecifes que se desarrollan en México son arrecifes de plataforma y marginales (Tunnell *et al.*, 2007).

En general se pueden distinguir tres zonas o regiones principales en un arrecife de coral: la cresta arrecifal, el frente arrecifal y el talud (Jones & Endean, 1977). Los arrecifes de plataforma exhiben este tipo de zonación, tanto en el margen hacia barlovento como en el margen a sotavento, aunque la estructura de la cresta y el talud difieren significativamente entre sistemas (Cróquer & Villamizar, 1998).

La zonificación entre tipos de arrecifes está determinada por cada perfil topográfico. El éxito de la estructura comunitaria en cada zona generalmente ha sido influenciado por corrientes, las cuales transforman varias de las condiciones oceanográficas, modifican la temperatura y la salinidad y llevan a la superficie elementos minerales que favorecen la fotosíntesis (Vegas, 1980). Del mismo modo la intensidad del oleaje determina la organización de la comunidad, la cual se organiza diferencialmente entre barlovento y sotavento. Así mismo, la profundidad constituye un factor ambiental determinante para la distribución y abundancia de los organismos.

En el frente arrecifal, la acción de los factores ambientales suele ser más intensa; la penetración e intensidad lumínica favorece la fotosíntesis y con ello la presencia de corales hermatípicos y algas es mayor (Lara *et al.*, 1992). A su vez, las corrientes y el intenso oleaje son determinantes para el asentamiento de especies de octocorales como las gorgonias. Conforme aumenta la profundidad las condiciones se vuelven limitantes para algunas especies de hexacorales. La intensidad lumínica, la temperatura y las corrientes disminuyen, y con esto, el asentamiento de esponjas y corales ahermatípicos es más común (Alcolado *et al.*, 2012). Las condiciones del sustrato y la competencia por el espacio se vuelven determinantes en la estructura comunitaria (Cróquer & Villamizar, 1998; Alcolado *et al.*, 2012).

A pesar de que la organización arrecifal depende del control de las condiciones físicas, la competencia por luz y espacio mantiene una constante reorganización en la comunidad. Esto determina el tipo de organización comunitaria a lo largo de gradientes físicos, definiendo así, patrones de organización que son constantes en espacio y tiempo. Debido a esto, es posible determinar que la zonación arrecifal presenta características biológicas similares entre sistemas vecinos (Tunnell *et al.*, 2007).

La similitud de la riqueza de especies y abundancia entre sistemas arrecifales disminuye conforme la distancia entre ellos aumenta. Esta disminución fue documentada por primera vez por Tobler (1970) y Nekola & White (1999) y puede ser explicada por al menos tres mecanismos.

Primero, la similitud en la estructura de la comunidad disminuye debido a procesos basados en el nicho ecológico de las especies, una mayor variedad de condiciones físicas propician un mayor número de especies y viceversa (Tuomisto *et al.*, 2003; Gilbert & Lechowicz 2004). Segundo, la organización de la comunidad es cada vez más disímil conforme las barreras físicas reducen el éxito de dispersión de las especies (Garcillán & Ezcurra 2003). Y tercero, la fragmentación del hábitat y la disminución en la densidad de las poblaciones afecta la cantidad de recursos reproductivos capaces de dispersarse y asentarse con éxito en el hábitat.

A escalas de paisaje la pérdida y/o fragmentación del hábitat es el factor determinante en la dispersión de las especies. La pérdida de hábitat reduce a las poblaciones a tal grado que, los recursos reproductivos no son capaces de colonizar nuevos hábitats. En términos funcionales esto se traduce en pérdida de la conectividad ecológica (San Vicente & Valencia, 2006).

En este sentido la conectividad ecológica es el resultado del mantenimiento de una serie de procesos vitales entre los que destacan, el desplazamiento de los organismos para alimentarse refugiarse, reproducirse y dispersarse. Sin ello, la permanencia de la estructura en la comunidad se vería seriamente comprometida (San Vicente & Valencia, 2006).

Un enfoque para aproximar la conectividad ecológica sería a través de estimar la similitud estructural de la comunidad entre los distintos sistemas arrecifales, estableciendo criterios de zonificación y distancia geográfica que permitan identificar los cambios estructurales que a su vez puedan indicar la existencia o no de conectividad ecológica (Nekola & White, 1999; Steinitz *et al.*, 2006). Con este enfoque, conocer el grado de conectividad entre sistemas en dependencia de su similitud comunitaria, podría ser un método rápido y sencillo que ayude a determinar la importancia ecológica de sistemas arrecifales, y así mantener la biodiversidad en la región.

Recientemente el análisis de redes ha demostrado ser una herramienta útil para representar gráficamente el grado de interacción específica de los sistemas

ecológicos. La topología es el estudio de la forma de estas redes y proporciona información sobre la importancia relativa de las relaciones grupales de especies (nodos), con la cual, se obtiene una representación de la conectividad global del sistema de estudio (Dyer & Nason, 2004). En particular, los modelos de redes se han usado ampliamente para evaluar la contribución en importancia ecológica de los elementos de un sistema que mantiene la conectividad.

Por ejemplo, el análisis de redes puede ayudar a responder algunos de los cuestionamientos que los científicos se hacen y que aun no se conocen con certeza, tales como ¿Los sistemas arrecifales del Caribe mexicano y Golfo de México están conectados? ¿Qué sistema arrecifal mantienen la biodiversidad entre estos arrecifes? ¿Pueden las condiciones actuales de cambio climático, pérdida de hábitats y deterioro en la calidad ambiental, poner en riesgo los sistemas arrecifales en México? ¿Se conoce cuál es la fuente de biodiversidad entre los sistemas arrecifales de México? El presente trabajo, pretende de manera integral analizar información ecológica de distintos sistemas arrecifales de México y explorar con ello, un proceso metodológico que permita acercarnos a responder las preguntas antes mencionadas.

2. Antecedentes

2.1 Estructura de la comunidad y patrones

La estructura de la comunidad es una característica importante de cualquier sistema ecológico, que permite conocer la variedad de vida y la organización de la misma; así como intuir las relaciones interespecíficas. Esta estructura está moldeada por las condiciones ambientales de cada región, donde las zonas de desarrollo arrecifal se condicionan y organizan por factores como la intensidad lumínica, la temperatura y principalmente por la competencia entre las especies por el hábitat disponible (Glynn, 1976; Odum, 1959; Chávez & Hidalgo, 1988).

En un ambiente tan competitivo como lo es un arrecife de coral, las especies dependen de su capacidad de adaptación y abundancia para tener éxito. Este

proceso es más intenso en las zonas profundas del arrecife, donde las condiciones limitantes de presión y luz influyen en la organización de la comunidad coralina (Jordán, 1988; Muñoz-Chagín & de la Cruz-Agüero, 1993). Esta condición es totalmente diferente en la zona somera donde la dinámica de desarrollo arrecifal esta dictada más bien por los efectos de procesos físicos como oleaje, corrientes, salinidad y temperatura. Estos procesos regulan la adaptabilidad de la comunidad, observándose así condiciones similares entre los distintos sistemas arrecifales de una región, lo que determina la existencia de patrones estructurales de la comunidad coralina (Pandolfi & Jeremy, 2006, Borges-Souza, 2011).

Un factor de cambio importante en la estructura de la comunidad es la zonación en el arrecife, la cual determina el tipo y grado de organización de la comunidad coralina (Tunnell *et al.*, 2007). Es evidente que las condiciones estructurales cambian con relación a la profundidad y a la orientación del arrecife, definiendo así, zonas expuestas con mayor frecuencia a la dinámica del océano y otras sin esta condicionante (barlovento y sotavento respectivamente) y en las cuales la organización de la comunidad esta fuertemente diferenciada por distintos grupos de especies (Borges-Souza, 2011).

2.2 Conectividad

Los arrecifes coralinos son sistemas persistentes en el tiempo, y su organización ecológica se ha mantenido por miles de años. Los arrecifes del Caribe mexicano y el Golfo de México no han sido la excepción. Antes de que la Península de Yucatán emergiera, un mar somero y sin barreras físicas permitía que las especies pudieran trasladarse de un sistema a otro, lo que actualmente pudiéramos definir como sistemas con alta conectividad. De modo que, en este mar primigenio, la organización de la comunidad tenía alta probabilidad de desarrollarse bajo condiciones ambientales similares propiciando así el establecimiento de especies comunes, las cuales han persistido hasta nuestros días (Pandolfi & Jeremy, 2006).

La conectividad, desde un enfoque genético, es la presencia de progenie entre dos ecosistemas independientemente de la distancia. Es también, el movimiento de una

partícula a través de corrientes oceánicas que va desde un sistema a otro. Desde un enfoque ecológico, sería que ambos casos mencionados anteriormente tuvieran éxito y los productos reproductivos de un sistema lleguen a otro, se establezcan y conformen una organización de especies similar, definiendo un nivel de conectividad entre sistemas que dependen estrictamente del éxito de colonización de la mayoría de las especies que comparten entre ellos (Sale, 1977; Knowlton, 1992; Black, 1993; Paris & Cowen, 2004; Paris *et al.*, 2005 y Cowen *et al.*, 2006). Un aspecto complejo para evaluar este éxito, bajo el contexto oceanográfico y genético, es lo costoso de los estudios. Mientras que, desde el enfoque ecológico, la mayor similitud en la organización de las especies, tomando en cuenta la densidad de las poblaciones, se traduce en, el flujo de la mayoría de las especies de un sistema a otro, a través del espacio y el tiempo. Lo que define su nivel de dependencia para mantenerse ecológicamente estables.

2.3 Circulación y barreras oceanográficas

Estudios realizados por Padilla y Sánchez (2007) demuestran que no existían barreras geográficas entre el Golfo de México y el Caribe mexicano en el Paleoceno tardío, debido a que para entonces no había emergido la península de Yucatán. Esto indica que los sistemas arrecifales de la región tienen un origen común. Sin embargo, la península de Yucatán constituye en la actualidad una barrera física significativa para la dispersión de especies y sus productos reproductivos entre arrecifes del Caribe mexicano y Golfo de México.

Observaciones de boyas de deriva con seguimiento por satélite lanzadas en el Caribe, han demostrado que las aguas que pasan a través del estrecho de Yucatán entran en la corriente de lazo o se dirigen hacia el Estrecho de Florida (Molinari *et al.*, 1981), rara vez hacia el Golfo de México, excepto en los eddies estacionales que forma la corriente de lazo. En otras ocasiones las boyas a lo largo de la región occidental del canal de Yucatán terminaron en el oeste y este de Florida (Kinder, 1983).

Este afloramiento libera aguas más frías en la plataforma de Yucatán, restringiendo el flujo de las aguas del Caribe a una capa superficial delgada (Merino, 1997). La intensidad del afloramiento varía a lo largo del año y puede obstaculizar la conectividad ecológica entre el estrecho de Yucatán y el Banco de Campeche.

Jordán-Dahlgren (2002), proporcionó evidencias parciales del nivel de conectividad ecológica entre arrecifes del Golfo de México, determinando que esta es baja y describe que la riqueza y abundancia de especies disminuye del Caribe mexicano hacia el interior del Golfo de México. Sin embargo, su trabajo se enfocó sólo a octocorales entre arrecifes del Golfo de México y el arrecife Puerto Morelos. Por su parte, Horta-Puga y colaboradores, reportan en 2007 patrones similares de disminución de abundancia y riqueza de especies de corales escleractíneos en el sur del Golfo de México, del Banco de Campeche hacia la plataforma veracruzana.

Chávez-Hidalgo (2009) correlacionó las corrientes, los días de transporte de larvas y la distancia geográfica con datos de abundancia y riqueza de especies, entre los arrecifes del Caribe mexicano y Golfo de México. Determinó que la similitud en la riqueza de especies disminuye con la distancia entre sistemas y de manera general la conectividad es baja.

Por lo antes mencionado, la evidencia de la conectividad ecológica entre sistemas arrecifales del Caribe mexicano y Golfo de México no es clara. Debido a esto, el trabajo pretende proponer un análisis de los atributos de la comunidad que permita aproximar la conectividad.

2.4 Área de estudio

2.4.1 Características de los arrecifes del Golfo de México

Los arrecifes en el sur del Golfo de México tienen una orientación generalmente de Noroeste-Sureste, lo que sugiere una fuerte influencia de los vientos dominantes y de las corrientes costeras sobre su morfología (Botello *et al.*, 2005). Estos arrecifes son estructuras sumergidas y aisladas a lo largo de la plataforma continental

(Tunnell *et al.*, 2007). En la región se reconocen alrededor de 46 arrecifes de coral. De éstos, las dos terceras partes se encuentran sobre la Plataforma de Veracruz, ubicados al suroeste del Golfo; los otros 15 corresponden a los arrecifes del Banco o Sonda de Campeche al sureste del Golfo (Tunnell *et al.*, 2007).

En el suroeste del Golfo de México los arrecifes de coral se encuentran desde 200 m y hasta 22 km de distancia a la costa, sobre una plataforma continental terrígena estrecha (Morelock & Koenig, 1967). El clima en esta zona está caracterizado por abundantes precipitaciones y una importante descarga de aguas continentales (Tunnell *et al.*, 2007). El desarrollo de estos arrecifes está restringido principalmente a dos sistemas: El Sistema Arrecifal de Tuxpan (SAT) y el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), cada uno con dos subgrupos (Ferré-D'Amaré, 1985). En el caso del SAT, de los seis arrecifes que lo conforman, tres se encuentran frente a Cabo Rojo, formando un subgrupo, y tres al noreste de Tuxpan, integrando el otro subgrupo. De los dos subgrupos del SAV, el primero consiste en arrecifes relativamente pequeños cercanos a la costa de la ciudad de Veracruz. El segundo comprende arrecifes de mayor tamaño en su mayoría, más alejados del litoral del pueblo pesquero Antón Lizardo (Tunnell *et al.*, 2007). Las principales especies formadoras de arrecifes son *A. palmata* (somero) y *O. annularis* (profundo). Las algas del género *Halimeda* son abundantes en la región y contribuyen a la formación y cementación de los arrecifes junto a las algas coralináceas, que son abundantes en la zona (Jordán-Dahlgren & Martínez, 2003).

Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (Lobos, Tanhuijo, Tuxpan)

El Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan se localiza en la zona noroccidental de la cuenca del Golfo de México. Este sistema agrupa seis arrecifes tipo plataforma que emergen desde los 30 metros de profundidad y cuyos frentes arrecifales son someros (entre 1 y 2 m). La comunidad coralina de estos arrecifes presenta una marcada diferencia entre barlovento y sotavento (Jordán, 1993). En las zonas del talud hacia sotavento existe una elevada cobertura coralina (alrededor del 25%) y

una baja cobertura de octocorales, esponjas y otros organismos bentónicos (CONANP, 2014).

La estructura comunitaria en el talud está dominada por los corales de las familias Faviidae en la zona somera (menos de 15 metros) y Siderastreidae en la zona profunda (más de 15 m). Las colonias de la especie *A. palmata* se concentran únicamente en los sitios al sur de cada arrecife. La especie *A. cervicornis* sólo forma pequeños parches aislados en sotavento, mientras que los de corales ahermatípicos son especies relativamente frecuentes.

Sistema Arrecifal Veracruzano (Blanquilla, Blanca, Santiaguillo)

El SAV está formado por bajos, islas y arrecifes situados en la porción central de la plataforma continental en el Golfo de México. Se encuentran delimitados por los ríos La Antigua al Norte y Papaloapan al Sur. La desembocadura del río Jamapa divide geográficamente al sistema en dos áreas, una frente al puerto de Veracruz y otra frente al poblado de Antón Lizardo. Esto provoca que las aguas circundantes sean turbias y poco transparentes (Horta-Puga & Carricart-Ganivet, 1993; Chávez *et al.*, 2007).

Los arrecifes más cercanos al puerto de Veracruz son más pequeños, están más próximos a la costa y presentan un mayor grado de impacto. Los ubicados frente a Antón Lizardo son de mayor tamaño, están más distantes de la costa y generalmente se encuentran en mejores condiciones (Tunnell *et al.*, 2007). Los arrecifes costeros presentan una cobertura baja de corales escleractíneos; se encuentran a una profundidad máxima de 12 metros y tienen grandes cantidades de sedimentos depositados y suspendidos (Lara *et al.*, 1992). Prácticamente no presentan desarrollo de corales hacia sotavento, ya que esta zona se encuentra principalmente en la playa. Los arrecifes más alejados de la línea de costa (Anegada de Adentro, Isla Verde), además de un notable desarrollo coralino hacia barlovento, presentan taludes bien desarrollados hacia sotavento, con parches grandes de gorgonias en áreas someras (Lara *et al.*, 1992). Sin embargo, en arrecifes a

distancias intermedias de la costa como Blanquilla y los del área frente a Antón Lizardo, aunque se mantiene el desarrollo relativamente alto en barlovento, los taludes hacia sotavento están pobremente desarrollados, sólo se observan cabezos de corales dispersos (CONANP, 2017).

Arrecifes del Banco de Campeche

Los arrecifes de coral en el sureste del Golfo de México se localizan al norte y oeste de la Península de Yucatán a lo largo de la plataforma continental externa del Banco de Campeche. Prácticamente no se encuentran arrecifes en la porción del noreste de la plataforma, posiblemente debido a eventos de surgencias de agua fría (17°-18°C) a lo largo de la porción nororiental de la plataforma (Logan, 1969; Glynn, 1973) y descargas de agua dulce en las áreas costeras a través del sistema kárstico de Yucatán (Tunnell *et al.*, 2007).

Los arrecifes del Banco de Campeche se encuentran una distancia entre 80 y 200 km de la costa (Jordán-Dahlgren & Martínez, 2003). Generalmente su base se encuentra a profundidades entre 30 y 40 m sobre la superficie de la plataforma. La cual es amplia y está compuesta por sedimentos carbonatados. Estos arrecifes se encuentran rodeados por aguas provenientes del Canal de Yucatán y no se ven afectados por los escurrimientos continentales. Los arrecifes del Banco de Campeche son ligeramente más grandes que los del suroeste del Golfo de México, variando desde 3 km² (arrecife Triángulos Oeste) hasta 20 km² (arrecifes de Cayos Arcas) (Jordán-Dahlgren & Martínez, 2003).

Existen variaciones en la estructura de la comunidad de estos arrecifes entre las zonas de sotavento y de barlovento. En la mayoría de estos arrecifes es común encontrar una planicie arrecifal extensa y poco profunda hacia sotavento. Las algas coralináceas son muy abundantes en estas zonas, cementan los esqueletos de coral *A. cervicornis*. Algunos arrecifes tienen fosos profundos en la zona hacia barlovento del arrecife (Cayos Arcas, arrecifes de Triángulos). Las principales especies de barlovento son *A. palmata* en la zona somera (la mayoría son

escombros en la actualidad) y *O. annularis* en las secciones más profundas, aunque otras especies pueden jugar un papel adicional importante. La abundancia de especies de *Halimeda* es escasa en estos arrecifes. A diferencia del entorno de arrecifes poco profundos del Caribe (1 - 10 m), en los arrecifes del Banco de Campeche, las áreas arenosas no están colonizadas por pastos marinos (Jordán-Dahlgren & Martínez, 2003).

2.4.2 Características de los arrecifes del Caribe mexicano

En contraste con la distribución restringida a parches de los arrecifes del sur del Golfo de México, en el Caribe mexicano corre el llamado Gran Cinturón de Arrecifes del Caribe, que se extiende hacia el sur de manera intermitente, hasta el arrecife Xcalak, con aproximadamente 350 km de extensión (Ardisson *et al.*, 2011). La mayor parte de este sistema está formado por arrecifes marginales adyacentes a la línea de la costa peninsular, aunque existen algunos arrecifes de tipo plataforma, como Banco Chinchorro e islas como Cozumel y Contoy (Chávez, 1994; Ardisson *et al.*, 2011). Las aguas que bañan los arrecifes mexicanos caribeños se caracterizan por ser oligotróficas y transparentes. A diferencia de la porción del Golfo de México, la plataforma continental es estrecha y homogénea, ocupada por cuencas oceánicas profundas separadas por un sistema de crestas paralelas (González *et al.*, 1991).

Las formaciones arrecifales dentro del sistema caribeño en México están relacionadas con una serie de fallas que condicionan la naturaleza del sustrato, la morfología de la costa y de la parte somera de la plataforma continental. Las bahías de la Ascensión y del Espíritu Santo son los rasgos geomorfológicos que marcan los límites entre las formaciones arrecifales con grados de desarrollo distintos de las secciones Norte y Sur de Quintana Roo (Hernández-Landa, 2004).

La mayoría de los arrecifes marginales muestran una cobertura de hexacorales relativamente alta en la cresta y en el frente hacia sotavento. Mientras, la zona hacia barlovento es comúnmente de bajo relieve, con una pendiente suave. Está

colonizada por asociaciones de múltiples especies de hexacorales e hidrozooos, y octocorales altamente conspicuos en el estrato somero; y esponjas y hexacorales ahermatípicos en el estrato profundo (Jordán-Dahlgren & Martínez, 2003).

2.5 Planteamiento del problema

Los arrecifes coralinos proveen bienes y servicios ecosistémicos invaluable. Se estima que producen cerca del 25% de las capturas pesqueras artesanales de los países emergentes. Son fuente importante de empleos directos e indirectos, sobre todo por concepto de pesquerías y turismo. Juegan un papel vital en la protección de la costa contra el impacto erosivo y destructivo de tormentas y ciclones (Tunnell *et al.*, 2007).

En México la mayoría de los sistemas arrecifales cuentan con alguna categoría de protección y herramientas de manejo local. Aun así, se desconoce el grado de conectividad entre los sistemas arrecifales de la región. Únicamente dos trabajos aportan evidencias parciales de la conectividad entre los arrecifes del Golfo de México y el Caribe mexicano (Jordán-Dahlgren, 2002 y Chávez-Hidalgo, 2009). Este conocimiento es crucial para la protección y el manejo de los arrecifes, ya que la conectividad de las poblaciones de organismos de los arrecifes de coral determinará si las poblaciones locales pueden manejarse con esfuerzos focalizados o si el manejo de las poblaciones locales requerirá la cooperación regional o internacional para su mantenimiento (Jørgensen, 2009).

Consideramos que un enfoque alternativo para aproximar la conectividad ecológica basado en la similitud estructural de la comunidad, desde un punto de vista ecológico y topológico, sería útil y novedoso. Esta metodología de trabajo puede ayudar a responder la interrogante ¿es capaz la dinámica oceánica actual de permitir el intercambio de especies entre sistemas arrecifales del Golfo de México y el Caribe mexicano? Además, se podría establecer apropiadamente un enfoque integral para determinar la conectividad ecológica de los arrecifes coralinos.

2.6 Hipótesis

Los sistemas arrecifales del Golfo de México y Caribe mexicano tienen un origen común y, por lo tanto, la estructura de la comunidad debe ser similar. Dado que actualmente la península de Yucatán constituye una barrera física que limita la dispersión de productos reproductivos entre los arrecifes del Caribe mexicano y del Golfo de México, se espera que la conectividad sólo ocurra a escalas locales y de manera discontinua entre ambos.

2.7 Objetivo general

Determinar los patrones de la estructura comunitaria asociados a gradientes geográficos en arrecifes del Golfo de México y Caribe mexicano.

2.7.1 Objetivos específicos

1. Determinar la composición y distribución de hexacorales, octocorales, macroalgas y esponjas por zonas de orientación y estratos de profundidad.
2. Comparar la abundancia y diversidad de especies por zonas de orientación y estratos de profundidad.
3. Determinar la similitud entre los arrecifes de la región asociada a gradientes oceanográficos de circulación.
4. Explorar la existencia de conjuntos de arrecifes que presenten mayor conectividad.
5. Identificar patrones de conectividad en unidades de arrecifes estructuralmente equivalentes.

Se registraron un total de 87 fototransectos de 50 m de largo, y de cada uno se analizaron 15 fotografías con 25 puntos al azar sobre el área de cada fotografía (recomendado por Sullivan & Chiappone, 1992; McField *et al.*, 2001 y Dumas *et al.*, 2009). El procesamiento de estas fotografías permitió analizar la distribución de la abundancia por grupo taxonómico (hexacorales, octocorales, esponjas y macroalgas). El número de fototransectos por sitios (arrecifes), zonas (barlovento y sotavento) y estratos (somero y profundo) se describe en las tablas 1 y 2.

Tabla 1. Número de fototransectos tomados por sitios, zonas y estratos de profundidad en el Golfo de México. Blv: Barlovento, Stv: Sotavento, S: somero, P: profundo.

G.Mex	Lobos		Tanhuijo		Tuxpan		Blanquilla		Blanca		Santiaguillo		Cay Arcas		Alacranes	
Año	2010		2010		2010		2010		2010		2010		2012		2011	
Zona	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv
Estrato	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P
Transc.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Tabla 2. Número de fototransectos tomados por sitios, zonas y estratos de profundidad en el Caribe mexicano. Blv: Barlovento, Stv: Sotavento, S: somero, P: profundo.

Caribe	Chankanaab		Colombia		Palancar		Akumal		Chemuyil		Majahual		Chinchorro		Xcalak	
	1989		1989		1989		1989,2005		1989		2005-08		2005-08		2008	
Zona	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv	Blv	Stv
Estrato	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P	S	P
Transc.	-	-	2	2	-	-	2	-	-	2	-	-	3	1	-	-

Se tomaron un total de 56 fototransectos en los arrecifes del Golfo de México y 31 fototransectos en los arrecifes del Caribe mexicano, tratando de tener muestras tanto de arrecifes marginales como de plataforma, hacia ambas zonas de orientación (barlovento y sotavento) y en los dos estratos de profundidad considerados (somero: 1-15 m y profundo: 16-30 m).

3.1.2 Análisis de los transectos fotográficos

Para el análisis de la abundancia se dispusieron sobre las fotografías 25 puntos al azar, se procedió a identificar y cuantificar cada organismo que coincidía en los puntos dispuestos al azar, esto permite obtener la frecuencia de aparición de cada especie a lo largo del transecto, siendo esta la expresión de la abundancia. La disposición de puntos y la estimación se realizaron usando el programa Coral Point Count with Excel (CPCe) (Kolher & Gill, 2006). La identificación de los organismos fue a través de claves de identificación fotográficas (Humann & Deloach, 2002; Veron, 2000), se identificaron las especies conspicuas de cuatro grupos taxonómicos (hexacorales, octocorales, esponjas y macroalgas).

3.2 Depuración de datos

Una vez obtenida, la base de datos primarios se depuró en varios pasos. El primero consistió en validar el estatus taxonómico de todos los taxones identificados a través del sitio web World Register Marine System (WoRMS, 2018) para eliminar posibles repeticiones y sinonimias. El segundo paso consistió en eliminar del análisis de similitud y topológico a las especies dominantes y raras, determinadas a través del índice de valor biológico de Sanders, la frecuencia de aparición y la abundancia relativa acumulada.

Para determinar las especies dominantes se calculó el Índice de Valor Biológico propuesto por Sanders (1960). Este índice asigna un valor a cada especie en función de su abundancia en cada muestra y es expresada en puntajes. Tiene como ventaja la combinación de los datos de abundancia y la frecuencia de aparición de cada una de las especies.

Este índice se utilizó para eliminar los taxones dominantes, con puntajes mayores de 100, presentes en más de 13 arrecifes y con más del 50% de frecuencia relativa acumulada. Además, se eliminaron los taxones considerados raros debido a su frecuencia de aparición en menos de 4 sitios y una abundancia relativa acumulada menor al 2%. El objetivo de este filtro fue eliminar aquellas especies que por su dominancia y rareza enmascaran los patrones subyacentes de la estructura comunitaria.

3.3 Análisis de estructura de la comunidad

La descripción de la comunidad se realizó a través del cálculo de los atributos de la comunidad (abundancia y riqueza) e indicadores ecológicos (diversidad, dominancia y equidad) en cada arrecife. Se estimó la abundancia y la riqueza de especies y se elaboraron tablas de distribución de abundancia y riqueza con el fin de comparar entre estratos de profundidad, márgenes arrecifales hacia barlovento y sotavento y tipo de arrecife.

Como indicador de la riqueza se utilizó el número total de especies y para la abundancia, el total de individuos (N). La diversidad se analizó usando el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Margalef, 1974):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

donde S es el número de especies, p_i es la proporción de individuos en el total de la muestra que pertenecen a la especie i . La equidad se analizó empleando el índice de equidad de Pielou (J'):

$$J' = \frac{H'}{H'_{\text{máx}}}$$

donde H' es la diversidad de las especies, $H'_{\text{máx}}$ es la diversidad máxima de las especies la cual es igual $\log_2 S$. La dominancia se estimó usando una variante índice de Simpson (λ'):

$$\lambda' = \{\sum i N_i (N_i - 1)\} / \{N(N - 1)\}$$

Donde N_i es el número de organismos de una especie i , N es el tamaño de la muestra. Se utilizó el programa PRIMER V 6.1.6 (2006) como herramienta para calcularlos.

3.4 Análisis de similitud

Se usó el análisis de similitud para determinar las similitudes entre sitios por zona de orientación y estrato de profundidad y así detectar posibles unidades

estructurales (U), aquellas cuya composición y abundancia de especies sea similar. Se emplearon datos cuantitativos (abundancia) en una matriz tipo Q, y se transformaron a $\log(x)+1$ para asemejar las importancias relativas de especies comunes y raras. Se usó el índice de similitud de Bray-Curtis y se procedió a realizar un análisis de clúster usando la unión promedio como técnica de agrupación.

Con base en los resultados de los análisis de similitud anteriores se realizaron análisis estratificados de similitud de las unidades estructurales detectadas (U), con un corte al 35% de similitud. El objetivo de esto fue detectar patrones de similitud estructural que indicaran posibles patrones de conectividad. El análisis se realizó siguiendo dos gradientes geográficos: sur-norte y este-oeste como una primera aproximación a la conectividad, lo que corresponde con los patrones generales de circulación oceánica regionales (Chávez-Hidalgo, 2009).

Partiendo del entendido que mientras más parecida sea la estructura comunitaria de dos o más sistemas, más conectados están y viceversa, se definió una escala cualitativa de conectividad con base en rangos de porcentaje de similitud entre arrecifes (Tabla 3). De acuerdo con las categorías de conectividad asignadas a cada unidad se interpretaron posibles rutas de conectividad.

Tabla 3. Rangos de similitud asociados al nivel de conectividad entre arrecifes.

Similitud de Unidades (U)	Conectividad de Unidades (U)
0-20 %	Nula
21-40 %	Baja
41-50 %	Media
51-60%	Media alta
61-100 %	Alta

3.5 Análisis topológico

A partir de la matriz de incidencia de las abundancias de las especies por sitios se obtuvo una red dual (sitios y especies como nodos) con la cual se trabajó para realizar el análisis de detección de comunidades (subredes). Las conexiones directas sólo se dan entre un nodo de arrecife y uno de especie, no entre dos arrecifes o dos especies. Aun así, se podría decir que la presencia de una especie en dos o más arrecifes los conecta indirectamente. De esta forma, mientras mayor sea el número de especies presentes entre dos arrecifes, mayor conectividad entre ellos.

3.5.1 Centralidad

En primer lugar, se determinaron los índices de centralidad de grado ponderado (D) y centralidad de intermediación (BC), frecuentemente utilizados en análisis de redes sociales (ARS) para explorar la importancia posicional de cada nodo en la red (Wasserman & Faust, 1994). Esto puede ser interpretado como la importancia de cierto arrecife o especie en la conectividad entre arrecifes de una región basado en la similitud en la abundancia de las especies que comparten.

El índice D es simplemente la suma de los pesos (abundancia) de las conexiones directas entre un nodo y todos los demás en la red. Se usa a menudo en análisis de redes sociales (ARS) y en análisis topológico de especies clave en redes tróficas (Solé & Montoya, 2001, Dunne *et al.*, 2002, Williams *et al.*, 2002). Este índice mide la riqueza y abundancia combinada de especies presentes en un arrecife (nodo

arrecife) y la abundancia y frecuencia de aparición de una especie (nodo especie) en los sitios en los que está presente. El índice de grado (D) es un índice local que podría indicar cuáles arrecifes son los más diversos y cuáles especies las más dominantes.

La centralidad de intermediación (BC) mide la importancia posicional en función de la frecuencia con la que un nodo i se encuentra en los caminos entre cada par de nodos j y k (Newman, 2005). El índice estandarizado BC_i para el nodo i es:

$$BC_i = \frac{g_{jk(i)}}{\sum_{j < k} g_{jk}}$$

donde g_{jk} es el número total de rutas más cortas en la red y $g_{jk(i)}$ es el número de rutas más cortas en las cuales i está presente. Una ruta más corta se define como la menor distancia que existe entre cualquier par de nodos. Por lo tanto, este índice mide cuán central es un nodo, en el sentido de que dicho nodo incide en muchas rutas en las redes. Esto quiere decir que un nodo de arrecife tendrá mayor índice de intermediación mientras más especies comparta con muchos otros arrecifes. Por otro lado, un nodo de especie tendrá valores mayores de BC mientras esté presente en la mayor cantidad de arrecifes. Este índice evalúa el nivel de conectividad de un arrecife con el resto basado en la frecuencia de las especies que comparten. Además, indica la importancia de ciertas especies en el mantenimiento de la conectividad entre arrecifes cuya similitud estructural se basa en la abundancia de estas.

Este análisis de centralidad se realizó nuevamente en los subredes resultantes que se detectaron mediante el análisis de modularidad (explicado a continuación), con el objetivo de determinar aquellos arrecifes y/o especies con mayor importancia posicional en las diferentes subredes.

3.5.2 Análisis de detección de comunidades (Modularidad)

Para determinar si existían subredes dentro de la red se empleó el algoritmo “fast greedy community” (Newman & Girvan, 2004) incluido en la versión 1.1.2 del

paquete igraph del programa R. Este algoritmo mide cuán buena es una partición, módulo o grupo. La modularidad siempre es menor que uno, y también puede ser negativa, si no hay particiones con modularidad positiva, la red no tiene una estructura de comunidad (Newman, 2006). El índice de modularidad es actualmente la función más popular utilizada para detectar la estructura de la comunidad (Nascimento y Pitsoulis, 2013). Para redes ponderadas, la modularidad (M_W) se calcula como (Guimerà *et al.*, 2007):

$$M_W = \sum_{s=1}^{N_M} \left[\left(\frac{w_s^{\text{in}}}{W} \right) - \left(\frac{w_s^{\text{all}}}{2W} \right)^2 \right]$$

donde W es la suma de las interacciones ponderadas de todos los nodos, w_s^{in} es la suma de los pesos de las interacciones de los nodos dentro de la comunidad s , y w_s^{all} es la suma de los pesos de las interacciones de los actores que involucran al actor i dentro de la comunidad s y todos los demás nodos. Los valores de M_W que divergen de 0 indican una desviación de la aleatoriedad, y los valores mayores de 0.3 indican estructuras comunitarias significativas (Newman & Girvan, 2004). El algoritmo maximiza los pesos de enlace entre los nodos que pertenecen a la misma comunidad y minimiza los pesos de enlace entre las diferentes comunidades. El algoritmo es jerárquicamente aglomerado y considera a cada nodo como una comunidad, y con cada paso del algoritmo, se realiza una fusión entre dos comunidades y se calcula el M_W . Este proceso se repite hasta que M_W alcanza un valor máximo.

Las comunidades, también llamadas clústeres o módulos, son grupos de nodos que en conjunto están fuertemente conectados entre sí. Las comunidades en los grafos están relacionadas, explícita o implícitamente, con el concepto de densidad de conexiones (dentro o fuera de la comunidad) (Fortunato, 2010). Por tanto, las subestructuras detectadas utilizando el algoritmo “fast greedy community” reflejan completamente la influencia simultánea de múltiples nodos en la conformación de la conectividad dentro y entre módulos.

3.5.3 Equivalencia

La equivalencia en teoría de redes puede ser determinada a través de dos enfoques: equivalencia estructural o regular. De acuerdo con Lorrain & White (1971) y , dos nodos son estructuralmente equivalentes, cuando están conectados de manera idéntica al resto de los nodos de la red y, por tanto, son sustituibles el uno por el otro. La equivalencia estructural es un concepto matemático idealizado en el que los nodos son equivalentes o no lo son. Cuando usamos el concepto para analizar datos empíricos, usamos algoritmos de equivalencia estructural (Borgatti *et al.*, 1999) que miden el alcance de la equivalencia estructural entre cada par de nodos. La equivalencia estructural define categorías en función de la similitud de las relaciones. Este enfoque permite reconocer patrones de conectividad en la red. El análisis de equivalencia estructural se incluye dentro del paquete blockmodelling versión 0.1.9 del programa R.

4. Resultados

4.1 Composición y distribución de abundancia

Se determinó un total de 203 especies en los 16 arrecifes estudiados, las cuales pertenecen a cinco grupos taxonómicos, Hexacorales, Octocorales, Esponjas, Macroalgas e Hidrocorales (Anexo 1. Listado taxonómico total). El total de especies se clasificó de acuerdo con su abundancia y se tomó como criterios el puntaje del índice de valor biológico de Sanders, la presencia de la especie en cada arrecife y la contribución proporcional a la abundancia por cada especie (Tabla 4).

Tabla 4. Criterios de clasificación de las especies de acuerdo con su importancia.

	IVB (Sanders)	Frecuencia de aparición	Abundancia acumulada total
Dominantes	124 a 78	16 a 13	> 50%
Comunes	99 a 1	12 a 3	49 al 3%
Raras	0	2	<2%

Los criterios de clasificación de las especies resultaron en 9 especies dominantes con 5,894 organismos, 103 especies comunes con 9,445 organismos y 91 especies raras con 683 organismos (Figura 2).

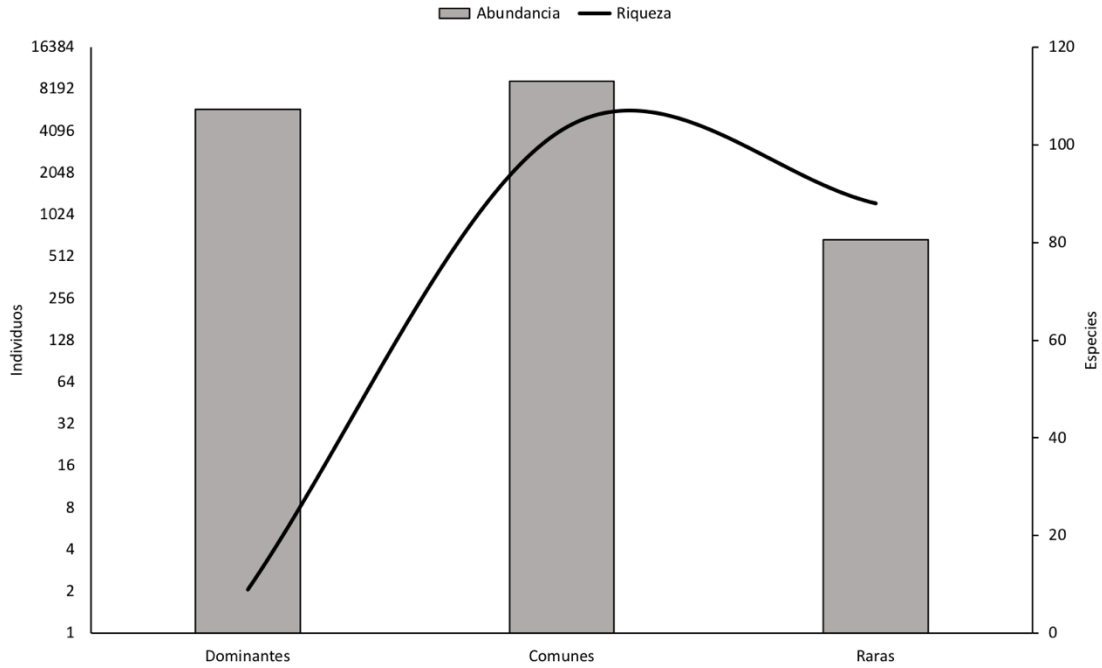


Figura 2. Riqueza y abundancia total de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.

Para los análisis de estructura comunitaria se eligió al grupo de las especies comunes, esta estrategia permite evitar el sesgo de las especies dominantes hacia una mayor similitud entre sistemas y el sesgo de las especies raras hacia mayor disimilitud. Se demostró que eliminar 97 especies del análisis no afecta la estructura general de la comunidad. En la figura 3, se observó que la tendencia de la riqueza entre el total de la fauna y las clasificadas como comunes sigue el mismo patrón.

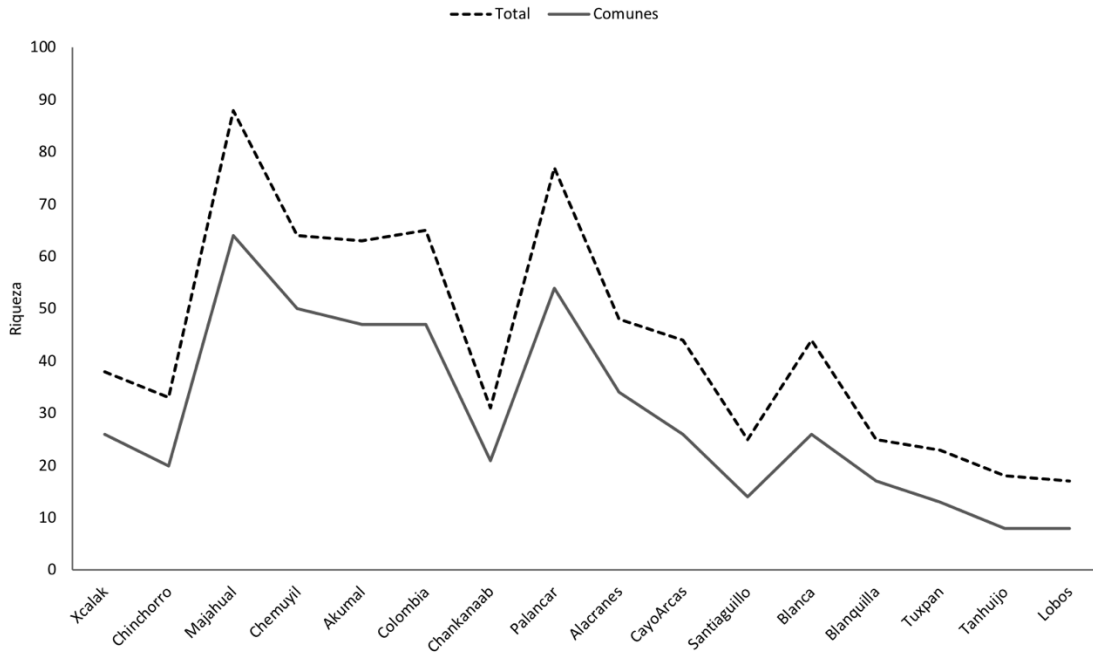


Figura 3. Riqueza de especies total y comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.

El comportamiento de la abundancia entre el total de la fauna y las comunes, sigue en la mayoría de los arrecifes el mismo patrón. Solo en el caso de los arrecifes del sistema Tuxpan-Lobos se observó un cambio importante en la abundancia de las especies comunes en comparación con las totales (Figura 4).

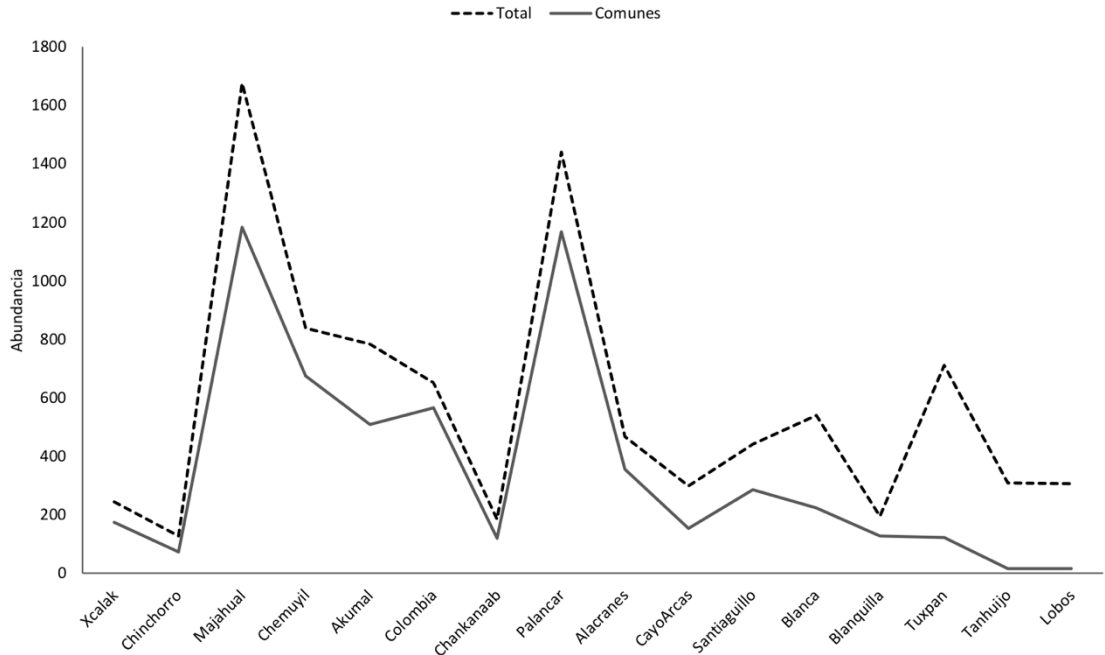


Figura 4. Abundancia total y de especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.

La diversidad de especies presentó un comportamiento similar entre los sistemas estudiados entre el total de la fauna y las especies comunes, sólo cabe resaltar el caso de los arrecifes Tanhujio y Lobos, donde los valores de diversidad fueron inversos (Figura 5).

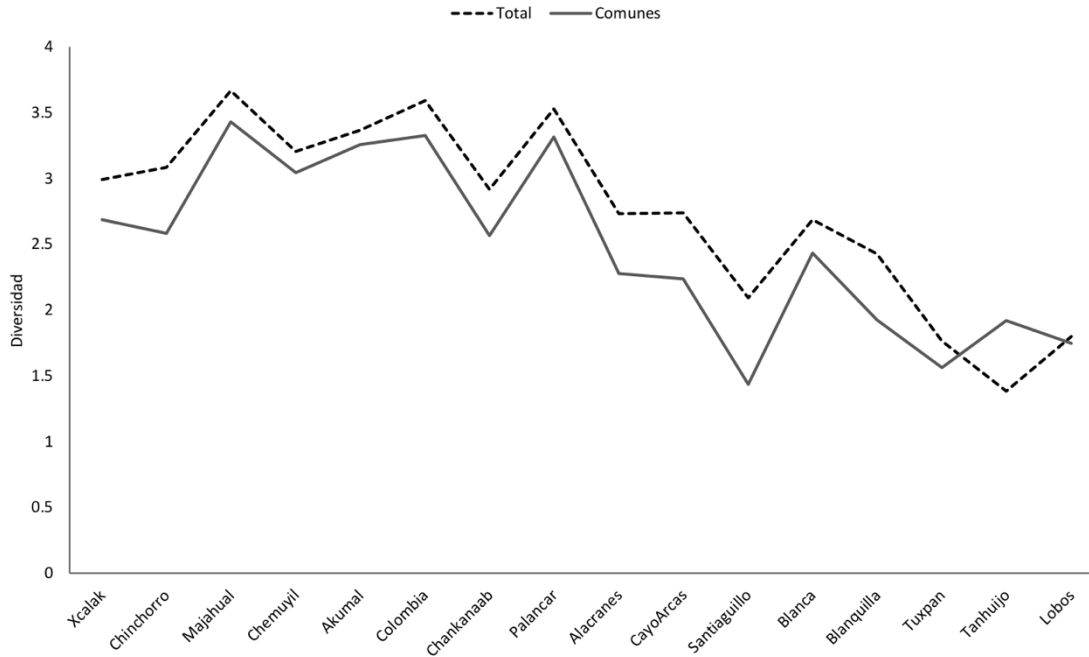


Figura 5. Diversidad de especies total y considerando sólo las especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.

En la figura 6 se observó que la dominancia sigue un patrón similar entre especies totales y comunes para cada arrecife, siendo nuevamente los sistemas de Tuxpan-Lobos quienes no cumplen este patrón. Esto sólo se explica por los cambios en la abundancia de las especies entre comunes y totales (Figura 4), que afecta a los indicadores de diversidad y dominancia siendo esta última el reflejo de la presencia de pocas especies con abundancias muy altas en contraste con lo que sucede en los otros sistemas estudiados.

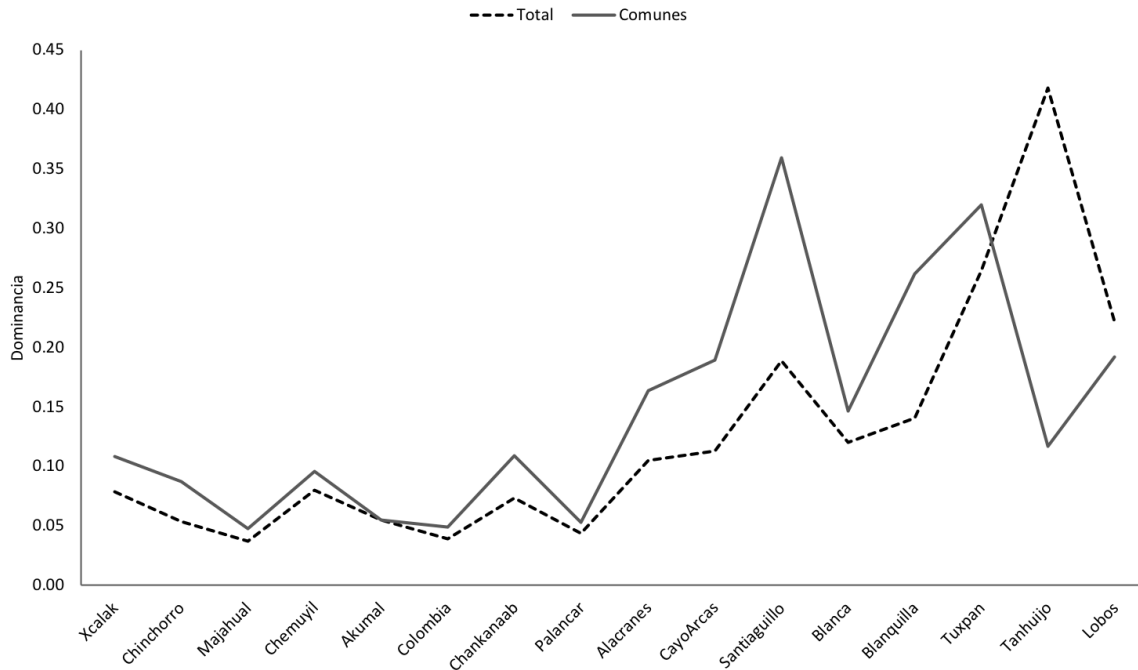


Figura 6. Dominancia total de la comunidad y considerando solo las especies comunes de 16 arrecifes de coral del Golfo de México y el Caribe mexicano.

Descripción de la estructura.

Los arrecifes del Caribe mexicano están representados por 100 especies comunes con 6,382 organismos. En la figura 7, se representan las 20 especies más abundantes, las cuales en conjunto aportan el 55% de la abundancia total. El resto, 80 especies aportaron el 45% de la abundancia total con 2,852 organismos. Las más abundantes fueron *Agaricia agaricites* con el 7.3% y *Antillogorgia bipinnata* con el 5.2% de la abundancia total.

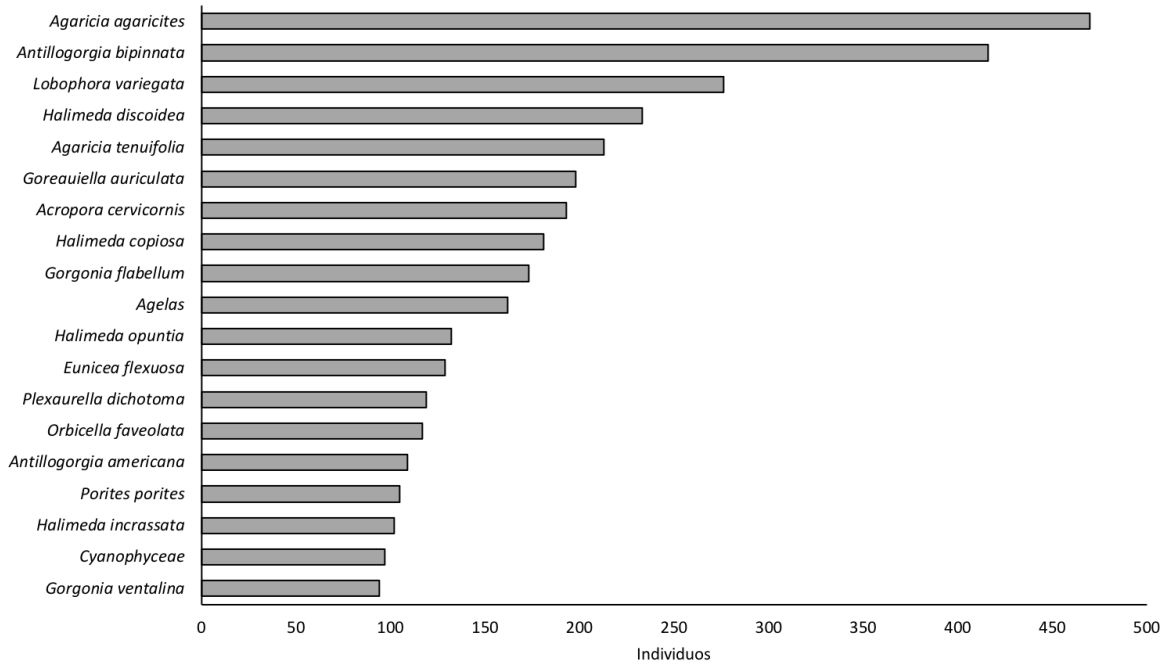


Figura 7. Distribución de la abundancia total de los arrecifes del Caribe.

Los arrecifes del Golfo de México están representados por 69 especies comunes y 3,048 organismos, en la figura 8, se representan las 20 especies más abundantes en los arrecifes del Golfo de México y en conjunto representan el 85% de la abundancia total con 2,594 organismos. Las 49 especies restantes sólo representan el 15% de la abundancia total. Las especies más abundantes en los arrecifes del Golfo de México fueron *Lobophora variegata* y *Orbicella faveolata* que representan el 17.8 y 15.2% de la abundancia total respectivamente.

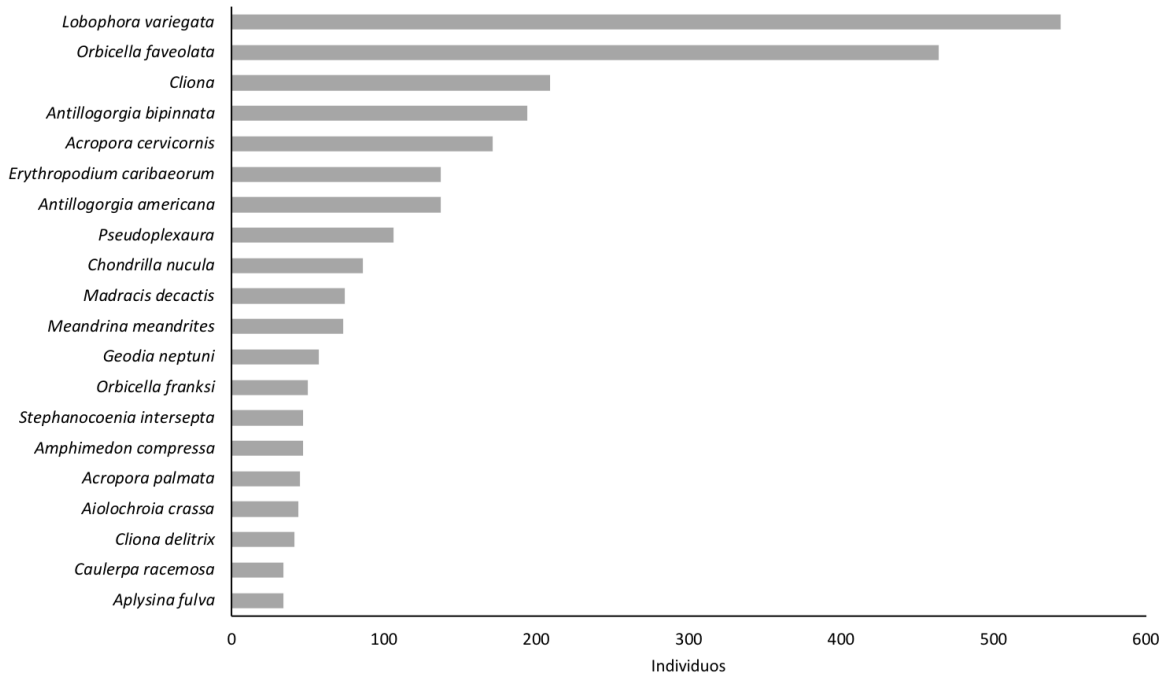


Figura 8. Distribución de la abundancia total de los arrecifes del Golfo de México.

En los sistemas tipo plataforma del Caribe mexicano (Arrecifes de Isla Cozumel y Banco Chinchorro), se registró un total de 95 especies en 3, 516 organismos. En la figura 9, se representan las 20 especies más abundantes, las cuales contribuyen con el 55.9% de la abundancia total con 1, 967 organismos. Las 75 especies restantes aportan en conjunto sólo el 44.1% de la abundancia total con 1, 549 organismos. Las especies más abundantes fueron *Agaricia agaricites* y *Goreauia auriculata* con 7.2 y 5.5% de contribución a la abundancia total (Figura 9).

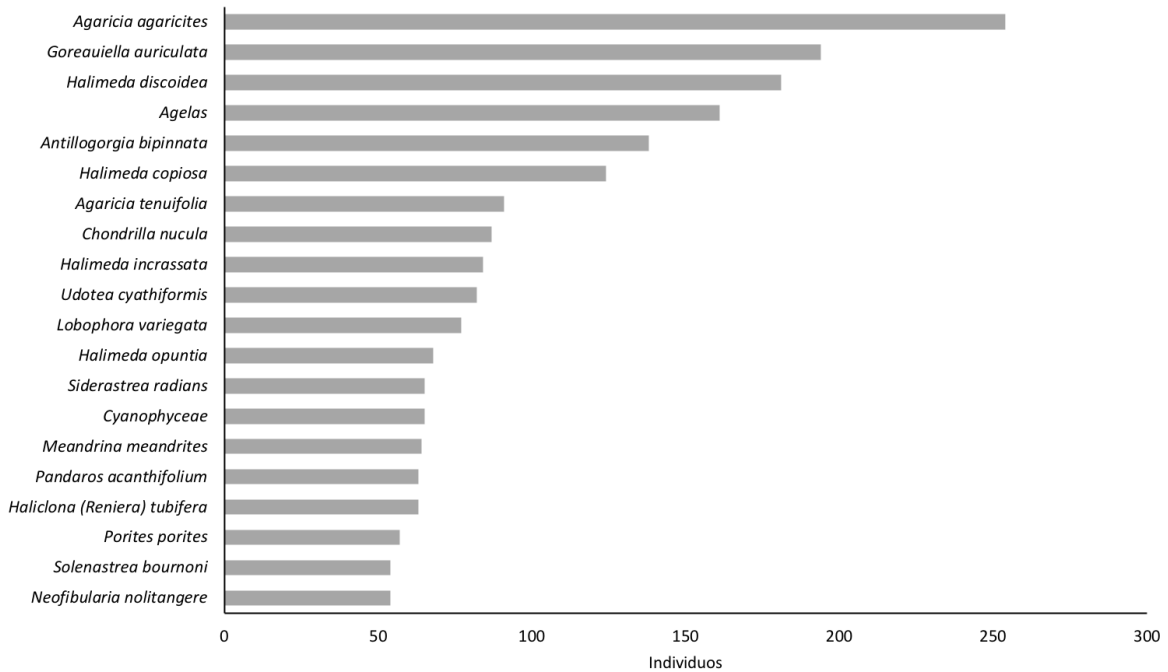


Figura 9. Distribución de la abundancia total en arrecifes de plataforma del Caribe mexicano.

La composición de especies en sistemas marginales (Xcalak, Majahual, Chemuyil y Akumal) registró la presencia de 82 especies y 2, 866 organismos. En la figura 10 se muestran las 20 especies más abundantes, quienes representan el 71.1% de la abundancia total con 2, 038 organismos. Las 62 especies restantes con 828 organismos conforman el 28.9% de la abundancia total. Las especies más abundantes en los sistemas marginales fueron *Antillogorgia bipinnata* y *Agaricia agaricites* con 9.6 y 7.5% de la abundancia total respectivamente (Figura 10).

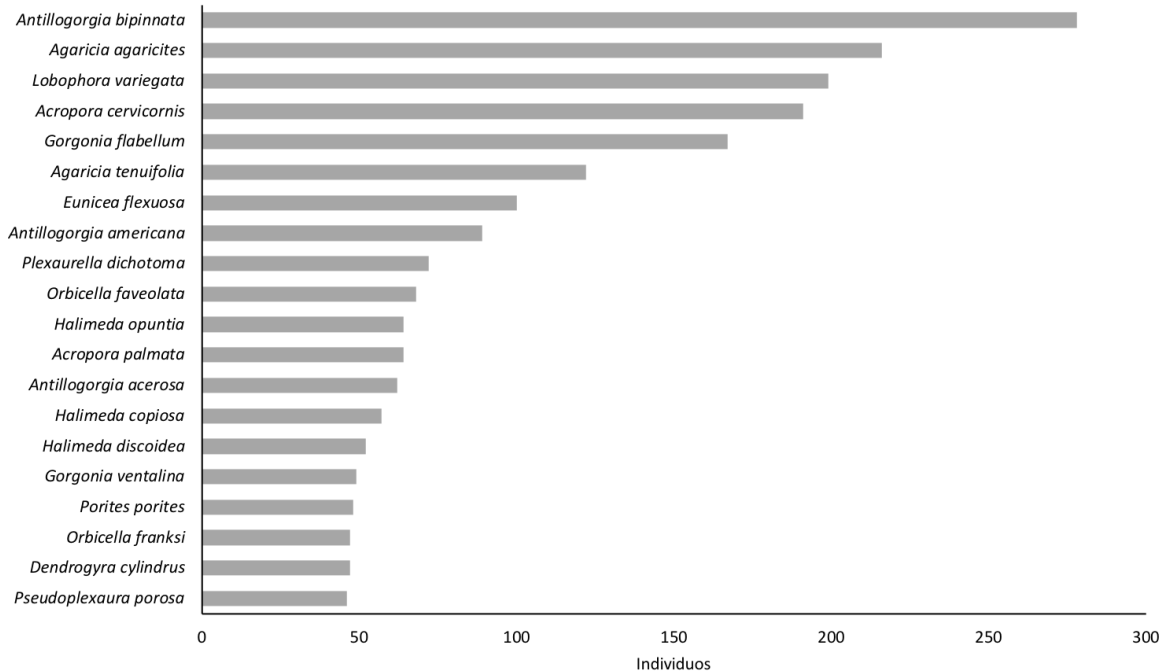


Figura 10. Distribución de la abundancia total en arrecifes marginales del Caribe mexicano.

Cambios importantes en la composición y abundancia de especies se observó entre zonas (barlovento y sotavento). La comunidad a barlovento esta compuesta de 99 especies con 5, 267 organismos. En la figura 11 se representan a las 20 especies más abundantes y representan el 64.9% de la abundancia total con 3, 423 organismos. Las 79 especies restantes aportan el 35.1% de la abundancia con 1, 844 organismos (Figura 11).

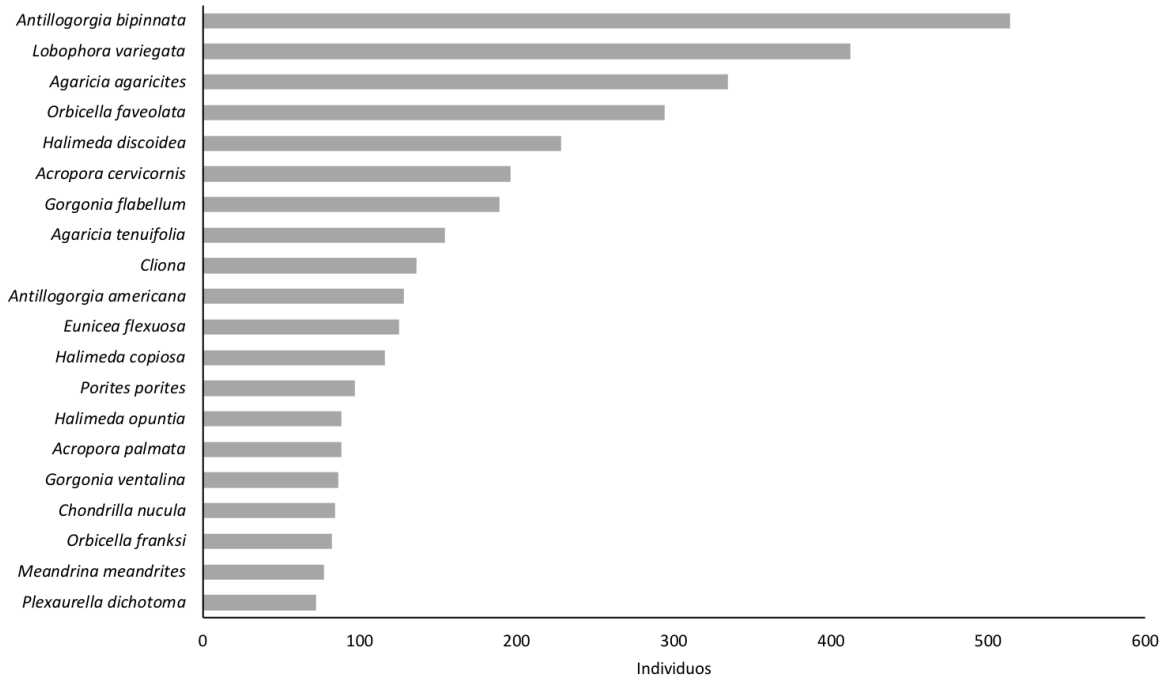


Figura 11. Distribución de la abundancia total en arrecifes a barlovento.

La comunidad en los arrecifes ubicados en sotavento estuvo conformada por 100 especies registradas en 4, 163 organismos. En la figura 12 se enlistan las 20 especies más abundantes quienes representaron el 60.6% de la abundancia total en 2, 523 organismos. Las 80 especies restantes representaron el 39.4% de la abundancia total con 1, 640 organismos. Las especies más abundantes en este ambiente fueron *Lobophora variegata* y *Orbicella faveolata* con 9.8 y 6.9% de la abundancia total respectivamente (Figura 12).

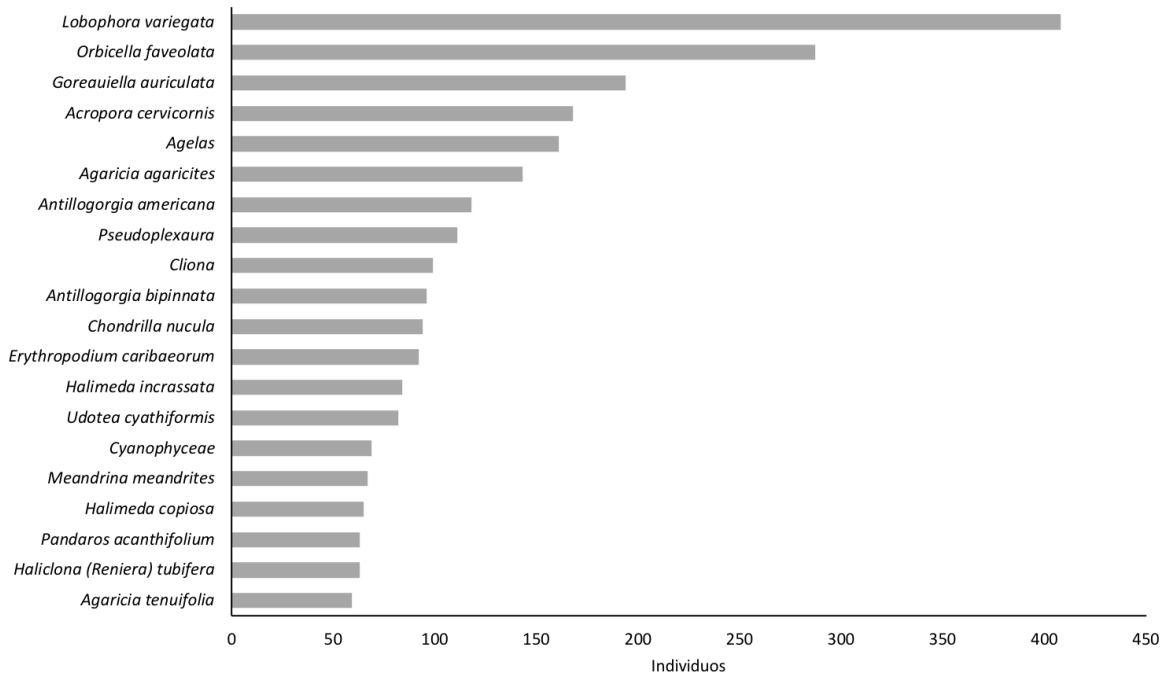


Figura 12. Distribución de la abundancia total en arrecifes a sotavento.

En el estrato somero de los arrecifes del Golfo de México y Caribe mexicano se registraron un total de 100 especies en 4, 982 organismos. En la figura 13 se presentan las 20 especies más abundantes del estrato somero, que representaron el 65.8% de la abundancia total con 3, 278 organismos. Las 80 especies restantes representaron el 34.2% de la abundancia total con 1, 704 organismos. Las especies más abundantes en este estrato fueron *Lobophora variegata* y *Orbicella faveolata* ambas aportaron el 11.9 y 7.5% con 594 y 317 organismos, respectivamente (Figura 13).

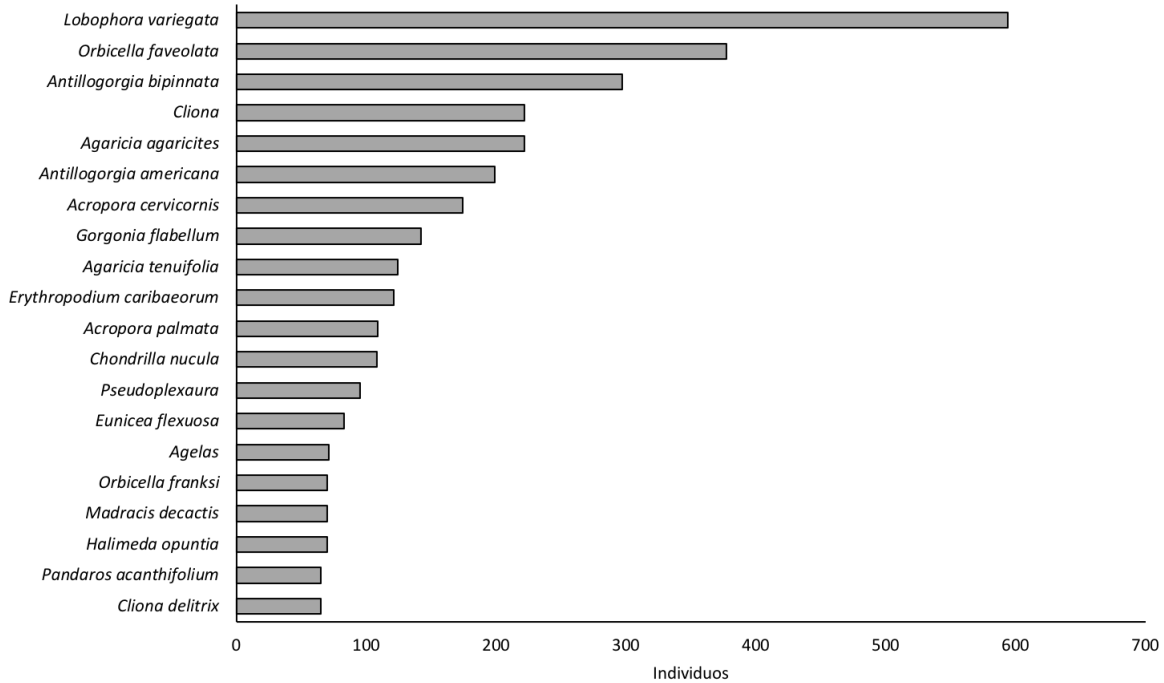


Figura 13. Distribución de la abundancia total en arrecifes del estrato somero.

En el estrato profundo se registró un total de 99 especies y 4, 448 organismos. En la figura 14, se presentan las 20 especies más abundantes de este estrato las cuales representaron el 58% de la abundancia total con 2, 579 organismos. Las 79 especies restantes aportaron el 42% con 1, 869 organismos. Las especies más abundantes fueron *Agaricia agaricites* y *Antillogorgia bipinnata* con 5.7 y 5.2% respectivamente (Figura 14).

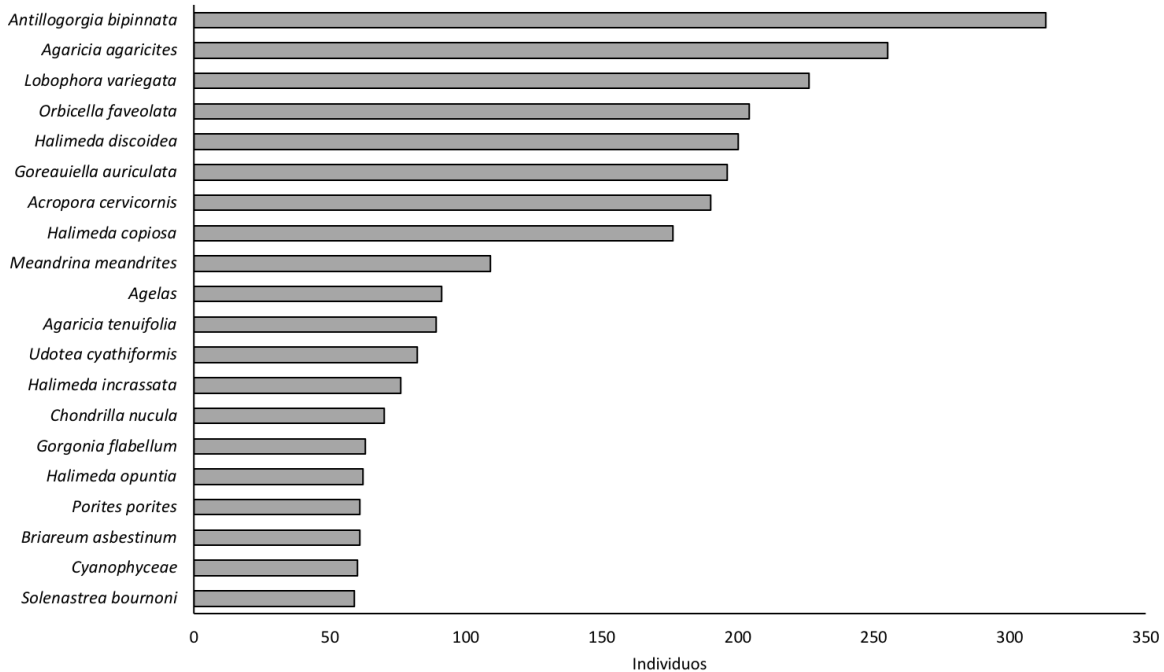


Figura 14. Distribución de la abundancia total en arrecifes del estrato profundo.

En los arrecifes del Golfo de México los hexacorales presentaron la mayor riqueza (23 especies) y abundancia (1012 individuos) con respecto a otros grupos. Esto representó el 33 % de la riqueza total y el 33 % de la abundancia total. Las esponjas, macroalgas y octocorales exhibieron valores similares de abundancia (706, 660 y 666 individuos respectivamente). Sin embargo, el grupo de las esponjas tiene mayor número de especies (24 especies) que las macroalgas (9 especies) y octocorales (12 especies), lo que representa un 34 % del total de especies. Sólo se registró una especie de hidrocorales y en baja abundancia con respecto al resto de grupos (Figura 15).

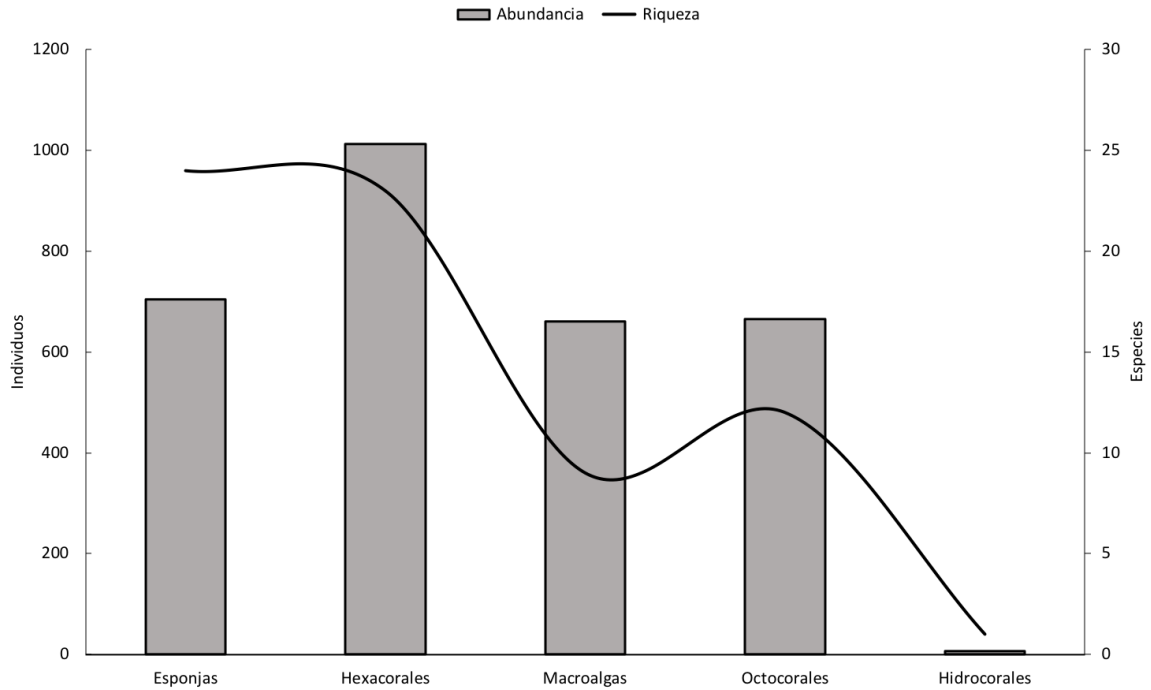


Figura 15. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes del Golfo de México.

En los arrecifes del Caribe mexicano las esponjas y hexacorales presentaron la mayor riqueza (35 especies y 26 especies, respectivamente) y abundancia (1,433 individuos y 1,927 individuos, respectivamente). Las especies de estos dos grupos representan más del 60 % del total y su abundancia más del 50 % con respecto al total de individuos. Los octocorales (20 especies y 1602 individuos) y macroalgas (17 especies y 1,407 individuos) se registraron en menor medida en esta región. Sólo se registró una especie de hidrocorales y en abundancia baja en contraste con el resto de los grupos (Figura 16).

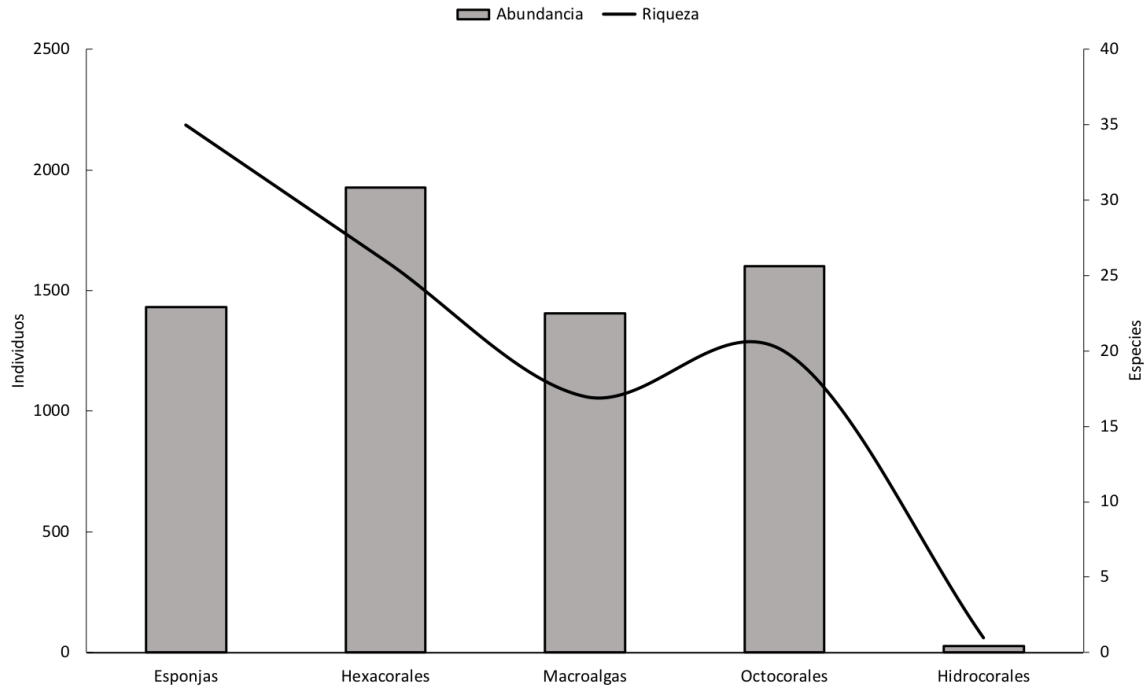


Figura 16. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes del Caribe mexicano.

La abundancia y riqueza de especies en los arrecifes de plataforma del Caribe mexicano está representada en un 37 % por individuos y especies de esponjas (1297 individuos y 35 especies). Los grupos de hexacorales y macroalgas le siguen en importancia a las esponjas con 873 y 864 individuos y 25 y 15 especies respectivamente. Los octocorales contribuyen en menor medida en la composición y abundancia de este tipo de arrecifes con una riqueza que representa el 19 % del total de especies y una abundancia del 14 % con respecto al total de individuos. En el grupo de hidrocorales, nuevamente, sólo se registró una especie y en baja abundancia comparado con los otros grupos (Figura 17).

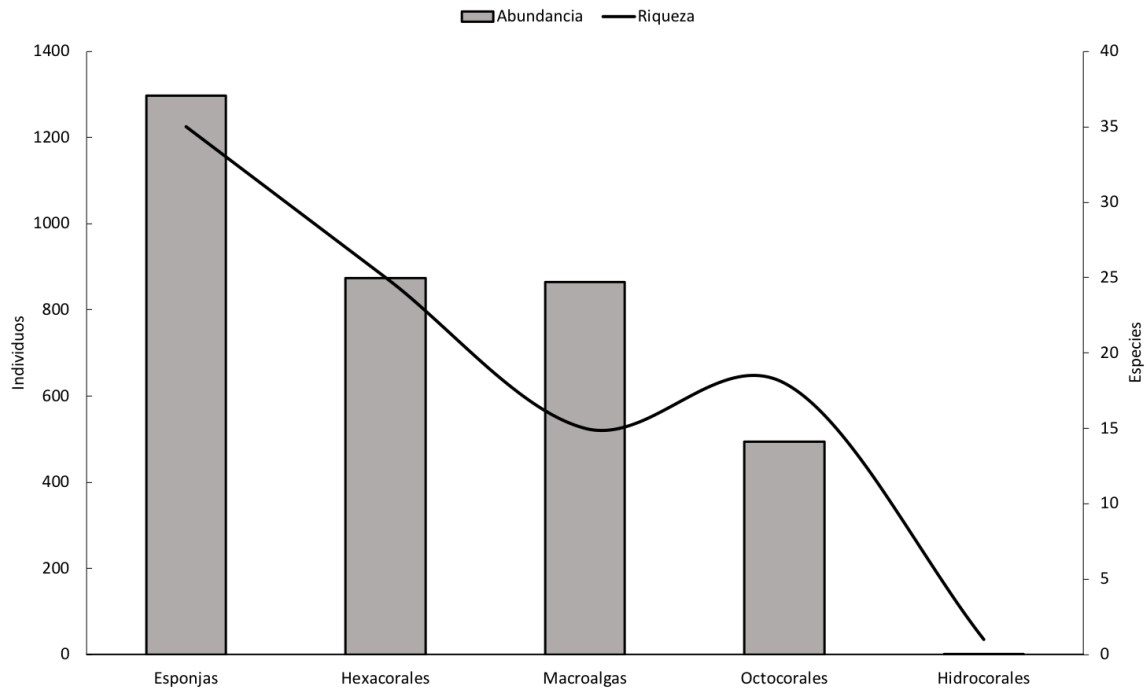


Figura 17. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes de plataforma del Caribe mexicano.

Los arrecifes marginales sólo se encuentran en el Caribe mexicano. Su abundancia y riqueza se debe en mayor medida a la contribución de hexacorales (1054 individuos y 26 especies) y octocorales (1107 individuos y 20 especies). La abundancia de individuos de estos dos grupos representa el 75 % del total y su riqueza el 56 % con respecto al total de especies. Las macroalgas representaron tan sólo el 19 % del total de individuos y el 17 % del total de especies (543 individuos y 14 especies). La abundancia y riqueza de los hidrocorales también se mantiene baja en este tipo de arrecifes (Figura 18).

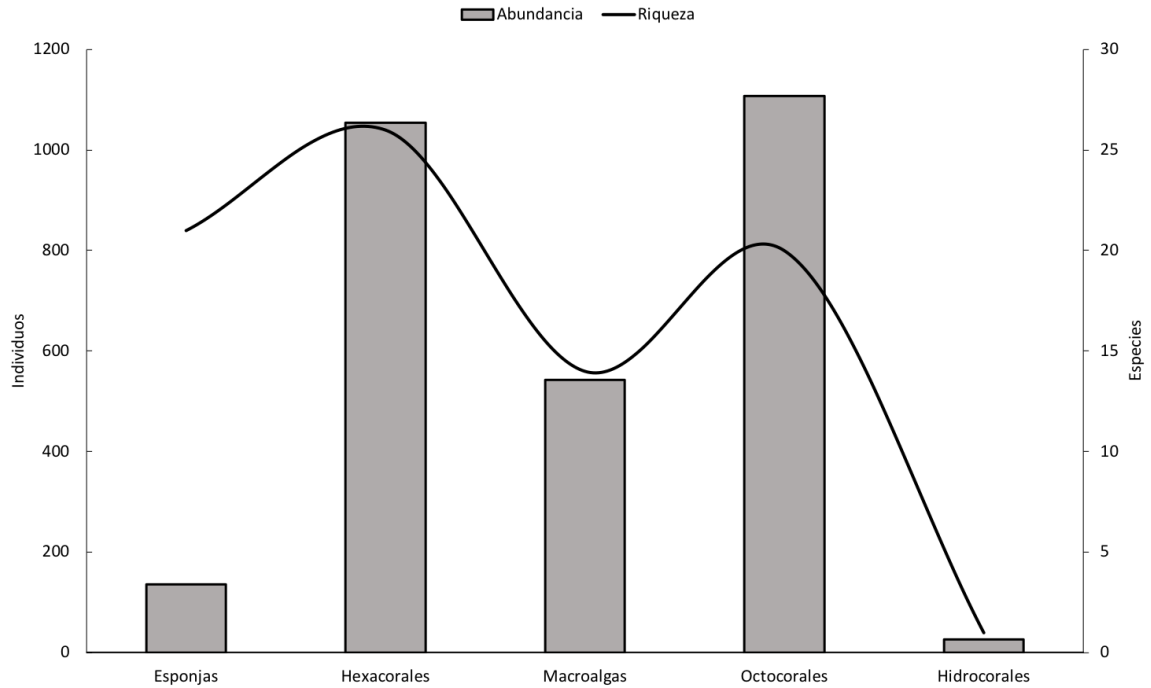


Figura 18. Riqueza y abundancia por grupos taxonómicos en arrecifes marginales del Caribe mexicano.

De acuerdo con la figura 19 los grupos de hexacorales, octocorales y macroalgas en los arrecifes hacia barlovento tienen una abundancia similar y alta (1805, 1616 y 1149 individuos, respectivamente). En cuanto a número de especies las esponjas fueron las más importantes con 34 especies de 95 totales en este tipo de arrecifes. Los hexacorales y octocorales representaron el 26 % y 19 % del total de especies. El grupo de hidrocorales también fue poco común en arrecifes orientados hacia barlovento.

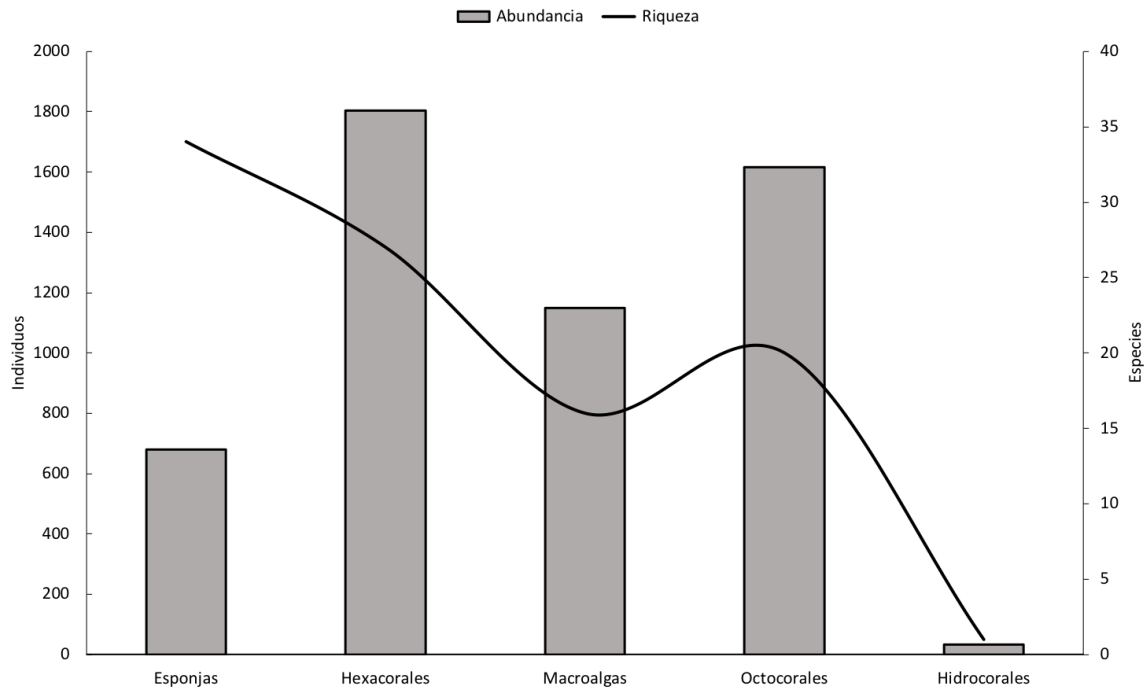


Figura 19. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes a barlovento.

En los arrecifes orientados hacia sotavento las esponjas (36 especies y 1457 individuos) y los hexacorales (27 especies y 1134 individuos) fueron los grupos más importantes. La riqueza y abundancia de estos dos grupos representan más del 62% del total de especies y el mismo porcentaje de individuos con respecto al total. Los octocorales (19 especies y 652 individuos) y macroalgas (17 especies y 918 individuos) se registraron en menor medida en este tipo de arrecife. Se mantuvo el patrón de baja riqueza y abundancia de hidrocorales (Figura 20).

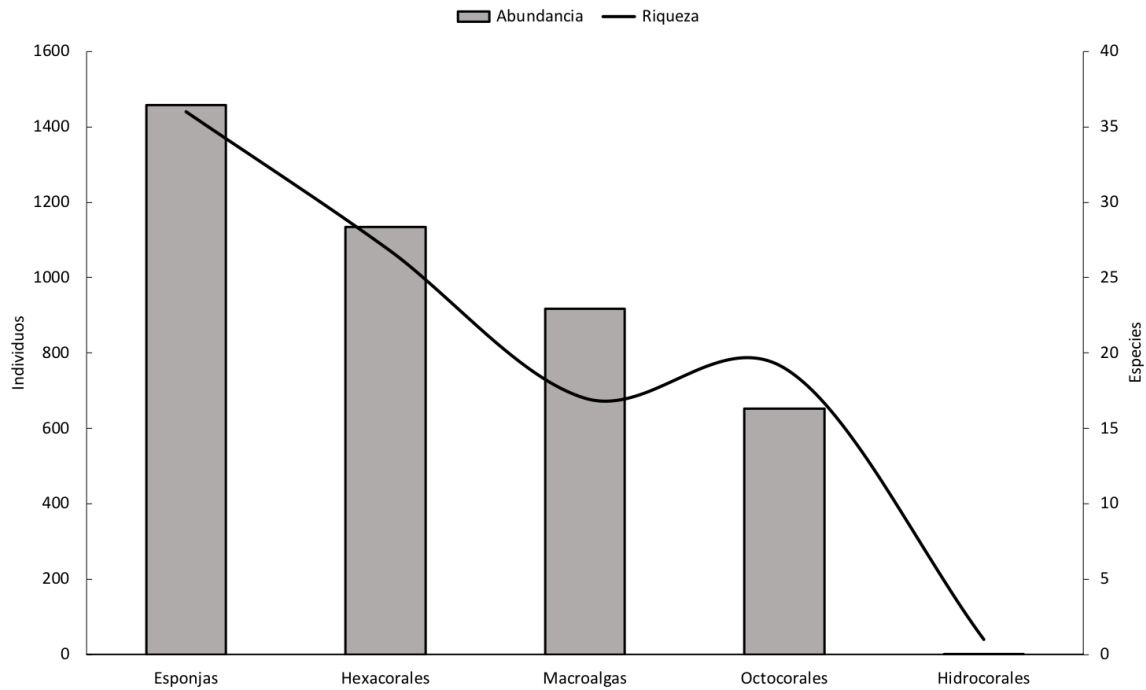


Figura 20. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes a sotavento.

En el estrato profundo, los arrecifes estuvieron representados principalmente por esponjas (35 especies y 1092 individuos) y hexacorales (27 especies y 1364 individuos). Las macroalgas y octocorales presentaron valores similares de abundancia (20 % con respecto al total de individuos) y riqueza (20 % con respecto al total de especies). En el grupo de los hidrocorales una vez más se registró sólo una especie y en baja abundancia con respecto al resto de los grupos (Figura 21).

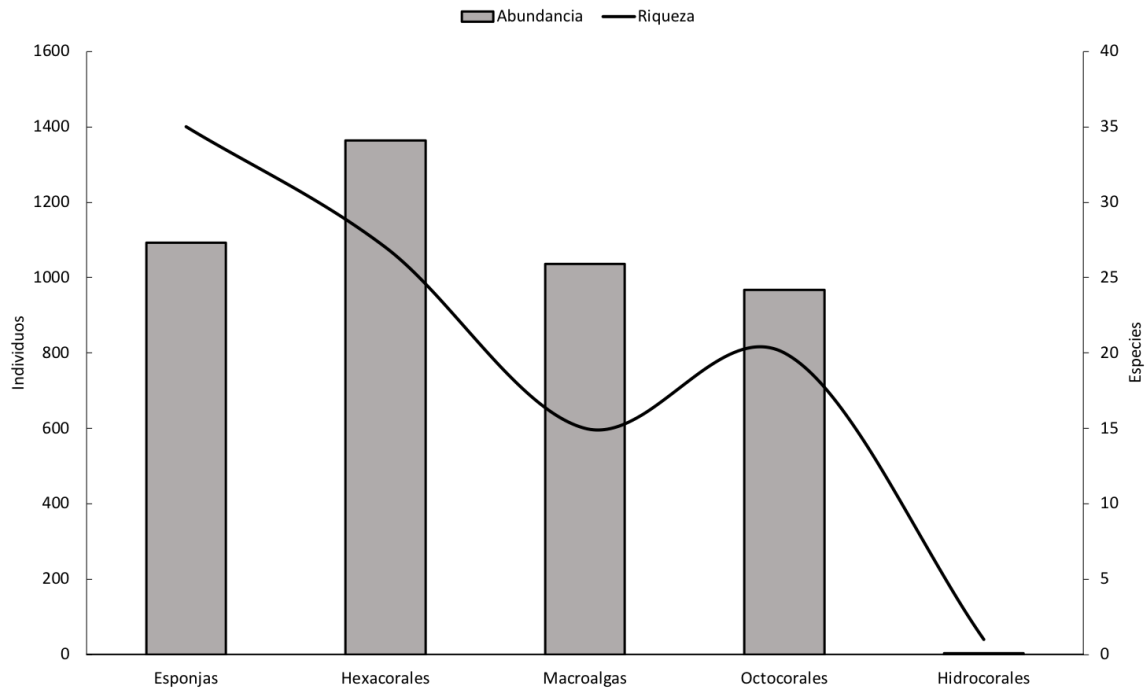


Figura 21. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes profundos.

En los arrecifes someros el grupo taxonómico con mayor riqueza y abundancia fue el de los hexacorales con 27 especies y 1575 individuos. Esto representa el 26 % de todas las especies presentes y el 31 % del total de individuos. Las esponjas, macroalgas y octocorales presentaron valores similares de abundancia (1045, 1031 y 1301 individuos respectivamente). Sin embargo, el grupo de las esponjas tiene mayor número de especies (36 especies) que los hexacorales, macroalgas (16 especies) y octocorales (20 especies), lo que representa un 35 % del total de especies. Para el grupo de hidrocorales se mantiene el mismo patrón de baja riqueza y abundancia (Figura 22).

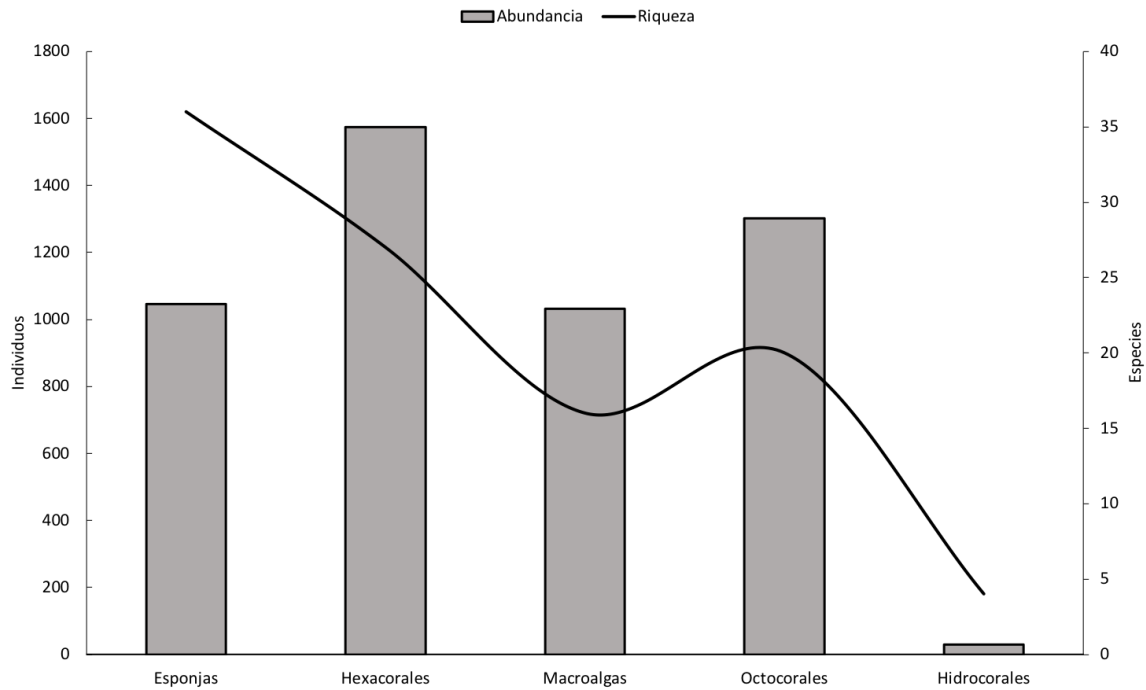


Figura 22. Riqueza y abundancia de especies por grupos taxonómicos en arrecifes someros.

4.2 Estructura de la comunidad

4.2.1 Atributos e indicadores ecológicos

Para el análisis de atributos de la comunidad e indicadores ecológicos se usó la base de datos de especies comunes. Se observó un gradiente decreciente de riqueza, abundancia y diversidad de especies desde los arrecifes ubicados en el sur del Caribe mexicano hacia los arrecifes en el noroeste de la península de Yucatán y de estos hacia los arrecifes del suroeste del Golfo de México (Figuras 23-26). Por el contrario, la dominancia de especies aumentó siguiendo este gradiente geográfico sur-norte, este-oeste.

Barlovento profundo

En particular, la riqueza en sitios profundos hacia barlovento (Figura 23) varió entre 11 y 50 especies en los arrecifes sureños, Xcalak, Majahual y Chinchorro. En los arrecifes caribeños más al norte el número de especies se redujo de 50 especies

en Chemuyil a 21 especies en Akumal. Este atributo disminuyó desde 32 especies en Cayo Arcas hasta 6 y 4 especies en Tuxpan y Lobos, respectivamente.

La abundancia de organismos varió entre 1,064 organismos en Banco Chinchorro y 7 organismos en Lobos. Los arrecifes Chemuyil (676) y Cayo Arcas (353) presentaron abundancias intermedias, lo que coincide con el patrón observado hasta el momento. La abundancia mínima en el arrecife Lobos se debe a que incluso antes de depurar los datos, presentó baja riqueza (10 especies) y abundancia elevada de una especie (*M. cavernosa*). Esta especie fue eliminada en la depuración de datos, lo que redujo la abundancia en el arrecife de 65 organismos a 7 (Figura 23).

En específico, la diversidad de especies disminuyó de los arrecifes en el Caribe a los arrecifes de Campeche y el SAT (Figura 23). Este indicador varió entre 3.2 natios/ind en el arrecife Banco Chinchorro y 1.3 natios/ind en el arrecife Lobos. En los arrecifes Xcalak (2.1 natios/ind) y Majahual (1.7 natios/ind) se observó una diversidad de especies menor a la diversidad promedio del resto de arrecifes muestreados en el Caribe mexicano (alrededor de 3.0 natios/ind). Sin embargo, a excepción de estos sitios, fue evidente la disminución de la diversidad de especies siguiendo el gradiente sur-norte y este-oeste de ubicación de los arrecifes estudiados.

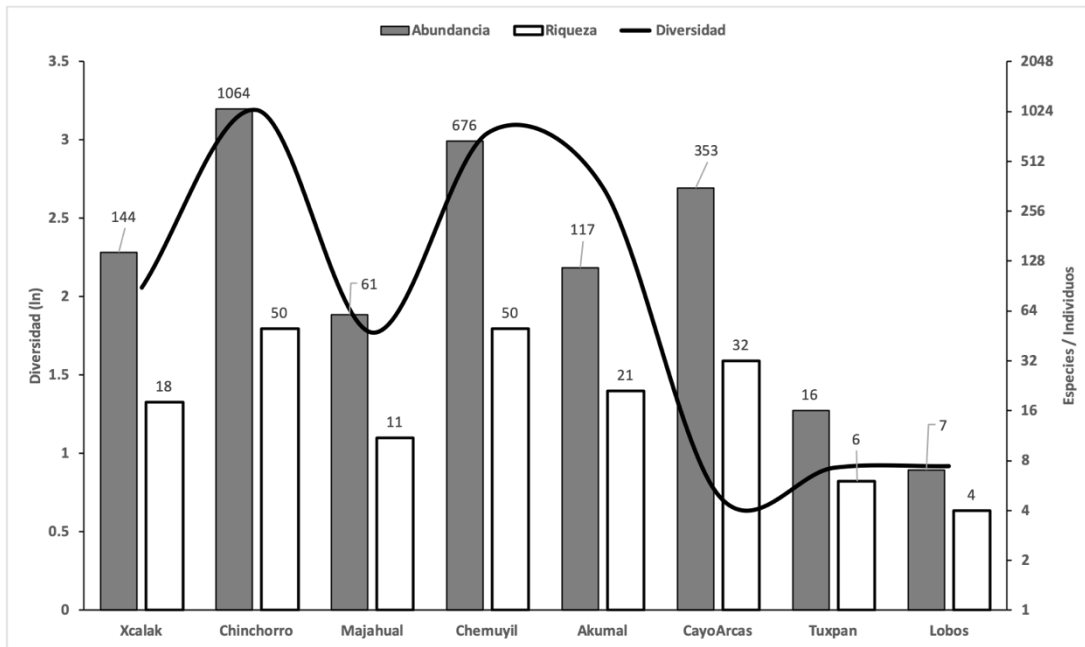


Figura 23. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato profundo de arrecifes con sitios orientados a barlovento.

Barlovento somero

En el frente arrecifal hacia barlovento (Figura 24) la riqueza disminuyó de 64 especies en Majahual a 3 especies en Lobos. Sin embargo, hubo un aumento de riqueza del arrecife Chinchorro (20 especies) hacia Majahual (64 especies) en el sur del Caribe mexicano. En el Golfo de México el aumento de riqueza ocurrió de Santiaguillo (14 especies) a Blanca (26 especies). Este último fue el arrecife con mayor riqueza del suroeste del Golfo de México junto a Cayo Arcas (26 especies) en el sureste.

En el mismo estrato y zona la abundancia disminuyó de 1,185 organismos en el arrecife Majahual, al sur del Caribe mexicano, a 7 organismos en el arrecife Lobos, en el suroeste del Golfo de México (Figura 24). Esta tendencia se mantuvo siguiendo el gradiente geográfico sur-norte y este-oeste de ubicación de los arrecifes estudiados. Contrario a esta tendencia la abundancia de los arrecifes Xcalak (174 organismos) y Chinchorro (73 organismos) fue relativamente baja comparada con la del resto de arrecifes caribeños y el SAV.

Por otro lado, la diversidad de especies se redujo de 2.7 natios/ind en el arrecife Xcalak a 0.9 natios/ind en Lobos (Figura 24). El arrecife Majahual alcanzó el máximo

valor de este indicador (3.4 natios/ind) y Lobos el mínimo. De los arrecifes del Golfo de México, Blanca fue el de mayor diversidad (2.4 natios/ind). En estos sitios también se mantiene el patrón de disminución de la diversidad con la distancia entre arrecifes siguiendo el gradiente geográfico sur-norte, este-oeste.

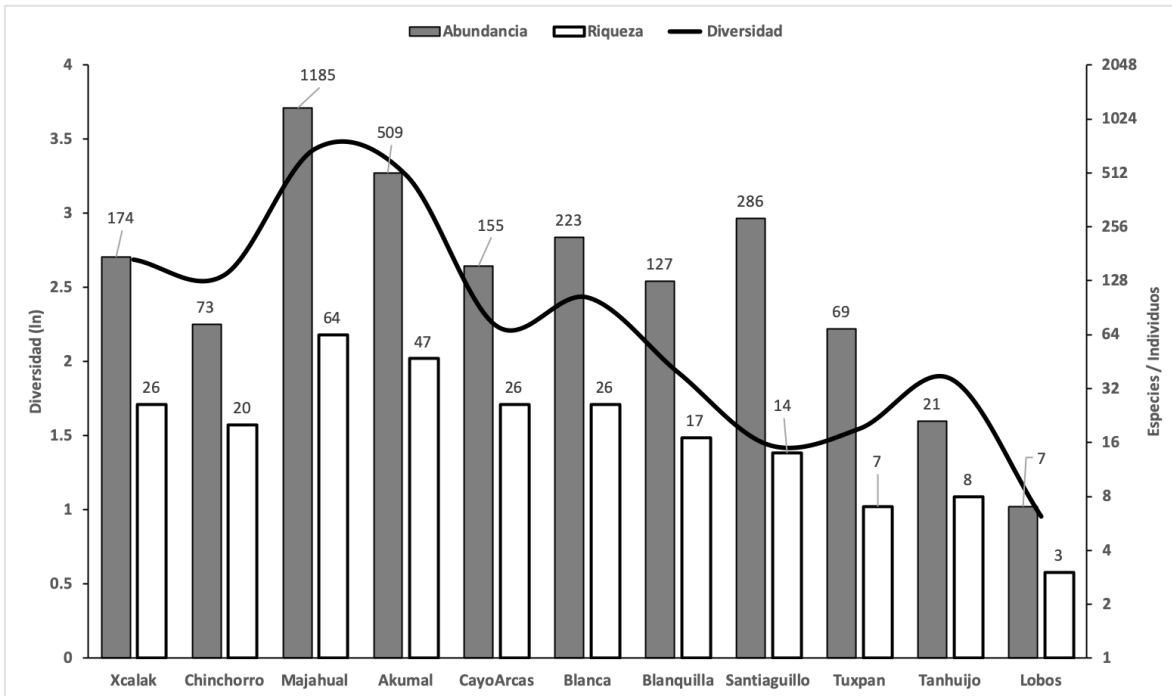


Figura 24. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato somero de arrecifes con sitios orientados a barlovento.

Sotavento profundo

La riqueza de especies en el talud hacia sotavento (Figura 25) disminuyó de 31 especies en el arrecife Banco Chinchorro hasta 10 especies en el arrecife Lobos. El arrecife Palancar tuvo el mayor número de especies (54 especies) y los arrecifes Santiaguillo y Lobos el menor (10 especies). Los arrecifes Blanca y Cayo Arcas fueron los de mayor riqueza del Golfo de México, con 21 y 19 especies respectivamente (Figura 25).

La abundancia de organismos en este estrato y zona varió entre 1,168 y 35 organismos en Palancar y Lobos respectivamente (Figura 25). De manera general se observó una disminución de este atributo desde el arrecife Banco Chinchorro en el sur hacia los arrecifes del Banco de Campeche y de estos a los arrecifes del SAT.

Sin embargo, hubo un aumento de la abundancia de Chinchorro a Palancar en el Caribe mexicano, y en los arrecifes del SAV.

La diversidad de especies en el estrato profundo ubicado hacia sotavento osciló entre 3.3 natios/ind en el arrecife Palancar en el Caribe mexicano y 1.3 natios/ind en Santiaguillo, en el Golfo de México (Figura 25). En general la diversidad de especies estuvo por encima de los 2.6 natios/ind en los sitios del Caribe mexicano. Mientras, en los arrecifes del Golfo de México a excepción de Santiaguillo, la diversidad fue de 2.0 natios/ind aproximadamente. Se observó una disminución de este atributo desde los arrecifes del sur en el Caribe mexicano hacia el norte a los arrecifes del sureste del Golfo de México, y de estos hacia el SAV y SAT al suroeste del Golfo.

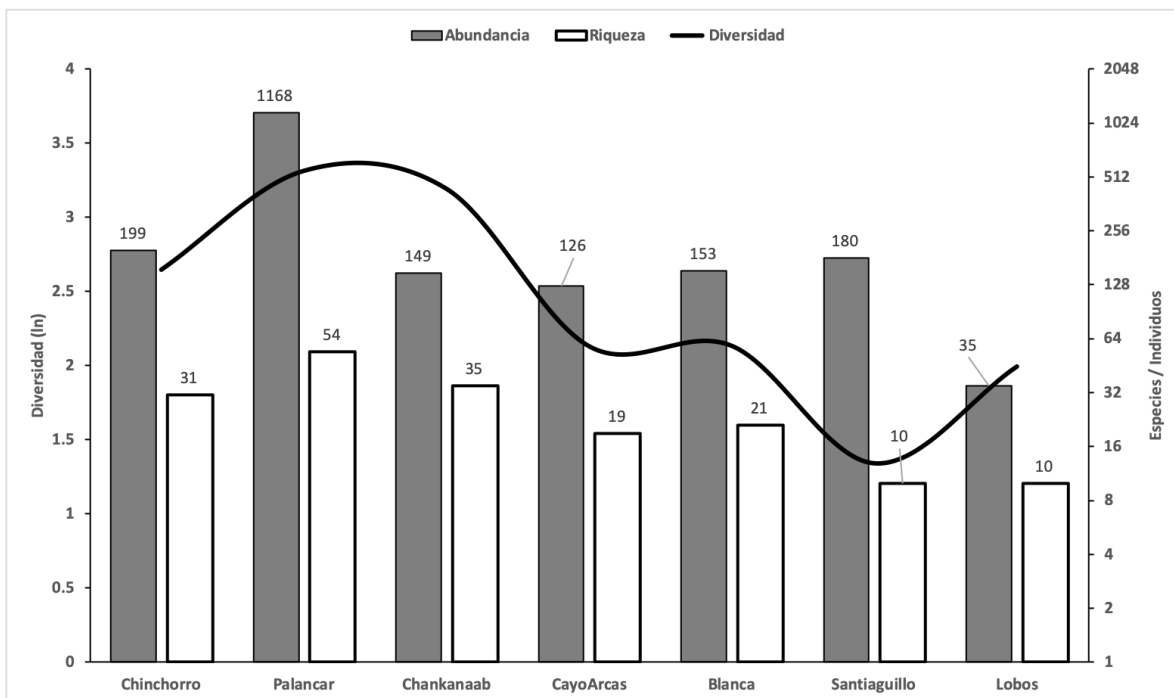


Figura 25. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato profundo de arrecifes con sitios orientados a sotavento.

Sotavento somero

En sitios someros hacia sotavento (Figura 26) la riqueza de especies se redujo de 28 especies en Chinchorro a 8 especies en el arrecife Lobos. Se observó un aumento de riqueza de Chinchorro a Colombia (47 especies), de Chankanaab (21

especies) a Alacranes (34 especies) y de Blanca (12 especies) a Blanquilla (20 especies).

La abundancia se redujo de 567 organismos en el arrecife Colombia a 16 organismos en el arrecife Lobos. En particular en los arrecifes del Caribe la abundancia primero aumentó de Chinchorro (176 organismos) a Colombia (567 organismos), y de este a Chankanaab (120 organismos) disminuyó. Aumentó otra vez en Alacranes (356 organismos) y de ahí en adelante la disminución de la abundancia fue gradual y constante siguiendo el gradiente este-oeste hacia el SAV y sur-norte de este sistema al SAT (Figura 26).

En específico, los sitios ubicados en el estrato somero a sotavento mostraron una mayor diversidad de especies en arrecifes del Caribe mexicano (2.8 natios/ind promedio) que en arrecifes del Golfo de México (1.8 natios/ind promedio) (Figura 26). Este indicador varió entre un máximo de 3.3 natios/ind en el arrecife Colombia y un mínimo de 0.5 natios/ind en Cayo Arcas y 0.7 natios/ind en Santiaguillo. De manera general la tendencia de la diversidad de especies disminuye con la distancia entre arrecifes siguiendo el gradiente geográfico de disposición de los mismos, de sur a norte en el Caribe mexicano, de este a oeste en el sur del Golfo de México, y otra vez de sur a norte en el suroeste del Golfo.

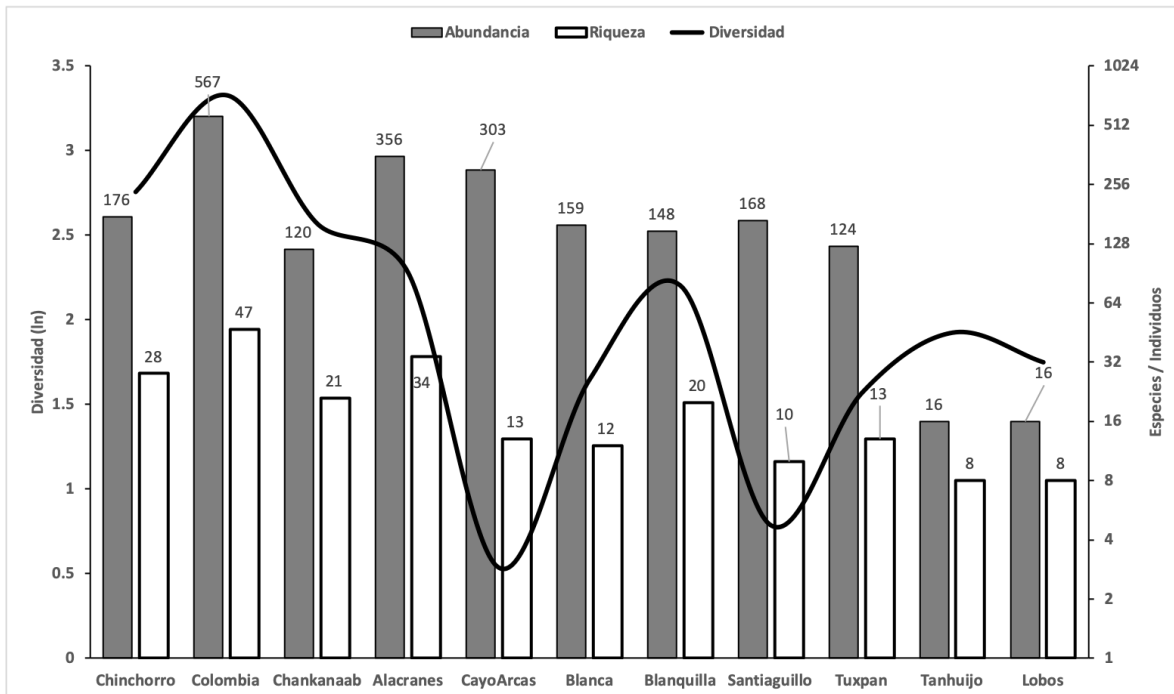


Figura 26. Variación espacial de la abundancia, riqueza y diversidad de especies en el estrato somero de arrecifes con sitios orientados a sotavento.

4.3 Análisis de similitud

4.3.1 Similitud por arrecifes

Tanto en el análisis de similitud por zonas (Figuras 27 y 28) como por estrato (Figura 29 y 30) se observaron cuatro grupos afines, SAT, SAV, Isla Cozumel y Caribe mexicano, con algunas excepciones entre uno y otro. Esto indica que la similitud en la estructura de la comunidad de los arrecifes dentro de un grupo y las diferencias entre grupos están dadas principalmente por la cercanía entre sitios, la geología de los arrecifes, las condiciones locales particulares en cada subregión y una conectividad limitada entre subregiones, ya que la variabilidad ambiental no es tan marcada, por ejemplo, entre zonas como el SAV y el SAT, o Cozumel y el resto de arrecifes del Caribe mexicano.

En particular, en el análisis de similitud de arrecifes orientados a barlovento se observaron tres grupos afines y tres arrecifes que no presentan similitud con ningún grupo (Xcalak, Tanhuijo y Blanca). El primer grupo afín está compuesto por los arrecifes marginales caribeños Chemuyil, Akumal y Majahual, el segundo grupo está compuesto por los arrecifes de plataforma Chinchorro y Cayo Arcas y el tercero por los arrecifes de plataforma del SAV (Blanquilla y Santiaguillo) y del SAT (Lobos-Tuxpan). La prueba SIMPROF muestra que los grupos definidos anteriormente son estadísticamente significativos ($p < 0.05$). Los arrecifes marginales, excepto Chemuyil a un 66% de similitud, Chinchorro y Cayo Arcas a un 47% de similitud y los arrecifes del SAV y SAT a un 48% de similitud (Figura 27).

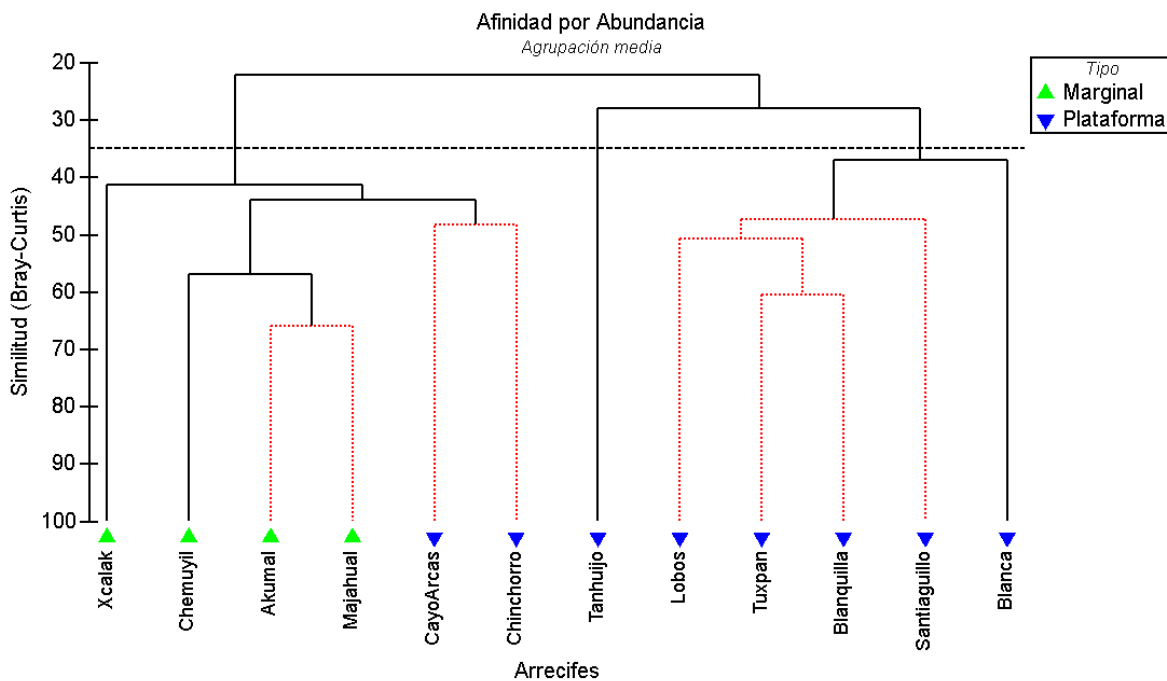


Figura 27. Análisis de similitud de arrecifes a barlovento.

Sotavento

El análisis de similitud de los arrecifes orientados a sotavento mostró cuatro grupos de arrecifes afines y estadísticamente significativos ($p < 0.05$) de acuerdo con la prueba SIMPROF. El primer grupo, totalmente separado del resto, se conformó por los arrecifes de plataforma de Isla Cozumel en el Caribe mexicano, Chankanaab, Colombia y Palancar, a una similitud de 51.8%. Los arrecifes del SAV, Blanca y

Blanquilla fueron muy afines a una similitud del 55.35 %. El otro grupo afín fue el de los arrecifes del SAT (Tuxpan, Tanhujo, Lobos) y Santiaguillo (SAV) con una similitud de 47.67 %. El cuarto grupo se conformó por los arrecifes de plataforma Chinchorro (Caribe) y Alacranes (Campeche) similares en un 42.7 %. Cayo Arcas (Campeche) no presentó similitud con ningún grupo (Figura 28).

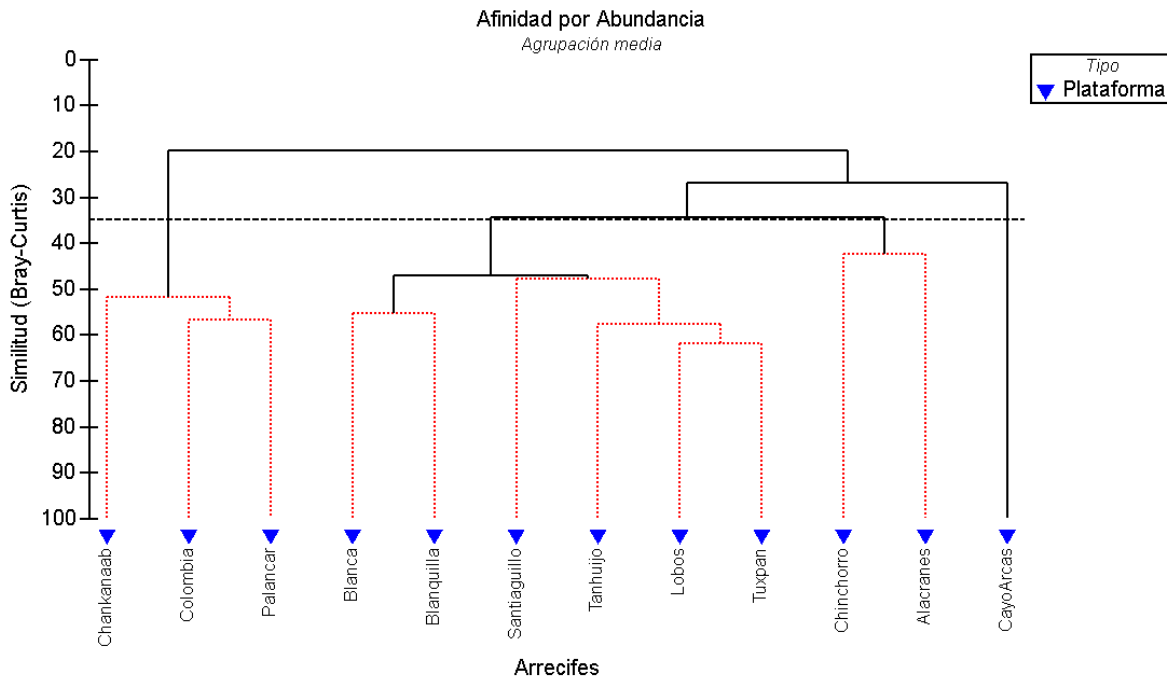


Figura 28. Análisis de similitud de arrecifes a sotavento.

Someros

Los arrecifes someros conformaron cinco grupos afines de acuerdo con el análisis de similitud, de estos cinco grupos cuatro fueron significativamente afines según la prueba SIMPROF ($p < 0.05$) (Figura 29). El primer grupo, totalmente aislado del resto, lo conformaron los arrecifes de Isla Cozumel (33 % de similitud), lo que coincide con lo encontrado en el análisis de similitud de los arrecifes a sotavento (Figura 28). Los arrecifes del SAT formaron el segundo grupo afín con una similitud de 57.33 %. El tercer grupo lo constituyeron los arrecifes del SAV, Blanca y Blanquilla (59.86 % de similitud), significativamente más afines entre sí, y Santiaguillo. Cayo Arcas y Alacranes (Campeche) formaron un grupo significativamente afín a una similitud de 52.22 %. El quinto grupo estuvo integrado

por el resto de arrecifes del Caribe mexicano, Xcalak, Chinchorro, Akumal y Majahual (Figura 29).

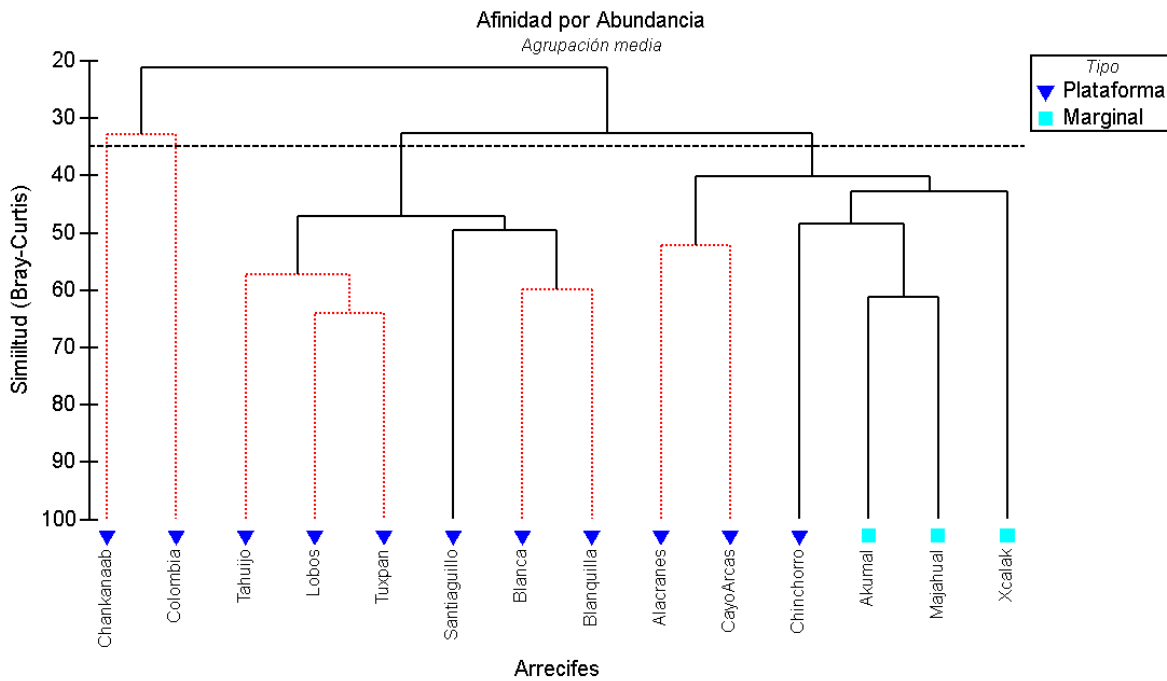


Figura 29. Análisis de similitud de arrecifes someros.

Profundos

El análisis de similitud de los arrecifes profundos mostró cuatro grupos afines, estadísticamente significativos ($p < 0.05$) de acuerdo con la prueba SIMPROF (Figura 30). Los arrecifes Cayo Arcas y Chinchorro formaron un grupo con similitud de 43.85 %. El segundo grupo lo integraron Chemuyil, Palancar y Chankanaab con un 47.92 % de similitud. El resto de los arrecifes del Caribe mexicano constituyeron el tercer grupo con un 37 % de similitud. El cuarto grupo estuvo formado por los arrecifes del suroeste del Golfo de México (SAV y SAT) Blanca, Santiaguillo, Tuxpan y Lobos (36.88% de similitud). Es notorio como la similitud de la mayoría de los grupos es baja a pesar de ser estadísticamente significativos ($p < 0.05$).

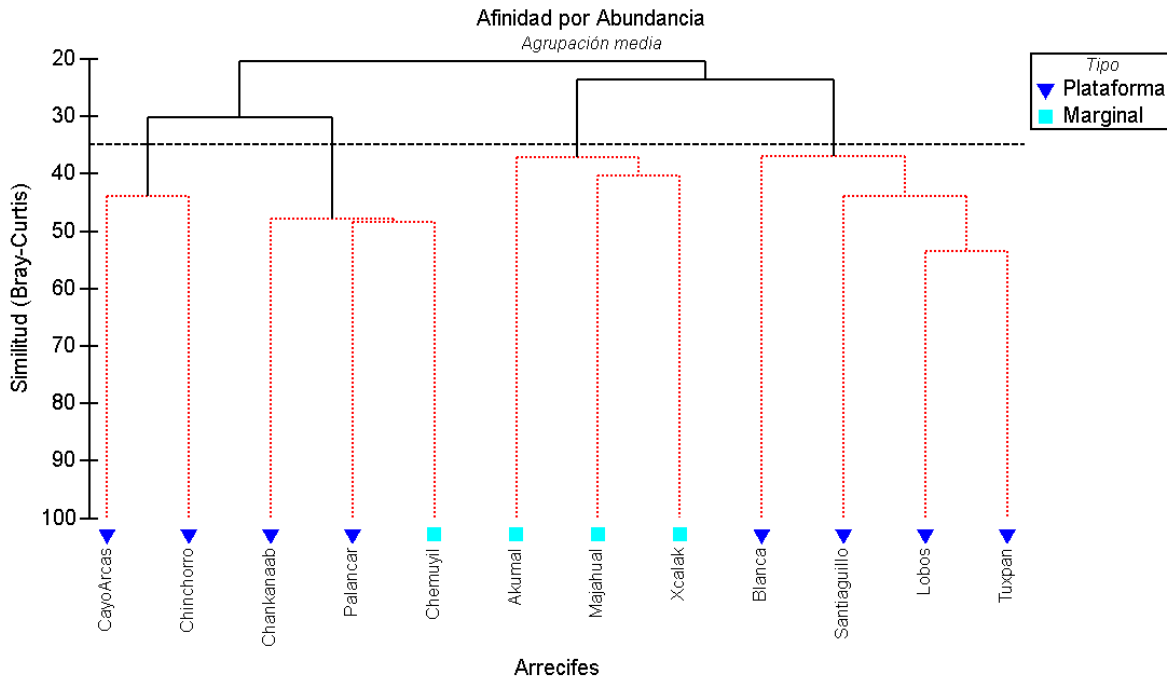


Figura 30. Análisis de similitud de arrecifes profundos.

4.3.2 Similitud por unidades (U)

Unidades de arrecifes someros

A partir de los análisis de similitud por zonas, estratificado y la cercanía entre sitios se definieron las siguientes unidades estructurales de arrecifes, U1: Xcalak, Majahual, U2: Chinchorro, U3: Chemuyil, Akumal, U4: Cozumel, U5: Alacranes, U6: Cayo Arcas, U7: SAV y U8: SAT.

Las unidades de arrecifes someros formaron tres grupos afines y una unidad aislada de acuerdo con el análisis de similitud (Figura 31). Dos de los tres grupos afines fueron estadísticamente significativos ($p < 0.05$) según la prueba SIMPPROF. La unidad correspondiente a los arrecifes de Isla Cozumel (U4) no presentó similitud con ningún grupo, lo que coincide con lo observado en los anteriores análisis de similitud por arrecifes y puede indicar un aislamiento. Las unidades del SAV (U7) y SAT (U8) se separaron de las de Campeche y el Caribe mexicano, formando un grupo significativamente afín a un 55 % de similitud. Esto refleja conectividad entre ambos sistemas (SAV y SAT) y poca conectividad con los arrecifes de Campeche y

el Caribe. El segundo grupo lo conformaron las unidades de arrecifes de Campeche, Alacranes y Cayo Arcas (U5 y U6). Este grupo también fue estadísticamente significativo ($p < 0.05$) con un 52.22 % de similitud, lo que indica del mismo modo una posible conectividad alta entre estos arrecifes. El tercer grupo lo integraron las unidades del Caribe mexicano (U1,U2 y U3). Aunque su similitud no fue estadísticamente significativa (48%) tampoco fue baja, esto podría reflejar una conectividad variable entre los arrecifes del Caribe mexicano (Figura 31).

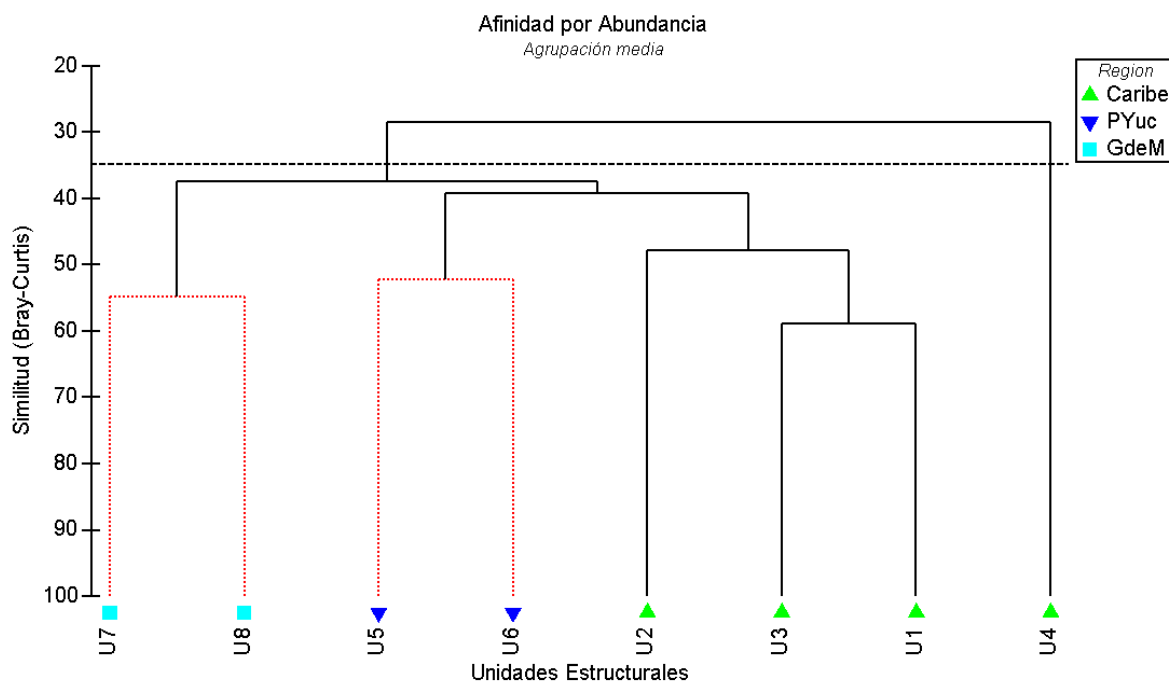


Figura 31. Análisis de similitud de unidades de arrecifes someros.

Unidades de arrecifes profundos

El análisis de similitud de unidades de arrecifes profundos mostró un patrón significativo aunque inconsistente, en su mayoría, con lo observado hasta el momento (Figura 32). Se detectaron tres grupos de unidades afines estadísticamente significativos ($p < 0.05$) y una unidad aislada. El primer grupo afín fue integrado por las unidades del suroeste del Golfo de México, SAV y SAT (U7 y U8) con un 45% de similitud, esto coincide con lo encontrado en el estrato somero pero con una similitud mucho menor (Figura 31). Las unidades de Chinchorro (U2)

y Cayo Arcas (U6) formaron el segundo grupo con un 43.85% de similitud, también baja comparada con los valores del estrato somero. El tercer grupo se conformó por las unidades de Isla Cozumel (U4) y una unidad del Caribe mexicano formada por los arrecifes marginales Chemuyil y Akumal (U3). La similitud del grupo fue la más alta (50%) comparada con la de los otros dos, podría indicar una posible conectividad del estrato profundo de estos arrecifes, ya que se encuentran unos frente a los otros. La unidad aislada fue una del Caribe mexicano, compuesta por los arrecifes Xcalak y Majahual (U1). De manera general la similitud de las unidades en el estrato profundo es baja comparada con la del estrato somero.

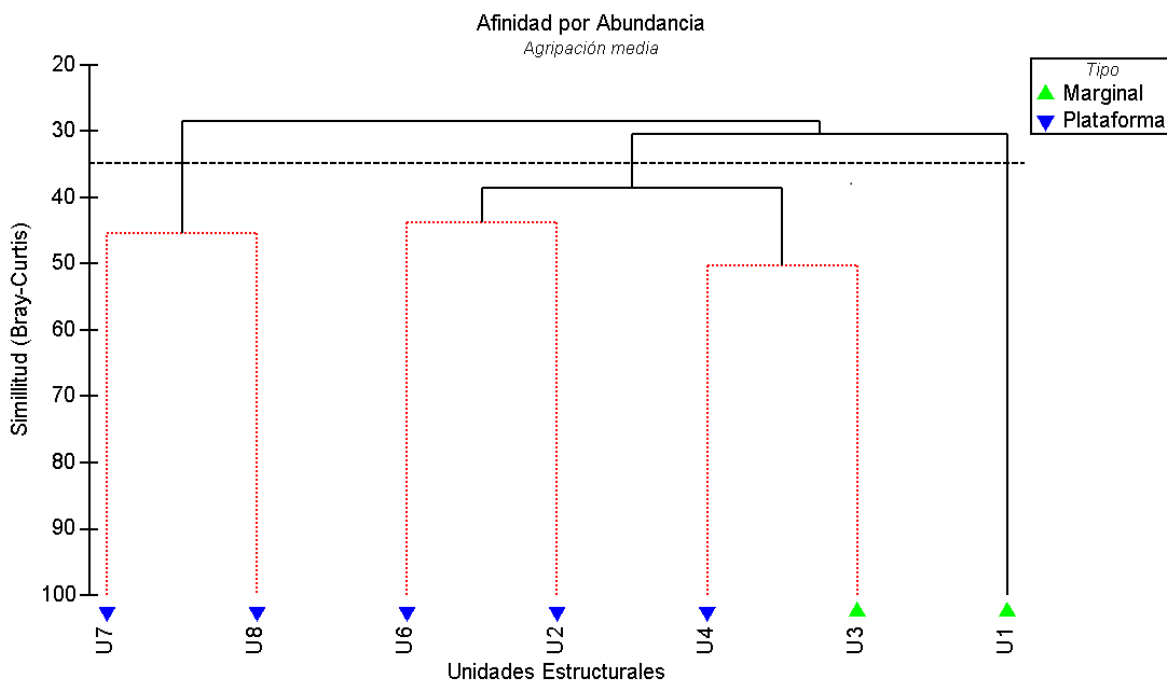


Figura 32. Análisis de similitud de unidades de arrecifes profundos.

Los resultados del análisis de similitud en el estrato somero indican que, contrario a lo que ocurre en el estrato profundo, la similitud es mayor en este estrato y por tanto la conectividad es mayor. Por esta razón para comprobar y determinar la existencia de patrones de similitud y conectividad en el área de estudio se procedió a realizar los análisis topológicos sólo con la matriz de abundancia de los sitios someros.

4.4 Análisis de redes

4.4.1 Centralidad

En la tabla 7 se muestran ordenados los arrecifes y especies con mayores valores de índices de centralidad. La mayoría de los nodos con valores altos de centralidad de grado e intermediación correspondieron a arrecifes y en menor medida a especies, aunque en el caso del índice de intermediación varias especies obtuvieron valores mayores que los arrecifes.

En el caso del índice de grado era de esperar que la mayoría de los arrecifes obtuvieran los mayores valores ya que están conectados a muchos nodos de especies debido a su presencia y abundancia en los mismos, exceptuando aquellos con muy baja riqueza. Por otro lado, el valor del índice de intermediación de un nodo no depende de las conexiones directas al mismo sino de cuántas veces aparece en las rutas más cortas de conexión entre otros dos nodos. Aunque en nuestra red (dual) las conexiones directas sólo se dan entre un nodo de arrecife y uno de especie, no entre dos arrecifes o dos especies, se podría decir que la presencia de cierta especie en dos o más arrecifes los conecta indirectamente, lo mismo para dos especies presentes en el mismo arrecife (conexiones indirectas). Por tanto, las especies abundantes en la mayoría de los arrecifes (especies dominantes) pueden tener mayores valores del índice que arrecifes con especies raras.

Los arrecifes con mayor índice de grado fueron Chinchorro, Majahual, Akumal, Colombia, Alacranes y Cayo Arcas. Esto indica que los arrecifes del Caribe y Campeche tienen mayor número de especies con abundancias altas que los del SAV y el SAT. Estos mismos seis arrecifes tienen los mayores valores de índice de intermediación lo que significa que comparten la mayoría de esas especies en abundancias similares entre ellos y con el resto de arrecifes de la región. Por tanto, estos arrecifes son claves en el mantenimiento de la conectividad regional ya que la abundancia de las especies presentes en ellos (estructura) los mantiene estructuralmente bien conectados con otros arrecifes.

Los nodos cuyos valores de índice de grado les siguen a los seis mencionados fueron los correspondientes a los arrecifes Blanca, Blanquilla, Xcalak y Chankanaab. En el caso del índice de intermediación es la especie *Aiolochoia_crassa* y los arrecifes Chankanaab, Blanquilla y Blanca, en ese orden. La disminución del índice de grado prácticamente siguió el mismo gradiente sur-norte y este-oeste antes mencionado para los atributos e indicadores de la estructura. Esto era de esperar ya que tal cual se planteó el índice de grado equivale a la suma de la abundancia de las especies presentes en un arrecife. Sin embargo, el índice de intermediación fue mayor para un nodo correspondiente a una especie de esponja que representa al resto de arrecifes. Esto indica que esta especie está presente en la mayoría de arrecifes y su presencia y abundancia determina la similitud entre la mayoría de estos arrecifes, por tanto, es clave en el mantenimiento de la conectividad en la región. Los arrecifes de Tuxpan mostraron valores bajos de ambos índices de centralidad lo que indica baja riqueza y conectividad con el resto de los arrecifes de la región. Esto podría deberse a la presencia de especies raras (Tabla 7).

Tabla 5. Valores de los índices de grado e intermediación ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

Nodos	Grado	Nodos	Intermediación
Majahual	0.57	Alacranes	0.24
Akumal	0.42	Majahual	0.24
Colombia	0.42	Chinchorro	0.19
Chinchorro	0.32	Colombia	0.17
Alacranes	0.30	Akumal	0.16
CayoArcas	0.27	CayoArcas	0.15
Blanca	0.26	<i>Aiolochoia_crassa</i>	0.11
Blanquilla	0.24	Chankanaab	0.09
Xcalak	0.23	Blanquilla	0.08
Chankanaab	0.19	Blanca	0.08

4.5 Análisis de detección de comunidades. Arrecifes someros

El valor de modularidad que se detectó con el análisis fue de 0.47 lo que indica que la red de arrecifes someros y especies presentes en los mismos tiene una estructura de comunidades bien definida, o sea, la red no es homogénea, sino que está constituida por diferentes subredes. Se detectaron cinco subredes (Tabla 8) mediante el análisis de detección de comunidades (CARIBE, SAV-SAT, CAMPECHE, BLANCA Y COZUMEL). La proporción del número de conexiones dentro de cada subred (73.1 %) fue mayor que entre subredes (26.9 %) (Figura 33). Esto significa que se comparte un mayor número de especies con abundancias similares entre los arrecifes de una misma subred que entre arrecifes de diferentes subredes. Por tanto, cada subgrupo presenta una estructura comunitaria particular, basada en la abundancia de determinadas especies presentes en los arrecifes dentro del mismo. Las subredes con el mayor número de nodos correspondientes a especies fueron las del Caribe mexicano, CARIBE (40) y COZUMEL (28), comparados con los del Golfo de México, SAV-SAT (10), CAMPECHE (11) y BLANCA (11) (Figura 33). Esto indica que las subredes del Caribe mexicano tienen mayor riqueza de especies que las del Golfo de México tal cual ha sido ampliamente documentado.

La primera se constituyó por los arrecifes del Caribe mexicano (excepto los de Isla Cozumel) y 40 especies que comparten en abundancias similares, principalmente hexacorales (42.5 %) y octocorales (32.5 %). Los arrecifes del SAV (excepto Blanca) y los del SAT conformaron el subgrupo SAV-SAT junto a 10 especies compartidas, en su mayoría hexacorales y esponjas. El tercer subgrupo estuvo compuesto por los arrecifes de Campeche (Alacranes y Cayo Arcas) y 11 especies cuya presencia y abundancia es similar en ambos arrecifes, de estas más del 50 % fueron esponjas. El arrecife Blanca conformó el cuarto subgrupo junto a 11 especies que determinan la estructura particular del mismo, cinco de las especies fueron esponjas. El último subgrupo detectado se constituyó por los arrecifes de Isla Cozumel (Chankanaab y Colombia) y 28 especies presentes en abundancias similares en ambos arrecifes, de las cuales el 60 % fueron esponjas.

Tabla 6. Arrecifes presentes en las subredes detectadas mediante el análisis de modularidad.

Subredes	Arrecifes
CARIBE	Xcalak, Chinchorro, Majahual, Akumal
SAV-SAT	Santiaguillo, Blanquilla, Tuxpan, Tanhuijo, Lobos
CAMPECHE	Alacranes, Cayo Arcas
BLANCA	Blanca
COZUMEL	Colombia, Chankanaab

consideraron estructuralmente equivalentes. Los arrecifes que conformaron los grupos Cozumel y SAT tendieron a agruparse en los niveles más altos del dendrograma, esto implica que la similitud estructural entre ellos es menor, en términos de las especies que comparten y su abundancia. En contraste, en los grupos Caribe-Campeche y SAV-Tuxpan los arrecifes tendieron a agruparse en niveles más bajos del dendrograma, lo que significa que la estructura comunitaria de los arrecifes que los conforman es más similar entre sí. Esto podría indicar un patrón de conectividad más estrecho entre los arrecifes del Caribe y Campeche, por un lado, y los del SAV y el arrecife Tuxpan por otro, ya que sus estructuras son más parecidas. En contraste, el patrón de conectividad basado en la equivalencia estructural de los arrecifes de Cozumel y el SAT parece ser más laxo.

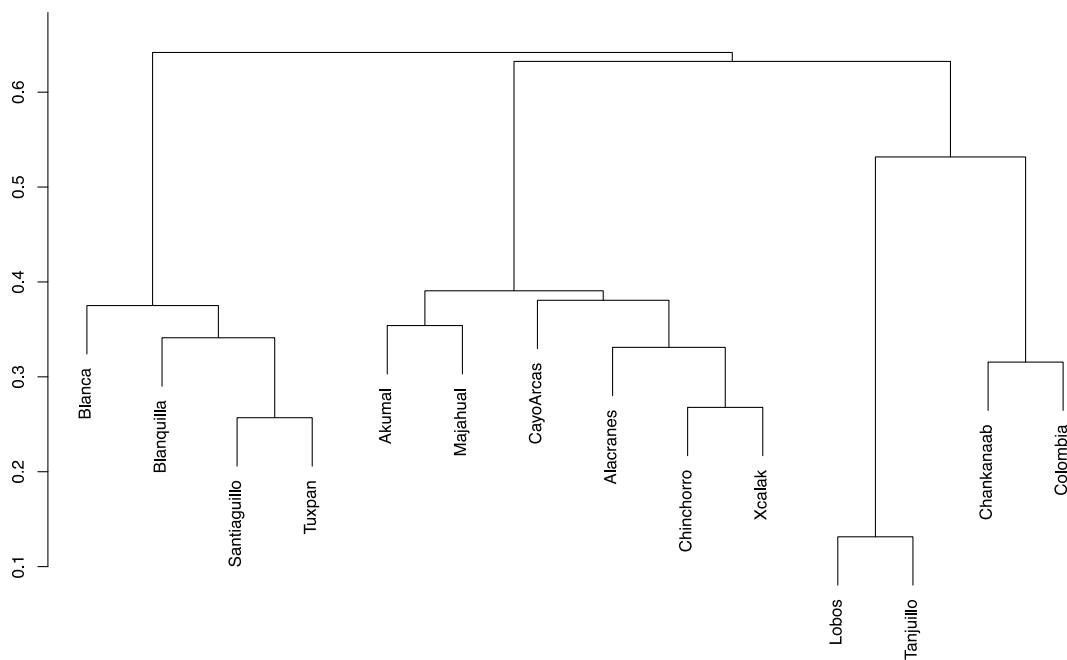


Figura 34. Dendrograma de equivalencia estructural basado en distancias euclidianas con vínculo completo.

Índices de Centralidad. Comunidades detectadas como subredes.

En la subred del CARIBE los arrecifes con mayor índice de grado fueron Majahual y Akumal. Estos arrecifes tienen un mayor número de especies con respecto a Xcalak y Chinchorro. La especie *Halimeda tuna* y el arrecife Akumal fueron los nodos con mayor índice de intermediación. Esto implica que en esta subred son claves en el mantenimiento de la conectividad de la misma ya que esta especie es la que determina la elevada similitud entre arrecifes y el arrecife Akumal los mantiene conectados. Los menores valores de índice de intermediación se reportaron en los arrecifes Xcalak, Chinchorro y Majahual (Tabla 9).

Tabla 7. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Caribe, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

	Grado	Nodos	Intermediación
Majahual	0.79	<i>Halimeda tuna</i>	0.58
Akumal	0.70	Akumal	0.47
Xcalak	0.44	Xcalak	0.38
Chinchorro	0.40	Chinchorro	0.33
<i>Agaricia agaricites</i>	0.09	Majahual	0.33
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.09	<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.04
<i>Antillogorgia bipinnata</i>	0.09	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.04

El arrecife con mayor índice de grado fue Blanquilla, seguido por Tuxpan y Santiaguillo. El género *Cliona* y el arrecife Tanhuijo presentaron menores valores de índice de grado con respecto a esos tres arrecifes. Esto indica que la riqueza fue mayor en arrecifes del SAV con respecto al SAT. Los valores más elevados del índice de intermediación en el subgrupo SAV-SAT correspondieron al arrecife Blanquilla, la especie *Agelas conifera* y el arrecife Tanhuijo (Tabla 10). Esto implica que el arrecife Blanquilla además de ser el de mayor riqueza en el subgrupo probablemente sea el arrecife que une al SAV y al SAT ya que comparte especies con los arrecifes de ambos sistemas. En el caso de la especie de esponja esta es clave en el mantenimiento de la conectividad del subgrupo debido a su presencia en la mayoría de los arrecifes. Los valores del índice de grado (menor) y de

intermediación (mayor) del arrecife Tanhuijo indican que este arrecife es clave en el mantenimiento de la conectividad del SAT (Tabla 10).

Tabla 8. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo SAV-SAT, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

Nodos	Grado	Nodos	Intermediación
Blanquilla	0.64	Blanquilla	0.49
Tuxpan	0.50	<i>Agelas conifera</i>	0.46
Santiaguillo	0.43	Tanhuijo	0.45
Tanhuijo	0.36	<i>Neopetrosia proxima</i>	0.20
<i>Cliona</i>	0.36	Lobos	0.16
<i>Neopetrosia proxima</i>	0.29	<i>Erythropodium caribaeorum</i>	0.13
<i>Erythropodium caribaeorum</i>	0.29	Tuxpan	0.12
<i>Orbicella faveolata</i>	0.29	<i>Cliona</i>	0.04

Los arrecifes Alacranes y Cayo Arcas fueron los nodos con mayor índice de grado, el mismo de hecho. Esto indica que la estructura de ambos arrecifes es muy similar. El arrecife Alacranes fue el nodo con mayor índice de intermediación con respecto al arrecife Cayo Arcas y la especie *Amphimedon compressa*. La implicación de esto es que el arrecife Alacranes comparte mayor cantidad de especies y la especie *A. compressa* es la especie dominante en ambos arrecifes (Tabla 11).

Tabla 9. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Campeche, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

Nodos	Grado	Nodos	Intermediación
Alacranes	0.75	Alacranes	0.76
CayoArcas	0.75	CayoArcas	0.45
<i>Aiolochoiria crassa</i>	0.17	<i>Amphimedon compressa</i>	0.39

El subgrupo 4 está conformado por el arrecife Blanca y las especies presentes en el mismo. El nodo correspondiente al arrecife Blanca es por tanto el de mayor índice de grado e intermediación. Se debe a que está conectado a todas las especies y estas sólo al arrecife. En el caso de la intermediación el valor es de uno ya que sólo hay un arrecife y todas las rutas cortas entre dos especies pasan por el mismo (Tabla 12). Para todas las especies presentes en Blanca es cero porque al haber un único arrecife no existen rutas cortas a ningún otro.

Tabla 10. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Blanca, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

Nodos	Grado	Nodos	Intermediación
Blanca	1	Blanca	1

El arrecife Colombia fue el nodo con mayor índice de grado e intermediación comparado con Chankanaab y las especies de esponja *Agelas* y *Scopalina hispida*, respectivamente. Esto puede interpretarse como una mayor abundancia y riqueza de especies en el arrecife Colombia con respecto a Chankanaab (Tabla 13).

Tabla 11. Valores de los índices de grado e intermediación de los nodos del subgrupo Cozumel, ordenados en forma decreciente. Resaltados los nodos con los mayores valores de ambos índices.

Nodos	Grado	Nodos	Intermediación
--------------	--------------	--------------	-----------------------

Colombia	0.86	Colombia	0.81
Chankanaab	0.41	Chankanaab	0.54
<i>Agelas</i>	0.07	<i>Scopalina hispida</i>	0.42

5. Discusión

5.1 Estructura de la comunidad

5.1.1 Composición y abundancia de especies. Análisis estratificado

Tanto la historia geológica de un área como los factores físicos y biológicos determinan las características ecológicas y la distribución geográfica de los organismos en las zonas arrecifales (Tunnell *et al.*, 2007). Por ello el análisis de la estructura por zonificación puede ser crucial para comprender procesos ecológicos subyacentes y patrones de la estructura comunitaria.

Las diferencias en la estructura de la comunidad entre arrecifes del Caribe mexicano y arrecifes del Golfo de México están dadas principalmente por la contribución de octocorales, hexacorales y macroalgas en el Caribe y de esponjas y hexacorales en el Golfo de México (Figuras 15 y 16).

Una posible causa de estas diferencias es que los arrecifes del Golfo de México (excepto la porción sureste: Banco de Campeche y Yucatán) se desarrollan en un clima caracterizado por una abundante precipitación pluvial y una importante descarga de aguas continentales (Tunnell, 1993). Esto favorece a organismos filtradores de materia orgánica como las esponjas.

Por otro lado, las costas del Caribe mexicano están bañadas por aguas oceánicas de origen tropical-caribeño, se caracterizan por tener gran transparencia y ser altamente dinámicas debido a la influencia de la Corriente de Yucatán. Estas condiciones propician el desarrollo de organismos con requerimientos oligotróficos y de regímenes oceanográficos dinámicos como los octocorales (Chávez & Hidalgo, 1988; Gyory *et al.*, 2008, Marín *et al.*, 2008).

Las macroalgas también constituyen un grupo clave en la diferenciación entre arrecifes del Caribe mexicano y el Golfo de México. En los primeros, la competencia por los recursos alcanza su nivel máximo debido a la estabilidad e idoneidad de las condiciones ambientales (Chávez & Hidalgo, 1988). Por ello, la acción sinérgica de factores externos como la sobrepesca y extinción de herbívoros y la eutrofización y

sedimentación debido al desarrollo costero rompe el equilibrio y favorece el desarrollo de organismos oportunistas como las algas. Estos estresores son los principales responsables del cambio de fase en los arrecifes marginales mexicanos (Arias-González *et al.*, 2011).

Los patrones de la estructura y zonación entre los márgenes a barlovento y sotavento de los arrecifes del Caribe mexicano y el Golfo de México se derivan de la adaptación de las especies a la acción del oleaje, mientras que los patrones observados con relación a la profundidad se reflejan primordialmente por cambios en la intensidad luminosa y la competencia (Chávez *et al.*, 1985; Borges & Chávez, 2007).

En los márgenes hacia barlovento dominan las esponjas incrustantes, macroalgas y hexacorales lo que coincide con lo encontrado por Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez (2003) en arrecifes del Golfo de México y Borges-Souza (2011) en Banco Chinchorro. Por otro lado, en los sitios hacia sotavento dominan especies de hexacorales y esponjas, lo mismo reportó Borges-Souza (2003) en arrecifes del Caribe mexicano y Tunnell *et al.* (2007) en arrecifes del Golfo de México. Esto se debe al efecto del oleaje en los arrecifes orientados hacia barlovento donde las condiciones son más dinámicas con respecto a sotavento. Por lo tanto, las especies de rápido crecimiento y resistentes al embate del oleaje como las macroalgas, esponjas incrustantes y hexacorales ramificados del género *Acropora*, son más exitosas en el margen a barlovento. La diferencia con los grupos que dominan en los sitios orientados hacia sotavento está dada por la composición específica de estos grupos ya que coinciden los hexacorales y esponjas como grupos dominantes, sin embargo, la mayoría de los hexacorales que dominan este margen son colonias masivas, así como las esponjas. Esto se debe al oleaje de baja energía y las altas tasas de sedimentación terrígena que favorecen el desarrollo de formas masivas bien desarrolladas, aunque, las especies presentes varían con la distancia a la costa y los cambios en la tasa de sedimentación asociados a esta (Gutiérrez *et al.*, 1993). Glynn (1976) y Liddell & Ohlhorst (1987) coinciden en que los factores físicos determinan la estructura de la comunidad bentónica de áreas arrecifales poco

profundas. Mientras que en áreas profundas la estructura la determinan los parámetros biológicos, ya que la competencia por alimento y espacio es un factor importante en este tipo de comunidades.

Las esponjas son el grupo cuyo aporte determina la disimilitud entre estratos. La mayoría de las esponjas se encuentran en aguas relativamente someras lo que coincide con lo observado por Zlatarski (2007) en arrecifes del Golfo y por Borges-Souza (2003). Debido a sus hábitos alimentarios filtradores las esponjas funcionan como vínculo entre la productividad de la columna de agua y los productores bentónicos secundarios (Ribes *et al.*, 1998). Los procesos de control de flujos tróficos hacia arriba (ascendentes o “bottom up”) parecen controlar su distribución y abundancia (Lesser, 2006) por lo que en zonas someras de sistemas arrecifales con aportes externos de materia orgánica suelen alcanzar su desarrollo óptimo.

5.1.2 Atributos e indicadores de la estructura de la comunidad

Los patrones son consistencias, como las tendencias repetidas en la riqueza de especies a lo largo de diferentes gradientes ambientales. El reconocimiento de patrones conduce a la formación de hipótesis sobre las causas de estos patrones. Estas hipótesis pueden luego ser probadas haciendo observaciones adicionales o experimentos (Odum, 1960).

Se detectaron patrones decrecientes de la abundancia, la riqueza y la diversidad de especies desde los arrecifes más al sur del Caribe mexicano hacia los arrecifes de Campeche al norte de la península de Yucatán, de estos hacia los arrecifes del SAV en el suroeste del Golfo de México y por último hacia el SAT al norte. Jordán-Dahlgren (2002), Tunnell *et al.* (2007) y Chávez-Hidalgo (2009) reportaron la existencia de estos patrones. En contraste, la dominancia de especies aumenta siguiendo los gradientes geográficos mencionados. Estos gradientes no disminuyeron linealmente, hubo variaciones que podrían indicar que existen arrecifes del Golfo de México, como Blanca, con valores de atributos e indicadores más altos que los esperables, así como arrecifes cuya estructura podría estar degradada por factores diferentes a los físicos y biológicos.

Es muy probable que las variaciones observadas en los atributos e indicadores de la estructura de estos arrecifes sean el resultado de diferentes etapas de desarrollo del propio arrecife, los efectos relativos de las principales fuerzas rectoras, la madurez de la comunidad coralina y la conectividad variable entre arrecifes. Las costas del Caribe mexicano están bañadas por aguas oceánicas de origen tropical-caribeño, se caracterizan por tener gran transparencia y ser altamente dinámicas debido a la influencia de la Corriente de Yucatán. Estas condiciones propician el desarrollo de organismos con requerimientos oligotróficos y de regímenes oceanográficos dinámicos. La competencia por los recursos alcanza su nivel máximo debido a la estabilidad e idoneidad de las condiciones ambientales (Chávez & Hidalgo, 1988). Por ello, la acción sinérgica de factores externos como la sobrepesca y extinción de herbívoros, la eutrofización y sedimentación debido al desarrollo costero provoca cambios en la estructura comunitaria de los arrecifes. Al igual que la mayor parte del Mar Caribe la porción central del Golfo de México se caracteriza por tener aguas oligotróficas transparentes adecuadas para el desarrollo de arrecifes de coral. Sin embargo, los arrecifes del Golfo de México se desarrollan en un clima caracterizado por una abundante precipitación pluvial y una importante descarga de aguas continentales (Tunnell, 1993). La influencia continental debido a la descarga de ríos en el sur del Golfo es reducida en el Banco de Campeche, debido a que la Península de Yucatán es de naturaleza kárstica y no existen escurrimientos superficiales (Merino, 1997).

A pesar de las diferencias climáticas y geológicas entre el Caribe mexicano y el Golfo de México, estas no son las únicas causas que pueden explicar los gradientes decrecientes de organización. Probablemente el intercambio entre estos arrecifes esté limitado. Jordán-Dahlgren (2002) atribuyó estos patrones de disminución de la abundancia, riqueza y diversidad de especies a la influencia directa de las corrientes dominantes en la región y el ambiente que rodea la plataforma yucateca. La emersión de esta península provocó una retención del flujo de productos reproductivos desde el Caribe mexicano hacia el interior de las zonas arrecifales del

Golfo de México. Además, otros autores han demostrado que el transporte de larvas y la conectividad efectiva entre arrecifes cercanos depende de la dinámica de los giros, la advección lateral de las corrientes y del ambiente al que se reclutan los juveniles (Cowen *et al.*, 2000).

5.2 Similitud, Similitud, Equivalencia

Se han definido técnicas estadísticas formales para eliminar la subjetividad de la descripción de la comunidad. Estas técnicas permiten que los datos de los estudios comunitarios se clasifiquen por sí mismos, sin que el investigador introduzca ninguna idea preconcebida sobre qué especies tienden a asociarse entre sí o qué variables ambientales se correlacionan más fuertemente con las distribuciones de las especies. Una de estas técnicas es la clasificación (Clarke & Warwick, 2001).

En el análisis estratificado de similitud por arrecifes y por unidades se observaron entre tres y cinco grupos similares de arrecifes, SAT, SAV, Campeche, Isla Cozumel y Caribe mexicano. La formación de estos grupos refleja, en primera instancia, la cercanía entre arrecifes y por tanto las condiciones locales particulares en cada subregión, además de una conectividad limitada entre subregiones. Jordán-Dahlgren (2002) y Chávez-Hidalgo (2009) obtuvieron grupos similares de arrecifes basados en riqueza de octocorales y hexacorales, así como en distancias entre sitios, días de transporte, entre otras relaciones.

Cabe destacar que los sitios de Campeche se unieron con mayor o menor similitud a los arrecifes del Caribe mexicano, lo que coincide con lo encontrado por Jordán-Dahlgren (2002). Sin embargo, Chávez-Hidalgo (2009) reportó una mayor similitud de los arrecifes de Campeche con los del suroeste del Golfo de México (SAV y SAT). Es posible que al tener en cuenta diferentes grupos taxonómicos la diferenciación de los arrecifes de Campeche con respecto al resto sea variable en dependencia de la capacidad de dispersión y colonización de las especies de un grupo u otro. Además, su posición intermedia entre los arrecifes del Caribe mexicano y los del suroeste del Golfo y los patrones de circulación oceánica regionales los hacen zonas de transición lo que podría verse reflejado en la estructura de la comunidad.

Por ello, en dependencia de qué grupo taxonómico, zona o estrato del arrecife se analice, la técnica de clasificación empleada o el tipo de datos analizados estos arrecifes podrían agruparse con el Caribe o el suroeste del Golfo ya que la estructura de su comunidad tiene características de ambas subregiones.

Los valores de similitud de los grupos detectados mediante los análisis de clasificación (similitud) por arrecifes y por unidades fueron altos sólo en el estrato somero (de acuerdo con la clasificación de la Tabla 3). La similitud estructural entre sitios profundos, incluso entre aquellos más cercanos es baja (< 40 %) por lo que no se puede hablar de conectividad basada en la abundancia y riqueza de especies en el estrato profundo.

Esto podría deberse a que la intensa competencia por espacio y alimento en este estrato, con respecto al somero, determina menores abundancias de las especies exitosas en la colonización del mismo. Esta menor abundancia de organismos se traduce en una menor abundancia de productos reproductivos y por lo tanto en una probabilidad menor de éxito en la colonización de otros arrecifes, lo que se refleja en estructuras diferentes entre el mismo estrato de diferentes arrecifes. Este patrón ha sido descrito antes para especies que presentan una amplia distribución entre zonas y hábitats, mientras que otras están restringidas a determinadas localidades y está usualmente relacionado con la densidad, de manera que las especies comunes tienden a estar distribuidas más ampliamente que las especies raras (González-Gándara, 2001).

Las condiciones locales particulares de una subregión pueden determinar la separación entre los grupos. Sin embargo, es poco probable entre grupos como Caribe mexicano y Cozumel o SAV y SAT, ya que estas zonas tienen condiciones ambientales y hábitats muy parecidos (Jordán-Dahlgren, 2002). Esta podría ser una explicación plausible si se compararan los arrecifes caribeños con lo del SAV o SAT. Aún entre grupos cercanos con similitud de hábitat se observaron diferencias en la composición, riqueza y diversidad de especies, lo que indica que otros factores determinan esas diferencias. Ya que los factores locales no explican totalmente los

patrones de clasificación y los gradientes decrecientes de los atributos e indicadores de la comunidad, se tuvieron en cuenta factores regionales tales como disponibilidad de larvas funcionales, circulación oceánica y conectividad para intentar explicarlos (Roughgarden *et al.*, 1987; Jordán-Dahlgren, 2002).

Aunque se reconoce la importancia particular de la reproducción sexual en el mantenimiento de las poblaciones de hexacorales y octocorales, y en menor medida de esponjas, la longevidad de las larvas de estos organismos es de alrededor de 35 días (Lasker & Kim, 1996; Lugo-Fernandez *et al.*, 2001; Boza-Abarca *et al.*, 2008; Ospina-Guerrero *et al.*, 2008). Además, Black (1993) y Jordán-Dahlgren (2002) señalan que la retención local de larvas de coral en un arrecife puede ser alta y, por lo tanto, la dispersión efectiva entre arrecifes puede ser menos exitosa de lo que se pensaba para este modo de reproducción.

La disponibilidad de larvas funcionales que lleguen a otros arrecifes está limitada por la dispersión efectiva a larga distancia, la cual depende de las características de la larva y de la conectividad marina efectiva de los sistemas de arrecifes involucrados. Incluso para flujos de corriente claramente unidireccionales, como en el Caribe, la conectividad larvaria efectiva dirigida por el flujo de la corriente depende en gran medida de la dinámica de los giros y la advección lateral (Cowen *et al.*, 2000). Cowen *et al.* (2000) sugieren que el transporte de larvas de peces por corrientes de agua superficiales entre arrecifes separados por 100 km puede no ser tan exitoso como se pensaba (Roberts, 1997), debido a que la turbulencia horizontal del agua resulta en un mayor tiempo para las larvas en la columna de agua, y por lo tanto aumenta la mortalidad larvaria en aguas abiertas.

El desove de los hexacorales en el Golfo de México ocurre durante los primeros 10 días después de la luna llena de agosto, pero, para algunas especies como *Diploria labyrinthiformis* el desove puede comenzar desde mayo y acabar hasta octubre (Lugo-Fernandez *et al.*, 2001; Chacon-Gomez *et al.*, 2013). El desove de octocorales ocurre durante la temporada de lluvias de junio a agosto (Jordán-Dahlgren, 2002) y el de las esponjas (*Demospongiae*) principalmente en agosto. En

general, los eventos de desoves de estos grupos de especies están relativamente circunscritos a la temporada lluviosa y los días posteriores a la luna llena de agosto (junio-agosto). Por tanto, la circulación oceánica en este período y entre uno o dos meses más (longevidad larval de estos grupos) determinará en gran medida la dispersión efectiva de estas especies.

La interpretación del análisis de similitud de las unidades someras y cómo se agrupan siguiendo el gradiente geográfico sur-norte, este-oeste permitió determinar rutas de conectividad. Estas rutas indican que partiendo del sur la conectividad entre los arrecifes del Caribe mexicano se mantiene relativamente hacia el norte, pero, se rompe entre estos y los arrecifes de Isla Cozumel. La conectividad es media hacia el oeste entre el Caribe y los arrecifes de Campeche. Parece haber una conectividad baja entre los arrecifes de Campeche y los del suroeste del Golfo siguiendo hacia el oeste. Otra vez de sur a norte la conectividad entre el SAT y el SAV parece ser alta.

Jordán-Dahlgren (2002) encontró mayores restricciones en la conectividad basada en la riqueza y abundancia de octocorales, en particular de los arrecifes del Caribe a los de Campeche, de Campeche al suroeste del Golfo (SAV, SAT) y en menor medida entre los arrecifes del SAV y del SAT. Sin embargo, Chávez-Hidalgo (2009) reportó conectividad entre los arrecifes del Caribe mexicano y los del SAV basado en la abundancia de hexacorales y peces, así como entre los arrecifes caribeños. Esta diferencia en las posibles rutas de conectividad basada en la abundancia de diferentes grupos de especies podría deberse a dos cosas, una dispersión más limitada de los octocorales con respecto a otros grupos y que Chávez-Hidalgo (2009) trabajó con varios datos de presencia-ausencia, lo que reduce la resolución del análisis y puede que enmascare patrones más estrechos de conectividad basada en la estructura comunitaria.

Los patrones de conectividad identificados a partir de la similitud de unidades de arrecifes pueden ser explicados complementariamente con base en el análisis de

equivalencia estructural, de índices de centralidad y los patrones de circulación regionales. Las características oceanográficas físicas (como remolinos y giros, o sistemas de corrientes predominantes) pueden funcionar como fuerzas que promueven la dispersión larvaria o como barreras que mejoran la retención larvaria (Levin, 2006; D'Alessandro *et al.*, 2007; Houde, 2008).

La conectividad, basada en la estructura, de los arrecifes del Caribe, excepto los de isla Cozumel, podría ser el resultado de la alta conectividad entre estos sistemas debido a la circulación de la corriente de Yucatán por todos estos sistemas conectándolos. El remolino de mesoescala o “Eddy” de Cozumel (Carrillo *et al.*, 2017) situado al sureste de la Isla podría ser la razón por la cual estos arrecifes se encuentran relativamente aislados del resto. Ya que las corrientes dominantes, en este caso la de Yucatán son muy variables en el espacio y el tiempo debido al paso frecuente de los remolinos de mesoescala (Oey *et al.*, 2003; Centurioni & Niiler, 2003; Ezer *et al.*, 2005). El remolino de Cozumel desvía la dirección de la corriente de Yucatán al sureste de la Isla lo que disminuye la influencia de esta corriente sobre estos arrecifes.

Los arrecifes del Caribe y los de Campeche tienen una conectividad media, lo cual es consistente con la interpretación de los elevados valores de índices de centralidad que alcanzaron estos arrecifes, que indica que comparten la mayoría de las especies en abundancias similares entre ellos y con el resto de los arrecifes de la región. En particular el arrecife Alacranes tuvo el mayor valor del índice de intermediación, lo que significa que es clave en el mantenimiento de la conectividad entre el Caribe mexicano y el Golfo de México, ya que su estructura es la consensada entre ambas subregiones, está determinada por la presencia de especies típicas del Caribe y típicas del Golfo. El análisis de equivalencia estructural también agrupa a estos arrecifes como unidades estructuralmente equivalentes, lo que refuerza su conectividad.

La similitud fue alta entre los arrecifes de Campeche, lo que implica una elevada conectividad entre los pocos arrecifes dispersos de la zona. Esto coincide con lo reportado por Jordán-Dahlgren (2002), el cual sugiere que existe una conectividad efectiva entre arrecifes ya que el patrón de circulación en la plataforma yucateca refleja la dirección e intensidad del viento que se fuerza sobre las aguas superficiales durante el verano (Vidal *et al.*, 1994). Las observaciones aisladas por medio de tarjetas de deriva indican un flujo de agua hacia el oeste y hacia el sur sobre la plataforma de Campeche, hasta Cayo Arcas (Rezak *et al.*, 1985).

Los arrecifes del banco de Campeche y los arrecifes del suroeste del Golfo de México están poco conectados. Jordán-Dahlgren (2002) reportó patrones de conectividad alta entre arrecifes del SAV y el SAT, lo que coincidió con lo encontrado en este trabajo. Las corrientes dominantes en el Golfo de México son altamente dependientes de la dirección del viento. Durante los meses más fríos (enero, febrero, noviembre y diciembre) la circulación en el Golfo de México permite una conexión directa entre todas las áreas de arrecifes de la región. La ruta que conecta esos sistemas de arrecifes se interrumpe durante la temporada de invierno entre noviembre y diciembre. Esto debería sugerir que las rutas estacionales (de invierno) entre los sistemas de arrecifes de coral del norte y del sur del Golfo podrían ser esporádicas y muy dependientes de la ubicación de los giros ubicados entre 26 y 28 ° N. En contraste, las vías de conectividad observadas entre junio y septiembre en el sistema de arrecifes del sur son independientes de la posición de los giros. Durante los meses de verano y otoño, de junio a septiembre, se observa otra vez una conexión entre todos los sistemas de arrecifes de coral del Golfo de México. La trayectoria comienza en los arrecifes de Campeche hacia el Flower Garden Reef System, pasando por el Sistema arrecifal de los Tuxtlas, el SAV y el SAT.

5.3 Modularidad

El elevado valor de modularidad encontrado probablemente indique que las condiciones ambientales en cada subregión, además de una baja conectividad entre

las mismas, determinen estructuras comunitarias particulares debido al éxito de ciertas especies.

El resultado de este análisis coincidió en parte con los resultados de los análisis de similitud y equivalencia estructural. Se mantienen los grupos de arrecifes del Caribe, Cozumel y se fusionaron los sistemas arrecifales del suroeste del Golfo (SAV y SAT). La diferencia más notable entre este análisis y el resto fue la separación del arrecife Blanca como una unidad estructural. Aunque es difícil determinar la causa exacta de esto las diferencias en la formación de grupos con respecto al resto de análisis de clasificación podrían deberse a que las comunidades en los grafos están relacionadas, explícita o implícitamente, con el concepto de densidad de conexiones (dentro o fuera de la comunidad) (Fortunato, 2010). Por tanto, las subredes detectadas reflejan completamente la influencia simultánea de múltiples nodos en la conformación de la conectividad dentro y entre módulos.

El arrecife Blanca presentó valores altos de abundancia, riqueza y diversidad, y valores bajos de dominancia comparado con el resto de arrecifes del suroeste del Golfo de México, e incluso con arrecifes de Campeche y el Caribe. En los análisis de dendrogramas, tanto de similitud como equivalencia regular este arrecife era el de menor similitud dentro del grupo del SAV. Probablemente la abundancia de las especies presentes en el mismo determine una estructura comunitaria tan particular como la de cualquier otro grupo de arrecifes, tal cual lo refleja el análisis, debido a que en este análisis no se usan distancias ni similitudes para hacer la aglomeración jerárquica de los sitios sino que se basa en el tipo conexiones entre arrecife-especie y los pesos de estas conexiones (abundancia). Si se tiene en cuenta que estos grupos comparten entre sí muy pocas especies y por tanto las especies dentro de los grupos se encuentran en muy pocos arrecifes fuera de los que forman el subgrupo, estos podrían considerarse unidades estructurales únicas y muy probablemente aisladas entre sí.

El aislamiento de Cozumel ya fue explicado, así como la conectividad dentro del Caribe y del Golfo, en este último la variabilidad estacional de los patrones de

circulación explicaría un aislamiento relativo de los arrecifes de Campeche, ya que sólo están conectados con los del suroeste un par de meses. Jordán-Dahlgren encontró un patrón parecido de conectividad restringida entre los arrecifes del Caribe y los de Campeche. Esto podría deberse a que varias observaciones de boyas de deriva con seguimiento por satélite lanzadas en el Caribe, han demostrado que las aguas que pasan a través del estrecho de Yucatán entran en la corriente de lazo o se dirigen hacia el Estrecho de Florida (Molinari *et al.*, 1981), rara vez hacia el Golfo de México, excepto en los eddies estacionales que forma la corriente de lazo. En otras ocasiones las boyas a lo largo de la región occidental del canal de Yucatán terminaron en el oeste y este de Florida antes que en el suroeste del Golfo de México (Kinder, 1983). Otro factor que puede contribuir a la ruptura relativa en la conectividad entre los arrecifes del Caribe y Campeche es el afloramiento en el borde noreste de la Península de Yucatán, este restringe el flujo de las aguas del Caribe a una capa superficial delgada (Merino, 1997). La intensidad del afloramiento varía a lo largo del año y puede dificultar la conectividad ecológica entre el estrecho de Yucatán y el Banco de Campeche.

5.4 Centralidad en subredes

En la subred del CARIBE los arrecifes Majahual y Akumal tienen un mayor número de especies con respecto a Xcalak y Chinchorro. La especie *Halimeda tuna* y el arrecife Akumal fueron los nodos con mayor índice de intermediación. Esto implica que en esta subred son claves en el mantenimiento de la conectividad, ya que esta especie es la que determina la elevada similitud entre arrecifes, y el arrecife Akumal los mantiene conectados.

En la subred SAV-SAT la riqueza fue mayor en arrecifes del SAV con respecto al SAT. Los valores más elevados del índice de intermediación correspondieron al arrecife Blanquilla, la especie *Agelas conifera* y el arrecife Tanhuijo. Esto implica que el arrecife Blanquilla además de ser el de mayor riqueza en la subred probablemente sea el arrecife que une al SAV y al SAT ya que comparte especies

con los arrecifes de ambos sistemas. En el caso de la especie de esponja esta es clave en el mantenimiento de la conectividad de la subred debido a su presencia en la mayoría de los arrecifes. Los valores del índice de grado (menor) y de intermediación (mayor) del arrecife Tanhuijo indican que este arrecife es clave en el mantenimiento de la conectividad del SAT.

6. Conclusiones

Los resultados evidencian diferencias en la estructura de la comunidad entre zonas de orientación y estratos de profundidad de los arrecifes del Caribe mexicano y el Golfo de México. Estas diferencias están determinadas fundamentalmente por las características ambientales que influyen en ellos, tales como acción del olaje, la intensidad luminosa y la competencia entre especies.

Se identificaron patrones decrecientes de abundancia, riqueza y diversidad de especies desde ambas zonas y estratos de profundidad de los arrecifes del Caribe mexicano hacia los del Golfo de México, siguiendo gradientes geográficos sur-norte y este-oeste que coinciden con los patrones generales de circulación oceánica en la región y los patrones de disminución de la complejidad en la región.

La similitud estructural de los arrecifes de la región no es homogénea, sino que se detectaron subgrupos de arrecifes con estructuras comunitarias particulares, los cuales coinciden con subregiones bien definidas de sistemas arrecifales: Caribe mexicano, Cozumel, Campeche, SAV y SAT.

Los patrones de similitud interpretables se detectaron en el estrato somero de los arrecifes. Se definieron rutas de conectividad más o menos estrechas entre subregiones. Estas rutas indican que partiendo del sur la conectividad entre los arrecifes del Caribe mexicano se mantiene relativamente hacia el norte, pero, se interrumpe entre estos y los arrecifes de Isla Cozumel. La conectividad es media hacia el oeste entre el Caribe y los arrecifes de Campeche. Parece haber una conectividad baja entre los arrecifes de Campeche y los del suroeste del Golfo siguiendo hacia el oeste. Otra vez de sur a norte la conectividad entre el SAT y el SAV parece ser alta.

7. Referencias bibliográficas

- Alcolado, P. M., García-Parrado, P., & Hernández-Muñoz, D. 2012. Estructura y composición de las comunidades de gorgonias de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba: conectividad y factores determinantes.
- Ardisson, P. L., May-Kú, M. A., Herrera-Dorantes, M. T., & Arellano-Guillermo, A. 2011. El sistema arrecifal mesoamericano-México: consideraciones para su designación como zona marítima especialmente sensible. *Hidrobiológica*, 21(3), 261-280.
- Arias-González, J. E., Núñez-Lara, E., Rodríguez-Zaragoza, F. A., & Legendre, P. 2011. Reefscape proxies for the conservation of Caribbean coral reef biodiversity. *Ciencias Marinas*, 37(1), 87-96.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems* (No. Sirsi) i9781405111171).
- Black K.P. 1993. The relative importance of local retention and inter-reef dispersal of neutrally buoyant material on coral reefs. *Coral Reefs*. 12: 43-53.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Freeman, L. C. 1999. UCINET 6.0 Version 1.00. *Natick: Analytic Technologies*.
- Borges-Souza J.M. 2003. *Estructura y composición de la comunidad bentónica de los arrecifes de Quintana Roo, México*. Tesis de Maestría en Manejo de Recursos marinos. CICIMAR-IPN. La Paz B.C.S., México. 120 p.
- Borges-Souza, J.M., & Chávez, E.A. (2007) Patterns of the Benthic Community Structure in Coral Reefs of the North Western Caribbean. 59th Gulf and Caribbean Fisheries Institute. p.349-358.

- Borges Souza, J. M. 2011. *Patrones estructurales de la comunidad bentónica arrecifal de Banco Chinchorro, México* (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Botello, A.V., J. Rendón von Osten, G. Gold-Bouchot y C. Agraz-Hernández. 2005. Golfo de México, Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias. 2da Edición. Univ. Autón. de Campeche, Univ. Nal. Autón. de México, Instituto Nacional de Ecología. 696 p.
- Boza-Abarca, J., Calvo-Vargas, E., Solis-Ortiz, N., & Komen, H. 2008. Induced spawning and larval rearing of spotted rose snapper, *Lutjanus guttatus*, at the Marine Biology Station, Puntarenas, Costa Rica. *Ciencias Marinas*, 34(2), 239-252.
- Carrillo, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Vásquez-Yeomans, L., Sosa-Cordero, F., Malca, E., Smith R. H. & Gerard, T. 2017. Linking oceanographic processes and marine resources in the western Caribbean Sea Large Marine Ecosystem Subarea. *Environmental development*, 22, 84-96.
- Centurioni, L. R., & Niiler, P. P. (2003). On the surface currents of the Caribbean Sea. *Geophysical Research Letters*, 30(6).
- Chacon-Gomez, I.C., Salas-Monreal, D., Riveron-Enzastiga, M.L., 2013. Current pattern and coral larval dispersion in a tropical coral reef system. *Cont. Shelf Res.* 68, 23–32.
- Chávez E. & E. Hidalgo. 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *An.Inst.Cienc. del Mar y Limnol.* UNAM 15(1):167-176.
- Chávez E.A., J.W. Tunnell Jr. & K. Withers. 2007. Reef Zonation and Ecology: Veracruz Shelf and Campeche Bank. Cap. 5. Pp. 41-67. *In: Tunnell Jr. J.W., E.A. Chávez & K. Withers (Ed.). Coral Reef of the Southern Gulf of Mexico.* Texas A&M University Press College Station. 194 p.

- Chávez-Hidalgo, A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del golfo de México y Caribe mexicano (Tesis de maestría). *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Ciudad de México.*
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. 2001. Change in marine communities. *An approach to statistical analysis and interpretation.*
- Ribes, M., Coma, R., & Gili, J. M. (1998). Seasonal variation of in situ feeding rates by the temperate ascidian *Halocynthia papillosa*. *Marine Ecology Progress Series, 175*, 201-213.
- CONANP. 2004. Programa de Manejo Parque Nacional, Arrecifes de Xcalak. *Diario Oficial de La Federación.*
- CONANP. 2014. Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. *Diario Oficial de La Federación.*
- CONANP. 2017. Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. *Diario Oficial de La Federación.*
- Cowen R. K., C.B. Paris y A. Srinivasan. 2006. Scalling of connectivity in marine populations. *Science* 27 Jan 2006: Vol. 311, Issue 5760, pp. 522-527.
- Cowen R.K., K.M.M. Lwiza, S. Sponaugle, C.B. Paris & D.B. Olson. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287:857-859
- Cróquer, A., & Villamizar, E., 1998. Las variaciones de la pendiente topográfica, un factor a considerar en la evaluación de la estructura de una comunidad arrecifal. *Revista de biología tropical*, 29-40.
- D'Alessandro, E., Sponaugle, S., Lee, T.N., 2007. Patterns and processes of larval fish supply to the coral reefs of the upper Florida keys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 331, 85–100.

- Dumas, P., Bertaud, A., Peignon, C., Léopold, M., & Pelletier, D. 2009. A "quick and clean" photographic method for the description of coral reef habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368, 161-168.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558–567.
- Dyer R. J. & J. D. Nason. 2004. Population Graphs: the graph theoretic shape of genetic structure. *Mol. Ecol.* 13, 1713.
- Ezer, T., Thattai, D. V., Kjerfve, B., & Heyman, W. D. 2005. On the variability of the flow along the Meso-American Barrier Reef system: a numerical model study of the influence of the Caribbean current and eddies. *Ocean Dynamics*, 55(5-6), 458-475.
- Ferré-D'amare, A.R. 1985. Coral reefs of the Mexican Atlantic: a review. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr. Tahiti.* 6:349-354.
- Fortunato, S. 2010. Community detection in graphs. *Physics reports*, 486(3-5), 75-174.
- Garcillán, P. P. & Ezcurra, E. 2003. Biogeographic regions and β -diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *J. Veg. Sci.* 14: 859-868.
- Garduño-Andrade M. 1988. *Distribución de la ictiofauna asociada a los arrecifes del Caribe mexicano*. Tesis de Maestría en Biología marina. CINVESTAV-IPN. Unidad Mérida Yucatán, México. 59 p.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M. J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101: 7651-7656.
- Glynn, P. W. 1973. Aspects of the ecology of coral reefs in the western Atlantic region. In *Biology and Geology of Coral Reefs*, ed. O. A. Jones and R. Endean, 271-324. New York: Academic Press.

- Glynn, P. 1976. Some Physical and Biological Determinants of Coral Community Structure in the Eastern Pacific. *Ecol. Monogr.* 46:431-456.
- González-Gándara C. 2001. *Las comunidades de peces del Arrecife Alacranes, Yucatán, México: Variación espacio-temporales*. Tesis Doctoral en Ciencias Marinas. CINVESTAV-IPN. 192 p.
- González M.A., E.A. Chávez, G. De la Cruz & D. Torruco. 1991. Distribution patterns of gastropods and bivalves at the Yucatan Peninsula, Mexico. *Ciencias Marinas*. 17 (3): 147-172.
- Gutiérrez, D., C. García-Sáez, M. Lara, y C. Padilla. 1993. Comparación de arrecifes coralinos: Veracruz y Quintana Roo. In *Biodiversidad Marina y Costera de México*, ed. S. 1. Salazar-Vallejo and N. E. González, 787-806. México, D.F.: Comisión Nacional para la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo.
- Gyory J., A.J. Mariano & E.H. Ryan. 2008. Ocean Surface Currents. <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu>.
- Hernández-Landa R.C. 2004. *Variación espacial de la cobertura de corales escleractinios y descripción de condición arrecifal a lo largo del Caribe mexicano y un arrecife del Banco de Campeche*. Tesis de Maestría en Biología Marina. CINVESTAV-IPN. Unidad Mérida Yucatán, México. 102 p.
- Horta-Puga G. & Carricart-Ganivet J.P. 1993. Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México. Pp. 64-78. In: Salazar-Vallejo S.I. & N.E. González (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México. 865 p.
- Houde, E.D., 2008. Emerging from Hjort's shadow. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 41, 53–70.

- Humman P. & Deloach, N. 2002. Reef Creature Identification. Florida Caribbean Bahamas. Paramount Miller Graphics, Inc. p.320.
- INE-SEMARNAP (México). 2000. *Programa de manejo Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro, México*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP.
- Jones, A. O. & R. Endean. 1977. Biology and Geology of Coral Reef. Vol. IV. Geology 2. Academic Press. USA. p.377.
- Jordán, E. 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol*, 195-208.
- Jordán, E. D. 1993. "El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano", en *Rev Soc Mex Hist Nat*, 1993, XLIV, 157-175.
- Jordán-Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: Evidence of sporadic ecological connectivity. *Coral Reefs* 21:205-15.
- Jordán, E., Merino, M., Moreno, O., & Martin, E. 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Procc. 4th International Coral Reef Symposium*, 2, 303-308.
- Jordán-Dahlgren, E., & R. E. Rodríguez- Martínez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. In *Latin American Coral Reefs*, ed. J. Cortés, 131-58. Amsterdam: Elsevier Science.
- Jørgensen, S. E. (Ed.). 2009. *Ecosystem ecology*. Academic press.
- Kinder, T. H. 1983. Shallow currents in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico as observed with satellite-tracked drifters. *Bulletin of Marine Science*, 33(2), 239-246.
- Knowlton N. 1992. Thresholds and multiple stable states in coral-reef community dynamics. *Am Zool* 32:674–682.

- Kohler, K.E. & S.M. Gill. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences*, Vol. 32, No. 9, pp. 1259-1269.
- Lara, M., C. Padilla, C. García, and J. J. Espejel. 1992. Coral reefs of Veracruz Mexico, 1: Zonation and community. In Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium (22-26 June 1992, Mangilao, Guam), ed. R. H. Richmond, 1535-44. Mangilao: University of Guam Press.
- Lasker H. R., Kim K. 1996. Larval development and settlement behavior of the gorgonian coral *Plexaura kuna*. *J exp mar Biol Ecol* 207: 161-175.
- Lesser, M. P. 2006. Oxidative stress in marine environments: biochemistry and physiological ecology. *Annu. Rev. Physiol.*, 68, 253-278.
- Levin, L.A., 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integr. Comp. Biol.* 46 (3), 282–297.
- Liddell W.D., Ohlhorst S. 1987. Patterns of community structure, north Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 40(2): 311-329.
- Logan, B.W. 1969. Coral reefs and banks, Yucatán shelf, Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem.* 11: 129-198.
- Lorraine F. & White H. 1971. Structural Equivalence of Individuals in Social Networks. *Journal of Mathematical Sociology.* 1:49-80
- Lugo-Fernandez, A., Deslarzes, K.J.P., Price, J.M., Boland, G.S., Morin, M.V., 2001. Inferring probable dispersal of Flower Garden Banks coral larvae (Gulf of Mexico) using observed and simulated drifter trajectories. *Cont. Shelf Res.* 21, 47–67.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega S.A. Barcelona, España.

- Marín M., J. Candela, J. Sheinbaum, J. Ochoa, & A. Badan. 2008. On the near surface momentum balance in the Yucatan Channel. *Geofísica Internacional*. 47(1):57-75.
- Mcfield M.D., P Hallock & W.C. Jaap. (2001). Multivariate Analysis of Reef Community Structure in the Belize Barrier Reef Complex. *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 745-758.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine systems*, 13(1-4), 101-121.
- Molinari, R. L., Spillane, M., Brooks, I., Atwood, D., & Duckett, C. 1981. Surface currents in the Caribbean Sea as deduced from Lagrangian observations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 86(C7), 6537-6542.
- Monreal-Gómez M.A. & D.A. Salas de León. 1990. Simulación de la circulación de la Bahía de Campeche. Unión Geofísica Mexicana. México, D.F. *Geofísica Internacional*, 29:101-111.
- Monreal-Gómez M.A., D.A. Salas de León, A.R. Padilla-Pilotze & M.A. Alatorre-Mendieta. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la Bahía de Campeche, México. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada B. C. *Ciencias Marinas*, 18:115-133.
- Morelock, J., & K. J. Koenig. 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *Journal of Sedimentary Petrology* 37 (4):1001-1005.
- Moreno, C. E. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad* (No. Sirsi) i9789688345436). Universidad Veracruzana.
- Muñoz-Chagín, R. F. & G. de la Cruz-Agüero. 1993. Corales del Arrecife de Akumal, Quintana Roo. pp. 761-771. In: Biodiversidad Marina y Costera de México.

- S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.) Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México, 865 pp.
- Nekola, J. C. & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*. 26: 867-878.
- Newman M. E. J. 2005. A measure of betweenness centrality based on random walks. *Social Networks*. 11 (1): 1- 37.
- Newman, M. E. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 103(23), 8577-8582.
- Newman, M. E., & Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical review E*, 69(2), 026113.
- Núñez-Lara, E., and J. E. Arias-González, E. 1998. The relationship between reef fish structure and environmental variables in the Southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* 53 (A): 209-21.
- Odum, E. P. 1959. *Fundamentals of ecology*. WB Saunders company.
- Odum, E. 1963. *Ecology*. Holt, Rinehart & Winston. New York.
- Odum, H. T., Cantlon, J. E. & Kornicker, L. S. 1960. An organization hierarchy postulate for the interpretation of species individual's distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index. *Ecology*, 41:395-399.
- Oey, L. Y., Lee, H. C., & Schmitz, W. J. (2003). Effects of winds and Caribbean eddies on the frequency of Loop Current eddy shedding: A numerical model study. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C10).
- Ospina-Guerrero, S. P., Landinez-García, R. M., Rodríguez-Castro, D. J., Arango, R., & Márquez, E. 2008. Genetic connectivity of *Stegastes partitus* in the

- South Caribbean evidenced by microsatellite analysis. *Ciencias Marinas*, 1(1), 155-163.
- Padilla & Sánchez, R. J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 59(1), 19-42.
- Pandolfi, J. M., & Jeremy, J. B. 2006. Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecology Letters*, 9, 818-826.
- Rezak, R., Bright, T. J., & McGrail, D. W. (1985). *Reefs and banks of the northwestern Gulf of Mexico: their geological, biological, and physical dynamics*. Wiley.
- Rivas-Solis W.R. 1990. *Estructura de la comunidad bentónica de la parte sur del arrecife Alacranes, Yucatán, México*. Tesis de Maestría en Biología marina. CINVESTAV-IPN. Unidad Mérida Yucatán, México. 39 p.
- Roughgarden J, Gaines SD, Pacala S. W. 1987. Supply side ecology: the role of physical transport processes. In: Gee JHR, Giller PS (eds) *Organization of communities past and present*. Blackwell Scientific Press, Boston, pp 491–518.
- Sale P. F. 1977. Maintenance of high diversity in coral-reef fish communities. *Am Nat* 111:337–359.
- Sanders, H. L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay III. The structure of the soft-bottom community. *Limnology and Oceanography*, 5(2), 138-153.
- San Vicente, M. G., & Valencia, P. J. L. 2006. Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de geografía*, (16), 35-54.
- Soininen J., R. McDonald y H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3 12, 2007.

- Solé, R.V. & J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of Royal Society B* 268: 2039–2045.
- Steinitz O., J. Heller, A. Tsoar, D. Rotem & R. Kadmon. 2006. Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*. 33:1044-1054.
- Sullivan, K. M. & M. Chiappone. 1992. A Comparison of Belt Quadrant and Species Presence/Absence Sampling of Stony Coral (Scleractinia and Milleporina) and Sponge for Evaluating Species Patterning on Patch Reefs of the Central Bahamas. *Bulletin of Marine Science*. 50(3): 464-488.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571-573.
- Tobler, W. R. 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic geography*, 46(sup1), 234-240.
- Tunnell, J. W. Jr. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. *In Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium* (Townsville, Australia, 8th-12th August 1988).
- Tunnell, J. W., Jr. 1993. Natural versus human impacts to Southern Gulf of Mexico coral reef resources. Pp. 300-306 in R. H. Richmond (ed.), *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, Guam, Volume 1.
- Tunnell Jr. J.W., E.A. Chávez & K. Withers 2007. *Coral Reef of the Southern Gulf of Mexico*. Texas A&M University Press College Station. 194 p.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299(5604), 241-244.
- Vargas-Hernández J.M., A. Hernández-Gutiérrez & L.F. Carrera-Parra. 1993. Sistema Arrecifal Veracruzano. Pp. 559-575 *In: Salazar-Vallejo S.I. y N.E.*

González (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México. 865 p.

Vegas, V.M. 1980. Introducción a la Ecología del Bentos Marino. Monografía 9. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. URUGUAY. 98pp.

Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World* (No. C/593.6 V4).

Vidal, V.M.V., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza, and J.M. Pérez-Molero. 1994. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 99(C4):7571-7597.

Wasserman, S., & Faust, K. 1994. *Social network analysis: Methods and applications* (Vol. 8). Cambridge university press.

Whithers K. & J. W. Tunnell. 2007. Reefs biodiversity. Pp. 101-128. *In: Tunell Jr. J.W., E.A. Chávez & K. Withers (eds.). Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*. Texas A&M University Press, College Station. 194 p.

Williams R. J., E. L. Berlow, J. A. Dunne, A-L. Barabasi y N. D. Martínez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 12913-12916.

World Register of Marine Species (WoRMS). 2019. <http://www.marinespecies.org>

Zlatarski, V. N. 2007. Scleractinians of Yucatán Peninsula, Mexico: results of 1983-1984 investigation. *CICIMAR Océánides*. 22(1,2): 45-116.

Anexo 2. Atributos de la comunidad e indicadores ecológicos.

Barlovento Profundo	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Xcalak	18	144	2.06	0.18	0.71
Chinchorro	50	1064	3.19	0.06	0.82
Majahual	11	61	1.77	0.23	0.74
Chemuyil	50	676	3.04	0.10	0.78
Akumal	21	117	2.70	0.08	0.89
CayoArcas	32	353	2.56	0.13	0.74
Tuxpan	6	16	1.63	0.17	0.91
Lobos	4	7	1.28	0.19	0.92

Barlovento Somero	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Xcalak	26	174	2.69	0.11	0.83
Chinchorro	20	73	2.58	0.09	0.86
Majahual	64	1185	3.44	0.05	0.83
Akumal	47	509	3.26	0.05	0.85
CayoArcas	26	155	2.24	0.19	0.69
Santiaguillo	14	286	1.44	0.36	0.54
Blanca	26	223	2.43	0.15	0.75
Blanquilla	17	127	1.93	0.26	0.68
Tuxpan	7	69	1.55	0.23	0.80
Tanhuijo	8	21	1.89	0.14	0.91
Lobos	3	7	0.96	0.33	0.87

Sotavento Profundo	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Chinchorro	31	199	2.65	0.11	0.77
Palancar	54	1168	3.32	0.05	0.83
Chankanaab	35	149	3.19	0.05	0.90
CayoArcas	19	126	2.13	0.16	0.72
Santiaguillo	10	180	1.34	0.40	0.58
Blanca	21	153	2.13	0.18	0.70
Lobos	10	35	1.99	0.15	0.87

Sotavento Somero	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Chinchorro	28	176	2.76	0.08	0.83
Colombia	47	567	3.33	0.05	0.86
Chankanaab	21	120	2.57	0.11	0.84
Alacranes	34	356	2.28	0.16	0.65

CayoArcas	13	303	0.53	0.82	0.21
Santiaguillo	10	168	0.78	0.70	0.34
Blanca	12	159	1.65	0.25	0.66
Blanquilla	20	148	2.20	0.15	0.74
Tuxpan	13	124	1.57	0.32	0.61
Tanhuijo	8	16	1.92	0.12	0.92
Lobos	8	16	1.75	0.19	0.84

Barlovento Profundo	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Xcalak	18	144	2.06	0.18	0.71
Chinchorro	50	1064	3.19	0.06	0.82
Majahual	11	61	1.77	0.23	0.74
Chemuyil	50	676	3.04	0.10	0.78
Akumal	21	117	2.70	0.08	0.89
CayoArcas	32	353	2.56	0.13	0.74
Tuxpan	6	16	1.63	0.17	0.91
Lobos	4	7	1.28	0.19	0.92
Barlovento Somero	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Xcalak	26	174	2.69	0.11	0.83
Chinchorro	20	73	2.58	0.09	0.86
Majahual	64	1185	3.44	0.05	0.83
Akumal	47	509	3.26	0.05	0.85
CayoArcas	26	155	2.24	0.19	0.69
Santiaguillo	14	286	1.44	0.36	0.54
Blanca	26	223	2.43	0.15	0.75
Blanquilla	17	127	1.93	0.26	0.68
Tuxpan	7	69	1.55	0.23	0.80
Tanhuijo	8	21	1.89	0.14	0.91
Lobos	3	7	0.96	0.33	0.87
Sotavento Profundo	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Chinchorro	31	199	2.65	0.11	0.77
Palancar	54	1168	3.32	0.05	0.83
Chankanaab	35	149	3.19	0.05	0.90
CayoArcas	19	126	2.13	0.16	0.72
Santiaguillo	10	180	1.34	0.40	0.58
Blanca	21	153	2.13	0.18	0.70
Lobos	10	35	1.99	0.15	0.87
Sotavento Somero	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Dominancia	Equidad
Chinchorro	28	176	2.76	0.08	0.83
Colombia	47	567	3.33	0.05	0.86
Chankanaab	21	120	2.57	0.11	0.84
Alacranes	34	356	2.28	0.16	0.65
CayoArcas	13	303	0.53	0.82	0.21

Santiaguillo	10	168	0.78	0.70	0.34
Blanca	12	159	1.65	0.25	0.66
Blanquilla	20	148	2.20	0.15	0.74
Tuxpan	13	124	1.57	0.32	0.61
Tanhuijo	8	16	1.92	0.12	0.92
Lobos	8	16	1.75	0.19	0.84

3. Metodología

3.1 Métodos de muestreo

3.1.1 Muestreo

Entre los años 1989-2011 se realizaron transectos fotográficos (registros de bentos) en ocho arrecifes del Golfo de México y ocho del Caribe mexicano (Figura 1). Las fotografías se tomaron perpendicularmente al sustrato, a una distancia de 1.20 m y aproximadamente 1 m entre cada fotografía. La distancia del sustrato a la cámara fue controlada con ayuda de un bastón fijado a la misma.

Los transectos se tomaron en dos estratos de profundidad, 1 a 15 m y 16 a 30 m y en dos zonas del arrecife, barlovento y sotavento (en caso de presentar ambas zonas). En el lenguaje técnico se emplea **barlovento** para definir aquellas secciones del arrecife que están expuestas y **sotavento** a la parte protegida.

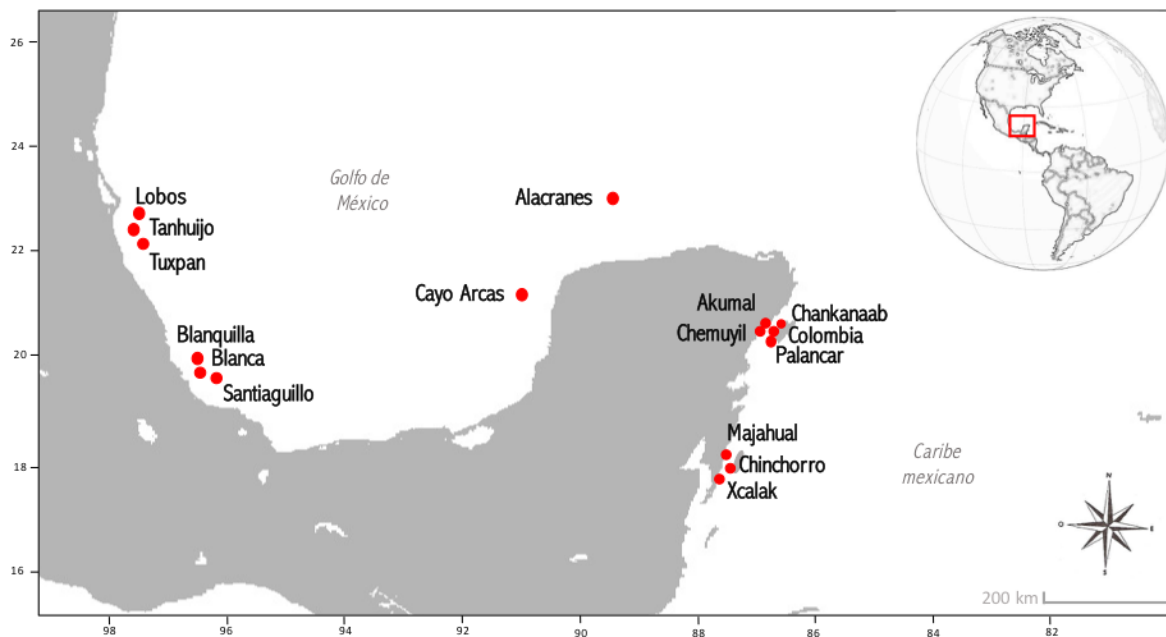


Figura 1. Sitios de muestreo en el Golfo de México y el Caribe mexicano. El tamaño de los puntos está exagerado en la mayoría de los casos y no se corresponde con la superficie real de los arrecifes que representan.

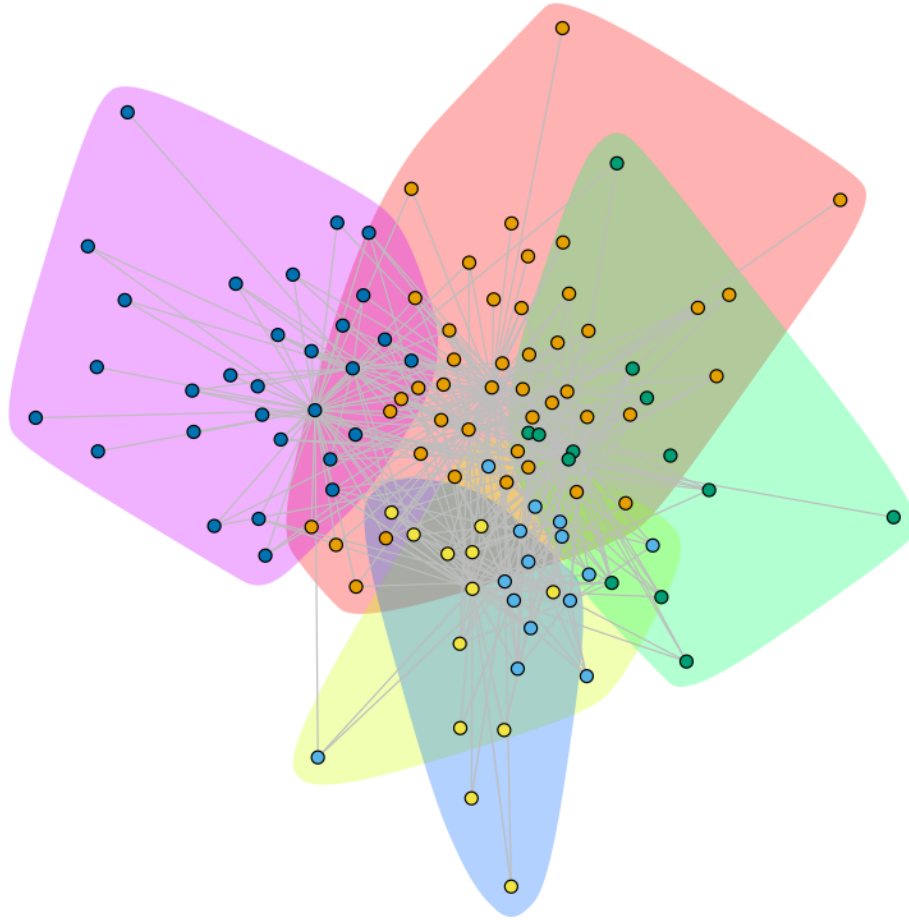


Figura 33. Análisis de detección de comunidades con base en el algoritmo “fast greedy community” con datos ponderados. Cada color representa una subred (comunidad) diferente. CARIBE: Salmón, SAV-SAT: Amarillo, CAMPECHE: Verde, BLANCA: azul, COZUMEL: Lila.

4.6 Equivalencia estructural

El análisis de equivalencia estructural indica que existen cuatro posibles grupos de arrecifes con similitudes estructurales: Cozumel (Chankanaab y Colombia), SAT (Tanhuijo, Lobos), Caribe-Campeche (Xcalak, Chinchorro, Majahual, Akumal, Alacranes y Cayo Arcas) y SAV-Tuxpan (Santiaguillo, Blanca, Blanquilla y Tuxpan) (Figura 34). Estos grupos se conformaron por arrecifes que comparten las mismas especies en abundancias similares, por lo tanto, los arrecifes dentro de un grupo se

8. Anexos

Anexos

Anexo 1. Listado de especies

Hexacorales		
Familia	Especie	Autoridad
Acroporidae	<i>Acropora cervicornis</i>	Lamarck, 1816
	<i>Acropora palmata</i>	Lamarck, 1816
Agariciidae	<i>Agaricia agaricites</i>	Linnaeus, 1758
	<i>Agaricia fragilis</i>	Dana, 1848
	<i>Agaricia grahamae</i>	Wells, 1973
	<i>Agaricia humilis</i>	Verrill, 1901
	<i>Agaricia lamarcki</i>	Milne Edwards & Haime, 1851
	<i>Agaricia tenuifolia</i>	Dana, 1848
	<i>Agaricia undata</i>	Ellis & Solander, 1786
	<i>Helioseris cucullata</i>	Ellis & Solander, 1786
	Faviidae	<i>Colpophyllia natans</i>
<i>Diploria labyrinthiformis</i>		Linnaeus, 1758
<i>Favia fragum</i>		Esper, 1795
<i>Isophyllia rigida</i>		Dana, 1848
<i>Isophyllia sinuosa</i>		Ellis & Solander, 1786
<i>Manicina areolata</i>		Linnaeus, 1758
<i>Mussa angulosa</i>		Pallas, 1766
<i>Mycetophyllia aliciae</i>		Wells, 1973
<i>Mycetophyllia danaana</i>		Milne Edwards & Haime, 1849
<i>Mycetophyllia ferox</i>		Wells, 1973
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>		Milne Edwards & Haime, 1848
<i>Mycetophyllia reesi</i>		Wells, 1973
<i>Pseudodiploria clivosa</i>		Ellis & Solander, 1786
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	Dana, 1846	
Meandrinidae	<i>Dendrogyra cylindrus</i>	Ehrenberg, 1834

	<i>Dichocoenia stokesii</i>	Milne Edwards & Haime, 1848
	<i>Eusmilia fastigiata</i>	Pallas, 1766
	<i>Meandrina meandrites</i>	Linnaeus, 1758
Pocilloporidae	<i>Madracis decactis</i>	Lyman, 1859
	<i>Madracis myriaster</i>	Milne Edwards & Haime, 1850
	<i>Madracis pharensis</i>	Heller, 1868
Montastraeidae	<i>Montastraea cavernosa</i>	Linnaeus, 1767
Merulinidae	<i>Orbicella annularis</i>	Ellis & Solander, 1786
	<i>Orbicella faveolata</i>	Ellis & Solander, 1786
	<i>Orbicella franksi</i>	Gregory, 1895
Poritidae	<i>Porites astreoides</i>	Lamarck, 1816
	<i>Porites branneri</i>	Rathbun, 1888
	<i>Porites colonensis</i>	Zlatarski, 1990
	<i>Porites divaricata</i>	Le Sueur, 1820
	<i>Porites furcata</i>	Lamarck, 1816
	<i>Porites porites</i>	Pallas, 1766
Siderastreidae	<i>Siderastrea radians</i>	Pallas, 1766
	<i>Siderastrea siderea</i>	Ellis & Solander, 1768
	<i>Siderastrea stellata</i>	Verrill, 1868
Scleractinia incertae sedis	<i>Solenastrea bournoni</i>	Milne Edwards & Haime, 1849
Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia intersepta</i>	Lamarck, 1836
Dendrophylliidae	<i>Tubastraea coccinea</i>	Lesson, 1829

Hidrocorales

Familia	Especie	Autoridad
Milleporidae	<i>Millepora alcicornis</i>	Linnaeus, 1758
	<i>Millepora complanata</i>	Lamarck, 1816
	<i>Millepora squarrosa</i>	Lamarck, 1816

Octocorales

Familia	Especie	Autoridad
Gorgoniidae	<i>Antillogorgia acerosa</i>	Pallas, 1766
	<i>Antillogorgia americana</i>	Gmelin, 1791
	<i>Antillogorgia bipinnata</i>	Verrill, 1864
	<i>Gorgonia flabellum</i>	Linnaeus, 1758

	<i>Gorgonia mariae</i>	Bayer, 1961
	<i>Gorgonia ventalina</i>	Linnaeus, 1758
	<i>Leptogorgia hebes</i>	Verrill, 1869
	<i>Leptogorgia miniata</i>	Milne Edwards & Haime, 1857
	<i>Leptogorgia virgulata</i>	Lamarck, 1815
	<i>Pterogorgia citrina</i>	Esper, 1792
Briareidae	<i>Briareum asbestinum</i>	Pallas, 1766
Ellisellidae	<i>Ellisella elongata</i>	(Pallas, 1766)
Anthothelidae	<i>Erythropodium caribaeorum</i>	Duchassaing & Michelotti, 1860
	<i>Iciligorgia schrammi</i>	Duchassaing, 1870
Plexauridae	<i>Eunicea calyculata</i>	Ellis & Solander, 1786
	<i>Eunicea flexuosa</i>	Lamouroux, 1821
	<i>Eunicea fusca</i>	Duchassaing & Michelotti, 1860
	<i>Eunicea laciniata</i>	Duchassaing & Michelotti, 1860
	<i>Eunicea mammosa</i>	Lamouroux, 1816
	<i>Eunicea succinea</i>	Pallas, 1766
	<i>Muricea laxa</i>	Verrill, 1864
	<i>Muricea muricata</i>	Pallas, 1766
	<i>Muriceopsis flavida</i>	Lamarck, 1815
	<i>Plexaura homomalla</i>	Esper, 1794
	<i>Plexaurella dichotoma</i>	Esper, 1791
	<i>Plexaurella grisea</i>	Kunze, 1916
	<i>Plexaurella nutans</i>	Duchassaing & Michelotti, 1860
	<i>Pseudoplexaura</i>	Wright & Studer, 1889
	<i>Pseudoplexaura flagellosa</i>	Houttuyn, 1772
	<i>Pseudoplexaura porosa</i>	Houttuyn, 1772
Stylasteridae	<i>Stylaster roseus</i>	Pallas, 1766

Esponjas

Familia	Especie	Autoridad
Agelasidae	<i>Agelas</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864

	<i>Agelas citrina</i>	Gotera & Alcolado, 1987
	<i>Agelas clathrodes</i>	Schmidt, 1870
	<i>Agelas conifera</i>	Schmidt, 1870
	<i>Agelas dispar</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Agelas tubulata</i>	Lehnert & van Soest, 1996
	<i>Agelas wiedenmayeri</i>	Alcolado, 1984
<i>Aplysinidae</i>	<i>Aiolochoxia crassa</i>	Hyatt, 1875
	<i>Aplysina</i>	Nardo, 1834
	<i>Aplysina archeri</i>	Higgin, 1875
	<i>Aplysina cauliformis</i>	Carter, 1882
	<i>Aplysina fistularis</i>	Pallas, 1766
	<i>Aplysina fulva</i>	Pallas, 1766
	<i>Aplysina lacunosa</i>	Lamarck, 1814
	<i>Verongula gigantea</i>	Hyatt, 1875
	<i>Verongula rigida</i>	Esper, 1794
<i>Niphatidae</i>	<i>Amphimedon compressa</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Amphimedon viridis</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Niphates digitalis</i>	Lamarck, 1814
	<i>Niphates erecta</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
<i>Microcionidae</i>	<i>Artemisina melana</i>	van Soest, 1984
	<i>Pandaros acanthifolium</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Clathria (Thalysias) virgultosa</i>	Lamarck, 1814
<i>Clathrinidae</i>	<i>Arturia canariensis</i>	Miklucho-Maclay, 1868
<i>Callyspongiidae</i>	<i>Callyspongia (Cladochalina) plicifera</i>	Lamarck, 1814
	<i>Callyspongia (Cladochalina) vaginalis</i>	Lamarck, 1814
<i>Phloeodictyidae</i>	<i>Calyx podatypa</i>	Laubenfels, 1934
	<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	Rützler, 1971
<i>Astroscleridae</i>	<i>Ceratoporella nicholsoni</i>	Hickson, 1911
	<i>Goreauella auriculata</i>	Hartman, 1969
	<i>Stromatospongia norae</i>	Hartman, 1969
	<i>Stromatospongia vermicola</i>	Hartman, 1969
<i>Chondrillidae</i>	<i>Chondrilla nucula</i>	Schmidt, 1862
<i>Tetillidae</i>	<i>Cinachyra</i>	Sollas, 1886

	<i>Cinachyrella</i>	Wilson, 1925
Clionidae	<i>Cliona</i>	Grant, 1826
	<i>Cliona caribbaea</i>	Carter, 1882
	<i>Cliona delitrix</i>	Pang, 1973
	<i>Cliona laticavicola</i>	Pang, 1973
	<i>Cliona varians</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Pione lampa</i>	de Laubenfels, 1950
	<i>Sphaciospongia vesparium</i>	Lamarck, 1815
Desmacididae	<i>Desmapsamma anchorata</i>	Carter, 1882
Heteroxyidae	<i>Didiscus</i>	Dendy, 1922
Spongiodermidae	<i>Diodogorgia nodulifera</i>	Hargitt & Rogers, 1901
	<i>Titanideum frauenfeldii</i>	Kölliker, 1865
Spirastrellidae	<i>Diplastrella</i>	Topsent, 1918
	<i>Diplastrella megastellata</i>	Hechtel, 1965
	<i>Spirastrella coccinea</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
Raspailiidae	<i>Ectyoplasia ferox</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
Geodiidae	<i>Erylus formosus</i>	Sollas, 1886
	<i>Geodia neptuni</i>	Sollas, 1886
Chalinidae	<i>Haliclona (Reniera) tubifera</i>	George & Wilson, 1919
	<i>Haliclona caerulea</i>	Hechtel, 1965
Halisarcidae	<i>Halisarca</i>	Johnston, 1842
Iotrochotidae	<i>Iotrochota birotulata</i>	Higgin, 1877
Irciniidae	<i>Ircinia campana</i>	Lamarck, 1814
	<i>Ircinia felix</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Ircinia strobilina</i>	Lamarck, 1816
	<i>Sarcotragus fasciculatus</i>	Pallas, 1766
Crambeidae	<i>Monanchora arbuscula</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
Mycalidae	<i>Mycale</i>	Gray, 1867
	<i>Mycale (Mycale) laevis</i>	Carter, 1882
	<i>Mycale laevis</i>	Wells, 1973
Biemnidae	<i>Neofibularia nolitangere</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
Petrosiidae	<i>Neopetrosia carbonaria</i>	Lamarck, 1814
	<i>Neopetrosia proxima</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864

	<i>Xestospongia</i>	Laubenfels, 1932
	<i>Xestospongia muta</i>	Schmidt, 1870
Microcionidae	<i>Pandaros acanthifolium</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
	<i>Clathria (Thalysias) virgultosa</i>	Lamarck, 1814
Hymedesmiidae	<i>Phorbas amaranthus</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864
Plakinidae	<i>Plakortis</i>	Schulze, 1880
Scopalinidae	<i>Scopalina hispida</i>	Hechtel, 1965
	<i>Scopalina ruetzleri</i>	Wiedenmayer, 1977
Aplysinellidae	<i>Suberea</i>	Bergquist, 1995
Tethyidae	<i>Tectitethya crypta</i>	de Laubenfels, 1949
	<i>Tethya</i>	Lamarck, 1815
Tedaniidae	<i>Tedania (Tedania) ignis</i>	Duchassaing & Michelotti, 1864

Macroalgas

Familia	Especie	Autoridad
Polyphysaceae	<i>Acetabularia caliculus</i>	J.V.Lamouroux, 1824
Lithophyllaceae	<i>Amphiroa</i>	J.V.Lamouroux, 1812
	<i>Amphiroa rigida</i>	J.V.Lamouroux, 1816 (J.Ellis & Solander)
	<i>Amphiroa tribulus</i>	J.V.Lamouroux, 1816
Dichotomosiphonaceae	<i>Avrainvillea asarifolia</i>	Børgesen, 1909 (Kützing)
	<i>Avrainvillea longicaulis</i>	G.Murray & Boodle, 1889
	<i>Avrainvillea nigricans</i>	Decaisne, 1842 (S.G.Gmelin)
Rhodomelaceae	<i>Bryothamnion triquetrum</i>	M.A.Howe, 1915 (Forsskål)
Caulerpaceae	<i>Caulerpa racemosa</i>	J.Agardh, 1873
	<i>Caulerpa sertularioides</i>	M.A.Howe, 1905

Codiaceae	<i>Codium decorticatum</i>	(Woodward) M.A.Howe, 1911
Cyanophyceae (Clase)	<i>Cyanophyceae</i>	Schaffner, 1909
Siphonocladaceae	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	(Forsskål) Børgesen, 1932
Dictyotaceae	<i>Dictyota</i>	J.V.Lamouroux, 1809
	<i>Lobophora variegata</i>	(J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira, 1977
	<i>Padina sanctae-crucis</i>	Borgensen, 1914
Galaxauraceae	<i>Galaxaura</i>	J.V.Lamouroux, 1809
Halimedaceae	<i>Halimeda copiosa</i>	Goreau & E.A.Graham, 1967
	<i>Halimeda discoidea</i>	Decaisne, 1842
	<i>Halimeda goreau</i>	W.R.Taylor, 1962
	<i>Halimeda incrassata</i>	(J.Ellis) J.V.Lamouroux, 1816
	<i>Halimeda monile</i>	(J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux, 1816
	<i>Halimeda opuntia</i>	(Linnaeus) J.V.Lamouroux, 1816
	<i>Halimeda tuna</i>	(J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux, 1816
Corallinaceae	<i>Jania</i>	J.V.Lamouroux, 1809
Liagoraceae	<i>Liagora</i>	J.V.Lamouroux, 1809
Anadyomenaceae	<i>Microdictyon</i>	Decaisne, 1841
Dasycladaceae	<i>Neomeris annulata</i>	Dickie, 1874
Udoteaceae	<i>Penicillus capitatus</i>	Lamarck, 1813
	<i>Penicillus dumetosus</i>	(J.V.Lamouroux) Blainville, 1830

	<i>Penicillus pyriformis</i>	A.Gepp & E.S.Gepp, 1905 (J.Ellis & Solander)
	<i>Rhipocephalus phoenix</i>	Kützing, 1843
	<i>Udotea</i>	Decaisne, 1842
	<i>Udotea cyathiformis</i>	Decaisne, 1842
	<i>Udotea spinulosa</i>	M.A.Howe, 1909
<i>Peyssonneliaceae</i>	<i>Peyssonnelia</i>	Decaisne, 1841
<i>Porolithaceae</i>	<i>Porolithon</i>	Foslie, 1909
<i>Sargassaceae</i>	<i>Sargassum</i>	C.Agardh, 1820
	<i>Sargassum hystrix</i>	J.Agardh, 1847 (Linnaeus)
	<i>Turbinaria turbinata</i>	Kuntze, 1898
<i>Valoniaceae</i>	<i>Valonia macrophysa</i>	Kützing, 1843
	<i>Valonia ventricosa</i>	J.Agardh, 1887
<i>Wrangeliaceae</i>	<i>Wrangelia</i>	C.Agardh, 1828