

Estructura Comunitaria de Peces Arrecifales en el Parque Nacional Coiba, Provincia de Veraguas, Panamá

Reef Fish Community Structure at Coiba National Park, Veraguas, Panama

Structure Communautaire des Poissons des Recifs Coralliens du Parc National de Coiba, Province de Veraguas, Panama

TEÓFILA M. DELGADO RODRÍGUEZ^{1*}, ARTURO AYALA BOCOS², HUMBERTO A. GARCÉS B.¹
y JOSÉ J. CASAS MOLDONADO¹

¹Universidad Marítima Internacional de Panamá (UMIP) La Boca, Edif. 1033,
Corregimiento de Ancón, Panamá, Rep. de Panamá.

*massiel1819.md@gmail.com, hgarces@umip.ac.pa, josejulioacasas@yahoo.es.

²Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), Carretera al Sur KM 5.5.,
Apartado Postal 19-B, C.P. 23080, La Paz Baja California Sur, México. artboc@yahoo.com.

RESUMEN

La estructura de la comunidad de peces puede ser descrita por atributos ecológicos, como riqueza, abundancia y biomasa. Los peces de arrecife tienen gran importancia desde el punto de vista ecológico ya que son especies claves dentro de las redes tróficas locales y regionales. La comunidad de peces arrecifales en la región ha sido estudiada en términos de estructura, preferencia de hábitats y composición de especies. Este estudio tiene el propósito de actualizar la información acerca de la estructura comunitaria de los peces arrecifales y el estado de conservación del Parque Nacional Coiba (PNC). El monitoreo submarino se realizó durante los meses de temporada seca (marzo) y lluviosa (agosto) de 2014, mediante censos visuales. Los datos fueron procesados para conocer la estructura de la comunidad en términos de riqueza (S'), abundancia (N'), diversidad (H') y uniformidad (J'). El estado de conservación de los sitios del PNC se dilucido mediante un análisis multicriterio. Se monitorearon un total de 18 sitios (225 transectos), registrando 125,399 individuos pertenecientes a 130 especies, siendo la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*), el cardenal (*P. colonus*) y la vieja arcoiris (*T. lucasanum*) las especies dominantes. Los sitios mejor conservados encontrados del PNC fueron Don Juan, Bajo del Pulpo, Mali Mali, Dos Tetras, Islote Santa Cruz y Machete Punta. Por el contrario, los más deteriorados fueron Sueño del Pescador, Machete, Buffete, Ballena, Catedral y Uva. Este estudio establecerá una línea base en cuanto al conocimiento de las comunidades de peces arrecifales, permitiendo a los tomadores de decisiones implementar medidas para mejorar o conservar el estado del PNC.

PALABRAS CLAVE: Estructura comunitaria, peces arrecifales, índices ecológicos

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral o arrecifes son ecosistemas que albergan una alta diversidad de especies debido a la complejidad y heterogeneidad del sustrato, proporcionando a las comunidades residentes refugios, sitios de alimentación y áreas de reproducción (Sale 1991). Los arrecifes rocosos y coralinos presentan hábitats muy similares, con una considerable diversidad de nichos (Phillips y Pérez-Cruet 1984). Es por eso que los arrecifes son ampliamente reconocidos como biomas productivos, heterogéneos y con numerosas especies asociadas (Álvarez-Filip et al. 2006).

Existe una importante asociación entre los peces y la complejidad del hábitat, lo que determina en muchas ocasiones la distribución de estos (Choat 1991). Los peces arrecifales dependen en gran medida de los beneficios que las diferentes formaciones coralinas y rocosas les proporcionan para su desarrollo y supervivencia (Choat y Bellwood 1991). Debido a todos los beneficios que brindan los arrecifes, son considerados uno de los factores más importantes en la organización de las asociaciones de estos peces (Breck 1998).

La variabilidad de los patrones en la comunidad de peces arrecifales se debe a diferentes factores ecológicos que operan a distintas escalas temporales y espaciales (Casselle y Warner 1996, Viesca 2003). La temporalidad es importante en la explicación de los cambios en la presencia y abundancia de los peces asociados a arrecifes de coral (Sale y Douglas 1984). A su vez, los cambios temporales están asociados a factores como el grado de exposición a corrientes superficiales, oleaje y características fisicoquímicas del ambiente durante un ciclo anual (Williams 1991).

Para el manejo adecuado y aprovechamiento sustentable de los arrecifes de coral y sus recursos, es necesario conocer las características y estructura de sus comunidades (Santamaría-Miranda et al. 2003). La estructura del hábitat se define como la cantidad y composición tridimensional de la materia física en un lugar y tiempo determinado (Bell et al. 1991). La estructura de la comunidad de peces puede ser descrita por atributos ecológicos, como la riqueza de especies, la abundancia o la biomasa (Krebs 1972). Dichas comunidades se encuentran en un lugar por todos los beneficios que este les brindan, lo que influye directamente en su distribución, abundancia, riqueza y diversidad (Álvarez-Filip 2004).

Los peces de arrecife tienen gran importancia desde el punto de vista ecológico, por lo que juegan un papel clave dentro de las redes tróficas locales y regionales (Jiménez-Gutiérrez 1999). La dinámica de estos grupos tróficos influye de manera importante en el funcionamiento de las comunidades, controlando la estructura específica y abundancia de consumidores a través de la competencia y depredación, y contribuyendo en el flujo energético en los ecosistemas (Medina et al. 2004). La diversidad de especies de peces tiene la capacidad de incrementar la resistencia del ecosistema para soportar efectos adversos ambientales y causados por el hombre (Naeem 1998). Además, es importante resaltar que los peces de mayor tamaño poseen un gran valor para la economía de las zonas aledañas, bien como recurso pesquero o como atractivo turístico

para el pescador deportivo (Richards y Lindeman 1987, Cardiel et al. 1997).

Los censos visuales de peces arrecifales son complejos, ya que la identificación se complica debido a los patrones de coloración, tamaño reducido, comportamiento y ubicación en el hábitat (Brock 1982, Ackerman y Bellwood 2000, Willis 2001). Cabe destacar que no existe una metodología establecida para el estudio de las comunidades de peces de arrecife en el mundo, aunque la técnica más utilizada es la de transectos y recuentos visuales de peces (Arreola-Robles 1998). El censo de transectos de banda ha sido el método más utilizado en estudios de campo sobre ecología de peces marinos arrecifales (Cheal y Thompson 1997, Sale 1997). Su popularidad se debe a que es un método económico, no-destructivo y que permite estimar fácilmente la densidad, la estructura de tallas de las poblaciones y la diversidad de las comunidades de peces (Sale y Sharp 1983, Samoily 1997).

Es importante resaltar que los peces son el elemento más llamativo de los ecosistemas marinos a nivel mundial, así como en el PNC y sus alrededores (Cardiel et al. 1997). La ley que crea al PNC establece que las actividades de pesca permitidas en el parque son de subsistencia, artesanal, deportiva y científica. Por otro lado, la Ley General del Ambiente crea la obligación de implementar un programa de monitoreo ambiental que ayude a evaluar los impactos que causan el uso público del PNC y de sus bienes, para lo cual deben seguirse las indicaciones del plan de manejo y las políticas de conservación y uso sostenible (ANAM 2009).

Las investigaciones sobre peces en el PNC están referidas a muestreos ictiológicos en los esteros Boca Grande y río San Juan en el PNC, donde se comparó la diversidad y abundancia de las especies de peces existentes (Núñez et al. 2010). Otro aporte al tema de los peces fue el inventario de especies de peces asociadas a arrecifes y manglares del PNC (Vega y Villarreal 2003). La comunidad de peces arrecifales en la región ha sido estudiada en términos de su estructura, preferencia de hábitats y composición de especies. Encontrado diferencias en la composición de especies y el tamaño de los individuos entre los peces de comunidades coralinas y de arrecifes de coral, presentándose traslape de grupos tróficos entre los hábitats (Benfield et al. 2008, Dominici-Arosemena y Wolff 2006). El único estudio relacionado directamente con esta investigación que trate sobre la estructura comunitaria de peces en el PNC es el monitoreo ecológico de Ayala Bocos (2011).

Esta investigación tiene el propósito de actualizar la información existente acerca del estado de los peces asociados a los arrecifes del Parque Nacional Coiba.

METODOLOGÍA

Área de Estudio

El PNC está localizado en el golfo de Chiriquí (ver Figura 1), en el Pacífico occidental de Panamá, en la región de Montijo (Áviles et al. 2014). Coiba ocupa una superficie de 270,125 ha, de las cuales 53,528 son territorio insular y 216,553 son áreas marinas (Cueva y Delgado 2010). Contigua al PNC está la Zona Especial de Protección

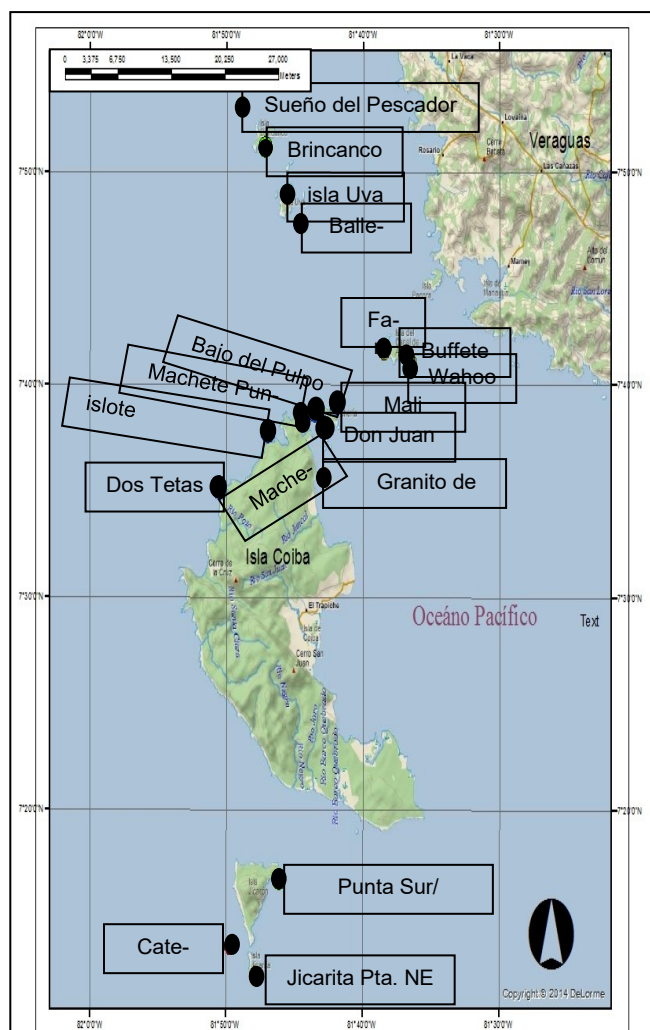


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en el PNC, provincia de Veraguas.

Marina, que cuenta con una extensión adicional de 160,000 ha (Mantell y Maté 2006). Coiba se encuentra situado entre las coordenadas geográficas $7^{\circ} 10' 4''$ y $7^{\circ} 53' 27''$ N y $81^{\circ} 32' 35''$ y $81^{\circ} 56' 15''$ O en sus puntos más extremos (Castroviejo 1997).

El PNC posee un clima tropical húmedo, variedad monzónica según la clasificación de Köppen. El parque se caracteriza por abundantes lluvias de 3,500 mm anuales, con una temperatura media de 25.9°C (Guzmán y Breedy 2008). En el PNC existen dos estaciones bien marcadas en cuanto a la distribución de las precipitaciones, la estación seca y la estación lluviosa (Fontal-Cazalla y Nieves-Aldrey 2004).

El Pacífico oriental tropical es intensamente afectado por el ciclo climático de El Niño – La Niña, lo que causa oscilaciones dramáticas en las surgencias, temperatura del mar y productividad (NOAA 2015). Las aguas del PNC no son afectadas por el afloramiento (Glynn 1972). La falta de afloramiento en el golfo de Chiriquí durante la estación seca está demostrada por la alta temperatura y baja

salinidad, y por la muy baja concentración de los fosfatos disueltos en la capa fótica (Kwiecinski y Chial 1983). En el golfo de Chiriquí, la temperatura superficial del agua es de 27-29 °C durante el año, aunque durante la temporada seca la termoclina superficial puede estar a menos de 10 m de profundidad con temperaturas de 24 - 25°C (Glynn 1977).

Sitios de Muestreo

Para el monitoreo submarino, se realizaron dos visitas al PNC, una en cada estación del 2014 en la estación seca (20 a 25 de marzo) y en la estación lluviosa (21 al 25 de agosto). Durante este estudio, se seleccionaron 18 sitios para ser monitoreados dentro del PNC (ver Cuadro No. 1 y Figura 1). Las áreas monitoreadas se basaron en los sitios prioritarios informados, que fueron Bajo del Pulpo, Faro, Don Juan, Frijol, Catedral, Viuda, Dos Tetas, Lavadora, Montaña Rusa, Iglesia, Granito de Oro, Uva, Wahoo, Pta. Sur/Jicarita e islote Santa Cruz (Ayala Bocos 2011).

Cuadro No. 1. Coordenadas geográficas de los sitios monitoreados en el PNC, marzo y agosto 2014.

Sitio	Siglas	Latitud N	Longitud O
Bajo del Pulpo	BAP	7°38'48.35"	81°43'31.84"
Ballena	BAL	7°47'34.80"	81°44'30.70"
Brincanco	BRI	7°51'13.40"	81°47'08.90"
Buffete	BUF	7°41'17.70"	81°36'38.40"
Catedral	CAT	7°13'36.10"	81°49'44.50"
Don Juan	DOJ	7°37'59.90"	81°42'49.40"
Dos Tetas	DOT	7°35'09.20"	81°50'30.20"
Faro	FAR	7°41'36.60"	81°38'25.30"
Granito de Oro	GRO	7°35'38.90"	81°42'47.10"
Islote Santa Cruz	ISC	7°37'49.70"	81°46'57.30"
Jicarón Pta. NE	JPN	7°16'46.30"	81°46'07.40"
Machete	MAC	7°38'22.19"	81°44'28.45"
Machete Punta	MAP	7°38'27.10"	81°44'27.10"
Mali Mali/La Viuda	MAM	7°39'07.90"	81°41'54.40"
Punta Sur/Jicarita	PSJ	7°12'13.00"	81°47'50.00"
Sueño del Pescador	SDP	7°53'06.90"	81°48'50.70"
Uva	UVA	7°48'53.50"	81°45'31.70"
Wahoo	WAH	7°41'08.30"	81°36'34.20"

Trabajo de Campo

Para el monitoreo submarino se usó equipo de buceo autónomo en cada sitio y se realizaron ocho transectos de banda paralelos a la línea de costa a dos profundidades diferentes, una somera (< 8 m) y otra profunda (8 - 14 m), siempre y cuando las condiciones climáticas lo permitieron (Brock 1954). Para el estudio de la composición de peces arrecifales, se realizaron censos visuales en los que se contaron e identificaron todos los animales presentes en un túnel imaginario sobre transectos de 20 m de largo x 5 m de ancho. Sobre cada transecto (censo) el buzo registró inclusive los peces pequeños encontrados en rocas o asociados a otros organismos marinos. Adicionalmente, se estimó el tamaño de los individuos en intervalos de 5 cm (Bellwood y Alcalá 1988, Sale 1997, Rogers et al. 2001).

La información obtenida de cada censo durante el monitoreo fue organizada en una base de datos para peces

en el sitio de estudio. Dichas bases contienen los valores de densidad de especies (individuos/m²) por sitio y estación. Los datos fueron procesados para conocer la estructura de la comunidad en términos de riqueza (S = especies/transecto), abundancia (N = individuos/m²) y se calcularon los índices comunitarios diversidad de Shannon -Wiener (H', decits/ind.) y uniformidad de Pielou (J') (Magurran 1988, Krebs 1989).

Para estimar el estado de conservación de los sitios monitoreados durante este estudio se realizó un análisis multicriterio, el cual utilizó las coordenadas geográficas de los 18 sitios. Además, empleó los resultados de la estructura comunitaria (riqueza, abundancia, diversidad y equidad) y la localización del sitio dentro del parque (pesca o no pesca). Este análisis está basado en el criterio de riqueza acumulada de peces y permite establecer el número mínimo de sitios que deben considerarse dentro de los programas de protección de especies (Pressey et al. 1993, Gil y Moreno 2007). Dicho análisis estableció un "ranking" del estado de conservación de los sitios (alto, medio, bajo y muy bajo).

Análisis Estadísticos

En el caso de los análisis por estación (seca y lluviosa), así como en los 18 sitios, se realizaron las pruebas *a priori* de Kolmogorov-Smirnov y Levene para determinar si los valores de los descriptores comunitarios (S, N, H' y J') eran normales y homocedásticos. Para los índices que presentaron ambos supuestos, se procedió a compararlos mediante un análisis de varianza de una vía ANOVA ($p < 0.05$) con el fin de tratar de observar diferencias significativas, y luego pruebas *a posteriori* de Tukey para determinar el origen de estas (Zar 2009). En los análisis por sitio, se realizaron pruebas U de Mann-Whitney para varianzas desiguales, para determinar si existían diferencias entre los descriptores comunitarios (S, N, H' y J').

En el caso de los índices que no cumplieron con los requisitos paramétricos, se procedió a aplicar la prueba Kruskal-Wallis ($p < 0.05$), tomando como factor el sitio y la estación. Posteriormente se aplicó la U de Mann-Whitney para definir el origen de las diferencias (Clarke y Warwick 2001, Zar 2009). En todos los casos se realizaron figuras, en los cuales se consideró como variables dependientes al valor promedio \pm error estándar (σ/\sqrt{n}) de cada índice, mientras que la estación o sitio fungieron como las variables independientes. Para todos los análisis estadísticos de la estructura comunitaria de peces se utilizó el programa STATISTICA v. 6.0 (STATSOFT 2001).

Para los indicadores de la estructura comunitaria de peces, como riqueza (S), abundancia (N), diversidad (H') y el índice de equidad (J'), se designaron valores ascendentes que iban de 1 a 18. A la localización del sitio se le designaron valores extremos: 1 para los que permiten la pesca y 18 a los que no la permiten. Una vez asignados los valores para cada índice, se procedió a ordenarlos en relación con los sitios. Por último, se realizó la suma de todos los valores, que generó un total el cual se ordenó ascendentemente y se dividió en los cuatro rangos de conservación (ver Cuadro No. 2).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Monitoreo Submarino

Se monitorearon un total de 18 sitios y se realizó un total de 225 transectos, de los cuales 102 corresponden a la estación lluviosa y 123 a la seca. El número total de individuos registrados durante los transectos fue de 125,399, presentándose 68.9 % en la estación lluviosa y 31.1 % en la seca. Dichos individuos pertenecen a 130 especies agrupadas en dos clases, 13 órdenes y 49 familias. Las familias Pomacentridae, Labridae y Serranidae fueron las más representativas en cuanto al número de especies. Estudios en áreas aledañas al PNC reportan resultados similares a los encontrados en esta investigación (Dominici-Arosemena y Wolff 2006).

Las especies dominantes en el área de estudio fueron la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*), el cardenal (*P. colonus*) y la vieja arcoiris (*T. lucasanum*) con un 65 % del total de abundancia relativa. El resto de las 127 especies se consideraron poco abundantes o raras (Figura 2). Esto demuestra un patrón similar a lo encontrado en el POT, al ser el *T. lucasanum* uno de los peces más comunes (Dominici-Arosemena y Wolff 2006). Esta dominancia del *T. lucasanum* puede estar relacionada con las diferencias en la distribución irregular del suministro de alimentos entre las zonas de arrecife o con las diferencias en el sistema social (Giraldo et al. 2001).

La riqueza (S) de peces promedio que se encontró en el PNC fue de 17.42 ± 0.39 especies/transecto. El sitio que mostró mayor riqueza de peces fue Bajo del Pulpo (25.12 ± 1.18 especies/transecto) y la de menor, isla Uva (10.66 ± 1.42 especies/transecto). Los análisis estadísticos mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los sitios: Bajo del Pulpo (25.12 ± 1.18 especies/transecto), Don Juan (21.07 ± 1.89 especies/transecto), Jicarón Punta NE (20.75 ± 1.34 especies/transecto), islote Santa Cruz (20.64 ± 1.39 especies/transecto) y Mali Mali (20.35 ± 1.58 especies/transecto) son los de mayor riqueza. Por el contrario, isla Uva (10.66 ± 1.42 especies/transecto), Machete ($11.6 \pm$

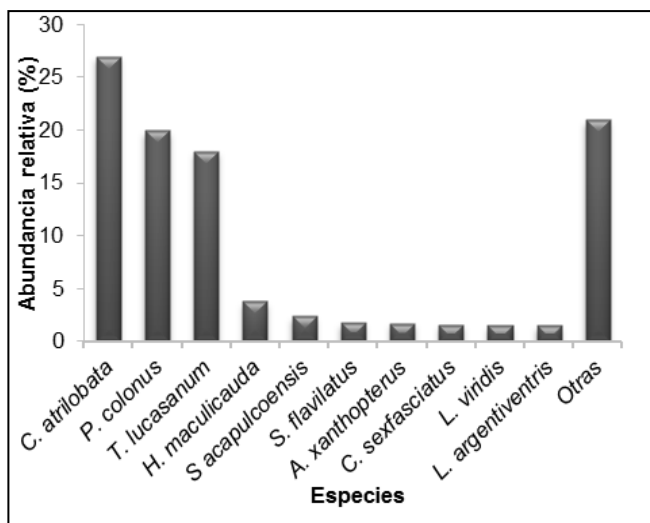


Figura 2. Abundancia relativa de las principales especies arrecifales observadas en el PNC, marzo y agosto 2014

0.83 especies/transecto), Buffete (13.37 ± 1.94 especies/transecto) y Granito de Oro (14.92 ± 0.66 especies/transecto) mostraron diferencias por sus bajos valores de riqueza (Figura 3).

La riqueza promedio de peces encontrados en nuestro estudio fue similar a lo informado con anterioridad, lo que nos sugiere que el área es ecológicamente constante y estable (Ayala Bocos 2011). En cuanto a las diferencias de riqueza entre isla Uva y Bajo del Pulpo pueden estar relacionadas a las influencias de características ambientales, al

Cuadro 2. Valores ranqueados por sitio de los indicadores comunitarios de peces en el PNC, marzo y agosto 2014. Riqueza (S), abundancia (N), diversidad de Shannon-Wiener (H'), uniformidad de Pielou (J') y localización (L).

Sitios	S	N	H'	J'	L	TOTAL
Bajo del Pulpo	18	14	18	17	18	85
Don Juan	17	13	16	12	18	76
Jicaron Pta. NE	16	5	17	16	18	72
Islote Santa Cruz	15	12	15	11	18	71
Mali Mali	14	15	12	9	18	68
Brincanco	12	11	14	13	18	68
Faro	7	6	11	15	18	57
Dos Tetas	11	17	6	2	18	54
Machete Punta	13	18	1	1	18	51
Wahoo	9	4	10	10	18	51
Punta Sur/ Jicarita	8	3	9	8	18	46
Ballena	10	8	13	14	1	46
Uva	1	1	4	18	18	42
Granito de Oro	4	10	3	3	18	38
Machete	2	7	2	5	18	34
Buffete	3	2	5	6	18	34
Sueño del Pescador	5	16	7	4	1	33
Catedral	6	9	8	7	1	31

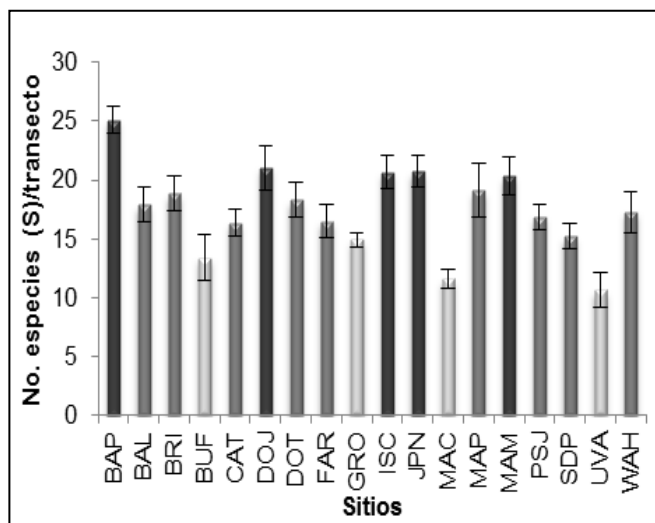


Figura 3. Riqueza específica de peces (promedio ± error estándar) por sitio de monitoreo en el PNC, marzo y agosto 2014.

tamaño y tipo de arrecife que lo forman, siendo mejores las condiciones para Bajo del Pulpo. Esto coincide con otros estudios donde las diferencias en la riqueza de sitios están atribuidas a la dinámica de las condiciones ambientales alrededor de los arrecifes y al tamaño que presenta cada uno (Williams 1986, García-Charton 1995). Al comparar la riqueza de peces entre estaciones, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), con 19.72 ± 0.55 especies/transecto para lluviosa versus 15.51 ± 0.49 especies/transecto para seca (Figura 3). Estos resultados fueron inversos a lo encontrado en el estudio realizado por Ayala Bocos (2011). Investigaciones previas en el área indican que no existen diferencias de los ensamblajes icticos entre estaciones, sino que éstas últimas se dan por diversidad del sustrato, complejidad del hábitat, profundidad, amplitud de marea, exposición y otras (Álvarez-Filip et al. 2006, Domínguez-Arosemena y Wolff 2006, Cobián et al. 2011).

La abundancia (N) de peces observada en promedio para el PNC fue de 5.02 ± 0.26 individuos/m². El sitio con mayor abundancia de toda la región estudiada es Machete Punta (10.68 ± 2.91 individuos/m²), mientras que isla Uva (2.05 ± 0.50 individuos/m²) presentó la menor abundancia. Se registran diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$), y son Machete Punta (10.68 ± 2.91 individuos/m²), Dos Tetas (8.94 ± 1.71 individuos/m²), Sueño del Pescador (6.44 ± 1.03 individuos/m²) y Mali Mali (6.26 ± 1.17 individuos/m²) los más abundantes. Por otro lado, isla Uva (2.05 ± 0.50 individuos/m²), Buffete (2.71 ± 0.53 individuos/m²) y Punta Sur/Jicarita (3.05 ± 0.41 individuos/m²) mostraron ser los menos abundantes (Figura 4).

Con respecto a la abundancia por sitios, se observó una alta dominancia de la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*) en Machete Punta y sitios con condiciones similares a este, donde la profundidad, el oleaje y las corrientes eran mayores que en los sitios poco abundantes. Estudios previos sugieren que la elevada abundancia de peces en un sitio está atribuido a la presencia de especies dominantes como *C. atrilobata* (Galván-Villa et al. 2011). Además, se ha demostrado que las variaciones en la abundancia de peces están relacionadas con diferentes grados de exposición al

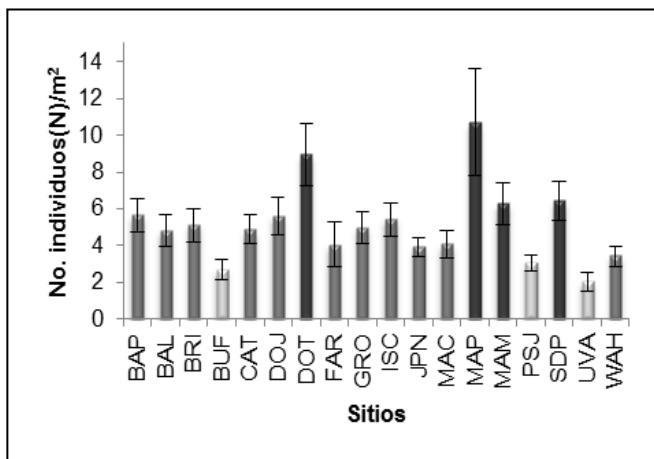


Figura 4. Número de individuos de peces (promedio ± error estándar) por sitio monitoreado en el PNC, marzo y agosto 2014.

oleaje y profundidad (Galzin 1987, Williams 1991, Öhman et al. 1997, Friedlander y Parrish 1998, Ferreira et al. 2001, Garpe y Öhman 2003, Russ 2003, Brokovich et al. 2006).

Especies planctónicas como la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*) y el cardenal (*P. colonus*) tienden a ser una de las especies más abundantes en ambientes expuestos al oleaje y las corrientes. Esto se debe a que las corrientes que circulan en el área las proveen de elevadas cantidades de plancton (Obeso et al. 1993). Esto último probablemente indica una dependencia del *C. atrilobata* a las características de estos ambientes por sus recursos alimenticios (Floeter et al. 2004, Galván-Villa et al. 2010).

Al comparar la abundancia de peces entre estaciones se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$), con 7.29 ± 0.44 individuos/m² para lluviosa versus 3.14 ± 0.19 individuos/m² para seca. La abundancia promedio de peces por estación de nuestro estudio fue inversa a la encontrada por Ayala Bocos (2011). Esta diferencia puede deberse principalmente a la dominancia de algunas especies en la estación lluviosa del 2014, lo que influye directamente en los valores de la abundancia de los peces. Vale destacar que se ha encontrado que especies de tipo planctófago son más abundantes en invierno para el Pacífico Mexicano (Arreola-Robles 1998).

El valor de diversidad (H') de peces promedio que se obtuvo en el PNC fue de 0.77 ± 0.01 decits/ind. Los sitios más diversos del PNC fueron Bajo del Pulpo (0.98 ± 0.06 decits/ind.), Punta Sur/Jicarita (0.77 ± 0.03 decits/ind.), islote Santa Cruz (0.85 ± 0.02 decits/ind.) y Don Juan (0.86 ± 0.04 decits/ind.), mientras que los sitios menos diversos fueron Machete Punta (0.53 ± 0.05 decits/ind.), Machete (0.63 ± 0.05 decits/ind.), Granito de Oro (0.67 ± 0.05 decits/ind.) e isla Uva con 0.68 ± 0.04 decits/ind (Figura 5). Algunos de los sitios menos diversos están dominados por especies que presentan altos valores de abundancia como la vieja arcoiris (*T. lucasanum*) y la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*).

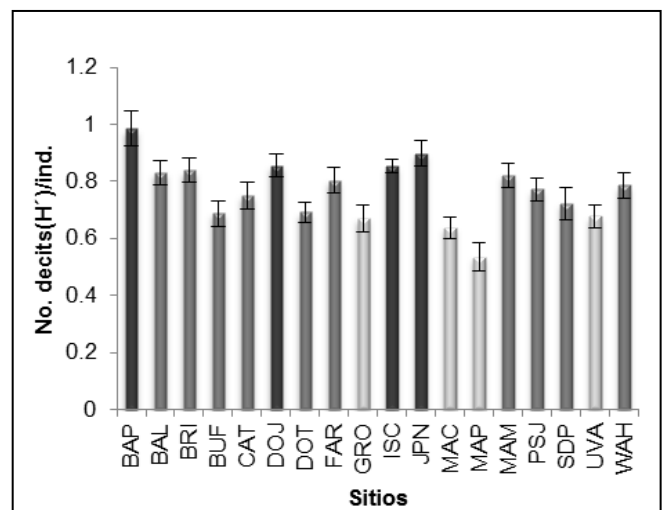


Figura 5. Diversidad de peces (promedio ± error estándar) por sitio monitoreado en el PNC, marzo y agosto 2014.

La diversidad promedio de peces encontrada en nuestro estudio fue similar a la encontrada por Ayala Bocos (2011). En cuanto a las diferencias por sitios, la relación entre número de especies y abundancia influyeron en los valores de diversidad de nuestro estudio. En Bajo del Pulpo, las especies registradas presentan una abundancia cercana al promedio, mientras que isla Uva presentó la abundancia y diversidad más baja. Nuestros resultados coinciden con otros estudios que indican que los valores de diversidad más bajos están ligados a factores como el número de especies reducido, elevada abundancia y clara dominancia de algunas especies (Choat y Ayling 1987, Roberts y Ormond 1987). Otros factores que están relacionados con la baja diversidad de peces son la homeogeneidad en la fisiografía y la composición de los fondos muestreados (Jiménez-Gutiérrez 1999).

Al comparar la diversidad (H') de peces entre estaciones se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) con 0.70 ± 0.00 decits/ind. para seca versus 0.57 ± 0.01 decits/ind. para lluviosa. Nuestro estudio difiere de otros realizados en el PNC, en los cuales no se muestran diferencias significativas por estación (Ayala Bocos 2011). Estas diferencias entre estaciones se explican con el aumento temporal de la abundancia de especies dominantes, como la vieja arcoiris (*T. lucasanum*) y la damisela cola de tijera (*C. atrilobata*), que influyen en el aumento de la abundancia y del valor de dominancia con una menor diversidad (Sánchez-Caballero 2014).

El valor de la equidad (J') de peces asociados a los arrecifes que se obtuvo en el PNC fue de 0.64 ± 0.00 . El sitio más equitativo de toda la región estudiada lo registró isla Uva (0.70 ± 0.03), mientras que Machete Punta (0.43 ± 0.05) fue el menos equitativo. Los análisis estadísticos reflejan diferencias significativas ($p < 0.05$) en la equidad por sitio donde isla Uva (0.70 ± 0.03) y Bajo del Pulpo (0.70 ± 0.04) fueron los de mayor valor. Sin embargo, Machete Punta (0.43 ± 0.05), Granito de Oro (0.58 ± 0.04), Dos Tetas (0.57 ± 0.03) y Sueño del Pescador (0.61 ± 0.03) corresponden a los índices de equidad (J') con cifras más bajas (ver Figura 6).

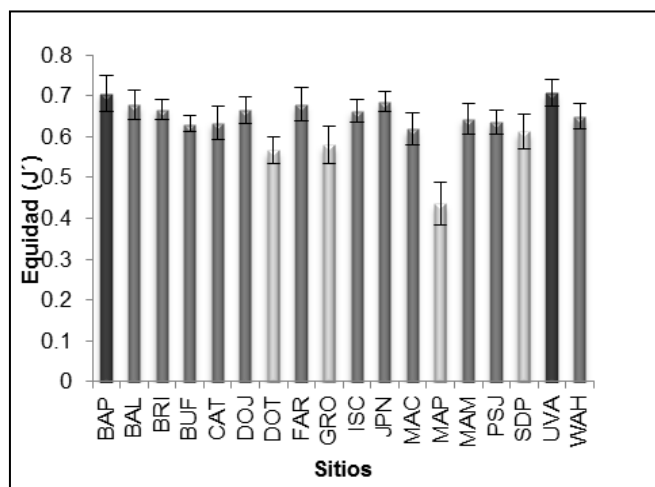


Figura 6. Equidad de peces (promedio \pm error estándar) por sitio monitoreado en el PNC, marzo y agosto 2014.

El PNC en el 2011 mostró valores de equidad (J') promedio de peces similares al de nuestro estudio. Estas semejanzas pueden estar relacionadas con la proporcionalidad de la abundancia de las especies de peces a lo largo de los años, que se mantienen relativamente estable (Ortiz 2005). Según Fernández-Rivera Melo (2006), las diferencias de equidad de peces entre sitios puede ser debido a la mayor cantidad de microambientes (arrecifes de coral, distintos tipos de fondos rocosos) en algunos sitios, lo que permite una distribución más homogénea de las abundancias y mayor equidad. Esto coincide con nuestro estudio, ya que los sitios que presentaron menor equidad (Machete Punta, Granito de Oro, Dos Tetas y Sueño del Pescador) corresponden a los sitios que mantuvieron abundancias extremas (muy abundante o menos abundante), lo que influyó en la equidad de éstos.

Los análisis estadístico del valor de equidad promedio (J') de peces por estación mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) con 0.81 ± 0.02 para seca versus 0.72 ± 0.01 para lluviosa. En nuestro estudio la uniformidad de peces por estación fue diferente a la encontrada por Ayala Bocos (2011). Esto puede ser debido a que en la estación lluviosa los valores de riqueza de especies y abundancia fueron mayores que en la seca, lo que determina diferencias estacionales. Esto concuerda con lo encontrado en el golfo de California, donde en verano se presenta mayor riqueza y las abundancias no muestran grandes fluctuaciones como sucede en invierno, permitiendo mayor equidad en verano (Jiménez-Gutiérrez 1999, Aburto-Oropeza y Balart 2001).

Análisis Multicriterio

Los sitios con puntuaciones altas de conservación (>71) fueron Bajo del Pulpo, Don Juan, Jicarón Pta. Norte e islote Santa Cruz, que representan un 22 % del total. Los sitios con un rango medio (> 54 a 68) fueron Mali Mali, Brincanco, Faro y Dos Tetas, que constituyen un 22 %. Los sitios con un rango bajo (> 42 a 51) fueron Machete Punta, Wahoo, Punta Sur/Jicarita, Ballena y Uva, que representan un 28 %. Por último, los sitios con un rango muy bajo (<38) fueron Granito de Oro, Machete, Buffete, Sueño del Pescador y Catedral, que constituyen un 28 % (ver Cuadro 2 y Figura 7).

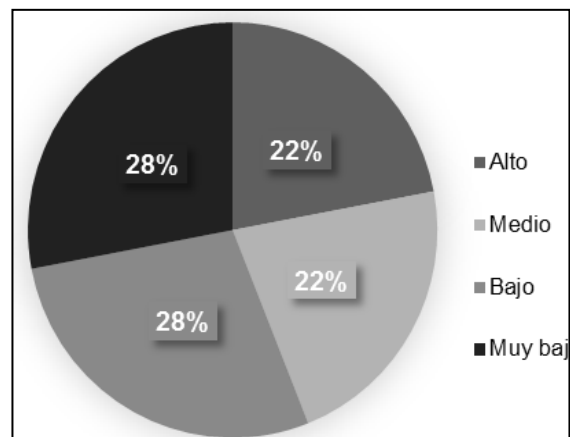


Figura 7. Estado de conservación (%) de los sitios monitoreados en el PNC, marzo y agosto

Los sitios mejor conservados (altos y medios) representaron un 44 % del total de sitios y los más deteriorados o peor conservados (bajos y muy bajos) constituyeron el 56 % restante. Los sitios mejor conservados se localizan principalmente cerca de la estación de ANAM, por lo que reciben una mayor vigilancia que los que están alejados de la estación. En el caso de Granito de Oro, su deterioro pudiera estar relacionado con la sobrecarga turística y mal manejo del turismo.

El deterioro de algunos sitios del PNC puede deberse también al cambio climático, que produce cambios en el nivel del mar y aumenta la temperatura y acidez de las aguas, lo que afecta gradualmente a los arrecifes y especies asociadas en todo el Pacífico oriental (Guzmán y Vega 2009). Otras causas son las malas prácticas de pesca realizadas en el PNC, sean de tipo artesanal o deportivo, que ocasionan una serie de problemas de sobrepesca y daños a los frágiles ecosistemas marinos existentes. Por último, la falta de recursos destinados a la vigilancia del parque lo hace vulnerable a estas acciones que se constituyen en una amenaza para su conservación efectiva (Montenegro 2007).

RECONOCIMIENTO

- i) La estructura comunitaria de peces en el parque presentó diferencias significativas tanto por sitios monitoreados como entre estaciones, con alta dominancia de damisela cola de tijera (*Chromis atrilobata*), cardenal (*Paranthias colonus*) y vieja arcoiris (*Talossoma lucasanum*).
- ii) Los valores de diversidad (H') y equidad (J') promedio de peces arrecifales encontrados fueron más bajos en la estación lluviosa, debido a la abundancia de las especies dominantes.
- iii) Los sitios monitoreados en el PNC que se encuentran en buen estado de conservación (44% del total) fueron Bajo del Pulpo, Don Juan, Jicarón Pta. Norte, islote Santa Cruz, Machete Punta, Mali Mali, Brincanco, Faro y Dos Tetras, localizados en el área de no extracción y cercanos a la estación de ANAM.

LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza, O. y E.F. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology* **22**(4):283-305.
- Ackerman, J.L. y D.R. Bellwood. 2000. Reef fish assemblages: A re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series* **206**:227-237.
- Adames, P. y F. Beleño. 1992. *Estudio de la Abundancia y Determinación Taxonómica de las Especies de Peces Comerciales del Pacífico de Veraguas*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Panamá, Panamá, Panamá. 38 pp.
- Álvarez-Filip, L. 2004. Influencia del hábitat sobre la asociación de peces en el arrecife coralino de cabo Pulmo, B.C.S. México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, La Paz, Baja California Sur, México. 102 pp.
- Álvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla, y L.E. Calderón-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in cabo Pulmo reef, gulf of California. *Marine Ecology* **27**(3):253-262.
- ANAM. 2009. *Plan de Manejo del Parque Nacional Coiba*. Autoridad Nacional del Ambiente, Panamá, Panamá. 168 pp.
- Arreola-Robles, J.L. 1998. Diversidad de peces de arrecife en la región de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestría. Centro de Instrucción y Capacitación Marítima-Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, México. 89 pp.
- Ayala Bocos, A. [2011]. Estado y monitoreo de las áreas arrecifales en el Pacífico Panameño: Situación actual y escenarios de cambio ante futuros impactos ambientales. Informe final. Universidad Autónoma de Baja California Sur-Conservación Internacional, Panamá, Panamá. 141 pp.
- Ayala Bocos, A. [2014]. Estado y monitoreo de las comunidades arrecifales y especies claves para la pesquería en el Parque Nacional Isla Coiba y de la zona especial de protección marina Archipiélago de Las Perlas (Periodo 2014). Informe final. Universidad Autónoma de Baja California Sur-Conservación Internacional, Panamá, Panamá. 64 pp.
- Bell, S.S., E.D. McCoy, y H.R. Mushinsky. 1991. Habitat structure: The physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, Inglaterra, UK. 210 pp.
- Bellwood, D.R. y A.C. Alcalá. 1988. The effect of a minimum length specification on visual estimates of density and biomass of coral reef fishes. *Coral Reefs* **7**(1):23-27.
- Benfield, S., L. Baxter, H.M. Guzmán y J.M. Mair. 2008. A comparison of coral reef and coral communities fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* **88**(7):1331-1341.
- Breck, M.W. 1998. Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. *Marine Ecology Progress Series* **169**:165-168.
- Brock, R.E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *The Journal of Wildlife Management* **18**(3):297-308.
- Brock, R.E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bulletin of Marine Science* **32**(1):269-276.
- Brokovich, E., A. Barranes y M. Goren. 2006. Habitat structure determines coral reef fish assemblages at the northern tip of the Red Sea. *Ecological Indicators* **6**(3):494-507.
- Casselle, J.E. y R.R. Warner. 1996. Variability in recruitment of coral reef fishes: The importance of habitat at two spatial scales. *Ecology* **77**(8):2488-2504.
- Castroviejo, S. (ed.). 1997. *Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá)*. Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo, Madrid, España. 31 pp.
- Cheal, A.J. y A.A. Thompson. 1997. Comparing visual counts of coral reef fish: Implications of transect width and species selection. *Marine Ecology Progress Series* **158**:241-248.
- Choat, J.H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs. Pages 120-155 in: P.F. Sale (ed.). *The Ecology of Fishes of Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Choat, J.H. y D.R. Bellwood. 1991. Reef Fishes: Their History and Evolution. Pages 39-66 in: P.F. Sale, P.J. Doherty, and W.A. Douglas (eds.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Choat, J.M. y A.M. Ayling. 1987. The relationships between habitat structure and fish fauna on New Zealand reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **10**(1):257-284.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2a ed. PRIMER-E, Plymouth, Reino Unido. 175 pp.
- Cobián, D., R. Claro, P.P. Chevalier-Montegaud, S.P., Valderrama y H. Caballero. 2011. Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* **3**(1):153-169.
- Cuadras, C.M. 1991. Ejemplos y aplicaciones insólitas en regresión y correlación. *Questiò* **15**(3):367-382.
- Cueva, G. y G. Delgado. [2010]. Parque Nacional Coiba-Panamá. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador. 27 pp.
- Dominici-Arosemena, A. y M. Wolff. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panama): Living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgoland Marine Research* **60**(4):287-305.
- Ferreira, C.E., E.A. Goncalves y R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* **61**(4):353-369.
- Floeter, S.R., C.E.L. Ferreira, A. Dominici-Arosemena y I. Zalmon. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: A functional approach. *Journal of Fish Biology* **64**(6):1680-1699.
- Fontal-Cazalla, F. y J.L. Nieves-Aldrey. 2004. Estudio comparado de diversidad de eucoilinos paleárticos (El Ventorrillo, España) y neotropicales (P.N. Coiba, Panamá) (Hymenoptera, Cynipoidea, Figitidae, Eucoilinae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*

- 35:51-101.
- Friedlander, A.M. y J.D. Parrish. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**(1):1-30.
- Galván-Villa, C.M., J.L. Arreola-Robles, E. Ríos-Jara, y F.A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* **45**(2):311-324.
- Galván-Villa, C.M., E. López-Uriarte y J.L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de playa Mora, Bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica* **21**(2):135-146.
- Galzin, R. 1987. Structure of fishes communities of French Polynesian coral reefs. II. Spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* **41**(2):129-136.
- García-Charton, J.A. 1995. *Relaciones con el Hábitat y Factores Ambientales que Determinan la Estructura Espacial del Poblamiento Ictiológico de los Fondos Rocosos Infralitorales del Mediterráneo Occidental*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Murcia, Murcia, España. 143 pp.
- Garpe, K.C. y M.C. Öhman. 2003. Coral and fish distribution patterns in Mafia Island Marine Park, Tanzania: Fish-habitat interactions. *Hydrobiologia* **498**(1):191-211.
- Gil, G. y C.E. Moreno. 2007. Los análisis de complementariedad aplicados a la selección de reservas de la biosfera: Efecto de la escala. Hacia una cultura de la conservación de la diversidad biológica. *Monografías Tercer Milenio* **6**(1):63-70.
- Giraldo, A., C. Gómez y F. Ospina. 2001. Abundance and spatial distribution of *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1863) in a coral reef of the eastern Tropical Pacific. *Bulletin of Marine Science* **68**(1):147-152.
- Glynn, P.W. 1972. Observations on the ecology of the Caribbean and Pacific coast of Panama. *Bulletin of the Biological Society of Washington* **2**(1):13-30.
- Glynn, P.W. 1977. Coral growth and upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. *Journal of Marine Research* **35**(1):567-585.
- Guzmán, H., D.R. Robertson y M.L. Díaz. 1991. Distribución y abundancia de corales en el arrecife de Isla Iguana, Panamá. *Revista de Biología Tropical* **39**(2):225-231.
- Jiménez-Gutiérrez, S.R. 1999. Abundancia y estructura comunitaria de peces de arrecife rocoso en la zona de Isla Cerralvo, B.C.S., México. Tesis de Maestría. Centro de Instrucción y Capacitación Marítima-Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, México. 91 pp.
- Krebs, C.J. 1972. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper y Row Publishers, New York, USA. 694 pp.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper y Row Publishers, New York, USA. 654 pp.
- Kwieceński, B. y B. Chial. 1983. Algunos aspectos de la oceanografía del golfo de Chiriquí, su comparación con el golfo de Panamá. *Revista de Biología Tropical* **31**(2):323-325.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, London, Inglaterra, United Kingdom. 179 pp.
- Mantell, K. y J. Maté. [2006]. Manual de Operaciones de Buceo Sostenible del Parque Nacional Coiba. Borrador. Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá- Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panamá, Panamá.
- Maté, J. 2006. *Análisis de la Situación de la Pesca en el Golfo de Chiriquí y de Montijo*. The Nature Conservancy, Panamá, Panamá. 68 pp.
- Medina, M., M. Araya y C. Vega. 2004. Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Investigaciones Marinas* **32**(1):33-47.
- MIAMBIENTE. [2015]. Listado de embarcaciones autorizadas para realizar pesca artesanal en el Parque Nacional Coiba. Ministerio de Ambiente, Santiago, Veraguas, Panamá. 1 pp.
- Montenegro, R.G. 2007. Valoración Económica de los Recursos Turísticos y Pesqueros del Parque Nacional Coiba. Conservation Strategy Fund, Panamá, Panamá. 82 pp.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* **12**(1):39-45.
- NOAA. [In press]. Introducción. National Marine Sanctuaries, Silver Spring, Maryland, USA. 2 pp. http://sanctuaries.noaa.gov/management/pdfs/ETPS_Introduction_esp.pdf.
- Núñez, M., I. Torres, J. García y A. Avera. 2010. Comparación de la diversidad y abundancia de peces en los esteros Boca Grande y río San Juan en el Parque Nacional Coiba, provincia de Veraguas, República de Panamá. *Revista Tecnociencia (Panamá)* **12**(1):7-21.
- Obeso, N.M., A.R. Jiménez-Illiscas y S. Troyo-Diéguez. 1993. Modelación de la marea en la bahía de La Paz. *Investigaciones Marinas CICIMAR* **8**(1):13-22.
- Öhman, M.C., A. Rajasuriya y E. Olafsson. 1997. Reef fishes assemblages in northwestern Sri Lanka: Distribution patterns and influence of fishing practices. *Environmental Biology of Fishes* **49**(1):45-61.
- Ortiz, B.G. 2005. Estructura de la comunidad de peces en un ambiente con vegetación sumergida de una laguna costera tropical. Tesis de Maestría. México, D.F.: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Phillips, P.C. y M.J. Pérez-Cruet. 1984. A comparative survey of reef fishes in Caribbean and Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **32**(1):95-102.
- Pinto, I. y J. Yee. 2011. *Diagnóstico de las Áreas Marinas Protegidas y de las Áreas Marinas para la Pesca Responsable en el Pacífico Panameño*. Fundación Mar Viva, Panamá, Panamá. 215 pp.
- Pressey, R.L., C.J. Humphries, C.R. Margules, R.I. Vane-Wright y P.H. Williams. 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology y Evolution* **8**(4):124-128.
- Roberts, C.M. y R.F.G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**:1-8.
- Rogers, C.S., R.G. Garrison, Z.M. Hillis y M.A. Franke. 2001. *Manual para el Monitoreo de Arrecifes de Coral en el Caribe y el Atlántico Occidental*. The Nature Conservancy- World Wildlife Fund for Nature, Islas Virgenes, Reino Unido. 79pp.
- Russ, G.R. 2003. Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral Reefs* **22**(1):63-67.
- Sale, P.F. 1991. Reef fish communities: open non-equilibrium systems. Pages 564-598 in: P.F.Sale, P.J. Doherty and W.A. Douglas (eds.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Sale, P.F. 1997. Visual census of fishes: How well do we see what is there? Proceedings, *8th International Coral Reef Symposium* **2**(1):1435-1440.
- Sale, P.F. y W.A. Douglas. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* **65**(2):409-422.
- Sale, P.F. y B.J. Sharp. 1983. Correction for bias in visual transects of coral reef fishes. *Coral Reefs* **2**(1): 37-42.
- Samoilys, M.A. 1997. *Manual for Assessing Fish Stocks on Pacific Coral Reefs*. Department of Primary Industries, Townsville, Australia. 166 pp.
- Sánchez-Caballero, C.A. 2014. *Variación Espacio Temporal en la Estructura Comunitaria de la Ictiofauna del Arrecife Rocosos de Playa La Sorpresa, B.C.S. México*. Tesis de Doctorado. Centro de Instrucción y Capacitación Marítima-Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, México. 97 pp.
- Santamaría-Miranda, A., J.F. Elorduy-Garay, y A.A. Rojas-Herrera. 2003. Hábitos alimentarios de *Lutjanus peru* (Lutjanidae) en las costas de Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical* **51**(2):503-517.
- STATSOFT. 2001. STATISTICA (Data Analysis Software System). v. 6.0. STATSOFT, Tulsa, USA.
- Vega, A.J. 2006. Estatus, Recomendaciones de Uso, Normativas y Zonificación para la Pesca Artesanal, Basada en la Recopilación de Información y Trabajos de Campo Sobre las Pesquerías en el Parque Nacional Coiba y su Área De Influencia. Informe Parcial. Autoridad Nacional del Ambiente, Panamá, Panamá. 76 pp.
- Vega, A.J. y Villarreal, N. 2003. Peces asociados a arrecifes y manglares en el Parque Nacional Coiba. *Tecnociencia (Panamá)* **5**(1):65-74.
- Viesca, L.C. 2003. Cambios temporales en la estructura comunitaria de peces de arrecifes rocosos en la parte Sur-Occidental del golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México. 75 pp.
- Williams, D.McB. 1986. Temporal variation in the structure of the reef slope fish communities (Central Great Barrier Reef): short-term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Marine Ecology Progress Series* **28**:157-164.
- Williams, D. McB. 1991. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. Pages 437-474 in: P.F. Sale, P.J. Doherty and W.A. Douglas (eds.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Willis, T.J. 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology* **59**(5):1408-1411.
- Zar, J.H. 2009. *Biostatistical Analysis, 5a Edition*. Pearson, Upper Saddle