

Composicion y Estructura Trofica de la Comunidad de Peces de los Arrecifes del Banco de Campeche, Golfo de México

Composition and Trophic Structure of the Fish Communities of the Bank of Campeche Reefs, Gulf of Mexico

Composition et Structure Trophique des Communautés de Poissons de la Banque du Campeche Récifs, Golfe du Mexique

ENRIQUE NÚÑEZ LARA^{1*}, CARLOS GONZÁLEZ SALAS²,
HORACIO PÉREZ ESPAÑA¹, y SANDRA LAFFON LEAL¹

¹Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma del Carmen, Ciudad del Carmen, Campeche, México.

²Facultad de Biología y Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Yucatán, Mérida, Yucatán, México.

*elara@pampano.unacar.mx.

ABSTRACT

A descriptive analysis of coral reef fishes on oceanic ecosystems of the Gulf of Mexico was conducted to investigate the ecological basic and functional aspects of these communities. The main objectives of the study were to describe the composition and trophic structure of the fish community on Campeche Bank reefs and to compare the results observed on the ecological descriptors between two years of study 2001 and 2013. Two reef cays of the Campeche Bank System in the western part of Yucatan Peninsula were surveyed for the same research team in both years. Fish abundance data were collected on line transects distributed on six sampling sites of each reef. The species richness, abundance, density and trophic structure of fish communities were calculated for each reef. One hundred and two fish species were registered (85 at Cayo Arcas and 69 at Cayo Triangulos) in 2001. The total species richness in 2013 was 85 for the two reefs (72 Cayo Arcas and 61 Cayo Triangulos). The average in the number of species per transect, the individuals per transect and the density were lower in the 2013 study respect to that of 2001. The trophic structure was dominated by the fish species feeding on plant and detritus and by zooplanktivores according to the fish abundance. There was not significant variation on community composition and trophic structure between the two reefs within years. The results show lower values in most of the ecological descriptors of the reef fish community composition in 2013 respect to 2001, highlighting the importance to protect the coral reefs of this region.

KEY WORDS: Reef-fish communities, temporal comparison, spatial variation

INTRODUCCION

La comunidad de peces arrecifales se caracteriza por ser un sistema biológico altamente diverso, con rangos de distribución a diferentes escalas e influenciados por numerosos procesos y factores tanto bióticos como abióticos. Las investigaciones de la comunidad de peces han generado diferentes teorías para explicar su alta diversidad y organización ecológica. En este sentido, los estudios en ambientes relativamente aislados, como los ecosistemas arrecifales de aguas oceánicas pueden aportar evidencias importantes sobre los mecanismos que controlan la composición de la comunidad de peces y sobre algunos aspectos funcionales que relacionan a los peces con otros grupos de organismos.

Desde los primeros estudios sobre ecología de peces arrecifales, hace 40-50 años, diferentes teorías han sido propuestas para explicar como esta regulada la composición de la comunidad. Los primeros de ellos describían a las comunidades de peces como sistemas biológicos estables o en equilibrio (Smith 1975, Sale 1980). Algunas observaciones posteriores sugirieron que no existía tal equilibrio sino una alta variación espacial y temporal, influenciada principalmente por procesos estocásticos como el reclutamiento larvario (Victor 1983, Doherty y Fowler 1994). Ahora es aceptado que diferentes factores y procesos, tanto estocásticos como determinísticos gobiernan la estructura de la comunidad de peces en arrecifes coralinos. Algunos de éstos procesos más importantes en las primeras etapas de vida de los peces, operando principalmente a amplias escalas espaciales y otros más importantes en los estadios posteriores, actuando principalmente a escala local (Casselles y Warner 1996, Sale 2002).

La zona del Banco de Campeche, en el Golfo de México, es una extensión del piso calcáreo de la Península de Yucatán que presenta formaciones bancos y cayos arrecifales, sumergidos y emergidos. Por la distancia a la que se encuentran de la costa, estos ecosistemas se encuentran relativamente bien conservados, aunque pudieran suponerse algunos efectos por actividades humana. Esta zona experimenta desde la década de los ochentas la influencia de actividades petroleras de exploración, perforación, embarque y distribución de crudo. De ésta zona se extrae aproximadamente el 80% de la producción nacional de petróleo, por lo que representa un área estratégica para la economía del país. El estatus socioeconómico de los arrecifes del Banco de Campeche estuvo tradicionalmente orientado hacia la explotación pesquera, actividad que se volvió secundaria al empezar la exploración petrolera.

La investigación de los arrecifes coralinos del Golfo de México inició en este siglo hace aproximadamente cinco décadas (Huerta 1961, Chávez, 1973, Jordán 1979, Goreau 1979, entre otros). Estudios más recientes se dirigieron princi-

palmente a la caracterización geológica y la descripción biológica y ecológica básica de algunos de los grupos de organismos más importantes como los corales, peces y otros grupos de invertebrados bentónicos (Chávez e Hidalgo 1988, Ferré-D'Amaré 1995, Bello-Pineda, 1998, Arias-González et al. 2000, González-Gándara et al. 2001, Núñez-Lara et al. 2012).

- i) Para el presente trabajo los objetivos centrales fueron: Describir la composición y estructura trófica de la comunidad de peces en dos arrecifes coralinos del Banco de Campeche separados por una distancia aproximada de 75 km y
- ii) Comparar los resultados obtenidos en los descriptores ecológicos básicos y funcionales de la comunidad de peces de esos dos arrecifes entre dos años de muestreo 2001 y 2013.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El Golfo de México es una cuenca semicerrada, conectada con el Océano Atlántico a través del estrecho de Florida y con el Mar Caribe a través del canal de Yucatán (Monreal-Gómez et al. 1992). El Banco de Campeche es considerado una extensión sumergida de la Península de Yucatán que se prolonga aproximadamente 200 km en dirección noreste suroeste formando un semicírculo frente a la costa del Golfo de México (Figura 1). Los arrecifes del Banco de Campeche se desarrollan en forma de paredes simples o fusionadas con taludes externos de pendiente

abrupta. Presentan bancos y cayos emergidos o semi-emergidos de superficie variable. Estos cayos muestran una geomorfología diferente entre barlovento, donde son paredes arrecifales con acumulaciones sedimentarias de considerable magnitud, con una plataforma angosta hasta los 5 m de profundidad y sotavento, donde existe un ligero frente arrecifal que se extiende 5 m hasta unos 15 m de profundidad, formando el margen de la plataforma arrecifal (Ferré-D'Amaré,1995). En la zona de sotavento existe un ligero frente arrecifal que se extiende hasta unos 10 m de profundidad, formando el margen de la plataforma arrecifal. Existen aproximadamente 12 arrecifes claramente identificables en el Banco de Campeche, emergidos y sumergidos, aunque se sugiere que existen más aun sin una ubicación geográfica precisa. De estos arrecifes se seleccionaron dos, Cayo Arcas y Cayo Triángulos, para el presente trabajo por haber sido sitios estudiados en el año 2001 y 2013 por el mismo equipo de investigación aproximadamente el mismo diseño de muestreo. Con el objeto de tener resultados comparativos se estandarizó el número de estaciones a seis por arrecife y el número de transectos por estación a cuatro. En cada arrecife estudiado ubicaron las estaciones de manera que quedarán representaran las principales zonas del arrecife tanto en la parte expuesta al oleaje como en la zona protegida. Los datos se colectaron dentro de un rango de profundidad de 8 - 12 m.

Cayo arcas, (20° 13' N, 91° 58' O) se localiza al suroeste del Banco de Campeche. Es una pequeña plataforma arrecifal que cubre un área aproximada de 6.5 km², con su eje más largo de 2.6 km en dirección NE-SO y 1.5 en su

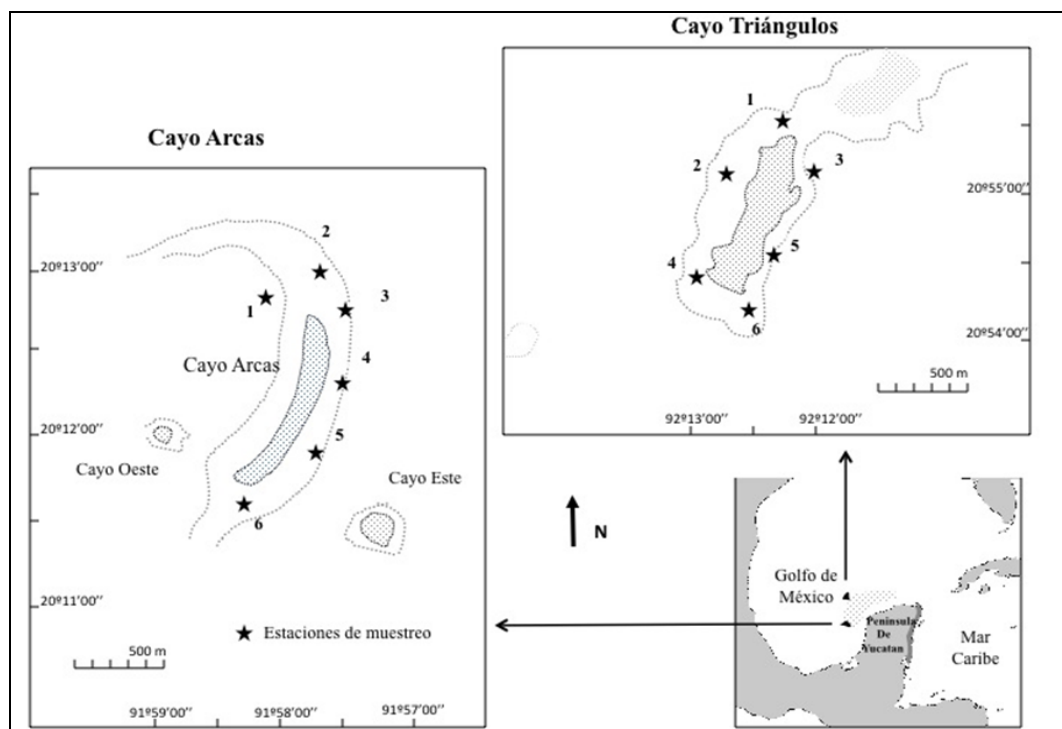


Figura 1. Localización geográfica de Cayo Arcas y Cayo Triángulos y áreas de los transectos.

parte más ancha (Carricart-Gavinet y Horta-Puga 1993). El sistema está formado por tres cayos arenosos: Cayo centro o arcas, Cayo este y Cayo oeste, divididos por una hendidura de la plataforma denominada canal de arcas. El arrecife tiene forma de gancho. La parte norte se encuentra curvada ligeramente hacia el suroeste formando un embalse en sotavento. La zona con mayor desarrollo arrecifal se localiza al nordeste de Cayo Arcas, los arrecifes que circundan Cayo Este y Cayo Oeste son menores, pero presentan esencialmente las mismas características estructurales. Cayo Arcas sirve de resguardo contra el oleaje a muchas embarcaciones principalmente relacionadas con la industria petrolera. Cayo Triángulos, (20° 55' N, 92° 12' O). Este sitio integra tres subsistemas arrecifales denominados Triángulos Oeste, este y sur. La distancia entre ellos no es mayor de 3 km. El presente estudio se enfocó al sistema de Cayo Triángulos Este. El sistema arrecifal tiene el eje más largo en dirección NE-SO (2.3 km) y su parte más ancha en dirección E-O, de 547 m (Carricart-Gavinet y Horta-Puga 1993). Triángulos Este junto con Triángulos sur conforman una estructura semicontinua de aproximadamente 5 km de longitud. Las actividades petroleras son menos intensas que en Cayo Arcas que se ubica a aproximadamente 75 km. La actividad predominante en este sitio sigue siendo la pesca aparentemente de baja intensidad, no tanto por los volúmenes de captura sino por la poca frecuencia con que los pescadores de la costa de los estados de Campeche y Tabasco visitan el lugar.

En ambos arrecifes se ubicaron 6 estaciones de muestreo tanto en la parte de sotavento como barlovento (Figura 2). La distancia entre estaciones de muestreo adyacentes varió de 200 a 800 m. En cada estación se realizaron 4 transectos réplica de 50 metros de largo por dos de ancho. Por lo tanto el número de transectos por arrecife fue de 24 y 48 el total para cada uno de los años de muestreo.

Colecta de Datos

En cada estación de muestreo se tomó la posición geográfica y la profundidad de la lectura de la ecosonda. Los transectos en cada punto de muestreo se colocaron paralelos entre sí dejando una distancia aproximada de 5 metros entre uno y otro. Cada transecto midió 50 m de largo por 2 m de ancho, cubriendo de esta manera un área aproximada de 400 m² por estación. Una cinta métrica flexible de 50 m de largo fue utilizada como referencia del transecto. Los sitios fueron descritos visualmente en términos del grado de exposición a la corriente, distancia al margen de los cayos y profundidad tomada de la lectura de la consola de buceo. En cada transecto se siguió la técnica de censo visual para anotar el número de peces de cada una de las especies de pez identificadas a ojo. Para tener mayor claridad del ambiente para la identificación y actividad de los propios organismos los muestreos fueron diurnos entre las 09:00 y 17:00 horas. Especies de hábitos crípticos o nocturnos se registraron si eran observadas pero natural-

mente fueron subestimadas. Dos de los autores realizaron la identificación de las especies de peces en todos los transectos ENL y CGS.

Procesamiento y Análisis de Datos

A partir de la base de datos conteniendo los valores de abundancia de cada una de las especies por transecto se obtuvieron los siguientes descriptores de la comunidad:

- i) Riqueza de especies (total, por año, por arrecife y promedio por transecto),
- ii) Abundancia (total, por año, por arrecife, por estación y promedio por transecto),
- iii) Densidad (individuos/m² por arrecife y por año) y
- iv) Estructura trófica (Porcentaje de especies/categoría trófica, porcentaje de individuos/categoría trófica).

Para el análisis de la estructura trófica, Las especies fueron separadas en categorías tróficas basándose en la clasificación propuesta por Randall (1967):

- i) Especies de peces que se alimentan de plantas y detritus (herbívoros),
- ii) Peces que se alimentan de zooplancton,
- iii) Especies que se alimentan de pequeños invertebrados sésiles,
- iv) Especies que se alimentan de invertebrados móviles con concha,
- v) Carnívoros generalizados, es decir, que se alimentan de distintos grupos de organismos crustáceos, moluscos, equinodermos y pequeños peces en general y v
- vi) Peces piscívoros.

RESULTADOS

Composición de la Comunidad

Un total de 102 especies de peces arrecifales incluidas en 25 familias fueron registradas en 48 transectos realizados en los arrecifes del Banco de Campeche en el año 2001. Ochenta y cinco especies fueron identificadas en el arrecife de Cayo Arcas y 69 en Cayo Triángulos. El número promedio de especies por transecto fue de 19 y de 51 el promedio por estación de muestreo. La abundancia promedio por transecto fue de 175 individuos y de 697 por estación de muestreo. La densidad promedio considerando los dos arrecifes estudiados fue de 1.7 ind/m² (Tabla 1). En el año 2013 se registraron 85 especies de peces arrecifales en ambos arrecifes, de estas especies, 72 se registraron en Cayo Arcas y 60 en Cayo Triángulos. El promedio de especies por transecto fue de 17 y de 35 por estación. La abundancia promedio por transecto fue de 112 individuos y de 448 por estación de muestreo. La densidad promedio tomando en cuenta ambos arrecifes fue de 1.1 ind/m² para el año 2013. Todos los descriptores ecológicos de la comunidad de peces mostraron valores inferiores en el año 2013 respecto a lo observado en el año 2001 (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los principales descriptores ecológicos de la comunidad de peces en dos arrecifes del Banco de Campeche para dos años diferentes de estudio.

| | 2001 | | | 2013 | | |
|--------------------------------|-------|------------|-----------------|-------|------------|-----------------|
| | Total | Cayo Arcas | Cayo Triángulos | Total | Cayo Arcas | Cayo Triángulos |
| Riqueza de especies | 102 | 85 | 69 | 85 | 72 | 60 |
| Promedio Spp/transecto | 19 | 19 | 18 | 17 | 17 | 16 |
| Promedio Spp/estación | 51 | 53 | 47 | 35 | 35 | 34 |
| Abundancia (individuos) | 8374 | 4843 | 3531 | 7412 | 3290 | 2056 |
| Promedio ind/transecto | 174 | 201 | 147 | 112 | 121 | 102 |
| Promedio ind/estación | 698 | 807 | 588 | 449 | 548 | 373 |
| Densidad (Ind/m ²) | 1.7 | 2.0 | 1.4 | 1.1 | 1.2 | 1.0 |

Estructura Trófica

La estructura trófica de la comunidad de peces de Cayo Arcas estuvo dominada, de acuerdo con el porcentaje de especies por categoría, por los peces que se alimenta de plantas y detritus, representado el 32% y 27% del total de especies identificadas, en el año 2001 y 2013, respectivamente (Figura 2a), la segunda categoría en importancia fue la de especies que se alimentan de invertebrados en general en el 2001 y la de peces que se alimentan de crustáceos y moluscos con concha en general en el 2013. Se pudo observar un decremento en el porcentaje de especies de peces piscívoros entre el año 2001 y 2013 (Figura 2a).

En términos de abundancia la categoría claramente dominante fue la de peces zooplanctófagos que representó el 64% del total de individuos contados en el año 2001 en el arrecife de Cayo Arcas y el 62% en 2013. El resto de las categorías mostraron valores semejantes entre los dos años de estudio, con un ligero decremento de peces piscívoros y un aumento de peces que se alimentan de crustáceos y moluscos (Figura 2 b).

En el arrecife de Cayo Triángulos las especies de peces arrecifales que se alimentan de plantas y detritus fueron las más importantes, representando 32 y 33% del total de especies en 2001 y 2013, respectivamente. El resto de las categorías mostraron valores muy similares entre los dos años de estudio con excepción de la categoría de piscívoros que disminuyó de 8 a 3% entre estos dos años (Figura 2c). Considerando la abundancia de peces por categoría trófica, el grupo dominante, al igual que en Cayo Arcas, lo constituyeron los peces que se alimentan de zooplancton, contando para el 65 y 62% de la abundancia total en los años 2001 y 2013, respectivamente (Figura 2d).

La especie dominante de acuerdo a su frecuencia de aparición y abundancia fue *Chromis multilineata*, en ambos arrecifes para los dos años de estudio. Esta especie

representó el 67% de la abundancia relativa en Cayo Arcas en el año 2001, 41% en Cayo Triángulos en el mismo año.

Cayo Arcas y 34% en Triángulos. Otras de las especies cuya abundancia relativa fue alta en ambos arrecifes en el años 2001 fueron *Clepticus parra*, *Stegastes partitus* y *Thalassoma bifasciatum*, mientras que en el año 2013 se incluyeron además *Coryphopterus personatus*, *Halichoeres burakae* y *Ocyurus chrysurus*.

DISCUSION

Uno de los resultados más notables es que la semejanza observada en la composición de la comunidad entre los arrecifes de Cayo Arcas y Cayo Triángulos, pese a las distancia de 75 km que existe entre ambos arrecifes y el que estos se encuentren en aguas oceánicas a más de 200 km de la costa. Es difícil suponer que movimientos migratorios entre ambos arrecifes considerando que la mayor parte de las especies de peces pudieran considerarse semi-sedentarias. Se han documentado desplazamientos de larvas de peces por cientos de kilómetros (Planes 2002, Doherty 2002), sin embargo, es poco probable que exista transporte de larvas entre estos dos arrecifes debido a que el patrón general de la corriente del Golfo en esta región en particular es en sentido este-oeste y ambos sistemas se ubican aproximadamente en la misma latitud. Se ha registrado la presencia de eddies en algunas zonas del Golfo de México, aun así, considerando el flujo dominante de las corrientes, es más probable que exista una fuente de larvas en común, que pudiera ser el sistema arrecifal Alacranes, el cual se ubica al este de los arrecifes estudiados, es de gran tamaño y presenta una alta diversidad de peces.

La otra explicación posible a las semejanzas observadas en la composición de la comunidad entre los dos sitios, tanto en el año 2001 como en el año 2013, es basada en la teoría de control ambiental, ya que aunque se observan diferencias aparentes en la geomorfológica de los arrecifes, la estructura del hábitat de los peces (complejidad

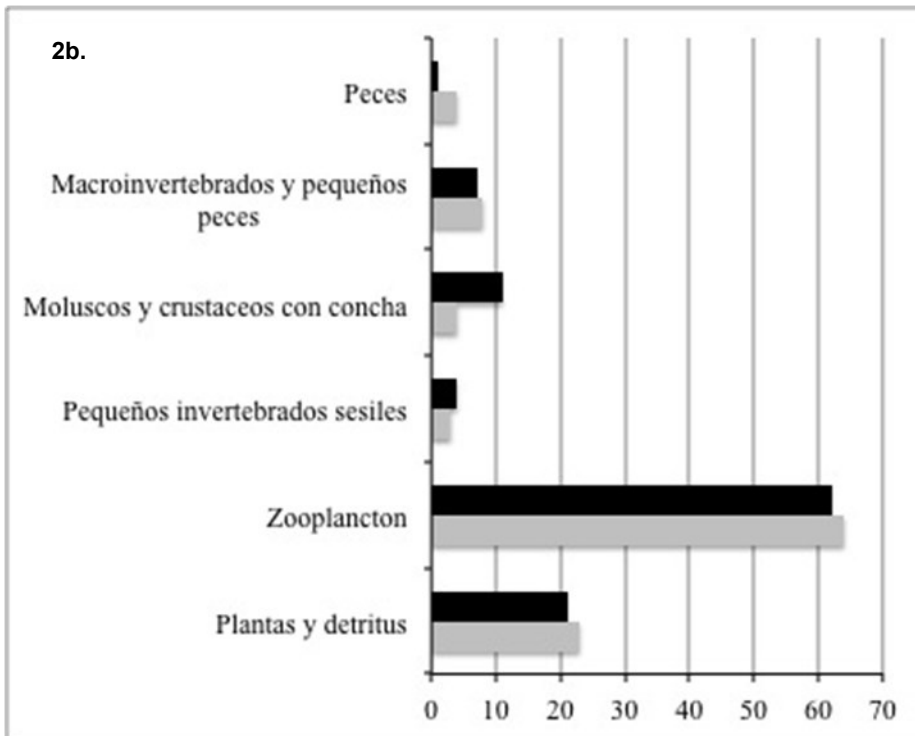
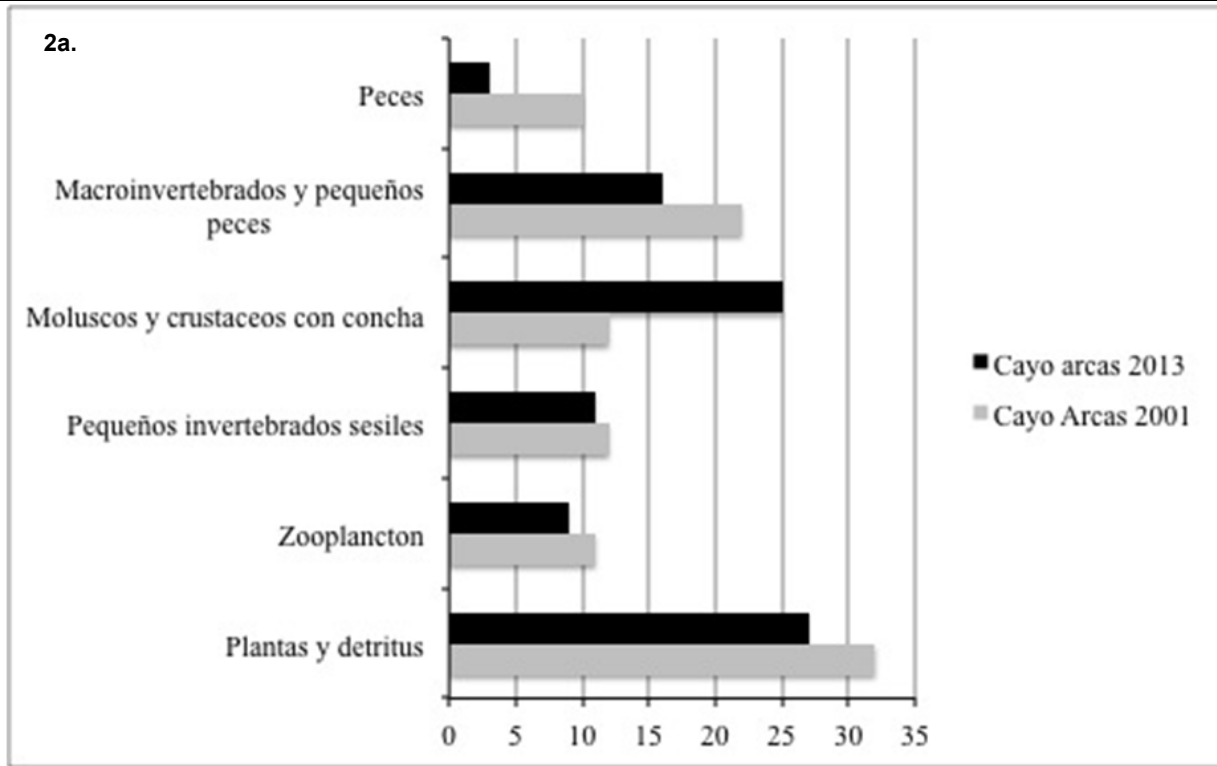


Figura 2. La estructura trófica de la comunidad de peces de Cayo Arcas . 2a .de acuerdo con el porcentaje de especies por categoría and 2b. en términos de abundancia

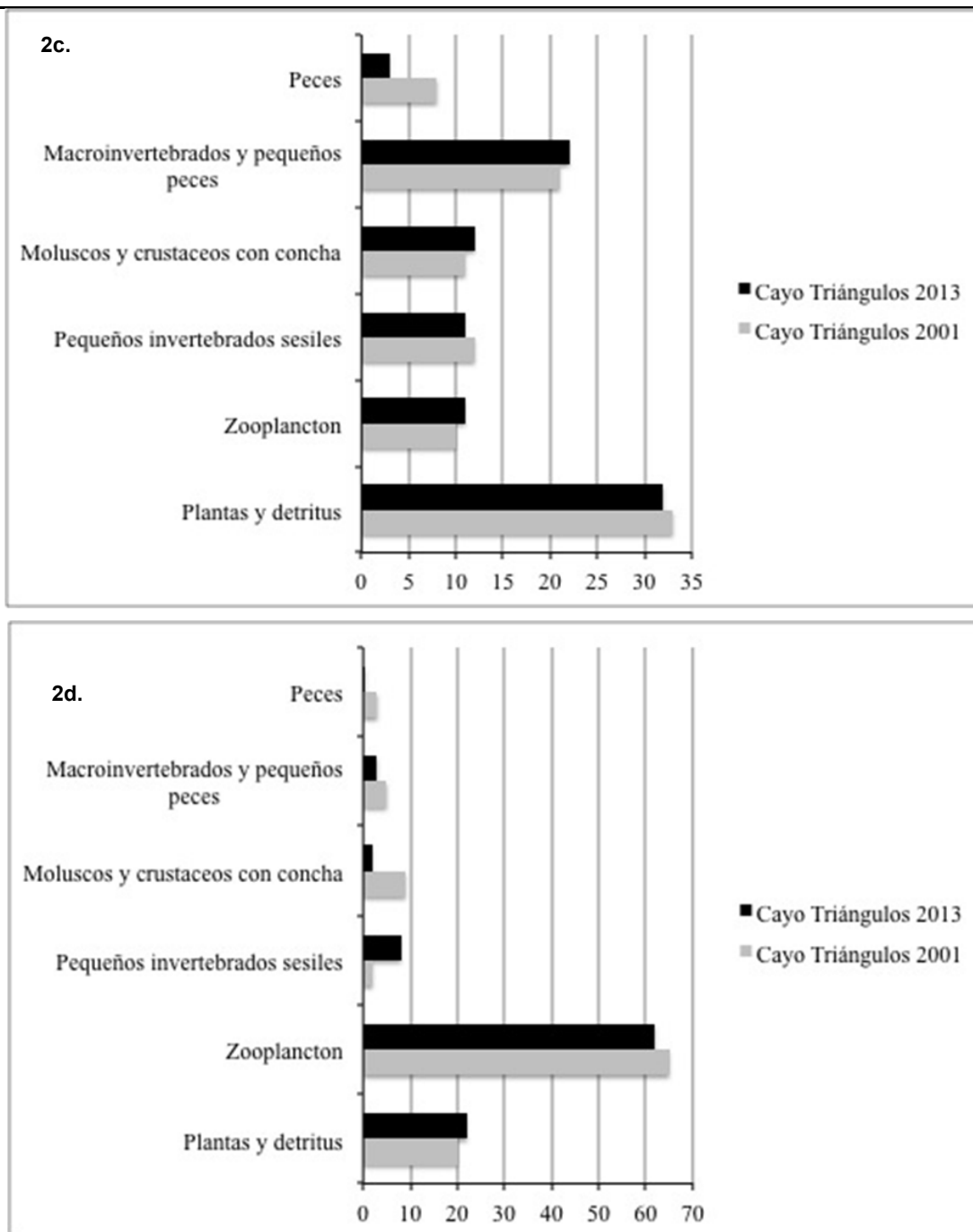


Figura 2. La estructura trófica de la comunidad de peces de Cayo Triángulos. 2c .de acuerdo con el porcentaje de especies por categoría and 2d. en términos de abundancia

topográfica, profundidad, composición del sustrato) fue similar.

Esta composición y organización espacial de elementos bióticos y abióticos condiciona la ocupación de estos arrecifes las mismas especies, y está ocupación ha ocurrido de manera independiente en cada arrecife como se ha demostrado en otros estudios cercanos a la Península de Yucatán tanto del lado del Mar Caribe (González-Salas *et*

al. 2003, Arias-González *et al.* 2004, Núñez-Lara *et al.* 2005) como del Golfo de México (Pérez-España *et al.* 1996, Núñez-Lara *et al.* 2012).

Un cambio evidente observado fue la menor riqueza, abundancia y densidad de peces arrecifales en el año 2013 respecto a lo registrado en el año 2001. Diferentes explicaciones son sugeridas, una de ellas pudiera indicarnos que en los 12 años que no se monitorearon estos sitios

ha existido presión externa de las actividades de pesca e industriales. La actividad de tránsito de embarcaciones de carga y remolque en la zona de Cayo Arcas se incrementó significativamente entre estos dos años, pasando de menos de unas 20 embarcaciones por semana transitando en la zona a unas 50 en la actualidad. Aun cuando la zona de los arrecifes no se encuentra cercana al área de plataformas, existe una estación de bombeo de crudo cercana, pero el mayor efecto se da por el atracado de embarcaciones en el lado oeste del cayo principal, que es una zona de resguardo ante el oleaje o los días de eventos climáticos fuertes (nortes, huracanes).

Tampoco se cuenta con estadísticas precisas del esfuerzo de pesca que realizan las embarcaciones de los estados cercanos en esta zona. Se sabe que son pocas las cooperativas pesqueras que realizan grandes viajes largos, sin embargo, aun con esta baja frecuencia, el impacto en las comunidades de peces puede ser notorio, esto porque algunos grupos de grandes peces predadores como los meros o pargos, que comúnmente son el objetivo de las pesquerías comerciales, se agregan en zonas cercanas al arrecife, donde pueden tener suficiente alimento y espacios para refugio, lo cual los hace un objetivo fácil de identificar para las embarcaciones. Este impacto se incrementa en la actualidad ya que las embarcaciones cuentan con equipos sofisticados de localización tanto geográfica como batimétrica. Las embarcaciones pesqueras, además, cuentan con artes de pesca más avanzados, mayor capacidad de almacenaje de producto y eficiencia de combustible. Este análisis sobre la disminución de los principales descriptores ecológicos de la comunidad de peces se refuerza con el dato de que exista un menor porcentaje de especies e individuos del grupo de piscívoros, que son comúnmente predadores tope.

Las especies de peces de gran tamaño, se observaron sobre todo en las zonas profundas expuestas, ya que requieren grandes espacios de movimiento pero utilizan las márgenes del arrecife como áreas de caza o alimentación, las mismas zonas donde se agrupan los peces zooplanctófagos para alimentarse del plancton que acarrearán las corrientes y que choca con la pared de la pendiente arrecifal. Esto explica las grandes abundancias de la especie, *Chromis multilineata*, un pez típicamente zooplanctófago y altamente dominante en estos arrecifes.

La estructura trófica mostrada por las comunidades de peces en ambos arrecifes fue muy similar, lo que refleja similitudes no solo en los rasgos biofísicos de los arrecifes, sino también en los procesos de interacción entre individuos y especies de peces. Una variación particularmente interesante es la disminución en el porcentaje de especies de peces que se alimentan de otros peces, de 10% y 8% en 2001, para los arrecifes de Arcas y Triángulos respectivamente, a 3% en el año 2013 para ambos sitios. En este caso la explicación más lógica es un efecto por pesca, ya que ésta se enfoca por completo en peces carnívoros grandes, considerando que son pesquerías de altura y no ribereñas.

El resto de las categorías dentro de la estructura trófica fueron semejantes a las que se han presentado en otros estudios de la región (González-Gándara et al. 2001, González-Salas et al. 2003, Núñez-Lara et al. 2003, Arias-González et al. 2004).

La nueva teoría ecológica en comunidades de peces arrecifales sugiere escenarios metapoblacionales o metacomunitarios con diversos procesos internos locales funcionando como reguladores. Explorar como las comunidades de peces funcionan localmente involucra el estudio de mecanismos pre-asentamiento y post-asentamiento. Datos de comunidades relativamente aisladas pueden evidenciar otras fuentes de variación no tan importantes en los sistemas cercanos a la costa como la dirección e intensidad del flujo larval en largas distancias geográficas. Es importante considerar que los arrecifes del Banco de Campeche forman parte de un solo sistema, alimentado muy posiblemente de la misma fuente de larvas, esta característica debe tomarse en cuenta en las propuestas y diseño espacial de áreas marinas protegidas. Complementariamente, es indispensable contar con un programa de monitoreo integral con una periodicidad al menos anual para los arrecifes de esta región, ya que además de las posibles afectaciones por el incremento de las actividades pesqueras e industriales, pudieran estar siendo afectadas por los incrementos en la temperatura del agua superficial, que en esta región, de acuerdo con las últimas investigaciones de la NOAA, se sabe que es particularmente alto.

LITERATURA CITADA

- Arias-González, J.E., J.R. Gárza-Pérez, C.F. González-Salas, C. González-Gándara, R.C. Hernández-Landa, N. Membrillo-Venegas, E. Núñez-Lara y M.A. Ruiz-Zarate. 2000. Coral reef ecosystem research: towards integrated coastal management on the Yucatan Peninsula, México. Páginas 39 - 50 en: T.J. Done y D. Loyd (eds.) *Information Management and Decision Support for Marine Biodiversity Protection and Human Welfare: Coral Reefs*. Australian Institute of Marine Sciences, Townsville, Australia.
- Arias-González, J.E., E. Núñez-Lara, C.F. González-Salas y R. Galzin. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystem. *Ecological Modelling* 172:197-212.
- Bello-Pineda, J. 1998. Sistema de clasificación para los tipos de fondo del arrecife Alacranes compatible con una imagen Landsat TM. Tesis de Maestría. Cinvestav IPN, Unidad Mérida, México, D. F. 120 pp.
- Carricart-Ganivet, J.P. y G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de Coral en México. Páginas 81 - 92 en: S.L. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.) *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México, D. F.
- Caselles, J.E. y R.R. Warner. 1996. Variability in recruitment of coral reef fishes: the importance of habitat at two spatial scales. *Ecology* 77:2488-2504.
- Chávez, E.A. 1973. Observaciones generales sobre las comunidades bentónicas del arrecife de Lobos, Ver. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. (Méx.), 20 (1-4), 13-22.
- Chávez, E. y E. Hidalgo. 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *Annal Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM* 15 (1):167-176.

- Doherty, P.J. 2002. Variable replenishment and the dynamics of reef fish populations. Paginas 327 - 358 en: P. Sale (ed.) *Coral Reef Fishes, Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Elsevier Science, Waltham, Massachusetts USA.
- Doherty, P.J. y A. Fowler. 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science* **263**:935-939.
- Ferre-D'Amare, A.R. 1995. Prospección ecológica de los arrecifes coralinos de los Cayos Arcas y Triángulos, Campeche, México. Impacto ambiental de una década de actividades de la industria petrolera. *Sian Ka'an Serie de Documentos* **4**:40-48.
- González-Gándara, C., N. Membrillo-Venegas, E. Núñez-Lara y J.E. Arias-González. 1999. The relationship between fish and reefscapes in the Alacranes Reef, Yucatan, Mexico: a preliminary trophic functioning analysis. *Vie et Milieu* **49**(4):275-286.
- González-Salas, C.F., E. Núñez-Lara, R.C. Hernández-Landa, M.A. Ruíz-Zárate y E.A. Arias-González. 2003. Condition of coral reef ecosystem in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 3: juvenile reef-fish communities). Paginas 318 - 337 en: J.C. Lang (ed.) *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. Atoll Research Bulletin 496.
- Goreau, T.F. 1979. The ecology of Jamaican reefs. I Species composition and zonation. *Ecology* **40**:67-90.
- Huerta, L.M. 1961. Flora marina de los alrededores de la Isla Perez, Arrecife Alacranes, Sonda de Campeche, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* **10**:11-22.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología UNAM* **6**:69-86.
- Monreal-Gómez, M.A., D.A. Salas de León, A.R. Padilla-Pilotze y M.A. Alatorre-Mendieta. 1992. Hidrografía y estimación de corrientes de densidad en el sur de la Bahía de Campeche, México. *Universidad B. C. Ciencias Marinas* **18**:115-133.
- Núñez-Lara, E., C.F. González-Salas, R.C. Hernández-Landa, M.A. Ruíz-Zárate y J.E. Arias-González. 2003. Condition of coral reef ecosystem in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 2: reef-fish communities). Paginas 318 - 337 en: J.C. Lang (ed.) *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. Atoll Research Bulletin 496.
- Núñez-Lara, E, P. Legendre y J.E. Arias-González. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: testing models using a multiscale Survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **324**:157-169.
- Núñez-Lara, E., C.F., González-Salas y J.E. Arias-González. 2012. Comunidades de peces de los arrecifes de Cayo Arcas y Triángulos en el banco de Campeche: separación de la variación espacial y ambiental. Paginas 69 - 90 en: J. Xiappa, R. Brito y A. Sánchez (eds.) *Los Recursos Acuáticos Costeros del Sureste*. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México, D. F.
- Pérez-España, H., F. Galván y L. Abitia. 1996. Temporal and spatial variations in the structure of the rocky reef fish community southwest Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas* **22**(3):273-294.
- Planes, S. 2002. Biogeography and larval dispersal inferred from population genetic analysis. Paginas 201 - 220 en: O. Sale (ed.) *Coral Reef Fishes, Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Elsevier Science, Waltham, Massachusetts USA.
- Randall, J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**:665-847.
- Sale, P.F., 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* **18**:367-421.
- Sale, P.F. 2002. The science we need to develop for more effective management. Paginas 361 - 375 en: O. Sale (ed.) *Coral Reef Fishes, Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, Elsevier Science, Waltham, Massachusetts USA.
- Smith, C.L. 1975. Succession and stability in fish communities of the dome-shaped patch reefs in the West Indies. *American Museum Novitates* **2572**:1-18.
- Victor, B.C. 1983. Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* **219**:419-420.