

Informe final* del Proyecto GM004
Monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Segunda Etapa

Responsable: Dr. Horacio Pérez España
Institución: Universidad Veracruzana
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías
Dirección General de Investigaciones
Dirección: Calle Hidalgo # 617, Río Jamápa, Boca del Río, Ver, 94290 , México
Correo electrónico: hperez@uv.mx
Teléfono/Fax: 01 (229) 956 7227
Fecha de inicio: Junio 30, 2008.
Fecha de término: Mayo 8, 2015.
Principales resultados: Informe final, fotografías, hoja de cálculo.
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Pérez-España, H., Bello-Pineda, J., Ávila-Santiago, P. Berumen-Solorzano, P., Melo-Merino, S., Flores-Arévalo, R. R., Santander-Monsalvo, J., Gómez-Villada, R. S., Román-Vives, M. A., Ruiz-Lozano, C., Alvarado-Tejeda, M., Roldán-Ubando, A. A. y A. Cabrera-Valenzuela. 2015. Monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Segunda Etapa. Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. **Informe final SNIB-CONABIO, proyecto GM004**, México D.F.

Resumen:

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) es el único parque marino de México expuesto a efectos locales tan fuertes como las descargas del río Jamapa, que descarga 1670 x106 m3 año, y bajo la influencia ocasional del Río Papaloapan que descarga 20000x106 m3 año. Es también la zona coralina junto a la ciudad costera más grande México y por el parque atraviesan los barcos del que es también el puerto más grande del país, con un tráfico anual de entre 1809 y 1505 buques. De esta manera se tienen múltiples factores de impacto: el influjo de descargas municipales, industriales y agropecuarias de los centros urbanos adyacentes y cercanos, aunado a lo cual se tiene el vertimiento de contaminantes y sedimentos terrígenos provenientes de las cuencas hidrológicas así como las actividades portuarias del área que provocan la resuspensión de sedimentos finos y además eventuales derrames de hidrocarburos y otras sustancias nocivas. Por los motivos anteriores, es importante realizar, un monitoreo del área que permita detectar los cambios en los recursos, ya sea como respuesta directa a acciones locales o bien como respuesta a eventos de mayor escala. Durante el monitoreo se colocarán trampas de sedimentos en varios puntos del arrecife, lo cual nos dará información bimestral de la sedimentación en distintos puntos del parque, se medirán parámetros fisicoquímicos que permitan describir los cambios mensuales de temperatura y salinidad en el área de estudio, se determinará la cobertura coralina y la composición de especies mediante fotografías digitales sobre los transectos, se determinará mediante mediciones directas la incidencia de enfermedades en corales, así como la presencia de blanqueamiento y el reclutamiento coralino se determinará la distribución y abundancia de peces, la abundancia de reclutas y las tallas de los individuos de las familias que contienen a las principales especies capturadas por la pesca artesanal y finalmente se realizará buceo errante para completar la lista de especies y conocer la diversidad biológica de peces. Con toda la información recopilada se elaborará un modelo ecotrófico del ecosistema, con el cual sea posible determinar las posibles respuestas ante cambios en los componentes del ecosistema, en los regímenes de pesca o como resultado de medidas de manejo adoptadas.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.



**Informe final 2006-2014
UV-CONABIO GM 002 y GM004
Monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano**

Responsable:

Dr. Horacio Pérez España, Dr.
Investigador Titular "C"
Tel/Fax. (229) 9567070
Correo electrónico: hperez@uv.mx

Colaboradores en distintos periodos durante la duración del estudio:

Javier Bello-Pineda, Paul Ávila-Santiago, Penelope Berumen-Solorzano, Sara Melo-Merino, Ricardo René Flores-Arévalo, Jacobo Santander-Monsalvo, Ruth Sarahí Gómez-Villada, Miguel Ángel Román-Vives, Carolina Ruiz-Lozano, Mariel Alvarado-Tejeda, Adriana Andrea Roldán-Ubando, Adrian Cabrera-Valenzuela.

Institución: Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. Calle Hidalgo 617, Col. Río Jamapa, C.P. 94290. Boca del Río, Veracruz

Responsable legal al término del convenio: Mtro. Alberto Islas Reyes, Abogado General.

Área natural protegida:

Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV)

Resumen ejecutivo

Se presentan los resultados del monitoreo realizado en ocho arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) de 2006 a 2014 como parte del convenio realizado entre la CONABIO y la Universidad Veracruzana. En cada arrecife se tuvieron puntos fijos de monitoreo, uno somero (3-5 m) y otro profundo (7-15 m). El monitoreo consistió en evaluaciones cuatrimestrales (con excepción del primer año) en las cuales se estimó la abundancia de adultos y reclutas así como las tallas de peces, la cobertura bentónica con énfasis en corales, las enfermedades y signos de los corales y su reclutamiento *in situ*. Se estimó también la diversidad y abundancia de equinodermos así como la temperatura, visibilidad, salinidad y tasas de sedimentación en cada sitio de monitoreo. Los datos fueron analizados buscando patrones temporales y espaciales.

La sedimentación mostró un patrón temporal constante en cada año, con los valores más altos en los muestreos de temporada de nortes (enero-febrero); sin embargo, entre años el patrón fue menos consistente, aunque el último año mostró los valores más altos de todo el periodo. Espacialmente el arrecife Ingeniero fue el que mostró siempre los mayores valores, debido a que se trata de un arrecife costero y presenta mayor resuspensión. La temperatura mostró también un patrón intranual, con los mayores valores en el verano y además, en esa temporada se observó una termoclina entre la zona somera y la zona profunda de los sitios de estudio. No hubo un patrón interanual claro. La salinidad mostró también menores valores en la zona somera que en la profunda de cada arrecife y particularmente el arrecife Blanca, considerado como zona núcleo en el nuevo polígono de 2012, mostró los menores valores de todo el SAV debido a la influencia del río Jamapa. La visibilidad mostró un patrón espacial, con el arrecife costero con los valores más bajos (<3 m) y el arrecife más alejado con los mayores valores (>20 m).

Con respecto a los valores de las variables biológicas, para la caracterización bentónica se analizaron 11200 fotografías, con las que se identificaron 25 especies de corales escleractinios. Se obtuvo una cobertura promedio de 18.37%. Las especies *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa* y *Orbicella faveolata* fueron las que mostraron la mayor cobertura. Espacialmente, los arrecifes Verde, Blanquilla y Santiaguillo fueron los que mostraron los mayores valores de cobertura, todos en la zona profunda. Blanca y Verde fueron los arrecifes que mostraron los mayores valores de riqueza, ambos en la zona somera. Temporalmente no existe un patrón claro, aunque el mayor valor de cobertura se registró en 2013. Respecto a las enfermedades, se registraron un total de 7993 colonias con algún signo en 26 especies de corales. *Colpophyllia natans* fue la especie que registró el mayor número de colonias afectadas, en tanto *Siderastrea siderea* mostró el mayor número de signos. Los signos más frecuentes fueron: muerte antigua, blanqueamiento y tapetes algales con sedimento. El arrecife verde presentó el mayor número de colonias con signos, en tanto Blanca mostró el mayor número de signos. De manera temporal se registró un incremento continuo del número de colonias afectadas con signos. Con respecto al reclutamiento coralino, se registraron 3067 reclutas, pertenecientes a 13 géneros. Los más abundantes fueron *Agaricia* (44%) y *Siderastrea* (28%). Espacialmente se encontró un mayor número de reclutas en la zona profunda y los arrecifes con mayor densidad fueron Blanca y Santiaguillo. Respecto a las variaciones temporales, no se presentó un patrón claro a lo largo del periodo de estudio; el valor más bajo se registró en 2009. Se registraron un total de 389746 peces, pertenecientes a 144 especies y 38 familias. La especie más abundante fue *Coryphopterus personatus/hyalinus* con más del 50% de la abundancia. Los arrecifes con una mayor abundancia fueron Anegada de Adentro, Santiaguillo y Verde; con

excepción de Sacrificios, la abundancia fue mayor en la zona profunda. La riqueza también fue mayor en la zona profunda para todos los arrecifes. Aunque no existe un patrón temporal claro, los menores valores de abundancia se registraron en el último año del monitoreo. Al considerar la biomasa en lugar de la abundancia se rompe el patrón observado ya que no siempre los valores más altos se observaron en la zona profunda. Al observar las variaciones temporales se observó que los valores de biomasa más bajos se presentaron en los últimos cuatro años; este patrón se mantiene tanto para zona somera como para profunda. Se registraron un total de 101030 peces juveniles pertenecientes a 64 especies. La mayor cantidad de juveniles pertenecieron a las especies *Coryphopterus personatus/hyalinus* (56%), *Haemulon aurolineatum* (12%) y *Halichoeres burekai* (11%). Aunque se observaron juveniles en todo el año, la mayor cantidad se observó en primavera, tanto en abundancia como en riqueza de especies. Se registraron 61936 equinodermos pertenecientes a 22 especies y 15 familias. El grupo más abundante fue el de los erizos; en conjunto *Echinometra viridis* y *E. lucunter* suman casi el 80% de la abundancia total. Al analizar los patrones espaciales se observó que la zona somera presenta valores más altos que la zona profunda y el arrecife que mostró la mayor abundancia fue Ingeniero. No se observó un patrón temporal claro en la abundancia de los equinodermos. Al analizar la información de corales y peces mediante índices ecológicos y posteriormente mediante un Escalamiento Multidimensional no Métrico (MDS), se observó que existe una separación entre los sitios someros y profundos, aunque esta separación fue más clara con los peces que con los corales. Finalmente, se construyó un modelo de balance de masas en el que se incluyen 72 grupos funcionales desde productores primarios hasta depredadores tope. Se incluyen además siete sistemas de pesca, con la especie objetivo de cada sistema. Con dicho modelo se pueden hacer simulaciones sobre distintas estrategias de manejo para lograr objetivos sostenibles de pesca, ecológicos o sociales (o cualquier combinación). Como conclusión, en estos ocho años de monitoreo se observaron patrones espaciales y temporales claros para pocos grupos. Ingeniero, único arrecife costero monitoreado, fue distinto en todos los aspectos a los arrecifes de plataforma, lo cual no significa que se encuentre en un estado de salud malo sino que refleja su condición de arrecife costero. Las enfermedades mostraron un aumento continuo y aunque la mayoría de los grupos biológicos no muestran patrones claros, algunos dan indicios de deterioro; en contraste no existe ningún indicio de cambios temporales positivos. Esto puede ser un síntoma temprano de deterioro y pérdida de cobertura, por lo que las dependencias encargadas de la protección deberán redoblar sus esfuerzos en virtud del crecimiento urbano, del aumento de las obras costeras asociadas a la construcción del puerto.

Palabras clave: monitoreo, peces, corales, sedimentación, enfermedades, índices, modelos.

Antecedentes

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano fue decretado como Parque Marino Nacional el 24 de agosto de 1992 (Diario Oficial de la Federación, 1992) y la poligonal fue cambiada el 29 de noviembre de 2012 (Diario Oficial de la Federación, 2012). A más de 20 años de su creación no ha sido aprobado el plan de manejo, sin embargo en todos los borradores del mismo se hace evidente la necesidad de realizar estudios biológicos, ecológicos y socioeconómicos.

En la zona se han realizados diversos estudios en los arrecifes, sin embargo hay un gran vacío de información en aspectos básicos, como por ejemplo el número de arrecifes

que existen en el área y la extensión de estos. Como resultado de este desconocimiento en el decreto que modifica el área (Diario Oficial de la Federación, 2012) se agregaron nuevos arrecifes, con nombres arbitrarios, pero se omiten otros que los pescadores conocen y explotan. En una revisión de la información científica existente sobre el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) del periodo 1891-2000, Jiménez-Hernández *et al.* (2007) reportaron que existen 513 trabajos sobre investigaciones en la zona; pero la mayor cantidad es “literatura gris”. Este tipo de literatura es formada por trabajos que tienen una difusión restringida y carecen de una evaluación estricta por pares académicos. La literatura del SAV está formada principalmente por tesis (32.89%), resúmenes de congresos (26.84%) e informes técnicos (11.05%), que en conjunto suman el 70.78% de la literatura. Los artículos científicos y libros constituyen apenas el 16%. En cuanto al tema de investigación, el 20% son sobre ecología, el 13% sobre invertebrados marinos y el 10% sobre taxonomía. Algo que no se señala en el trabajo es la duración de los estudios; sin embargo durante los 10 años que llevamos trabajando en la zona y analizando la información publicada se ha podido constatar que la duración de los estudios es de un año o menos. Existen trabajos como el de Lara *et al.* (1992) que fueron estudios de tres años de duración pero en realidad fueron recopilaciones de trabajos de tesis, donde cada sitio tuvo una sola visita. Otros como el de Carriquiry y Horta-Puga (2010), quienes realizaron una reconstrucción de 168 años con base en núcleos de coral, en los que midieron las concentraciones de Bario y a partir de ello las relacionaron con niveles de precipitación y de actividades industriales. Finalmente, existen trabajos de recopilación en el que se presenta como un artículo científico la información de trabajos publicados como “literatura gris” (e.g. Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

A la fecha sabemos que el área total de los arrecifes es de 3200 has (Arceo-Briseño, 2005) y en la zona habitaban alrededor de 1400 especies (Arenas-Fuentes y Vargas-Hernández, 2004); sin embargo esta información no considera la parte profunda de los arrecifes ni los trabajos recientes sobre taxonomía. Sánchez-Wall (1994) describió 33 especies de poliquetos en Isla de Enmedio, en tanto De León-González (2001) reportó 110 especies en el norte y centro de Veracruz como parte de un resultado preliminar. Del Moral-Flores *et al.* (2013) reportaron 387 especies. Gómez (2007) ha descrito 46 especies de esponjas de la Clase Demospongiae en el área en tanto Horta-Puga *et al.* (2007) reportaron 36 especies de corales hermatípicos en el PNSAV. Finalmente, Robinson *et al.* (2012) señala que en el SAV existe registro de 39 algas café y 74 verdes; en tanto Galicia-Carcía *et al.* (2013) reportan que se han registrado 157 algas rojas, lo que da un total de 270 especies de macroalgas.

Una característica del PNSAV respecto a sus condiciones fisicoquímicas es la variabilidad estacional determinada por el patrón de vientos y el patrón hidrodinámico dominante que, de abril a agosto, genera corrientes marinas que van de sur a norte y de septiembre a marzo va de norte a sur (Zavala *et al.* 2003). Este contraste ambiental de periodicidad estacional crea dos épocas del año pues estos patrones además están asociados a una mayor turbulencia asociada con los “nortes” que ocurren en otoño e invierno y la temporada de lluvias, que ocurre en el verano (Tunnell, 1988), implicando cambios en el volumen y naturaleza de la materia orgánica particulada que se introduce al ecosistema así como en el destino de las aguas negras de la ciudad. Estas características fisicoquímicas sin duda producen cambios en la comunidad biológica de los arrecifes pues han sido registrados en organismos del SAV (Carreón-Palau, 2013), sin embargo se desconoce la naturaleza de dichos cambios.

El presente trabajo es el primero que le da seguimiento a varios arrecifes por ocho años consecutivos, teniendo puntos fijos de monitoreo lo cual nos permite ver tendencias temporales a mediano plazo en la comunidad de corales, peces y equinodermos, así como en los cambios en diversidad y abundancia de reclutas de corales y peces, enfermedades de corales y biomasa de peces. Este tipo de trabajos toma relevancia debido tanto a situaciones locales como el continuo crecimiento del área conurbada, de los planes de ampliación del puerto, así como a eventos a escala global tales como el cambio climático.

Justificación

La conservación de los recursos costeros y oceánicos en el país se enmarca dentro de diversos compromisos contraídos por México. Dentro de ellos el Convenio sobre Diversidad Biológica; el mandato de Yacarta sobre biodiversidad Biológica Marina y Costera; la convención de Naciones Unidas sobre la Ley del Mar; la agenda 21; el Convenio de Cartagena para la Protección y desarrollo del Medio Marino. En 1997 México se unió al Año Internacional de los Arrecifes y en 1998 se participo en la declaración del Año internacional de los Océanos.

El PNSAV es el único parque marino de México expuesto a efectos locales tan fuerte como las descargas del río Jamapa, que descarga $2.652 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ year}^{-1}$ y bajo la influencia ocasional del Río Papaloapan que descarga $44.662 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ year}^{-1}$ (CNA, 2011), con grandes volúmenes de sedimentos los cuales no han sido aun cuantificados. Se sabe sin embargo, que las descargas de los ríos son ricas en nutrientes además de sedimentos; ambas características son nocivas para los arrecifes coralinos pues prefieren condiciones oligotróficas y de aguas claras (Veron, 2000). Es también la zona coralina junto a la ciudad costera más grande México (INEGI, 2005) y por el parque atraviesan los barcos del que es también el puerto más grande del país, con un tráfico anual de 1850 buques durante 2011 (APIVER, 2011). Algunos de estos buques han tenido impactos contra los arrecifes; de acuerdo con Hayasaka-Ramírez (2011), de 1902 a 2010 encayaron 126 buques (40 en los últimos 40 años, cuando la tecnología debió disminuir los impactos), los cuales produjeron un daño de 12.88 ha. De esta manera se tienen múltiples factores de impacto: el influjo de descargas municipales, industriales y agropecuarias de los centros urbanos adyacentes y cercanos, aunado a lo cual se tiene el vertimiento de contaminantes y sedimentos terrígenos provenientes de las cuencas hidrológicas así como las actividades portuarias del área que provocan la resuspensión de sedimentos finos y además eventuales derrames de hidrocarburos y otras sustancias nocivas. Aparte de estos factores, en el parque se desarrolla una actividad pesquera artesanal que obtiene en promedio, casi dos toneladas de producto diario (Jiménez-Badillo y Castro-Gaspar, 2007). Por otro lado, en el parque existe una actividad turística que incluye buceo deportivo, paseos en lanchas y viajes a algunas de las playas y zonas someras del parque. De acuerdo con Arceo *et al.* (2010), en la zona se realizan alrededor de 15 000 buceos día⁻¹ y 100 000 snorkelings día⁻¹. A pesar de todo lo anterior, el PNSAV se encuentra en una buena condición si se compara con algunos arrecifes del Caribe (Barajas-Piña, 2009), aunque la cobertura coralina se ha reducido del 40-50% en la década de 1960 a 17% o menos en el 2000 (Jones *et al.*, 2008).

Por los motivos anteriores, es importante tener un monitoreo del área que permita detectar los cambios en los recursos, ya sea como respuesta directa a acciones locales o bien como respuesta a eventos de mayor escala. Por otro lado, sobra decir que para poder realizar un manejo adecuado de un Área Protegida es necesario contar, en primer término,

con un conocimiento básico de cuáles son los recursos que se están protegiendo y cuál es su estado para tener una línea base de comparación.

Durante la primera etapa del proyecto, pudimos constatar que la falta de estudios había impedido conocer sobre el endemismo de especies, posteriormente aparecieron tres publicaciones para cuatro nuevas especies de peces. Como resultado de la caracterización previa y la eficientización del monitoreo pudimos constatar que el esfuerzo realizado durante la primer etapa sirvió para determinar la línea base pero podíamos disminuir el esfuerzo sin perder demasiada información, por lo que con base en esos resultados se disminuyó el esfuerzo en el monitoreo (últimos siete años), de cinco a tres campañas anuales.

Objetivos

Objetivo general:

1. Proporcionar información constante sobre el estado en que se encuentra el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, de manera que puedan detectarse los cambios que pudieran presentarse.
2. Proporcionar información de la manera en que se relacionan los distintos componentes del ecosistema de manera que se pueda tener una visión integral de los componentes biológicos y la manera en que se afectan o benefician entre sí.

Objetivos particulares:

- 1.1. Proporcionar datos de diversidad y abundancia de los corales y peces en los principales arrecifes del PNSAV
- 1.2. Analizar la información de las tallas de los peces para identificar posibles cambios en biomasa de los arrecifes
- 1.3. Analizar los cambios en el número y prevalencia de las enfermedades.
- 1.4. Proporcionar información sobre los principales grupos funcionales del ecosistema.
- 1.5. Proporcionar información sobre los cambios en la cobertura y abundancia de los grupos estudiados mediante censos o fototransectos.
- 1.6. Reunir y analizar la información para que en el mediano plazo pueda contarse con indicadores numéricos de la salud del ecosistema.
- 2.1. Con base en la información sobre los grupos funcionales, determinar la manera en que se relacionan entre sí.
- 2.2. Construir un modelo que involucre la pesca como un depredador del ecosistema cuantificando los flujos entre los distintos componentes y que permita hacer simulaciones que permitan determinar las posibles respuestas como resultado de medidas de manejo específicas.

Área geográfica.

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) comprende 28 arrecifes de acuerdo con la modificación del decreto original de 1992 (Diario Oficial de la Federación 2012). El PNSAV se encuentra situado entre las coordenadas 19°02'24'' - 19°16'00'' N y 95°46'19'' - 96°12'01'' W, en la porción central del Estado de Veracruz y en el sur-occidente del golfo de México. A nivel local, está ubicado frente a los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado. La extensión del PNSAV es de 65516 ha (Diario Oficial de la Federación 2012) y está constituido por un conjunto de arrecifes en distintos grados de afectación. De manera natural se encuentran divididos geográficamente en dos

áreas: norte y sur. La parte intermedia son aguas sobre fondos suaves y arenosos poco explorados. Los arrecifes de la parte norte se localizan frente al Puerto de Veracruz, todos ubicados por arriba de la isobata de los 40 m, representan menos de un tercio en extensión de los de la parte sur y están constituidos en general por arrecifes de menor extensión. Los arrecifes de la parte sur se ubican frente a Punta Antón Lizardo, a unos 20 km al SO del Puerto de Veracruz, todos estos se encuentran por arriba de la isobata de los 50 m. Su cercanía a la costa y las desembocaduras de ríos importantes como La Antigua, Jamapa y Papaloapan resaltan la influencia de los contaminantes urbanos hacia las áreas arrecifales. Al norte del parque se ubica la desembocadura del Río La Antigua, al sur el Papaloapan y la desembocadura del río Jamapa divide al parque en dos áreas; los acarrees de estos ríos provocan que las aguas sean poco transparentes (CONANP, 2005).

El PNSAV está incluido en el polígono 49, una de las 70 áreas de alta biodiversidad que son contempladas por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) en la evaluación que se realizó dentro del Programa de Regiones Prioritarias Marinas de México con el apoyo de la agencia The David and Lucile Packard Foundation (PACKARD), la Agencia Internacional para el Desarrollo de la Embajada de los Estados Unidos de América (USAID), el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN) y el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF). La figura 1 muestra la ubicación del PNSAV y los principales arrecifes que lo conforman.

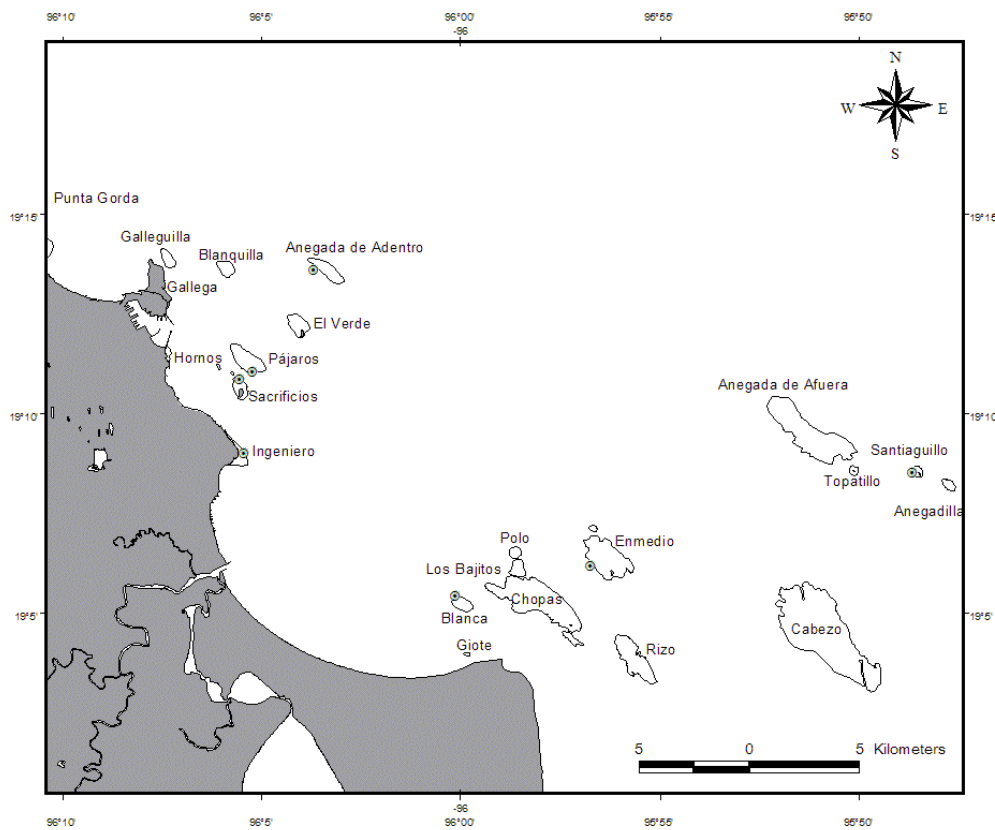


Figura 1. Mapa del Sistema Arrecifal Veracruzano mostrando los arrecifes donde se realizó el monitoreo (círculos).

Metodología.

Selección de sitios

La selección de los sitios obedece a resultados obtenidos en estudios anteriores elaborados por nuestro equipo de trabajo y en la experiencia sobre el PNSAV. Se eligieron con base en tres aspectos: representatividad, mayor cobertura coralina e impactos humanos. Se seleccionaron ocho sitios, cinco de la zona norte y tres de la zona sur. En cada sitio se trabajó a dos profundidades distintas, 3-5 y 10-15 m, excepto en el arrecife de ingenieros, por ser un arrecife somero. A continuación se mencionan y se explican brevemente las razones de su elección:

Zona norte

Ingeniero: es un arrecife costero, con muy baja cobertura coralina, pero con una comunidad bentónica muy particular. Es representativo de los arrecifes costeros del Sistema Arrecifal Veracruzano. Es el más cercano a la desembocadura del río Jamapa.

Sacrificios: es una zona con acceso restringido real, ya que en ella se encuentra un campamento de la Secretaría de Marina. El monitorear este sitio es un buen punto de referencia para los arrecifes de plataforma intermedios situados frente al puerto de Veracruz. Ahora se encuentran algunos proyectos para su apertura por lo que darle seguimiento sin duda será importante para medir el impacto de las medidas de manejo tomadas.

Blanquilla: Se incluye este sitio en lugar de Pájaros ya que se está iniciando la ampliación del puerto de Veracruz, mismo que se hará sobre el arrecife Punta Gorda y muy cerca de La Gallega; Blanquilla es uno de los más próximos a esta zona y de mayor cobertura coralina. Su monitoreo será importante para determinar el grado de afectación de las obras de ampliación y operación del muelle.

Verde. Es uno de los arrecife con la mayor cobertura y diversidad de corales del norte; en él se encuentran parches de *Acropora cervicornis*, una de las dos especies de coral bajo régimen de protección especial en la Norma Mexicana.

Anegada de Adentro: la zona de sotavento tiene una regular cobertura y durante el 2004 se observaron muchas colonias de diversas especies blanqueadas. Es un excelente sitio representativo de los arrecifes de plataforma externos frente al puerto. Es el arrecife más alejado de la costa de la zona norte. El lado de barlovento presenta las colonias de *Acropora palmata*, una de las dos especies de coral bajo régimen de protección especial en la Norma Mexicana.

Zona sur

Blanca: un arrecife intermedio de plataforma del grupo Antón Lizardo, es muy relevante y un punto de referencia porque en él se han encontrado los valores más elevados de reclutamiento coralino. Se modificó el punto somero a una zona más protegida ya que fue el arrecife que presentó la mayor destrucción de las trampas de sedimento. Es uno de los más cercanos a la desembocadura del río Jamapa y debido al patrón de corrientes durante la temporada de lluvias, es el primero en recibir los efectos del río.

Enmedio: con una cobertura coralina regular, este arrecife intermedio de plataforma es representativo del grupo Antón Lizardo. En él se han realizado una gran cantidad de estudios. Fue junto con Sacrificios uno de los arrecifes con mayor tasa de sedimentación y además incluye parches de octocorales.

Santiaguillo: uno de los arrecifes de plataforma más alejados de la costa en el grupo Antón Lizardo. Su cobertura coralina es elevada. En la zona de barlovento presenta colonias de *A. palmata* y en sotavento una de las colonias más grandes de *A. cervicornis*.

Sedimentación

Se pusieron trampas de sedimentos de PVC. Las trampas fueron construidas siguiendo las recomendaciones de Almada-Villela, *et al.* 2003. Se construyeron sobre una base de cemento y los tubos colectores son de PVC unidos a las varillas por medio de cinchos plásticos. Se puso atención a la relación de aspecto entre la longitud y el diámetro del tubo, manteniendo una relación de 12:1. Cada unidad fue constituida por una serie de tres varillas colocadas en un bloque cúbico de cemento. En cada varilla se colocó una trampa de sedimento. Las bocas de las trampas están a 1 m del fondo para captar la menor cantidad posible de sedimentos resuspendidos. Se colocó una unidad a cada profundidad en la que se realizaron los transectos de monitoreo. Las trampas se cambiaron cada cuatro meses, pues esta fue la frecuencia del monitoreo.

En el laboratorio se pasó cada muestra en un filtro de papel No. 2 usando un embudo. Cada filtro fue secado en un horno a 70°C hasta obtener un peso constante. El peso de los sedimentos se obtuvo de la diferencia entre el peso total menos el peso del papel. La tasa de sedimentación (*TS*) se calculó como gr peso seco m² día⁻¹ mediante la ecuación 1:

$$TS = \frac{WS}{D \times (\pi r^2)} \quad 1$$

donde *WS* es el peso seco del sedimento, *D* es el número de días que la trampa estuvo en operación y *r* es el radio de la boca de la trampa.

Parámetros fisicoquímicos

Dado que el objetivo es que el monitoreo sea realizado por personal del PNSAV y en ocasiones el equipo para medir muchos parámetros es costoso y en la caracterización vimos que las principales correlaciones se dieron con la temperatura, se midió solo la temperatura, la salinidad y la visibilidad.

Temperatura, salinidad. Estos parámetros fueron medidos mediante una sonda multiparámetros YSI 6600 (Fondriest Environmental, 2004) y un CTD Seabird SBE19 V2 plus. Los aparatos se programaron para que tomen medidas de estos parámetros cada 2 segundos, con la lancha estable se bajo la sonda hasta la profundidad de buce y se subió para tener el perfil de los parámetros. La periodicidad de la medición de los parámetros fisicoquímicos fue cada cuatro meses. En los casos que falló la sonda estos parámetros se obtuvieron obtenerse mediante un termómetro o las computadoras de buceo y un

refractómetro. Durante los últimos cuatro años se empleó el CTD SeaBird, debido a que la YSI tuvo problemas de calibración.

Visibilidad. Se midió con un disco de Secchi limnológico estándar. El disco se deja en el muerto de las trampas de sedimento y al alejarse de él se mide la distancia hasta la cual se pierde de vista. Esto se realiza a ambas profundidades de manera horizontal ya que por la naturaleza propia del PNSAV en ocasiones se forman dos capas, una somera y turbia y otra profunda y con gran visibilidad. Las lecturas se efectuarán entre las 10:00 y las 14:00 hs para tener buenas condiciones de luz (CARICOMP, 2001).

Caracterización coralina

Estimación de composición y cobertura bentónica.

Se utilizó la técnica de foto-transectos (Aronson y Swanson, 1997). Para ello se empleó una cámara fotográfica digital Canon de 10-12 megapíxeles con una caja estanca. La longitud de cada transecto fue de 10 m. La grabación se realizó manteniendo el lente a 50 cm del fondo para cubrir un área constante con cada foto. Se hicieron cinco fototransectos en cada profundidad en cada sitio de muestreo. Se obtuvieron 20 imágenes por cada 10 metros de longitud. Esto implica 100 imágenes por cada profundidad y sitio. Las imágenes fueron obtenidas a través de su captura directa a una tarjeta de memoria, procurando evitar traslapamiento entre tomas. Para determinar la cobertura se utilizó la técnica de conteo de puntos, generando 10 puntos aleatorios sobre cada foto con lo cual se obtuvieron 1000 puntos para caracterizar cada profundidad en cada sitio. El análisis de las fotos se hizo mediante el software CoArrCP (Coberturas Arrecifales por Conteo de Puntos) Versión 1.01 (Vargas-Hernández, 2004). La validación de las especies observadas en los videotransectos se realizó con observaciones de campo.

Mediante estas técnicas, se obtuvieron los componentes bentónicos incluyendo especies y tipos de sustrato, más los porcentajes relativos de coberturas para cada componente y sus patrones de distribución. Se ha demostrado que la cobertura béntica obtenida mediante estos procedimientos no difieren estadísticamente con aquellos estimados por métodos tradicionales como intercepto lineal (Loya, 1978; Dodge *et al*, 1982) y además tiene la ventaja de reducir el esfuerzo y tiempo de muestreo, se mantienen registros permanentes y las fotografías pueden ser tomados por buzos sin experiencia en la identificación de organismos, no así el análisis que requiere de personal capacitado. Los resultados que hemos obtenido de su aplicación en arrecifes veracruzanos indica que es una excelente técnica para monitoreo arrecifal. Esta caracterización será realizada una sola vez para cada profundidad y cada sitio al año.

Enfermedades y blanqueamiento

Para determinar enfermedades y blanqueamiento se empleó una modificación de la metodología AGRRA (2005) ya que no usamos interceptos lineales sino que fueron tomadas en cuenta las colonias coralinas que ocurrieron en un área de 20 m² sobre cada transecto (2x10 m), con lo cual se tuvieron 100 m² para cada profundidad. Se decidió esta modificación para tener una mayor representatividad en el número de las colonias a evaluar en lo referente a sus dimensiones, enfermedades o el estado respecto al blanqueamiento y muerte. Los detalles de las estimaciones están basados en AGRRA. Las dimensiones de cada colonia enferma o con blanqueamiento (diámetros mayor y menor, altura) fueron estimadas usando un metro gradado cada 5 cm. Viendo las colonias desde arriba, en vista plana, se determinaron los porcentajes de enfermedades, blanqueamiento y muerte antigua

y reciente. La muerte antigua se diferencia de la reciente cuando no sea posible distinguir en la parte afectada los coralitos. El blanqueamiento es considerado cuando la superficie del tejido colonial es translucido, blanquecino y permite observar el esqueleto calcáreo. Las enfermedades fueron identificadas en campo con base a las recomendaciones proporcionadas en AGRRA. Se incluyó el blanqueamiento como parte de las enfermedades. Esta actividad se realizó tres veces al año.

Reclutamiento coralino

Para determinar el reclutamiento se tiraron cuadrantes de 25 x 25 cm cada 2 m, a lo largo de los transectos de 10 m. En cada cuadrante se estimó la densidad de los corales menores a 2 cm de diámetro máximo; estos organismos fueron identificados y medidos. Los transectos de 10 m fueron los mismos utilizados para los videotransectos. Cada cuadrante se tiró de manera alternada a la derecha e izquierda del transecto lineal. Al final, se tuvieron 25 cuadrantes para cada nivel de profundidad en cada sitio. Se decidió no utilizar el método recomendado por Almada-Villela *et al.* (2003) debido que al utilizar materiales externos no se estaría midiendo realmente el reclutamiento en el arrecife sino solo la de aquellos que mostraran preferencia por el sustrato depositado. Esta actividad se realizó tres veces al año.

Caracterización ictiológica

Riqueza y densidad

Se realizaron censos visuales mediante equipo SCUBA a dos profundidades, 3-5 y 10-15 m. Los censos se realizaron mediante transectos de 10 x 4 m según modificaciones de los transectos lineales utilizados en otros estudios (e.g. Bortone *et al.* 1991, Pérez-España *et al.*, 1996; Elorduy Garay y Jiménez Gutierrez, 2000). Hemos visto que mediante este tipo de transectos se tiene una buena representatividad y dado el número de réplicas nos permite tener una buena imagen de cada sitio y cada profundidad y además nos permite hacer los análisis estadísticos correspondientes con una buena medida de la variancia. El buzo avanza nadando sobre el fondo identificando y contando las especies que se encuentran en un cilindro imaginario de 2 m alrededor de él. Cuando se tuvo alguna duda sobre una especie se tomaron fotos de los organismos mediante una cámara digital de 10 megapíxeles para su identificación posterior. En todos los censos se requirió de una preparación previa de los buzos para uniformizar el criterio de censado (Thompson y Mapstone, 1997). Se realizaron cinco transectos en cada profundidad y en cada sitio. Los censos se realizaron entre las 10 y las 15 h, que son las de mayor luminosidad y para evitar el ocultamiento de especies debido a la oscuridad. La periodicidad de los censos fue de tres veces al año.

Los datos de riqueza de especies fueron complementados con buceo errante a la misma profundidad. En ambos casos se tomaron fotografías para elaborar un catálogo de las especies de la zona.

Tallas

Debido a que en el PNSAV se lleva a cabo la pesca artesanal, es importante conocer acerca de las tallas máximas de las especies capturadas pues se sabe que un efecto directo de la pesca es la reducción de tallas (Munro y Pauly, 1983), y al mismo tiempo, el

establecimiento de zonas de exclusión pesquera muestra incrementos en las tallas (e.g. Sumaila *et al.*, 2000). De acuerdo con los estudios realizados por Pérez-España *et al.* (2005), se sabe que las familias Acanthuridae, Haemulidae, Kyphosidae, Lutjanidae, Scaridae y Serranidae, son las que presentan una mayor frecuencia tanto en las capturas como en los censos visuales en el PNSAV. Por esta razón, se realizaron censos con énfasis en estas familias, anotando la talla promedio de los organismos registrados. Mediante este estudio se espera poder registrar un incremento en las tallas cuando se creen zonas de exclusión de la pesca. Este incremento en las tallas y número de organismos se ve reflejado como una mayor biomasa, y se sabe que la biomasa de un área determinada es un indicador de la salud del sitio, por esta razón mediante la ecuación que relaciona la longitud y el peso se calculó este último obteniendo los valores de la constante a y b de la base de datos fishbase (www.fishbase.org). La periodicidad de los censos fue de tres veces al año.

Reclutamiento

Una medida de la salud de las poblaciones es el reclutamiento. Para medir el reclutamiento en los peces se realizaron censos visuales. Un buzo dedicado a la estimación de los reclutas se encargó de contar y estimar la talla solamente de peces juveniles. Se incluyeron todas las especies de juveniles pues hemos observado otras especies además de las recomendadas por Almada-Villela *et al.* (2003) y su identificación es relativamente sencilla. La periodicidad de los censos fue de tres veces al año, procurando que uno de los censos coincidiera con el pico detectado en la fase de caracterización de este proyecto.

Caracterización de equidermos

Uno de los mayores efectos que ha habido en los arrecifes del Gran Caribe (PNSAV incluido) fue sin duda la mortalidad de erizos del género *Diadema* (Lessios, 1988); por lo que en el monitoreo se planteó incluir su seguimiento. Se realizaron censos visuales sobre los mismos transectos de los demás grupos biológicos revisando oquedades sin levantar nada, contando solo aquellos equidermos visibles para ser identificados.

Análisis de la información

Índices ecológicos

Se utilizaron los índices ecológicos clásicos de: riqueza de Margaleff, diversidad de Shannon, equidad de Pielou y dominancia de McNaughton de acuerdo con Magurran (2004). Los valores de estos índices fueron comparados entre sitios en un mismo tiempo, entre tiempos distintos para un mismo sitio y comparados con los de otras zonas arrecifales. Esto nos dio una medida de comparación entre los distintos arrecifes estudiados, como varía la comunidad en el tiempo y como se comporta con relación a otros sitios.

Se utilizó además el índice de distinctividad taxonómica (Warwick y Clarke, 1995) como una medida de la riqueza filogenética y por lo tanto genética de los recursos del PNSAV. Este índice ha sido aplicado de manera exitosa en organismos bentónicos (e.g. Warwick y Clarke, 1998) y ha sido también probado en comunidades de peces (Hall y Greenstreet, 1998).

Modelo de balance de masas

El modelo de balance de masas se describe de manera separada en el anexo 1.

Resultados y productos.

Sedimentación

En términos generales, los valores de sedimentación fueron similares entre los años reportados (figura 2). Los mayores valores se observan por debajo de los $1000 \text{ gr m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, sin embargo existen cuatro años en los que se observaron valores por arriba de los $1000 \text{ gr m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Estos casos fueron en los tres primeros años de estudio y en el último.

Puede notarse que de junio a octubre los valores de sedimentación son menores, lo cual está asociado a la ausencia de nortes. De acuerdo con Storlazzi *et al.* (2010), las trampas que supuestamente miden tasas de sedimentación no lo hacen de manera correcta, pues esta se ve influenciada por la resuspensión y la turbulencia. Aun así, lo que medimos es un indicador de los sedimentos que caen sobre los corales (tasa de depositación de sedimentos) y de los cuales los corales deben deshacerse.

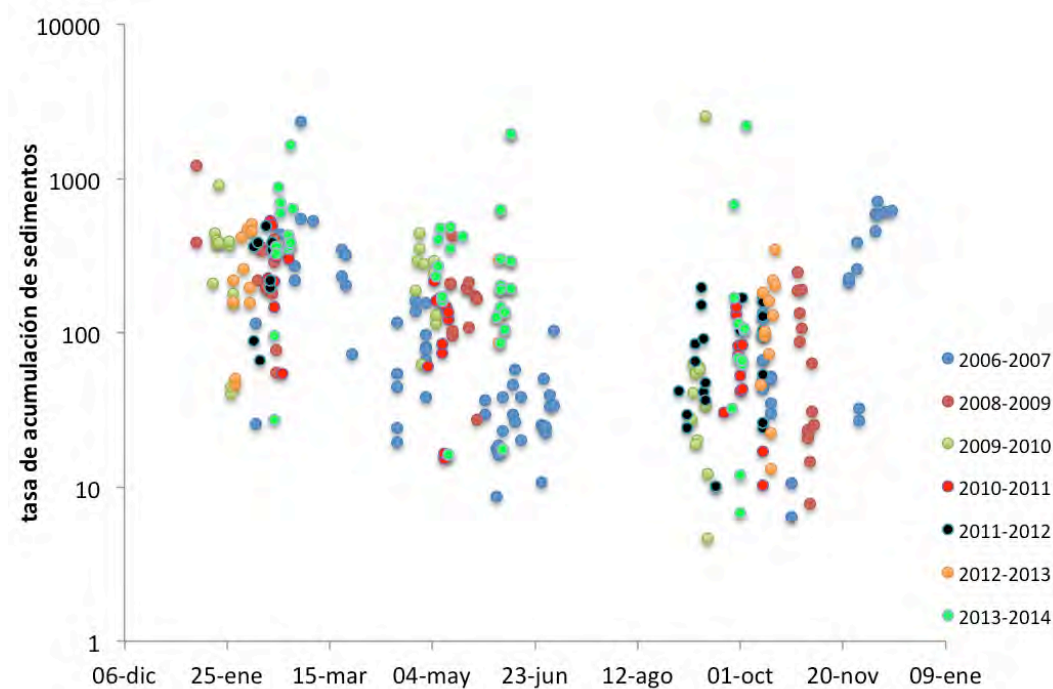


Figura 2. Tasas de acumulación de sedimento ($\text{gr peso seco m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) en los arrecifes estudiados durante el periodo de estudio (2006-2014).

Se calculó el valor promedio anual y en seis primeros años se obtuvo un patrón de dos años con sedimentación baja seguido de uno con sedimentación alta, sin embargo en el séptimo año los valores se dispararon (figura 3). Este gráfico muestra valores promedio de todo el SAV, sin embargo existe una gran variación entre arrecifes y temporadas.

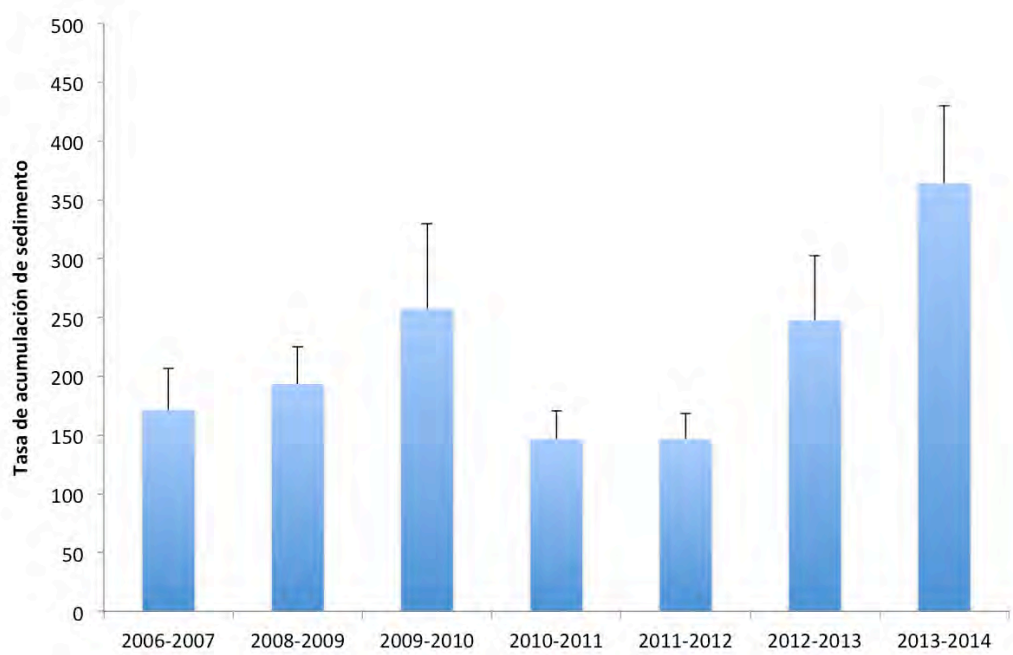


Figura 3. Valor promedio anual de la tasa de acumulación de sedimento (gr peso seco m⁻² día⁻¹) en los arrecifes estudiados. Las líneas negras representan el error estándar.

La variación en la tasa de acumulación de sedimento por arrecife puede apreciarse en la figura 4.

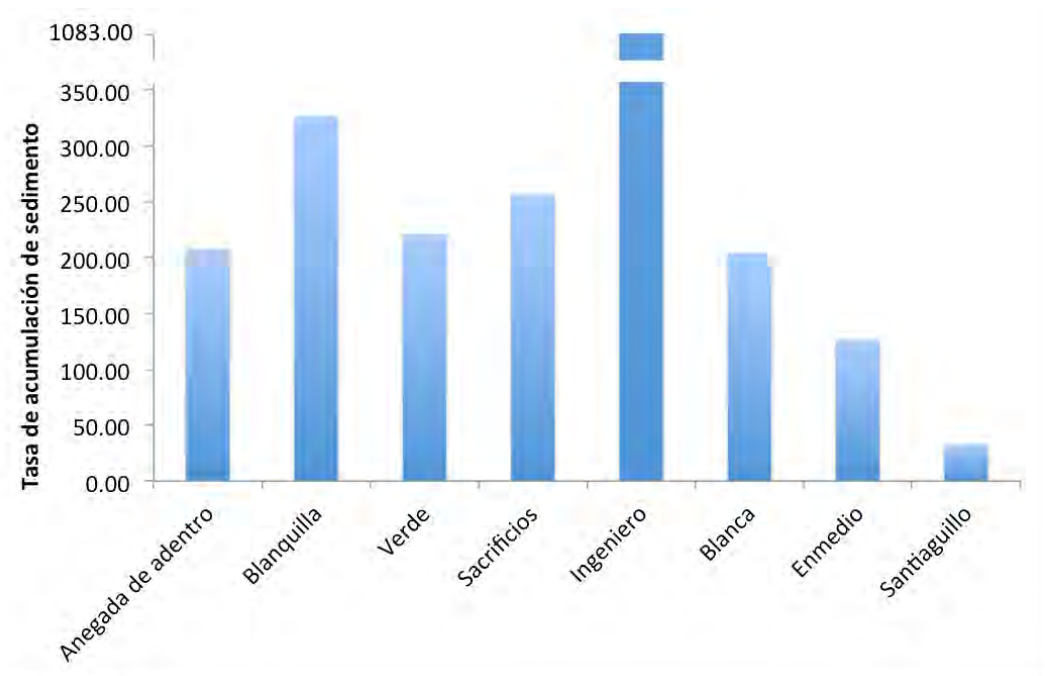


Figura 4. Valores promedio de acumulación de sedimento por arrecife (gr peso seco m⁻² día⁻¹). Notese que para poder apreciar los valores de los demás arrecifes el valor de Ingeniero tuvo que ser cortado.

Puede observarse que Ingeniero presenta un promedio de 1083 gr peso seco $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en tanto Santiaguillo presenta solo 32.65 gr peso seco $m^{-2} \text{ día}^{-1}$. También puede verse que los arrecifes de la zona norte presentan valores más altos que los de la zona sur.

Parámetros fisicoquímicos

La figura 5 muestra los valores de temperatura durante los siete años y puede verse que en términos generales el comportamiento fue el mismo: temperaturas más altas en julio - septiembre y más bajas en enero - marzo. Puede notarse que de mayo a julio, los valores de temperatura de la zona profunda son más fríos que los de la zona somera, lo cual indica que se forma una termoclina en los sitios de muestreo de cada arrecife. En la figura también puede notarse que la temperatura más baja registrada es de 19 °C en tanto que la más alta es de 30 °C, una diferencia de 11 °C a la que los corales deben estar adaptados para sobrevivir en la zona. La temperatura promedio en el periodo de estudio fue casi un grado más cálida en la parte somera que en la profunda (26.13 vs 25.44 °C)

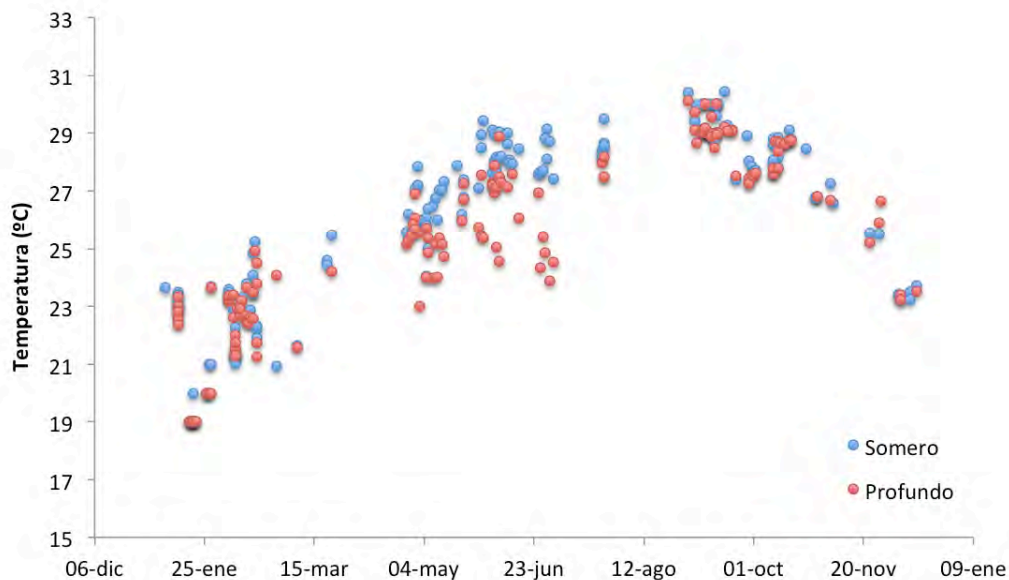


Figura 5. Valores de temperatura durante siete ciclos anuales. En rojo los valores de los transectos profundos (7-15 m) y en azul los someros (2-5).

Con el fin de determinar si existe alguna tendencia por año en las temperaturas, se construyó una gráfica con los valores promedio anuales así como los máximos y mínimos (fig. 6). En ella puede notarse que no existe un patrón claro, el valor promedio de este periodo es de 25.9 °C. El año 2009-2010 fue el que mostró una mayor variación de la temperatura en tanto 2012-2013 mostró la menor diferencia.

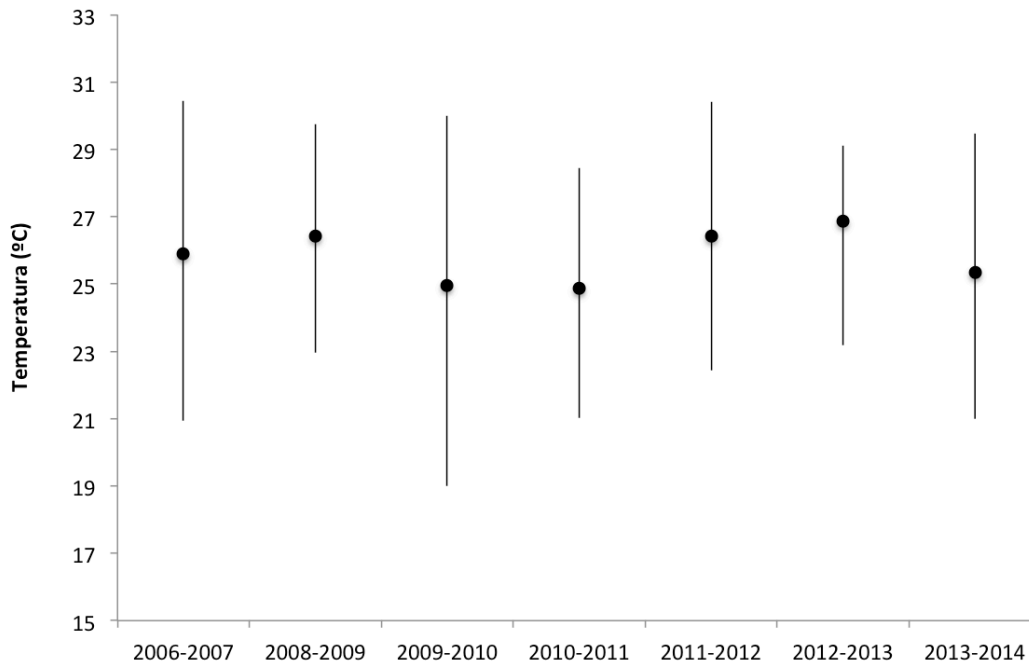


Figura 6. Valores promedio anuales de temperatura en los sitios de estudio durante 2006-2014. Las líneas verticales muestran los valores máximos y mínimos.

Respecto a la salinidad, los valores promedio estuvieron entre 34-36 ups (figura 7). El arrecife Blanca presentó los valores promedio más bajos.

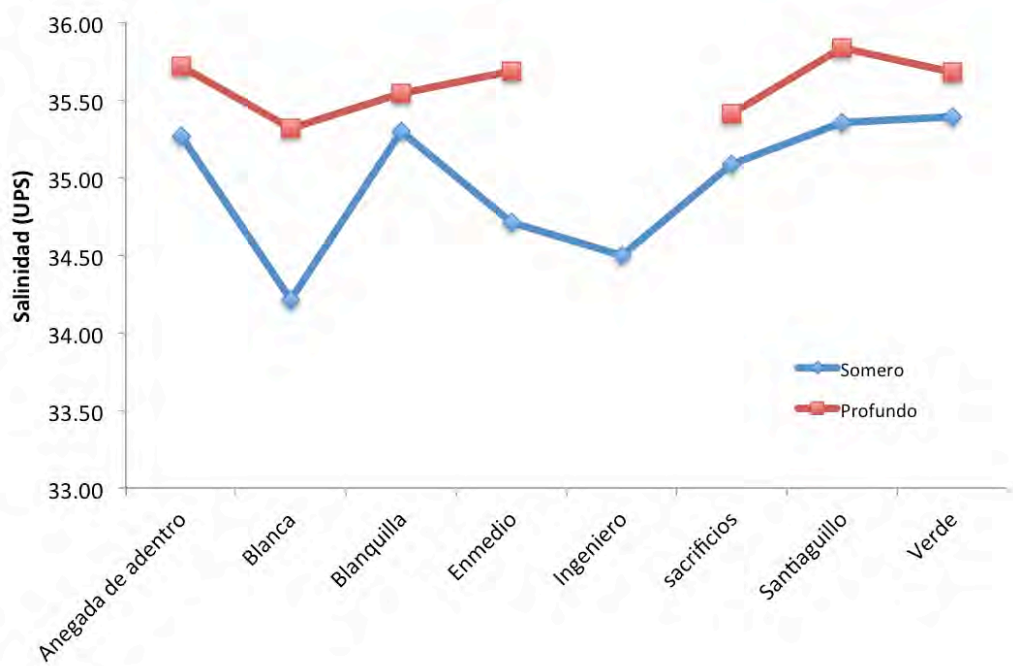


Figura 7. Valores de salinidad por arrecife en su zona somera y profunda. Se observan menores valores en la zona somera en todos los arrecifes.

En cada arrecife pueden notarse valores menores en la zona somera que en la zona profunda, como cabría esperar por diferencias de densidad. Blanca fue el arrecife que mostró este efecto con mayor intensidad, probablemente debido a que es el más afectado por la pluma del río Jamapa.

Al examinar los valores de visibilidad se nota que durante todo el año existieron valores muy bajos; sin embargo, esta mala visibilidad fue más evidente en las salidas del mes de febrero, debido a que los nortes crean una gran resuspensión de sedimentos (fig. 8). Por el contrario, en los meses que se obtuvieron los mayores valores de visibilidad fueron antes y al final de la temporada de lluvias (mayo y octubre).

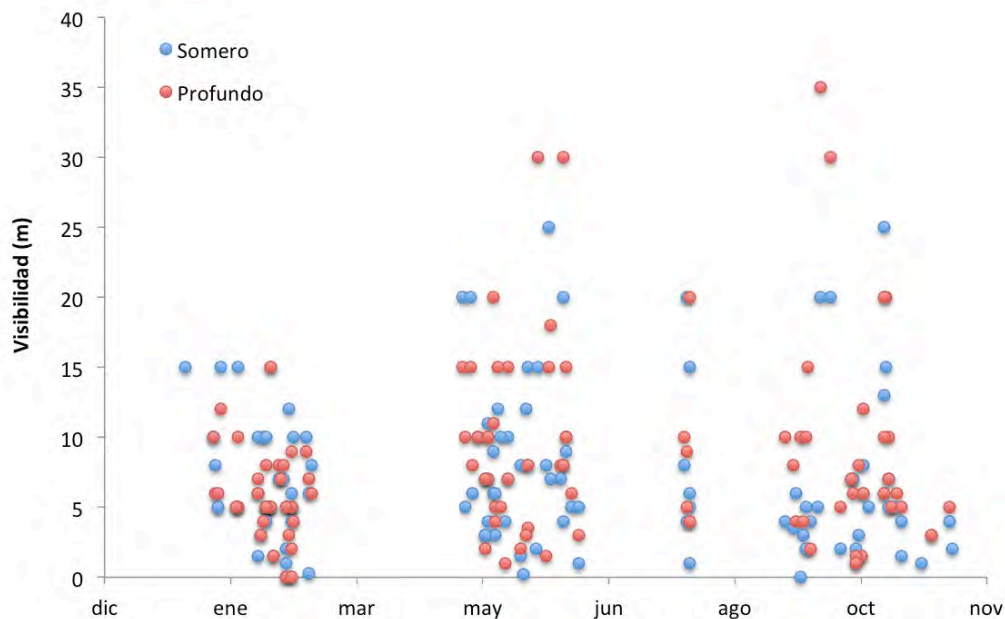


Figura 8. Valores de visibilidad a lo largo del año durante el periodo de estudio (2006-2013).

Finalmente, cuando se examinaron los valores promedio por arrecife en el periodo de estudio pudo notarse que en general la visibilidad promedio es baja, siendo Santiaguillo el arrecife con una mejor visibilidad en tanto Ingeniero fue el arrecife más turbio (figura 9).

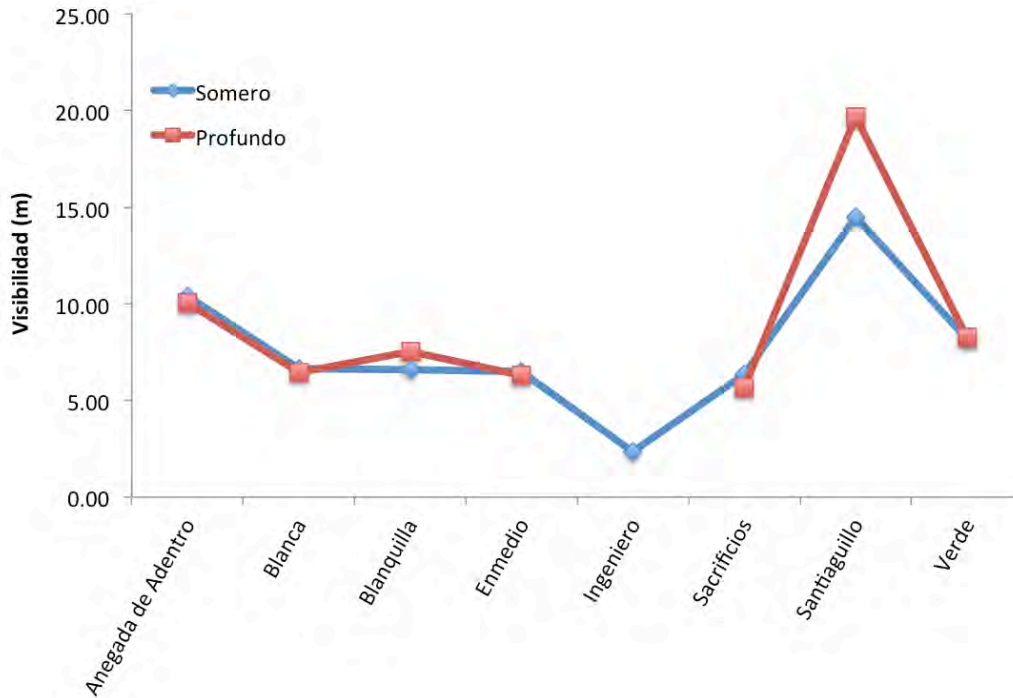


Figura 9. Valores de visibilidad promedio por arrecife.

Caracterización coralina

Se analizaron 11200 fotografías para determinar la cobertura coralina. Se identificaron un total de 25 especies de corales escleractinios, pertenecientes a 15 géneros y 11 familias. La cobertura promedio en el SAV fue de 18.37%. La figura 10 muestra que las especies que tuvieron mayor cobertura fueron *Colpophyllia natans* (25.3%), *Montastraea cavernosa* (23.8%) y *Orbicella faveolata* (15.4%); juntas representan el 64.6% de la cobertura coralina del SAV.

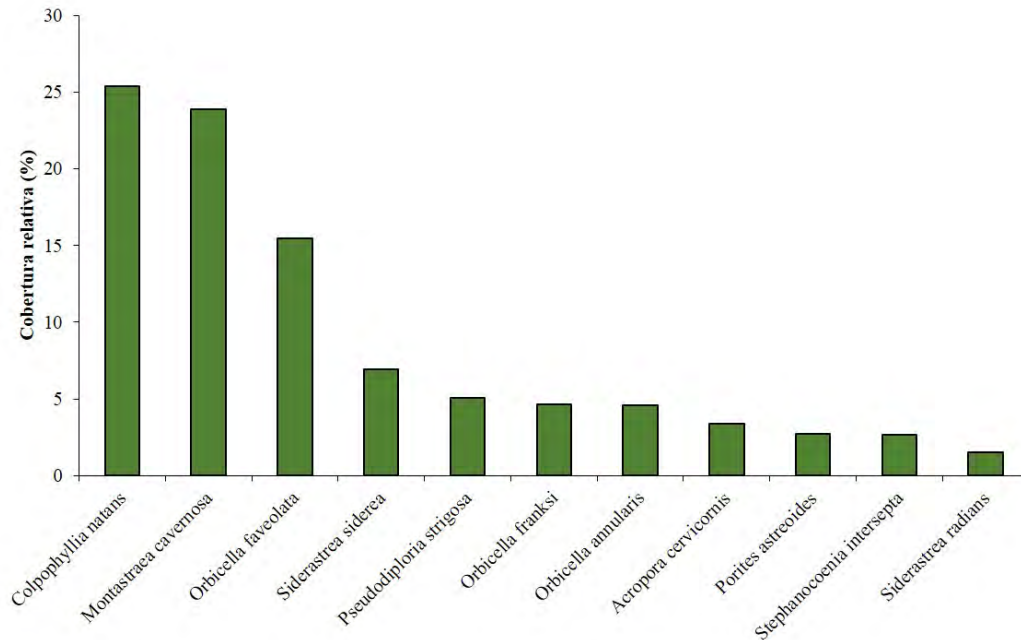


Figura 10. Cobertura relativa de las principales especies de corales en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

La mayor cobertura coralina se presentó en la zona profunda (con excepción de Blanca), particularmente en el arrecife Verde con 48.1%, Blanquilla 45.3% y Santiaguillo 37.4% (figura 11). Al hacer el análisis estadístico se encontró una diferencia significativa ($H=348$, $p<0.01$). En la comparación múltiple Verde fue distinto de todos los arrecifes y profundidades, excepto Blanquilla y Santiaguillo. En la zona somera los valores más altos se presentaron en Blanca 24.9%, Verde 23.4% y Santiaguillo 19.4% y los más bajos en Ingeniero (0.54%) y Enmedio (1.99%) (figura 11); estos dos últimos sitios mostraron diferencias significativas con el resto de los sitios profundos y todos los someros excepto Anegada de Adentro, Blanquilla y entre ellos mismos. Al analizar la riqueza por arrecife y profundidad se observó que en la zona profunda la mayor riqueza se presentó en Verde (16 especies) y Santiaguillo (15 especies). En la zona somera, Blanca y Verde fueron los de mayor riqueza con 18 especies cada uno. Cabe resaltar que el arrecife Verde con 21 especies totales y Blanca con 20 mostraron la mayor riqueza en el periodo de estudio (figura 11).

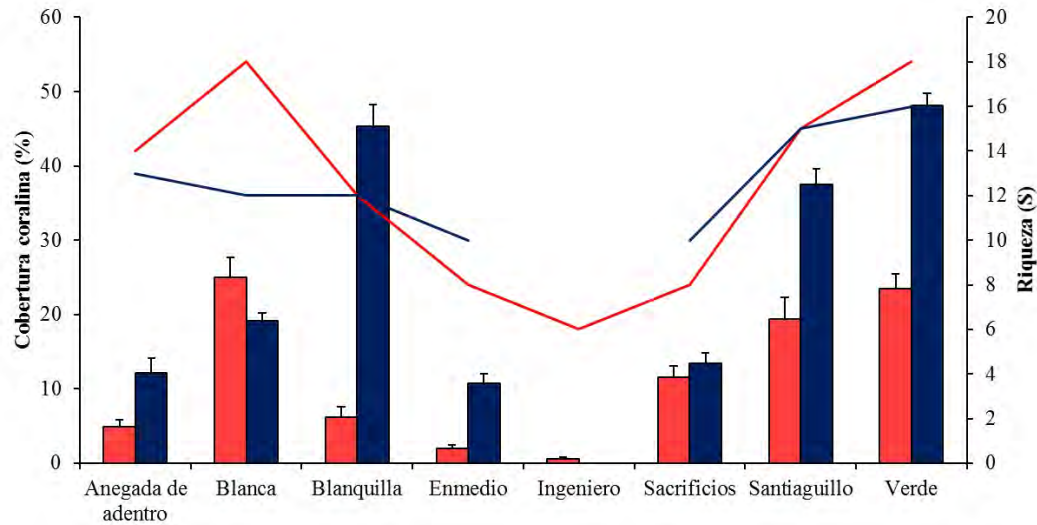


Figura 11. Cobertura coralina promedio (barras) y riqueza de especies (líneas) por arrecife y profundidad. Se muestran también el error estándar de la cobertura. ■ zona somera, ■ zona profunda.

Al analizar la cobertura coralina por años no se observó una tendencia clara; sin embargo los mayores valores se presentaron en 2013 y 2006 (figura 12). Aunque en los análisis estadísticos se observó una diferencia significativa ($H=122.74$, $p<0.01$), en las pruebas múltiples no se encontraron diferencias en los arrecifes entre las zonas profundas ni entre las zonas someras. Las diferencias se presentaron entre la zona profunda de 2010 y 2013 con todas las zonas someras y entre 2006 profundo con todos los años, excepto 2013 somero.

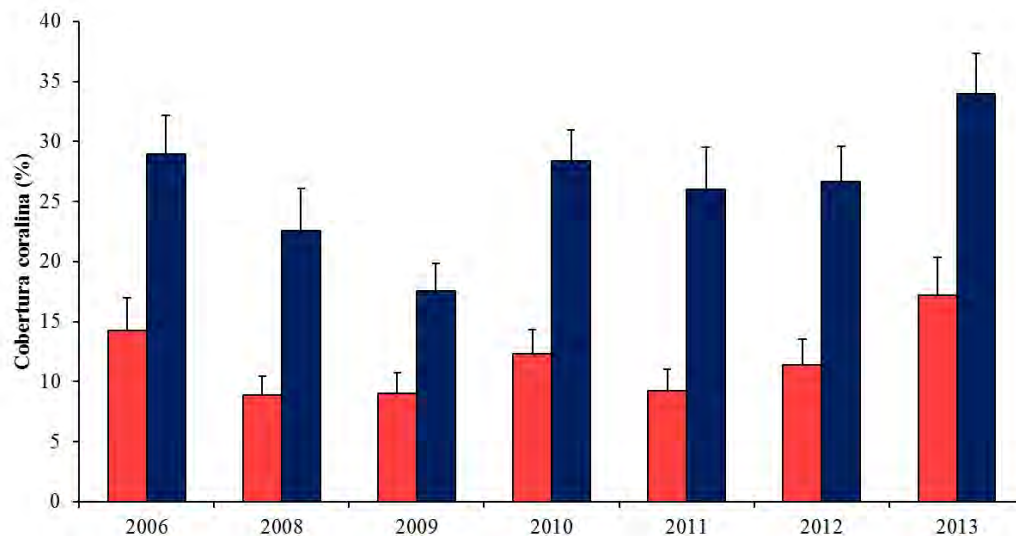


Figura 12. Cobertura coralina promedio y error estándar por año de monitoreo y profundidad. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Enfermedades

Durante los siete años de muestreo se registraron 7993 colonias enfermas o con algún signo en 26 especies de corales escleractinios (tabla 1); 150 de ellas presentaron más

de un signo. La muerte antigua representó el 32% de colonias con algún signo (2602) en tanto el blanqueamiento fue el que afectó a una mayor cantidad de especies: estuvo presente en 23 de las 27 especies reportadas. Por especie, *Colpophyllia natans* registró 1844 colonias enfermas (23%) y la especie con la mayor cantidad de signos presentes fue *Siderastrea siderea*, con 11 de los 12 signos identificados.

Tabla 1. Incidencia de colonias afectadas por especie. BA= banda amarilla, BB= banda blanca, BN= banda negra, BLA= blanqueamiento, D= decoloración, MB= manchas blancas, MA= muerte antigua, MR= muerte reciente, N= necrosis, PLB= plaga blanca, PB= puntos blancos, TAS= tapete de alga y sedimento.

Especies	BA	BB	BN	BLA	D	MB	MA	MR	N	PLB	PB	TAS
<i>Acropora cervicornis</i>		122	4	75	1		227	7		2		1
<i>Acropora palmata</i>		6		2				2				2
<i>Acropora prolifera</i>								1				
<i>Agaricia agaricites</i>				14			7	1		2		1
<i>Agaricia fragilis</i>				28				4				32
<i>Agaricia humilis</i>				6				2				1
<i>Agaricia lamarcki</i>				53	1		31	13		1		33
<i>Colpophyllia natans</i>	15		1	688	13	1	687	90		39		406
<i>Madracis decactis</i>				5			139	3				80
<i>Montastraea cavernosa</i>	17		1	324	83		583	58		8		425
<i>Mussa angulosa</i>							4	4				
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>				1			1	1				1
<i>Oculina diffusa</i>				54	1		12					16
<i>Oculina robusta</i>				2			1					
<i>Oculina varicosa</i>				16	1		8	4				9
<i>Orbicella annularis</i>	5			12	3		106	12		9		7
<i>Orbicella faveolata</i>	16			199	37	1	165	41		16	3	79
<i>Orbicella franksi</i>			1	49	2		226	222				344
<i>Porites astreoides</i>	2			50	6	1	29	9		9		21
<i>Porites porites</i>				2								
<i>Pseudodiploria clivosa</i>				52			89	3	2	1		34
<i>Pseudodiploria strigosa</i>			1	109	14		109	16		3		49
<i>Scolymia lacera</i>								1				
<i>Siderastrea radians</i>			4	95	90		75	2		16		6
<i>Siderastrea siderea</i>	5		12	406	383	3	66	33	2	20	7	158
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	2		1	135	16	2	37	2		5	2	57
Num. de colonias enfermas	62	128	25	2377	651	8	2602	531	4	131	12	1762
Num. de spp. enfermas	7	2	8	23	14	5	20	23	2	13	3	21

Al analizar los datos por arrecife y profundidad se pudo ver que en cada arrecife la zona profunda presentó más colonias enfermas que la somera (figura 13). El arrecife Verde

fue el que presentó los mayores valores, tanto en la zona somera como en la profunda. Por el contrario, Ingeniero fue el arrecife con el menor número de colonias enfermas (figura 13). Con respecto al número de especies afectadas por arrecife (riqueza de especies afectadas), Blanca en ambas profundidades y Enmedio en la zona profunda tuvieron el mayor número de especies afectadas (17). El arrecife con menos especies afectadas fue Ingeniero, con sólo seis. Seguramente estos resultados se deben a la mayor cobertura de corales en los arrecifes (si no hay corales no puede haber enfermedades).

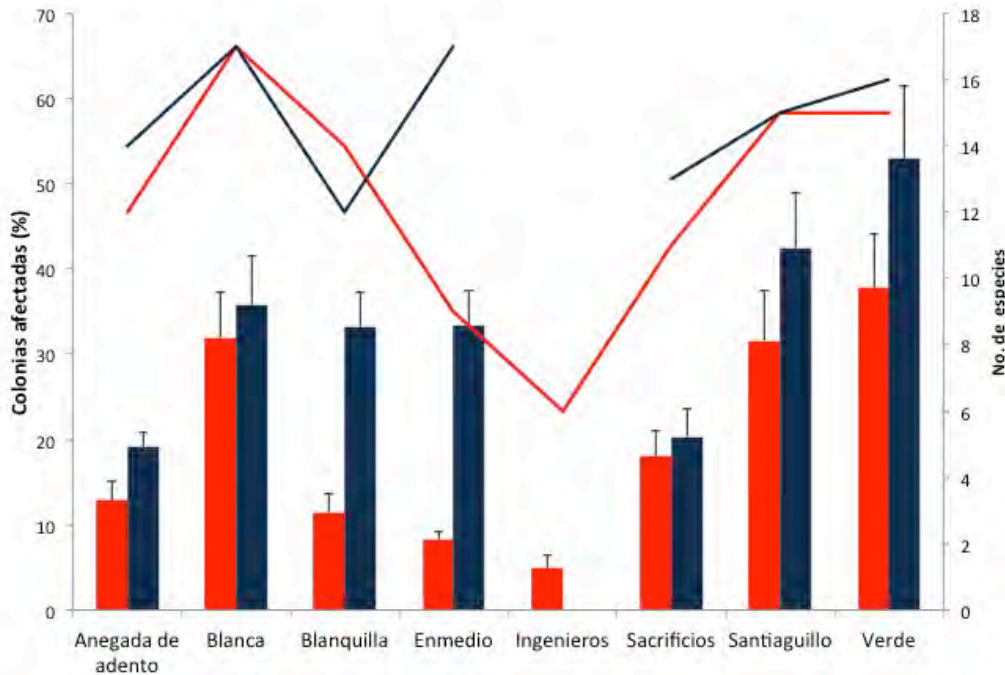


Figura 13. Número de colonias afectadas por algún signo o enfermedad (barras) y riqueza de especies afectadas (líneas) por arrecife y profundidad. Se muestran también el error estándar. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Respecto a la incidencia de enfermedades a través de los años, en la figura 14 puede verse que la cantidad de signos o enfermedades ha ido en aumento. Este comportamiento se observa tanto en la zona somera como en la zona profunda. La prueba estadística de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($H=111$, $p<0.01$). Al comparar la zona somera en los diferentes años mediante comparaciones múltiples solo encontramos diferencia entre el 2013 y 2006. La zona profunda por el contrario, mostró diferencias entre 2006 con los últimos tres años (2012-2014).

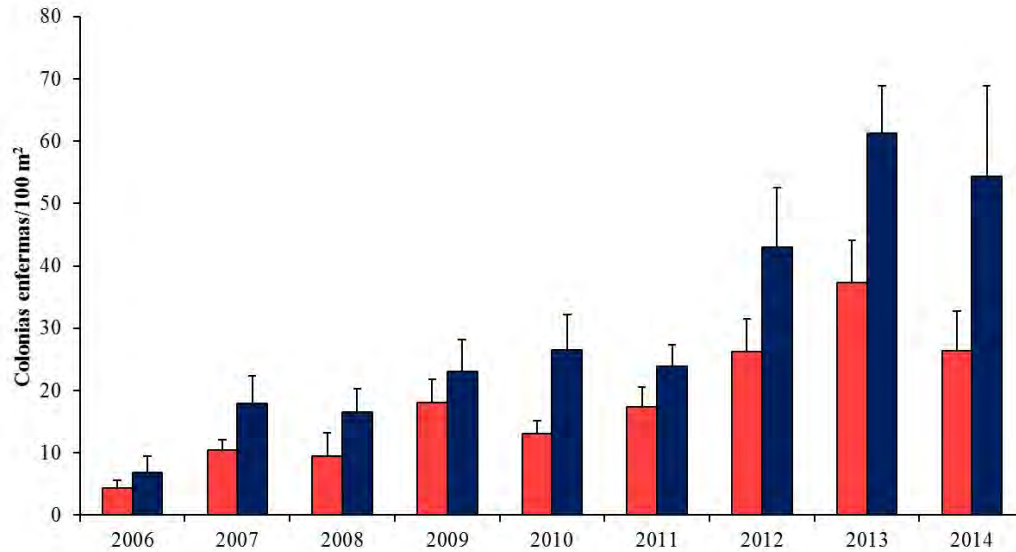


Figura 14. Número promedio de colonias afectadas por alguna enfermedad o signo a través de los años. Se muestra el error estándar de cada año. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Reclutamiento coralino

Durante el periodo de estudio se registró un total de 3067 reclutas de coral pertenecientes a 13 géneros. Los géneros más abundantes fueron *Agaricia* (44%) y *Siderastrea* (28%) que juntos constituyeron el 72 % del total de reclutas registrados (figura 15).

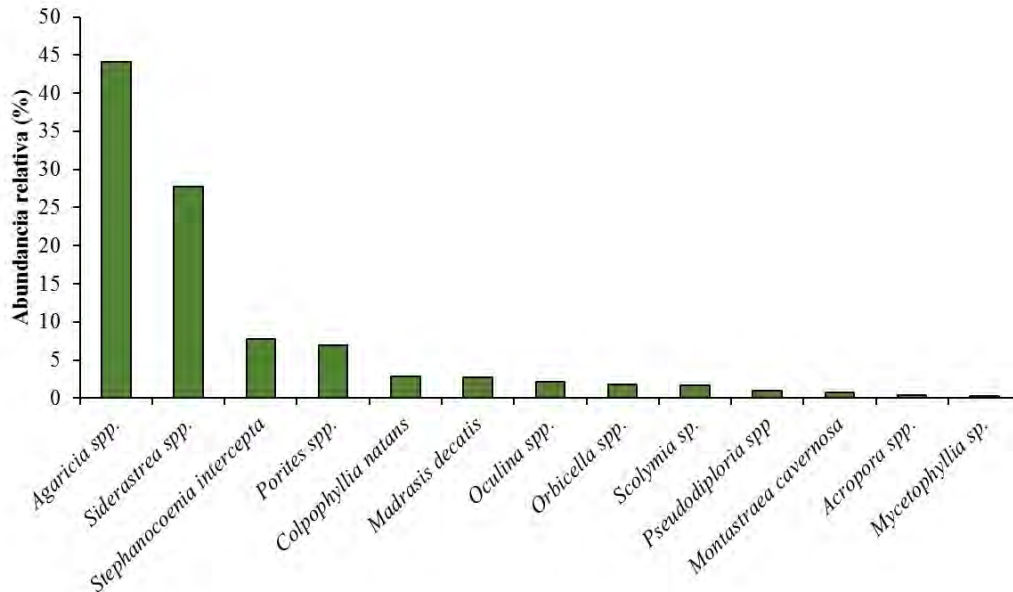


Figura 15. Abundancia relativa de reclutas por género en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

Con relación a la densidad observada por arrecife y profundidad, los mayores valores se encontraron en los niveles profundos excepto en Sacrificios y Santiaguillo (figura 16). Los arrecifes con las densidades más altas fueron Blanca y Santiaguillo. Al

realizar el análisis estadístico se encontró que existen diferencias significativas ($H=553$, $p<0.01$) y en la prueba de comparaciones múltiples Santiagoullo somero y Blanca profundo fueron distintos de todos los arrecifes excepto entre ellos mismos. La densidad de Blanca somero es distinta de todas las densidades excepto de Verde somero, así como de la zona profunda de Anegada de Adentro, Verde y Santiagoullo.

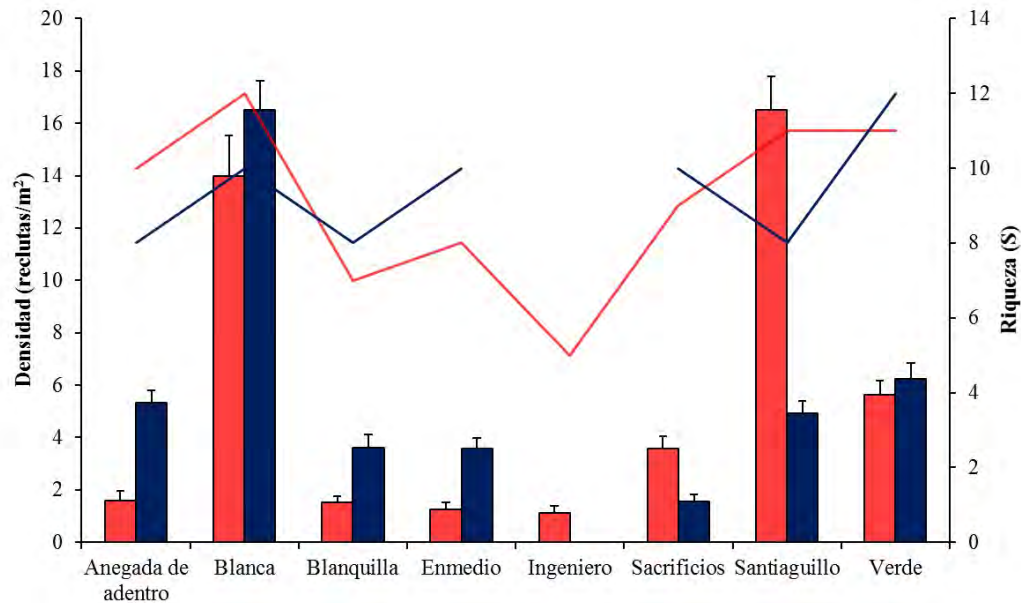


Figura 16. Densidad promedio (barras) y riqueza de géneros (líneas) por arrecife y profundidad. Se muestran también el error estándar de la densidad. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Al analizar los valores de riqueza por nivel de profundidad se observó que los arrecifes que mostraron mayores valores fueron Blanca en el nivel somero con 12 especies y Verde en el nivel profundo el mismo número de especies (figura 16). Por otro lado, Ingeniero con cinco especies totales fue el arrecife con menor riqueza. Al revisar la identidad de reclutas por profundidad se observó que en el nivel somero las mayores densidades estuvieron dadas por especies del género *Agaricia*, mientras que en el nivel profundo fueron las del género *Siderastrea*.

La densidad de reclutas no mostró un patrón homogéneo a lo largo de los años, el valor más alto se registró en 2006 en el nivel profundo (8.96 reclutas/m²), posteriormente descendió gradualmente hasta el 2009 donde se registraron los valores más bajos de todo el monitoreo en ambos niveles de profundidad (2.27 reclutas/m²). Desde 2010 la densidad de reclutas se ha mantenido relativamente constante, con valores entre 5.5 y 7.2 reclutas/m² (figura 17). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre los años ($H=122$, $p<0.01$); la comparación múltiple encontró diferencias entre 2009 y el resto de los años.

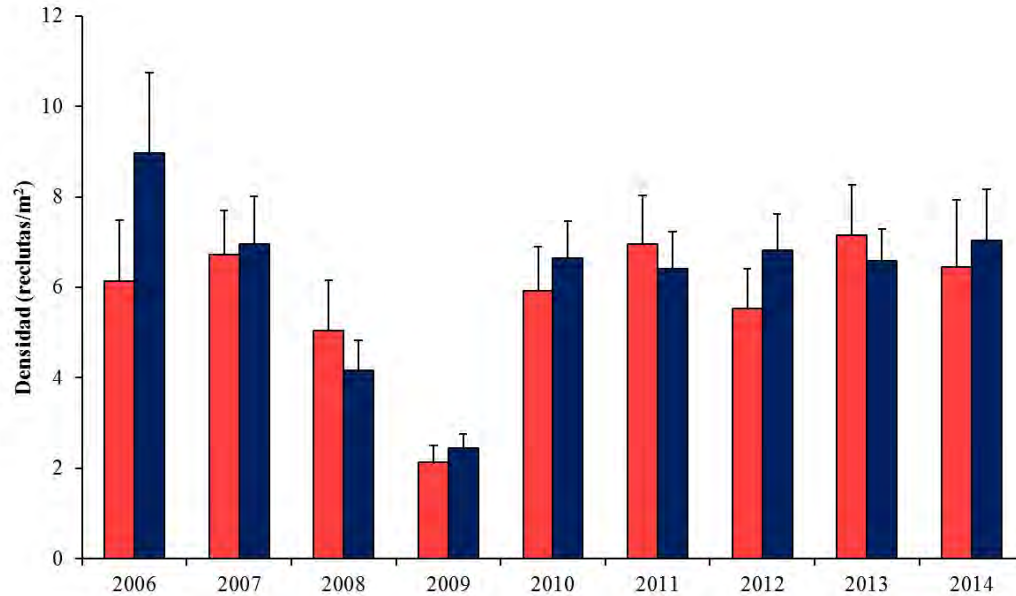


Figura 17. Densidad promedio y error estándar de reclutas por año y profundidad. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Caracterización ictiológica

Se registraron un total de 389746 individuos, pertenecientes a 144 especies, 66 géneros y 38 familias. La especie más abundante fue *Coryphopterus personatus/hyalinus*, con más del 50% de la abundancia. Junto con otras 12 especies conforman el 90% de la abundancia total (figura 18).

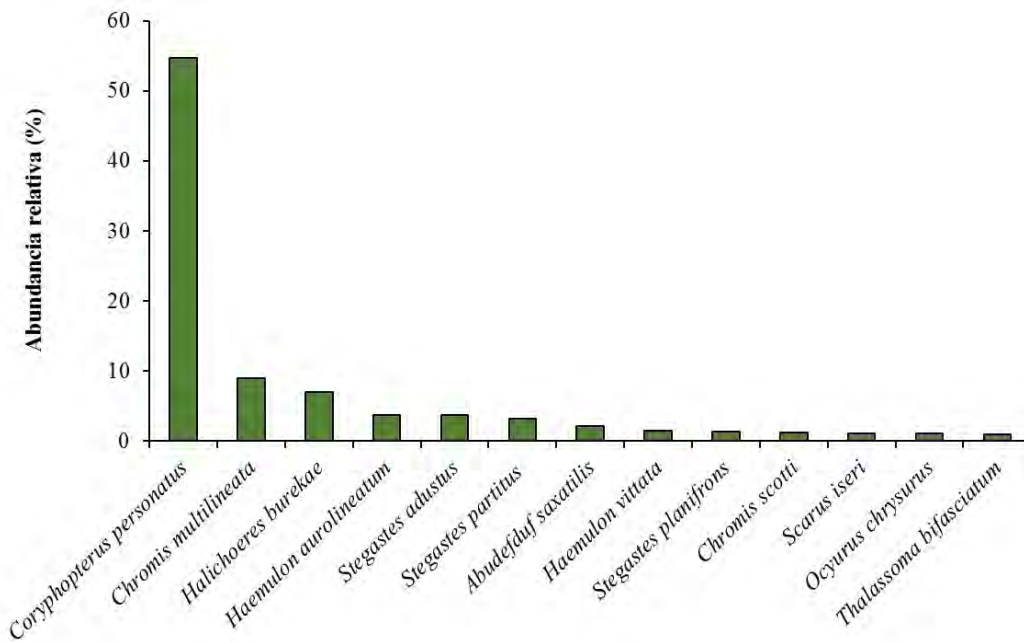


Figura 18. Abundancia relativa de peces en el Sistema Arrecifal Veracruzano

Al analizar las diferencias entre arrecifes y profundidades se puede notar que los arrecifes con mayor densidad fueron Anegada de Adentro, Santiaguillo y Verde y que en cada arrecife se registró una mayor densidad en la zona somera que en la profunda, con excepción de Sacrificios (figura 19). El análisis de Kruskal-Wallis indicó que hubo diferencias significativas ($H=120.91$, $p<0.01$). De acuerdo con la comparación múltiple *post hoc*, la única diferencia significativa entre los arrecife profundos se dió entre Sacrificios y Santiaguillo. Entre las zonas someras de los arrecifes, Ingeniero fue distinto de todos excepto de Blanca, Blanquilla y Enmedio. Finalmente, al comparar entre zonas someras y profundas de los arrecifes, la prueba *post hoc* mostró que hubo diferencias significativas en los valores de densidad entre la zona somera de Blanca y Enmedio con la zona profunda de todos los arrecifes excepto Blanca y Sacrificios. Blanquilla somero mostró diferencia con los mismos arrecifes excepto Enmedio profundo. Ingeniero mostró diferencias significativas con todos los arrecifes excepto Enmedio y Sacrificios ($p<0.04$ para todos los casos).

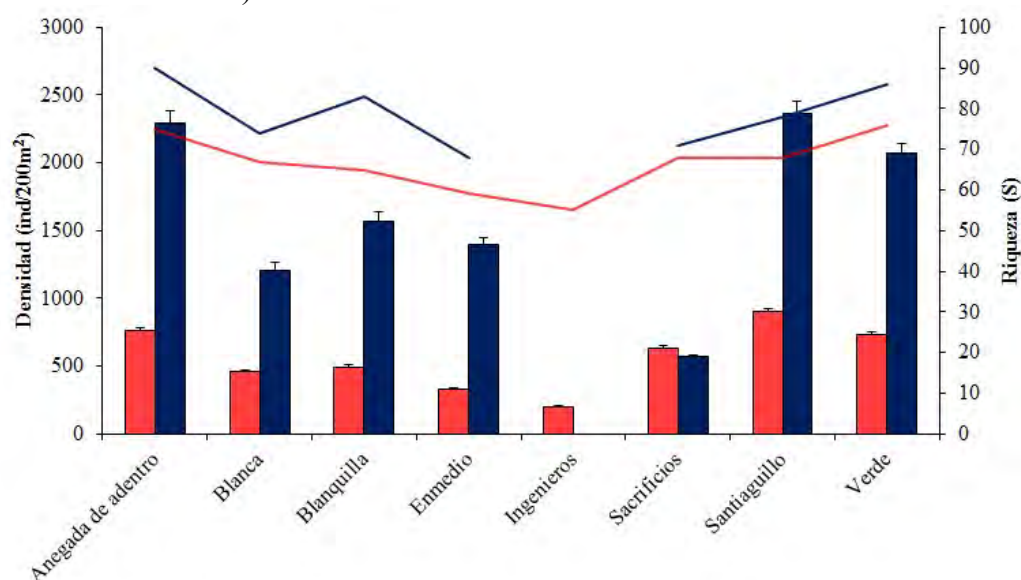


Figura 19. Densidad promedio (ind/200 m²) de peces por arrecife y profundidad (barras) y riqueza total (líneas de color). Se muestran también el error estándar de la densidad. ■ valores de la zona somera, ■ valores de la zona profunda.

La riqueza mostró un comportamiento similar a la densidad, con valores mayores en la zona profunda que en la somera de cada arrecife. Los arrecifes con mayor riqueza fueron Anegada de Adentro, Verde y Blanquilla en la zona profunda; en la zona somera los arrecifes con los mayores valores fueron Verde y Anegada (figura 19).

Al analizar las variaciones anuales considerando todos los arrecifes se puede notar que no existe un patrón continuo, sino dos ciclos de cuatro años en los que la densidad va incrementándose y después disminuye; aunque el segundo ciclo presenta valores menores que el primero. Al comparar las densidades entre año y profundidad mediante la prueba de Kruskal-Wallis se encontró que hubo diferencias significativas ($H=106.87$, $p<0.01$). Mediante la comparación múltiple *post hoc* no se encontraron diferencia entre años entre las zonas someras. Entre las zonas profundas únicamente el año 2014 fue distinto del 2008, 2009, 2012 y 2013. Al igual que en el análisis por arrecife, en el análisis por año se nota

una menor densidad en la parte somera. La riqueza mostró un comportamiento similar que la densidad (figura 20).

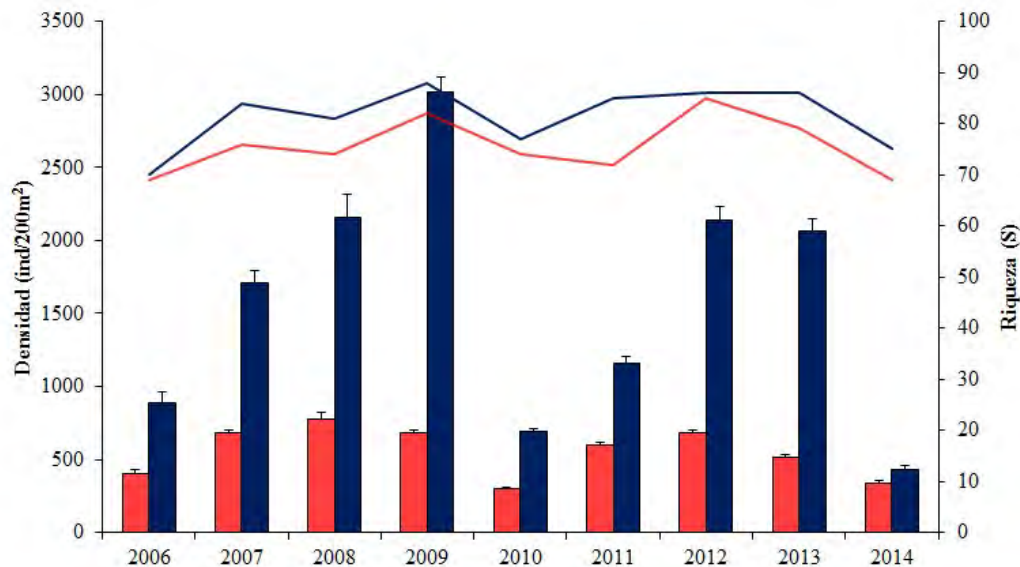


Figura 20. Densidad promedio (ind/200 m²) por año y profundidad (barras) y riqueza total de peces (líneas de color). Se muestran también el error estándar de la densidad. ■ valores de la zona somera, ■ valores de la zona profunda.

La lista de especies así como sus abundancias relativas en cada uno de los arrecifes se muestran en la tabla 2. Puede verse que en todos, salvo los arrecifes Ingeniero y Sacrificios, la especie con mayor abundancia fue *Coryphopterus personatus/hyalinus*

Tabla 2. Abundancia relativa por especie por cada uno de los arrecifes. En negritas se muestran las especies con la mayor abundancia. Los valores que aparecen como 0.00 tienen abundancias menores a 0.01. Ane= Anegada, Blc= Blanca, Blq= Blanquilla, Enm= Enmedio, Ing= Ingeniero, Sac= Sacrificios, San= Santiagoullo, Ver= Verde.

	Ane	Blc	Blq	Enm	Ing	Sac	San	Ver
<i>Abudefduf saxatilis</i>	3.57	1.14	4.20	1.34	8.94	3.55	0.71	1.08
<i>Abudefduf taurus</i>	0.00				1.11			
<i>Acanthostracion quadricornis</i>								0.00
<i>Acanthurus tractus</i>	0.01	0.01	0.00	0.20	0.02	0.07	0.09	0.02
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.84	0.25	1.57	0.77	5.78	2.51	1.00	0.28
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0.18	0.01	0.06	0.03	0.02	0.01	0.21	0.01
<i>Aluterus scriptus</i>	0.00						0.00	0.00
<i>Anisotremus surinamensis</i>	0.25	0.03	0.04	0.02	13.52		0.01	0.26
<i>Anisotremus virginicus</i>	0.08	0.34	0.39	0.02	0.85	0.51	0.00	0.14
<i>Apogon binotatus</i>		0.00		0.01		0.02		
<i>Apogon maculatus</i>				0.01		0.02		0.00
<i>Archosargos probatocephalus</i>		0.01	0.00		0.10	0.00		
<i>Aulostomus maculatus</i>	0.06	0.06	0.08	0.04		0.02	0.01	0.03
<i>Balistes capriscus</i>	0.00							

<i>Bodianus pulchellus</i>		0.00						0.00
<i>Bodianus rufus</i>	0.44	0.62	0.72	0.30	0.23	0.94	0.39	0.43
<i>Calamus calamus</i>	0.00			0.01			0.00	0.00
<i>Calamus penna</i>							0.00	0.00
<i>Calamus pennatula</i>			0.00	0.00				
<i>Cantherines pullus</i>	0.02	0.00	0.02				0.02	0.00
<i>Canthidermis sufflamen</i>	0.01						0.00	
<i>Canthigaster rostrata</i>	0.26	0.37	0.50	0.39		0.29	0.16	0.31
<i>Carangoides bartholomei</i>	0.00		0.14		0.66	0.03		0.00
<i>Caranx crysos</i>	0.11	0.19		0.14	0.99	0.50	0.01	0.07
<i>Caranx latus</i>	0.02				0.17	0.06		0.00
<i>Caranx lugubris</i>	0.00	0.00					0.00	
<i>Caranx ruber</i>	0.05	0.01		0.00		0.01	0.06	0.04
<i>Centropyge argi</i>						0.01	0.01	
<i>Cephalopholis cruentata</i>	0.02	0.02	0.02	0.05		0.13	0.04	0.02
<i>Chaetodipterus faber</i>		0.00						0.01
<i>Chaetodon capistratus</i>	0.11	0.04	0.32	1.19	0.04	0.61	0.28	0.21
<i>Chaetodon ocellatus</i>	0.10	0.15	0.20	0.26	0.29	0.60	0.34	0.23
<i>Chaetodon sedentarius</i>	0.08	0.22	0.06	0.23	0.12	0.05	0.05	0.03
<i>Chaetodon striatus</i>	0.00					0.00	0.02	0.00
<i>Chromis cyanea</i>	0.03		0.00				0.03	0.09
<i>Chromis insolata</i>	0.65	0.00	0.01	0.01			0.23	0.04
<i>Chromis multilineata</i>	15.61	4.49	6.20	6.43		0.73	14.75	6.16
<i>Chromis scotti</i>	1.91	1.44	0.55	0.15		0.02	2.08	0.70
<i>Clepticus parrae</i>	0.80		0.76				0.76	
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0.06	0.30	0.31	0.85		3.13	0.10	0.51
<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>	59.15	59.85	46.79	52.96		18.44	58.15	70.17
<i>Diodon hystrix</i>	0.01	0.00	0.00		0.02	0.01		0.00
<i>Elacatinus jarocho</i>	0.35	0.10	0.05	0.00		0.01	0.12	0.02
<i>Elacatinus oceanops</i>	0.03	0.08	0.08	0.12		0.08	0.01	0.03
<i>Elacatinus redimiculus</i>	0.02	0.01	0.01	0.00		0.00		0.01
<i>Elagatis bipinnulata</i>							0.01	0.00
<i>Emblemariopsis sp.</i>							0.00	0.00
<i>Epinephelus adscensionis</i>	0.10	0.13	0.13	0.31	0.68	0.85	0.07	0.14
<i>Epinephelus guttatus</i>		0.01	0.01	0.03	0.06	0.06	0.02	0.01
<i>Equetus lanceolatus</i>		0.01						0.00
<i>Equetus punctatus</i>	0.00	0.01	0.00		0.04		0.00	0.00
<i>Gerres cinereus</i>		0.00	0.01	0.01		0.04		0.05
<i>Gymnothorax funebris</i>	0.01						0.00	
<i>Gymnothorax miliaris</i>	0.00	0.01	0.02	0.01		0.00	0.00	0.00
<i>Gymnothorax moringa</i>		0.01	0.01	0.00		0.01	0.00	0.00
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0.27	4.74	10.15	3.91	2.27	14.19	0.01	3.11
<i>Haemulon carbonarium</i>		0.00						

<i>Haemulon chrysargyreum</i>	0.29	0.03	0.21		0.10	0.32		0.02
<i>Haemulon flavolineatum</i>	0.21	0.40	0.83	0.67	0.78	3.01	0.06	0.22
<i>Haemulon macrostomum</i>	0.11	0.50	0.25		2.48	0.01	0.01	0.16
<i>Haemulon plumieri</i>		0.04	0.02	0.01		0.03		0.00
<i>Halichoeres bivittatus</i>	0.11	1.01	1.30	1.08	10.36	1.77	0.15	0.37
<i>Halichoeres burekai</i>	3.18	13.42	9.78	7.50	1.07	20.17	1.47	4.24
<i>Halichoeres garnoti</i>			0.00					
<i>Halichoeres radiatus</i>	0.04		0.06	0.00	0.06	0.07	0.03	0.01
<i>Hippocampus erectus</i>	0.00							
<i>Holacanthus bermudensis</i>	0.00	0.00					0.00	0.00
<i>Holacanthus ciliaris</i>	0.01	0.01	0.01				0.00	
<i>Holacanthus hibrido</i>	0.00	0.01	0.01					0.00
<i>Holacanthus tricolor</i>	0.00	0.00						
<i>Holocentrus adscencionis</i>	0.01	0.01	0.01		0.06	0.02	0.02	0.00
<i>Holocentrus rufus</i>	0.00	0.00			0.08	0.01	0.01	
<i>Hypleurochilus bermudensis</i>	0.01		0.01			0.00		
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	0.04	0.26	0.03	0.07			0.02	0.05
<i>Hypoplectrus puella</i>	0.01	0.08	0.02	0.11		0.01	0.00	0.03
<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>	0.03	0.03	0.03	0.24		0.00	0.03	0.06
<i>Haemulon vittatum</i>	1.36		0.10				6.09	
<i>Kyphosus sectatrix/incisor</i>	0.40		0.06		0.08		0.23	0.01
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	0.00		0.01		0.62			
<i>Lactophrys bicaudalis</i>							0.00	0.00
<i>Lactophrys triqueter</i>	0.02	0.00	0.01	0.02		0.00	0.03	0.02
<i>Lutjanus analis</i>					1.53			0.00
<i>Lutjanus apodus</i>		0.01			0.06			0.00
<i>Lutjanus buccanella</i>				0.00				
<i>Lutjanus griseus</i>	0.02	0.09	0.17		0.45	0.11	0.01	0.17
<i>Lutjanus jocu</i>	0.01	0.03	0.01				0.00	0.01
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.08	0.01	0.04		0.06	0.00	0.01	0.07
<i>Lutjanus synagris</i>	0.01	0.01	0.02	0.00	0.08	0.10		0.14
<i>Malacacotenus triangulatus</i>	0.15	0.07	0.12	0.25	0.35	0.25	0.02	0.03
<i>Microspathodon chrysurus</i>	0.93	0.10	0.06		0.04		0.24	0.07
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.15	0.00	0.08	0.03	0.02		0.00	0.14
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.00	0.00	0.01	0.00		0.02		0.00
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	0.02	0.02	0.02	0.00		0.01	0.03	0.01
<i>Mycteroperca microlepis</i>					0.02			
<i>Mycteroperca phenax</i>	0.01	0.06	0.01	0.01	0.02	0.02	0.00	0.01
<i>Mycteroperca tigris</i>	0.00						0.00	0.00
<i>Mycteroperca venenosa</i>	0.00		0.01	0.00				
<i>Myrichthys breviceps</i>			0.00	0.01				
<i>Myripristis jacobus</i>	0.00							0.00
<i>Neopomasentrus cyanomus</i>						0.02		

<i>Nicholsina usta</i>	0.00							
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.66	1.44	0.49	2.55	0.37	1.39	0.91	0.59
<i>Odontoscion dentex</i>		0.05			0.02			
<i>Ogcocephalus cubifrons</i>						0.00		
<i>Ophichthus ophis</i>						0.00		
<i>Ophioblennius macclurei</i>	0.58	0.02	0.14		0.47	0.02	0.00	0.04
<i>Parablenius marmoreus</i>		0.02	0.03	0.05	0.02	0.41		0.01
<i>Paranthias furcifer</i>	0.04	0.02	0.01			0.01	0.03	0.01
<i>Pareques acuminatus</i>					0.02			
<i>Pareques umbrosus</i>		0.00	0.01					
<i>Pempheris schomburgki</i>								0.03
<i>Platybelone argalus</i>	0.20							
<i>Pterois volitans</i>	0.01		0.00	0.00		0.01	0.00	
<i>Pomacanthus arcuatus</i>		0.00				0.00		
<i>Pomacanthus paru</i>	0.06	0.06	0.06	0.09	0.14	0.07	0.00	0.05
<i>Pseudopeneus maculatus</i>	0.02		0.02	0.09	0.04	0.01		0.00
<i>Scarus guacamaia</i>	0.05		0.01			0.01	0.01	0.00
<i>Scarus iseri</i>	0.50	0.33	0.87	2.76		1.25	1.15	1.48
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.01			0.07		0.01	0.02	0.08
<i>Scomberomorus cavalla</i>							0.00	
<i>Scorpaenodes caribbaeus</i>			0.00					
<i>Scarus vetula</i>	0.03			0.00			0.23	0.00
<i>Scorpaena plumieri</i>	0.00	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.00	0.01
<i>Selene vomer</i>		0.01		0.42				
<i>Seriola rivoliana</i>	0.00		0.05	0.00				
<i>Serranus subligarius</i>			0.01	0.00		0.15	0.00	
<i>Serranus tigrinus</i>			0.02					
<i>Sparisoma atomarium</i>				0.00		0.01		
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	0.07	0.06	0.11	0.49	0.99	0.07	0.10	0.04
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	0.03	0.01	0.04	0.00	0.08	0.07	0.04	0.02
<i>Sparisoma rubripinae</i>	0.10		0.09	0.00	1.13	0.19	0.04	0.01
<i>Sparisoma viridae</i>	0.07	0.01	0.05	0.10		0.06	0.11	0.01
<i>Sphoeroides spengleri</i>	0.00	0.02		0.03		0.01		0.01
<i>Sphyraena borealis/picudilla</i>							0.13	
<i>Sphyraena guachancho</i>						0.03		
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.00	0.04	0.01	0.00		0.09		0.01
<i>Stegastes adustus</i>	2.66	3.64	6.02	0.97	38.46	5.68	3.52	1.67
<i>Stegastes partitus</i>	1.13	1.38	3.54	7.19		7.74	2.82	2.12
<i>Stegastes planifrons</i>	0.02	0.94	0.33	3.16	0.99	3.38	0.97	2.07
<i>Stegastes variabilis</i>	0.13	0.74	0.29	1.67	2.79	5.49	0.21	0.34
<i>Synodus intermedius</i>	0.02	0.02	0.03	0.01		0.03	0.00	0.03
<i>Synodus saurus</i>	0.00					0.00		
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	1.17	0.25	1.06	0.47	0.19	0.28	1.46	1.27

Tallas

Al analizar las biomاسas obtenidas a partir de las tallas de los peces, se observó que a diferencia de la abundancia y la riqueza, los valores de biomasa más altos no siempre se presentan en la parte profunda de los arrecifes; Anegada de Adentro, Santiaguillo y Sacrificios presentaron los valores más altos en la zona somera, y el primer arrecife mostró también los valores más altos de todos los arrecifes (figura 21). El arrecife con el segundo valor más alto de biomasa fue Blanquilla en la parte profunda. Al igual que con la riqueza y la abundancia, el arrecife Ingeniero fue el que presentó los valores más bajos de biomasa.

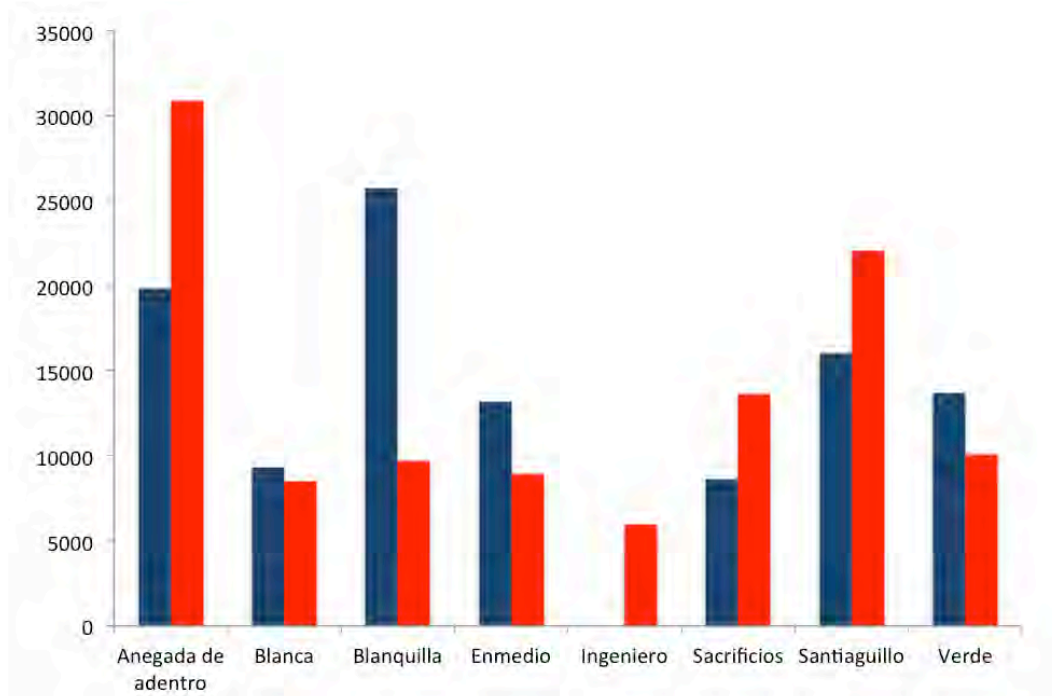


Figura 21. Biomasa de peces por arrecife y profundidad. ■ valores de la zona somera, ■ valores de la zona profunda.

Al comparar los valores anuales por arrecife y profundidad del periodo de estudio se observó que aunque hay variaciones entre años, la biomasa fue mayor en los primeros cuatro años que en los últimos. Este patrón se mantuvo tanto para las zonas profundas como para las zonas someras (figura 22). Al igual que con las variaciones por arrecife, en la figura donde se grafican las variaciones por año no existe un patrón claro respecto a una mayor abundancia en la zona somera o profunda.

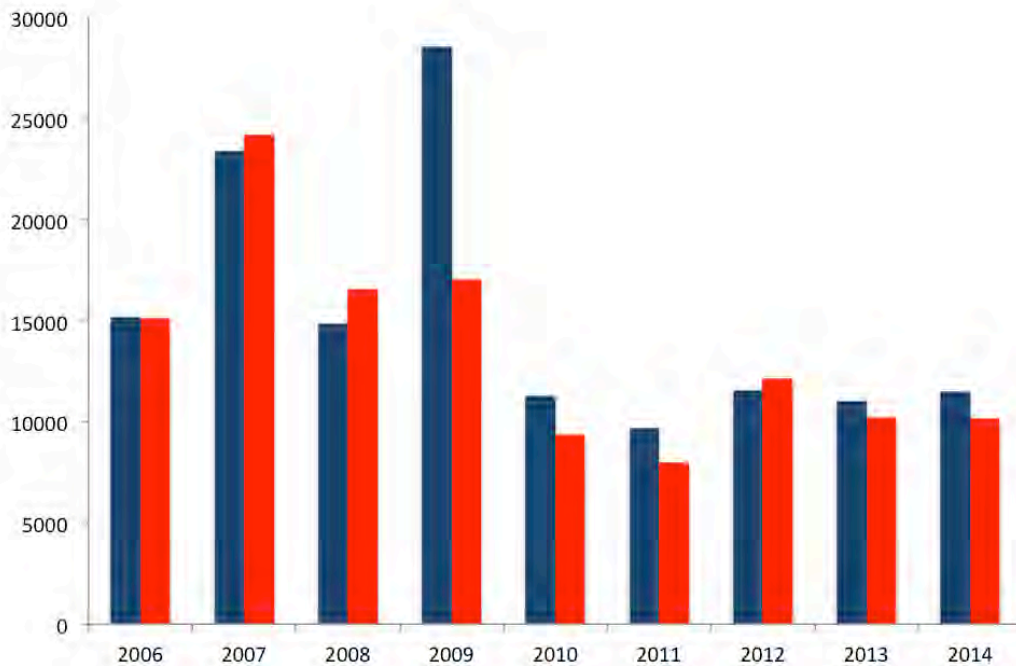


Figura 22. Biomasa de peces durante el periodo de estudio en la zona somera (a) y profunda (b) de cada arrecife. ■ valores de la zona somera, ■ valores de la zona profunda.

Caracterización de equinodermos

Se registraron un total de 61936 equinodermos, pertenecientes a 22 especies, 16 géneros y 15 familias. Las seis especies más abundantes representan el 96.74% de la abundancia total y entre ellas se encuentran *Echinometra viridis* y *E. lucunter* que juntas suman casi el 80% del total de equinodermos registrados. Con excepción del pepino de mar, *Pseudothyone belli*, las especies dominantes fueron erizos (figura 23).

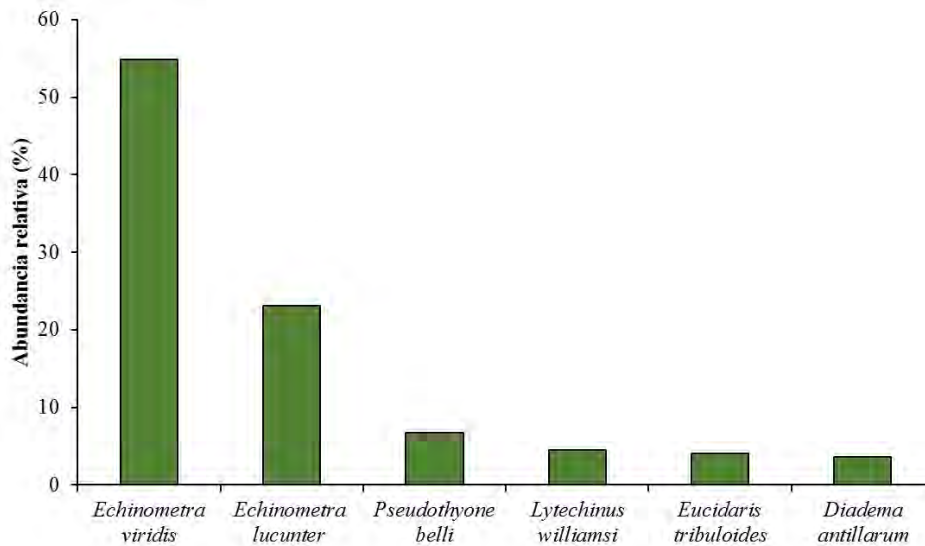


Figura 23. Abundancia relativa de los equinodermos más conspicuos en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

Al examinar la densidad promedio de equinodermos por arrecife y profundidad se encontró que la zona somera presentó valores más altos (figura 24), y la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencia significativa ($H=216, p<0.01$). De acuerdo a la prueba de comparaciones múltiples, Ingeniero y Verde fueron los que mostraron diferencias con todos los sitios profundos así como con Enmedio y Sacrificios somero. Asimismo, Anegada de Adentro, Blanca y Santiaguillo somero mostraron diferencias significativas con Enmedio somero así como con todos los sitios profundos excepto con Santiaguillo y Verde. El sitio Enmedio somero no mostró diferencias con ningún sitio profundo pero si con todos los someros con excepción de Blanquilla y Sacrificios. Finalmente, entre los sitios profundos, Santiaguillo y Verde mostraron diferencias con Anegada de Adentro y Enmedio; y en el caso de Verde también mostró diferencias con Sacrificios.

Con respecto a la riqueza por profundidad, los valores fueron muy parecidos; de manera global la zona somera presentó 21 especies, en tanto la zona profunda presentó 20. De los ocho arrecifes estudiados, Ingeniero (somero) fue el que tuvo la mayor riqueza con 18 especies; seguido de Enmedio, con 14 en ambas profundidades. Los arrecifes que mostraron la menor riqueza fueron Santiaguillo en la zona profunda, con sólo ocho especies; y Blanquilla en la zona somera con 11 especies (figura 24).

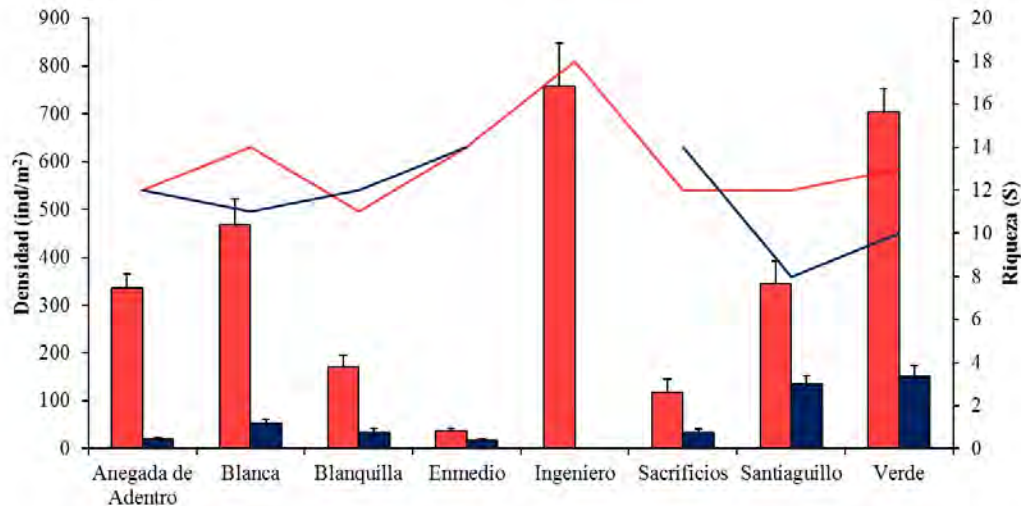


Figura 24. Densidad promedio (barras) y riqueza de equinodermos (líneas) por arrecife y profundidad. Se muestran también el error estándar de la densidad. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Al analizar las variaciones a través de los años, no se observó una tendencia clara; aunque la tendencia recuerda un poco al patrón de los peces (figura 20), donde se presentaron ciclos de cuatro años. La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($H=113, p<0.01$). Por otro lado, de manera general puede notarse que la densidad de equinodermos en la zona somera es mucho mayor que en la profunda (figura 25). La prueba de comparaciones múltiples mostró que no existen diferencias entre sitios profundos ni entre sitios someros entre si. Los años con las mayores diferencias fueron 2010 y 2011 profundo que mostraron diferencias con todos los someros y 2013 somero que fue distinto de todos los profundos.

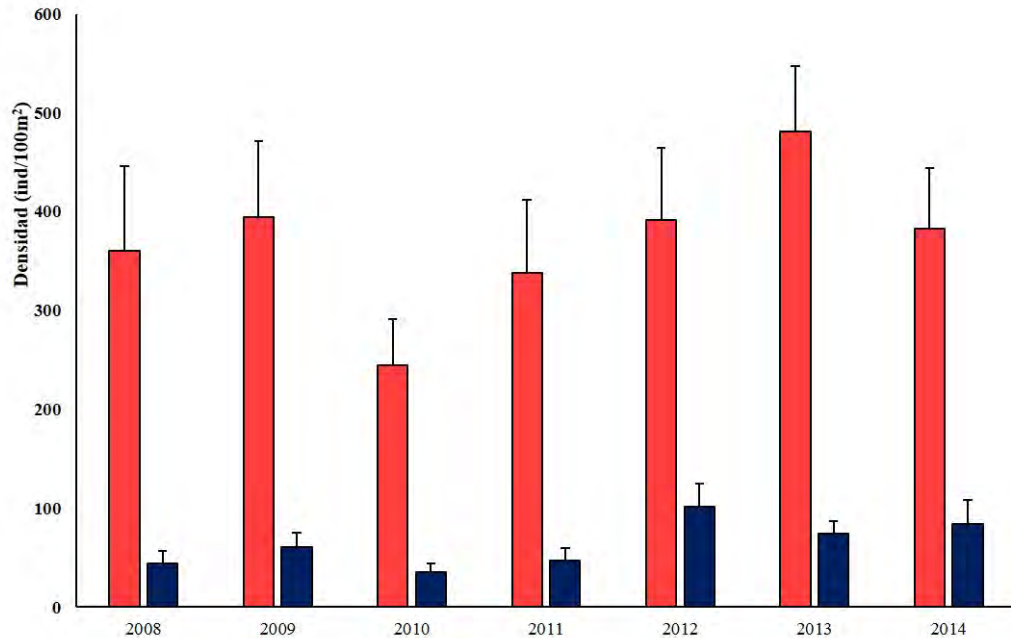


Figura 25. Densidad promedio (barras) y riqueza de equinodermos (líneas) por año y profundidad. Se muestran también el error estándar de la densidad. ■ zona somera; ■ zona profunda.

Reclutas de peces

Se registraron 101030 individuos juveniles de 64 especies. La especie que mostró más juveniles durante los censos fue *Coryphopterus personatus/hyalinus*, que representó el 56% de la abundancia total, seguido de *Haemulon aurolineatum* (12%) y *Halichoeres burekai* (11%) (figura 26).

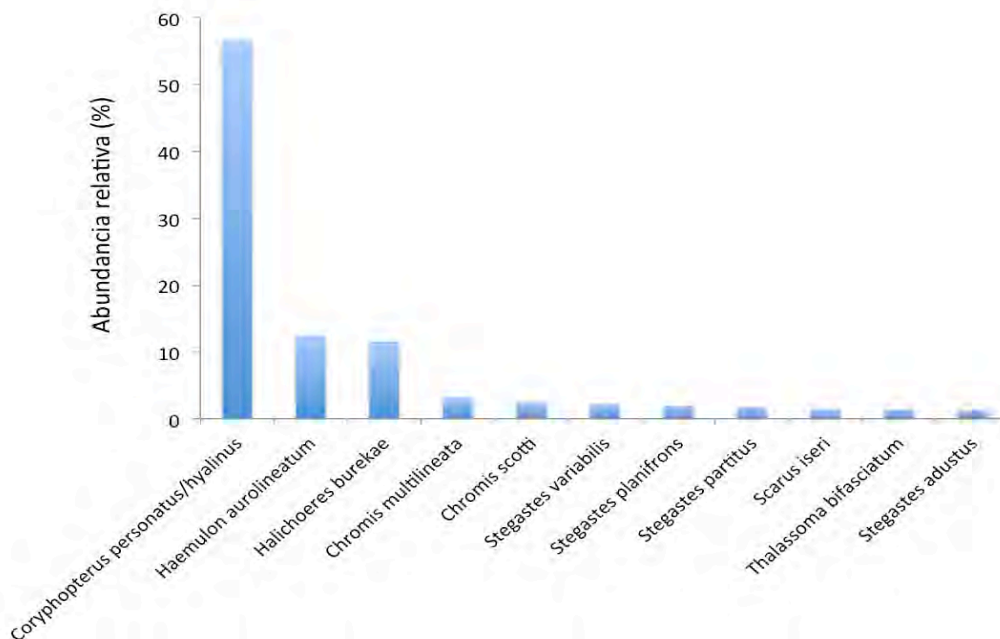


Figura 26. Abundancia de juveniles de peces por especie.

Al graficar el número de juveniles por transecto contra la fecha se puede notar que aunque en todos los meses existen reclutas, fue durante los meses cálidos (mayo-agosto) cuando se registraron las mayores abundancias (figura 27); esto debido a que un poco antes se presentan los picos de reproducción.

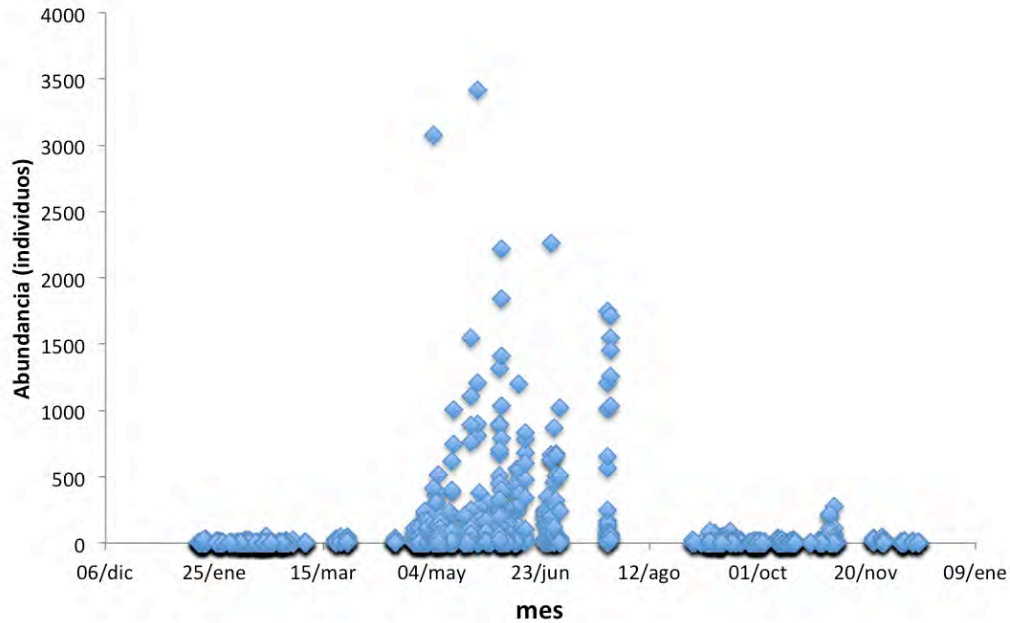


Figura 27. Abundancia de reclutas a lo largo del año.

En el caso de la riqueza, esta también fue mayor durante los meses cálidos aunque la variación no fue tan notable como en el caso de la abundancia (figura 28).

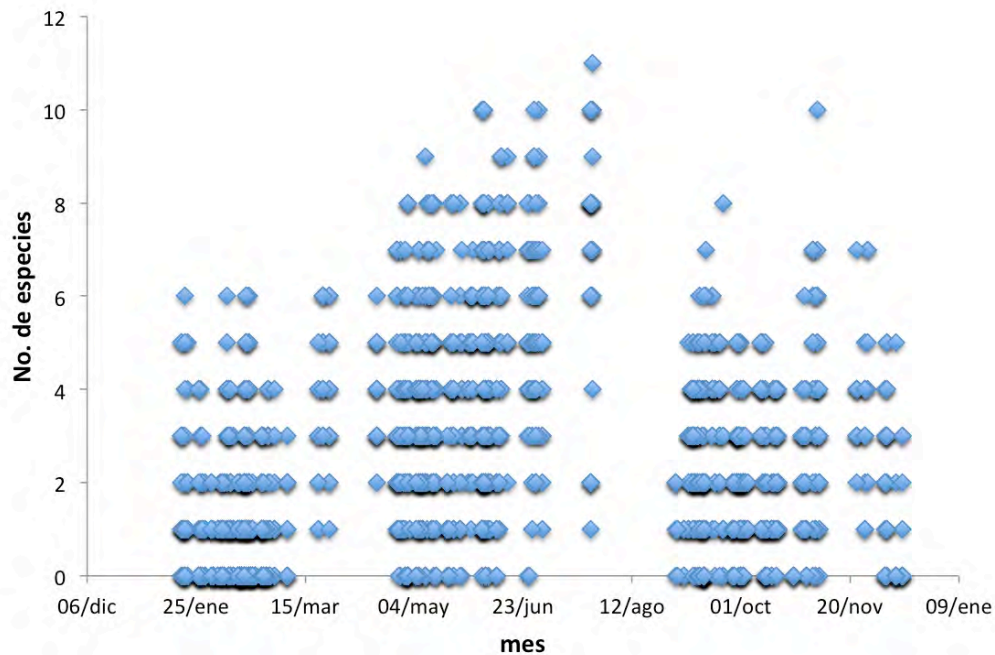


Figura 28. Riqueza de especies de juveniles de peces por censo durante las campañas de muestreo.

Análisis de la información

En la tabla 3 se muestran los valores de los índices ecológicos por arrecife, profundidad y año para peces. El arrecife que tuvo la mayor cantidad de valores extremos para cada índice fue Ingeniero, con 10 valores más bajos y solo uno de los más altos (‘J). Sacrificios y Santiaguillo mostraron seis valores extremos; Sacrificios cuatro altos y dos bajos en tanto Santiaguillo tuvo tres altos y tres bajos. Blanquilla no mostró valores extremos. Al analizar los años, 2009 mostró ocho valores extremos, tres altos y cinco bajos. Dos mil catorce fue el segundo año con más valores extremos con siete: tres altos y cuatro bajos. El único año que no hubo valores extremos fue 2011.

Tabla 3. Valores promedio de riqueza (S), número de individuos (N), índice de riqueza de Margalef (d), índice de equidad (‘J), de diversidad (‘H), de dominancia de McNaughton (D), de diversidad taxonómica (Δ) y de distintividad taxonómica (Δ^*) de peces. Los promedios se calcularon para cada arrecife, profundidad y año. La “s” o “p” delante del año indica “somero” o “profundo”. En **negritas** se muestran los dos valores más altos y subrayados se muestran los valores más bajos de cada índice.

Clave	S	N	d	J'	H'	D	Δ	Δ^*
Anegada s2006	12.10	93.90	2.56	0.74	1.82	28.46	43.05	56.44
Anegada p2006	11.60	170.10	2.13	0.59	1.44	37.55	36.81	56.71
Blanca s2006	7.80	66.40	1.67	0.73	1.42	34.15	34.61	50.00
Blanca p2006	9.70	95.00	1.91	0.46	1.05	41.15	27.02	60.64
Enmedio s2006	10.40	71.80	2.23	0.71	1.62	33.84	37.21	51.15
Enmedio p2006	13.90	136.20	2.68	0.66	1.71	32.85	41.13	57.83
Ingenieros2006	3.80	<u>16.40</u>	1.77	0.80	0.78	30.47	21.86	<u>29.59</u>
Pájaros s2006	7.90	63.50	1.66	0.75	1.42	35.41	31.78	45.62
Pájaros p2006	10.60	114.70	2.09	0.69	1.46	33.67	37.74	56.20
Sacrificios s2006	8.00	40.20	2.24	0.85	1.39	32.14	34.58	46.70
Sacrificios p2006	9.70	58.70	2.25	0.80	1.64	31.02	45.73	57.08
Santiaguillo s2006	10.40	147.60	1.97	0.72	1.62	30.96	35.01	48.85
Santiaguillo p2006	12.00	254.10	2.15	0.57	1.35	36.75	34.26	58.07
Verde s2006	10.50	130.10	2.27	0.72	1.44	34.10	39.12	55.19
Verde p2006	13.20	300.00	2.22	0.49	1.15	40.90	28.86	57.89
Anegada s2007	16.35	189.00	3.10	0.70	1.93	27.80	43.34	56.65
Anegada p2007	13.55	678.35	2.16	0.42	1.07	41.27	27.69	58.81
Blanca s2007	9.25	76.15	1.97	0.70	1.41	36.02	35.08	52.63
Blanca p2007	9.40	122.20	1.88	0.54	1.16	40.23	31.98	58.89
Enmedio s2007	10.45	71.00	2.38	0.78	1.80	28.65	43.54	54.91
Enmedio p2007	14.00	186.65	2.59	0.60	1.55	34.34	37.46	58.57
Ingenieros2007	6.33	30.07	1.60	0.77	1.29	37.93	37.18	56.20
Pájaros s2007	8.75	71.75	1.96	0.76	1.52	33.38	37.43	50.80
Pájaros p2007	10.25	280.60	1.87	0.55	1.14	40.32	31.17	57.89

Sacrificios s2007	14.20	156.30	2.76	0.77	1.97	<u>26.14</u>	42.28	53.02
Sacrificios p2007	11.60	122.05	2.30	0.70	1.58	33.45	38.89	56.75
Santiaguillo s2007	10.67	227.13	1.85	0.55	1.30	37.60	31.18	52.41
Santiaguillo p2007	13.07	431.27	2.17	0.46	1.20	39.95	30.74	59.15
Verde s2007	14.45	198.45	2.62	0.62	1.63	32.65	37.63	57.08
Verde p2007	15.55	528.90	2.56	0.40	1.10	41.50	27.03	59.91
Anegada s2008	17.20	370.50	2.85	0.60	1.68	33.06	39.39	55.51
Anegada p2008	13.10	787.00	1.93	0.44	1.05	40.83	27.38	58.54
Blanca s2008	10.70	97.00	2.15	0.64	1.50	34.97	34.40	52.10
Blanca p2008	10.80	147.90	2.04	0.43	1.04	42.69	27.12	60.58
Blanquilla s2008	13.50	148.00	2.53	0.67	1.75	31.37	39.84	53.36
Blanquilla p2008	16.90	416.50	2.70	0.44	1.21	38.41	29.10	59.46
Enmedio s2008	11.20	132.90	2.27	0.73	1.72	30.52	37.75	51.11
Enmedio p2008	15.40	212.30	2.71	0.54	1.49	35.41	35.19	58.68
Ingenieros2008	4.50	19.10	1.19	0.75	0.99	41.39	31.43	50.66
Sacrificios s2008	10.80	136.30	2.05	0.72	1.67	29.48	38.46	53.13
Sacrificios p2008	10.40	87.10	2.47	0.72	1.57	31.08	40.00	52.81
Santiaguillo s2008	9.20	114.70	1.75	0.68	1.48	33.73	30.32	45.09
Santiaguillo p2008	16.30	790.90	2.43	0.34	0.95	41.65	22.12	58.63
Verde s2008	13.00	225.00	2.26	0.57	1.45	37.26	37.08	57.79
Verde p2008	14.40	530.10	2.16	0.27	0.74	44.46	17.78	59.90
Anegada s2009	11.27	116.47	2.29	0.64	1.54	34.68	36.14	53.59
Anegada p2009	12.87	496.73	2.23	0.47	1.16	38.30	28.94	59.51
Blanca s2009	7.33	114.27	1.57	0.67	1.21	37.99	33.81	54.83
Blanca p2009	12.13	710.13	1.91	0.38	0.83	42.65	22.23	59.58
Blanquilla s2009	11.20	177.40	2.04	0.65	1.48	34.30	34.46	52.43
Blanquilla p2009	15.13	697.67	2.27	0.41	1.10	41.73	29.49	58.37
Enmedio s2009	8.73	109.47	1.90	0.71	1.51	33.39	38.02	54.11
Enmedio p2009	14.00	567.53	2.20	0.37	0.97	41.60	23.55	59.84
Ingenieros2009	6.93	65.87	1.45	0.67	1.23	37.95	29.14	47.90
Sacrificios s2009	11.33	160.47	2.12	0.70	1.60	32.43	35.61	51.77
Sacrificios p2009	11.13	162.40	2.24	0.66	1.58	33.91	40.00	57.29
Santiaguillo s2009	11.20	147.93	2.06	0.69	1.64	31.66	34.82	47.07
Santiaguillo p2009	12.27	843.20	1.72	<u>0.25</u>	<u>0.62</u>	45.35	<u>14.76</u>	59.53
Verde s2009	12.20	206.00	2.26	0.65	1.60	32.48	39.02	57.57
Verde p2009	14.33	743.67	2.13	<u>0.24</u>	0.63	45.67	<u>14.37</u>	60.18
Anegada s2010	9.73	77.80	2.14	0.71	1.57	32.81	37.91	54.19
Anegada p2010	10.27	131.87	2.04	0.49	1.13	39.67	27.67	58.63
Blanca s2010	7.67	35.60	1.89	0.70	1.38	36.26	36.17	57.35
Blanca p2010	10.67	108.73	2.16	0.48	1.13	39.92	28.04	59.91
Blanquilla s2010	7.67	50.33	1.71	0.72	1.41	36.19	35.49	53.37
Blanquilla p2010	13.47	123.13	2.61	0.59	1.53	35.97	38.32	58.64
Enmedio s2010	7.53	33.27	1.94	0.81	1.58	31.46	41.50	55.05

Enmedio p2010	13.60	130.47	2.77	0.70	1.82	29.85	42.55	57.50
Ingenieros2010	<u>3.33</u>	17.27	<u>0.89</u>	0.73	0.71	43.89	24.55	44.43
Sacrificios s2010	8.87	77.93	1.91	0.76	1.63	30.99	38.62	52.41
Sacrificios p2010	10.47	91.33	2.22	0.70	1.61	32.39	40.06	57.02
Santiaguillo s2010	10.47	112.40	2.06	0.70	1.62	32.30	36.22	50.08
Santiaguillo p2010	9.93	167.33	1.82	0.52	1.19	39.87	31.33	58.85
Verde s2010	9.33	81.73	1.94	0.63	1.38	37.01	35.98	57.37
Verde p2010	11.07	215.53	1.97	0.40	0.93	42.89	23.72	59.84
Anegada s2011	10.47	108.60	2.06	0.68	1.60	33.97	37.43	52.91
Anegada p2011	12.27	409.47	2.07	0.47	1.04	41.54	26.93	57.97
Blanca s2011	8.33	91.07	1.78	0.71	1.41	34.90	38.77	56.33
Blanca p2011	9.73	194.40	1.83	0.43	0.95	41.95	25.15	60.51
Blanquilla s2011	7.80	77.07	1.61	0.72	1.39	35.66	35.96	53.16
Blanquilla p2011	13.00	155.60	2.45	0.52	1.31	38.83	33.71	59.43
Enmedio s2011	8.80	48.40	2.03	0.72	1.53	34.38	37.18	52.46
Enmedio p2011	13.47	218.53	2.43	0.58	1.45	37.39	36.20	57.99
Ingenieros2011	6.13	97.80	1.18	0.68	1.14	39.55	33.54	56.58
Sacrificios s2011	13.47	177.40	2.43	0.74	1.87	28.29	40.76	51.44
Sacrificios p2011	14.20	139.07	2.78	0.72	1.88	28.46	42.45	55.32
Santiaguillo s2011	10.87	211.67	1.91	0.58	1.32	36.32	29.64	49.68
Santiaguillo p2011	10.87	235.07	2.11	0.52	1.06	38.67	26.96	50.58
Verde s2011	14.00	148.27	2.68	0.72	1.86	28.72	42.37	54.74
Verde p2011	12.47	272.13	2.11	0.38	0.92	43.32	22.90	60.05
Anegada s2012	14.07	233.60	2.48	0.63	1.64	33.06	36.91	53.68
Anegada p2012	13.93	652.60	2.13	0.28	0.71	44.66	16.05	57.69
Blanca s2012	9.73	108.27	2.05	0.72	1.41	32.58	36.23	52.04
Blanca p2012	11.27	424.80	2.01	0.40	0.70	44.47	18.95	52.85
Blanquilla s2012	8.80	96.73	1.80	0.66	1.31	37.57	32.64	52.96
Blanquilla p2012	12.60	366.27	2.21	0.50	1.14	40.26	30.36	59.12
Enmedio s2012	9.80	68.20	2.20	0.74	1.57	33.09	40.38	57.18
Enmedio p2012	13.47	303.53	2.36	0.50	1.29	39.54	32.84	59.38
Ingenieros2012	4.93	42.00	<u>1.03</u>	0.54	0.73	44.14	20.60	48.86
Sacrificios s2012	14.53	159.47	2.73	0.73	1.89	28.99	39.06	50.16
Sacrificios p2012	16.47	141.13	3.22	0.74	2.08	<u>25.88</u>	45.42	56.51
Santiaguillo s2012	15.20	237.20	2.69	0.61	1.64	33.14	34.33	50.18
Santiaguillo p2012	15.00	632.87	2.33	0.38	1.01	41.79	25.21	59.10
Verde s2012	14.13	146.00	2.81	0.78	1.95	26.49	43.08	52.93
Verde p2012	13.47	477.80	2.30	0.42	1.02	41.51	25.99	57.04
Anegada s2013	13.07	145.33	2.54	0.70	1.76	30.53	40.41	54.36
Anegada p2013	13.20	512.40	2.03	0.27	0.71	45.02	17.67	58.34
Blanca s2013	10.53	130.53	2.12	0.63	1.39	35.86	33.75	54.75
Blanca p2013	12.53	237.47	2.20	0.32	0.77	44.26	17.86	59.22
Blanquilla s2013	11.73	84.93	2.48	0.68	1.65	31.56	37.68	53.63

Blanquilla p2013	14.13	292.13	2.53	0.49	1.30	38.71	31.53	59.18
Enmedio s2013	9.27	40.87	2.31	0.84	1.83	27.01	45.12	55.83
Enmedio p2013	16.93	543.93	2.81	0.46	1.29	38.52	29.81	58.41
Ingenieros2013	5.80	44.67	1.54	0.76	1.05	37.59	30.40	43.38
Sacrificios s2013	11.10	89.00	2.39	0.80	1.82	27.75	41.95	52.72
Sacrificios p2013	11.20	113.00	2.43	0.61	1.44	35.58	36.01	58.30
Santiaguillo s2013	14.40	191.60	2.59	0.66	1.74	31.37	38.90	53.39
Santiaguillo p2013	14.93	670.13	2.24	0.31	0.81	44.98	21.25	59.77
Verde s2013	12.07	97.33	2.49	0.74	1.79	29.78	41.81	54.95
Verde p2013	12.93	414.53	2.22	0.42	1.03	41.66	24.45	57.39
Anegada s2014	9.80	38.60	2.54	0.81	1.82	28.79	45.22	56.32
Anegada p2014	9.20	120.90	1.93	0.42	0.93	42.15	23.49	57.86
Blanca s2014	8.00	103.40	1.73	0.60	1.18	38.03	31.32	56.87
Blanca p2014	5.80	20.10	1.64	0.79	1.35	34.75	39.89	58.36
Blanquilla s2014	8.10	58.50	2.05	0.75	1.51	33.32	37.42	53.21
Blanquilla p2014	10.10	102.40	2.32	0.59	1.35	36.32	34.87	58.11
Enmedio s2014	7.80	20.60	2.32	0.85	1.66	28.85	47.92	60.43
Enmedio p2014	13.60	105.10	2.80	0.58	1.50	35.55	33.93	57.34
Ingenieros2014	<u>1.80</u>	<u>2.60</u>	1.12	0.92	<u>0.56</u>	44.40	33.60	<u>42.00</u>
Sacrificios s2014	8.60	51.70	1.91	0.75	1.47	33.53	36.42	54.84
Sacrificios p2014	7.70	39.80	2.05	0.76	1.49	32.51	41.17	57.65
Santiaguillo s2014	10.80	199.50	1.89	0.63	1.48	35.01	34.37	52.21
Santiaguillo p2014	10.50	163.70	1.87	0.40	0.89	43.71	22.23	58.31
Verde s2014	9.20	57.30	2.14	0.70	1.54	33.92	38.05	53.73
Verde p2014	8.70	53.90	2.13	0.71	1.51	34.01	39.28	57.76

Con los datos de los índices de la tabla 3 se construyó una matriz de similitud para realizar un análisis MDS. Se obtuvo la figura 29, donde se nota una separación entre la zona somera de la profunda, con algunos arrecifes que no hacen tal distinción. Se realizó la gráfica del MDS y se marcaron los puntos utilizando como factor los arrecifes y años sin embargo no se observó un patrón claro.

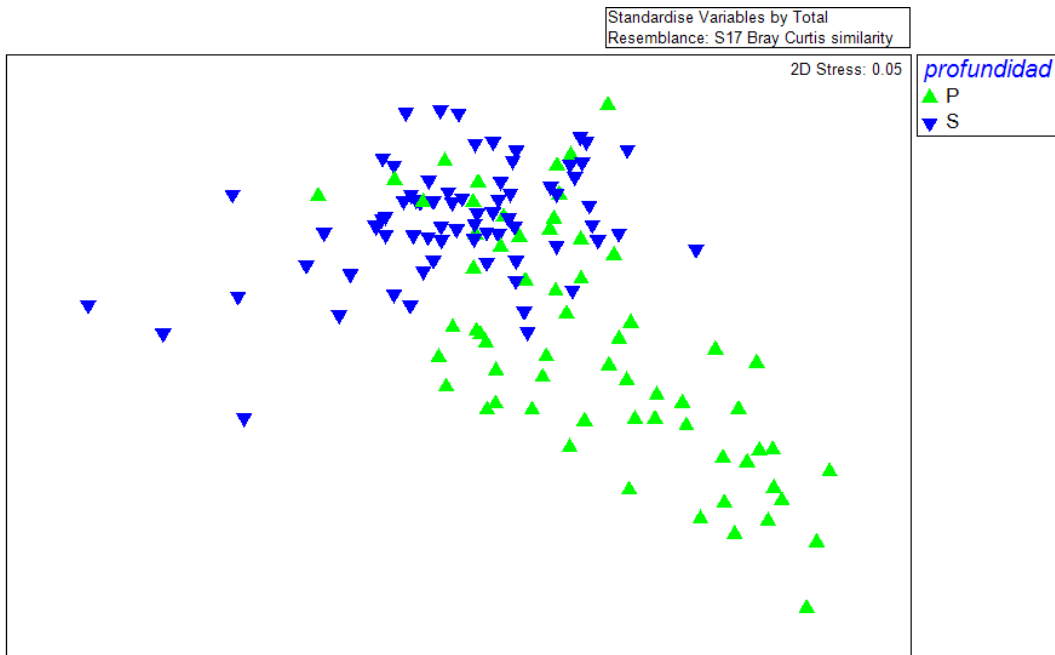


Figura 29. Similitud entre los arrecifes tomándo los índices de los peces de la tabla 3 como variables.

Los datos de riqueza y cobertura (%) de corales, así como de los índices ecológicos calculados con todos los componentes bentónicos, se muestran en la tabla 4. Puede verse que Verde y Blanquilla son los arrecifes con la mayor cobertura, en tanto Verde y Blanca son los que presentaron la mayor riqueza de corales.

Tabla 4. Valores promedio de riqueza de corales (S), cobertura coralina (CC%), índice de riqueza de Margalef (d), índice de equidad (J'), de diversidad (H') y de dominancia de McNaughton (D). Los promedios se calcularon para cada arrecife, profundidad y año. La "S" o "P" delante del año indica "somero" o "profundo". En **negritas** se muestran los dos valores más altos y subrayados se muestran los valores más bajos de cada índice.

Clave	S	(CC%)	d	J'	H'	D
AnegadaP2006	3.80	29.00	1.70	0.71	1.62	32.55
Anegadas2006	1.20	5.30	1.66	0.74	1.68	30.60
BlancaP2006	3.80	25.00	1.47	0.60	1.29	37.20
Blancas2006	2.60	25.10	1.74	0.76	1.76	28.10
EnmedioP2006	2.40	11.80	1.28	0.75	1.52	34.40
Enmedios2006	0.40	2.50	1.70	0.79	1.77	28.40
IngenieroS2006	0.20	1.40	1.21	0.70	1.40	36.10
PájarosP2006	1.60	18.00	1.85	0.73	1.74	31.20
PájarosS2006	1.00	6.20	1.32	0.67	1.38	37.10
SacrificiosP2006	2.20	16.90	1.36	0.63	1.31	37.20
SacrificiosS2006	2.60	11.50	1.85	0.75	1.79	26.40
SantiaguilloP2006	4.00	47.10	1.85	0.75	1.78	29.65

Santiaguillos2006	2.40	24.10	2.11	0.77	1.92	26.20
VerdeP2006	5.80	43.90	2.30	0.81	2.09	23.90
Verdes2006	5.00	28.60	2.42	0.72	1.88	27.80
AnegadaP2008	2.80	9.80	1.69	0.55	1.25	39.08
Anegadas2008	2.00	2.93	1.59	0.64	1.43	36.32
BlancaP2008	2.60	11.75	1.61	0.64	1.43	37.31
BlancaS2008	4.20	21.39	2.22	0.73	1.86	28.00
BlanquillaP2008	5.40	50.96	2.06	0.69	1.69	31.31
BlanquillaS2008	3.20	6.20	2.42	0.66	1.72	31.82
EnmedioP2008	1.60	2.90	1.29	0.47	1.00	40.42
Enmedios2008	1.20	1.68	2.22	0.72	1.83	27.45
Ingenieros2008	0.40	0.45	2.28	0.71	1.80	30.78
SacrificiosP2008	1.60	4.59	<u>1.02</u>	<u>0.31</u>	<u>0.60</u>	46.00
SacrificiosS2008	2.20	9.60	2.15	0.76	1.92	25.81
SantiaguilloP2008	3.80	30.31	2.65	0.73	1.96	27.37
Santiaguillos2008	1.80	11.96	1.56	0.65	1.44	36.10
VerdeP2008	6.80	45.00	2.87	0.73	2.01	28.23
VerdeS2008	4.60	14.85	3.00	0.76	2.14	23.47
AnegadaP2009	2.40	3.60	1.55	0.65	1.45	35.80
Anegadas2009	1.00	1.00	1.59	0.60	1.32	39.55
BlancaP2009	5.60	15.10	2.49	0.62	1.63	35.15
BlancaS2009	3.40	16.60	2.57	0.73	1.95	25.45
BlanquillaP2009	5.00	24.90	3.06	0.80	2.28	19.75
BlanquillaS2009	3.80	6.90	3.02	0.73	2.07	25.30
EnmedioP2009	2.20	7.50	2.04	0.59	1.45	35.90
Enmedios2009	0.20	0.30	1.59	0.65	1.47	33.70
IngenieroS2009	0.20	0.30	1.59	0.65	1.47	33.70
SacrificiosP2009	2.40	8.30	2.04	0.69	1.67	31.70
SacrificiosS2009	3.20	6.20	2.83	0.77	2.12	25.00
SantiaguilloP2009	5.40	25.35	3.03	0.81	2.28	<u>19.70</u>
Santiaguillos2009	4.60	17.70	2.72	0.69	1.89	29.15
VerdeP2009	6.80	40.60	3.13	0.78	2.23	23.35
VerdeS2009	5.00	24.30	2.76	0.75	2.05	25.65
AnegadaP2010	3.00	13.13	1.67	0.71	1.61	34.14
Anegadas2010	2.60	9.27	1.56	0.64	1.41	37.49
BlancaP2010	3.60	23.51	1.86	0.63	1.48	35.48
BlancaS2010	2.00	20.00	2.12	0.80	1.99	23.74
BlanquillaP2010	4.40	44.23	2.24	0.73	1.85	29.50
BlanquillaS2010	2.00	13.00	2.11	0.75	1.86	27.30
EnmedioP2010	4.00	12.63	2.46	0.64	1.69	32.49
Enmedios2010	1.20	3.30	2.15	0.76	1.92	27.35
IngenieroS2010	<u>0.00</u>	<u>0.00</u>	1.28	0.60	1.24	38.95
SacrificiosP2010	1.80	20.81	1.74	0.70	1.61	34.48

SacrificiosS2010	2.20	13.50	2.42	0.81	2.11	24.20
SantiaguilloP2010	4.40	42.58	2.43	0.76	2.00	24.99
Santiaguillos2010	3.20	17.30	2.11	0.66	1.66	33.05
VerdeP2010	7.80	50.82	3.18	0.77	2.22	24.12
VerdeS2010	4.00	23.02	2.59	0.77	2.05	25.27
AnegadaP2011	4.00	6.50	2.60	0.61	1.64	33.45
Anegadas2011	2.20	6.50	1.74	0.56	1.30	38.00
BlancaP2011	7.40	17.40	3.36	0.55	1.62	34.20
BlancaS2011	5.40	18.60	4.08	0.68	2.13	25.55
BlanquillaP2011	4.80	55.40	2.23	0.79	2.01	24.55
BlanquillaS2011	2.20	6.20	2.00	0.63	1.54	34.25
EnmedioP2011	2.80	10.40	2.45	0.81	2.12	22.35
Enmedios2011	<u>0.20</u>	<u>0.10</u>	1.93	0.70	1.70	31.00
IngenieroS2011	0.80	0.50	2.23	0.69	1.77	28.05
SacrificiosP2011	3.60	12.72	2.19	0.71	1.78	29.81
SacrificiosS2011	2.20	14.56	1.59	0.65	1.44	35.63
SantiaguilloP2011	2.20	33.73	<u>1.12</u>	0.66	1.19	40.46
Santiaguillos2011	2.60	11.01	1.47	0.53	1.11	41.94
VerdeP2011	7.00	53.00	2.83	0.78	2.15	22.65
VerdeS2011	3.80	14.80	3.02	0.79	2.23	22.15
AnegadaP2012	3.00	8.40	1.81	0.61	1.45	36.05
Anegadas2012	3.40	6.49	1.37	0.55	1.11	44.07
BlancaP2012	6.00	18.40	2.60	0.52	1.41	37.55
BlancaS2012	3.40	29.19	2.68	0.74	2.03	23.21
BlanquillaP2012	4.60	45.25	2.57	0.77	2.05	25.75
BlanquillaS2012	1.20	1.75	2.24	0.71	1.80	28.29
EnmedioP2012	4.00	13.30	2.85	0.71	1.96	28.33
Enmedios2012	1.40	3.61	2.42	0.75	1.95	26.88
IngenieroS2012	0.60	1.10	2.42	0.76	1.98	26.55
SacrificiosP2012	2.80	12.87	2.22	0.66	1.68	32.28
SacrificiosS2012	2.80	13.60	3.10	0.76	2.18	24.30
SantiaguilloP2012	4.40	41.40	2.04	0.72	1.75	30.60
Santiaguillos2012	3.60	13.84	1.96	0.66	1.58	33.79
VerdeP2012	5.80	48.15	2.72	0.76	2.08	25.83
VerdeS2012	4.00	22.82	2.96	0.79	2.21	22.10
AnegadaP2013	3.80	14.70	1.74	0.70	1.60	30.60
Anegadas2013	2.40	4.20	1.89	<u>0.40</u>	<u>0.97</u>	42.55
BlancaP2013	5.00	24.70	2.27	0.59	1.52	35.90
BlancaS2013	4.40	42.30	2.11	0.64	1.61	32.60
BlanquillaP2013	5.60	52.10	2.34	0.71	1.85	28.85
BlanquillaS2013	1.60	2.60	1.96	0.65	1.58	32.45
EnmedioP2013	4.80	18.30	3.10	0.74	2.11	25.45
Enmedios2013	1.20	2.50	2.45	0.70	1.83	29.95

IngenieroS2013	0.40	0.20	1.93	0.66	1.60	31.90
SacrificiosP2013	2.40	19.40	1.74	0.69	1.59	32.55
SacrificiosS2013	3.60	12.44	2.15	0.62	1.54	33.87
SantiaguilloP2013	5.20	49.50	2.38	0.78	2.02	24.25
Santiaguillos2013	5.80	40.10	2.68	0.74	2.01	26.10
VerdeP2013	6.20	58.56	2.76	0.85	2.32	<u>18.72</u>
VerdeS2013	5.20	32.40	2.83	0.77	2.11	24.45

Con los datos de la tabla 4 se construyó una matriz de similitud usando el índice de Bray-Curtis, previa estandarización de los datos. Con esa matriz se construyó un diagrama MDS en el que puede notarse que la diferencia por profundidad es menos evidente que en los peces.

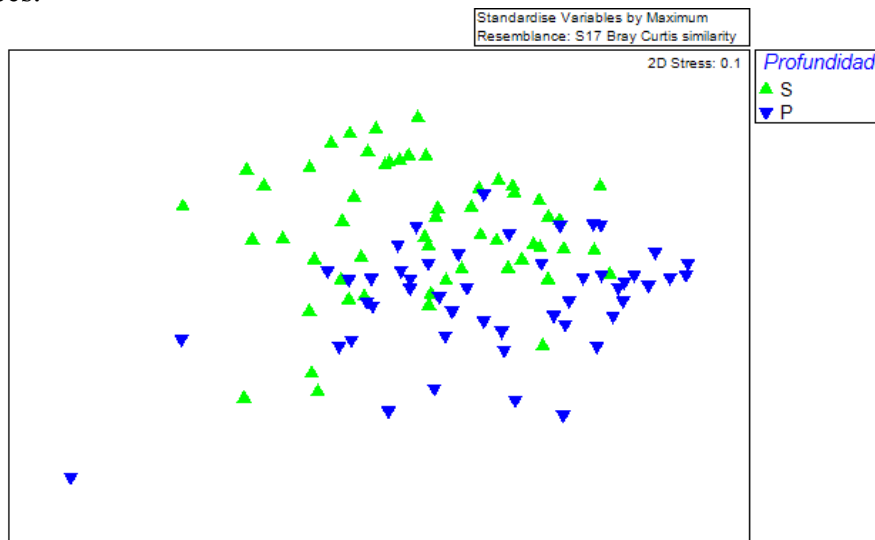


Figura 30. Similitud entre los arrecifes tomándo los índices de los corales y cobertura bentónica de la tabla 3 como variables.

En el anexo 1 se incluye el modelo de balance de masas. Actualmente esté en revisión para ser publicado. En resumen, el enfoque del modelo fue sobre el efecto de la pesca y el funcionamiento de las comunidades en conjunto, con sus relaciones interespecíficas, ya que se sabe que la pesca en los sistemas de arrecifes de coral no sólo afectan a las especies objetivo, sino también muchas otras especies; por lo tanto, debe utilizarse un enfoque ecosistémico para una gestión adecuada. Este enfoque permite el análisis de las pesquerías y su funcionalidad ecológica. Se construyó un modelo de balance de masas utilizando el programa Ecopath with Ecosim y empleando una alta proporción de los datos de campo originales obtenidos del proyecto entre 2008 y 2010. Además, los resultados de este proyecto se sumaron con los de otros para tener un enfoque más global. Entre ellos destaca el financiado por FOMIX-Veracruz “Fuentes orgánicas de carbono y nitrógeno y su función sobre el ecosistema del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano” con número de registro 37567. Los niveles tróficos estimados (TL) se calibraron usando análisis de isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$). Los intervalos de confianza para cada dato de entrada se calcularon utilizando una medida de la variabilidad con base en el Índice de Pedigrí, que fue uno los más altos entre este tipo de modelos ($p = 0.7$). Se realizó una rutina de

remuestreo cambiando los parámetros de entrada del modelo para elegir aquellos que mostraran la menor suma de residuos al cuadrado para construir el modelo final. Como resultado se obtuvo uno de los modelos más compartimentados construido hasta la fecha; contiene 71 grupos funcionales (más de 143 especies y otros taxones) y siete tipos de artes de pesca. Ahora sabemos que el ecosistema tiene un nivel trófico promedio de 2.17, mientras que las pesquerías tienen un nivel promedio de 3.45, es decir, se tiene una preferencia por especies de niveles tróficos altos. Se identificaron las especies clave usando un nuevo índice; un productor primario y cuatro consumidores de niveles tróficos altos ($TL > 3.4$) fueron identificados como grupos clave, es decir, que tienen un alto impacto en el sistema. Las artes de pesca que captura los niveles tróficos superiores tuvieron mayores efectos sobre el ecosistema, lo que indica el control de arriba hacia abajo del sistema. El uso de diferentes artes de pesca mostró diferentes efectos tanto en la biomasa de los ecosistemas y el nivel trófico. Se evaluó la estabilidad del ecosistema en diferentes escenarios de pesca. Se observó que un incremento en el uso de atarrayas y líneas verticales no produce cambios significativos; en contraste, las redes de enmalle y palangres producen los cambios más rápidos de la estructura de la comunidad, así como de los cambios más grandes en la biomasa. Las grandes meros, barracudas y tiburones fueron los grupos con la respuesta más fuerte a los cambios en la presión de pesca; el primero también fueron identificados como especie clave. Se sugiere un cambio en la presión de la pesca para proteger especies de longevas y de crecimiento lento.

CONCLUSIONES DEL PROYECTO

Después de más de ocho años de monitoreo continuo en puntos fijos tenemos una buena base para poder conocer la condición de los arrecifes estudiados. Este estudio es hasta ahora, el más completo y sistemático realizado en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), con registros geoposicionados de corales, peces y equinodermos; estos dos últimos grupos poco estudiados en la zona. Uno de los resultados más notables hallado durante el desarrollo del proyecto fue la buena condición en que se encuentran algunos arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), a pesar de haber identificado una gran cantidad de presiones ambientales (alta sedimentación, crecimiento de esponjas, crecimiento de algas) y humanas (pesca, contaminación, navegación, turismo); así como un bajo nivel de protección por parte de las autoridades responsables (durante los ocho años del proyecto vimos a los guardaparque en menos del 3% de nuestras salidas y observamos embarcaciones ancladas en los arrecifes o en la laguna arrecifal). Existen trabajos como el de Jones et al. (2008) quienes analizaron un periodo de tiempo mayor al del presente proyecto, comparando trabajos de distintos autores y encontraron una disminución casi constante de la cobertura coralina en un periodo de 35 años; sin embargo durante el desarrollo de este proyecto no pudimos identificar esas pérdidas de cobertura.

Nuestros resultados de cobertura coralina coinciden con el de otros trabajos realizados a la par, como el proyecto “Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa” realizado por Horta-Puga y Tello-Mussi (2009). Este proyecto se realizó de manera independiente y con metodologías distintas, lo cual le da robustez a los resultados obtenidos.

En estos ocho años de monitoreo se observaron patrones espaciales y temporales claros para pocos grupos. Ingeniero fue el único arrecife costero estudiado y fue distinto en todos los aspectos a los arrecifes de plataforma, lo cual no significa que se encuentre en un estado de salud malo sino que refleja su condición de arrecife costero ya que los demás arrecifes

costeros del SAV presentan condiciones similares e incluso arrecifes costeros del sur de Veracruz, alejados de centros urbanos, también presentan condiciones similares. Las enfermedades mostraron un aumento continuo lo cual es un signo negativo sobre la salud de los arrecifes; en contraste, no existió ningún indicio de cambios temporales positivos. Esto puede ser un síntoma temprano de deterioro y pérdida de cobertura, por lo que las dependencias encargadas de la protección deberán redoblar sus esfuerzos de vigilancia, protección y medidas de mitigación, en virtud del crecimiento urbano, del aumento de las obras costeras asociadas a la construcción del puerto y del cambio climático global. Finalmente, es deseable que se continúe con el monitoreo de los puntos cubiertos en este estudio, ya que se realizó un trabajo arduo por un largo tiempo y los resultados sin duda serán de utilidad para que los encargados del manejo puedan determinar las medidas a tomar.

Bibliografía.

- AGRRA, 2005. Atlantic and Gulf Rapid Assessment (AGRRA). The AGRRA Protocol. <http://www.agrra.org>
- Almada-Villela P.C., Sale P.F., Gold-Bouchot G., Kjerfve B. 2003. Manual of methods for the Mesoamerican barrier reef system synoptic monitoring program. Mesoamerican barrier reef system project. Belize. 146 pp. <http://www.mbrs.org.bz>
- APIVER. 2011. Puerto de Veracruz: Datos estadísticos del movimiento de carga y buques. Acumulado enero-diciembre 2011 y comparativos. <http://www.puerto-de-veracruz.com.mx/apiver/archivos/Resumen/2011/Estadistica-APIVER-DIC-2011.pdf>. Consultado Diciembre 5, 2012.
- Arceo P., Pérez-España H., Bello-Pineda J., Granados-Barba A., Salas-Monreal D., Ortiz-Lozano L.D., 2010. Economic evaluation of fisheries and tourist services of the Veracruz Reef System National Park, Mexico: a spatial approach. Proceedings of the Fifteenth Biennial Conference of the International Institute of Fisheries Economics & Trade. Montpellier, France, July 13-15, 2010, Pp. 1-10.
- Arenas-Fuentes V. Vargas-Hernández J.M. 2004. Caracterización macrobéntica arrecifal. Reporte de investigación. Centro de Ecología y Pesquerías. Boca del Río, Veracruz. 308 pp.
- Aronson R.B., Swanson D.W. 1997. Video surveys of coral reefs. Uni and multivariate applications. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp 2:1441-1446.
- Barajas-Piña J.J. 2009. Estructura comunitaria de componentes arrecifales en dos parques nacionales y su uso como indicador en cuestiones de manejo y conservación. M. Sc. Thesis. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bortone S.A., Martín T., Bundrick C.M. 1991. Visual census of reef fish assemblages: a comparison of slate, audio, and video recording devices. Northeast Gulf Science. 12(1):17-23.
- CARICOMP, 2001. Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. University of the West Indies and University of South Florida. 93 pp. http://www.cdc.org.jm/caricomp_manual_2001.pdf

- Carreón-Palau L. Parrish C.C., DelÁngel-Rodríguez J.A., Pérez-España H., Aguiñiga-García S. 2013. Revealing organic carbon sources fueling a coral reef food web in the Gulf of Mexico using stable isotopes and fatty acids. *Limnology and Oceanography*, 58(2): 593–612.
- CNA, 2011. Atlas del Agua en México 2011. Comisión Nacional del Agua, Gobierno Federal. México, D.F. 133 pp. (disponible en <http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Publicaciones/Publicaciones/SGP-18-11.pdf>). Consultado 30 agosto 2012.
- CONANP, 2005. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. <http://www.conanp.gob.mx/sig/decretos/parques/sav.pdf>
- Del León-González, J.A. Informe final del Proyecto S035 Poliquetos litorales de la región norte y centro del estado de Veracruz. Informe Técnico UANL-CONABIO, 11 pp (disponible en <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfS035.pdf>).
- Del Moral-Flores L. F., Tello-Musi J.L., Reyes-Bonilla H., Pérez-España H., Martínez-Pérez J.A, Horta-Puga G., Velasco-Mendoza L.A., Castillo-C Lista sistemática y afinidades zoogeográficas de la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:825-846.
- Diario Oficial de la Federación. 1992. Tomo CDLXVII. No. 17. México, D. F., Martes 25 de Agosto de 1992. pp. 4-13.
- Diario Oficial de la Federación. 2012. Tomo DCCX, No. 21, tercera sección. México, D. F., jueves 29 de noviembre de 2012. pp. 1-13.
- Elorduy-Garay J. Jiménez-Gutiérrez S. 2000. Metodologías para el estudio de los peces de arrecife. 72-82, En: Aburto-Oropeza, O. y C. Sánchez-Ortiz. Recursos arrecifales del Golfo de California. Estrategias de manejo para las especies marinas de ornato. Universidad Autónoma de Baja California Sur y Brich Aquarium at SCRIPPS. 1a edición, México. 139 p.
- Galicia-García C., Robinson N. M., Okolodkov Y. 2013. New records of red algae (Rhodophyta) for Cabezo Reef, National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of Mexico. *Acta Botánica Mexicana*. 102:39-76.
- Gómez P. 2007. Inventario de las esponjas del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, con nuevos registros de especies(Porifera: Demospongiae). En: Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L.G, Vargas-Hernández, J.M. (Eds). *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. pp 51-72.
- Hall S.J., Greenstreet S. P. 1998. Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in marine fish communities. *Marine Ecology progress Series* 166:227-229.
- Hayasaka-Ramírez S. 2011. Indicadores de presión antropogénica asociado a encallamiento de embarcaciones en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana. 88 pp.
- Horta-Puga G., Vargas-Hernández J.M., Carricart-Ganivet J.P. 2007. Reef Corals. In J.W. Tunnell and E. Chávez (Eds). *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico*. Texas A&M University. pp 95-101.
- Humann P., Deloach N. 2002. Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications. Singapore. 481 pp.

- INEGI, 2005. Censo General de Población y Vivienda 2000.
http://www.inegi.gob.mx/est/librerias/tabulados.asp?tabulado=tab_po04b&c=708&e=30
- Jiménez-Badillo M.L., Castro-Gaspar L. G. 2007. Pesca artesanal en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. En: Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L.G, Vargas-Hernández, J.M. (Eds). Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. pp 221-240.
- Jiménez-Hernández M.A., Granados-Barba A., Ortiz-Lozano L.D. 2007. Análisis de la información científica en el Sistema Arrecifal Veracruzano. En: Granados-Barba, A., Abarca-Arenas, L.G, Vargas-Hernández, J.M. (Eds). Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. pp 1-16.
- Jones J., Withers K., Tunnell J.W. Jr. 2008. Comparison of Benthic Communities on Six Coral Reefs in the Veracruz Reef System (Mexico). Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium. Ft. Lauderdale, Florida, 757-760 pp.
- Lara M., Padilla C., García C., Espejel J.J. 1992. Coral Reef of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam. 535-544 pp.
- Loya Y. 1978. Plotless and transect methods. In Stoddart & R.E. Hohannes, (Eds.), Coral Reefs: research methods. UNESCO Monographs on oceanographic Methodology. 5:197-218.
- Magurran A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell. United Kingdom. 256 pp.
- Munro J. L. Pauly D. 1983. A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. ICLARM Fishbyte 1(1):5-6.
- Pérez España H., Galván Magaña F., Abitia Cárdenas L.A. 1996. Temporal and spatial variations in the structure of the rocky reef fish community of the Southwest Gulf of California, Mexico. Ciencias Marinas, 22(3): 273-294.
- Pérez-España H., Jiménez-Badillo M. L., Vargas-Hernández J. M. 2005. Especies de peces de arrecife capturadas por la pesca artesanal en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. 1er Simposio Internacional sobre Ciencias Pesqueras en México. La Paz, Baja California Sur. 2 al 4 de mayo.
- Robinson N.M., Galicia-García C., Okoldkov Y. 2012. New Records of Green (Chlorophyta) and brown algae (Phaeophyceae) for Cabezo Reef, National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of Mexico. Acta Botánica Mexicana, 101: 11-48.
- Salas-Perez J.J., Granados-Barba A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera*, 21(3): 281-301.
- Sánchez Wall M.I. 1992. Comunidad de poliquetos asociada al substrato duro en el arrecife de Isla de Enmedio, Mpio. de Antón Lizardo, Ver. México. Tesis profesional, Universidad Veracruzana, Xalapa-Enríquez. Ver.
- Storlazzi C.D., Field M.E., Bothner M.H. 2010. The use (and misuse) of sediment traps in coral reef environments: theory, observations, and suggested protocols. *Coral Reefs* 30: 23-38.

- Sumaila U.R., Guenette S., Alder J., Chuenpagdee R. 2000. Addressing ecosystem effects of fishing using marine protected areas. – *ICES Journal of Marine Science*, 57: 752–760.
- Thompson A.A. Mapstone B. D. 1997. Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 154:53-63.
- Tunnell W. Jr. 1988. Regional comparison of Southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*. Australia, Vol 3. 303-308 pp.
- Vargas-Hernández J.M. 2004. CoArrCP. (Coberturas Arrecifales por Conteo de Puntos). Versión 1.1. Manual del Usuario. 39pp. Disponible en <http://www.somac.org.mx/>
- Veron J. 2000. *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Science, Melbourne, Australia. 463 pp.
- Warwick R. M. y K. R. Clarke. 1995. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*. 129: 301-305.
- Warwick R.M. Clarke K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of applied ecology*, 35, 641-662.
- Zavala-Hidalgo J., Morey S. L. O’Brien J.J. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108: 1-19.

Anexo 1

Modelo de balance de masas. Formato de publicación.

El modelo incluye mas de 143 especies agrupadas en 71 grupos funcionales. Se incluyen también siete artes de pesca. Se identificaron las especies clave al realizar simulaciones, midiendo el impacto al modificar cada uno de los grupos que conforman el sistema y posteriormente midiendo el efecto en el resto de los componentes. Un productor primario y cuatro consumidores con niveles tróficos >3.4 fueron identificados como especies clave. Se encontró que los artes de pesca que capturan niveles tróficos mas elevados son los que tienen mayor efecto en el sistema. Estas artes incluyen las redes agalleras y las lineas con muchos anzuelos como palangres y rosarios. Se sugiere redirigir la pesca reduciendo el esfuerzo sobre las especies grandes, longevas y de lento crecimiento.

1 **ASSESSMENT OF MULTISPECIFIC FISHERIES IN A CORAL-REEF AREA USING A**
2 **MASS-BALANCE ISOTOPE-CALIBRATED MODEL**

3
4 Horacio Pérez-España^{a, h*}, Yuri B. Okolodkov^a, José Ake-Castillo^a, Alejandro Granados-Barba^a,
5 Lourdes Jiménez-Badillo^a, Sergio Aguiñiga-García^b, Laura Carreón-Palau^{c, g}, Jorge Del Angel-
6 Rodríguez^{c, g}, Sara M. Melo-Merino^a, Jacobo Santander-Monsalvo^a, Citlalli Galicia-García^d,
7 Alejandro Morales-García^d, Felipe J. Cruz-López^e, Margarita Hermoso-Salazar^f, Enrique Nuñez-
8 Lara^h, Enriqueta Velarde^a, Eduardo Morteo^a

9
10 ^a Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana. Calle Hidalgo No. 617,
11 Col. Río Jamapa, 94293, Boca del Río, Veracruz, México.

12 ^b Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, 23000
13 Baja California Sur, México.

14 ^c Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, 23090 Baja California Sur, México.

15 ^d Instituto Tecnológico de Boca del Río. Km 12 Carretera Veracruz-Córdoba. Boca del Río,
16 Veracruz, México.

17 ^e Centro de Estudios Superiores de Iztacala, UNAM. Av. de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala
18 Tlalnepantla, Edo. de México, México.

19 ^f Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Circuito Exterior s/n, Ciudad
20 Universitaria, Del. Coyoacán, 04510, Distrito Federal, México.

21 ^g Department of Ocean Sciences, Memorial University of Newfoundland. St. John's, NL A1C
22 5S7, Canada.

23 ^h Centro de Investigación de Ciencias Ambientales, Universidad Autónoma del Carmen. Av.
24 Laguna de Términos s/n. Col. Renovación 2da Sección, 24155. Cd. del Carmen, Campeche,

1 México.

2
3 *Corresponding author at: Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad
4 Veracruzana. Col. Río Jamapa, 94293, Boca del Río, Veracruz, México. Tel./fax: +52 229 956 70
5 70 / 956 72 27.

6 *E-mail address:* hperez@uv.mx (H. Pérez-España).

7
8 **ABSTRACT**

9 Fisheries in coral reef systems affect not only the target species but also many other species; thus,
10 an ecosystem approach should be used for proper management. This approach enables the
11 analysis of fisheries and their ecological functionality. A trophic mass-balance model was
12 constructed using a high proportion of original field data obtained from the National Park
13 Veracruz Reef System in the southwestern Gulf of Mexico from 2008 to 2010. The model was
14 calibrated using a stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$) analysis to estimate the trophic levels (TL). Uncertainty
15 was assessed by evaluating the origin of the data and looking for the least sum of square
16 residuals. This model is the most compartmented Ecopath model built to date; it contains 71
17 functional groups (more than 143 species and other taxa) and seven types of fishing gear. The
18 ecosystem has an average trophic level of 2.17, while the fisheries have an average level of 3.45.
19 Keystone species were identified using a new keystone index. One primary producer and
20 four consumers (TL>3.4) were identified as groups with high impacts on the system. The fishing
21 gears that captures higher trophic levels had greatest effects on the ecosystem, indicating top-
22 down control of the system. Use of different fishing gears showed different effects on both
23 ecosystem biomass and trophic level. The stability of the ecosystem under different fishing
24 scenarios was evaluated. Increase in the use of cast nets and vertical lines does not produce

1 significant changes; in contrast, gillnets and longlines produced the fastest changes in the
2 community structure, as well as larger changes in biomass. Large groupers, barracuda and sharks
3 were the groups with the strongest response to changes in fishing pressure; the former were also
4 identified as keystone species. A change in the fishing pressure, adjusting to this long-lived,
5 slow-growing and large species, is suggested.

6
7 **Keywords:** Coral reefs; Ecopath with Ecosim; Fishery effects; Gulf of Mexico; Trophic level;
8 Isotope analysis.

9 10 **1. Introduction**

11 Coral reefs are globally threatened by both local and worldwide conditions (Hughes et al.,
12 2003). This situation is critical because of the goods and services that these ecosystems bring to
13 tropical and subtropical nations (e.g., Costanza et al., 1997; Moberg and Folke, 1999). These
14 habitats contain key species, the importance of which is commonly underestimated until the
15 effects of their decline become catastrophic (Bradbury and Seymour, 2009). For instance, tourism
16 in the Caribbean Sea generated profits of over US \$ 8 900 000 000 in 1990 (Dixon et al., 1993);
17 and the importance of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) was noted until its
18 populations were depleted and its function as an algal grazer was not fulfilled, making the
19 settlement of coral recruits difficult (Hughes, 1994).

20 Because fishing activities rarely have consequences only for the target species, an ecosystem
21 approach has been used in recent fishery studies to consider interspecific relationships (e.g.,
22 Pauly et al., 2002). There is a global trend toward ecosystem-based management of marine
23 resources (e.g., Christensen et al., 2009), and this is in line with international agreements and the
24 policies of the United Nations Food and Agriculture Organization through the Code of Conduct

1 for Responsible Fisheries (FAO, 2008). Ecosystem modeling plays an important role not only in
2 ecosystem-based fisheries but also in the analysis of ecological questions. Different studies have
3 been carried out using ecosystem-based models looking at the effects of fisheries on the
4 ecosystem (e.g., Gassalla and Rossi-Wongtschowski, 2004; Díaz-Uribe et al., 2007) and to test
5 ecological theory questions (e.g., May, 1973; Pérez-España and Arreguín-Sánchez, 2001). It is
6 important to note that, according to Pinnegar et al. (2005), the aggregation level into functional
7 groups greatly affected the system properties and influenced the dynamics of stability.

8 In the present study, we used a mass-balance model approach to measure the response of the
9 ecosystem to different fishery scenarios. To calibrate the model, trophic level (TL) techniques
10 involving stable isotope analyses were combined with traditional gut content analysis. To avoid
11 the effects of aggregation, the largest model was built after performing extensive field and
12 bibliographic research. Finally, stability attributes (resistance and magnitude of change) were
13 measured to determine the response of ecosystem to fishery scenarios, and a keystone index was
14 proposed to identify the functional groups that have a major impact on the other groups in the
15 ecosystem.

16 **2. Material and Methods**

17 *2.1. Study area*

18 The Veracruz Reef System (VRS) is the biggest group of coral reefs in the southwestern Gulf
19 of Mexico (Tunnell, 2007), with a reef surface of 60 km² (Lara et al., 1992; Fig. 1). This region
20 was declared a marine protected area (MPA) in the category of National Park in 1992 (DOF,
21 1992). The VRS is located in front of one of the largest ports of Mexico and harbored 1 850 ships
22 during 2011 (APIVER, 2011). There are growing diving and tourism industries there, with
23 approximately 15 000 diving trips year⁻¹ as well as 100 000 snorkeling and beach trips year⁻¹
24

1 (Arceo et al., 2010). The reef system is located on a terrigenous platform receiving an effluent of
2 $2.652 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ year}^{-1}$ directly from the Jamapa River and $44.662 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ year}^{-1}$ indirectly from the
3 Papaloapan River, the eighth and the second largest Mexican rivers flowing into the Gulf of
4 Mexico, respectively (CNA, 2011). Sedimentation rates as high as $2 \text{ kg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ have been
5 recorded in the reef area (Pérez-España et al., 2012). In addition to these stressors, the VRS is
6 under pressure from an artisanal fishery that extracts more than 2 tons of fish day^{-1} with 14
7 different types of fishing gear (Jiménez-Badillo and Castro-Gaspar, 2007). Nonetheless, the reefs
8 are in apparently good condition compared to Caribbean reefs (Barajas-Piña, 2009), although
9 coral coverage in VRS has been reduced from 40-50% in the 1960s to 17% or even less in the
10 2000s (Horta-Puga, 2003; Jones et al., 2008).

11 12 *2.2. Model construction*

13 Sampling for the construction of the trophic mass-balance model occurred from 2008 to
14 2010. Species were gathered in functional groups, that is, groups of species sharing similar size,
15 growth and mortality rates as well as similar diet composition. Species composition and biomass
16 of each functional group were determined in different ways. (1) Phytoplankton and zooplankton
17 were estimated from 12 monthly surveys carried out at nine oceanographic stations across the
18 VRS; both vertical hauls and horizontal surface tows were performed with a $120\text{-}\mu\text{m}$ mesh net for
19 zooplankton and horizontal surface trawling for 5 min with a $30\text{-}\mu\text{m}$ mesh net for phytoplankton.
20 The wet biomass of plankton was weighed, and the major taxonomic groups were determined
21 using a compound and a low-magnification stereomicroscope. (2) Macroalgal biomass was
22 estimated from 180 random $25 \times 25 \text{ cm}$ quadrats on six evenly distributed reefs in two contrasting
23 seasons (Fig. 1); all algae from each quadrat were removed and transported in plastic bags to the
24 laboratory where the wet weight was determined. (3) Seagrass biomass and production rate were

1 obtained from Ramírez-García et al. (2007). (4) The relative abundance of corals and sponges
2 were estimated from photo-transects on eight evenly distributed reefs at 3 and 15 m depths (Fig.
3 1). Photographs were analyzed using CoArrCP software (Vargas-Hernández, 2004) generating 10
4 randomly distributed points in each picture that were identified and counted. A total of 1700
5 images were analyzed. (5) Polychaetes, crustaceans, bivalves and gastropods were identified by
6 experts in taxonomy in the VRS. (6) Opisthobranch biomass was estimated based on Ortigosa-
7 Gutiérrez (2005). (7) Echinoderm biomass was estimated based on visual censuses on 10-m²
8 transects with five replicates at each depth (3 and 15 m) on the same eight reefs (Fig. 1); the
9 procedure was repeated twice yearly in two consecutive years. Biomass estimation for sea
10 urchins was complemented with 25-m transect sampling in the reef lagoon of two reefs (Fig. 1)
11 because this is the place with the highest abundance. (8) Reef fish were counted in visual
12 censuses; density and approximate length of each individual were estimated, and the biomass was
13 calculated by the length-weight relationship ($Weight=a*Length^b$), with values of *a* and *b* taken
14 from Fishbase (Froese and Pauly, 2012). Censuses were performed following the same method as
15 for echinoderms. (9) The biomass of non-reef fishes and cephalopods (octopus) were estimated
16 from data from local fisheries. (10) Marine mammal and seabird abundances were estimated
17 through weekly distance sampling censuses in two consecutive years. For seabirds, the transect
18 method described by Velarde-González et al. (2007) was used, and weights were obtained from
19 <http://www.allaboutbirds.org/guide/search>. Dolphin biomass was derived from population age
20 structure and measured abundance using length-weight curves from Read et al. (1993). (11) The
21 volumes of fish species captured by each type of fishing gear were obtained from Jiménez-
22 Badillo and Castro-Gaspar (2007).

23 Table 1 shows the species in each functional group. The diet for most fish was estimated by
24 gut content analysis. For each remaining group, the production/biomass (P/B) and

1 consumption/biomass ratios (Q/B) were obtained from the literature (Supplementary data 1).
 2 The model was constructed using Ecopath with Ecosim 6.1 (EwE, www.ecopath.org) on an
 3 annual basis. Ecopath is a mass-balance modeling system developed by Polovina (1984) to
 4 estimate production, diet and food consumption in aquatic ecosystems. It was later combined
 5 with theoretical ecology to analyze flows among components of ecosystems (mainly those
 6 developed by Ulanowicz, 1986). The system was optimized by Christensen et al. (2008) to
 7 address fishery assessment as well as environmental questions through the inclusion of temporal
 8 (Ecosim; Walters et al., 1997) and spatial dynamics (Ecospace; Walters et al. 1999). The basic
 9 equation of EwE can be expressed as Eq. 1,

$$10 \quad B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} - Y_i - BA_i - E_i = 0 \quad \text{Eq. 1}$$

11 where B_i , and B_j are the prey i and predator j biomasses, EE_i is the ecotrophic efficiency or the
 12 fraction of total production of a group used in the system, DC_{ji} is the fraction of prey i in the diet
 13 of predator j , Y_i is the yield of fisheries, BA_i is the biomass accumulation rate for i , and E_i is the
 14 net migration of i (emigration minus immigration). P/B and Q/B have been defined previously.
 15 To balance, the model equation 1 must be in equilibrium for each functional group. When this did
 16 not happen, EE was left unknown, and the initial values of remaining variables (B, P/B, Q/B)
 17 were changed slowly to balance equation 1, maintaining EE values < 1 because it represents the
 18 fraction of the production used in the whole system, including fisheries, exports and biomass
 19 accumulation. We were also careful not to obtain values of gross food conversion efficiency (GE,
 20 measured as P/Q) that were too high ($P/Q > 0.3$) because it is unrealistic to assume than a
 21 predator can produce more than 30% of the ingested biomass (except for fast-growing fish larvae
 22 or bacteria; Christensen and Pauly, 1992). Once the model was balanced, the trophic levels
 23 estimated by the software were contrasted with those obtained by stable isotopes (see below).

1 When they did not match, the proportional abundance of prey in predator diet was slightly
2 changed to match the trophic position to the isotope values, always taking care not to unbalance
3 the model. Once the model was balanced and calibrated, the pedigree index (P) was calculated.
4 With this index, we were able to estimate the confidence intervals for each input datum. The
5 ecoranger routine (on EwE 5.1) was then used to select the input values (that is, B, Q/B, P/B and
6 diet for each group) that produced the least sum of squared residuals. The process was achieved
7 through a Monte Carlo routine where values ranged randomly $\pm 15\%$ of the initial value; 10000
8 runs were used for each parameter (for details, see Christensen et al., 2005). This variability was
9 chosen based on the pedigree index. The ecoranger routine can be observed as a form of complex
10 sensitivity analysis according to Christensen et al. (2005).

11 12 *2.3. Isotope analysis*

13 For the stable isotope analysis we selected nine species from different trophic levels to have
14 points throughout the trophic web to calibrate the model. The following species were selected: 1)
15 zooplankton, 2) rock-boring urchin *Echinometra lucunter*, 3) red-ridged clinging crab
16 *Mithraculus forceps*, 4) masked goby *Coryphopterus personatus*, 5) mardi grass wrasse
17 *Halichoeres burekae*, 6) doctor fish *Acanthurus chirurgus*, 7) Spanish hogfish *Bodianus rufus*, 8)
18 yellowtail snapper *Ocyurus chrysurus* and 9) crevalle jack *Caranx hippos*. For fish, the same
19 individuals used for gut content analysis were selected for isotope analysis. Muscle samples were
20 lyophilized, and the concentration of $\delta^{15}\text{N}$ was estimated using a Europe Hydra 20/20 isotope
21 ratio mass spectrometer. The resulting values were contrasted with the $\delta^{15}\text{N}$ primary producer
22 concentration to determine the trophic position of the sample according to Post's (2002) equation.

23 24 *2.4. Keystoneness index*

We identified the keystone functional groups by using a keystone index proposed from a new equation (Eq. 4) derived from that of by Libralato et al. (2006). This new equation has a stronger correlation with the overall effect and biomass of each group on the ecosystem, is less sensitive to extreme values and has only positive results. A keystone functional group is defined as one that produces a large change in the ecosystem when it undergoes a small variation in biomass. A good keystone index must show high values with low biomass and high overall effect. Equation 2 was proposed by Libralato et al. (2006) as a keystone index (KS_i)

$$KS_i = \text{Log}[\varepsilon_i(1 - p_i)] \quad \text{Eq. 2}$$

where ε_i is the sum of the values of impacts from functional group i on the other functional groups of the ecosystem (Eq. 3), and p_i is the contribution of functional group i to the total biomass.

$$\varepsilon_i = \sqrt{\sum_{j \neq i}^n m_{ij}^2} \quad \text{Eq. 3}$$

where m_{ij} is the mixed trophic impact of group i on group j . The m_{ij} values were obtained from the network analysis on EwE 5.1.

Because most values in square brackets from Eq. 2 are < 1 , when a log transform is applied most of the KS_i values are negative. Additionally, the relation between the overall impact and biomass is not linear. We eliminated the Log from Eq. 2 to obtain Eq. 4, and the new KS_i values were always positive; the correlation between the overall impact and biomass was linear and high ($R^2 > 0.99$, $p < 0.001$).

$$nKS_i = \varepsilon_i(1 - p_i) \quad \text{Eq. 4}$$

2.5. Simulations of impacts and assessment

In the final version of the model, we used Ecosim from the EwE software to simulate

1 changes in the fishery regime. Because the objective of the simulation was to measure the
2 response of the ecosystem changes, not to make a realistic change in the fishery pattern, the
3 changes were as follows: 1) increase in fishing effort (F) by 50% for each type of fishing gear
4 and all the gear combined, and 2) decrease in F by 50% for each type of fishing gear as well as
5 for all the gear. The simulation period was 50 years, and changes in F were maintained during the
6 simulation period. The response of the ecosystem to these changes was measured as changes in
7 the average biomass of the functional groups, changes in trophic level and variation of catch
8 volumes. The species with greatest changes were identified in each case. Stability was measured
9 as the persistence and magnitude of change according to Pérez-España and Arreguín-Sánchez
10 (1999). Persistence was assessed as the time elapsed from the beginning of simulation to the
11 moment of a change (increase or reduction) in biomass higher than 10%. The magnitude of
12 change is the maximum change in the biomass expressed as proportional biomass from the initial
13 value, which is set equal to 1. A magnitude of change of 2 means that the initial biomass was
14 duplicated, and a value of 0.5 indicates the biomass diminished to half of the initial value.

16 **3. Results**

17 *3.1. Model description*

18 A model with 71 functional groups (more than 143 species and other taxa, Table 1) and
19 seven types of fishing gear (Table 2) was constructed. Fishing gear had an impact on a large
20 number of species, affecting from 2 (castnets) to 18 (gillnets) functional groups. Most biomass
21 and diet information was obtained directly by field and laboratory work (Supplementary data 1).
22 The prey-predator matrix is shown in Supplementary data 2. The trophic levels of nine consumer
23 species were obtained using stable isotopes. The trophic level of consumers estimated from ¹⁵N
24 isotopes was similar to the model-estimated TL for the same species in most of the studied

1 species (Fig. 2). A linear regression showed a significant correlation between the TL estimated by
2 the model and TL estimated by isotopes ($R^2 = 0.93$, $P \ll 0.01$). The two largest differences were
3 shown by the doctor fish *Acanthurus chirurgus* (Bloch), which had a TL= 2 in the model and an
4 isotopic TL= 2.4, and *Caranx hippos* (L.), which had a TL = 3.7 in the model and an isotopic
5 TL= 4.1. The proportions of prey species in predators' diets were modified to match the model
6 values with those obtained by isotope analysis.

7 Total system biomass was 215.96 t km^{-2} , and total fishery catch was $3.4 \text{ t km}^{-2} \text{ year}^{-1}$. Groups
8 with the highest flows within the system were diatoms among primary producers (12%) and
9 planktonic copepods among consumers (20%). Table 3 shows ecological indicators of the
10 ecosystem related to biomass, flows and fishery activity. This table shows that the system has a
11 net production of $365 \text{ t km}^2 \text{ year}^{-1}$, and the TL of the fishery is 3.45, almost 60% higher than the
12 system TL. When fishing gear is analyzed, gillnets, hooks and longlines caught almost 75% of
13 the total catch (Table 4); furthermore, these gear types catch species from higher trophic levels.

15 3.2 Keystoneness index

16 The keystone index (nKSi) was estimated for both fishing gear (Table 4) and functional
17 groups (Table 5). Fishing gears have lower nKSi values than functional groups, always lower
18 than 1.0. Table 4 shows also that fishing gear with higher catch volumes and higher TL showed
19 higher nKSi values and a higher overall effect (that is, they have effects over more functional
20 groups).

21 The nKSi of functional groups ranged between 1.050 and 1.288 (Table 5). Table 5 shows
22 that there is not a clear pattern of TL among the keystone groups. Most groups have a high TL
23 (>3.4); however, the group with the highest nKSi is a primary producer (TL=1.0). A high overall
24 effect appears to be common among keystone species; however, there is one group that affects

1 only 87% of the system (hogfish/triggerfish), while the rest affects >96% of groups. Most of the
2 keystone species has predation as the main mortality source; however, there is one group (large
3 groupers) with fishing mortality as their main mortality cause. The proposed index showed a
4 better response to overall effect and proportional biomass. While the Libralato et al. (2006) index
5 showed high sensitivity to overall effect values close to 1, the index proposed by Power et al.
6 (1996) exhibited high sensitivity to overall effect values close to zero (Figure 3a). The opposite
7 happens with the relation of the index to the proportional biomass for the Libralato et al. index.
8 Our proposed index and that proposed by Power et al. showed a constant response to proportional
9 biomass (Figure 3b). Another advantage of our index is that it takes only positive values with a
10 low range of possible values; most of the values of the Libralato et al. index are negative, which
11 makes interpretation difficult. Furthermore, the values of the Power et al. index exhibited a high
12 range of possible values, especially when the overall effect has a small value (Figure 3a).

14 *3.3. Fishing impacts and assessment*

15 When changes in the fishing effort (F) of each gear type separately and all gear combined
16 were modeled, we observed that an increase in fishing effort resulted in an increase in catch as
17 well as a decline of the system biomass and *vice versa* (Fig. 4a). System biomass values ranged
18 from 214.98 to 218.21 t km⁻². The highest decreases in the system biomass by a single type of
19 fishing gear were produced by hooks and wounding gear, whereas the highest increases were
20 produced by the reduction of fishing effort using hooks and longlines.

21 When TLs were analyzed instead of biomass, the trophic level of the system ranged from
22 2.17 to 2.19, while the TL of fisheries ranged from 3.36 to 3.58. An increase in F decreased the
23 TL of both the system and catches (Fig. 4b). The highest reduction in system TL was produced
24 by an increase in F with hooks and wounding gear. The highest increase in TL by a single type of

1 fishing gear was produced by a reduction of F using hooks and longlines.

2 According to stability measures (Table 6), longlines and gillnets produced the lowest
3 persistence of the system, which means that a change in the biomass is observed for a short time;
4 in contrast, castnets produced no change higher than 10% of the initial biomass in any group. In
5 regard to the magnitude of change, a decrease in gillnet F increased the biomass of barracudas to
6 3.2 times its initial value, while an increase in longlines made sharks almost disappear (they
7 reached a value as low as 0.3% of their initial biomass). Large groupers and jacks were the only
8 keystone species that appear in Table 6, which means that these groups are most affected by
9 different fishing gears; however, in four of seven cases, the change was an increase in biomass.

11 **4. Discussion**

12 Building a model to represent the reality of nature is a challenging and pretentious task.
13 However, there are some key processes that can be represented to determine patterns of
14 ecosystem function. The Ecopath approach captures these patterns through evaluation of biomass,
15 production and consumption of prey and predators, as well as the fisheries in an ecosystem; this
16 approach is recurrent in the modeling of marine ecosystems. By 2009, there were well over 200
17 publications on ecosystem models around the world (Palomares et al., 2009). All the models
18 pooled the species into functional groups that represent individuals from different species with
19 similar consumption and production rates as well as similar diets (Christensen et al., 2008). Until
20 now, the largest Ecopath model was for the Florida shelf and included 60 functional groups
21 (Okey and Mahmoudi, 2002), whereas the smallest was for Lake Tanganyika, with only 7 groups
22 (Moreau et al., 1993). Our model, with 71 groups, (including the default detritus group) is the
23 largest Ecopath model ever constructed. This level of detail provides the opportunity to use the
24 model to simulate ecological and fishery processes that would not be possible with a more

1 aggregated model. According to previous analyses of the effects of taxonomic aggregation on
2 modeling (Abarca-Arenas and Ulanowicz, 2002; Pinnegar et al., 2005), aggregation highly
3 modifies system properties (e.g., increased connectance, system omnivory, and ascendancy) and
4 the dynamics of stability (highly aggregated models recover more quickly than disaggregated
5 models following disturbances).

6 Commonly, a high proportion of the input data to Ecopath models is from bibliographic
7 sources (e.g., Christensen and Pauly 1993; Christensen et al., 2009), and according to Essington
8 (2007), Ecopath predictions are sensitive to biases in biomass and production rate inputs and
9 occasionally consumption rate and diet. We built our model with a high proportion of original
10 field data, which increases the confidence of the results. In fact, according to the pedigree
11 analysis, our model has a pedigree index of 0.7, on a scale from 0 to 1, where 0 represents a
12 model constructed with data not rooted in local data, and 1 is a model fully rooted in local data.
13 Even so, 0.7 is an average value, and we also included some inputs that were estimates from
14 similar groups in similar systems or from empirical data (Supplementary data 1). To increase the
15 accuracy of our model, we used stable isotopes to obtain higher confidence in the trophic level
16 estimated by the model and thus in the diet estimates. Trophic levels estimated by means of stable
17 isotopes of ^{15}N have been compared to those obtained from dietary analysis, and a high
18 concordance among values was observed. Winemiller et al. (2007) analyzed more than 25 species
19 with stable isotopes and gut contents, and only three of them showed a notable difference. Nilsen
20 et al. (2008) compared the trophic levels estimated with stable isotopes and those obtained from
21 the Ecopath model. They also found a high concordance between both methodologies, with small
22 differences that were higher at low trophic levels. In our model, the differences between the two
23 methodologies were small, and in all the cases the trophic levels were adjusted to the stable
24 isotope estimates because the isotope concentration in body tissues is the result of assimilated

1 food, while the gut content is not totally absorbed (Post, 2002). Even so, as we mentioned, it is
2 pretentious to represent the reality of nature with a model, so our results must be taken as general
3 patterns, not as absolute values.

4 Our model represents an ecosystem with high biological diversity in which artisanal fisheries
5 exist despite the fact that it is a natural protected area. As with all artisanal fisheries on coral
6 reefs, the fisheries in the VRS are multispecific and catch more than 100 species (\approx 90 finfish,
7 five sharks, four rays, two octopuses, one lobster and one snail species) using 14 different types
8 of fishing gear (Jiménez-Badillo and Castro-Gaspar, 2007). Each type of fishing gear has a
9 different impact on the ecosystem, depending on the fishing effort and selectivity. In our model,
10 the gillnet is the gear type with the highest catch and species richness (18 functional groups and
11 49 species, according to Jiménez-Badillo and Castro-Gaspar, 2007), but it has the third highest
12 trophic level. On the other hand, longlines catch the same number of species (grouped in 16
13 functional groups), but these species are from a higher trophic level. The seine catches the lowest
14 trophic level (2.79); this type of gear is also more selective and catches only two functional
15 groups (six species). Because the fishery focuses on the highest trophic level species, including
16 top predators, an increase in effort using all types of fishing gear reduces the trophic level of both
17 the whole ecosystem and catches, as well as the biomass of the ecosystem, while increasing the
18 catch volume. The opposite happens when the fishing effort decreases (Fig. 4).

19 However, when analyzed separately, the decrease in fishing effort using hooks, longlines and
20 vertical lines resulted in the highest system biomass and system trophic level. Gillnets have a
21 similar effect, although their impact on system biomass is marginal. Hooks and longlines catch
22 organisms of the highest trophic levels, so a strong top-down control appears to occur in VRS.
23 McClanahan and Mangui (2004) found a similar situation in an African coral reef fishery, where
24 the highest trophic level catches were associated with hand lines. On the other hand, on an

1 Indonesian coral reef, the types of fishing gear with the heaviest impact were gillnets and muro-
2 ami (the latter is a combination of nets and pounding devices), both affecting higher trophic
3 levels and resulting in the highest catches (Campbell and Pardede, 2006).

4 From the keystone index (Table 5), it can be observed that four of the five species with the
5 highest keystone value and overall impact are finfish at high trophic levels. Fishing captures
6 all of them; therefore, care must be taken in managing the fishery because modifying the biomass
7 of these species seems to affect the entire ecosystem. It is particularly important to take care of
8 large groupers because they were found to be the most affected species in the stability analysis
9 (with both a rapid response and with large changes in its biomass). Because it is impossible to
10 eliminate fishing from the coral reefs completely due to socio-economic constraints, gear-based
11 management should be implemented. A decrease in the use of the types of fishing gear that
12 include hooks (longlines, hooks, and vertical lines) appears to favor fishing pressure on large
13 groupers and sharks, both of which have a high TL and are widely reported as overfished groups
14 (e.g., Bonfil, 1997; Sáenz-Arroyo et al., 2005). Our results agree with those of Caddy and
15 Cochrane (2001), who noted that to manage the multispecies fisheries, it is necessary to adjust the
16 exploitation rate of these types of gear to the longest lived, slowest growing and least found
17 species. Those types of species (large groupers) were identified in this study as keystone species
18 and as being more frequently affected by fishery strategies when the stability analysis was
19 developed (sharks, barracuda, large groupers). The developed model, as well as the proposed
20 keystone index, could be helpful tools for the evaluation of fisheries or ecological questions.

21 **Acknowledgments**

22 We thank Patricia Cervantes (Fac. Veterinaria y Zootecnia, Universidad Veracruzana) and
23 Miguel Angel Román-Vives (Acuario de Veracruz) for providing facilities for sample
24

1 preservation, Leticia Tiburcio-Morteo (Facultad de Odontología, Universidad Veracruzana) for
2 providing facilities for processing coral samples, Jaime Camalich from CICIMAR for his help on
3 processing the isotope samples, ITBoca students for their generous help during the field work and
4 gut content analysis, and Marcia M. Gowing from the University of California at Santa Cruz,
5 California, for improving the writing style of the manuscript. The study received financial
6 support from the CONACYT FOMIX-Veracruz (No. 37567) and CONABIO projects (GM004).

8 **References**

- 9 Abarca-Arenas, L.G., Ulanowicz, R.E., 2002. The effects of taxonomic aggregation on network
10 analysis. *Ecological Modelling* 149, 285- 296.
- 11 APIVER, 2011. Puerto de Veracruz: Datos estadísticos del movimiento de carga y buques.
12 Acumulado enero-diciembre 2011 y comparativos. [http://www.puerto-de-](http://www.puerto-de-veracruz.com.mx/apiver/archivos/Resumen/2011/Estadistica-APIVER-DIC-2011.pdf)
13 [veracruz.com.mx/apiver/archivos/Resumen/2011/Estadistica-APIVER-DIC-2011.pdf](http://www.puerto-de-veracruz.com.mx/apiver/archivos/Resumen/2011/Estadistica-APIVER-DIC-2011.pdf)
14 (consulted on 5 December 2012).
- 15 Arceo, P., Pérez-España, H., Bello-Pineda, J., Granados-Barba, A., Salas-Monreal, D., Ortíz-
16 Lozano, L.D., 2010. Economic evaluation of fisheries and tourist services of the Veracruz
17 Reef System National Park, Mexico: a spatial approach. Proceedings of the Fifteenth
18 Biennial Conference of the International Institute of Fisheries Economics & Trade.
19 Montpellier, France, July 13-15, 2010, pp. 1-10.
- 20 Barajas-Piña, J.J., 2009. Estructura comunitaria de componentes arrecifales en dos parques
21 nacionales y su uso como indicador en cuestiones de manejo y conservación. M. Sc. Thesis.
22 Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México,
23 México, D. F.
- 24 Bonfil, R., 1997. Status of shark resources in the Southern Gulf of Mexico and Caribbean:

- 1 implications for management. *Fisheries Research* 29,101-117.
- 2 Bradbury, R.H., Seymour, R.M., 2009. Coral reef science and the new commons. *Coral Reefs* 28,
3 831-837.
- 4 Caddy, J.F., Cochrane, K.L., 2001. A review of fisheries management past and present and some
5 future perspectives for the third millennium. *Ocean & Coastal Management* 44, 653-682.
- 6 Campbell, S.J., Pardede, S.T., 2006. Reef fish structure and cascading effects in response to
7 artisanal fishing pressure. *Fisheries Research* 79, 75-83.
- 8 Christensen, V., Walters, C.J., Ahrens, R., Alder, J., Buszowski, J., Christensen, B.L., et al.,
9 2009. Database-driven models of the world's Large Marine Ecosystems. *Ecological*
10 *Modelling* 220, 1984-1996.
- 11 Christensen, V., Pauly, D., 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady state ecosystem
12 models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61, 169-185.
- 13 Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM
14 Conference Proceedings 26.
- 15 Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., 2005. *Ecopath with Ecosim: A user's guide*. Fisheries
16 Centre, University of British Columbia, Vancouver. November 2005 edition.
17 www.ecopath.org (consulted on 27 November 2012).
- 18 Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., Forrest, R., 2008. *Ecopath with Ecosim version 6:*
19 *user's guide*. www.ecopath.org (consulted on 27 November 2012).
- 20 CNA, 2011. *Atlas del Agua en México 2011*. Comisión Nacional del Agua, Gobierno Federal.
21 México, D.F. 133 pp. (available at
22 <http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Publicaciones/Publicaciones/SGP-18-11.pdf>).
23 (consulted on 5 December 2012).
- 24 Costanza, R., D'Arge, R. Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B. et al., 1997. The value of

- 1 the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- 2 Díaz-Uribe, J.G, Arreguín-Sánchez, F., Cisneros-Mata, M.A., 2007. Multispecies perspective for
3 small-scale fisheries management: A trophic analysis of La Paz Bay in the Gulf of
4 California, Mexico. *Ecological Modelling* 201, 205-222.
- 5 Dixon, J.A., Scura, L.F., T. van't Hof, T., 1993. Meeting ecological and economic goals: marine
6 parks in the Caribbean. *Ambio* 22(2/3), 117-125.
- 7 DOF 1992. *Diario Oficial de la Federación*. México D.F., Lunes 24 de agosto de 1992.
- 8 Essington, T.E., 2007. Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (Ecopath) to
9 imprecise data inputs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64(4), 628-637.
- 10 FAO, 2008. *FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries*, vol. 4, Suppl. 2. Add. 1. FAO
11 Fisheries Department, Rome.
- 12 Froese, R., Pauly, D. (Eds.), 2012. *FishBase*. World Wide Web electronic publication.
13 www.fishbase.org, version (12/2012).
- 14 Gassalla, M.A., Rossi-Wongtschowski, C.L.D.B., 2004. Contribution of ecosystem analysis to
15 investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal
16 ecosystem. *Ecological Modelling* 172(2-3), 283-306.
- 17 Horta-Puga, G., 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals
18 and algae). *Atoll Research Bulletin* 496, 360-369.
- 19 Hughes, T.P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral
20 reef. *Science* 265, 1547-1551.
- 21 Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C. et al., 2003.
22 Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301 (5635), 929-
23 933.
- 24 Jiménez-Badillo, M.L., Castro-Gaspar, L.G., 2007. Pesca artesanal en el Parque Nacional

- 1 Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In: Granados-Barba, A., Abarca Arenas, L.G.,
2 Vargas Hernández, J.M. (Eds.), Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal
3 Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, pp. 221-240.
- 4 Jones, J., Withers, K., Tunnell, J.W., 2008. Comparison of benthic communities on six coral reefs
5 in the Veracruz Reef System (Mexico). In: Proceedings of the 11th International Coral Reef
6 Symposium. International Coral Reef Society, Ft. Lauderdale, Florida, pp. 757-760.
- 7 Lara, M., Padilla, C., García, C., Espejel, C., 1992. Coral Reef of Veracruz Mexico I . Zonation
8 and Community. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Vol. 1.
9 Guam, pp. 535-544.
- 10 Libralato, S., Christensen, V., Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food
11 web models. *Ecological Modelling* 195, 153-171.
- 12 May, R. 1973. Time-delay versus stability in population models with two and three trophic
13 levels. *Ecology* 52(2), 315-325.
- 14 McClanahan, T.R., Mangi, S.C., 2004. Gear-based management of a tropical artisanal fishery
15 based on species selectivity and capture size. *Fisheries Management and Ecology* 11, 51-60.
- 16 Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological*
17 *Economics* 29, 215-233.
- 18 Moreau, J., Nyakageni, B., Pearce, M., Petit, P., 1993. Trophic relationships in the pelagic zone
19 of Lake Tanganyika (Burundi Sector). In: Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), Trophic models
20 of aquatic ecosystems. ICLARM, Manila, Philippines, pp. 138–143.
- 21 Nilsen, M., Pedersen, T., Nilsen, E.M., Fredriksen, S., 2008. Trophic studies in a high-latitude
22 fjord ecosystem - a comparison of stable isotope analyses ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and trophic-level
23 estimates from a mass-balance model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*
24 65, 2791–2806.

- 1 Okey, T.A., Mahmoudi, B. (Eds.), 2002. An ecosystem model of the west Florida shelf for use in
2 fisheries management and ecological research. Vol II: Model construction. Florida Marine
3 Research Institute, St. Petersburg, Florida.
- 4 Ortigosa-Gutiérrez, J.D., 2005. Riqueza y distribución de opistobranquios (Mollusca:
5 Gastropoda: Opisthobranchia) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Ver. Bachelor Thesis.
6 Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, D. F.
- 7 Palomares, M. L.D., Morissette, L., Cisneros-Montemayor, A., Varkey, D., Coll, M., Piroddi, C.,
8 2009. Ecopath 25 Years Conference Proceedings: extended abstracts. Fisheries Centre
9 Research Report 17(3). Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver,
10 Canada.
- 11 Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters et al., 2002.
12 Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689-695.
- 13 Pérez-España, H., Arreguín-Sánchez, F. 1999. Complexity related to behavior of stability in
14 modeled coastal zone ecosystems. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 2: 129-135.
- 15 Pérez-España, H., Arreguín-Sánchez, F. 2001. An inverse relationship between stability and
16 maturity in models of aquatic ecosystems. *Ecological Modelling* 145, 189-196.
- 17 Pérez-España, H., Santander-Monsalvo, J., Bello-Pineda, J., Gómez-Villada, R.S., Ake-Castillo,
18 J.A., Lozano-Aburto, M.A., Román-Vivés, M.A., Marín-Hernández, M., 2012.
19 Caracterización ecológica del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Sánchez,
20 A.J., Chiappa-Carrara, X., Brito-Pérez, R. (Eds.), Recursos acuáticos costeros del sureste,
21 Vol. II. FOMIX Yucatán-RECORECOS-UNAM Sisal, Mérida, Yucatán, México, pp. 581-
22 601.
- 23 Pinnegar, J.K., Blanchard, J.L., Mackinson, S., Scott, R. D., Duplisea, D.E., 2005. Aggregation
24 and removal of weak-links in food-web models: system stability and recovery from

- 1 disturbance. *Ecological Modelling* 184, 229-248.
- 2 Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its
3 application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3, 1-11.
- 4 Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and
5 assumptions. *Ecology* 83, 703–718.
- 6 Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., et al. 1996.
7 Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46, 609-620.
- 8 Ramírez-García, P., Terrados, J., Hernández-Martínez, O., Pedraza, K., Quiroz, A., 2007. La
9 vegetación de *Thalassia testudinum* en los arrecifes de Hornos, Sacrificios y Enmedio:
10 Biomasa, productividad y dinámica de crecimiento. In: Granados-Barba, A., L. G. Abarca-
11 Arenas, L.G., Vargas-Hernández, J.M. (Eds.), *Investigaciones científicas en el Sistema*
12 *Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, pp.
13 173-184.
- 14 Read, A.J., Wells, R.S., Hohn, A.H., Scott, M.D., 1993. Patterns of growth in wild bottlenose
15 dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Zoology* 231, 107-123.
- 16 Sáenz-Arroyo, A., Roberts, C.M., Torre, J., Cariño-Olvera, M., Enríquez-Andrade, R.R. 2005.
17 Rapidly shifting environmental baselines among fishers of the Gulf of California.
18 *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 1957-1962.
- 19 Tunnell, J.W.Jr, 2007. Reef distribution. In: Tunnell, J.W.Jr, Chávez, E.A., Withers, K. (Eds.),
20 *Coral reefs of the southern Gulf of Mexico*. Texas A&M University Press, Texas, U.S.A., pp.
21 14-22.
- 22 Ulanowicz, R.E., 1986. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag,
23 New York, 203 pp.
- 24 Vargas-Hernández, J.M., 2004. CoArrCP. (Coberturas Arrecifales por Conteo de Puntos).

- 1 Versión 1.1. Manual del Usuario. Xalapa, Veracruz, México.
- 2 Velarde-González, M.E., A. Martínez-Villasis, Gallardo del Ángel, J.C., 2007. Las aves del
3 Sistema Arrecifal Veracruzano. Pp. 27-50. In: Granados-Barba, A., Abarca Arenas, L.G.,
4 Vargas Hernández, J.M. (Eds.). Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal
5 Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, pp. 27-50.
- 6 Walters, C., Christensen, V., Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited
7 ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*
8 7, 139-172.
- 9 Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., 1999. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns
10 in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of Marine
11 Protected Areas. *Ecosystems* 2, 539-554.
- 12 Winemiller, K.O., Akin, S., Seug, S.C., 2007. Production sources and food web structure of a
13 temperate tidal estuary: integration of dietary and stable isotope data. *Marine Ecology*
14 Progress Series 343, 63-76.
- 15

Table 1. Taxonomic composition of functional groups from the Veracruz Reef System model.

No.	Functional groups	Taxa
1	Phytoplankton diatoms	Mainly <i>Chaetoceros</i>
2	Phytoplankton dinoflagellates	Mainly <i>Protooperidinium</i>
3	Phytoplankton cyanobacteria	Mainly <i>Trichodesmium erythraeum</i>
4	Fleshy algae	Mainly <i>Hypnea</i> , <i>Caulerpa</i> , <i>Dictyota</i> , <i>Jania</i>
5	Calcareous algae	Mainly <i>Halimeda</i>
6	Encrusting algae	Mainly Corallinaceae red algae
7	Seagrasses	<i>Thalassia testudinum</i>
8	Zooplankton copepods	Calanoida
9	Zooplankton appendicularians	<i>Oikopleura longicauda</i> , <i>Fritillaria borealis</i>
10	Zooplankton ostracods	<i>Loxocorniculum tricoratum</i> <i>domina</i> , <i>Morkhovenia</i>
11	Large-polyp corals	<i>Montastraea cavernosa</i> , <i>Colpophyllia</i>
12	Small-polyp corals	<i>Siderastrea</i> , <i>Porites</i> , <i>Orbicella faveolata</i>
13	Plate corals	<i>Agaricia</i>
14	Branching corals	<i>Acropora cervicornis</i> , <i>A. palmata</i>
15	Ball/tube sponges	<i>Aplysina</i> , <i>Geodia</i> , <i>Ircinia</i> , <i>Verongia</i> , <i>Callyspongia</i>
16	Encrusting sponges	<i>Clathria</i> , <i>Cliona</i>
17	Carnivorous free-living worms	<i>Hermodice carunculata</i> , Eunicidae
18	Herbivorous free-living worms	<i>Nereididae</i> , Syllidae
19	Sessile annelids	<i>Spirobranchus</i> y <i>Sabellastarte</i>
20	Depositivorous free-living worms	Lumbrineridae, Spionidae
21	Octopus	<i>Octopus vulgaris</i>
22	Sea hares	<i>Aplysia</i> , <i>Elysia crispata</i>
23	Small bivalves	<i>Tellina</i> , <i>Lopha</i>
24	Large bivalves	<i>Lima</i> , <i>Chama</i> , <i>Spondylus</i> , <i>Barbatia</i> <i>domingensis</i>
25	Grazer snails	<i>Cerithium</i> , <i>Astraea</i>

26	Carnivorous snails	<i>Turbinella, Hexaplex</i>
27	Long-spine sea urchins	<i>Diadema antillarum</i>
28	Medium- spine sea urchins	<i>Echinometra viridis, E. lucunter</i>
29	Short-spine sea urchins	<i>Lytechinus williamsi, L. variegatus</i>
30	Free-living sea cucumbers	<i>Holothuria, Isostichopus badionotus</i>
31	Sessile sea cucumbers	<i>Pseudothyone belli</i>
32	Crinoids and sea stars	<i>Davidaster rubiginosa, Linckia, Astropecten</i>
33	Carnivorous crabs	Stomatopoda, Xanthidae
34	Omnivorous crabs	Majidae, Anomura
35	Shrimps	Decapod shrimps
36	Isopods/amphipods	Isopoda, Amphipoda
37	Rays	<i>Dasyatis americana, D. centroura, Gymnura micrura, Aetobatus narinari</i>
38	Sharks	<i>Rhizoprionodon terraenovae, Sphyrna lewini, Carcharhinus brevipinna</i>
39	Jacks	<i>Caranx, Trachinotus</i>
40	Tunnies and dolphinfish	<i>Euthynnus, Thunnus</i>
41	Mackerels	<i>Scomberomorus</i>
42	Barracuda	<i>Sphyraena</i>
43	Carnivorous medium-size visitor fishes	<i>Ocyurus chrysurus, Seriola</i>
44	Sand predator fishes	<i>Calamus, Archosargus, Bagre, Brotula, Centropomus, Mulloidichthys</i>
45	Herrings	<i>Harengula</i>
46	Pelagic medium-size fishes	Haemiramphidae, <i>Elops saurus</i>
47	Medium-size piscivorous fishes	<i>Lutjanus, Epinephelus adscensionis</i>
48	Detritivorous reef fishes	<i>Gerres cinereus, Eucinostomus</i>
49	Chubs	<i>Kyphosus sectator, K. incisor</i>
50	Surgeonfishes	<i>Acanthurus chirurgus, A. coeruleus</i>
51	Detritivorous sand fishes	<i>Mugil cephalus, M. curema</i>

52	Grunts/porkfish	<i>Haemulon, Anisotremus</i>
53	Small carnivorous fishes	<i>Halichoeres bivittatus, Thalassoma bifasciatum</i>
54	Corallivorous fishes	<i>Chaetodon capistratus, C. ocellatus, C. sedentarius</i>
55	Anchovies	<i>Anchoa</i>
56	Small planktivorous fishes	<i>Chromis multilineata, Abudedefduf saxatilis</i>
57	Large groupers	<i>Epinephelus morio, E. flavolimbatus, Mycteroperca, Lutjanus cyanopterus, Mycteroperca microlepis, M. phenax</i>
58	Medium-size omnivorous fishes	<i>Holacanthus bermudensis, Pomacanthus paru</i>
59	Small omnivorous fishes	<i>Stegastes partitus, S. adustus, S. planifrons, S. variabilis</i>
60	Hogfish/triggerfish	<i>Bodianus rufus, Balistes capriscus</i>
61	Large parrotfish	<i>Scarus guacamaia, S. vetula</i>
62	Medium-size parrotfishes	<i>Sparisoma rubripinne, S. viride, S. aurofrenatum, S. chrysopterum</i>
63	Small parrotfishes	<i>Sacarus iseri, S. taeniopterus</i>
64	Masked goby/ Gulf wrasse	<i>Coryphopterus personatus, Halichoeres burekai</i>
65	Dolphins	<i>Tursiops truncatus</i>
66	Pelicans	<i>Pelecanus occidentalis</i>
67	Cormorants	<i>Phalacrocorax</i>
68	Gulls	<i>Larus, Leucophaeus</i>
69	Frigatebirds/terns	<i>Fregata, Thalasseus, Sterna</i>
70	Sea turtles	<i>Eretmochelys imbricata, Chelonia mydas</i>
71	Particulate organic matter from river	Organic matter from the watershed and surrounding mangroves

Table 2. Description of fishing gear types used by the artisanal fishery of Veracruz Reef System and functional groups captured by each gear type. The numbers in the functional groups column are the same of Table 1.

Fishing gear group	Fishing gears	Functional groups captured
Gillnets	Gillnets of different size (150-700 m) and mesh (3-6 in)	38-44, 46-50, 52, 57, 60-63
Seine	Seine and beach seine	39, 41-44, 46, 47, 50, 63
Longline	Longlines of different lengths and hooks	37-44, 47, 52, 57
Vertical line	Vertical lines with many hooks, sometimes with rigid structures operated by a single fisherman	39, 43, 44, 47, 52, 57, 62
Hook	Lines with a single hook of different sizes	37-44, 46, 47, 49, 50, 52, 57, 60, 63
Wounding gears	Includes spears and harpoons, as well as large manual hooks for octopuses	21, 24, 26, 42-44, 47, 48, 52, 57, 61, 63
Castnets	Different cast nets, mainly for catching bait fish	45, 55

Table 3. Ecological indicators related to the biomass, flows, energetics and fisheries in the Veracruz Reef System model.

Parameter	Value	Units
Sum of all consumption	3275.58	t km ⁻² year ⁻¹
Sum of all exports	845.29	t km ⁻² year ⁻¹
Sum of all respiratory flows	1882.11	t km ⁻² year ⁻¹
Sum of all flows into detritus	1302.26	t km ⁻² year ⁻¹
Total system throughput	7305.25	t km ⁻² year ⁻¹
Sum of all production	2996.05	t km ⁻² year ⁻¹
Calculated total net primary production	2247.23	t km ⁻² year ⁻¹
Net system production	365.12	t km ⁻² year ⁻¹
Total primary production/total biomass	10.41	
Total biomass (excluding detritus)	215.96	t km ⁻²
Total catches	3.14	t km ⁻² year ⁻¹
Mean trophic level of ecosystem	2.17	
Mean trophic level of the catch	3.45	
Sytem omnivory index	0.195	
Development capacity	46654	Flowbits
Total ascendancy	21.4	Percent of capacity (%)
Total Overhead	78.6	Percent of capacity (%)

Table 4. Total catch and mean trophic level by type of fishing gear (in parentheses the relative catch is shown). Keystoneness index and relative overall effect was also estimated. Overall effects are relative to the maximum effect measured in the trophic web, thus values is always between 0 and 1.

Fishing gear group	Total catch (ton km² year⁻¹)	Mean trophic level	Keystoneness index	Overall effect
Gillnets	0.92 (29.22%)	3.33	0.752	0.97
Seine	0.17 (5.26%)	2.79	0.094	0.77
Longline	0.67 (21.43%)	3.87	0.965	0.96
Vertical line	0.13 (4.22%)	3.05	0.109	0.87
Hook	0.74 (23.58%)	3.78	0.757	0.95
Wounding gears	0.30 (9.70%)	3.03	0.141	0.87
Castnets	0.21 (6.58%)	2.81	0.010	0.53

Table 5. Main functional groups according to their keystone value. A higher keystone value means a higher structuring role within system. Overall effect as well as trophic level and percentage of mortality due to the fishery (Fish.), predation (Pred.) and other mortality (Other) are shown.

Functional group	Keystone index	Overall effect	Trophic level	Fish. m	Pred. m	Other m
Fleshy algae	1.288	0.99	1.00	0	94.59	5.41
Hogfish/triggerfish	1.271	0.87	3.43	12.82	83.83	3.35
Medium-size piscivorous fishes	1.152	0.96	3.70	38.76	42.72	18.52
Jacks	1.110	0.99	3.82	24.61	70.74	4.65
Large groupers	1.050	0.99	3.99	77.44	11.34	11.22

Table 6. Stability measures as response to the impacts of the different fishing strategies. Persistence is measured in years and magnitude of change as proportional biomass compared to the initial value, which is set as 1 (see text for details). Arrows indicate a positive (↑) or negative (↓) change in the biomass. Functional groups identified as keystone are underlined.

Fishing strategy	Persistence (affected species)	Magnitude of change
Increase in gillnets F	0.66 (↓ Barracuda)	0.01 (↓ Barracuda)
Increase in hooks F	1.17 (↓ Mackerels, ↓ <u>Large groupers</u>)	1.84 (↑ Small carnivorous fishes)
Increase in wounding gears F	0.92 (↓ <u>Large groupers</u>)	2.09 (↑ Small carnivorous fishes)
Increase in longlines F	0.42 (↓ Sharks)	0.003 (↓ Sharks)
Increase in castnets F	> 50 (none)	0.99 (↓ <u>Jacks</u>)
Increase in seines F	23 (↓ Barracuda)	0.88 (↓ Barracuda)
Increase in vertical lines F	> 50 (none)	0.97 (↓ Medium-size parrotfishes)
Increase in all gears F	0.42 (↓ Sharks)	3.84 (↑ Small carnivorous fishes)
Decrease in gillnets F	0.58 (↑ Barracuda)	3.21 (↑ Barracuda)
Decrease in hooks F	0.83 (↑ <u>Large groupers</u>)	1.63 (↑ Barracuda)
Decrease in wounding gears F	>50 (none)	1.09 (↑ <u>Large groupers</u>)
Decrease in longlines F	0.42 (↑ Sharks)	2.25 (↑ Sharks)
Decrease in castnets F	>50 (none)	1.01 (↑ <u>Jacks</u>)
Decrease in seines F	19.75 (↑ Barracuda)	1.12 (↑ Barracuda)
Decrease in vertical lines F	0.83 (↑ <u>Large groupers</u>)	1.61 (↑ Barracuda)
Decrease in all gears F	0.33 (↑ Sharks)	5.26 (↑ Barracuda)

Supplementary data 1. Values of the mass-balance model and sources of the original data.

Functional groups	B (t km⁻²)	P/B	Q/B	Diet
Phytoplankton diatoms	12.3 ^F	91.18 ^E		
Phytoplankton dinoflagellates	5.68 ^F	85.91 ^E		
Phytoplankton cyanobacteria	2.27 ^F	92.75 ^E		
Fleshy algae	2.27 ^F	73.05 ¹		
Calcareous algae	1.83 ^F	15.69 ^{E1}		
Encrusting algae	1.75 ^{E1}	12.47 ^{E1}		
Seagrasses	0.78 ²	10.09 ²		
Zooplankton copepods	18.32 ^F	15.50 ^{1, E2}	52.76 ^{1, E2}	3
Zooplankton appendicularians	6.48 ^F	12.13 ^{1, E2}	38.30 ^{1, E2}	1, E2
Zooplankton ostracods	6.66 ^F	13.33 ^{1, E2}	64.28 ^{1, E2}	1, E2
Large-polyp corals	1.48 ^F	3.49 ^{1, E2}	12.78 ^{1, E2}	1, E2
Small-polyp corals	1.64 ^F	3.75 ^{1, E2}	13.78 ^{1, E2}	1, E2
Plate corals	1.28 ^F	2.76 ^{1, E2}	17.05 ^{1, E2}	1, E2
Branching corals	0.20 ^F	2.00 ^{1, E2}	11.82 ^{1, E2}	1, E2
Ball/tube sponges	1.41 ^F	2.15 ^{1, E2}	8.64 ^{1, E2}	4, 5
Encrusting sponges	1.69 ^F	1.81 ^{1, E2}	6.42 ^{1, E2}	4, 5
Carnivorous free-living worms (CW)	0.42 ^{6, E2}	2.65 ^{1, E2}	11.83 ^{1, E2}	7
Herbivorous free-living worms (HW)	1.08 ^{6, E2}	3.18 ^{1, E2}	16.38 ^{1, E2}	7
Sessile worms (SW)	7.23 ^{6, E2}	1.84 ^{1, E2}	19.81 ^{1, E2}	7, 8
Depositivorous free-living worms (DW)	8.29 ^{6, E2}	3.41 ^{1, E2}	18.86 ^{1, E2}	7
Octopus	1.84 ^E	1.59 ^{1, E2}	6.79 ^{1, E2}	9, 10
Sea hares	0.14 ^{11, 12}	1.93 ¹³	8.48 ^E	14, 15
Small bivalves	21.15 ^E	2.19 ^{1, E2}	9.23 ^{1, E2}	16
Large bivalves	7.29 ^E	1.27 ^{1, E2}	9.22 ^{1, E2}	16

Grazer snails	13.81 ^E	1.86 ^{1, E2}	7.28 ^{1, E2}	17
Carnivorous snails	11.00 ^E	1.70 ^{1, E2}	5.70 ^{1, E2}	18, 19, 20
Long-spine sea urchins	0.53 ^F	0.74 ^{1, E2}	2.92 ^{1, E2}	21
Medium-size-spine sea urchins (MU)	2.10 ^F	0.81 ^{1, E2}	2.84 ^{1, E2}	21
Short-spine sea urchins	1.16 ^F	0.83 ^{1, E2}	3.11 ^{1, E2}	21
Free-living sea cucumbers	1.91 ^F	0.28 ^{1, E2}	3.21 ^{1, E2}	22
Sessile sea cucumbers	0.21 ^E	0.25 ^{1, E2}	3.27 ^{1, E2}	22
Crinoids and sea stars	2.17 ^E	0.51 ^{1, E2}	3.02 ^{1, E2}	23, 24
Carnivorous crabs	5.11 ^E	1.44 ^{1, E2}	6.09 ^{1, E2}	25, 26, 27, 28
Omnivorous crabs	5.32 ^E	2.67 ^{1, E2}	10.05 ^{1, E2}	27, 29, 30
Shrimps	8.95 ^E	2.56 ^{1, E2}	13.57 ^{1, E2}	31
Isopods/amphipods	8.38 ^E	3.13 ^{1, E2}	14.44 ^{1, E2}	32
Rays	0.36 ^E	0.76 ³³	5.76 ^{34, E2}	35, 36
Sharks	0.16 ^E	0.70 ^{1, E2}	6.22 ^{34, E2}	F
Jacks	1.12 ^E	1.62 ^{1, E2}	9.58 ^{34, E2}	F, 36, 37, 38
Tunnies and dolphinfish	0.29 ^E	0.75 ^{1, E2}	5.57 ^{34, E2}	F, 37, 39, 40
Mackerels	0.67 ^E	0.67 ^{1, E2}	7.02 ^{34, E2}	F, 36, 38, 41
Barracuda	0.18 ^E	0.52 ^{1, E2}	5.05 ^{34, E2}	F, 42, 38
Carnivorous medium-size visitors fishes (CMF)	1.10 ^F	0.51 ^{1, E2}	6.29 ^{34, E2}	F, 36, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 38
Sand predator fishes	0.66 ^F	0.88 ^{1, E2}	8.50 ^{34, E2}	36
Herrings	9.58 ^E	1.90 ^{1, E2}	11.32 ^{34, E2}	F, 36, 49
Pelagic medium-size fishes	0.65 ^F	1.39 ^{1, E2}	12.70 ^{34, E2}	36
Piscivorous medium-size fishes (PMF)	1.13 ^F	0.70 ^{1, E2}	7.05 ^{34, E2}	F, 36, 45, 38
Detritivorous reef fishes	1.25 ^F	1.99 ⁵⁰	10.06 ^{34, E2}	36
Chubs	5.04 ^F	0.90 ⁵⁰	8.45 ^{34, E2}	F, 36
Surgeonfishes	0.92 ^F	1.07 ^{1, E2}	10.38 ^{34, E2}	F, 36, 51

Detritivorous sand fishes	1.27 ^E	0.94 ^{1, E2}	11.95 ^{34, E2}	F, 42, 36, 52
Grunts/porkfish	1.81 ^F	1.30 ^{1, E2}	9.60 ^{34, E2}	F, 36, 43, 45
Small carnivorous fishes	0.08 ^F	1.52 ^{1, E2}	12.24 ^{34, E2}	36
Corallivorous fishes	0.22 ^F	1.99 ^{1, E2}	15.24 ^{34, E2}	36, 53
Anchovies	8.67 ^E	2.14 ^{1, E2}	12.19 ^{34, E2}	38
Small planktivorous fishes	0.67 ^F	1.99 ^{34, E2}	13.93 ^{34, E2}	F, 36, 37
Large groupers	0.39 ^E	0.45 ^{1, E2}	3.61 ^{34, E2}	F, 36, 38
Medium-size omnivorous fishes (MOF)	0.97 ^F	0.51 ^{1, E2}	5.39 ^{34, E2}	F, 36
Small omnivorous fishes	1.50 ^F	1.75 ^{1, E2}	15.74 ^{34, E2}	F, 36
Hogfish/triggerfish	0.18 ^F	2.53 ^{1, E2}	8.97 ^{34, E2}	F, 54, 44
Large parrotfishes	0.27 ^F	1.33 ^{1, E2}	11.01 ^{34, E2}	F, 36
Medium-size parrotfishes	0.25 ^F	3.06 ^{1, E2}	21.33 ^{34, E2}	F, 36
Small parrotfishes	0.31 ^F	4.56 ^{1, E2}	35.43 ^{34, E2}	36
Gulf wrasse/masked goby	0.16 ^F	4.20 ^{1, E2}	22.77 ^{34, E2}	43
Dolphins	0.02 ^{55, 56}	0.59 ^E	4.84 ⁵⁶	56, 57, 58, 59
Pelican	0.05 ^E	0.02 ^{1, 60, E2}	0.20 ^{1, 60, E2}	61
Cormorants	0.05 ^E	0.02 ^{1, E2}	0.19 ^{1, E2}	62
Gulls	0.06 ^E	0.03 ^{1, E2}	0.44 ^{1, E2}	63
Frigatebirds/terns	0.05 ^E	0.02 ^{1, 60, E2}	0.22 ^{1, 60, E2}	64, 65
Sea turtles	0.12 ^E	0.06 ^{1, E2}	0.30 ^{1, E2}	66, 67, 68, 69, 70, 71
Particulated organic matter from river (POM)	15 ^E		0.353 ^E	

^E Estimated by the program assuming an EE = 0.95; ^F Field work; ^{E1} Estimated from reference 1, assuming a lower value due to a lower growth rate; ^{E2} Modified from the original value to balancing the model; ¹ Optiz, 1996; ² Ramírez-García et al., 2007; ³ Kleppel, 1993; ⁴ Köter et al., 2002; ⁵ Taylor et al., 2007; ⁶ Granados-Barba, 2001; ⁷ Fauchald and Jumars, 1979; ⁸ Vera-Hidalgo, 2007; ⁹ Armendáriz-Villegas, 2008; ¹⁰ Ibañez et al., 2009; ¹¹ Ortigosa-Gutierrez, 2005; ¹² Zamora-Silva, 2003; ¹³ Wilson and Forrest, 2005; ¹⁴ Basaguren-Ansoleaga, 2008; ¹⁵ Händeler and Wägele, 2007; ¹⁶ Helm and Bourne,

2004; ¹⁷ Svicera-Martínez, 2008; ¹⁸ Morton et al., 2008; ¹⁹ Peharda and Brian, 2006; ²⁰ Paine, 1966; ²¹ De Ridder and Lawrence, 1982; ²² Massin, 1982; ²³ Warner, 1982; ²⁴ Jangoux, 1982; ²⁵ Pihl et al., 1992; ²⁶ Dingle and Caldwell, 1975; ²⁷ Stachowicz and Hay, 1999; ²⁸ McDonald, 1982; ²⁹ Woods, 1993; ³⁰ Caine, 1975; ³¹ Albertoni et al., 2003; ³² Summers et al., 1997; ³³ Criales-Hernández et al., 2006; ³⁴ Froese and Pauly, 2010; ³⁵ Mansueti, 1960; ³⁶ Randall, 1967; ³⁷ Casazza, 2008; ³⁸ Delgado-Miranda, 1997; ³⁹ Manooch et al., 1984; ⁴⁰ Manooch et al., 1985; ⁴¹ DeVane, 1978; ⁴² Cervigón, 1993; ⁴³ Santander-Monsalvo, 2010; ⁴⁴ Santander-Monsalvo, 2007; ⁴⁵ Cocheret de la Moriniere et al., 2003; ⁴⁶ Muller et al., 2003; ⁴⁷ Jiménez-Badillo et al., 2002; ⁴⁸ Manooch and Haimovich, 1983; ⁴⁹ Mateo and Rodríguez, 1986; ⁵⁰ Pauly, 1984; ⁵¹ Tilghman et al., 2001; ⁵² Sánchez-Rueda, 2002; ⁵³ Birkeland and Neudecker, 1981; ⁵⁴ Lieske and Myers, 1994; ⁵⁵ Hernández, 2010; ⁵⁶ Barros and Odell, 1990; ⁵⁷ Barros and Wells, 1998; ⁵⁸ Santos et al., 2001; ⁵⁹ Santos et al., 2007; ⁶⁰ Vasconcellos and Watson, 2004; ⁶¹ Harper, 2004; ⁶² Withers and Brooks, 2004; ⁶³ Pierotti and Annett, 1991; ⁶⁴ Serrano and Azevedo-Júnior, 2005; ⁶⁵ Favero et al., 2000; ⁶⁶ Amorocho and Reina, 2007; ⁶⁷ Ferreira et al., 2006; ⁶⁸ Meylan, 1988; ⁶⁹ Mortimer, 1981; ⁷⁰ Plotkin, 2005; ⁷¹ Seminoff et al., 2002.

References of supplementary data 1

- Albertoni, E.F., Palma-Silva, C., Esteves, F.A. 2003. Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(3), 395-403.
- Amorocho, D.F., Reina, R.D., 2007. Feeding ecology of the East Pacific green turtle *Chelonia mydas agassizii* at Gorgonal National Park, Colombia. *Endangered Species Research* 3, 43-51.
- Armendáriz-Villegas, E.J., 2008. Ecología trófica de *Octopus bimaculatus* Verril, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) en Bahía de los Ángeles, B.C., México. M.Sc. Thesis. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México.
- Barros, N.B., Odell, D.K., 1990. Food habits of bottlenose dolphins in the Southeastern United States. In: Leatherwood, S., Reeves, R.R. (Eds.), *The bottlenose dolphin*. San Diego, CA: Academic Press, pp. 309-328.
- Barros, N.B., Wells, R.S., 1998. Prey and feeding patterns of resident bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Sarasota Bay, Florida. *Journal of Mammalogy* 79(3), 1045-1059.
- Basaguren-Ansoleaga, A. 2008. Alimentación selectiva de la liebre de mar (*Aplysia dactylomela* Rang, 1828) en una dieta multiespecífica de macrolagas. *Anales Universitarios de Etología* 2, 7-12.
- Birkeland, C., Neudecker, S., 1981. Foraging behavior of two Caribbean chaetodontids: *Chaetodon capistratus* and *C. aculeatus*. *Copeia* 1, 169-178.
- Caine, E.A., 1975. Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 18(3), 277-301.

- Casazza, T.L., 2008. Community structure and diets of fishes associated with pelagic sargassum and open-water habitats off north carolina. M.Sc. Thesis. Center for Marine Science, University of North Carolina, Wilmington, North Carolina.
- Cervigón, F. 1993. Los peces marinos de Venezuela. Vol 2. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B.J.A., Nagelkerken, I., Hemminga, M.A., Huiskes, A.H.L., van der Velde, G., 2003. Ontogenic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* 246, 279-289.
- Criales-Hernández, M.I., García, C.M., Wolff, M., 2006. Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencias tropical en La Guajira, Caribe Colombiano. *Revista de Biología Tropical* 54(4), 1257-1282.
- De Ridder, C., Lawrence, J.M., 1982. Food and feeding mechanisms: Echinoidea. In: Jangoux M., Lawrence J. (Eds.), *Echinoderm nutrition*. Balkema, Rotterdam, pp. 57-116.
- Delgado-Miranda, G., 1997. Hábitos alimentarios de la ictiofauna de acompañamiento del camarón y otras especies de interés comercial en la plataforma cubana. Informe proyecto FAO EP/INT/724/GEF.
- DeVane, Jr.J.C., 1978. Food of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, in Onslow Bay, North Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society* 107(4), 583-586.
- Dingle, H., Caldwell, R.L., 1975. Distribution, abundance, and interspecific agonistic behavior of two mudflat stomatopods. *Oecología* 20(2), 167-178.
- Fauchald, K., Jumars, P.A., 1979. The diet of worms: a study of polychete feeding guilds. *Oceanogr. Oceanography and Marine Biology: Annual Review*, 17, 193-284.
- Favero, M., Silva, R.M.P., Mauco, L., 2000. Diet of royal (*Thalasseus maximus* and sandwich (*T. sandvicensis*) terns during the austral winter in the Buenos Aires province, Argentina. *Ornitología Neotropical* 11(3), 259-262.
- Ferreira, B., Garcia, M., Jupp, B.P., Al-Kiyumi, A., 2006. Diet of the green turtle (*Chelonia mydas*) at Ra's Al Hadd, Sultanate of Oman. *Chelonian conservation and Biology* 5(1), 141-146.
- Froese, R., Pauly, D., 2012. FishBase. www.fishbase.org (version 10/2012).
- Granados-Barba, A., 2001. Los poliquetos bénticos de la región petrolera del sureste del golfo de México: estructura comunitaria e impacto ambiental. Ph.D. Thesis. Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F..
- Händler, K., Wägele, H., 2007. Preliminary study on molecular phylogeny of *Sacoglossa* and a compilation of their food organisms. *Bonner Zoologische Beiträge* 55, 231-254.

- Harper, W.L., 2004. American white pelican *Pelecanus erythrorhynchos*. In: Paige, K. (Ed.), Accounts and measures for managing identified wildlife. Ministry of Water, Land and Air Protection, British Columbia, pp. 115-125.
- Helm, M.M., Bourne, N., 2004. Hatchery culture of bivalves. A practical manual. Fisheries Technical Paper 471. FAO Fisheries Department, Rome, Italy.
- Hernández, I.C., 2010. Interacción del delfín costero *Tursiops truncatus* con embarcaciones y artes de pesca en el Sistema Arrecifal Veracruzano. M.Sc. Thesis. Posgrado en Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California, México.
- Ibañez, C.M., Sepúlveda, R.D., Sanhueza, E., Ruiz, J.F., Chong, J., 2009. Feeding strategies of *Robsonella fontaniana* (d'Orbigny, 1834)(Cephalopoda: Octopodidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(2), 277-283.
- Jangoux, M., 1982. Food and Feeding mechanisms: Asteroidea. In: Jangoux, M., Lawrence J. (Eds.), Echinoderm nutrition. Balkema, Rotterdam, pp. 117-159.
- Jiménez-Badillo, M.L., Castro-Gaspar, L.G., Cortés-Salinas, J.C., Garza-Garza, S., 2002. Hábitos alimentarios de la rubia (*Ocyurus chrysurus*) en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). In: Proceedings of VIII Congreso Nacional de Ictiología. Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México, p. 29.
- Kleppel, G.S., 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series* 99, 183-195.
- Köter, I., 2002. Feeding ecology of coral reef sponges. Ph.D. Thesis. Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany.
- Lieske, E., Myers, R., 1994. Collins Pocket guide. Coral reef fishes. Indo-Pacific y Caribbean including the Red Sea. Haper Collins Publishers, New York.
- Manooch, C.S., Haimovich, M. 1983. Foods of greater amberjack, *Seriola dumerili*, and almaco jack, *Seriola rivoliana* (Pisces: Carangidae), from the south Atlantic Bight. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 99(1), 1-9.
- Manooch, C.S., Mason, D.L., Nelson, R.S., 1984. Food and Gastrointestinal Parasites of Dolphin *Coryphaena hippurus* collected along the southeastern and gulf coast of the United States. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 50(9), 1511-1524.
- Manooch, C.S., Mason, D.L., Nelson R.S., 1985. Food of little Tunny *Euthynnus alleteratus* collected along the southeastern and Gulf coast of the United States. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 51(8): 1207-1218.
- Mansueti, R.J., 1960. Comments on the rougthead stingray, *Dasyatis centroura*, in Maryland waters. *Chesapeake Science* 1(1), 76-77.

- Massin, C., 1982. Food and feeding mechanisms: Holothuroidea. In: Jangoux M., Lawrence J. (Eds.), Echinoderm nutrition. Balkema, Rotterdam, pp. 43-55.
- Mateo, C.M., Rodriguez, P.C.M., 1986. Incidencia de crustáceos en la dieta de la sardina *Harengula humeralis*. Ciencia y Sociedad XI(2), 150-157.
- McDonald, J., 1982. Divergent life history patterns in the co-occurring intertidal crabs *Panopeus herbstii* and *Eurypanopeus depressus* (Crustacea: Brachyura: Xanthidae). Marine Ecology Progress Series 8, 173-180.
- Meylan, A., 1988. Spongivory in Hawksbill Turtles: a diet of glass. Science 239 (4838), 393-395.
- Mortimer, J.A., 1981. The feeding ecology of the West Caribbean Green turtle (*Chelonia mydas*) in Nicaragua. Biotropica 13(1), 49-58.
- Morton, B., Peharda, M., Harper, E.M., 2007. Drilling and chipping patterns of bivalve prey predation by *Hexaplex trunculus* (Mollusca: Gastropoda: Muricidae). Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom 87(4): 933-940.
- Muller, R.G., Murphy, M.D., de Silva, J., Barbieri, L.R., 2003. A stock assessment of yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*, in the southeast United States. Final report (FWC-FMRI Report: IHR 2003-10). Florida Fish and Wildlife Conservation Commission-Florida Marine Research Institute.
- Opitz, S. 1996. Trophic interactions in Caribbean Coral Reefs. ICLARM Technical Report No. 43.
- Ortigosa-Gutierrez, J.D., 2005. Riqueza y distribución de opisthobranchios (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) en la laguna arrecifal de Isla Verde, Veracruz. Bachellor Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and biodiversity. The American Naturalist 100(910), 56-75.
- Pauly, D., 1984. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews 8, pp. 1-325.
- Peharda, M., Brian, M., 2006. Experimental prey species preferences of *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae) and predator-prey interactions with the Black mussel *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae). Marine Biology 148, 1011-1019.
- Pierotti, R., Annett, C.A., 1991. Diet choice in the herring gull: constraints imposed by reproductive and ecological factors. Ecology 72(1), 319-328.
- Pihl, L., Baden, S.P., Diaz, R.J., Schaffner, L.C., 1992. Hypoxia-induced structural changes in the diet of bottom-feeding fish and Crustacea. Marine Biology 112(3), 349-361.

- Plotkin, P.T., (Editor), 1995. National Marine Fisheries Service and U.S. Fish and Wildlife service Status Reviews for sea turtles listed under the endangered species Act of 1973. National Marine Fisheries Service, Silver Spring, Maryland.
- Ramírez-García, P., Terrados, J., Hernández-Martínez, O., Pedraza, K., Quiroz, A., 2007. La vegetación de *Thalassia testudinum* en los arrecifes de Hornos, Sacrificios y Enmedio: Biomasa, productividad y dinámica de crecimiento. In: Granados-Barba A, Abarca-Arenas LG, Vargas-Hernández JM, editors. Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, Campeche, pp. 173-184.
- Randall, J.E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5, 665-847.
- Sanchez-Rueda, P., 2002. Stomach content analysis of *Mugil cephalus* and *Mugil curema* (Mugiliformes: Mugilidae) with emphasis on diatoms in the Tamiahua lagoon, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 50(1), 245-252.
- Santander-Monsalvo, J., 2007. Ecología trófica de peces del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. Memoria de Residencia Profesional. Instituto Tecnológico de Boca del Río, Boca del Río, Veracruz, México.
- Santander-Monsalvo, J., 2010. Ecología trófica de los peces más abundantes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. M.Sc. Thesis. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Boca del Río, Veracruz, México.
- Santos, M.B., Fernandez, R., Lopez, A., Martinez, J.A., Pierce, G.J., 2007. Variability in the diet of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Galician waters, north-western Spain, 1990-2005. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 231-241.
- Santos, M.B., Pierce, G.J., Reid, R.J., Patterson, I.A.P., Ross, H.M., Mente, E., 2001. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *Journal of the Marine Biology of the Association of the United Kingdom* 81(5), 873-878.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A., Nichols, W.J., 2002. Diet of east pacific green turtles (*Chelonia mydas*) in the central Gulf of California, Mexico. *Journal of Herpetology* 36(3), 447-453.
- Serrano, I.L., Azevedo-Júnior, S.A., 2005. Dietas das aves marinhas do Parque Nacional dos Abrolhos, Bahia, Brasil. *Ornithologia* 1(1), 75-92.
- Stachowicz, J.J., Hay, M., 1999. Reduced mobility is associated with compensatory feeding and increased diet breadth of marine crabs. *Marine Ecology Progress Series* 188, 169-178.
- Summers, R.B., DeLong, M.D., Thorp, J.H. 1997. Ontogenetic and temporal shifts in the diet of the amphipod *Gammarus fasciatus*, in the Ohio River. *The American Midland Naturalist* 137(2), 329-336.

- Svicera-Martínez, A., 2008. Distribuição e abundância da malacofauna epibentônica no parracho de Maracajaú, RN, Brasil. M.Sc. Thesis. Departamento de Oceanografia e Limnologia do Centro de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande Do Norte, Brasil.
- Taylor, M.W., Radax, R., Steger, D., Wagner, M., 2007. Sponge associated Microorganism: Evolution, Ecology and Biotechnological Potencial. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 71(2), 295-347.
- Tilghman, G.C., Klinger-Bowen, R., Francis-Floyd, R., 2001. Feeding electivity indices in surgeonfish (Acanthuridae) of the Florida Keys. *Aquarium Sciences and Conservation* 3, 215-223.
- Vasconcellos, M., Watson, R., 2004. Mass balance of Atlantic oceanic systems, In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (Eds.), *West African marine ecosystems: models and fisheries impacts*. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver, pp. 171-214.
- Vera-Hidalgo, A.D., 2007. Composición y estructura de las familias de anélidos poliquetos bentónicos en el arrecife Hornos, Veracruz, México. Bachelor Thesis. Instituto Tecnológico de Boca del Río, Veracruz, México.
- Warner, G., 1982. Food and Feeding mechanisms: Ophiroidea. In: Jangoux M., Lawrence J. (Eds.), *Echinoderm nutrition*. Balkema, Rotterdam, pp. 161-181.
- Wilson, J.G., Forrest, N., 2005. Population dynamics, biomass and productivity of *Limapontia depressa* (Gastropoda: opisthobranchia) at Bull Island, Dublin, Ireland. *Aquatic Ecology* 38(4), 575-585.
- Withers, K., Brooks, T.S., 2004. Diet of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) wintering on the central Texas coast. *The Southwestern Naturalist* 49(1), 48-53.
- Woods, C.M., 1993. Natural diet of the crab *Notomithax ursus* (Brachyura: Majidae) al Oaro, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27, 309-315.
- Zamora-Silva, B.A., 2003. Opisthobranchios bénticos de La Gallega, Veracruz, México. Bachelor Thesis. Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Supplementary data 2. Prey–predator matrix of functional groups of the Veracruz Reef System mass-balance model. Each functional group can be a prey (rows) and a predator (column). Predator names that are not prey appear at the end of the table.

Prey \ predator	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1 Phytop. diatoms	0.47	0.4	0.46	0	0	0	0	0.41	0.41	0	0.04	0.44	0	0	0	0.51	0.34	0.05	0	0
2 Phytop. dinoflagellates	0.13	0.11	0.13	0	0	0	0	0.12	0.12	0	0	0.13	0	0	0	0.15	0.1	0	0	0
3 Phytop. cyanobacteria	0.07	0.06	0.06	0	0	0	0	0.05	0.05	0	0	0.06	0	0	0	0.07	0.05	0	0	0
4 Fleshy algae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0.8	0	0	0.2	0	0.6
5 Calcareous algae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0.05
6 Encrusting algae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.1	0	0	0.05	0	0.04
7 Seagrasses	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3
8 Zoop. copepods	0	0	0.05	0.2	0.27	0.2	0.2	0	0	0.1	0	0.03	0	0	0	0	0.2	0	0	0
9 Zoop. appendicularians	0	0	0.1	0.12	0.12	0.1	0.1	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Zoop. ostracods	0	0	0	0.19	0.17	0.15	0.15	0	0	0.07	0	0.02	0	0	0	0	0.1	0	0	0
11 Large-polyp corals	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0
12 Small-polyp corals	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.01
13 Plate corals	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
14 Branching corals	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 Herbiv. free-living worms	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19 Sessile annelids	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
20 Depositivorous free-living worms	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0.1	0
21 Octopus	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22 Sea hares	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23 Small bivalves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0.32	0
24 Large bivalves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.11	0
25 Grazer snails	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0
26 Carnivorous snails	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
33 Carnivorous crabs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0	0
34 Omnivorous crabs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.01	0
36 Isopods/amphipods	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
71 Particulate organic matter from river	0.03	0.1	0.05	0.15	0.2	0.35	0.35	0.2	0.2	0	0	0.2	0.15	0	0	0	0	0.15	0	0
72 Detritus	0.1	0.07	0.05	0.1	0.1	0.1	0.1	0.15	0.15	0.2	0	0	0.8	0	0	0.25	0.19	0.2	0	0
73 Import	0.2	0.25	0.1	0.24	0.14	0.1	0.1	0.07	0.07	0.03	0.04	0.12	0.05	0.25	0	0.02	0.02	0.25	0	0

Supplementary data 2. continuation...

Prey \ predator	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
1 Phytop. diatoms	0	0	0.01	0.11	0	0	0	0.029	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Phytop. dinoflagellates	0	0	0	0.03	0	0	0	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Phytop. cyanobacteria	0	0	0.01	0.02	0	0	0	0.01	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
4 Fleshy algae	0.5	0.5	0	0	0	0.03	0.4	0.1	0.21	0	0	0	0	0	0	0	0
5 Calcareous algae	0.05	0.05	0	0	0	0	0.04	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 Encrusting algae	0.05	0.05	0	0	0	0	0.04	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 Seagrasses	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
8 Zoop. copepods	0	0	0	0.3	0.1	0	0.04	0.1	0.05	0	0	0	0	0	0	0.02	0
9 Zoop. appendicularians	0	0	0	0.2	0.1	0	0	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0	0.01	0
10 Zoop. ostracods	0	0	0	0.2	0.2	0	0.01	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0
15 Ball/tube sponges	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 Encrusting sponges	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carnivorous free-living																	
17 worms	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0.02	0	0	0	0.03	0
18 Herbiv. free-living worms	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.02	0	0	0	0.01	0.03
19 Sessile annelids	0	0	0.1	0	0.05	0	0	0.02	0.02	0.11	0	0	0	0	0	0	0.04
Depositivorous free-living																	
20 worms	0	0	0	0	0.05	0	0.02	0.02	0	0.11	0	0	0	0	0	0	0.08
21 Octopus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.03	0	0	0	0
23 Small bivalves	0	0	0	0	0	0.2	0.05	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1
24 Large bivalves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0.05
25 Grazer snails	0	0	0	0	0	0	0.01	0.03	0	0.01	0	0	0	0	0	0.03	0.06
26 Carnivorous snails	0	0	0	0	0	0.15	0.01	0.03	0	0.05	0	0	0	0	0	0.01	0.05
27 Long-spine sea urchins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05
Medium-size-spine sea																	
28 urchins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2
29 Short-spine sea urchins	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.13
33 Carnivorous crabs	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.05	0	0.02	0	0	0	0.02	0.06
34 Omnivorous crabs	0	0	0	0	0	0.05	0	0.01	0	0.05	0	0.02	0	0	0	0.02	0.12
35 Shrimps	0	0	0	0	0	0.1	0	0.01	0	0	0.01	0	0.05	0	0	0.01	0.02
36 Isopods/amphipods	0	0	0	0	0	0.05	0.04	0.02	0.03	0.01	0	0.04	0	0	0	0.03	0.01

Supplementary data 2. Continuation...

Prey \ predator	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
39 Jacks	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.15	0.2	0	0	0
40 Tunnies and dolphinfish	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0.01	0	0	0	0
41 Mackerels	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.02	0	0	0	0
Carnivorous medium-size																	
43 visitors fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.03	0	0	0
44 Sand predator fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.02	0	0	0	0	0	0
45 Herrings	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.5	0.05	0.2	0.1	0.3	0
46 Pelagic medium-size fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.17	0.02	0	0	0
47 Medium-size pisciv. fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0	0	0	0	0
48 Detritivorous reef fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0	0.2	0	0
49 Chubs	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.1	0	0	0	0
50 Surgeonfishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.01	0	0	0.1	0	0
51 Detritivorous sand fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.05	0	0	0.02	0	0	0
52 Grunts/porkfish	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.05	0	0	0.02	0	0
53 Small carnivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0
54 Corallivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0.02	0	0	0	0
55 Anchovies	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.1	0.12	0.05	0.15	0.23	0.3	0
56 Small planktivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0.07	0	0.05	0
57 Large groupers	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
Medium-size omnivorous																	
58 fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.03	0	0	0	0
59 Small omnivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0	0	0	0.01	0
60 Hogfish/triggerfish	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.03	0.04	0	0.02	0
61 Large parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
62 Medium-size parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0
63 Small parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.05	0
64 Gulf wrasse/masked goby	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.02	0
70 Sea turtles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.003	0	0	0	0	0	0
Particulate organic matter																	
71 from river	0	0.15	0.03	0.04	0.1	0	0.01	0.01	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
72 Detritus	0.1	0.2	0.85	0.1	0.3	0.09	0.13	0.3	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0
73 Import	0.2	0.05	0	0	0.1	0.3	0.2	0.13	0.15	0	0.137	0.08	0.28	0.26	0.35	0.06	0

Supplementary data 2. Continuation...

Prey \ predator	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
31 Sessile sea cucumbers	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
32 Crinoids and sea stars	0	0	0	0.02	0	0	0	0.025	0.05	0	0	0	0	0	0	0.19	0
33 Carnivorous crabs	0.005	0	0.05	0.1	0	0.02	0	0.025	0.1	0	0	0	0.03	0	0	0.13	0
34 Omnivorous crabs	0	0	0.1	0.17	0	0	0	0.025	0.22	0	0	0	0.03	0	0	0.15	0
35 Shrimps	0.08	0.2	0.1	0.08	0	0	0.01	0.05	0.01	0	0.02	0	0.178	0	0	0.08	0
36 Isopods/amphipods	0.03	0	0	0.1	0	0.01	0.03	0.05	0.2	0.02	0	0.05	0	0	0.1	0.02	0
37 Rays	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
Carnivorous medium-size																	
43 visitors fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
44 Sand predator fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
45 Herrings	0	0	0.005	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46 Pelagic medium-size fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0
47 Medium-size piscivorous fishes	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
48 Detritivorous reef fishes	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49 Chubs	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50 Surgeonfishes	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0
51 Detritivorous sand fishes	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
52 Grunts/porkfish	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.1	0	0	0	0
53 Small carnivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
55 Anchovies	0	0.4	0.005	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0
56 Small planktivorous fishes	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59 Small omnivorous fishes	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61 Large parrotfishes	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
62 Medium-size parrotfishes	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
63 Small parrotfishes	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
64 Gulf wrasse/masked goby	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.01	0	0	0	0	0
70 Sea turtles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0
Particulate organic matter from																	
71 river	0	0	0	0.01	0	0.02	0.1	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0
72 Detritus	0	0	0	0.03	0	0.02	0.7	0	0	0	0	0.1	0	0.01	0.14	0	0
73 Import	0.15	0.1	0.06	0.07	0.1	0.085	0	0	0	0	0.14	0.11	0	0.2	0	0.05	0

Supplementary data 2. Continuation...

Prey \ predator	62	63	64	65	66	67	68	69	70
4 Fleshy algae	0.12	0.22	0	0	0	0	0	0	0.01
5 Calcareous algae	0.52	0.5	0	0	0	0	0	0	0.01
6 Encrusting algae	0.25	0.2	0	0	0	0	0	0	0.01
7 Seagrasses	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0	0.15
8 Zoop. copepods	0	0	0.48	0	0	0	0	0	0
10 Zoop. ostracods	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
11 Large-polyp corals	0.005	0.005	0	0	0	0	0	0	0.002
12 Small-polyp corals	0.015	0.01	0	0	0	0	0	0	0.002
13 Plate corals	0	0	0	0	0	0	0	0	0.002
15 Ball/tube sponges	0.02	0.005	0	0	0	0	0	0	0.4
16 Encrusting sponges	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0	0.4
17 Carnivorous free-living worms	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001
18 Herbivorous free-living worms	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001
19 Sessile annelids	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0.001
22 Sea hares	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01
24 Large bivalves	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0
26 Carnivorous snails	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0
33 Carnivorous crabs	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0
34 Omnivorous crabs	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0
35 Shrimps	0	0	0	0.1	0	0	0	0.05	0
36 Isopods/amphipods	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001
39 Jacks	0	0	0	0	0.03	0	0	0.05	0
44 Sand predator fishes	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0
45 Herrings	0	0	0	0.2	0.27	0.15	0	0.3	0
46 Pelagic medium-size fishes	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0
47 Medium-size piscivorous fishes	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
51 Detritivorous sand fishes	0	0	0	0.05	0	0.1	0	0	0
52 Grunts/porkfish	0	0	0	0.03	0	0.05	0	0.16	0

Supplementary data 2. Continuation...

Prey \ predator	62	63	64	65	66	67	68	69	70
55 Anchovies	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0
61 Large parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0
62 Medium-size parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0.003	0
63 Small parrotfishes	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0
Particulate organic matter									
71 from river	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0
72 Detritus	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
73 Import	0	0	0.1	0.27	0.4	0.5	0.6	0.211	0

Functional groups that appear as predators but not as prey in the model: 38, sharks; 42, barracuda; 65, dolphins; 66, pelican; 67, cormorants; 68, gulls; 69, frigatebirds/terns.