



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE LA ICTIOFAUNA ARRECIFAL Y
ANÁLISIS TOPOLÓGICO DE LA RED TRÓFICA, EN BAHÍA LA ENTREGA,
OAXACA, ANTES Y DESPUÉS DE UN EVENTO DE MORTANDAD DE
Diadema mexicanum

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biol. Sandra Quetzalli Bárcenas Gutiérrez

DIRECTOR

Dr. Francisco Benítez Villalobos

CO-DIRECTOR

Dr. Antonio López Serrano

Puerto Ángel, Oaxaca, México

Agosto, 2021

Dedicatoria

A mi compañero de proyectos de vida y académicos, Erick, por ser él con todos sus bellos atributos, por su confianza, fortaleza y amor. Al nuevo miembro de esta familia Enid que es el mejor proyecto que hemos emprendido y el que ha dado mejores frutos en tan poco tiempo, te amamos mi vida.

A mis padres Carmina y Pablo por siempre impulsarme a ser más, por ser el motor que me permite saber que siempre puedo. A mis hermanitos Ari y Aleph por siempre sumarme, me encanta celebrar nuestros logros. A Patricia por todo el apoyo invertido en mí.

Agradecimientos

A la Universidad del Mar por ser un hogar y refugio en este lugar nuevo, por brindar nuevos conocimientos, amistades y experiencias.

Al sistema de becas CONACyT por permitirme continuar con mi formación académica y por el privilegio de darme su apoyo para realizar esta investigación.

Al departamento de estudios de posgrado de la UMAR por permitirme formar parte de la maestría en ecología marina que era un sueño de mi infancia.

Al Dr. Francisco Benítez Villalobos por ser un fantástico maestro, por enseñarme a bucear y mostrarme este hermoso mundo submarino; muchas gracias por todo el conocimiento, la ayuda, por siempre animarme a seguir durante esta etapa y por regalarme su amistad.

Al Dr. Antonio López Serrano por sus aportaciones a este trabajo con su vasto conocimiento sobre el mar, principalmente en redes tróficas.

A mis asesores Dra. Ana María Torres Huerta, M. en C. Gerardo E. Leyte Morales y M. A. I. A. Eduardo J. Ramírez Chávez por sus preguntas, aportaciones y enseñanzas.

A Anyeli, Daniel, Francisco, Amanda, Adán y Héctor que fueron como una familia estos años, por su amistad, su apoyo, por las escapadas al mar y por las reuniones que terminaron en fiesta.

Resumen

El disturbio es un proceso natural que ocurre en todos los ecosistemas, incluidos los arrecifes de coral, sin embargo, la eliminación de especies, las alteraciones antropogénicas y la contaminación, suelen tener diversos efectos en la estructura comunitaria y en la red trófica, los cuales suelen ser mayores a lo que el arrecife puede soportar. En este contexto, en la presente investigación se evaluó el efecto que tuvo la eliminación de un herbívoro clave como *Diadema mexicanum* en la estructura comunitaria y en la topología trófica del ensamble de peces presente en el arrecife de bahía La Entrega. Mediante el uso de índices ecológicos y topológicos, se identificaron las modificaciones observables entre dos periodos de muestreo, correspondientes a antes y después de un evento de mortandad del erizo. Se construyeron matrices binarias y de abundancia específica de las relaciones tróficas a partir de datos obtenidos de censos visuales y estudios de hábitos alimentarios de las especies, en sitios dentro de y cercanos a la zona de estudio, para obtener los ítems de dieta. En total se cuantificaron 39 708 organismos pertenecientes a 71 especies, 62 de ellas antes de la mortandad y 53 especies posteriormente a esta. Con esos datos se construyeron dos gráficos para cada periodo, el primero compuesto por 91 ítems unidos por 351 flujos y el segundo integrado por 82 ítems y 296 flujos, conformando una red más homogénea y conectada, en la que se observaron cambios en la composición de gremios tróficos. Con la eliminación del erizo desaparecieron especies que se alimentaban de este (*A. hispidus* y *B. polylepis*) y aumentó la abundancia de especies con hábitos herbívoros (*A. nigricans*, *A. xanthopterus*, *P. punctatus*, *S. ghobban*) lo que sugiere un cambio en la dominancia de algas. Al incrementar la abundancia de herbívoros también aumentaron los depredadores (*L. argentiventris*) y arribaron otros (*L. guttatus*), así como algunas especies intermediarias. Esta dinámica en la estructura comunitaria y topológica podría indicar que el arrecife de La Entrega presenta mecanismos de resiliencia efectivos ante los procesos de perturbación, como la mortandad masiva del erizo.

Palabras clave: peces, abundancia, recambio, interacciones tróficas, nodo, flujo, centralidad, poder, subestructura y gremio.

Abstract

Disturbance is a natural process that occurs in all ecosystems, including coral reefs, however the elimination of species, anthropogenic alterations and pollution usually have various effects on the community structure and the food web, which could be stronger than what the reef can support. In this context, the present investigation evaluated the effect that the elimination of a key herbivore such as *Diadema mexicanum* had on the community structure and on the trophic topology of the fish assemblage of the reef at La Entrega. By using ecological and topological indices, observable modifications were identified between two sampling periods, corresponding to before and after the sea urchin die-off. Specific and binary abundance matrices of trophic relationships were constructed, based on data obtained from visual censuses and studies of the species feeding habits, carried out within and near the study area, to obtain the diet items. 39,708 organisms belonging to 71 species were observed, 62 of them before the die-off and 53 species after this. With these data, two graphs were constructed for each period. The first made up of 91 items joined by 351 flows and the second made up of 82 items and 296 flows, forming a more homogeneous and connected network, where changes were observed in the composition of trophic guilds. With the elimination of the sea urchin, species that fed on it (*A. hispidus* and *B. polylepis*) disappeared and the abundance of species with herbivorous habits (*A. nigricans*, *A. xanthopterus*, *P. punctatus*, *S. ghobban*), increased; which suggests a change in algae dominance. As the abundance of herbivores increased, local predators (*L. argentiventris*) also increased and others (*L. guttatus*) arrived, as well as some intermediate species. This dynamic in the community and topological structure could indicate that the reef of La Entrega has effective resilience mechanisms in the face of disturbance processes, such as the die-off of the sea urchin.

Key words: Fish, abundance, replacement, trophic interactions, node, flow, centrality, power, substructure and guild.

Índice

I.	Figuras	I
II.	Tablas	V
III.	Ecuaciones	VII
❖	Introducción	1
❖	Antecedentes	7
❖	Justificación	11
❖	Hipótesis	12
❖	Objetivos	13
	○ Objetivo general	
	○ Objetivos particulares	
❖	Área de estudio	14
❖	Materiales y métodos	16
	➤ Datos de campo	16
	➤ Trabajo de gabinete	17
	➤ Análisis de datos	18
1.	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	18
1.1	Diversidad alfa ($D\alpha$)	18
	○ Eficiencia del muestreo	18
	○ Composición general de la comunidad	19
	○ Estructura de la comunidad	19
1.2	Diversidad beta ($D\beta$)	22
	○ Coeficientes de similitud entre años	22
	○ Gradiente de disimilitud entre meses	23
	○ Temporadas de recambio de peces, entre años	24

2. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA	29
2.1 Organización de ítems y construcción de matrices	29
2.2 Análisis de la red trófica arrecifal presente en bahía La Entrega, mediante ARS	31
○ Densidad y centralización de la red	32
○ Centralidad de grado	32
○ Importancia de nodo	33
○ Poder de nodo	34
2.3 Centralidad contra poder y representación gráfica de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de <i>D. mexicanum</i>	35
○ Nivel trófico	36
2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad arrecifal de La Entrega, por periodos y por temporadas	36
❖ Resultados	39
1. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	39
1.1 Diversidad alfa ($D\alpha$)	39
○ Eficiencia del muestreo	39
○ Composición general de la comunidad	40
○ Estructura de la comunidad	42
1.2 Diversidad beta ($D\beta$)	46
○ Coeficientes de similitud entre años	46
○ Gradiente de disimilitud entre meses	46
○ Temporadas de recambio de peces, entre años	47
2. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA	61
2.1 Organización de elencos tróficos y construcción de matrices	61
2.2 Análisis de la red trófica arrecifal presente en bahía La Entrega, mediante ARS	65

○ Densidad y centralización de la red	67
○ Centralidad de grado	68
○ Importancia de nodo	72
○ Poder de nodo	74
2.3 Centralidad contra poder y representación gráfica de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de <i>D. mexicanum</i>	77
○ Nivel trófico	78
2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad arrecifal de La Entrega, por periodos y por temporadas	82
❖ Discusión	90
1. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	90
1.1 Comparación entre la composición específica, previo a la mortandad de <i>D. mexicanum</i> y posterior a esta ($D\alpha$).	90
○ Riqueza específica	90
○ Abundancia relativa	92
1.2 Similitud entre la estructura comunitaria, previo a la mortandad de <i>D. mexicanum</i> y posterior a esta ($D\beta$).	96
2. ANÁLISIS DE REDES TRÓFICAS	98
2.1 Comparación de la composición de las redes tróficas presentes, previo a la mortandad de <i>D. mexicanum</i> y posterior a esta	98
2.2 Comparación topológica de las redes tróficas presentes, previo a la mortandad de <i>D. mexicanum</i> y posterior a esta	100
○ Densidad y centralización de la red	100
○ Centralidad de grado	101
○ Importancia de nodo	104

○ Poder de nodo	104
2.3 Centralidad contra poder y nivel trófico de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de <i>D. mexicanum</i>	106
○ Nivel trófico	106
2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad arrecifal de La Entrega, por periodo y por temporadas	107
❖ Conclusión	110
❖ Recomendaciones	112
❖ Referencias	113
❖ Anexos	138

I. Figuras

Figura 1. Área de estudio en Huatulco, mostrando la localización de bahía La Entrega (Modificado de Zamorano & Leyte-Morales 2005, Ramos-Santiago & Tapia 2017). 14

Figura 2. Ejemplos de diferentes grados de centralización y de poder de una red, en donde cada esfera representa un nodo y las flechas, las conexiones entre ellos. La red A es 100% central a diferencia de la red C en donde la centralización es 0%. En la red A el nodo negro es poderoso, debido a que los nodos de color gris dependen de él, en contraste con la red B en donde ha perdido poder, ya que los nodos grises tienen otra conexión, en caso de que el nodo negro desapareciera (Modificado de Abarca-Arenas *et al.* 2007). 35

Figura 3. Resultados del modelo de Clench $E(S)$. Número acumulado de especies ícticas (S) y los meses de muestreo (M_s). Las líneas sólidas representan las riquezas específicas observadas (S_{obs}) y las líneas punteadas, las esperadas (S_{esp}). De color negro se representan los resultados de todo el estudio (T), en azul, los del periodo previo a la mortandad (AM) y en rosa, los del periodo posterior a esta (DM). 39

Figura 4. Valores mensuales de riqueza específica (S) (línea) y abundancia (N) (barras). Los meses corresponden a los periodos previos al evento de mortandad (AM) y posteriores a esta (DM). 41

Figura 5. Abundancia relativa ($N\%$) de las especies registradas en la bahía de La Entrega, en los periodos de estudio, previo a la mortandad (AM) y posterior a esta (DM). 42

Figura 6. Curvas de rango-abundancia de la serie logarítmica, para los dos periodos de estudio (AM y DM), en bahía de La Entrega, Oaxaca; en donde se muestra la riqueza específica (S) en cada rango (puntos) y el ajuste del modelo (línea). 43

Figura 7. Diversidad de acuerdo con el índice (\ln) de Shannon-Wiener (H'), antes (AM) y después (DM) de la mortandad de *D. mexicanum*, en la bahía de La Entrega. 44

Figura 8. Resultados de dominancia (λ) y equidad (J'), de los periodos AM y DM, en bahía La Entrega, Oaxaca. 45

Figura 9. Dendrograma construido a partir del MC con base en la matriz de similitudes. 46

Figura 10. Temporadas anuales. Conjunto de meses con riqueza de peces similares durante el periodo AM, en bahía de La Entrega de febrero de 2006 a enero de 2007. Representación de la *MCF Quartimax raw*. Magnitudes de carga factorial ≥ 0.55 (superior a la línea punteada) y < 0.55 (debajo de la línea punteada). Temporadas (n CP). CP 1= temporada 1 (gris oscuro) y CP 2= temporada 2 (gris claro). 50

Figura 11. Temporadas anuales. Conjunto de meses con riqueza de peces similares durante el periodo DM, en bahía de La Entrega de agosto de 2009 a julio de 2010. Representación de la *MCF Biquartimax raw*. Magnitudes de carga factorial ≥ 0.54 (superior a la línea punteada) y < 0.54 (debajo de la línea punteada). Temporadas (n CP). CP 1= temporada 1 (gris oscuro) y CP 2= temporada 2 (gris claro). 56

Figura 12. Representación gráfica de los índices obtenidos de cada temporada estacional de ambos periodos (AM y DM). Los índices de diversidad (H') (barras) y equidad (J') (línea punteada), en el eje primario y en el eje secundario, la dominancia (λ) (línea sólida). 60

Figura 13. Nodos (barras azules (*spp.*) y grises (Pr)) e interacciones (puntos) que conforman las redes tróficas presentes en el arrecife de La Entrega, en cada periodo (AM y DM), mese (MMAA) y temporada (TX_T). 66

Figura 14. Porcentajes de densidad ($D\%$) (barras) y centralización ($C\%$) (puntos) de las redes presentes en el arrecife de bahía La Entrega, por periodo (AM y DM), por temporada (TX_T) y por mes (MMAA). 67

Figura 15. Red trófica de la comunidad ícticas arrecifal de bahía La Entrega, presente en el periodo AM (izquierda). El color de nodo representa el valor de centralidad de grado (D_i), de mayor (azul) a menor (negro), el tamaño de los nodos indica el poder, de más (grandes) a menos (pequeños) y el color de las letras indica el nivel trófico al que pertenece el nodo, del histograma de frecuencia (derecha) (Algoritmo de agrupación utilizado: Fruchteman & Reingold). 79

Figura 16. Red trófica de la comunidad ícticas arrecifal de bahía La Entrega, presente en el periodo AM (izquierda). El color de nodo representa el valor de centralidad de grado (D_i), de mayor (azul) a menor (negro), el tamaño de los nodos indica el poder, de más (grandes) a menos (pequeños) y el color de las letras indica el nivel trófico al que pertenece el nodo, del histograma de frecuencia (derecha) (Algoritmo de agrupación utilizado: Fruchteman & Reingold). 80

Figura 17. Niveles tróficos de las redes arrecifales, presentes en bahía La Entrega, en las temporadas T1_{AM} (A), T2_{AM} (B), T1_{DM} (C), T2_{DM} (D). 81

Figura 18. Redes tróficas correspondientes a los periodos AM (A) y DM (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro), G5 (púrpura) y G6 (azul turquesa). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2). 84

Figura 19. Redes tróficas correspondientes a las temporadas de AM, T1_{AM} (A) y T2_{AM} (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro) y G7 (azul claro). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2). 86

Figura 20. Redes tróficas correspondientes a las temporadas de DM, T1_{DM} (A) y T2_{DM} (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro) y G6 (azul turquesa). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2). 87

Figura 21. Serie de tiempo de medias mensuales de los parámetros ambientales de Cla (línea negra), Tsm (línea roja) y el MEI (Área aplicada color gris), en la zona costera de bahías de Huatulco, de febrero 2006 a junio 2010. El área azul abarca el periodo de estudio AM, previo al evento de mortandad de *D. mexicanum* (línea punteada) y en rosa el posterior a esta (DM). 88

II. Tablas

Tabla 1. Modelos paramétricos aplicados en este estudio, para conocer la estructura de la comunidad, con base en la abundancia de las especies (N). 20

Tabla 2. Tipo de indicadores a escala de red y de nodo. 32

Tabla 3. Resultados de los modelos aplicados para el análisis de la distribución de abundancia de las especies para cada periodo de estudio (AM y DM). Se obtuvo para cada uno el valor de X^2 , los grados de libertad ($g.l.$) y el valor de probabilidad (P). 42

Tabla 4. Resultados de los índices de diversidad (H'), dominancia de (λ) y equidad (J'), por cada mes, correspondientes a los periodos AM y DM. 45

Tabla 5. MCF *Unrotated*, *Varimax*, *Biquartimax*, *Quartimax* y *Equamax raw*. Componentes principales (CP), variables ordenadas (M_s), exigen–valor ($E-V$), porcentaje de ordenación estadística (% OE). Magnitudes de carga factorial (C_{aj}) ≥ 0.55 (**negritas**) y < 0.55 . 49

Tabla 6. *MCFS* para asignar las i especies de peces arrecifales de bahía La Entrega en la solución del modelo ortogonal *Quartimax raw*. Las $CS_{ij} \geq 0.55$ que están en **negritas** indican la asignación de la i especies en el n CP señalado. 52

Tabla 7. MCF *Unrotated*, *Varimax*, *Biquartimax*, *Quartimax* y *Equamax raw*. Componentes principales (CP), variables ordenadas (M_s), exigen–valor ($E-V$), porcentaje de ordenación estadística (% OE). Magnitudes de carga factorial (C_{ij}) ≥ 0.54 (**negritas**) y < 0.54 . 55

Tabla 8. MCFS para asignar las *i* especies de peces arrecifales de bahía La Entrega en la solución del modelo ortogonal *Quartimax raw*. Las $CS_{ij} \geq 0.55$ que están en **negritas** indican la asignación de la *i* especies en el *n* CP señalado. 58

Tabla 9. Claves, periodo de presencia, dieta y nivel trófico de los ítems de presa (Pr) y de ictiofauna presente en el arrecife de bahía La Entrega, en todo el estudio. 61

Tabla 10. Principales depredadores de la comunidad arrecifal de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas, según los grados de entrada. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*. 69

Tabla 11. Principales presas de los ensambles de ictiofauna de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*. 70

Tabla 12. Nodos con centralidad de grado más alta para los meses que componen el estudio. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*. 72

Tabla 13. Nodos con mayor centralidad de intermediación (CB_{in}) de la comunidad arrecifal presente en bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*. 74

Tabla 14. Valores de poder de cada nodo que conforma la red trófica por periodo, por temporada y por mes. 76

III. Ecuaciones

Ecuación 1. Modelo de Clench $E(S)$	18
Ecuación 2. Abundancia relativa ($N\%$)	19
Ecuación 3. Progresión geométrica del número 2	19
Ecuación 4. Diversidad Shannon-Wiener (H')	21
Ecuación 5. Índice de equidad de Pielou (J')	22
Ecuación 6. Índice de dominancia de Simpson (λ)	22
Ecuación 7. Índice de similitud (s)	23
Ecuación 8. Índice de similitud de Morisita-Horn (I_{M-H})	23
Ecuación 9. Prueba de Box y Cox	23
Ecuación 10. Modelo de similitud de <i>Bray Curtis</i> o coeficiente de Sorensen (I_s)	24
Ecuación 11. Prueba de Normalidad	26
Ecuación 12. para obtener la matriz resultante del producto de Zqx' por Zqx	26
Ecuación 13. Modelo para obtener la matriz resultante de la correlación entre los meses (j) y el número total de especies de peces (nJ).	26
Ecuación 14. Indicador de centralidad de grados de entrada (D_{in})	33
Ecuación 15. Indicador de centralidad de grados de entrada (D_{out})	33
Ecuación 16. Indicador de centralidad de grados de entrada (D_i)	33
Ecuación 17. Indicador de centralidad de intermediación (CB_{in})	34
Ecuación 18. Índice de poder de Bonacich o centralidad de vector propio (C_i)	34
Ecuación 19. Nivel trófico (TL_j)	36
Ecuación 20. Modularidad de Newman (Q)	37
Ecuación 21. Conectividad (C)	37

❖ Introducción

Una comunidad es un conjunto de organismos de diferentes especies que interactúan al mismo tiempo, en una misma área (Krebs 2008) y presenta variación temporal y espacial (Verhoef & Olf 2010). La dinámica comunitaria es una característica importante para la ecología teórica, que tiene como uno de sus enfoques la conservación de los ecosistemas (Vargas Ríos 2011). Según Tansley (1935), un ecosistema es el resultado de la interacción de todos los elementos vivos (o biocenosis) y no vivos del medio ambiente (o biotopo) y estas interacciones generan propiedades emergentes o de auto organización, las cuales resultan en las propiedades del sistema (Jørgensen 2009).

Los ecosistemas arrecifales se desarrollan sobre un relieve superficial, producido por los corales hermatípicos, los cuales son organismos coloniales que secretan un esqueleto de carbonato de calcio de crecimiento lento, que sirve como ambiente físico, el cual brinda heterogeneidad al hábitat (Carricart-Ganivet & Horta-Puga 1993, López-Pérez *et al.* 2014a, Unsworth *et al.* 2012). La particular complejidad estructural que presentan estos sistemas (Beck 2006, Claro *et al.* 2007, Garza-Pérez 2010), provee de alimento y refugio a organismos juveniles y adultos de diferentes especies, que durante alguna etapa o todo su ciclo de vida, utilizan la protección del coral para su supervivencia (Bellwood & Wainwright 2002) y entre los que se incluye a gran variedad de especies de interés pesquero (Medina Valmaseda *et al.* 2014). A esta diversidad se le suma la alta conectividad dentro del mismo sistema y con otros ecosistemas (Tomascik *et al.* 1997, Kininmonth 2011). Por lo anterior, los arrecifes resguardan una gran diversidad (Connell 1978), lo que los convierte en puntos claves de conservación, a pesar de ser hábitats relativamente raros (1.2% de la plataforma continental total) (Spalding *et al.* 2001).

La presencia de arrecifes también provee otro tipo de servicios ambientales, como la protección de la costa frente a eventos de erosión (Gillis *et al.* 2014, Moguel-Archila & Martínez-De Lemos 2015) y constituyen uno de los ecosistemas más

utilizados por el humano (Tomascik *et al.* 1997), ya que principalmente se les da un uso turístico (Robles-Zavala 2012, Robles Zavala *et al.* 2015, Galván-Villa 2015).

En consecuencia, los arrecifes pueden presentar degradación por causas naturales y algunas antrópicas, como la acción constante de la pesca y el turismo, lo cual genera cambios en el ensamble de especies (Abarca-Arenas *et al.* 2007, Medina *et al.* 2004, Lara-Lara 2008, Challenger *et al.* 2009, Clarke-Murray *et al.* 2014). Algunas consecuencias de la degradación son la eliminación de los depredadores tope, el aumento de nutrientes, la colonización de algas y la acentuación de herbívoros, las cuales desencadenan cambios que interfieren en los gradientes de luz, temperatura, cantidad de nutrientes y materia orgánica. Por otro lado, la alteración de la heterogeneidad natural del arrecife, causa transiciones ecológicas permanentes, en lugar de la sucesión de perturbaciones individuales a corto plazo o eventos de disturbio intermedio (Connell 1978, McClanahan *et al.* 2002).

Las perturbaciones sinérgicas múltiples y persistentes evitan la recuperación o resiliencia del sistema. La resiliencia determina la estática y el comportamiento que tiene en escala espacial y temporal un sistema ecológico, como una comunidad o ecosistema (García-Romero *et al.* 2005) y se usa como un indicador del estado de conservación de este (Doak *et al.* 1998, Cuevas-Reyes 2010). Sin embargo, mantener un ecosistema saludable es muy complejo y costoso; debido a la dificultad de analizar cada uno de los componentes que lo conforman y a la gran diversidad de definiciones en torno a su gestión (Frau 2016). Además de que la conservación de un ecosistema depende en gran medida del conocimiento que se tiene de las características intrínsecas de este, como la estructura de la comunidad, la composición y su funcionamiento, así como el estado antes y después de un disturbio, el grado de alteración que generó el daño y las relaciones entre los factores de carácter ecológico (Vargas-Ríos 2011).

Para analizar los sistemas que presentan una estructura compleja y dinámica, como el caso de un sistema ecológico, surge la teoría gráfica y el análisis sociométrico

de redes (ASR) (Hanneman 2002). Este método opera en diversos niveles de ordenación, incluyendo el biológico y el ecológico; puesto que se ha implementado desde escalas a nivel celular hasta el nivel evolutivo (Castillo-Guajardo *et al.* 2016), para explicar los orígenes del orden, la auto-organización y selección evolutiva (Kauffman 1991).

En ecología, se utiliza principalmente para mitigar las dificultades de estudio a nivel ecosistémico y de paisaje (Khekare & Jabardhan 2015), así como en el análisis de las interacciones ecológicas, principalmente los vínculos depredador-presa (Abarca-Arenas *et al.* 2007). Esto favorece la identificación de los componentes clave en función de los diferentes tipos de vínculos que se presentan entre los individuos u organizaciones que conforman la red de interacciones, llamados nodos. Lo anterior brinda un arreglo de la información disponible, lo que permite agregar la información nueva que se genera (Kosorukoff 2011).

En los estudios de ecología de comunidades, se delimita parte de la composición taxonómica, como grupo de referencia o clave (Castillo-Guajardo 2016) y se analizan los componentes y funcionamiento de este grupo, a lo que se le conoce como un “ensamblaje” de especies (Monge-Nájera 2015, Ramírez & Gutiérrez-Fonseca 2016). En ecología de la conservación, una especie clave es aquella que regula la abundancia y la distribución de las demás especies dentro del ecosistema (Painé 1995, Simberloff 1998). Esta definición está basada en el flujo energético de las redes tróficas y se usa desde hace algunas décadas (Carpenter *et al.* 1985). Destacan dos procesos de flujo trófico mediante los cuales los depredadores (top-down) o la disponibilidad de recursos (bottom-up) regulan las fluctuaciones estructurales de la comunidad acuática. Actualmente, se sabe que ambos mecanismos de dominio actúan simultáneamente para mantener el equilibrio dinámico (Littler *et al.* 2006, Frau 2016).

Se considera “clave” a aquellas especies y grupos funcionales que modifican la estructura y/o el funcionamiento del sistema natural, como dominantes potenciales que controlan a otros organismos; es decir, proveedores de recursos, mutualistas y

modificadores o ingenieros de ecosistemas (Payton *et al.* 2002, Isasi-Catalá 2010), como los corales (Garza-Pérez *et al.* 2010, Walther-Mendoza *et al.* 2016), los equinodermos y principalmente los peces (Benítez-Villalobos *et al.* 2008b, Benítez-Villalobos *et al.* 2009, López-Pérez *et al.* 2014b).

Los peces presentan una gran diversidad morfológica y biológica y el 40% de la riqueza está asociada a las plataformas continentales poco profundas (Nelson 2006). Estos organismos ocupan hábitats irregulares, debido a que han desarrollado una amplia variedad de estrategias para utilizar los recursos (Choat & Bellwood 1991) y son considerados elementos clave para entender el flujo energético, ya que están fuertemente influenciados por perturbaciones que modifican el ecosistema marino (Syms & Jones 1999 & 2000).

Se han realizado numerosos esfuerzos para caracterizar y conservar las comunidades de peces arrecifales del Pacífico Tropical Mexicano (PTM), principalmente en el Parque Nacional Huatulco (PNH), el cual además de su relevancia como área natural protegida (ANP), constituye el único reservorio “protegido” de especies arrecifales de la provincia Panámica en el PTM, en México (López-Pérez *et al.* 2014b). Las investigaciones multidisciplinarias y las evaluaciones de recursos pesqueros han generado bastante información durante los últimos años, ya que se ha caracterizado el marco biológico, ecológico y físico-ambiental de diferentes grupos taxonómicos. Sin embargo, esta información está limitada a descripciones de listados de especies o estudios de ecología de comunidad de ensambles y ensamblajes (Glynn & Leyte Morales 1997, López Pérez & Hernández Ballesteros 2004, Herrera- Escalante *et al.* 2005, Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007, Ramírez-González & Barrientos-Lujan 2007, Benítez-Villalobos *et al.* 2008a & b, Ríos-Jara *et al.* 2009, Juárez-Hernández, *et al.* 2013, López-Pérez, *et al.* 2014b, Robles-Zavala *et al.* 2015, Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos 2015, Medellín-Maldonado *et al.* 2016, Ruíz-Pérez *et al.* 2016).

Las familias más comunes de peces dentro de las bahías del PNH, son Labridae y Pomacentridae (Juárez-Hernández *et al.* 2013) y algunas especies influyen

substancialmente en la dinámica estructural comunitaria del arrecife; como *Microspathodon dorsalis* (Gill, 1862), la cual controla la proliferación de algas (Montgomery 1980) al igual que los erizos de mar (Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez 2015). Así mismo *Selar crumenophthalmus* (Bloch, 1793) junto con otras especies aumentan su abundancia en la temporada de secas (Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007), lo que eleva la riqueza específica, abundancia y diversidad en este periodo (Juárez-Hernández *et al.* 2013). Por esta razón, los peces están presentes en casi todos los niveles tróficos dentro de la trama alimentaria y la función que desempeñan influye en la organización y en el flujo energético a través de las complejas interacciones tróficas (Pauly 1983, Wetherbee & Cortés 2004, Cruz-Escalona *et al.* 2010).

Respecto a los erizos de mar, *Diadema mexicanum* juega un papel importante en la dinámica de las comunidades arrecifales donde habita, debido a que generalmente es muy conspicua (1 a 3 ind.m⁻²) y puede llegar a remover gran cantidad de carbonato de calcio de los corales (16-27%), con lo que puede contribuir a la degradación del hábitat. Su actividad e importancia la proporciona el estatus de especie clave (Herrera-Escalante *et al.* 2005). Hasta el 2008, la presencia de *D. mexicanum* se mantuvo relativamente constante en las comunidades arrecifales de PNH (San Agustín, ~0.26 ind.m⁻²; Isla Montosa ~0.36 ind.m⁻²; Cacaluta, ~0.48 ind.m⁻²), incluso en La Entrega (4-7 ind.m⁻²), donde se observaban agregaciones de hasta más de cien individuos (Benítez-Villalobos *et al.* 2008b).

En mayo de 2009 se registró un evento de mortandad de *D. mexicanum* en las comunidades arrecifales de la región de bahías de Huatulco y la bahía más afectada fue La Entrega, en donde prácticamente desapareció por completo (Benítez-Villalobos *et al.* 2009). En los monitoreos posteriores se registraron organismos adultos y juveniles muertos con lesiones alrededor del área peristomial y las espinas presentaban un aspecto mucoso y áreas “calvas” en todo el cuerpo, por lo que se postula que el agente causal fue una posible enfermedad. Posteriormente se planteó la hipótesis de que la mortandad pudo estar asociada a la presencia de dinoflagelados

epi-bentónicos del género *Ostreopsis* J. Schmidt, 1901; los cuales son cosmopolitas y conocidos comúnmente como ovatas (Mattos-Nascimento *et al.* 2012).

La pérdida de una especie, como *D. mexicanum*, genera un efecto en cascada, que muchas veces es irreversible. Una consecuencia prematura es la modificación de la red trófica, que por lo generalmente inicia con la reducción de los niveles más altos hacia los más bajos; sin embargo, cuando los niveles tróficos bajos son afectados, cambia la efectividad de la depredación, potenciando la biomasa agregada (Duffy 2002). Cuando se pierde una presa importante en la dieta de un depredador, este puede desaparecer si presenta hábitos específicos, lo que se verá reflejado en la dinámica poblacional de las presas; o bien si es capaz de modificar sus hábitos tróficos y consumir otro tipo de recurso, afectará la dinámica poblacional de otros depredadores por competencia. Así mismo, la desaparición de un depredador puede aumentar la abundancia y la competencia, tanto intra, como interespecífica entre los individuos de las presas (Jordán *et al.* 2006, Jordán 2009). La mortandad masiva de los erizos puede tener varios efectos, como el crecimiento de algas filamentosas o la recuperación del coral y por lo tanto la presencia de organismos coralívoros; pero también puede causar la desaparición de las cadenas tróficas al afectar a diversos invertebrados y vertebrados marinos (Bak *et al.* 1984).

La pérdida de especies modifica la relación entre diversidad, estructura y funcionamiento del ecosistema (Rooney & McCann 2012). Para analizar el efecto de esas modificaciones, el análisis ecológico y topológico de la comunidad proporciona información sobre el ecosistema y de las estrategias de auto-organización del mismo, además de que ayuda a identificar las especies que se pueden ver afectadas, así como las especies clave de la comunidad que brindan estabilidad al ecosistema (Allesina *et al.* 2008). Bajo este marco, en el presente estudio se comparó la estructura comunitaria y la estructura trófica de la comunidad íctica presente en bahía La Entrega, en dos periodos de estudio o, antes (de febrero de 2006 a enero de 2007) y después (de agosto de 2009 a junio de 2010) de la pérdida total de una especie clave, al presentarse el evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* (2009).

❖ Antecedentes

Se han realizado estudios ecológicos sobre las comunidades de peces en la costa del Pacífico, en los que se describe y analiza la estructura comunitaria y los hábitos tróficos mediante el análisis de la composición de la dieta; sin embargo, la mayoría de estos trabajos se han realizado principalmente en especies de importancia pesquera (Flores-Ortega *et al.* 2009, Saucedo-Lozano *et al.* 2012), en especies ícticas capturadas en la pesquería artesanal (Flores-Ortega *et al.* 2013), como fauna de acompañamiento o en lagunas costeras (De la Cruz-Agüero & Cota-Gómez 1998).

Los trabajos realizados en arrecifes o sobre sus componentes son pocos, debido a que son hábitats restringidos por su estatus de ANP, por lo que la mayoría de los estudios se realizan mediante censos visuales. Aun así, se ha caracterizado la composición específica, dietas y el nivel trófico de la ictiofauna presente en los arrecifes del Pacífico mexicano. Esto se ha realizado en los arrecifes más importantes, como el de Cabo Pulmo, Baja California (Ayala Bocos *et al.* 2018), el cual es uno de los más diversos (308 *spp.*), en playa Mora, Jalisco (Galván-Villa *et al.* 2011); también en islas del Golfo de California (Del Moral-Flores *et al.* 2013), de Jalisco y Nayarit (Galván-Villa *et al.* 2010, Galván-Villa 2015), así como en parches arrecifales en Colima y Jalisco (Cupul-Magaña 2013) y en las bahías de Huatulco, Oaxaca, principalmente las que forman parte del PNH (Juárez-Hernández & Tapia-García 2018).

El nivel trófico ubica en una posición a un componente biótico dentro de la red de interacciones alimenticias de un ecosistema y la clasificación depende del flujo energético y de nutrientes que existe entre las distintas especies. Galván-Villa *et al.* (2011) proponen agrupar a los peces arrecifales en seis categorías dependiendo de sus hábitos tróficos, las cuales son: carnívoros, carnívoros coralívoros, coralívoros obligados, herbívoros, zooplanctívoros y parásitos.

Respecto al PNH, se han realizado estudios en bahía San Agustín, en donde se encuentra el arrecife más extenso del parque, Ramírez-Gutiérrez *et al.* (2007)

observaron la mayor riqueza (64 spp.) e indicaron que las familias más comunes son Labridae y Haemulidae. En los arrecifes de bahía Maguey y Cacaluta (42 spp.), Juárez-Hernández *et al.* (2013) indicaron que la familia Haemulidae presenta afinidad al ambiente con escombros, producido por la ruptura del coral y evidenciaron la existencia de variación temporal en la composición y en la densidad de peces, con un pico durante el periodo de lluvias. Este incremento fue atribuido al aumento de la temperatura del agua y la alta producción de los procesos costeros en la región; estos fenómenos marcan el periodo reproductivo de diversas especies y la presencia de peces formadores de cardúmenes.

En mayo de 2009, se registró un evento de mortandad de *D. mexicanum*, en La Entrega y mortandad parcial en comunidades cercanas, evidenciado por Benítez-Villalobos *et al.* (2009). El evento se consideró un cambio drástico en la comunidad arrecifal, debido a que en periodos previos, Herrera-Escalante (2005) documentó densidades de *D. mexicanum* de 1.02 ind.m², en bahía San Agustín y de 2.9 ind.m² en isla Montosa. Posterior al evento, Rojas-Montiel & Benítez-Villalobos (2015) estimaron densidades bajas para las poblacionales de este erizo en las localidades de San Agustín (0.64 ± 0.42 ind.m²) e isla Montosa (1.29± 1.24 ind.m²), lo cual se asoció con la cercanía a La Entrega, en donde murió el 100% de la población.

Este es el primer registro de un evento de mortandad masiva para esta especie, en el PTM. Sin embargo, existen estudios en el Indo-pacífico, Mar Caribe, Golfo de México y océano Atlántico, en los cuales se han evaluado los efectos de la desaparición parcial o total de erizos de la especie *D. antillarum*. La remoción de un herbívoro clave, como los erizos, genera cambios en la distribución y biomasa de macroalgas y corales (Ogden *et al.* 1973, Ogden 1976, Ogden & Lobel 1978, Sammarco 1982 & Solandt & Campbell 2001); además de alteraciones físicas y biológicas de las comunidades (Lessios *et al.* 1984 a y b). Una de las consecuencias más importantes es el aumento rápido y significativo en la biomasa de algas (439 %) (Liddell & Ohlhorst 1986), así como la disminución de la biomasa total de peces, incluyendo algunas especies de importancia pesquera (Claro *et al.* 2007).

A diferencia de los estudios realizados en años previos a la mortandad, los estudios ecológicos posteriores al evento indican la disminución de la riqueza y evidentes cambios en la estructura comunitaria. Juárez-Hernández & Tapia-García (2018) reportan una riqueza específica de 89 *spp.* en ocho arrecifes, entre los que se encuentran Bahía Maguey, Cacaluta y La Entrega; las familias mejor representadas fueron Pomacentridae y Labridae. Esto puede estar indicando modificaciones en la estructura comunitaria, lo que puede resultar en variación de la distribución de interacciones tróficas.

De manera reciente Ramos-Santiago & Tapia-García (2017) caracterizaron la estructura de la comunidad de peces en bahía La Entrega (65 *spp.*), en donde las familias mejor representadas fueron Labridae (9 *spp.* y 5 géneros), Pomacentridae (8 *spp.* y 4 géneros) y Tetraodontidae (5 *spp.* y 3 géneros). Los autores mencionan que la abundancia, la diversidad y la riqueza variaron durante todo el año; durante la temporada de lluvias los valores fueron más altos.

El análisis de un sistema complejo y dinámico como lo es un arrecife de coral, no siempre se puede comparar y discutir con otros estudios (incluso en la misma área); principalmente por las diferencias metodológicas, de tiempos de estudio y de escala. Por esta razón, Castillo-Guajardo *et al.* (2016) propone el análisis sociométrico de redes (ASR), para un mejor manejo y análisis de la información disponible, el cual se ha implementado en el estudio de sistemas ecológicos dinámicos y complejos, como en las redes tróficas, de competencia y parasitismo.

La topología de los nodos que componen una red se analiza a partir de índices, los cuales brindan información de la función ecológica a escalas de red y de nodo; sin embargo, el uso de diversos índices puede conducir a obtener resultados contradictorios y en ocasiones con sesgos, al identificar pocas o muchas especies centrales, aunado al efecto de las diferentes escalas temporales en las que se organice la red. Con el fin de reducir los sesgos, Bauer *et al.* (2010) proponen organizar y comparar la información en diferentes escalas y órdenes. Se ha examinado la

distribución de enlaces en las redes alimentarias (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002); sin embargo, no se ha realizado una comparación sistemática de la distribución de diferentes índices de centralidad entre dos comunidades presentes en el mismo sitio, en diferentes periodos.

El análisis mediante índices de centralidad y distribución de nodos brinda una mejor comprensión de las consecuencias de la pérdida de especies dentro de una red trófica (Scotti *et al.* 2007) y se aplica en el diseño de experimentos de simulación dinámica con buenos resultados, ya que brinda información sobre la estructura y la estabilidad que presenta una red en función de las interacciones (Dunne *et al.* 2004). Adicionalmente, el análisis de las redes tróficas brinda información valiosa sobre los depredadores tope, la cual puede ser utilizada para su aprovechamiento (Dambacher *et al.* 2010). Esta información se implementa para reconocer transiciones estructurales de la comunidad en periodos de tiempo (Guzmán & Cortés 2001), así como la identificación de especies clave en función de todos los componentes de la red trófica (Jordán 2009).

Este enfoque basado en el análisis sociométrico de redes ha sido implementado en tesis a nivel regional en la costa de Oaxaca para la modelación de las interacciones tróficas (Lazo Zúñiga 2018) y no tróficas (Ramírez Ruiz 2019).

❖ Justificación

La ecología de la conservación pretende contribuir en la protección de las especies y las interacciones que existen entre ellas. Una de las interacciones más relevantes es la de tipo presa-depredador, la cual refleja rápidamente los cambios en la estructura taxonómica de la comunidad, debido a que se caracteriza por su corta duración, a diferencia de otros tipos de conexiones. Su análisis resulta efectivo en la identificación de especies “clave” al cuantificar su importancia considerando al resto de la red, lo que permite comparar los ensamblajes en diferentes tiempos y así conocer las vías alternas de la red alimenticia y sus posibles efectos, para detectar transiciones ecológicas.

Es importante el monitoreo en sitios relevantes, que además están expuestos a sobreexplotación y pérdida de hábitat a causa del aumento gradual de la población y la creciente demanda de recursos, como es el caso del arrecife de bahía La Entrega. En este sitio la actividad antropogénica modifica continuamente la estructura del ecosistema, causando la pérdida de especies y fragmentación del hábitat. Un ejemplo de esto es el evento de mortandad de *D. mexicanum* que tuvo lugar en mayo del 2009; el cual es relevante, debido a que es el primer registro de este tipo de evento para Oaxaca y en general para el PTM.

Por lo anterior se ha propuesto el análisis del efecto de la mortandad masiva de *D. mexicanum* en la comunidad de peces. La estructura comunitaria y la distribución de interacciones tróficas que ocurren dentro de ella brindarán un panorama integral de las características de riqueza, abundancia y dominancia de especies, así como su distribución hacia especies clave, que pueden servir como indicadores biológicos y de salud del ecosistema arrecifal. Cabe resaltar que en México son pocos los estudios que conjuntan estructura comunitaria y estructura trófica, y todavía menos los que hacen comparaciones entre sitios y entre años; por lo que este estudio representa una primera aproximación a la dinámica trófica en sistemas arrecifales, tanto para el PNH como para la costa de Oaxaca en general.

❖ Hipótesis

La mortandad masiva de *Diadema antillarum* en el Caribe y el Atlántico occidental generó cambios profundos en las comunidades arrecifales donde habitaba. En el océano Pacífico su equivalente ecológico es *D. mexicanum*, ya que ambas especies realizan la misma función de controlar los crecimientos algales en los sistemas arrecifales. Por lo anterior, se propone que la mortandad masiva de *D. mexicanum* en la Entrega tendrá efectos similares a los observados en el Caribe con la desaparición de *D. antillarum*, tales como la proliferación y cambios en la composición de especies algales y a largo plazo la recuperación de colonias de coral, por la disminución de la actividad erosiva de los erizos. Estos efectos se verán reflejados en modificaciones en la composición, dominancia y equidad de los peces arrecifales y en la topología de la red trófica, entre los periodos de estudio, previo a la mortandad y posterior a esta. En el periodo previo al evento de mortandad de *D. mexicanum*, existirá mayor presencia de peces coralívoros, los cuales se benefician con la presencia de biomasa de coral, mientras que, en el periodo posterior al evento de mortandad del erizo, se favorecerá una proliferación algal con lo cual se acentuará la presencia y habrá un aumento en la abundancia de peces herbívoros.

❖ Objetivos

○ Objetivo general

Evaluar el efecto que ejerce un evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* sobre el ensamble de la comunidad de peces arrecifales de bahía La Entrega, a partir de la comparación de la estructura comunitaria e interacciones tróficas.

○ Objetivos particulares

- Describir y comparar la estructura de la comunidad íctica arrecifal de La Entrega, antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum*.

- Determinar los conjuntos de meses delimitados por la dominancia de algunas especies en los meses previos al evento de mortandad y determinar si se modificaron después del evento, con el fin de descartar cambios en los ensamblajes causados por fenómenos anuales.

- Describir la estructura trófica de la comunidad íctica de bahía La Entrega, comparando los patrones topológicos antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum*.

- Identificar a las especies clave antes y después del evento de mortandad de *D. mexicanum*.

- Reconocer los posibles cambios en los ensamblajes de especies que proporcionen evidencia de modificaciones en la estructura trófica, causadas por el evento de mortandad masiva.

❖ Área de estudio

La Entrega es una bahía semicerrada que se ubica entre los paralelos $15^{\circ} 44' 41.97''$ y $15^{\circ} 44' 35.57''$ N, $-96^{\circ} 07' 39.46''$ y $-96^{\circ} 07' 35.42''$ W. Mide aproximadamente 285 m ancho por 315 m largo, resultando en un área de $81\,476\text{ m}^2$ (Fig. 1). Presenta una pendiente menor a 30° (Ramírez-González 2005), una profundidad máxima de 13.3 m y oleaje tranquilo (Ramírez-González & Barrientos-Lujan 2007).

Existe un aumento en la sedimentación durante el periodo de lluvias, producido por las descargas de agua dulce de la cuenca del río Coyula y en mayor cantidad del río Copalita, ya que el arrastre de materiales por su pluma llega a crecer más allá de Isla Cacaluta (Granja-Fernández & López-Pérez 2008).

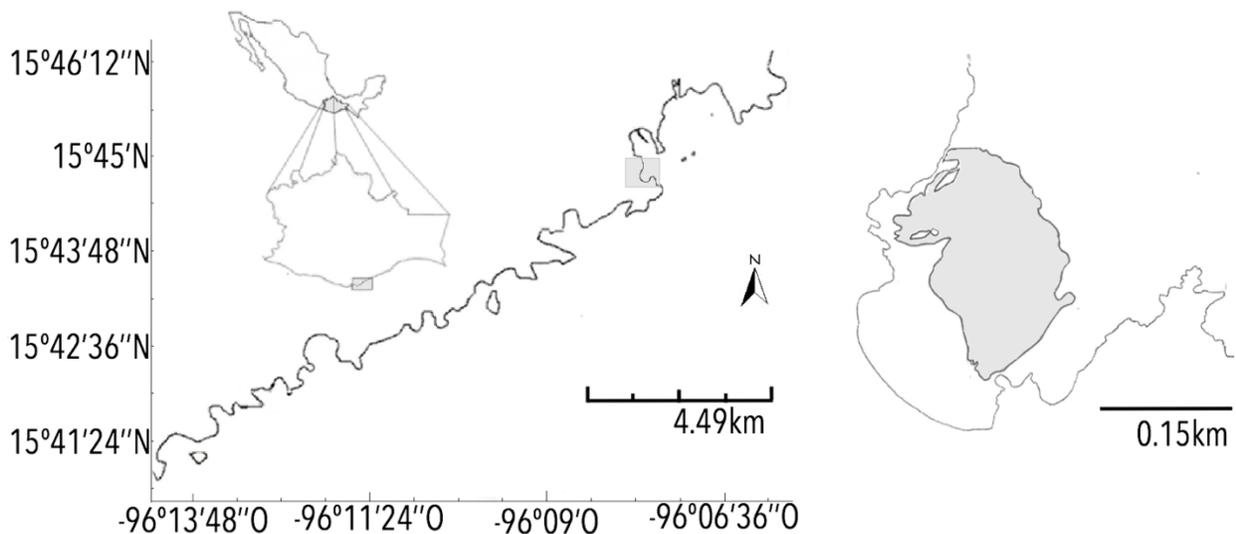


Figura 1. Área de estudio en Huatulco, mostrando la localización de bahía La Entrega (Modificado de Zamorano & Leyte-Morales 2005, Ramos-Santiago & Tapia 2017).

El área de estudio pertenece a la región Aw de la clasificación climática de Kôpen que corresponde al clima cálido subhúmedo con lluvias abundantes en verano (mayo a octubre). La precipitación media anual varía entre 800 y 1500 mm y un porcentaje invernal menor al 5% (noviembre-abril) (García 2004). La temperatura media

anual de la superficie del mar es de 26.9 °C (Glynn & Leyte-Morales 1997, Glynn 1999, Granja Fernández & López Pérez 2008, Ramos-Santiago & Tapia 2017).

El agua tropical superficial (temperatura alta y salinidad baja) baña regularmente la costa de Oaxaca (Fiedler 1992) y dominan los vientos del oeste, pero en la temporada de estiaje (invierno) las condiciones oceanográficas del adyacente Golfo de Tehuantepec están determinadas por eventos locales de viento, generando surgencias regionales (temperatura baja y salinidad alta). Se presentan giros ciclónicos y anticiclónicos como resultado de la temporada de vientos del norte, conocidos comúnmente como Tehuanos (Reyes-Hernández *et al.* 2015).

En general, la costa oriental del océano Pacífico, desde su formación en el Pleistoceno y Holoceno temprano, presenta condiciones adversas para el desarrollo de arrecifes de coral (Cortés 1993); aun así, en México existen comunidades distribuidas en la costa desde el Golfo de California hasta Oaxaca y en comparación con otros arrecifes, presentan poco relieve y poca diversidad (Glynn 2004). En el marco arrecifal de bahía La Entrega predominan las especies del género *Pocillopora* (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. meandrina* y *P. verrucosa*), que gracias a la simbiosis con especies del género *Symbiodinium*, resisten el aumento de nutrientes durante los periodos de surgencias (Medellín-Maldonado *et al.* 2016). La placa coralina tiene un espesor entre dos y tres metros, y presenta desintegración parcial (Glynn & Leyte Morales 1997), a causa de la actividad humana, ruptura del coral, incremento de la basura, aumento de la contaminación química y la extracción de organismos (Robles-Zavala 2012).

❖ Materiales y métodos

➤ Datos de campo

Para este estudio se usaron datos de abundancias mensuales de la comunidad íctica arrecifal de bahía La Entrega, correspondientes a dos años de muestreo. El primer periodo **(AM)** abarca de febrero de 2006 a enero de 2007, previo al evento de mortandad masiva de *D. mexicanum* de mayo 2009 y está compuesto por 9 meses de muestreo **(Ms)**. Estos datos de abundancia pertenecen al proyecto “Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca del río Cacaluta, Municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca” con clave CONACYT-SEMARNAT 2002-01-C01-00605 y fueron tomados por López-Pérez Maldonado Imelda.

El segundo periodo **(DM)** abarca de agosto de 2009 a julio del 2010 y estos datos de abundancias se obtuvieron posteriormente al evento de mortandad masiva de *D. mexicanum*. Este periodo está compuesto por datos de 11 meses y el monitoreo forma parte del proyecto “Monitoreo de las poblaciones de *D. mexicanum* en las bahías de Huatulco y comunidades coralinas aledañas a Puerto Ángel”, financiado por la Universidad del Mar y dirigido por el Dr. Francisco Benítez Villalobos.

En ambos periodos (AM y DM) se empleó el método propuesto por Bohnsack & Bannerot (1986) para estimar la composición de especies ícticas, el cual consiste en un conteo puntual basado en censos visuales. Los censos fueron realizados mediante buceo SCUBA de circuito abierto, las inmersiones fueron mensuales, durante el día, entre las 10:00am y 3:00pm, a una profundidad entre 2 y 15 metros. Este método es práctico, repetible, no destructivo para el sistema arrecifal y se ha empleado en la zona de estudio en investigaciones previas, obteniéndose resultados satisfactorios.

En cada mes de muestreo se establecieron 10 cilindros, dispuestos al azar entre el área somera y profunda del arrecife, por lo que resulta adecuada la comparación entre ambos estudios. Cada cilindro se delimitó con ayuda de una cadena de plástico de 5 m de largo (equivalente al radio del círculo). En un extremo se colocó un plomo y

se tomó como el centro del círculo; posteriormente se fue rotando sobre la generatriz, la cual se extendió de la superficie del arrecife hasta la superficie para formar el cilindro, cubriendo un área de 78.5 m² por cilindro. En total se cubrió un área de 785.4 m² por mes de muestreo y los censos visuales se realizaron anotaron todas las especies transitorias, altamente móviles y no territoriales observadas dentro del volumen, en intervalos de tiempo de 5 minutos por cada cilindro.

Al final de cada punto de muestreo se realizó un recorrido dentro del área de la base del cilindro, para el conteo de especies territoriales o crípticas. El tiempo de recorrido estuvo determinado directamente por la heterogeneidad del paisaje (entre tres y cinco minutos) y se revisaron escondrijos, cuevas, rocas y lugares donde algunas especies de hábitos nocturnos o crípticas pudieran estar refugiadas.

Los nombres de las especies y los datos obtenidos de los censos fueron anotados en una tabla de acrílico y para minimizar sesgos en el muestreo; la identificación, el conteo de organismos y el registro de los datos fueron realizados por el mismo buzo en todos los muestreos del año.

➤ Trabajo de gabinete

Se realizó una búsqueda profunda en la literatura, para validar la presencia de las especies ícticas en el área de estudio, implementando guías ilustradas y base de datos en línea de especies de peces arrecifales presentes en el Pacífico Oriental Tropical, tales como la de Nelson (2006), Allen & Robertson (1994), Robertson & Allen (2015), Froese & Pauly (2011), World Register of Marine Species (WORMS) (2018), y Institute for Biodiversity Science and Sustainability (2015). De esta revisión se obtuvo información para validar la presencia de especies en el área de estudio, además de la composición de las dietas, los niveles y los hábitos tróficos de cada una.

➤ Análisis de datos

1. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

Las especies se organizaron según la clasificación taxonómica de Nelson (2006). Esta información se empleó para generar una matriz base de abundancias o matriz T, la cual cuenta con 71 renglones, que corresponden a las i especies de peces (S) y las 19 columnas, a los j meses de muestreo. A partir de la matriz T, se generaron las matrices de abundancia para cada uno de los periodos que componen el estudio, el previo a la mortandad de *D. mexicanum* (AM) y el posterior a esta (DM).

Posteriormente, se realizó el análisis ecológico cuantitativo de la comunidad, siguiendo la metodología propuesta por Moreno (2001) y Álvarez *et al.* (2004), la cual se detalla a continuación.

1.1 Diversidad alfa ($D\alpha$)

- Eficiencia del muestreo

La primera medida de $D\alpha$ es el número de especies esperadas a partir de una curva de acumulación de especies, con el fin de corroborar la eficiencia de los muestreos que componen este estudio. Se aplicó el modelo de Clench $E(S)$ referido en la ecuación 1 (Jiménez-Valverde & Hortal 2003), el cual se obtuvo para el conjunto total de meses que componen el estudio y para cada una de las temporadas (AM y DM).

$$E(S) = \frac{ax}{1 + bx} \quad \text{Ecuación 1}$$

Dónde: $E(S)$ es el número esperado de especies de peces, a es la tasa de incremento de nuevas especies al interceptar en el eje y (ordenada al origen), b es el parámetro relacionado con la forma de la curva (pendiente) y x el número acumulado de muestras o meses.

- Composición general de la comunidad

Se obtuvo de manera directa la riqueza específica (S) y la abundancia (N), a partir de la identificación taxonómica, para cada periodo (AM y DM) y mes de estudio.

Las especies de peces más relevantes se identificaron mediante la abundancia relativa ($N\%$), a partir de su contribución al número total de individuos observados, durante el estudio y se expresa en la ecuación 2; revelando los primeros cambios espaciales y temporales que presentó la comunidad, de un tiempo a otro.

$$N\% = \frac{N_i}{N_T} * 100 \quad \text{Ecuación 2}$$

Dónde: $N\%$ es abundancia relativa de los organismos (%), N_i es el número de individuos de la especie i capturada, N_T es el número total de los individuos de todas las especies de peces.

- Estructura de la comunidad

Se describió la estructura de la comunidad íctica, según la diversidad, a partir de modelos paramétricos e índices ecológicos de abundancia proporcional, para cada periodo (AM y DM). Los modelos paramétricos de distribución de abundancias expresan la relación de Diversidad-Dominancia, dada por la correlación que existe entre las especies y sus abundancias (Tabla 1). Las especies se ordenaron de modo jerárquico, por abundancia y se obtuvieron los modelos. Posteriormente se evaluó el ajuste a alguno de estos, mediante una prueba de X^2 (Magurran 1988). Cabe mencionar que se tomaron en cuenta todos los meses de estudio. Para la serie logarítmica y vara quebrada, las especies se ordenaron en rangos, según la progresión geométrica del número 2 (ecuación 3):

$$\{a_n\} = \{2, 4, 8, 16, \dots, n\} \quad \text{Ecuación 3}$$

Tabla 1. Modelos paramétricos aplicados en este estudio, para conocer la estructura de la comunidad, con base en la abundancia de las especies (N).

Modelo	Descripción	Ecuación	Variables
Serie Geométrica	Supone que cada especie llega en intervalos de tiempo regulares y se apropia de una proporción k de un recurso (alimento), constante entre N y S .	$\frac{N_{min}}{N} = \frac{[k/(1-k)](1-k)^S}{1-(1-k)^S}$	Donde N_{min} es N de la S menos abundante, la resolución de la ecuación requiere probar valores de k , por iteración.
Serie Logarítmica	Supone la existencia de pocas especies dominantes y gran cantidad de especies poco abundantes, es aplicable cuando uno o unos pocos factores dominan la ecología de la comunidad.	$\frac{S}{N} = \frac{1-x}{x} [-\ln(1-x)]$	Donde S es el número total de especies y N es el número total de individuos.
Vara quebrada $S_{(n)}$	Supone que los límites de los nichos ecológicos de las especies se establecen al azar y refleja un estado más equitativo, para esto se ordenan las especies en clases de abundancia.	$S_n = \frac{S(S-1)}{N} \left(1 - \frac{n}{N}\right)^{S-2}$	Donde S_n es el número de especies en la clase de abundancia con n individuos.

Se obtuvo la diversidad de Shannon-Wiener (H'), expresada en la ecuación 4, para cada periodo. Este índice mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar provenientes de una comunidad 'extensa' de la que se conoce el número total de especies. También puede considerarse a la diversidad como una medida de la incertidumbre para predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar de una muestra de S especies y N individuos.

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad \text{Ecuación 4}$$

Dónde: p_i es la abundancia proporcional de la especie i , lo cual implica obtener el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra. Por lo tanto $H' = 0$ cuando la muestra contenga solo una especie y H' será máxima cuando todas las especies S estén representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tenga una distribución de abundancias perfectamente equitativa. Este índice subestima la diversidad específica si la muestra es pequeña. En la ecuación original se utilizan logaritmos en base 2, las unidades se expresan como bits/ind., pero pueden emplearse otras bases como e (nits/ind.) o 10 (decits/ind.).

Los índices de abundancia proporcional toman en cuenta el valor de importancia de cada especie ($N\%$) y la riqueza específica (S); sin embargo, pueden enfatizar ya sea el grado de dominancia o el de equidad, debido a la amplia variación de $N\%$, ya que da mayor valor de importancia a las especies más abundantes, sin considerar al resto de las especies. Por lo anterior se aplicaron diferentes índices para dominancia (Simpson) y para equidad (Pielou) a pesar de ser medidas inversas.

El índice de equidad de Pielou (J') mide la proporción de la diversidad de peces observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de cero a uno, en donde uno indica que todas las especies están en situación de equidad de abundancias y se expresa en la ecuación 5:

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} \quad \text{Ecuación 5}$$

Dónde: H' es el valor del índice de Shannon-Wiener y $H'_{max} = \ln(S)$

El índice de dominancia de Simpson (λ) se expresa en la ecuación 6:

$$\lambda = \sum \left(\frac{ni^2}{N^2} \right) = \sum p_i^2 \quad \text{Ecuación 6}$$

Dónde: p_i es la abundancia proporcional de la especie i , lo cual implica obtener el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra, ni es el número de individuos en la i -ésima especie y N es el número total de individuos en la muestra.

1.2 Diversidad beta ($D\beta$)

Posteriormente se evaluó la diversidad beta ($D\beta$), que expresa el reemplazo de especies a través un gradiente ambiental heterogéneo, como menciona Whittaker (1972). En este estudio se evaluó a) el gradiente temporal con base en presencia de especies de peces y sus abundancias en cada periodo de estudio, a partir de coeficientes de similitud (índices). También, b) se analizó el gradiente de disimilitud entre meses (Ms) o distancia entre las muestras y c) el recambio de especies por temporadas; las cuales se obtuvieron con los conjuntos de meses que presenten riqueza similar durante cada año de estudio; lo anterior se realizó mediante métodos multivariados, los cuales se ejecutaron en STATISTICA 7[®] y Excel 2016.

- Coeficientes de similitud entre años

Los índices de similitud (s) expresan el grado de semejanza entre dos muestras en cuestión de especies presentes en cada una de ellas, pero son una medida inversa de la $D\beta$. La disimilitud (d) se puede obtener a partir de la s mediante la ecuación 7.

$$d = 1 - s$$

Ecuación 7

El índice de similitud de Morisita-Horn (I_{M-H}) implementa datos cuantitativos de abundancias (N) y es sensible a las especies con más individuos, debido a que está fuertemente influido por la riqueza y el tamaño de las muestras y se expresa en la ecuación 8:

$$I_{M-H} = \frac{2 \sum (an_i bn_j)}{(da + db)aNbN} \quad \text{Ecuación 8}$$

Dónde: an_i es el número de individuos de la i -ésima especie en el tiempo A (AM), bn_j es el número de individuos de la j -ésima especie en el tiempo B (DM), $da = \sum \frac{an_i^2}{aN^2}$, $db = \sum \frac{bn_j^2}{bN^2}$, aN es el número total de individuos en el tiempo A y bN es el número total de individuos en el tiempo B.

- Gradiente de disimilitud entre meses

Los análisis de abundancias como serie de tiempo se caracterizan por la presencia de especies altamente abundantes y otras con gran cantidad de ceros, por lo que se exploró la matriz de abundancias antes y después de la mortandad de erizo, para definir si era necesario un pretratamiento con ayuda de la prueba de Box y Cox (1964). La prueba se expresa en la ecuación 9, que es una transformación sobre la variable dependiente y a $y(\lambda)$.

$$Y' = (Y + \lambda_2)^{\lambda_1} \quad \text{Ecuación 9}$$

Dónde: λ_1 es una potencia después de cambiarla a una cierta cantidad de λ_2 , la cual se fijará a 0

La decisión se toma con base en el valor de la pendiente (b) de la regresión lineal de abundancias, según lo propuesto por Taylor (2017). La transformación se realizó mediante el software PRIMER 6[®] y la matriz transformada se nombró (T_i).

Con el fin de conocer si la comunidad íctica es similar entre los meses que conforman el periodo previo y posterior a la mortandad de erizo, se aplicó el Análisis Clúster (MC) a la matriz T_t . El MC clasifica en R o Q un grupo de variables no métricas (X_n) y se basa en el análisis de una matriz de distancias entre muestras, en este caso, entre meses (M_s). En cada interacción i, j , se estima una magnitud de distancia que es una unidad de s . Para este análisis se implementó similitud de *Bray Curtis* o coeficiente de Sorensen (I_s), que se encuentra en la ecuación 10 (Stevens 2009) y se aplicó una prueba estadística de similitud, para corroborar que efectivamente existen diferencias significativas de los componentes de la comunidad en los diferentes años.

$$I_s = \frac{2c}{a + b} \quad \text{Ecuación 10}$$

Dónde: a es el número de especies presentes en el sitio A (AM), b es el número de especies presentes en el sitio B (DM) y c es el número de especies presentes en ambos sitios A y B

Para evaluar la significancia de los agrupamientos de meses con abundancias similares evidenciados por el MC se aplicó la prueba de significancia estadística ANOSIM.

- Temporadas de recambio de peces, entre años

Se evidenció la existencia de temporadas estacionales definidas por especies de peces (conjuntos de meses con especies iguales o similares), a partir de la información de riqueza de peces (S) por mes (M_s) de cada periodo; así como el cambio entre los dos periodos.

Para esto se utilizaron dos arreglos matriciales que corresponden a la riqueza de peces arrecifales obtenida durante el periodo previo a la mortandad de erizo” o matriz S_{AM} y “riqueza de peces arrecifales del periodo posterior a la mortandad de erizo” o matriz S_{DM} .

La matriz S_{AM} y S_{DM} constan de 71 renglones (la i especies de peces) y 8 y 11 columnas respectivamente (los j meses de muestreo), la interacción es i, j . Las matrices S_{AM} y S_{DM} se analizaron con la técnica de Análisis de Componentes Principales (ACP); distinguiendo en ambas: La matriz de correlación entre los j meses de muestreo (análisis Q), que se estimaron con la ecuación 13; y con base en esta información, se obtuvo una nueva ordenación de los meses que se simularon vía ACP. Los j meses, se ordenaron según el parecido de la riqueza de peces arrecifales. Para este caso, se plantearon dos escenarios posibles.

- a) Que la mayoría o todos los meses se ordenan en un mismo componente (CP). Entonces, no existen temporadas estacionales que se definan por riqueza de especies de peces arrecifales a lo largo del año, en bahía La Entrega.
- b) Que existan meses con mayor (CP 1) a menor (CP 2) magnitud de riqueza total para las i especies de peces. Entonces, existen temporadas estacionales en la riqueza de especies de peces arrecifales a lo largo del año, en bahía La Entrega.

Para el ACP, los componentes principales (n CP) que resultan seleccionados se consideran independientes (Hair *et al.* 1999) y a continuación se describe el proceso matricial enfocado a obtener las matrices de correlación entre los j meses:

Las matrices S_{AM} y S_{DM} fueron normalizadas bajo el criterio de j , esto es:

$$Z_{ij} = \frac{(x_{ij} - \bar{x}_{ij})}{\sigma_j} \quad \text{Ecuación 11}$$

Dónde: Z_{ij} es el valor normalizado de la riqueza para la i especie de peces en cada j mes, X_{ij} es el valor de la riqueza para la i especie de peces en el j mes, \bar{x}_{ij} es el valor medio de la riqueza de peces en cada j mes y σ_j es la desviación estándar de la riqueza de peces en cada j mes.

A las matrices S_{AM} y S_{DM} normalizadas se les denominó matrices Z_{qAM} y Z_{qDM} . A cada matriz se le aplicó, las siguientes operaciones matriciales:

$$Zqx'Zqx = SCPC_X \quad \text{Ecuación 12}$$

$$m_{corrq} \text{ de } Jx = SCPC_X \left(\frac{1}{i} \right) \quad \text{Ecuación 13}$$

Dónde: $SCPC$ es la matriz para la suma cuadrada de productos cruzados matriciales, Zqx' es la matriz transpuesta de Zqx , $m_{corrq} Jx$ es la matriz de correlación entre los j meses y i es el número total de especies de peces ($i=71$).

Ambos ACP se desarrollaron según Hair *et al.* (1999) y con el programa STATISTICA 7[®]. Los resultados del ACP se desplegaron en forma matricial, implementando para cada caso, matrices de cargas factoriales (MCF).

En las MCF están indicados los siguientes componentes estadísticos: el eigenvalor ($E-V$) se utilizó para identificar los componentes principales (n CP), conformados por los meses ordenados. En los n CP, el $E-V = \sum Cij^2$. En la MCF , únicamente se interpretan los n CP con $E-V \geq 1.00$, porque incluyeron meses ordenados.

El error de ordenación (%OE) se utilizó para cuantificar, de un total de Xn variables o meses, cuántas de estas se ordenaron en cada n CP. El $\%OE = E-V / Xn$. Cuando en un n CP el $\%OE$ es $\sim 100\%$, significa que este tiene un mayor número de variables o meses ordenados. Esta tendencia disminuye a medida que el $\%OE$ es $< 100\%$, pero el resultado de la ordenación por ACP es válido para el n CP, siempre y cuando para este, el $E-V$ se conserve ≥ 1.00 .

La carga factorial (Cij) se utilizó para validar la correcta ordenación de los meses en los n CP (componentes principales). La variable meses, se consideraron correctamente ordenadas en un n CP, cuando su Cij era $\geq 0.5.5$, como sugiere de la Fuentes-Fernández (2011). La Cij varía en el rango de 0.00 (mínima importancia de

ordenación de la variable meses dentro del n CP) a $(|-1.00|, 1.00)$ (máxima importancia de ordenación de la variable meses dentro del n CP). Cuando la magnitud de la C_{ij} es negativa, se genera un efecto inverso de asociación lineal entre la variable meses y el CP. Cuando la magnitud de C_{ij} es positiva, se genera un efecto directo de asociación lineal entre la variable meses y el CP.

Antes de tomar en cuenta como correcto al primer resultado de ordenación (*Unrotated* en el programa STATISTICA 7[©]), se implementaron y probaron de manera exploratoria, los siguientes modelos de rotación ortogonal: *Varimax raw*, *Biquartimax raw*, *Quartimax raw* y *Equamax raw*. Hair *et al.* (1999) mencionan que estos modelos tienen la finalidad de reordenar simultáneamente las C_{ij} cargas factoriales en los n CP. Al aplicar estos modelos, se reordenó la variable meses en cada n CP obtenido, manipulando por rotación, los cambios en las magnitudes de sus C_{ij} .

ACP para la matriz de correlación r (especies), de las matrices S_{AM} y S_{DM}

Como se mencionó, las matrices S_{AM} y S_{DM} , a través de las matrices en Q (columnas o M s meses), puede analizarse en R (filas o S especies). Para cada caso, el desarrollo matricial algebraico es diferente e independiente; pero al final, cuando al implementar uno, el otro es su complemento y en el programa Statistica 7[©] se le denomina *Score* tipo Q o R , dependiendo del ACP realizado (R o Q).

En este caso:

El objetivo primario es ordenar en n CP a las variables M s, el ACP a implementar es de tipo Q y su complemento, es el *Score* ACP tipo R . Con base en lo anterior, se proporciona información adicional, sobre cuáles especies de peces, están presentes en los subgrupos de meses con mayor (CP 1) y menor (CP 2) magnitud de riqueza total.

Los resultados de ordenación para los ACP *Score* tipo R , se despliegan en una matriz denominada "Matriz de Cargas Factoriales Scores" (MCFS), un arreglo matricial

con “desigual” número de i filas (n CP Scores) y j columnas (X_n). En las interacciones i , j , las C_{ij} son sustituidas por las denominadas “Cargas de Score” (CS_{ij}). Los n CP desplegados en la *MCFS* (el *ACP* complemento), no están sujetos a la condición $E-V \geq 1.00$; y solo se incluye, un número de n CP Scores, igual a los n CP desplegados en la *MCF* ($E-V \geq 1.00$).

La CS_{ij} se utilizaron para validar la correcta ordenación de las variables X_n en los n CP Scores (elementos principales). La variable X_n se considera correctamente ordenada en el n CP Score, siempre y cuando su CS_{ij} sea ≥ 0.70 (Hair *et al.* 1999), aunque existe literatura en donde este criterio está reportado a niveles de $C_{ij} \geq 0.40$ y 0.60 (de la Fuentes–Fernández 2011). La CS_{ij} varía en el rango de 0.00 (mínima importancia de ordenación de las variables X_n dentro del n CP Score) a ($\geq |-1.00|$, ≥ 1.00) (máxima importancia de ordenación de las variables X_n dentro del n CP Score). Cuando la magnitud de la CS_{ij} es negativa, se genera un efecto inverso de asociación lineal entre la variable X_n y el CP Score. Cuando la magnitud de CS_{ij} es positiva, se genera un efecto directo de asociación lineal entre la variable X_n y el CP.

Finalmente se obtuvieron los índices de diversidad para cada evento de agrupamiento de peces y para probar la hipótesis nula de que las diversidades antes y después de la mortandad (medidas con el índice de Shannon) son iguales.

2. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA

2.1 Organización de ítems y construcción de matrices

A partir de la identificación de las especies obtenida en los dos años de muestreo en el campo, y de la revisión bibliográfica de la dieta de cada especie se determinaron los ítems que componen la red trófica arrecifal de bahía La Entrega, los componentes de las dietas y el nivel trófico. Posteriormente se ordenaron los elencos tróficos correspondientes a los periodos, previo a la mortandad de *Diadema mexicanum* (AM) y posterior a esta (DM). Cabe mencionar que solo se consideraron los ocho meses de muestreo que se tienen en común en ambos años (enero, marzo, mayo, junio, septiembre, octubre, noviembre, diciembre); con la finalidad de comparar entre ellos a partir del análisis de redes sociales.

Los elencos tróficos se organizaron jerárquicamente por estrategia trófica. En las primeras filas se encuentran las especies y grupos basales (B), tales como: detritus (DTT), la materia orgánica no identificada (MONI) y la materia orgánica particulada (MOP). Después los productores primarios (PP), tales como: microalgas (MIA), macroalgas (MAA) y fitoplancton (FIP). Posteriormente consumidores primarios, los cuales son ítems que forman parte de la dieta de los peces, tales como: crustáceos, equinodermos, cnidarios, moluscos y algunos peces. En las últimas filas se encuentran los peces observados, los cuales se organizaron según su dieta y se dejaron en las últimas filas a aquellas especies que no reportan depredadores o especies tope (TOP).

Cabe señalar, que se respetaron los conjuntos de ítems más frecuentes en las descripciones de las dietas, conformados por esponjas marina (Phylum Porífera) /ascidias (Tunicata: Ascidiacea) /bryozoos (Phylum Bryozoa) (EAB) y estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) /holoturoideos (Echinodermata: Holoturoidea) / ofiuroideos (Echinodermata: Ophiuroidea) (EPO) (Robertson & Allen 2015).

En aquellas especies cuya dieta está bien estudiada, como es el caso de *Acanthurus nigricans* (ANIG), quien se alimenta de diversas macroalgas (MAA) y materia orgánica no identificada (MONI); únicamente se tomó en cuenta el ítem MAA, ya que contribuye con más del 80% de la dieta total, la cual está compuesta principalmente por clorofitas (47.1%), rodofitas (35.24%) y feofitas (3.39%) (Abitia-Cárdenas *et al.* 2011). En los casos de las especies cuya dieta está completamente caracterizada y además es muy variable; como en el caso de *Lutjanus guttatus* (LGUT) cuya dieta está compuesta por 28 presas, se tomaron en cuenta las más destacadas, que son los crustáceos móviles (CrM), principalmente los camarones carídeos de la familia *Ogyrididae* (36.4%), estomatópodos (4.1%) y penaeideos (1.7%); que junto con peces clupeidos (CUP) (37.7%), cubren el 80% de la dieta total, el resto de los ítems que son menos comunes tales como, moluscos (0.19%), no se consideraron, (Flores-Ortega *et al.* 2009).

En los casos en los que se encontró más de una referencia bibliográfica, en donde se describe la dieta de una especie; se consideraron primero aquellos estudios realizados en el área de estudio o en sistemas arrecifales cercanos a esta. A continuación, se revisaron las demás referencias y se consideraron aquellos ítems que no estuvieran contemplados en literatura inicial, siempre y cuando estuvieran reportados en la literatura como parte de la dieta y fueran especies presentes en los muestreos; lo anterior, con el fin de tener una descripción completa de la dieta. Por ejemplo, continuando con la dieta de *L. guttatus* (LGUT), se consideraron como ítems adicionales a las especies *Selar crumenophthalmus* (SCRU) (2.81%), *Fistularia commersonii* (FCOM) (1.12%) y *Muraena lentiginosa* (MLEN) (0.04%) (Rojas-Herrera *et al.* 2004).

Posteriormente se construyeron las matrices de interacción Presa-Depredador (P-D) para cada periodo de estudio o matrices P-D_{AM} y P-D_{DM}; a partir de las cuales se erigieron los arreglos matriciales para cada mes y para cada temporada, obtenida vía ACP. Según lo propuesto por Ferreira *et al.* (2004) y Abarca-Arenas *et al.* (2007), las matrices resultantes son cuadradas; es decir, presentan el mismo número de renglones y columnas, las cuales corresponden a las especies, a un grupo de especies o a un

grupo funcional (trofoespecies), observado o reportado en la dieta y que para el análisis de redes corresponden a un nodo. Los renglones representan a las i presas y las columnas a los j depredadores; la celda X_{ji} representa el valor de la interacción entre j con i . Si el valor de intersección presa-depredador es 1, entonces existe depredación de la trofoespecie j sobre la presa i , de ser 0 no existe interacción.

2.2 Análisis de la red trófica arrecifal presente en bahía La Entrega, mediante ARS

Se obtuvieron indicadores topológicos propios del Análisis de Redes Sociales (ARS) (Hanneman 2002) para la caracterización de las interacciones tróficas de la ictiofauna arrecifal en La Entrega. Se obtuvieron los indicadores de red de cada periodo de estudio (AM y DM), para cada mes que los conforman (16 meses y para agosto de 2009) y finalmente, para cada conjunto de meses con especies similares que componen cada temporada que se obtuvo, vía ACP, en cada periodo.

Para cada arreglo de red trófica (periodos, meses y temporadas) se obtuvieron los indicadores a escala de red y de nodo (Velázquez-Álvarez & Aguilar-Gallegos 2005, Aguilar-Gallegos *et al.* 2017) (Tabla 2).

Tabla 2. Tipo de indicadores a escala de red y de nodo.

Índice	Escala de red	Escala de nodo
Densidad (D)	✓	
Centralización (C)	✓	
Grados de entrada (D_{in})	✓	✓
Grados de salida (D_{out})	✓	✓
Índice de grado (D_i)	✓	✓
Intermediación (CB_i)	✓	✓

- Densidad y centralización de la red

La **densidad de red** (D) se refiere a la cohesión que existe entre los nodos de la red; es decir, calcula el grado de conectividad total de la red, en porcentaje (%). En una red binaria es la proporción de vínculos existentes, dividido entre el total de relaciones posibles en la toda la red (Borgatti & Foster 2003, Borgatti *et al.* 2013). La densidad proporciona cierto nivel de conocimiento de la forma en la que se puede comportar un fenómeno y la velocidad de difusión de la información, que tendera a ser más rápido si la red está mejor conectada (más densa), así como el grado de acceso que tiene un actor al resto de la red (Aguilar-Gallegos *et al.* 2017).

La **centralización de red** (C) es el número de vínculos entre nodos (Scotti *et al.* 2007) y mide el grado en el que un nodo es dominante en la red. Una red de estrella es la representación gráfica del índice de centralización máximo (100%) (Fig. 2 A), ya que los vínculos se concentran en un solo nodo y no existen vínculos entre los demás actores; si en una red todos los actores están vinculados entre sí, es decir, una red que presenta densidad de 100% tendrá un índice de centralidad de cero (Fig. 2 C) (Freeman 1979). La centralidad permite focalizar los vínculos existentes entre diferentes nodos que constituyen la red (Abarca-Arenas 2007, Kosorukoff 2011, Aguilar-Gallegos *et al.* 2017) y define a los organismos más dominantes de esta, con base en el número de vínculos que presentan.

- Centralidad de grado

Existen tres tipos de indicadores de centralidad de los nodos (Freeman 1979, Borgatti 2005, Kosorukoff 2011):

El indicador de **grados de entrada** (D_{in}) descrito por la ecuación 14, se refiere al número de conexiones que un nodo recibe de otros (Freeman 1979) y representa la cantidad de presas i que son comidas por un depredador j . Un valor alto de D_{in} representa a un depredador tope (TOP).

$$D_{in} = \sum_{j=1}^8 x_{ij} \quad \text{Ecuación 14}$$

El indicador de los **grados de salida** (D_{out}) descrito por la ecuación 15, se refiere al número de conexiones que un nodo brinda al resto de la red (Freeman 1979) y representa la cantidad de depredadores j que comen a una presa i , un valor alto de D_{out} representa a un ítem importante en las dietas.

$$D_{out} = \sum_{j=1}^8 x_{ji} \quad \text{Ecuación 15}$$

El **índice de grado** (D_i) es la medida más simple de centralidad y es el número total de flujos (tróficos) de un grupo funcional en la red (Abarca-Arenas *et al.* 2007).

$$D_i = D_{in} + D_{out} \quad \text{Ecuación 16}$$

Dónde: D_{in} son los flujos tróficos de entrada y D_{out} son los flujos tróficos de salida, de un nodo.

- Importancia de nodo

El indicador de **centralidad de intermediación** (CB_{in}) expresado en la ecuación 17, se refiere al número de veces que un nodo aparece en n rutas geodésicas, que son el número de relaciones en los caminos más cortos posible de un actor a otro (FreeMan 1979); es decir, un nodo que regula la interacción que existe entre dos nodos no contiguos (Wasserman & Faust 1994).

$$CB_{in} = \frac{\sum_{j < k} g_{jk(in)}}{g_{jk}} \quad \text{Ecuación 17}$$

Dónde: $g_{jk(in)}$ e el número de caminos geodésicos que alcanzan a dos nodos (j,k), en donde k es el nodo intermediario que conecta al depredador j con la presa i , el cual

mientras más veces aparezca involucrado en las diferentes rutas geodésicas, más importante es su influencia en la red.

- Poder de nodo

Índice de poder de **Bonacich** o centralidad de vector propio (C_i), es una variación al enfoque de la centralidad en una red y se expresa en la ecuación 18. Toma en cuenta la centralidad de un nodo, en donde la centralidad no necesariamente le da poder, sino que también depende de si este se conecta con otros nodos centrales. El poder es una función de centralidad de un nodo y de los grados de salida de sus conexiones directas (Fig. 2 B).

$$C_i = \sum A_{ij} (\alpha + \beta c_j) \quad \text{Ecuación 18}$$

Donde: A es la matriz de proximidad de una presa i sobre un depredador j , c_j es la centralidad de j , α y β son parámetros.

El parámetro α es una constante de normalización y el β es un factor de atenuación que determina qué actores de la red influyen en el cálculo de la centralidad del nodo i . Toma valores entre -1 (si los actores tienen una mayor centralidad cuando están conectados a actores poco centrales) y 1 (si los actores tienen una mayor centralidad cuando están conectados a otros actores centrales), si el valor es igual a 0 la fórmula coincide con D_i . Si β es pequeño (0.1), entonces la atenuación es alta (solo los nodos cercanos influyen y su importancia es puntual); si es grande (0.9), entonces la atenuación es baja (la estructura global de la red tiene importancia) (Bonacich 1987).

El poder se deduce de la ocupación de posiciones ventajosas en la red de interacciones y puede derivarse de un valor alto de (D), (C_c) o (CB) (Fig. 2).

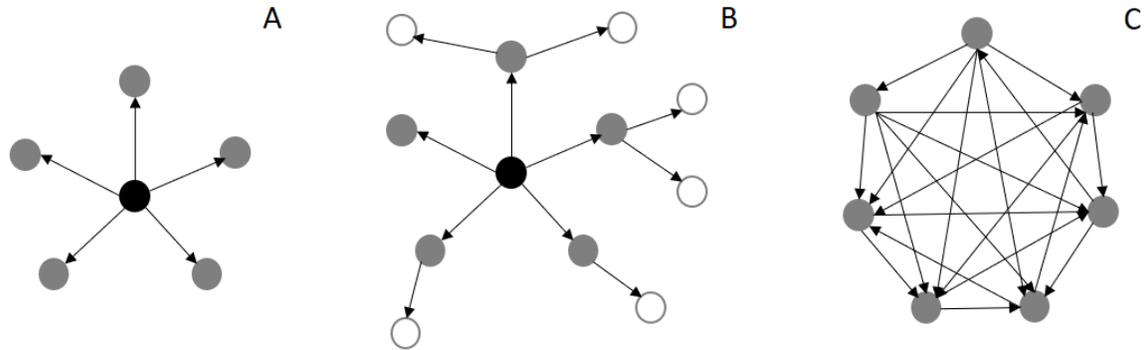


Figura 2. Ejemplos de diferentes grados de centralización y de poder de una red, en donde cada esfera representa un nodo y las flechas, las conexiones entre ellos. La red A es 100% central a diferencia de la red C en donde la centralización es 0%. En la red A el nodo negro es poderoso, debido a que los nodos de color gris dependen de él, en contraste con la red B en donde ha perdido poder, ya que los nodos grises tienen otra conexión en caso de que el nodo negro desapareciera (Modificado de Abarca-Arenas *et al.* 2007).

2.3 Centralidad contra poder y representación gráfica de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de *D. mexicanum*

Se demostró que el poder no es igual a la centralidad en las redes complejas de intercambio, debido a que no se puede predecir la distribución de energía (Cook *et al.* 1983); por lo que se representó de manera gráfica a las redes tróficas de cada periodo de estudio (AM y DM).

Las redes gráficas generalmente son carentes de orden; sin embargo presentan patrones estructurales a diferencia de las redes construidas de manera aleatoria. De lo anterior se derivan los índices del análisis topológico, los cuales permiten detectar cambios en la comunidad ecológica que son imperceptibles a los índices ecológicos (Tylianakis *et al.* 2010). Para esto se aplicó el algoritmo de distribución de nodos de Fruchterman-Reingold, el cual, es un modelo de distribución dirigido por la fuerza que existe entre nodos. Este algoritmo implementa los principios de la teoría física de

partículas, en donde cada nodo está representado por un anillo de acero y los vínculos son resortes que los unen. La fuerza de atracción entre nodos es una ecuación cuadrática y es análoga a la fuerza del resorte, la de repulsión es una hiperbólica, análoga a la fuerza eléctrica (Fruchterman & Reingold 1991).

- Nivel trófico

El gráfico se complementó con los datos de centralidad, poder y el Nivel Trófico (*NT*) de cada nodo, con la finalidad de observar diferencias entre las redes de ambos periodos. El nivel trófico se refiere al número de veces que la materia orgánica es transformada a través de la cadena trófica, de un componente de la dieta a biomasa para el consumidor, por ello a los productores primarios (*Pp*) se les da el valor de 1 (Williams & Martínez 2004). El nivel trófico de las especies ícticas presentes en La Entrega se obtuvo a partir de la revisión bibliográfica de la dieta y para los nodos de presa, mediante los grados de entradas y salidas que presentaron, el cálculo se expresa en la ecuación 19.

$$TL_j = 1 + \sum_{i=1}^s I_{ij} \frac{TL_i}{n_j} \quad \text{Ecuación 19}$$

Dónde: I_{ij} es la interacción de la especie i sobre la especie j , TL_j es el nivel trófico de la especie j , TL_i es el nivel trófico de la especie i , n_j es el número de presas en la dieta de la especie j .

2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad arrecifal de La Entrega, por periodos y por temporadas

El análisis de subestructuras se realizó por temporadas. La **modularidad de Newman** (Q), la cual se expresa en la ecuación 20 (Newman 2004) mide la fuerza de la división de una red en módulos, también llamados grupos, subsistemas o comunidades, que corresponden a grupos de gráficos con alta densidad en cuanto a nodos que se posicionan en el espacio euclidiano. Toma valor de cero si la comunidad no presenta

ningún módulo, mientras que uno es el valor máximo que puede obtener Q , pero a partir de 0.3 se considera una buena división (Noack 2007).

$$Q = \frac{1}{2m} \sum_{ij} \left[A_{ij} \frac{k_i k_j}{2m} \right] \delta(c_i, c_j) \quad \text{Ecuación 20}$$

Donde: A_{ij} es la matriz de adyacencia del grafo y representa el peso entre el borde i y j , k_i es el grado del nodo i , k_j es el grado de nodo j , m es el número de vínculos, $\frac{d_i d_j}{2m}$ corresponde al número esperado de aristas entre los nodos i y j (según el modelo nulo) y la función δ corresponde a una función binaria que toma como valor de uno si los nodos i y j están en la misma comunidad (c_i, c_j) y cero en caso contrario.

Los grupos se dividen según la cantidad de conexiones que presentan entre ellos, para ello se considera al resto de la red. De esta forma se pueden identificar conjuntos de nodos compuestos por especies ícticas que explotan los mismos recursos tróficos (gremios tróficos). También aquellos nodos que cumplen la función de conectar los gremios por medio de la **conectividad** (C), la cual se expresa en la ecuación 21, los valores altos sugieren la presencia de una especie con gran conectividad con su subconjunto y con otros; es decir ayuda a identificar especies clave dentro de la comunidad. Finalmente se pueden identificar ítems raros en la comunidad.

$$C = \frac{L}{S^2} \quad \text{Ecuación 21}$$

Dónde: C es la conectividad, L es el número de conexiones observadas y S^2 es el máximo número de conexiones posibles.

Para la gráfica de subestructuras se aplicó el algoritmo de distribución de nodos llamado Force Atlas 2, el cual permite una interpretación visual de la modularidad (Jacomy *et al.* 2014), es un modelo dirigido y de fuerzas continuas; ya que mientras se ejecuta, induce la repulsión entre los nodos y atracción entre los bordes, como la

mayoría de los modelos. El modelo retoma técnicas de ARS, tales como la simulación de Barnes & Hut (1986), en donde el grado depende de la fuerza repulsiva, las fuerzas Lin-Log propuestas por Noack (2007). Para mejorar la visualización gráfica se añadió información sobre los hábitos tróficos de las especies ícticas, esta información se obtuvo a partir de las observaciones en campo y la revisión de bases de datos y literatura especializada.

El análisis de la red trófica bajo el enfoque redes sociales, se realizó con ayuda de los softwares UCINET 6 y Gephi 0.9.2. Finalmente se corroboró la coherencia biológica y ecológica de los resultados.

❖ Resultados

1. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

1.1 Diversidad alfa ($D\alpha$)

○ Eficiencia del muestreo

Para la matriz T, que abarca los datos de ambos años de estudio, el modelo alcanzó la asíntota en 72.05 especies y explicó el 98.54% ($a=29.19$, $b=0.37$ y $R=0.99$) del ajuste de la varianza de todo el estudio. Para cada una de las matrices de cada periodo (AM y DM), el modelo alcanzó la asíntota en 63.22 y 53.35 especies y explicó el 98.07% ($a=29.09$, $b=0.44$ y $R=0.99$) y 99.34% ($a=33.98$, $b=0.72$ y $R=0.99$), respectivamente, por lo que se obtuvo un buen ajuste del modelo a los datos, validando el esfuerzo de muestreo en ambos periodos de estudio (Fig. 3).

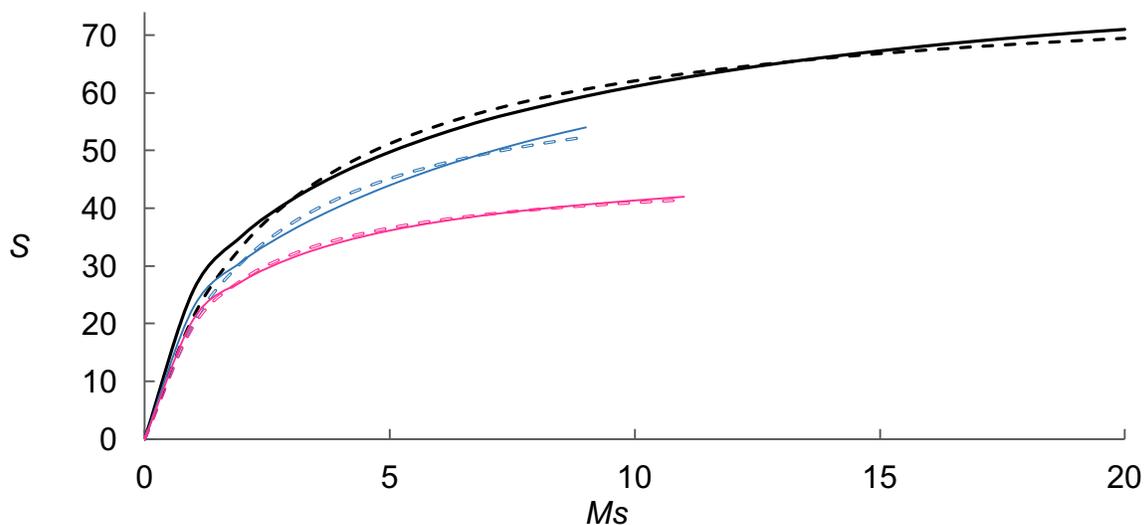


Figura 3. Resultados del modelo de Clench $E(S)$. Número acumulado de especies ícticas (S) y los meses de muestreo (M_s). Las líneas sólidas representan las riquezas específicas observadas (S_{obs}) y las líneas punteadas, las esperadas (S_{esp}). De color negro se representan los resultados de todo el estudio (T), en azul, los del periodo previo a la mortandad (AM) y en rosa, los del periodo posterior a esta (DM).

- Composición general de la comunidad

La riqueza específica (*S*) de bahía La Entrega estuvo representada por 71 especies agrupadas en 51 géneros y 29 familias; las cuales se estructuraron en un listado sistemático (Anexo 1). En el periodo AM se registraron 62 especies, las cuales se organizan en 47 géneros y 27 familias; y en el periodo DM se observaron 53 especies, agrupadas en 42 géneros y 13 familias.

Los meses con mayor riqueza específica en los periodos AM y DM fueron octubre y abril, respectivamente; mientras que los meses con menor número de especies fueron, marzo en el periodo AM y enero en el DM (Fig. 4). En los dos periodos de estudio (AM y DM), las familias más ricas en especies fueron: Pomacentridae (8 y 6 *spp.* respectivamente), Labridae (7 y 6 *spp.* respectivamente) y Serranidae (5 *spp.* para ambos periodos).

Se obtuvo un total de 39 708 avistamientos de organismos de los cuales 6 788 fueron registrados en el periodo AM y aportaron el 17.09% de la abundancia relativa (*N%*) de todo el estudio; el 82.90% restante, fue dado por los 32 920 organismos observados en el periodo DM. Los meses con mayor abundancia (*N*) en los periodos AM y DM, fueron marzo y mayo, respectivamente; mientras que los meses con menor número de organismos fueron, febrero y diciembre, respectivamente (Fig. 4).

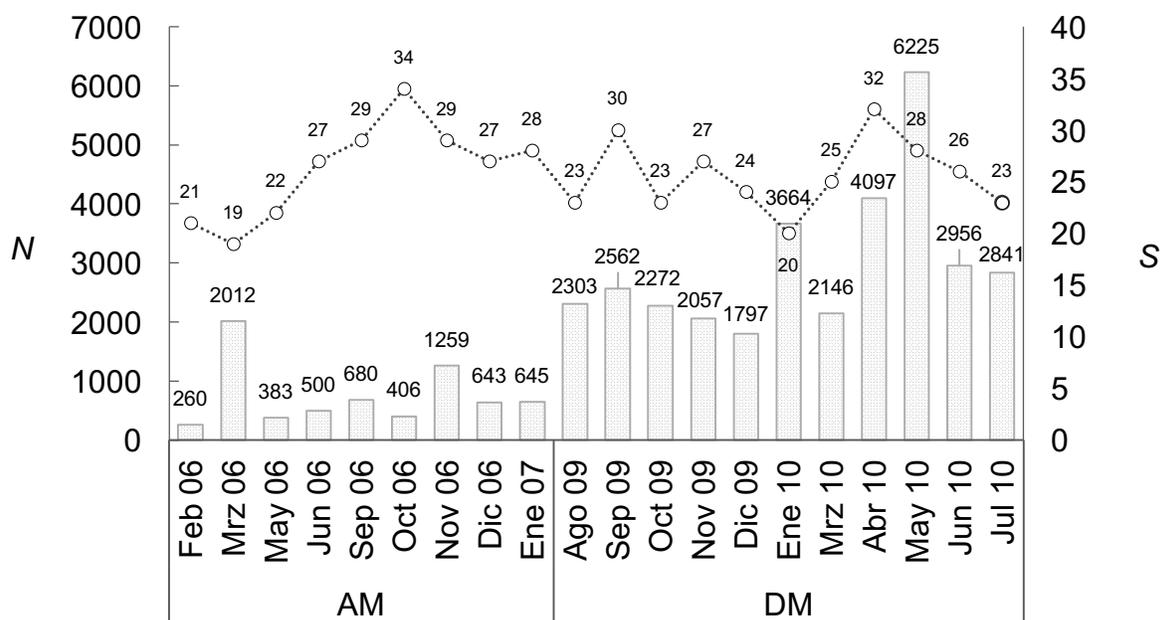


Figura 4. Valores mensuales de riqueza específica (S) (línea) y abundancia (N) (barras). Los meses corresponden a los periodos previos al evento de mortandad (AM) y posteriores a esta (DM).

Los valores de $N\%$ en el periodo AM, mostraron a la familia Pomacentridae como la mejor representada (31.05%), seguida de Labridae (21.04%) y Haemulidae (19.51%); mientras que en el periodo DM las más abundantes fueron Haemulidae (29.15%), Labridae (27.29%) y Pomacentridae (16.49%).

Las especies con mayor abundancia relativa ($N\%$) en ambos periodos (AM y DM) fueron: *Thalassoma lucasanum* ($N_{AM}=1291$ y $N_{DM}=8331$) aportando 19.01% y el 25.30%, a cada periodo, *Haemulon maculicauda* ($N_{AM}=1254$ y $N_{DM}=9524$) con el 18.47% y el 28.93% y *Selar crumenophthalmus* ($N_{AM}=1000$ y $N_{DM}=4646$) con 14.73% y el 14.11% (Fig. 5).

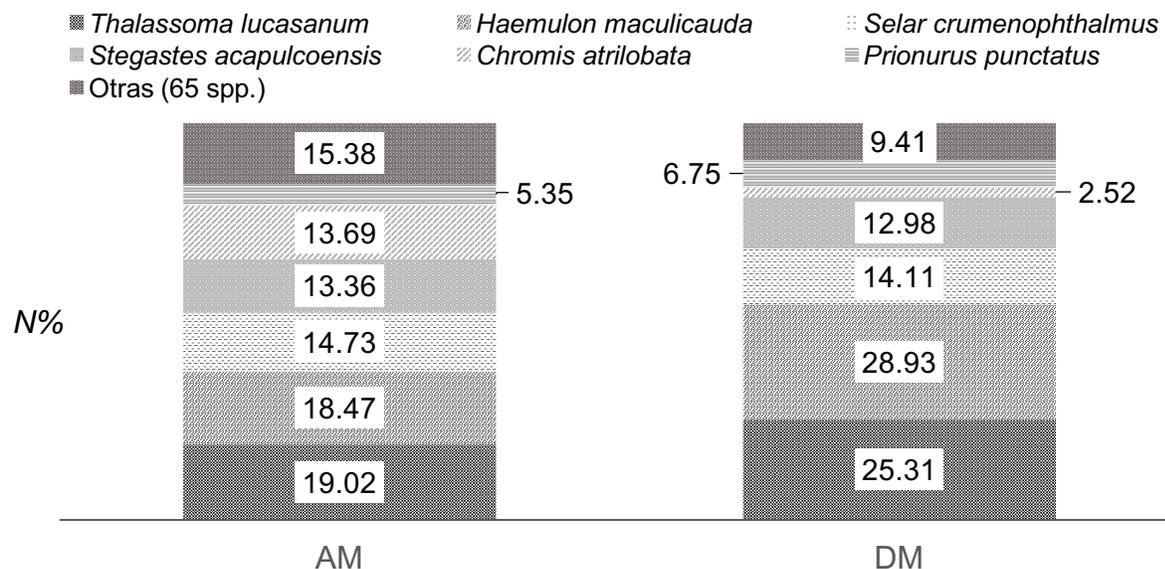


Figura 5. Abundancia relativa (N%) de las especies registradas en la bahía de La Entrega, en los periodos de estudio, previo a la mortandad (AM) y posterior a esta (DM).

o Estructura de la comunidad

Los resultados del análisis de distribución de abundancia de las especies para cada periodo de estudio (AM y DM) de los diferentes modelos se presentan en la Tabla 3.

Tabla 3. Resultados de los modelos aplicados para el análisis de la distribución de abundancia de las especies para cada periodo de estudio (AM y DM). Se obtuvo para cada uno el valor de X^2 , los grados de libertad (g.l.) y el valor de probabilidad (P).

Periodo de estudio	Serie Geométrica			Serie Logarítmica			Vara Quebrada		
	X^2	g.l.	P	X^2	g.l.	P	X^2	g.l.	P
AM	31760.80	61	>0.05	12.65	10	<0.05	1679.86	10	>0.05
DM	284389.64	52	>0.05	23.08	13	<0.05	1873.39	10	>0.05

El modelo logarítmico fue el estadísticamente se ajustó a la estructura de la comunidad íctica de bahía de La Entrega en ambos periodos de estudio, lo que implica la estructura de una comunidad en la que prevalece la presencia de pocas especies dominantes y gran cantidad de especies con abundancias relativamente bajas. El ajuste al modelo fue bueno, no se observaron diferencias significativas entre el número de especies en cada mes de estudio y los valores teóricos.

En el periodo AM ($\alpha=10.19$; $P>0.05$), la media calculada fue de 5.63 ± 4.34 y los máximos números de especies ocurrieron en el rango uno y cuatro. En el DM ($\alpha=6.19$; $P>0.05$), la media fue de 3.78 ± 2.51 y el número máximo de especies se observó en los rangos dos, cuatro y siete (7 spp.). Esto indica que en ambos periodos las especies con abundancias intermedias son los más comunes (Fig. 6).

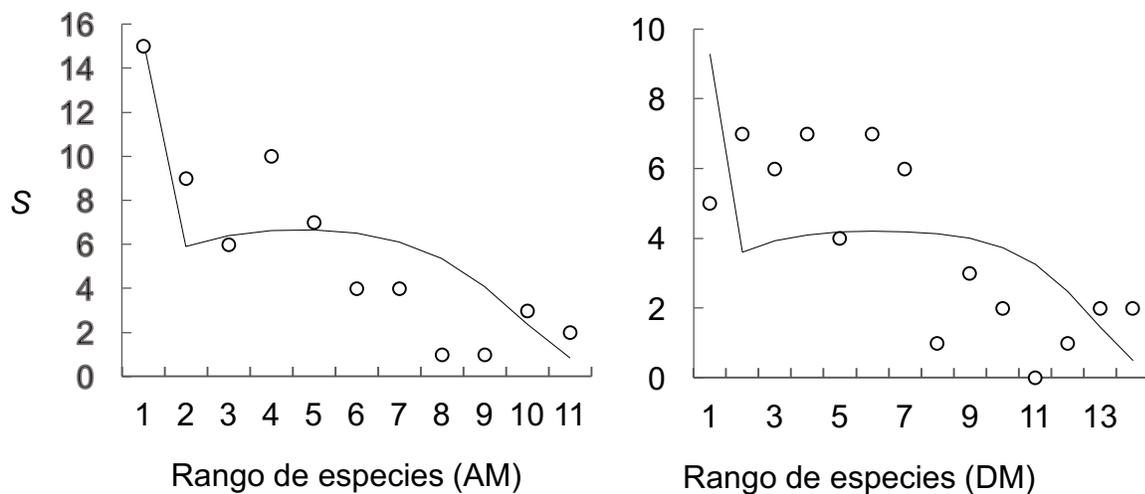


Figura 6. Curvas de rango-abundancia de la serie logarítmica, para los dos periodos de estudio (AM y DM), en bahía de La Entrega, Oaxaca; en donde se muestra la riqueza específica (S) en cada rango (puntos) y el ajuste del modelo (línea).

Según el índice de Shannon-Wiener (H'), la diversidad media en el periodo previo a la mortandad del erizo, AM ($H'_{AM}= 1.86 \pm 0.38$ nits/ind.) fue mayor que en el periodo posterior, DM ($H'_{DM}=1.67 \pm 0.21$ nits/ind.) (Fig. 7). La mayor diversidad se observó en octubre ($H'=2.22$ nits/ind.) y la menor en marzo ($H'=1.24$ nits/ind.) en el

periodo AM; en el periodo DM, fue mayor en diciembre ($H'=2.06$ nits/ind.) y menor en julio ($H'=1.23$ nits/ind.) (Tabla 4).

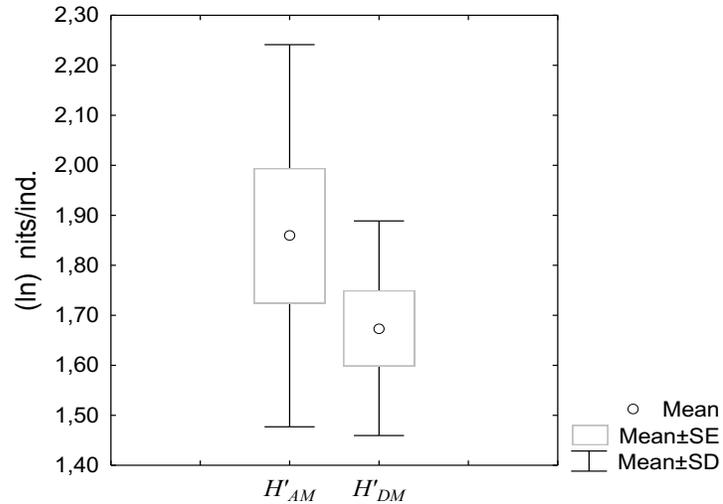


Figura 7. Diversidad de acuerdo con el índice (ln) de Shannon-Wiener (H'), antes (AM) y después (DM) de la mortandad de *D. mexicanum*, en la bahía de La Entrega.

El periodo AM presentó mayor equidad (0.57 ± 0.10) con el máximo en diciembre ($J'=0.65$) y el mínimo en noviembre ($J'=0.40$); en el periodo DM, la equidad media fue menor ($J'_{DM}=0.51 \pm 0.07$), el valor máximo se obtuvo en diciembre ($J'=0.65$) y el mínimo en julio ($J'=0.39$) (Fig. 8 y Tabla 4).

El índice de Simpson (λ) mostró que la dominancia promedio en ambos periodos fue igual ($\lambda_{AM} = 0.26 \pm 0.09$ y $\lambda_{DM} = 0.26 \pm 0.05$), pero mostró más oscilaciones en el periodo AM (Fig. 8). Para el periodo AM, el mes con mayor dominancia fue noviembre ($\lambda=0.420$) y el de menor valor, septiembre ($\lambda=0.16$). En el periodo DM la mayor dominancia ocurrió en mayo ($\lambda=0.38$) y la menor se observó en diciembre ($\lambda=0.17$) (Tabla 4).

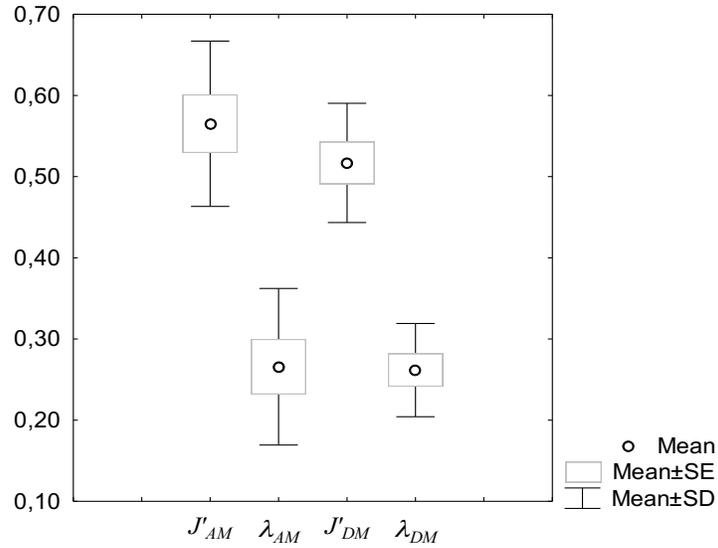


Figura 8. Comparación de la dominancia (λ) y equidad (J'), de los periodos AM y DM, en bahía La Entrega, Oaxaca.

Tabla 4. Resultados de los índices de diversidad (H'), dominancia (λ) y equidad (J') mensual, correspondientes a los periodos AM y DM.

	AM			DM		
	(H')	(J')	(λ)	(H')	(J')	(λ)
enero	2.12	0.63	0.19	1.66	0.55	0.25
febrero	1.88	0.62	0.21	-	-	-
marzo	1.24	0.42	0.37	1.77	0.55	0.24
abril	-	-	-	1.66	0.48	0.24
mayo	1.87	0.60	0.25	1.31	0.39	0.38
junio	1.73	0.52	0.32	1.63	0.50	0.27
julio	-	-	-	1.23	0.39	0.37
agosto	-	-	-	1.62	0.51	0.27
septiembre	2.15	0.64	0.16	1.77	0.52	0.25
octubre	2.22	0.63	0.21	1.53	0.48	0.29
noviembre	1.35	0.40	0.42	1.63	0.49	0.26
diciembre	2.15	0.65	0.18	2.06	0.65	0.17

1.2 Diversidad beta ($D\beta$)

- Coeficientes de similitud entre años

El índice de similitud de Morisita-Horn ($I_{M-H} = 0.91$) indica que la comunidad íctica arrecifal de bahía La Entrega, presenta poca diferenciación antes y después del evento de mortandad (8.90%). En ambos periodos existe presencia de especies similares con altas abundancias.

- Gradiente de disimilitud entre meses

Los 20 meses de estudio se ordenaron en un dendrograma que permite visualizar la formación de cinco conglomerados (C1, C2, C3, C4 y C5) al establecer la línea de corte a 55% de similitud. El dendrograma se obtuvo después de aplicar el pretratamiento de doble raíz a la matriz de abundancias (N) de la comunidad íctica de bahía de La Entrega (Fig. 9).

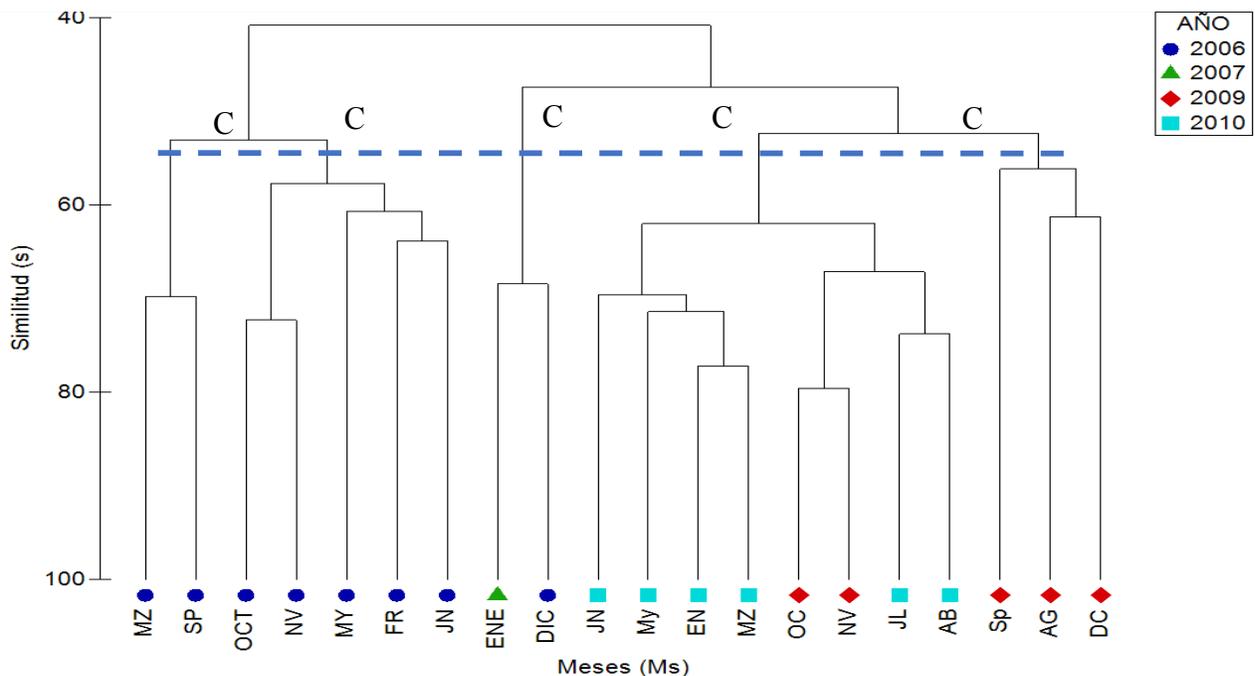


Figura 9. Dendrograma construido a partir del MC con base en la matriz de similitudes.

- En C1 se agruparon los muestreos de marzo y septiembre de 2006, ya que presentan 18 especies en común.

- En C2 se incluyen los meses de febrero, junio, mayo, y octubre de 2006 y comparten 13 especies, en este mismo conglomerado se ordenó mayo de 2006, debido a que comparte 10 de las 13 especies que presentaron en común.

- En C3 se agruparon los meses de diciembre de 2006 y enero de 2007 que presenta 19 especies en común.

- En el C4 se agruparon los meses de octubre y noviembre de 2009, abril y julio del 2010 y marzo, enero, mayo y junio de 2010, y presentaron 9 especies en común.

- Finalmente en el C5 estuvo compuesto por agosto, diciembre y septiembre de 2009 debido a que comparten 12 especies.

La prueba de significancia estadística (ANOSIM), confirmó que existen diferencias significativas en las abundancias de especies entre meses ($R=0.66$ $p<0.05$).

- Temporadas de recambio de peces, entre años

Del Análisis de Componentes Principales (ACP) de cada periodo, se obtuvieron dos temporadas diferenciadas por las especies de peces arrecifales presentes en bahía La Entrega.

Con el ACP tipo Q de la matriz S_{AM} , se generaron cuatro escenarios de ordenación, el primero mostrado en la Matriz de Cargas Factoriales (*MCF*) *Unrotated raw*, el segundo en la *Varimax raw*, el tercero en las *Biquartimax raw* y el cuarto en las rotaciones *Quartimax* y *Equamax raw* (Tabla 5, Anexo 2).

- La *MCF Unrotated raw* generó dos Componentes Principales (CP) con un Eigen -Valor ($E-V$) ≥ 1.00 . A un nivel de Carga Factorial (C_{ij}) ≥ 0.55 , se obtuvo lo siguiente:

En el CP 1, todas las variables (Feb 06, Mrz 06, May 06, Jun 06, Sep 06, Oct 06, Nov 06, Ene 07 y Dic 06) están ordenadas en el CP 1 y la variable Ene 07 está incorrectamente ordenada en ambos CP, por lo que se descartó. El %OE por ACP total es de 62% (50.38%+11.69%).

- La *MCF Varimax raw* generó dos CP con un $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.55$, se obtuvo lo siguiente:

En el CP 1, las variables Feb 06, Mrz 06, May 06, Jun 06, Sep 06 y Nov 06 están correctamente ordenadas.

En el CP 2, las variables Oct 06, Dic 06 y Ene 07 están correctamente ordenadas.

El %OE por ACP total es de 62% (35.49%+26.58%).

- La *MCF Biquartimax raw* generó dos CP con $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.55$, se obtuvo lo siguiente:

En el CP 1, las variables Feb 06, Mrz 06, May 06, Jun 06, Sep 06, Oct 06, Nov 06 están correctamente ordenadas.

En el CP2, las variables Dic 06 y Ene 07 están correctamente ordenadas.

El %OE por ACP total es de 62% (38.66%+23.41%).

- Las *MCF Quartimax raw* y *Equamax raw* generaron dos CP con $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.55$, se obtuvo lo siguiente:

En el CP 1, las variables Feb 06, Mrz 06, May 06, Jun 06, Sep 06, Oct 06, Nov 06 están correctamente ordenadas.

En el CP2, las variables Dic 06 y Ene 07 están correctamente ordenadas.

El %OE por ACP total es de 62% (45.35%+16.72%).

Tabla 5. MCF *Unrotated*, *Varimax*, *Biquartimax*, *Quartimax* y *Equamax raw*. Componentes principales (CP), variables ordenadas (*Ms*), eigen–valor (*E-V*), porcentaje de ordenación estadística (%OE). Magnitudes de carga factorial (*Cij*) ≥ 0.55 (**negritas**) y < 0.55 .

	<i>Unrotated</i>		<i>Varimax</i>		<i>Biquartimax</i>		<i>Quartimax</i>		<i>Equamax</i>	
	CP 1	CP 2	CP 1	CP 1	CP 2	CP 1	CP 1	CP 2	CP 1	CP 1
Feb 06	-0.72	0.33	0.77	0.19	0.78	0.12	0.79	-0.05	0.79	-0.05
Mrz 06	-0.81	-0.02	0.62	0.52	0.66	0.47	0.74	0.31	0.74	0.31
May 06	-0.66	0.34	0.73	0.14	0.74	0.08	0.74	-0.08	0.74	-0.08
Jun 06	-0.65	0.39	0.75	0.09	0.76	0.03	0.74	-0.13	0.74	-0.13
Sep 06	-0.73	-0.02	0.56	0.47	0.60	0.42	0.67	0.29	0.67	0.29
Oct 06	-0.77	-0.10	0.54	0.56	0.59	0.51	0.68	0.37	0.68	0.37
Nov 06	-0.75	0.13	0.66	0.36	0.69	0.31	0.74	0.15	0.74	0.15
Dic 06	-0.72	-0.47	0.28	0.81	0.35	0.79	0.50	0.70	0.50	0.70
Ene 07	-0.55	-0.65	0.03	0.85	0.10	0.85	0.28	0.81	0.28	0.81
<i>E-V</i>	4.53	1.05	3.19	2.39	3.48	2.11	4.08	1.51	4.08	1.51
%OE	50.38	11.69	35.49	26.58	38.66	23.41	45.35	16.72	45.35	16.72

Al comparar las *MCF Unrotated* con las *MCF* ortogonales se obtuvo que:

La *MCF Unrotated raw* es incorrecta (Tabla 5), porque la riqueza de peces en Ene 07 se ordenó en ambos CP. Como resultado de la rotación ortogonal se generaron

tres escenarios más de ordenación. Las *MCF* ortogonales que resultaron evidenciaron tendencias iguales de ordenación por *ACP*; esto es: *Quartimax raw* = *Equamax raw*.

De las *MCF* ortogonales mencionadas se reemplazó a la *MCF Unrotated* por la *MCF Quartimax raw* (Tabla 5). Con base en lo anterior se concluyó lo siguiente por temporada:

- La primera temporada se asignó al CP 1. Esta se identificó en febrero (mes en el que se registró máxima carga factorial) y descendiendo en marzo. Las $C_{ij} > 0.55$ estuvieron localizadas entre los meses de febrero y noviembre de 2006 (Fig. 10).

- La segunda temporada se asignó al CP 2. La máxima carga factorial se presentó entre diciembre 2009 y enero 2010, ambos meses con ij cargas factoriales > 0.55 (Fig. 10).

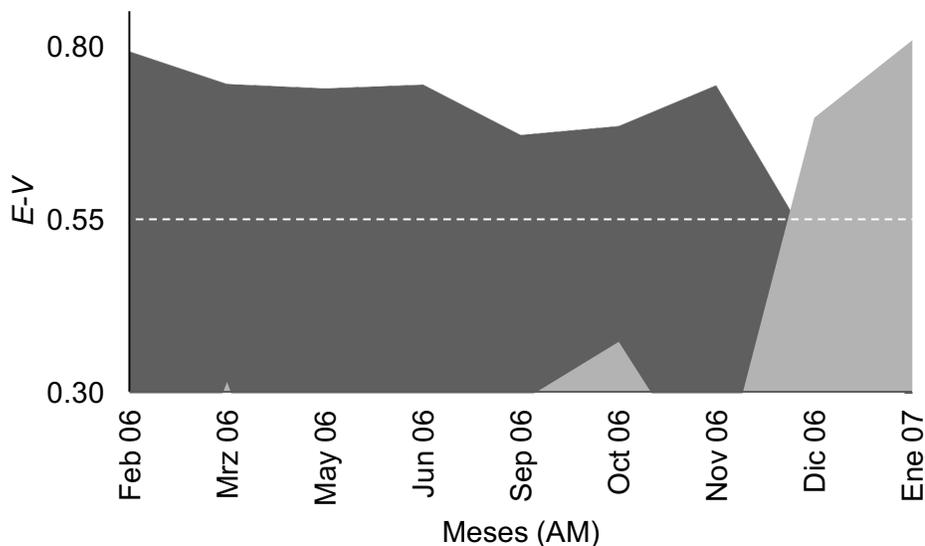


Figura 10. Temporadas anuales. Conjunto de meses con riqueza de peces similares durante el periodo AM, en bahía de La Entrega de febrero de 2006 a enero de 2007. Representación de la *MCF Quartimax raw*. Magnitudes de carga factorial ≥ 0.55 (superior a la línea punteada) y < 0.55 (debajo de la línea punteada). Temporadas (n CP). CP 1= temporada 1 (gris oscuro) y CP 2= temporada 2 (gris claro).

Al integrar los resultados del ACP tipo Q (Tabla 5) y los resultados del ACP Score tipo R (Tabla 6) se concluyó lo siguiente:

Las especies de peces presentes en bahía La Entrega, durante el periodo AM y que definieron el CP 1, que va de febrero a noviembre de 2006 y conformaron la temporada uno ($T1_{AM}$), son: *Sufflamen verres*, *Diodon holocanthus*, *Johnrandallia nigrirostris*, *Cephalopholis panamensis*, *Lutjanus argentiventris*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes acapulcoensis*, *Stegastes flavilatus*, *Bodianus diplotaenia* y *Thalassoma lucasanum*, ya que presentaron $C_{ij} > 0.55$. Las especies, como: *Haemulon steindachneri*, *Acanthurus xanthopterus*, *Scarus rubroviolaceus*, *Scarus ghobban*, *Abudefduf troschelii* y *Caranx caballus* presentaron una relación inversa, lo que podría indicar que estas especies no están presentes o disminuyen su presencia en el conjunto de meses que conforman la $T1_{AM}$ (Tabla 6).

La temporada dos ($T2_{AM}$) está conformada por los meses de diciembre de 2006 y enero de 2007 (CP 2) y las especies que la definieron, son: *Mulloidichthys dentatus*, *Aluterus scriptus*, *Holacanthus passer*, *Arothron hispidus*, *Sargocentron suborbitale*, *Haemulon steindachneri*, *Haemulon maculicauda*, *Halichoeres nicholsi*, *Chromis atrilobata* y *Prionurus punctatus*. Las especies, como: *Serranus psittacinus*, *Abudefduf declivifrons*, *Kyphosus analogus*, *Canthigaster punctatissima*, *Cirrhitus rivulatus*, *Pareques viola*, *Scorpaena mystes* y *Aetobatus narinari*, presentaron una relación inversa, lo que podría indicar que estas especies disminuyen o no están presentes en el conjunto de meses que conforman la $T2_{AM}$ (Tabla 6).

Tabla 6. MCFS para asignar las *i* especies de peces arrecifales de bahía La Entrega en la solución del modelo ortogonal *Quartimax raw*. Las $CS_{ij} \geq 0.55$ que están en **negritas** indican la asignación de la *i* especies en el *n* CP señalado.

Especies de peces (S)	CP 1	CP 2	Especies de peces (S)	CP 1	CP 2
<i>Urolophus halleri</i>	-0.25	-0.38	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0.18	-1.23
<i>Aetobatus narinari</i>	-0.23	-1.18	<i>Abudefduf declivifrons</i>	0.38	-1.64
<i>Muraena lentiginosa</i>	-0.45	-0.71	<i>Abudefduf troschelii</i>	-1.25	0.56
<i>Tylosurus pacificus</i>	-0.25	-1.11	<i>Chromis atrilobata</i>	0.64	1.33
<i>Hemiramphus saltator</i>	-0.86	-0.66	<i>Microspathodon bairdii</i>	-0.60	-0.46
<i>Myripristis leiognathus</i>	-0.60	-0.46	<i>Microspathodon dorsalis</i>	1.66	0.82
<i>Sargocentron suborbitale</i>	0.00	1.76	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	1.66	0.82
<i>Kyphosus analogus</i>	0.40	-1.62	<i>Stegastes flavilatus</i>	1.66	0.82
<i>Kyphosus elegans</i>	-0.78	0.99	<i>Stegastes rectifraenum</i>	-0.25	-0.38
<i>Fistularia commersonii</i>	1.28	-1.14	<i>Bodianus diplotaenia</i>	1.66	0.82
<i>Scorpaena mystes</i>	-0.23	-1.18	<i>Halichoeres chierchiae</i>	0.14	-0.27
<i>Alphestes immaculatus</i>	-0.60	-0.46	<i>Halichoeres dispilus</i>	-1.05	0.89
<i>Cephalopholis panamensis</i>	1.66	0.82	<i>Halichoeres melanotis</i>	-0.60	-0.46
<i>Epinephelus labriformis</i>	1.34	0.58	<i>Halichoeres nicholsi</i>	-0.19	1.34
<i>Rypticus bicolor</i>	-0.65	-0.33	<i>Halichoeres notospilus</i>	1.42	0.03
<i>Serranus psittacinus</i>	1.63	-1.79	<i>Thalassoma lucasanum</i>	1.66	0.82
<i>Apogon retrosella</i>	-0.86	-0.66	<i>Sparisoma cretense</i>	-0.22	-1.09
<i>Caranx caballus</i>	-1.25	0.56	<i>Scarus ghobban</i>	-1.25	0.56
<i>Selar crumenophthalmus</i>	-0.53	-0.42	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	-1.25	0.56
<i>Trachinotus rhodopus</i>	-0.25	-1.11	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0.22	-0.59
<i>Lutjanus argentiventris</i>	1.66	0.82	<i>Plagiotremus azaleus</i>	-0.75	0.49
<i>Lutjanus guttatus</i>	-0.86	-0.66	<i>Acanthurus nigricans</i>	-0.86	-0.66
<i>Lutjanus inermis</i>	-0.86	-0.66	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	-1.25	0.56
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	-1.01	0.29	<i>Prionurus punctatus</i>	1.05	1.28

<i>Haemulon maculicauda</i>	1.03	1.34	<i>Balistes polylepis</i>	0.06	0.37
<i>Haemulon scudderlii</i>	-0.03	-0.85	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	-0.99	0.76
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	-0.86	-0.66	<i>Sufflamen verres</i>	2.21	-1.35
<i>Haemulon steindachneri</i>	-1.41	1.52	<i>Aluterus scriptus</i>	-1.21	1.85
<i>Pareques fuscovittatus</i>	-0.86	-0.66	<i>Ostracion meleagris</i>	-0.65	-0.33
<i>Pareques viola</i>	0.18	-1.23	<i>Arothron hispidus</i>	-0.80	1.80
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	-0.21	2.23	<i>Arothron meleagris</i>	0.22	0.05
<i>Chaetodon humeralis</i>	0.70	1.01	<i>Canthigaster punctatissima</i>	0.39	-1.55
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	1.82	-0.13	<i>Sphoeroides lobatus</i>	-0.86	-0.66
<i>Holacanthus passer</i>	0.42	1.80	<i>Diodon holocanthus</i>	2.06	-0.40
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	-0.86	-0.66	<i>Diodon hystrix</i>	-0.22	-1.09
<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	-0.40	0.57			

Con el ACP tipo Q de la matriz S_{DM} se generaron cuatro escenarios de ordenación, el primero mostrado en MCF *Unrotated raw*, el segundo en MCF *Varimax raw*, el tercero en MCF *Biquarimax raw* y el cuarto en MCF *Quartimax* y *Equamax raw* (Tabla 7, Anexo 2).

- La MCF *Unrotated raw* generó dos Componentes Principales (CP) con un Eigen -Valor ($E-V$) ≥ 1.00 . A un nivel de Carga Factorial (C_{ij}) ≥ 0.54 , se obtuvo lo siguiente:

En el CP 1 se ordenaron todas las variables (Ago 09, Sep 09, Oct 09, Nov 09, Dic 09, Ene 10, Mrz 10, Abr 10, May 10, Jun 10 y Jul 10), pero Sep 09 y Jun 10 están incorrectamente ordenadas en ambos CP, por lo que se descartó. El %OE por ACP total es de 65% (55.97%+9.20%).

- La *MCF Varimax raw* generó dos CP con $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.54$, se concluyó lo siguiente:

En el CP 1, las variables Ago 09, Sep 09, Oct 09, Nov 09, Abr 09 y Jul 10 están correctamente ordenadas.

En el CP2, las variables Dic 09, Mrz 10, May 10 y Jun 10 están correctamente ordenadas. Pero Ene 10 esta ordenada en ambos CP, por lo que se descartó.

El %OE por ACP total es de 65% (35%+30.18%).

- La *MCF Bicuartimax raw* generó dos CP con $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.54$, se concluyó lo siguiente:

En el CP 1, las variables Ago 09, Sep 09, Oct 09, Nov 09, Ene 09, Mrz 09, Abr 09, May 09 y Jul 10 están correctamente ordenadas.

En el CP2, las variables Dic 09 y Jun 10 están correctamente ordenadas.

El %OE por ACP total es de 65% (49.04%+16.14%).

- Las *MCF Quartimax* y *Equamax raw* generaron dos CP con $E-V \geq 1.00$. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.54$, se concluyó lo siguiente:

En el CP 1, se ordenaron las variables Ago 09, Oct 09, Nov 09, Dic 09, Ene 10, Mrz 10, Abr 10, May 10 y Jul 10, pero las variables Sep 09 y Jun 10 están ordenadas en ambos componentes. El %OE por ACP total es de 65% (55.85%+9.33%).

Tabla 7. MCF *Unrotated*, *Varimax*, *Biquartimax*, *Quartimax* y *Equamax raw*. Componentes principales (CP), variables ordenadas (*Ms*), eigen–valor (*E-V*), porcentaje de ordenación estadística (%*OE*). Magnitudesde carga factorial (*Cij*) ≥ 0.54 (**negritas**) y < 0.54 .

	<i>Unrotated</i>		<i>Varimax</i>		<i>Biquartimax</i>		<i>Quartimax</i>		<i>Equamax</i>	
	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2	CP 1	CP 2
Ago 09	-0.78	0.14	0.67	0.42	0.77	0.17	0.78	0.10	0.78	-0.10
Sep 09	-0.60	0.58	0.84	-0.03	0.78	-0.31	0.63	0.55	0.63	-0.55
Oct 09	-0.81	0.24	0.76	0.37	0.84	0.09	0.82	0.20	0.82	-0.20
Nov 09	-0.71	0.09	0.58	0.41	0.68	0.19	0.71	0.05	0.71	-0.05
Dic 09	-0.68	-0.31	0.29	0.69	0.50	0.55	0.66	-0.35	0.66	0.35
Ene 10	-0.85	-0.05	0.59	0.61	0.76	0.38	0.84	-0.10	0.84	0.10
Mrz 10	-0.77	-0.12	0.49	0.61	0.66	0.41	0.76	-0.16	0.76	0.16
Abr 10	-0.82	0.24	0.77	0.37	0.85	0.10	0.83	0.20	0.83	-0.20
May 10	-0.81	-0.20	0.47	0.69	0.67	0.49	0.79	-0.24	0.79	0.24
Jun 10	-0.63	-0.61	0.05	0.87	0.34	0.81	0.59	-0.64	0.59	0.64
Jul 10	-0.74	-0.02	0.54	0.51	0.67	0.30	0.74	-0.06	0.74	0.06
<i>E-V</i>	6.16	1.01	3.85	3.32	5.39	1.78	6.14	1.03	6.14	1.03
% <i>OE</i>	55.97	9.20	35.00	30.18	49.04	16.14	55.85	9.33	55.85	9.33

Al comparar las *MCF Unrotated* con las *MCF* ortogonales se obtuvo que:

La *MCF Unrotated raw* es incorrecta (Tablas 6), porque la riqueza de peces en septiembre 2009 y junio 2010 se ordenó en ambos *n* CP.

Como resultado de la rotación ortogonal se generaron tres escenarios más de ordenación. La *MCF Varimax*, presentó el mes de enero ordenado en los dos *n* CP. Porque las *MCF* ortogonales que resultaron evidenciaron tendencias iguales de ordenación por *ACP*; esto es: *Quartimax raw* = *Equamax raw*.

De las *MCF* ortogonales mencionadas se seleccionó remplazar a la *MCF Unrotated* por la *Biquartimax raw* (Tabla 7). Con base en lo anterior se obtuvo lo siguiente por temporada:

- La primera temporada ($T1_{DM}$) se asignó al CP 1. Esta se identificó en abril (mes en el que se registró máxima carga factorial). Las *ij* cargas factoriales >0.54 estuvieron localizadas en los meses de agosto a noviembre de 2009, enero a mayo 2010 y en julio de 2010 (Fig. 11).

- La segunda temporada ($T2_{DM}$) se asignó al CP 2. Está compuesta por diciembre 2009 y junio 2010, ambos meses con $C_{ij}>0.54$. En junio de 2010 se presentó la máxima carga factorial ($C_{ij}=0.81$) (Fig. 11).

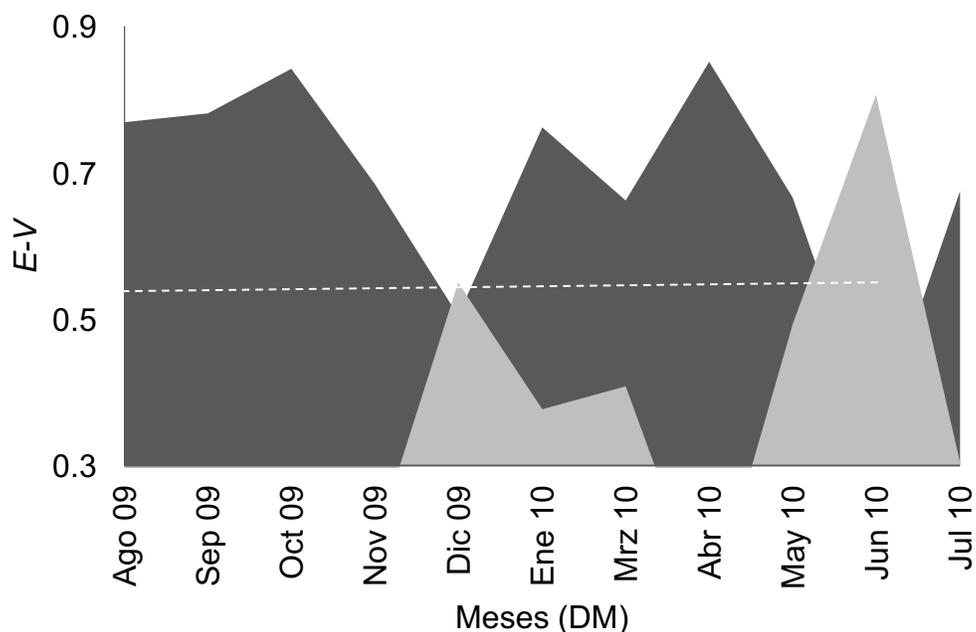


Figura 11. Temporadas anuales. Conjunto de meses con riqueza de peces similares durante el periodo DM, en bahía de La Entrega de agosto de 2009 a julio de 2010. Representación de la *MCF Biquartimax raw*. Magnitudes de carga factorial ≥ 0.54 (superior a la línea punteada) y < 0.54 (debajo de la línea punteada). Temporadas (n CP). CP 1= temporada 1 (gris oscuro) y CP 2= temporada 2 (gris claro).

Al integrar los resultados del ACP tipo Q (Tabla 7) y los resultados del ACP Score tipo R (Tabla 8) se concluyó lo siguiente:

En la temporada uno (T1_{DM}) compuesta por los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre de 2009, enero, marzo, abril y mayo de 2010 y julio de 2010 (CP 1), las especies de peces presentes y que dominaron en bahía de La Entrega, en el periodo posterior a la mortandad (DM), son: *Scarus ghobban*, *Prionurus punctatus*, *Cephalopholis panamensis*, *Epinephelus labriformis*, *Serranus psittacinus*, *Haemulon maculicauda*, *Microspathodon dorsalis*, *Stegastes acapulcoensis*, *Bodianus diplotaenia* y *Thalassoma lucasanum*. Las especies, como: *Arothron hispidus*, *Canthigaster punctatissima*, *Diodon hystrix*, *Muraena lentiginosa*, *Apogon retrosella*, *Scorpaena mystes*, *Lutjanus inermis*, *Mulloidichthys dentatus* y *Diodon holocanthus*, presentaron una relación inversa, lo que podría indicar que estas especies disminuyen o no están presentes en el conjunto de meses que conforman la T1_{DM}.

En la temporada dos (T2_{DM}) conformada por los meses de diciembre de 2009 y junio de 2010 (CP 2), las especies de peces presentes y que dominan, en bahía de La Entrega, en el periodo DM, son: *Chromis atrilobata*, *Halichoeres dispilus*, *Fistularia commersonii*, *Arothron meleagris*, *Lutjanus argentiventris*, *Holacanthus passer*, *Mulloidichthys dentatus*, *Diodon holocanthus*, *Cirrhichthys oxycephalus* y *Apogon retrosella*. Las especies, como: *Microspathodon bairdii*, *Plagiotremus azaleus*, *Cirrhitis rivulatus*, *Hemiramphus saltator*, *Kyphosus elegans*, *Acanthurus nigricans*, *Acanthurus xanthopterus*, *Sargocentron suborbitale*, *Halichoeres nicholsi* y *Kyphosus analogus*, presentaron una relación inversa, lo que podría indicar que estas especies disminuyen o no están presentes en el conjunto de meses que conforman la T2_{DM}.

Tabla 8. MCFS para asignar las *i* especies de peces arrecifales de bahía La Entrega en la solución del modelo ortogonal *Quartimax raw*. Las $CS_{ij} \geq 0.55$ que están en **negritas** indican la asignación de la *i* especies en el *n* CP señalado.

Especies de peces (S)	CP 1	CP 2	Especies de peces (S)	CP 1	CP 2
<i>Urolophus halleri</i>	-0.93	-0.33	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	0.26	-1.32
<i>Aetobatus narinari</i>	-0.93	-0.33	<i>Abudefduf declivifrons</i>	-0.93	-0.33
<i>Muraena lentiginosa</i>	-0.97	0.36	<i>Abudefduf troschelii</i>	0.59	-0.63
<i>Tylosurus pacificus</i>	-0.84	0.14	<i>Chromis atrilobata</i>	-0.79	2.62
<i>Hemiramphus saltator</i>	-0.31	-1.32	<i>Microspathodon bairdii</i>	1.12	-1.17
<i>Myripristis leiognathus</i>	-0.93	-0.33	<i>Microspathodon dorsalis</i>	1.58	0.84
<i>Sargocentron suborbitale</i>	1.52	-1.64	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	1.58	0.84
<i>Kyphosus analogus</i>	0.48	-1.82	<i>Stegastes flavilatus</i>	1.36	0.70
<i>Kyphosus elegans</i>	-0.31	-1.32	<i>Stegastes rectifraenum</i>	-0.93	-0.33
<i>Fistularia commersonii</i>	-0.52	1.87	<i>Bodianus diplotaenia</i>	1.58	0.84
<i>Scorpaena mystes</i>	-1.22	0.90	<i>Halichoeres chierchiae</i>	0.08	-0.97
<i>Alphestes immaculatus</i>	-0.65	-0.40	<i>Halichoeres dispilus</i>	0.28	2.05
<i>Cephalopholis panamensis</i>	1.58	-0.32	<i>Halichoeres melanotis</i>	-0.93	-0.33
<i>Epinephelus labriformis</i>	1.58	0.84	<i>Halichoeres nicholsi</i>	1.31	-1.78
<i>Rypticus bicolor</i>	-0.36	-0.36	<i>Halichoeres notospilus</i>	0.00	-0.11
<i>Serranus psittacinus</i>	1.58	0.84	<i>Thalassoma lucasanum</i>	1.58	0.84
<i>Apogon retrosella</i>	-1.13	1.37	<i>Sparisoma cretense</i>	-0.93	-0.33
<i>Caranx caballus</i>	0.02	-0.80	<i>Scarus ghobban</i>	1.87	-0.39
<i>Selar crumenophthalmus</i>	0.09	-0.03	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	-0.93	-0.33
<i>Trachinotus rhodopus</i>	-0.93	-0.33	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	-0.12	-0.85
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.95	1.84	<i>Plagiotremus azaleus</i>	0.48	-1.19
<i>Lutjanus guttatus</i>	0.05	-0.29	<i>Acanthurus nigricans</i>	-0.31	-1.32
<i>Lutjanus inermis</i>	-1.22	0.90	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	1.23	-1.52
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	-0.20	-0.75	<i>Prionurus punctatus</i>	1.62	0.15

<i>Haemulon maculicauda</i>	1.58	0.84	<i>Balistes polylepis</i>	-0.93	-0.33
<i>Haemulon scudderii</i>	-0.93	-0.33	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	-0.93	-0.33
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	-0.06	-0.71	<i>Sufflamen verres</i>	1.58	0.84
<i>Haemulon steindachneri</i>	-0.93	-0.33	<i>Aluterus scriptus</i>	-0.65	-0.40
<i>Pareques fuscovittatus</i>	-0.01	-0.59	<i>Ostracion meleagris</i>	-0.93	-0.33
<i>Pareques viola</i>	-0.93	-0.33	<i>Arothron hispidus</i>	-0.93	-0.33
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	-1.26	1.59	<i>Arothron meleagris</i>	-0.77	1.84
<i>Chaetodon humeralis</i>	0.77	0.07	<i>Canthigaster punctatissima</i>	-0.93	-0.33
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	1.20	0.28	<i>Sphoeroides lobatus</i>	-0.65	-0.40
<i>Holacanthus passer</i>	0.95	1.84	<i>Diodon holocanthus</i>	-1.26	1.59
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.01	0.07	<i>Diodon hystrix</i>	-0.93	-0.33
<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	-0.06	1.44			

Respecto a los índices ecológicos aplicados a las cuatro temporadas que se obtuvieron vía ACP, de los dos años de estudio, para el periodo AM, la temporada 1 (T1_{AM}), representada por los meses de febrero, marzo, mayo, junio, septiembre, octubre y noviembre de 2006, presentó una riqueza específica (S) = 55 especies, diversidad (H') = 3.75, equidad (J') = 0.93 y dominancia (λ)=0.0273; la temporada 2 (T2_{AM}), representada por diciembre de 2006 y enero de 2007, presentó S=35, H'= 3.50, J'= 0.98 y λ =0.0314. Por otro lado, en el periodo DM, la temporada 1 (T1_{DM}) presentó una riqueza específica (S) = 52 especies, diversidad (H') = 3.71, equidad (J') = 0.94 y dominancia (λ)=0.0278 (Figura X) y la temporada 2 (T2_{DM}) presentó S=33, H'= 3.43, J'= 0.98 y λ =0.0339. El valor de los índices de diversidad y dominancia de las temporadas T1_{AM} y T1_{DM} fueron mayores que en las T2_{AM} y T2_{DM}, pero estas últimas presentaron comunidades con mayor equidad, en comparación a las primeras (Figura 12).

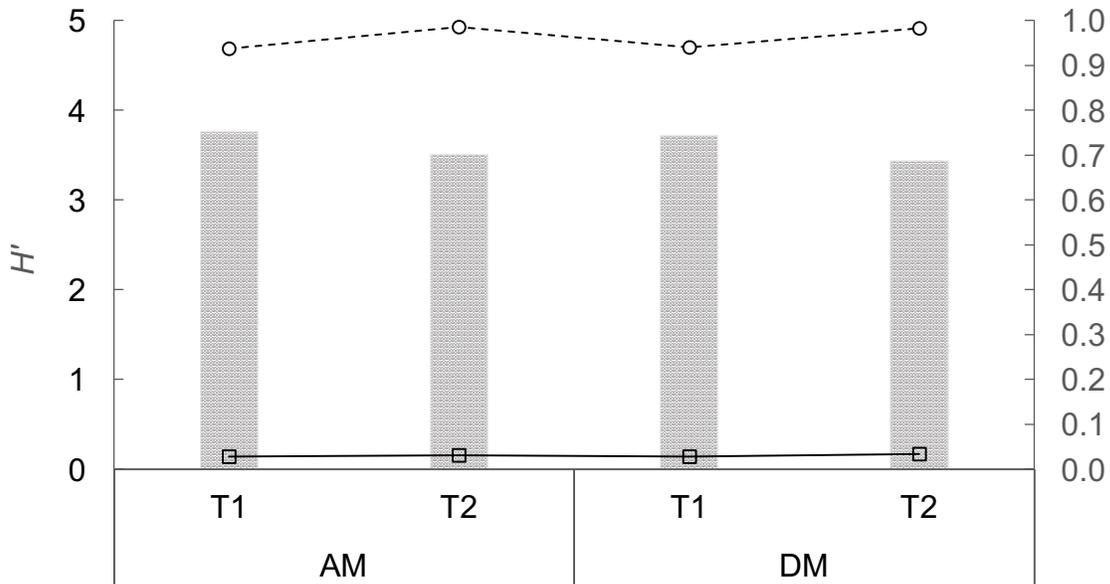


Figura 12. Representación gráfica de los índices obtenidos de cada temporada estacional de ambos periodos (AM y DM). Los índices de diversidad (H') (barras) y equidad (J') (línea punteada), en el eje primario y en el eje secundario, la dominancia (λ) (línea sólida).

Nueve especies delimitaron las temporadas uno de ambos periodos ($T1_{AM}$ y $T1_{DM}$) y se caracterizaron por formar parte de la composición base de la comunidad íctica (BDIP, CPAN, ELAB, JNIG, MDOR, SACA, SFLA, SVER y TLUC). Para la $T1_{DM}$ se perdieron algunas especies (AMEL, DHOL, FCOM, HNOT y LARG) y se agruparon otras (CHUM, HMAc, HNIC, PPUN, SGHO, SCRÚ y SPSI).

Las especies que delimitaron la $T2_{AM}$ fueron diferentes a las de las temporadas 1 de ambos periodos ($T1_{AM}$ y $T1_{DM}$), aunque continuaron siendo especies de la comunidad básica del arrecife (ASCR, AHIS, BPOL, CHUM, CART, COXY, HMAc, HSTE, HNIC, HPAS, KELE, MDEN y PPUN). La $T2_{DM}$ se caracterizó por estar delimitada por pocas especies (AMEL, DHOL, FCOM, LARG, CATR, COXY, HPAS, MDEN y ARET) de las cuales delimitaron las tres temporadas anteriores ($T1_{AM}$, $T1_{DM}$ y $T2_{AM}$), con excepción de HDIS, quien solo fue relevante en esta temporada.

2. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA

2.1 Organización de elencos tróficos y construcción de matrices

Se obtuvieron satisfactoriamente los componentes de la dieta y nivel trófico (NT) de 69 de las 71 especies ícticas arrecifales de La Entrega (con excepción de *Sargocentron suborbitale* y *Sparisoma cretense*); esto permitió agregar 32 ítems de presa al elenco trófico, de los cuales se obtuvo el nivel trófico en función del resto de la red tomando a los productores primarios y a los elementos basales como nivel 1 (Tabla 9).

Tabla 9. Claves, periodo de presencia, dieta y nivel trófico de los ítems de presa (Pr) y de ictiofauna presente en el arrecife de bahía La Entrega, en todo el estudio.

Ítems de presa (Pr)					
ítem	Clave	Periodo	Dieta	NT	Referencia
Materia Orgánica Particulada	MOP	AM / DM	-	1.00	Fabricious & Wolanski 2000, Lara-Lara <i>et al.</i> 2008
Materia Orgánica No Identificada	MONI	AM / DM	-	1.00	Tripp Valdez 2005
Detritus	DTT	AM / DM	MOP	1.12	Vázquez-Figueroa <i>et al.</i> 2013
Microalgas	MIA	AM / DM	LZ	1.00	
Macroalgas	MAA	AM / DM	LZ	1.00	
Fitoplancton	FIP	AM / DM	LZ	1.00	
Zooplancton	ZOP	AM / DM	MOP, FIP, ZOP, ICH, ICL,	1.18	Gío-Argáez & Marchan-Castillo 1990, Giraldo & Gutiérrez 2007, Franco-Gordo & Plascencia-Palomera 2014, Herrera Galindo <i>et al.</i> 2015
Quetognatos	QTG	AM / DM	CrP, SMFH	3.00	Brusca & Brusca 2003
Huevos	ICH	AM / DM	vitelo	1.00	Civera-Cerecedo <i>et al.</i> 2004
Larvas	ICL	AM / DM	FIP, ZOP	1.19	Civera-Cerecedo <i>et al.</i> 2004
Crustáceos sésiles	CrS	AM / DM	MOP, DTT, MONI, MIA	1.51	
Crustáceos móviles	CrM	AM / DM	MONI, BVV	1.06	
Crustáceos pelágicos	CrP	AM / DM	FIP	1.08	
Anélidos sésiles	WrS	AM / DM	MOP, DTT	1.29	Gómez <i>et al.</i> 1997, Struck 2011, Morales de Anda <i>et al.</i> 2013
Anélidos móviles	WrM	AM / DM	MOP, DTT	1.20	Gómez <i>et al.</i> 1997, Struck 2011, Morales de Anda <i>et al.</i>

Esponjas/ascidias/briozoo	EAB	AM / DM	MOP, FIP	1.31	Schejter 2014, Herrera Galindo <i>et al.</i> 2015
<i>Diadema mexicanum</i>	Dmex	AM / DM	MIA, MAA, CCD, CCR	1.57	Alvarado <i>et al.</i> 2015, López- Pérez & López- Pérez 2016, Brusca & Brusca 2003, Granja-Fernández <i>et al.</i> 2013
Estrellas/pepinos/ofiuros	EPO	AM / DM	MONI, DTT, CCD, CCS, MIA, MAA	1.90	
Coral duro	CCD	AM / DM	ZOP, CrP, ICH, ICL	1.92	Genzano <i>et al.</i> 2016
Coral suave	CCS	AM / DM	ZOP, CrP, ICH, ICL	1.57	Genzano <i>et al.</i> 2016
Coral roto	CCR	AM / DM	ZOP, CrP, ICH, ICL	3.00	Genzano <i>et al.</i> 2016
Anémonas	CnA	AM / DM	ZOP, CrP, ICH, ICL	3.00	Genzano <i>et al.</i> 2016
Hidroides	CnH	AM / DM	ZOP, CrP, ICH, ICL	1.85	Genzano <i>et al.</i> 2016
Moluscos sésiles	MoS	AM / DM	MONI	1.44	Brusca & Brusca 2003
Gasterópodos	GAS	AM / DM	MIA, FIP	1.14	Brusca & Brusca 2003
Moluscos bivalvos	BVV	AM / DM	MONI, DTT, MOP	1.19	Brusca & Brusca 2003
Pulpos	PLP	AM / DM	CRM, BVV	1.24	Taki 1941
Calamares	CLM	AM / DM	PCS	1.13	Fisher <i>et al.</i> 1956
Sepias	SPS	AM / DM	PCS	1.17	Nixon 1966
Peces	PCS	AM / DM	de todo	1.00	
Peces pequeños	SMFH	AM / DM	FIP, ZOP	1.40	
Cupeiformes	CUP	AM / DM	FIP, ZOP	1.50	Nyunja <i>et al.</i> 2002

Ictiofauna arrecifal de La Entrega

ítem	Clave	Periodo	Dieta		Referencia
<i>Acanthurus nigricans</i>	ANIG	DM	MAA	2.06	Duarte & Acero 1988, Abitia-Cárdenas <i>et al.</i> 2011
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	AXAN	AM / DM	MIA, DTT, CCS, CnH	2.62	Allen & Robertson 1994, Galván-Villa 2011
<i>Aluterus scriptus</i>	ASCR	AM / DM	MIA, MAA, EAB, CCS, CnH	2.69	Florida Museum of Natural History 2016
<i>Kyphosus analogus</i>	KANA	AM / DM	MAA, ZOP, ICL	2.06	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Kyphosus elegans</i>	KELE	AM / DM	MAA, ZOP, ICL	2.64	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	OSTE	AM / DM	DTT, MIA	2.31	FISHBASE
<i>Prionurus punctatus</i>	PPUN	AM / DM	MIA, MAA	2.06	Moreno Sánchez <i>et al.</i> 2014, Ramos-Santiago & Tapia-García 2017
<i>Scarus ghobban</i>	SGHO	AM / DM	DTT, MIA	2.05	FISHBASE
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	SRUB	AM	DTT, MIA, CCD	2.10	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Abudefduf declivifrons</i>	ADEC	AM	MIA, MAA, CrS, WrS, MoS	3.50	Aguilar-Medrano & Barber 2015

<i>Abudefduf troschelii</i>	ATRO	AM / DM	MIA, MAA, CrS, WrS, CrM, WrM, ICH, ICL, ZOP, ECP	2.65	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Aguilar-Medrano & Barber 2015
<i>Aetobatus narinari</i>	ANAR	AM	GAS, CrM, BVV, PLP	3.12	Schluessel <i>et al.</i> 2010
<i>Apogon retrosella</i>	ARET	DM	ZOP, CrP	3.15	Allen & Robertson 1994
<i>Arothron hispidus</i>	AHIS	AM	Dmex, CUP	2.79	Kumar <i>et al.</i> 2013, Alvarado <i>et al.</i> 2015
<i>Arothron meleagris</i>	AMEL	AM / DM	MAA, Dmex, EPO, CCD	2.84	Moreno <i>et al.</i> 2009
<i>Balistes polylepis</i>	BPOL	AM	DmeX, BVV, GAS, CrM	3.07	Abitia-Cárdenas <i>et al.</i> 1990, Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Alvarado <i>et al.</i> 2015, Mendoza-Cruz 2016 (tesis) Molina <i>et al.</i> 2004,
<i>Bodianus diplotaenia</i>	BDIP	AM / DM	Dmex, BVV, GAS, CrM	3.12	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Alvarado <i>et al.</i> 2015
<i>Canthigaster punctatissima</i>	CPUN	AM	EAB, MIA, CCS, ECP, MoS, CrS	2.00	Dominici-Arosemena <i>et al.</i> 2005, Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Chaetodon humeralis</i>	CHUM	AM / DM	MIA, ZOP, ICH, CrM, EAB, CCD, CCS, CnH	2.77	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Chromis atrilobata</i>	CATR	AM / DM	ICH, ZOP	3.10	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Galván-Villa <i>et al.</i> 2011, Aguilar-Medrano & Barber 2015
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	HFLA	AM / DM	ZOP, CrP	3.50	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Flores-Ortega <i>et al.</i> 2010
<i>Haemulon maculicauda</i>	HMAC	AM / DM	CrM, CrP	3.50	Raymundo-Huizar 2000 (tesis)
<i>Halichoeres chierchiae</i>	HCHI	AM / DM	CrM, EAB, GAS, BVV	3.17	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Galván-Villa <i>et al.</i> 2011
<i>Halichoeres dispilus</i>	HDIS	AM / DM	CrM, WrM, GAS, BVV	3.33	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Halichoeres melanotis</i>	HMEL	AM	CrM, Wrs, WrM, GAS, BVV	3.15	FISHBASE
<i>Halichoeres nicholsi</i>	HNIC	AM / DM	EPC, CrS, WrM, EPO, GAS, BVV	3.40	FISHBASE
<i>Halichoeres notospilus</i>	HNOT	AM / DM	CrM, WrS, EPO, GAS, BVV	3.16	FISHBASE
<i>Hemiramphus saltator</i>	HSAL	DM	ZOP,	3.39	Allen & Robertson 1994
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	JNIG	AM / DM	ECP, MIA, ZOP, CrS, MoS	2.65	FISHBASE
<i>Microspathodon bairdii</i>	MBAI	AM / DM	MIA, MAA, CrS, CrM, WrS, WrM	2.24	-Medrano Aguilar & Barber 2015
<i>Microspathodon dorsalis</i>	MDOR	AM / DM	MIA, MAA, CrS, CrM, WrS, WrM	2.10	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Aguilar-Medrano & Barber 2015
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	MDEN	AM / DM	ZOP, ICH, CrM, CrP	3.25	Flores-Ortega <i>et al.</i> 2010

<i>Myripristis leiognathus</i>	MLEI	AM	ZOP, CrP	2.95	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Ostracion meleagris</i>	OMEL	AM	MIA, CrM, WrS, EAB, GAS, BVV	2.81	FISHBASE
<i>Pareques fuscovittatus</i>	PFUS	DM	CrM	3.15	Allen & Robertson 1994
<i>Pareques viola</i>	PVIO	AM	CrM	3.15	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	PZON	DM	ECP, MIA, EAB, EPO, CCS, CnH	2.62	Allen & Robertson 1994
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	PNAU	AM	CrS, CrM, WrS, WrM, EAB, Dmex, GAS, BVV	3.09	Alvarado <i>et al.</i> 2015
<i>Selar crumenophthalmus</i>	SCRU	AM / DM	ICL, GAS, BVV, WrM, CrM, CrP	3.49	Ramírez-Gutiérrez <i>et al.</i> 2007, FISHBASE
<i>Sphoeroides lobatus</i>	SLOB	DM	PLP, SPS, CLM, GAS, BVV, CrM, WrS, WrM	3.40	Allen & Robertson 1994
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	SACA	AM / DM	MIA, MAA, CrS, WrS, CrM	2.06	Aguilar-Medrano <i>et al.</i> 2011
<i>Stegastes flavilatus</i>	SFLA	AM / DM	MIA, MAA, CrS, WrS, CrM	2.06	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Aguilar-Medrano & Barber 2015
<i>Stegastes rectifraenum</i>	SREC	AM	MIA, MAA, CrS, WrS, ICH CrM, DTT, GAS	2.06	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Moreno-Sánchez <i>et al.</i> 2011, Aguilar-Medrano <i>et al.</i> 2011
<i>Sufflamen verres</i>	SVER	AM / DM	CrM, WrM, EAB, Dmex, EPO, GAS, BVV		Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Alvarado <i>et al.</i> 2015
<i>Thalassoma lucasanum</i>	TLUC	AM / DM	MIA, ZOP, ICH, CrM, EPO, CCS, GAS, BVV	3.13	Ramos-Santiago & Tapia-García 2017
<i>Urolophus halleri</i>	UHAL	AM	CrS, CrM, WrS, WrM	3.00	Valadez-González <i>et al.</i> 2001
<i>Alphesthes immaculatus</i>	AIMM	AM / DM	SMFH, CrM	3.15	Allen & Robertson 1994, Grove & Lavenberg 1997, Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Galván-Villa 2011
<i>Caranx caballus</i>	CCAB	AM / DM	QTG, CrS, CrM, CCD, CCS, CCR, CnA, CnH, MoS, GAS, BVV, PLP, CLM, SPS, PCS, SMFH, CUP, AIMM, CPAN, ELAB, RBIC, SPSI	3.43	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Flores-Ortega <i>et al.</i> 2009, Saucedo-Lozano <i>et al.</i> 2012
<i>Cephalopholis panamensis</i>	CPAN	AM / DM	CrM, PLP, CLM, PCS	2.85	FISHBASE
<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	COXY	AM / DM	CrM, CrP, SMFH	3.41	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Galván-Villa <i>et al.</i> 2008
<i>Cirrhites rivulatus</i>	CRIV	AM / DM	CrM, SMFH, ADEC	3.41	Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Galván-Villa <i>et al.</i> 2008

<i>Diodon holocanthus</i>	DHOL	AM / DM	CrM, Dmex, EPO, GAS, BVV, ADEC, ARET, SLOB	3.13	Raymundo- Huizar & Chiapa-Carrara 2000, Lucano-Ramírez <i>et al.</i> 2011, Alvarado <i>et al.</i> 2015 Raymundo-Huizar 2000 (tesis), Raymundo- Huizar & Chiapa-Carrara 2000, Lucano-Ramírez <i>et al.</i> 2011, Geerat & Zipser 2015
<i>Diodon hystrix</i>	DHYS	AM	CrS,CrM, WrS, Mos, GAS, BVV,PCS		
<i>Epinephelus labriformis</i>	ELAB	AM / DM	CrM, PLP, CLM, GAS, BVV, AIMM, CPAN, CATR, ELAB, RBIC, SMIS, SPSI	3.40	Gracia López & Castelló i Orvay 2005, Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Fistularia commersonii</i>	FCOM	AM / DM	OSTE, PAZA, CUP, PCS	4.00	Bariche 2007
<i>Haemulon scudderii</i>	HSCU	AM	CrM, GAS, BVV, PLP, CLM, SPS, PCS	3.50	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	HSEX	DM	CrM, GAS, BVV, PLP, CLM, SPS, PCS	3.50	Allen & Robertson 1994
<i>Haemulon steindachneri</i>	HSTE	AM	ZOP, CrM, WrM, GAS, BVV, PLP, CLM, SPS, PCS	3.15	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Holocanthus passer</i>	HPAS	AM / DM	ECP, MIA,ZOP, ICH, EAB, PZON	2.53	Reynolds & Reynolds 1977
<i>Lutjanus argentiventris</i>	LARG	AM / DM	ICH, ATRO, PCS, CUP, DHYS, DHOL	3.42	Vázquez <i>et al.</i> 2008
<i>Lutjanus guttatus</i>	LGUT	DM	CrM, CUP, SCRUI, FCOM, MLEN	3.49	Rojas-Herrera <i>et al.</i> 2004, Flores-Ortega <i>et al.</i> 2009
<i>Lutjanus inermis</i>	LINE	DM	ZOP, ICL, CrM, PCS	3.32	Lucano Ramírez <i>et al.</i> 2011
<i>Muraena lentiginosa</i>	MLEN	AM / DM	CrM, PCS	3.37	Allen & Robertson 1994
<i>Plagiotremus azaleus</i>	PAZA	AM / DM	CrM, PCS	3.61	FISHBASE
<i>Rypticus bicolor</i>	RBIC	AM / DM	PCS	1.50	FISHBASE
<i>Scorpaena mystes</i>	SMYS	AM / DM	CrM, PLP, CLM, SPS, PCS	2.80	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Serranus psittacinus</i>	SPSI	AM / DM	CrM, PLP, SPS, CLM, PCS	3.50	FISHBASE
<i>Trachinotus rhodopus</i>	TRHO	AM	CrM, CrP, WrM, GAS, BVV, PCS	3.40	Dominici-Arosemena & Wolff 2006
<i>Tylosurus pacificus</i>	TPAC	AM / DM	CrP, PLP, CLM, SPS, PCS	2.80	Dominici-Arosemena & Wolff 2006

2.2 Análisis de la red trófica arrecifal presente en bahía La Entrega, mediante ARS

La red trófica formada por la comunidad arrecifal presente en bahía La Entrega en el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum* (AM) estuvo compuesta por 91 nodos,

de los cuales 59 fueron especies ícticas (*spp.*) y 32 fueron nodos de presa (Pr), unidos por 351 flujos; mientras que la red presente en el periodo posterior al evento (DM), estuvo conformada por 82 nodos (51 *spp.* y 31 Pr), debido a que se excluyó a *D. mexicanum* (Dmex), conectados por 296 flujos.

Las redes tróficas presentes en los meses de estudio mostraron 46 nodos, (18 *spp.*, 28 Pr y 136 interacciones), en marzo (MZ06) y 63 nodos (33 *spp.*, 30 Pr y 211 flujos), en octubre (OC06); por lo que los conjuntos de meses que conforman las temporadas del periodo AM (T1_{AM} y T2_{AM}) presentaron más nodos (82 y 66) e interacciones (292 y 235), que las temporadas del periodo DM (T1_{DM} y T2_{DM}). Agosto del 2009 (AG09) se tomó como el mes más cercano a la mortandad de *D. mexicanum* y se mantuvo dentro del rango con 52 nodos, unidos por 168 interacciones (Fig. 13).

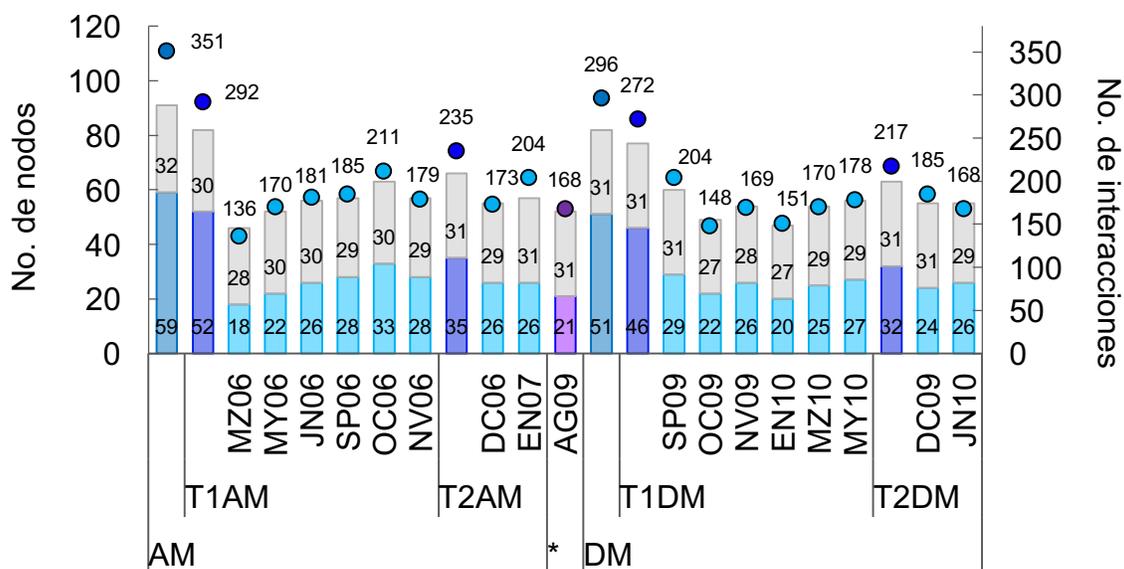


Figura 13. Nodos (barras azules (*spp.*) y grises (Pr)) e interacciones (puntos) que conforman las redes tróficas presentes en el arrecife de La Entrega, en cada periodo (AM y DM), meses (MMAA) y temporada (TX_T).

A continuación, se detallan los resultados del análisis de red social (ARS), a escala de red y de nodo, para cada arreglo temporal de red trófica, por periodos, meses y temporadas (ACP). Los resultados de los indicadores que corresponden al análisis a escala de red se mencionan al inicio de cada índice y se resumen en el Anexo 3.

- o Densidad y centralización de la red

Las redes tróficas observadas en los periodos AM y DM en La Entrega, fueron poco densas (D); si bien, la red presente en el periodo DM presentó una conectividad ligeramente mayor (4.5%), que la red presente en AM (4.3%). Las redes presentes en cada mes presentaron porcentajes de densidad de vínculos entre 5.4% (OC06) y 7.0% (EN10); por lo que las redes más densas por temporada se presentaron en T2_{AM} y T2_{DM} (5.5%), seguida de T1_{DM} (4.6%) y T1_{AM} (4.4%) (Figura 14).

En general la red trófica presenta porcentaje bajo de centralización (C), pero durante el periodo AM fue más alto (39.9%), que en el periodo DM (37.2%). La densidad en los meses se mantuvo entre 24.8% (EN07) y 34.9% (NV06), por lo que los vínculos se concentraron en menos nodos, durante la temporada T1_{AM} (41%), cuando la red presentó una mayor centralización, seguida de T2_{DM} (34.3%), T1_{DM} (33.1%) y T2_{AM} (29.3%) (Figura 14).

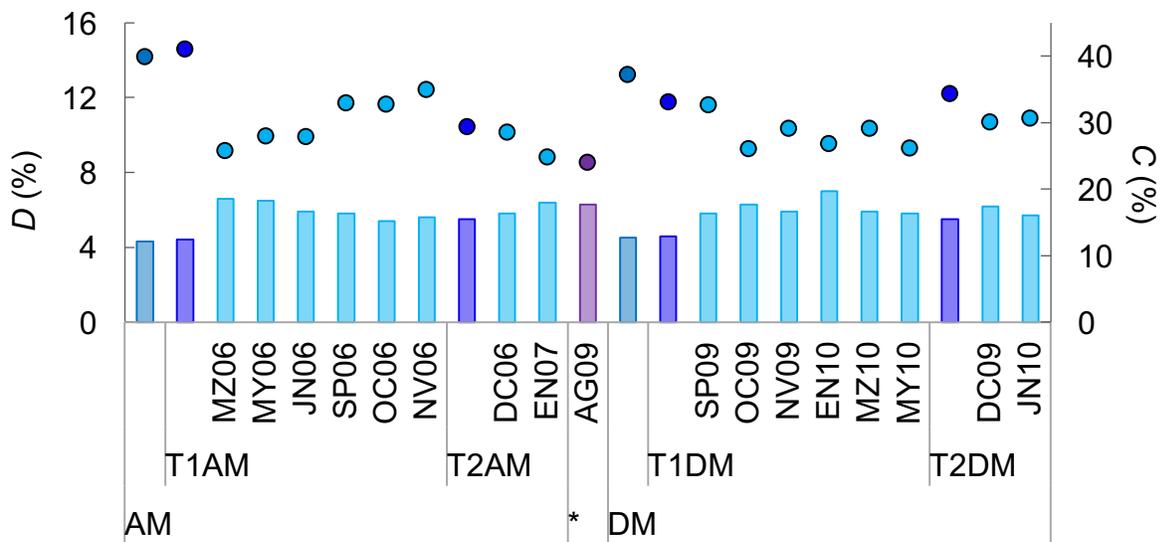


Figura 14. Porcentajes de densidad ($D\%$) (barras) y centralización ($C\%$) (puntos) de las redes presentes en el arrecife de bahía La Entrega, por periodo (AM y DM), por temporada (TX_T) y por mes (MMAA).

- Centralidad de grado

El máximo porcentaje de depredación fue de 33.5%, según la centralidad de grados de entrada (D_{in}) y se obtuvo en el mes más cercano a la mortandad de *D. mexicanum* (AG09). Esto continuó en el periodo DM, cuando el porcentaje fue más alto (21.7%), que en AM (20.4%). Los meses que conforman las temporadas presentaron una centralidad que osciló entre 8.6% (SP06) y 31.4% (DC09) y la red presente en la T2_{DM} fue la más central (27.2%), seguida de T2_{AM} (24.1%), T1_{DM} (23.3%) y T1_{AM} (9.3%).

Los principales depredadores, en ambos periodos, fueron *Caranx caballus* (CCAB), *Epinephelus labriformis* (ELAB) y *Abudefduf troschelii* (ATRO), debido a que concentraron el mayor número de grados de entrada. CCAB presenta una amplia variedad de ítems de presa, colocándolo como el depredador tope, a pesar de estar presente en pocos meses, en las temporadas T2_{AM} (EN07), T1_{DM} (SP09) y T2_{DM} (JN10). En la temporada T1_{AM}, ELAB fue el principal depredador, ya que presentó más grados de entrada en los meses de mayo, junio, noviembre y octubre; y también en algunos meses del periodo DM, que pertenecen a las temporadas T1_{DM} (OC09 y NV09) y en T2_{DM} (JN10). ATRO fue el depredador tope en algunos meses de la T2_{AM} (EN07) y T1_{DM} (EN10, MZ10 y MY10).

Thalassoma lucasanum (TLUC) fue una especie persistente en todos los meses, incluyendo el mes cercano a la mortandad (AG09) y el único depredador en marzo de la T1_{AM} (MZ06). *Chaetodon humeralis* (CHUM) estuvo presente en las redes de trece de los dieciséis meses que componen el estudio.

En las temporadas de AM, destacó *Pseudobalistes naufragium* (PNAU), en los meses de septiembre (SP06) y enero (EN07). *Haemulon steindachneri* (HSTE) formó parte de la red únicamente en T2_{AM} y fue el depredador tope en diciembre (DC09); mientras que *Stegastes rectifraenum* (SREC) solo estuvo presente en dos meses de la T1_{AM}, (OC06 y NV06) y *Sphoeroides lobatus* (SLOB) en noviembre (NV09) de la T1_{DM}, (Tabla 10). El resto de los nodos se observan en el Anexo 4.

Tabla 10. Principales depredadores de la comunidad arrecifal de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas, según los grados de entrada. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										* AG09	DM										
	T1AM					T2AM						T1DM				T2DM						
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07			SP09	OC09	NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10				
CCAB	22	-	-	-	-	-	19	0	18	20	21	21	20	-	-	-	20	20	-			
ELAB	11	11	-	7	9	8	8	6	7	7	7	10	9	7	7	7	8	8	8	10	8	8
ATRO	10	-	-	-	-	-	10	-	10	-	10	10	10	-	-	10	10	10	-	-	-	-
TLUC	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
CHUM	8	8	-	8	8	8	8	8	8	8	-	8	8	8	8	8	8	-	-	8	8	8
PNAU	8	8	-	-	-	8	-	-	8	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HSTE	9	-	-	-	-	-	9	9	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SREC	8	8	-	-	-	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SLOB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	8	-	-	8	-	-	-	-	-	-

En la red existe variedad de presas, sin embargo, se identificaron nodos relevantes en la composición de las dietas. La red con el mayor porcentaje de centralidad de grados de salida (D_{out}) se obtuvo en AM (39.5%), en este periodo se obtuvo el mayor porcentaje de centralidad (34.3%), en noviembre (NV06); sin embargo, también fue la que presentó menor centralidad (24.4%) en enero (EN07). En el periodo DM (36.4%) las redes se mantuvieron más homogéneas, entre 25.5% (OC09) y 32.1% (SP09). Lo anterior determinó la centralidad presentes por temporadas, en las que T1_{AM} (40.5%) fue la más alta, después T2_{DM} (33.7%), T1_{DM} (32.6%) y T2_{AM} (28.8%).

Los principales nodos de presa, con excepción de *D. mexicanum* (Dmex), formaron parte de la red trófica durante todo el estudio y variaron en grados de salida (D_{out}) debido a cambios en la diversidad entre meses. Con la desaparición de Dmex, el D_{out} del nodo de asteroideos/holoturoideos/ ofiuroides (EPO) aumentó del periodo AM, al DM. En ambos periodos los crustáceos móviles (CrM) y el zooplancton (ZOP) fueron los nodos más comunes en las dietas de la íctiofauna. En el periodo AM, en ambas temporadas, destacaron los nodos de microalgas (MIA) (también en T1_{DM}) y bivalvos (BVV); en la T1_{AM}, también los gasterópodos (GAS); mientras para el periodo DM, se redujo el número de grados de salida.

Los huevecillos resultados de la reproducción de la ictiofauna (ICH) fueron relevantes como nodo de presa en los meses de septiembre (SP06), octubre (OC06) y noviembre (NV06) de la T1_{AM} y en la T2_{AM}, principalmente en enero (EN07); mientras que en el periodo DM, en los meses de enero (EN10), marzo (MZ10) y mayo (MY10) de la T1_{DM} y en diciembre (DC09) de la T2_{DM}. Las macroalgas (MAA) destacaron en junio de T1_{AM} (JN06) y septiembre de T1_{DM} (SP09). La presencia de peces NO identificados en contenido estomacal (PCS), en la T1_{AM} y T2_{DM}, principalmente en junio (JN10) indican que existió depredación (Tabla 11). El resto de los nodos se observan en el Anexo 5.

Tabla 11. Principales presas de los ensambles de ictiofauna de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM									* AG09	DM												
	T1AM			T2AM							T1DM			T2DM									
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07		SP09	OC09	NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
CrM	39	36	14	17	18	21	23	22	22	18	17	15	33	28	22	15	18	15	18	17	24	19	15
ZOP	21	17	11	10	13	14	13	12	18	15	17	13	22	20	15	10	11	11	13	14	17	14	11
MIA	23	19	11	13	12	14	16	13	17	12	16	12	18	18	14	15	15	14	13	14	12	11	9
BVV	21	19	9	11	10	12	13	10	13	10	10	10	15	14	11	8	10	7	9	9	12	11	7
ICH	14	12	9	8	9	11	12	11	13	11	13	9	13	12	9	8	8	11	11	10	12	12	6
GAS	20	18	7	9	8	10	12	9	11	8	8	8	13	12	9	6	8	5	7	7	10	9	7
MAA	14	13	6	6	10	7	9	8	10	9	8	6	12	12	10	6	6	7	7	8	6	4	8
PCS	15	13	3	7	8	5	8	5	7	6	6	6	13	10	7	5	5	5	6	7	11	9	11
CrP	13	10	5	7	4	7	7	7	10	8	7	7	12	11	7	5	6	5	7	8	10	8	6
FIP	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6	7	6	7	7	7	7	7
MOP	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	5
ICL	10	8	5	5	7	5	5	5	8	6	8	8	11	10	9	4	4	6	8	7	7	6	4
DTT	10	7	5	6	5	6	7	6	8	5	8	7	8	8	7	8	7	7	7	6	6	6	5
WrM	13	11	4	5	3	6	6	5	7	4	6	4	9	9	6	5	5	5	6	7	4	3	5
CrS	12	10	5	6	5	6	6	6	7	3	7	5	7	7	7	5	4	5	4	6	5	5	3
WrS	11	10	5	4	4	6	6	5	5	3	5	5	6	6	5	4	4	5	4	5	3	3	3
EPO	6	6	4	5	5	4	6	6	5	5	2	3	7	6	4	4	4	2	5	5	5	5	5
CCS	7	5	2	4	3	3	4	3	6	4	6	3	7	7	5	4	6	4	4	4	4	4	7
PLP	9	7	1	4	6	2	4	2	4	3	4	6	8	7	5	3	4	3	4	4	6	5	3
CLM	8	6	1	4	5	2	4	2	4	3	4	4	8	7	5	3	4	3	4	3	6	5	4
Dmex	7	7	3	4	4	5	6	5	6	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Los grados de D_{in} y D_{out} definieron los porcentajes de centralidad de grado (D_i), el cual fue ligeramente más alto en el periodo AM (59.9%), que en el DM (58.1%). En diciembre del periodo DM (DC09) se obtuvo el porcentaje más alto (60.9%), pero también se obtuvo el más bajo (36.1%), en octubre (OC09). La red con mayor centralidad se presentó en la $T2_{DM}$ (60.9%) y la menos central, en $T1_{AM}$ (49.8%).

El nodo más central es CrM, ya que concentró mayor número de vínculos por periodo (41), temporadas (38) y por mes (25), estos valores se tomaron como el 100% de D_i , seguido de ZOP; con excepción del mes de enero, del periodo AM (EN07), en donde fue el nodo más central (84%). Cabe mencionar que estos nodos son los únicos que presentaron más de 50% de grados conjuntos de entrada y salida, con respecto al máximo; mientras que en la $T1_{AM}$ destacaron otros nodos, tales como BVV (58%) y GAS (54%).

El nodo ICH fue relevante en todas las temporadas, principalmente en la $T2_{AM}$ y $T2_{DM}$; y en algunos meses correspondientes a la $T1_{AM}$ (septiembre, octubre y noviembre) y a $T1_{DM}$ (enero, marzo y mayo). Por el contrario, EPO fue relevante en las $T1_{AM}$ y $T1_{DM}$, con excepción de los meses de enero y en diciembre de 2009 ($T2_{AM}$).

Dmex figuró dentro de los nodos con D_i alto durante el periodo AM, principalmente en octubre y noviembre. En los meses del periodo DM otro nodo central fue ATRO. En el mes más cercano a la mortandad (AG09), CCAB fue el nodo más central de la red (Tabla 12). El resto de los nodos se observan en el Anexo 6.

Tabla 12. Nodos con centralidad de grado más alta para los meses que componen el estudio. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM											*	DM										
	T1AM					T2AM						AG09	T1DM					T2DM					
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09	OC09	NV09		EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
CrM	100	100	64	76	80	92	100	96	63	80	76	68	85	79	96	68	80	68	80	76	68	84	84
ZOP	61	55	60	56	68	72	68	64	58	76	84	68	63	63	76	56	60	60	68	72	58	72	76
MIA	56	50	44	52	48	56	64	52	45	48	64	48	44	47	56	60	60	56	52	56	32	44	44
BVV	59	58	48	56	52	60	64	52	42	52	52	52	51	45	56	44	52	40	48	48	39	56	48
GAS	54	53	36	44	40	48	56	44	34	40	40	40	37	37	44	32	40	28	36	36	32	44	36
ICH	34	32	36	32	36	44	48	44	34	44	52	36	32	32	36	32	32	44	44	40	32	48	44
EPO	29	32	40	44	44	40	48	48	29	44	32	36	27	32	40	40	40	32	44	44	29	36	44
CrS	39	37	36	40	36	40	40	40	29	28	44	36	27	29	44	36	32	36	32	40	24	36	32
ICL	29	26	28	28	36	28	28	28	26	32	40	40	32	32	44	24	24	32	40	36	24	32	32
CCS	27	24	24	32	28	28	32	28	26	32	40	28	27	29	36	32	40	32	32	28	21	32	28
ELAB	29	29	-	28	36	32	36	24	21	28	32	32	27	26	32	28	28	32	32	32	32	36	32
MAA	34	34	24	24	40	28	36	32	26	36	32	24	29	32	40	24	24	28	28	32	16	16	24
CCAB	54	-	-	-	-	-	-	50	-	72	80	44	55	80	-	-	-	-	-	53	80	-	-
Dmex	27	29	28	32	36	40	36	26	36	28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ATRO	27	-	-	-	-	-	-	29	-	44	-	27	29	40	-	-	44	44	44	-	-	-	-
HSTE	22	-	-	-	-	-	-	24	36	36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

- Importancia de nodo

Indicador de **centralidad de intermediación** (CB_{in})

Existen pocas especies que regulan la interacción que existe entre dos nodos no contiguos, ya que se obtuvieron porcentajes bajos en el indicador de **centralidad de intermediación** (CB_{in}), a escala de red; en el periodo DM fue ligeramente mayor (0.97%), que en el AM (0.74%). En las redes de cada mes, el porcentaje de intermediación se mantuvo entre 0.91% (OC06) y 1.46% (JN10). La T2_{DM} fue la temporada con más nodos involucrados en las diferentes rutas geodésicas (1.21%), seguido de la T2_{AM} (1.09%), T1_{DM} (1.01%) y T1_{AM} (0.83%).

El ZOP fue el nodo más intermediario durante todo el estudio, ligeramente más relevante en el periodo DM (67%), que en el AM (65%). Lo anterior, debido a que durante la T1_{AM}, el nodo más intermediario fue CrM (59%), debido a que en noviembre (NV06), obtuvo (39%) y en mayo (MY06) resaltó EPO (33%). En el resto de las temporadas el nodo más conectado fue el ZOP, principalmente en la T1_{DM} (62%), menos en octubre (OC09), marzo (MZ10), en donde fue EPO (27 y 32%) y en enero (EN10) en donde fue CrM (24%); seguido de las T2_{AM} y T2_{DM}, en donde presentó porcentajes altos, con respecto al resto de los nodos intermediarios.

El nodo de BVV, aunque no fue el principal intermediario en ningún arreglo temporal, se mantuvo entre los principales, principalmente en el periodo AM. Pevio a la mortandad de *D. mexicanum*, el nodo Dmex estuvo involucrado en diferentes rutas geodésicas (40%), junto con EPO (35%) y CCD (32%). Posterior a la desaparición de Dmex, aumentaron los porcentajes de intermediación de EPO, de 37% (T1_{AM}) y 30% (T2_{DM}), a la 40% (T1_{DM}) y 34% (T2_{DM}); mientras que los porcentajes de CCD disminuyeron de 27% (T1_{AM}) y 30% (T2_{AM}) a 15% (T1_{DM}) y 14% (T1_{AM}).

El nodo GAS fue intermediario en todos los meses que componen la temporada T2_{AM}, T2_{DM}, y con sus excepciones en las temporadas T1_{AM} (menos en MZ09) y T1_{DM} (menos en OC09 y EN10). El nodo de corales suaves (CCS) fue importante en la T2_{AM} y en la T1_{DM} (menos en EN10) y en algunos meses de la T1_{AM} (MY06, OC06, NV06). *Diodon holocanthus* (DHOL) fue un nodo influyente durante todos los meses que componen la T1_{AM} y en diciembre de la T2_{AM}, en el DM solo se observó en un mes, durante la T2_{DM} (JN10). El nodo ATRO fue influyente durante algunos meses de la T1_{DM} (EN10, MZ10 y MY10) y en enero de la T2_{AM}, que fue en el único mes que se registró durante el periodo AM. *Abudefduf declivifrons* (ADEC) solo estuvo presente en dos meses del periodo AM y solo en junio (JN06) resaltó como intermediario (Tabla 13). El resto de los nodos se observan en el Anexo 7.

Tabla 13. Nodos con mayor centralidad de intermediación (CB_{in}) de la comunidad arrecifal presente en bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										* AG09	DM											
	T1AM					T2AM						T1DM					T2DM						
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09	OC09		NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
ZOP	65	54	29	23	38	40	39	38	50	42	40	31	67	62	39	23	33	21	31	37	50	37	45
CrM	61	59	18	22	26	33	32	39	31	29	24	17	61	50	35	21	29	24	31	26	41	28	33
BVV	58	57	22	31	31	32	35	32	32	30	23	23	51	43	32	21	28	20	27	26	39	32	30
EPO	35	37	25	33	28	25	37	37	30	32	11	19	48	40	27	27	27	11	32	32	34	25	34
CCD	32	27	14	19	20	19	25	23	30	23	19	7	16	15	10	9	7	5	12	12	14	8	13
Dmex	40	41	19	26	20	34	34	27	36	30	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GAS	28	26	9	12	12	14	17	12	15	12	11	11	20	19	13	9	13	8	10	10	15	14	11
CCS	20	17	8	15	9	9	13	11	15	12	12	9	19	18	14	13	16	9	13	11	10	10	9
CrS	19	16	8	10	8	8	9	9	11	4	11	8	11	11	10	7	6	7	6	9	8	8	6
DHOL	11	18	14	18	18	14	14	14	9	14	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	13	-	13
CUP	10	12	4	4	9	8	12	12	6	7	6	4	9	9	5	4	4	2	2	7	13	9	13
SMFH	18	13	0	0	4	5	4	9	9	4	0	5	18	18	9	-	12	-	9	4	9	5	4
CCR	13	12	7	9	7	11	10	8	12	9	9	1	1	1	1	-	-	-	0	-	1	1	0
WrM	10	8	3	4	2	4	5	4	6	3	5	4	8	8	4	4	4	4	5	6	3	2	3
CrP	8	6	3	5	2	4	4	4	6	5	5	4	7	7	4	3	4	3	4	5	5	4	5
EAB	9	9	3	3	2	5	6	4	5	4	5	2	8	8	3	3	7	3	4	4	4	4	3
ATRO	11	-	-	-	-	-	-	-	11	-	13	-	10	13	-	-	-	13	13	13	4	-	-
PLP	10	10	2	8	5	2	3	2	2	2	2	3	10	8	3	3	2	3	3	8	5	3	3
WrS	9	8	3	4	4	4	5	4	4	3	4	3	5	5	4	3	3	4	4	4	3	3	3
CnH	6	3	-	1	1	1	3	1	6	3	6	1	8	8	4	3	8	3	5	3	1	1	1
ICL	5	4	4	2	3	2	2	2	4	3	4	3	5	5	4	2	2	3	4	3	3	2	3
DTT	6	3	1	2	2	3	3	2	5	2	4	3	5	5	3	4	3	3	4	3	3	2	2
ADEC	11	13	-	7	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

○ Poder de nodo

Los valores de poder de nodo se observan en la Tabla 14. CCAB, CHUM, TLUC y LARG fueron los nodos más poderosos de la red trófica presente en bahía La Entrega, durante el estudio. El nodo más fuerte en ambos periodos fue CCAB, a pesar de que solo se observó en un mes de las temporadas T2_{AM} (EN07), T1_{DM} (SP09) y T2_{DM} (DC09); mientras que, en el resto de los meses, fue CHUM, principalmente en la T1_{AM}, (menos en MZ06). En los meses en donde no se observó a CCAB y CHUM (MZ06, MZ10 y MY10), el poder se concentró en el nodo TLUC, que al igual que EPO, fueron nodos que mantuvieron su poder durante todo el estudio.

Existen nodos que estuvieron presentes en casi todos los meses de estudio, pero que variaron su fuerza, tales como: LARG que se mantuvo entre los principales nodos en el periodo AM y en algunos meses del DM (EN10, MZ10 y MY10) y DHOL, que estuvo presente en el periodo AM (menos en EN07) y en la T2_{DM} (en JN10).

Algunos nodos a pesar de ser comunes en la red de la comunidad arrecifal variaron su poder entre los meses que componen el estudio. SVER, que fue un nodo sobresaliente únicamente durante la T1_{AM}, a pesar de que estuvo presente en todos los meses del periodo DM, en donde se mantuvo con un poder bajo (701). ELAB que estuvo presente en todo el estudio (menos MZ06), pero solo fue poderoso en las redes de los meses JN06 y SP06, en AM; entre los meses del periodo DM no figuró como nodo fuerte, pero a escala de temporada fue de los nodos principales en T1_{DM} y T2_{DM}. HPAS es otro nodo observado en todo el estudio, pero solo fue poderoso en la T1_{DM} (menos en OC09 y NV09).

El nodo AHIS solo formó parte de la red del periodo AM, en donde Dmex presentó poder alto; con su desaparición, en el periodo DM, apareció PVIO, que es un nodo del cual depende parte de la red.

Existen otros nodos que fueron poderosos en todos los meses en los que se observaron AMEL (JN06, OC06, NV06, DC06, MZ10, MY10 y JN10), colocándolo como nodo importante en todas las temporadas. ATRO (EN07, SP09, EN10, MZ10 y MY10) y AXAN (EN07, SP09, OC09, NV09, EN10 y MZ10), importantes en la T2_{AM} y T1_{DM}. Finalmente, ASCR (OC06, NV06, DC06, EN07 y NV09), relevante en T1_{AM}, T2_{AM} y T1_{DM}. El resto de los nodos se observan en el Anexo 8.

Tabla 14. Valores de poder de cada nodo que conforma la red trófica por periodo, por temporada y por mes.

Clave	AM										* AG09	DM											
	T1AM					T2AM						T1DM					T2DM						
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09	OC09		NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
CCAB	4901	-	-	-	-	-	-	4302	-	4089	3776	4897	4882	3776	-	-	-	-	-	4340	4325	-	
CHUM	2232	2232	-	2232	2232	2232	2232	2232	2232	2232	-	2232	2232	2232	2232	2232	2232	-	-	2232	2232	2232	
LARG	2107	1201	1197	1201	1201	1197	1197	1197	2103	1197	1252	346	1902	1252	-	346	346	1252	1252	1252	987	775	987
TLUC	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811
AMEL	1931	1931	-	-	1931	-	1931	1931	1931	1931	-	-	1245	1245	-	-	-	-	1245	1245	1245	-	1245
ELAB	1565	1565	-	88	1004	1514	985	65	957	957	957	88	1561	1538	88	88	624	980	980	980	1004	980	983
ATRO	1471	-	-	-	-	-	-	-	1471	-	1471	-	1471	1471	1471	-	-	1471	1471	1471	-	-	-
DHOL	1390	1390	1383	1390	1390	1383	1383	1383	1383	1383	-	-	1056	-	-	-	-	-	-	1041	697	1041	
EPO	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117
ASCR	1116	1116	-	-	-	-	1116	-	1116	1116	1116	-	1116	1116	-	-	1116	-	-	-	-	-	-
HPAS	560	560	560	-	-	560	560	560	560	560	560	560	1670	1670	-	560	1670	560	1670	1670	560	560	560
AXAN	1115	-	-	-	-	-	-	-	1115	-	1115	-	1115	1115	1115	1115	1115	1115	-	-	-	-	-
SVER	1387	1387	1387	1387	1387	1387	1387	1387	-	-	-	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701
SCRU	912	912	359	-	-	-	-	-	-	-	-	912	911	912	-	-	-	-	912	912	-	-	-
ZOP	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903
PVIO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1803	1803	-	-	1803	-	1803	1803	-	-	-
KELE	901	901	-	-	901	-	-	-	901	901	901	-	901	901	901	-	-	-	-	-	-	-	-
KANA	901	901	-	-	901	-	-	-	-	-	-	901	901	901	901	-	-	-	-	-	-	-	-
HNOT	699	699	699	699	699	699	699	699	699	699	-	-	699	699	699	699	-	-	699	-	699	-	699
HNIC	699	699	-	699	-	-	699	699	699	699	699	699	699	699	699	699	-	-	699	-	-	-	-
LGUT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1129	1126	347	-	-	-	-	-	564	-	560
JNIG	563	563	563	563	563	563	563	563	563	-	563	563	563	563	563	563	-	-	563	563	563	563	563
HFLA	558	-	-	-	-	-	-	-	558	558	-	-	558	558	-	558	558	-	-	-	-	-	-
CATR	557	557	557	-	557	557	557	-	557	557	557	-	557	557	-	-	-	557	557	557	557	557	557
Dmex	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AHIS	1030	1030	-	-	-	-	1030	1030	1030	1030	1030	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BDIP	695	695	695	695	695	695	695	695	695	695	695	-	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
BPOL	695	695	-	695	-	695	695	-	695	695	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

2.3 Centralidad contra poder y representación gráfica de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de *D. mexicanum*

De los seis nodos más centrales del estudio (CrM, ZOP, CCAB, BVV, MIA y GAS), CrM, ZOP, BVV, MIA y GAS, no son poderosos dentro de la red, a pesar de ser comunes en el arrecife y en las dietas; esto se debe a que dentro del ecosistema existe variedad de presas disponibles para los depredadores y en consecuencia se amplía el espectro trófico.

Los nodos más poderosos (CCAB, CHUM, LARG, TLUC, ELAB, ATRO y AMEL) se caracterizaron por presentar valores bajos de centralidad, con excepción de CCAB, que fue, además, el nodo más central y el más poderoso, en ambos periodos. Lo anterior se debe a que CCAB es un organismo altamente omnívoro, que obtiene su alimento de forma directa de diferentes nodos, los cuales lo relacionan con el resto de la red, en pocos pasos y no presenta depredadores dentro del arrecife, por lo que no es una especie intermedia.

Previo a la mortandad de *D. mexicanum*, CCAB estuvo seguido de CHUM, LARG, AMEL, TLUC, ELAB y ATRO; que deben su poder a que son depredadores importantes dentro del arrecife. Entre sus dietas aparecen los nodos más centrales; además, algunos están asociados a otros muy específicos, tales como, el coral duro (CHUM, LARG, AMEL), el coral suave (CHUM y TLUC), a *D. mexicanum* (LARG y AMEL) y otros equinodermos (LARG, TLUC y AMEL). ATRO es un depredador que dispone de alimento presente en el bentos, como anélidos móviles y anélidos y crustáceos sésiles y todos con excepción de ELAB consumen huevecillos de otros peces. Los nodos de LARG y ELAB se alimentaron de otros peces que además estuvieron presentes en ambos periodos (Fig. 15).

Posterior a la mortandad de *D. mexicanum*, los nodos más poderosos continuaron siendo los mismos; sin embargo, ELAB, ATRO y AMEL, fueron

desplazadas por PVIO, que solo estuvo presente durante este periodo, y HPAS, que en AM presentó valor bajo de poder (560.42), en comparación al periodo DM (1670.01). Estos nodos se caracterizaron por presentar como parte de su dieta a EAB, al igual que nodos centrales como ZOP (HPAS) y otros específicos como CCS y EPO (PZON). Únicamente HPAS se alimentó de huevecillos de otros peces y cabe mencionar que ambos nodos (PZON y HPAS) se consideran especies limpiadoras de ectoparásitos, al igual que ATRO (Fig. 16).

- Nivel trófico

Según la frecuencia de ocurrencia, en el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum* (AM), fue mayor el número de especies con nivel trófico 4 (30.8%); mientras que en el posterior fue de 2 (30.5%). Los nodos con nivel trófico de 1, que corresponden a los grupos basales (B) y los productores primarios, a pesar de que fueron los mismos en todo el estudio, fueron más frecuentes en el periodo DM; al igual que los consumidores primarios, con niveles tróficos entre 1 y 2; y los depredadores tope, con niveles tróficos mayores a 4. Los consumidores secundarios y terciarios, con niveles tróficos entre 2 y 4, predominaron en el periodo AM (Fig. 15 y 16).

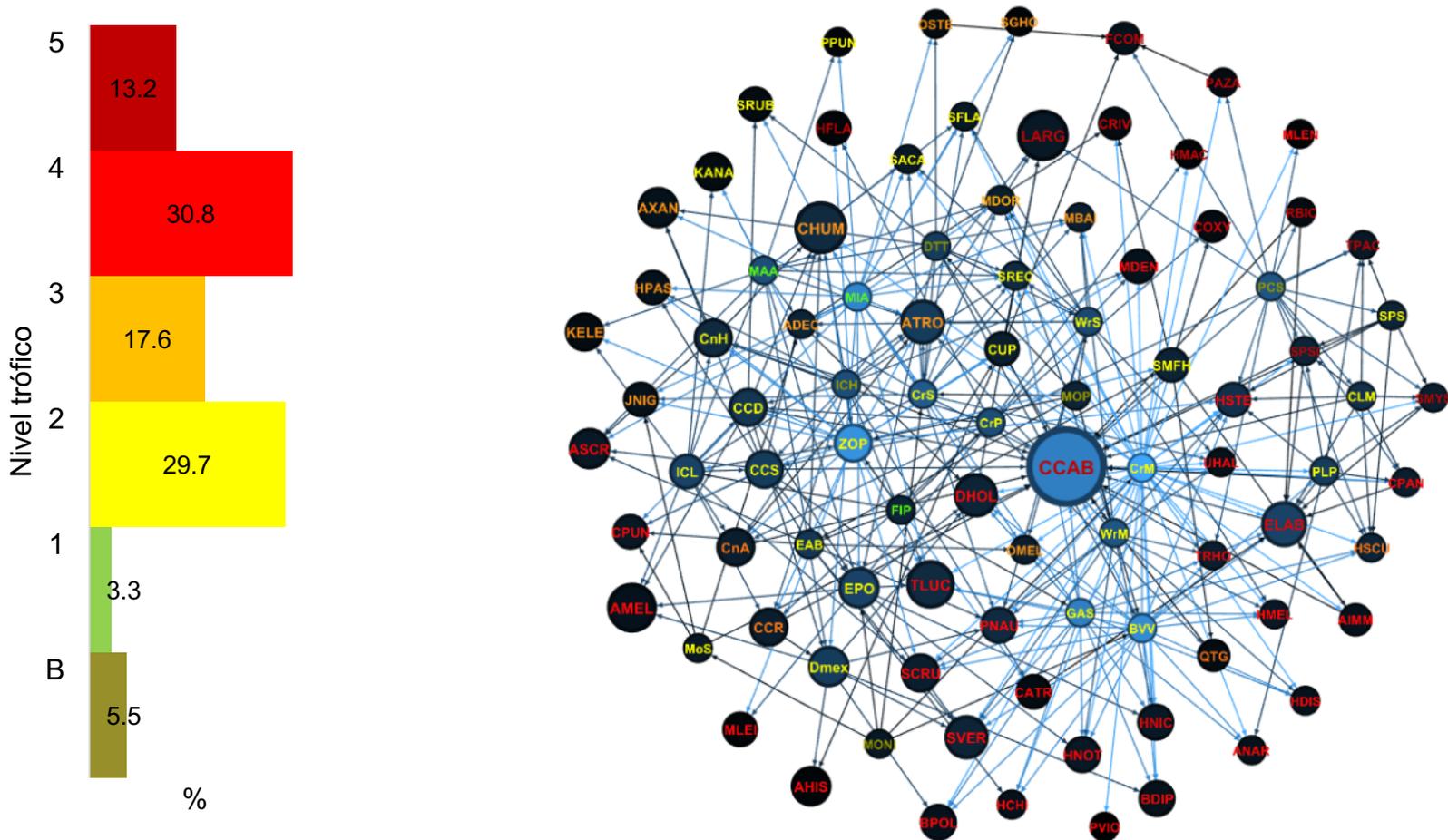


Figura 15. Red trófica del ensamble de peces arrecifales de bahía La Entrega, presente en el periodo AM (izquierda). El color de nodo representa el valor de centralidad de grado (D_i), de mayor (azul) a menor (negro), el tamaño de los nodos indica el poder, de más (grandes) a menos (pequeños) y el color de las letras indica el nivel trófico al que pertenece el nodo, del histograma de frecuencia (derecha) (Algoritmo de agrupación utilizado: Fruchteman & Reingold).

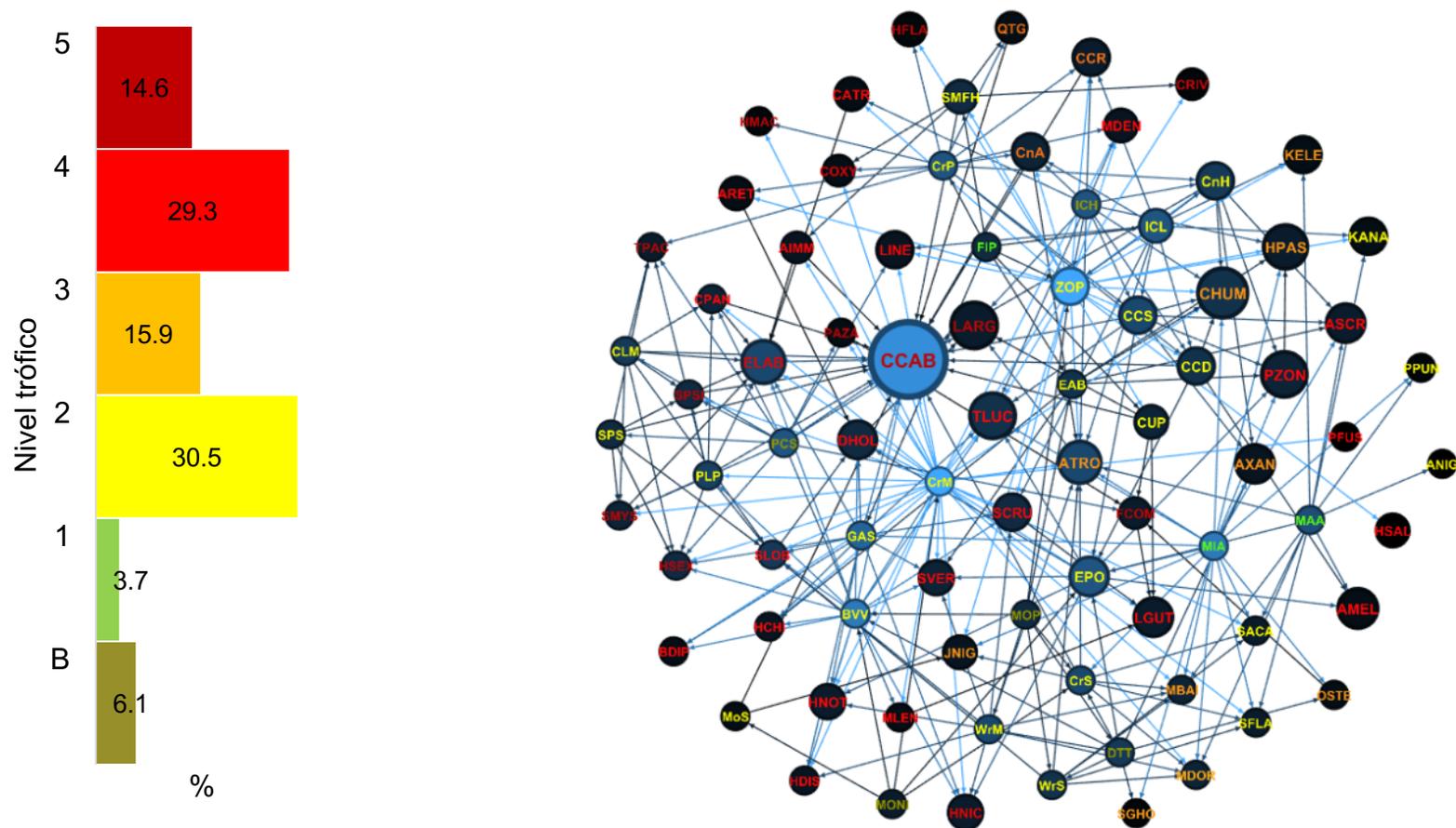


Figura 16. Red trófica del ensamble de peces arrecifales de bahía La Entrega, presente en el periodo AM (izquierda). El color de nodo representa el valor de centralidad de grado (D_i), de mayor (azul) a menor (negro), el tamaño de los nodos indica el poder, de más (grandes) a menos (pequeños) y el color de las letras indica el nivel trófico al que pertenece el nodo, del histograma de frecuencia (derecha) (Algoritmo de agrupación utilizado: Fruchteman & Reingold).

Durante el estudio fueron relevantes las especies con niveles tróficos 2, principalmente en la T2_{AM} (37.9%); con excepción de la T1_{AM}, en donde predominaron los depredadores carnívoros con niveles tróficos 4 (32.9%). En el periodo AM, se obtuvo las proporciones más altas de consumidores terciarios (32.9%), durante la temporada 1 (T1_{AM}). El mayor número de depredadores tope se obtuvo en el periodo DM en la temporada 1 (14.3%), en temporada 2 (T2_{AM}) aumentó la frecuencia de incidencia de los consumidores primarios (36.5%), similar al observado en T1_{AM} en donde fue de 37.9 (Fig. 17).

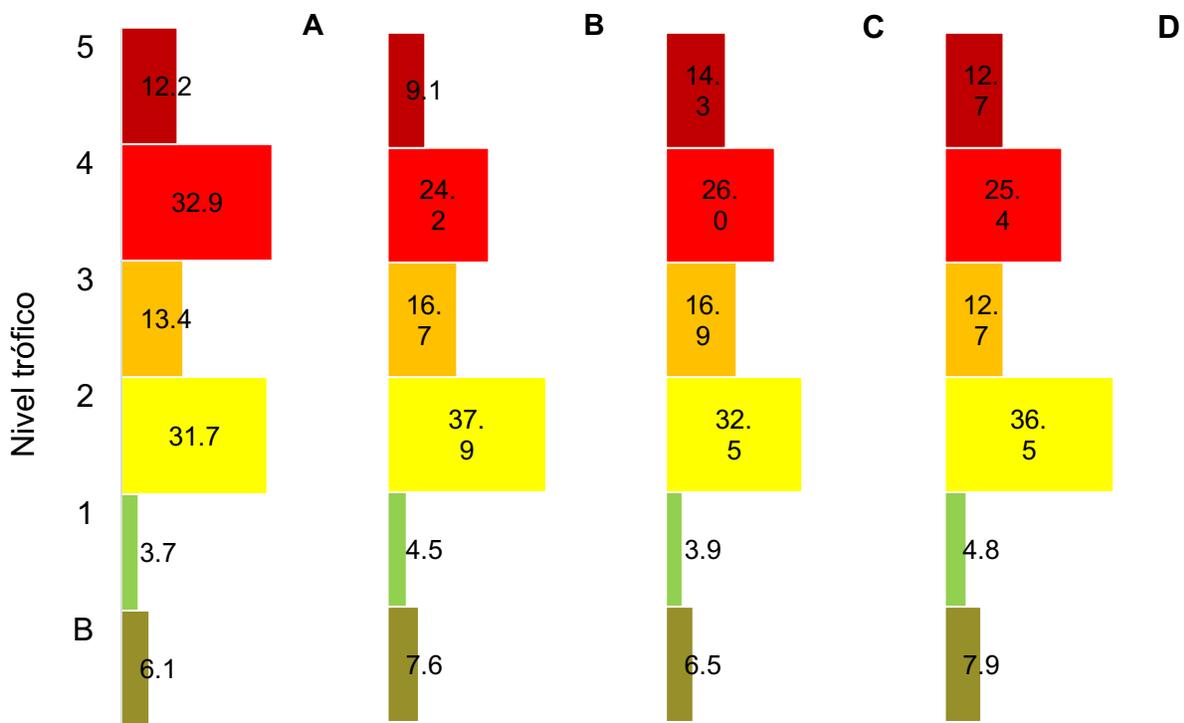


Figura 17. Niveles tróficos de las redes arrecifales, presentes en bahía La Entrega, en las temporadas T1_{AM} (A), T2_{AM} (B), T1_{DM} (C), T2_{DM} (D).

2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad de La Entrega, por periodos y por temporadas

Se separaron de forma adecuada cinco subestructuras, en cada periodo de estudio; en el periodo AM, mejor delimitadas (0.410), que en el DM (0.403). Esta separación ocurrió, debido a que los nodos que conforman la red trófica arrecifal se agruparon en función de los vínculos que presentan con otros nodos de la misma red, formando módulos. Cada módulo está conformando por conjuntos de especies ícticas que explotan presas similares, por esta razón a cada conjunto de nodos se le consideró un gremio trófico. Los diferentes tipos de gremios tróficos estuvieron delimitados por nodos centrales, principalmente ZOP (G1), CrM (G2), MIA (G3), CCAB (G4), Dmex (G5) y CUP (G6).

En el periodo AM, los nodos se agruparon en los gremios G1 (30.8%), G2 (22%), G3 (20.9%), G4 (19.8%) y G5 (6.6%) (Fig. 18A). Mientras que en el periodo DM se agruparon en los gremios G1 (28%), G3 (24.4%), G2 (20.7%), G4 (19.5%) y G6 (7.3%) (Fig. 18B). El gremio G5, solo estuvo presente en el periodo AM, debido a que se agrupó en torno al ego de Dmex, que al desaparecer para el periodo DM, el G3 ganó nodos y se separó el gremio G6, el cual se agrupó por la centralidad de CUP, el cual forma parte de la dieta del nodo LGUT, que a su vez depreda a FCOM y MLEN, los cuales son nodos este mismo gremio (G6).

Durante el periodo AM, los nodos MONI (G1), ASCR (G2), HPAS (G2) y TLUC (G2), se agruparon en los gremios 1 y 2; mientras que para el periodo DM, se agruparon en los gremios G3 (MONI), G1 (ASCR y HPAS) y G3 (TLUC).

El G1 se caracterizó por agrupar nodos de diferentes niveles tróficos, desde grupos basales hasta depredadores tope; esto se puede deber a que la mayoría de los nodos que componen la red están asociados a la zona del plancton.

El G2 presenta nodos carnívoros que dependen de consumidores primarios que presentan cierta movilidad y se asocian a la zona bentónica, al igual que G3; pero en el G3 la mayoría de las interacciones son de autotrofia y pastoreo, ya que la mayoría de los nodos que se agruparon en este gremio, son productores primarios, consumidores primarios y algunos depredadores que los consumen. Podría decirse que a pesar de ser gremios sobrelapados, se pueden diferenciar por los hábitos tróficos. El G5 también está sobrepuesto en la zona del bentos con el G2 y G3; en este se agruparon pocos nodos que utilizan, como alimento, específicamente a Dmex, EPO y a CCD, que se consideran ingenieros del ecosistema, por lo que podrían ser especies clave en el funcionamiento del arrecife.

El G4 estuvo conformado por depredadores tope, asociados a zonas pelágicas, que se acercan al arrecife de coral por alimento o por algún hábito de su ciclo de vida. Al ser depredadores tope se alimentan de otros peces y de cefalópodos. El G6 agrupo nodos con niveles tróficos altos que se alimentan de CUP y de otros depredadores de otros gremios.

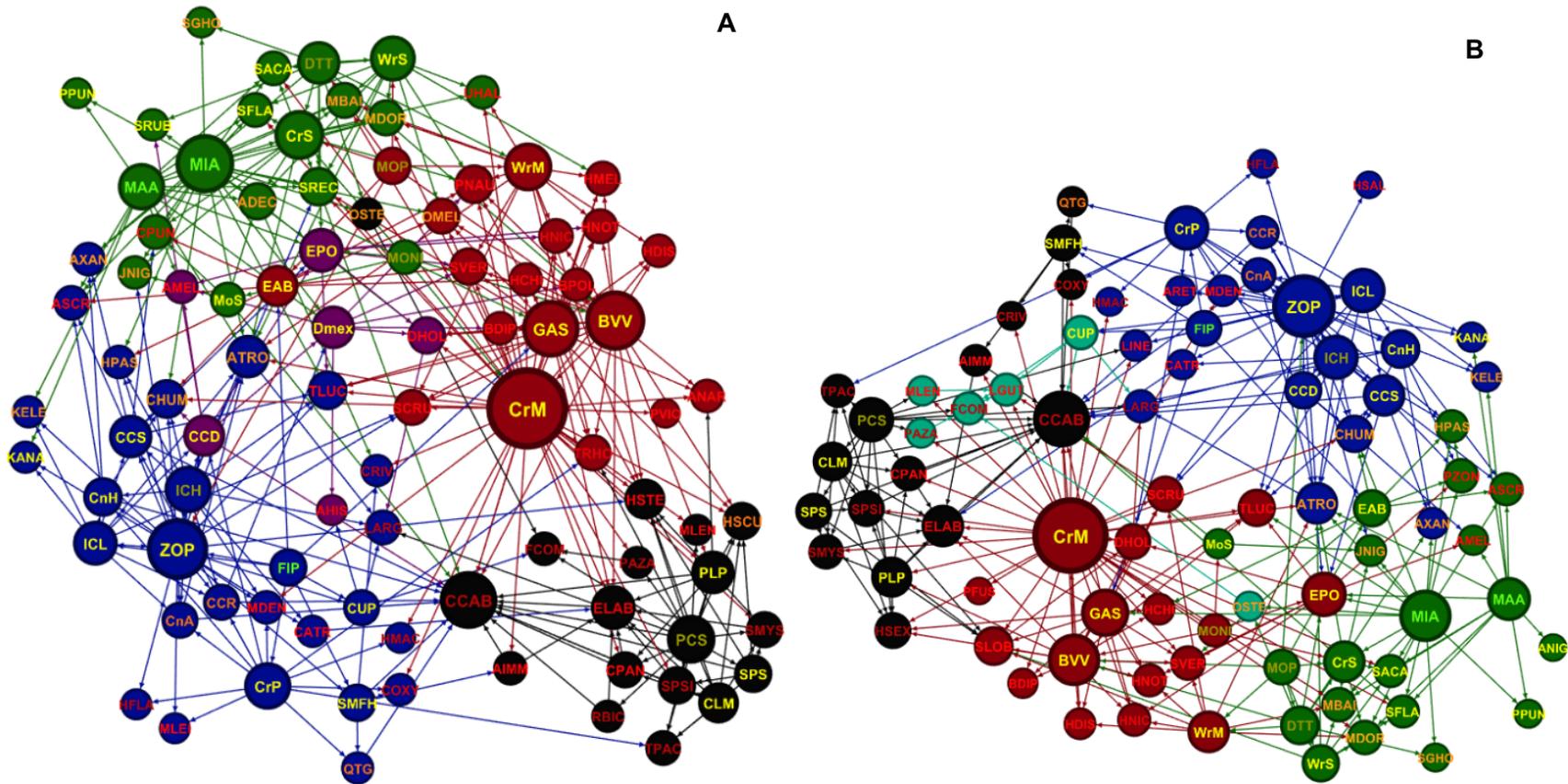


Figura 18. Redes tróficas correspondientes a los periodos AM (A) y DM (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro), G5 (púrpura) y G6 (azul turquesa). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2).

Se separaron de manera adecuada, con valores mayores a 0.3 de modularidad, cinco gremios en las redes presentes en las temporadas T1_{AM} (0.418), T1_{DM} (0.404) y T2_{DM} (0.430), y cuatro, en la T2_{AM} (0.387). En las cuatro temporadas, así como en el análisis por periodos, persistieron las cuatro subestructuras principales, las cuales corresponden a los gremios G1, G2, G3 y G4 (Fig. 19 y Fig. 20).

En la red de la T1_{AM}, se observó una agrupación diferente a la observada en el análisis de subestructuras por periodo y se le consideró un séptimo tipo de gremio (G7). El G7 se formó por la agrupación de algunos de los nodos que formaban parte del gremio G2 (el cual no desapareció por completo) y los nodos que conformaban el tipo de gremio G5 (delimitado por los nodos Dmex, EPO y CCD); de modo que, en el G7, los nodos centrales que lo delimitaron fueron los BVV, GAS, Dmex, EPO, EAB, CCD, WrM, DHOL, MOP y DTT. Esto permitió que los módulos estuvieran sobrelapados, conectando los gremios y permitiendo un flujo más libre de la materia. Este gremio no se formó durante las temporadas del periodo DM, en donde fue persistente el tipo de gremio G6, en ambas temporadas (T1_{DM} y T2_{DM}), es decir posterior a la desaparición de *D. mexicanum*.

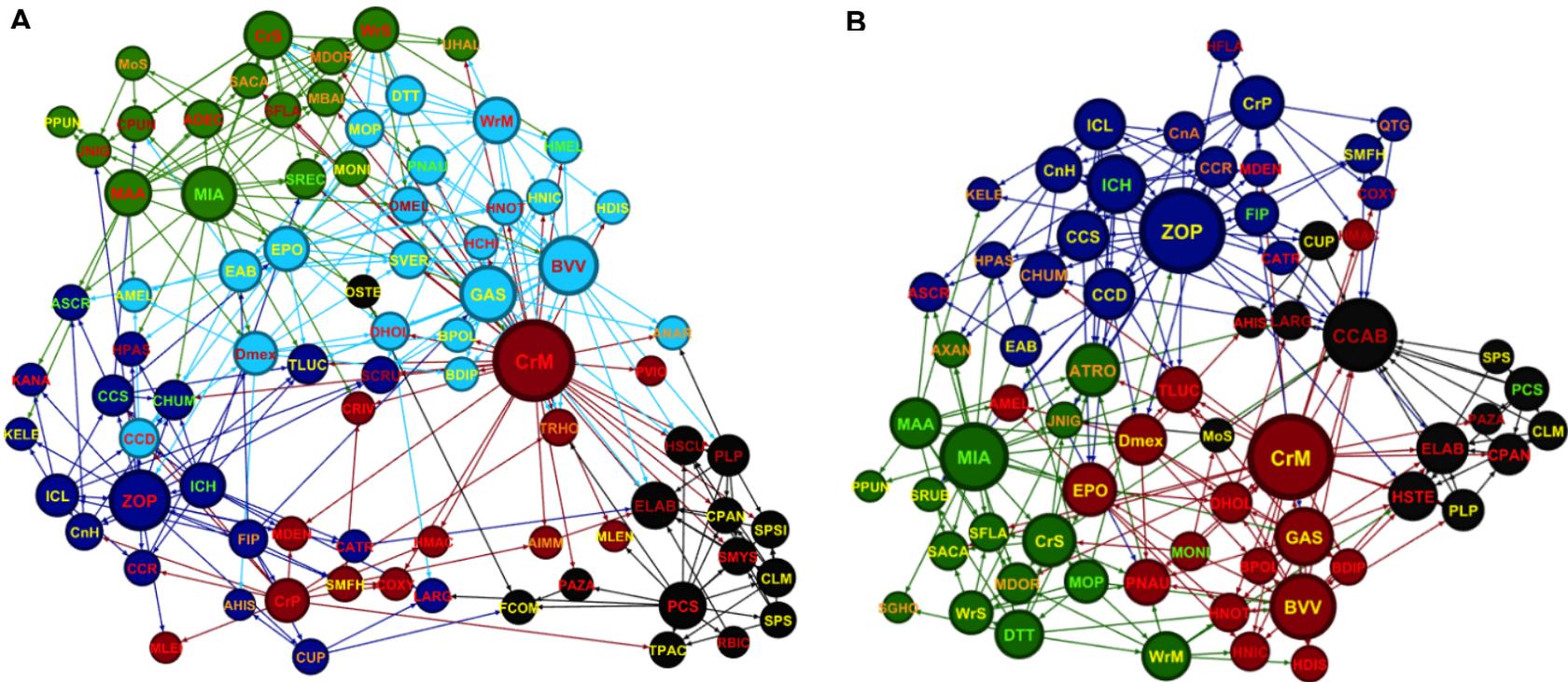


Figura 19. Redes tróficas correspondientes a las temporadas de AM, T_{1AM} (A) y T_{2AM} (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro) y G7 (azul claro). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2).

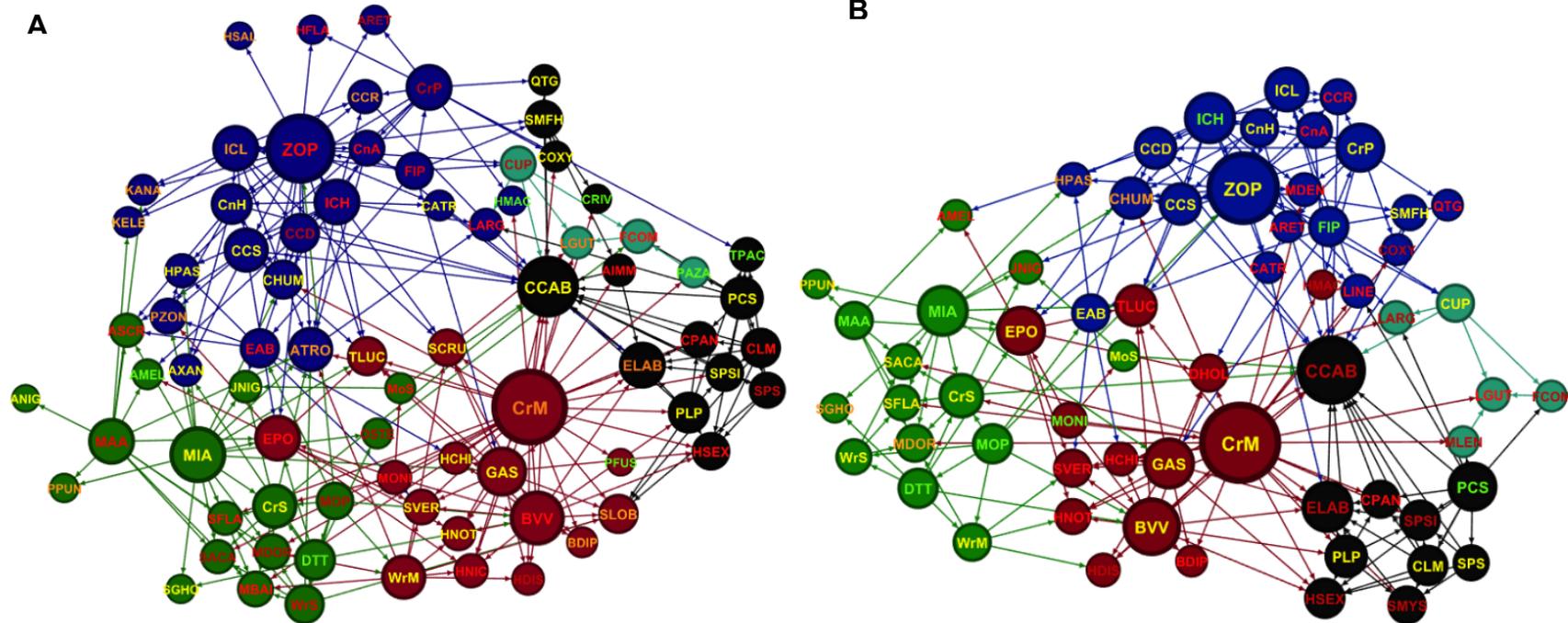


Figura 20. Redes tróficas correspondientes a las temporadas de DM, T1_{DM} (A) y T2_{DM} (B). El color de nodo indica el gremio al que pertenece: G1 (azul), G2 (guinda), G3 (verde), G4 (negro) y G6 (azul turquesa). El color de las letras representa el nivel trófico de los nodos. (Algoritmo de agrupación utilizado: Force Atlas 2).

Para descartar la variación ambiental como fuente principal de los cambios estructurales de la comunidad arrecifal, se hizo una serie de tiempo con medias mensual de clorofilas (Cla), temperatura superficial del mar (Tsm) y del índice multivariado ENSO (MEI), que abarcó de febrero de 2006 a junio de 2010; en donde se observa pocos cambios entre el comportamiento de los indicadores ambientales, entre los periodos AM (Cla 1.6, Tsm 28.8C y MEI 0.54) y DM (Cla 1.40, Tsm 28.6C y MEI 0.94). En los primeros meses (febrero, marzo y abril de 2006) del periodo AM, los valores negativos indican el final de un evento Niña, bajando el valor promedio de MEI de este periodo, sin embargo, ambos muestreos se realizaron bajo condiciones de Niño (valores positivos) (Fig. 21).

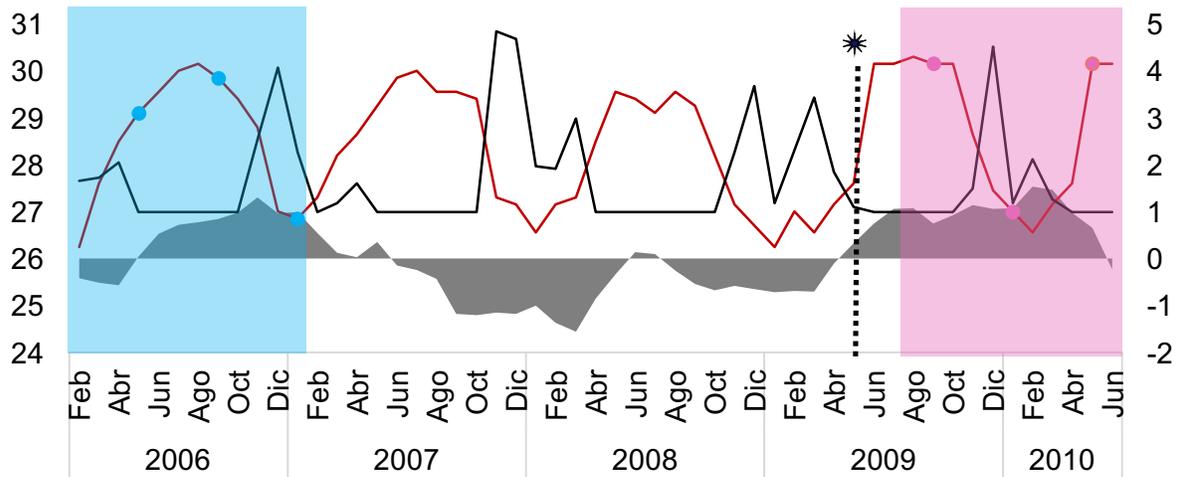


Figura 21. Serie de tiempo de medias mensuales de los parámetros ambientales de Cla (línea negra), Tsm (línea roja) y el MEI (Área aplicada color gris), en la zona costera de bahías de Huatulco, de febrero 2006 a junio 2010. El área azul abarca el periodo de estudio AM, previo al evento de mortandad de *D. mexicanum* (línea punteada) y en rosa el posterior a esta (DM).

La estructura comunitaria y la topología trófica fueron persistente durante todo el estudio; sin embargo, la mayor riqueza y diversidad observada previamente a la desaparición de *D. mexicanum* indican una mayor estabilidad del ecosistema, ya que la riqueza de especies es importante para el funcionamiento

del arrecife, debido a que la alimentación complementaria de diferentes peces herbívoros suprime las algas marinas y promueve el crecimiento de los corales.

Con la eliminación del erizo desaparecieron especies como *Arothron hispidus* y *Balistes polylepis* debido a que este organismo es base en sus dietas. Además, existió un aumento radical en la abundancia de algunas especies con hábitos herbívoros, tales como *Acanthurus nigricans*, *Acanthurus xanthopterus*, *Kyphosus analogus*, *Prionurus punctatus*, *Scarus ghobban* y *Abudefduf troschelii*, lo que sugiere un aumento en la dominancia de algas.

En respuesta al incremento de especies herbívoras también aumentó la abundancia de depredadores que se alimentan de estos, como *Lutjanus argentiventris* y arribaron otros importantes como *Lutjanus guttatus*. Se observó mayor depredación y especies intermediarias, en el periodo posterior a la mortandad, así como una red más homogénea y conectada. La depredación es una fuerte fuerza de arriba hacia abajo en los ecosistemas, la cual media la coexistencia de especies de nivel trófico inferior evitando la exclusión competitiva entre organismos ecológicamente similares y mantiene la diversidad de especies en la comunidad ecológica, evitando la propagación de presas que superan a los organismos competitivamente inferiores, evitando su dominancia en la comunidad.

❖ Discusión

1. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

1.1 Comparación entre la composición específica, previo a la mortandad de *D. mexicanum* y posterior a esta (*Da*).

○ Riqueza específica

Las 71 especies ícticas arrecifales observadas en bahía La Entrega, corresponden al 14.57% del total de especies descritas en la costa del estado de Oaxaca (Del Moral-Flores *et al.* 2017). Con excepción de *Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758), que presenta dificultades taxonómicas y posiblemente es erróneamente identificado como *Scarus spp.* El resto de las especies se han avistado y reportado en alguna de las bahías del PNH; en donde la máxima riqueza descrita es de 150 especies (López-Pérez *et al.* 2014b).

Más del 80% de las especies ícticas arrecifales observadas durante el muestreo, son de amplia distribución, ya que se pueden encontrar en los sistemas coralinos más diversos e importantes del Pacífico mexicano (Del Moral-Flores *et al.* 2013), como los presentes en Cabo Pulmo (83.09%) (Villarreal-Cavazos *et al.* 2000, Ayala-Bocos *et al.* 2018), Isla Isabel (81.69%) (Galván-Villa *et al.* 2010) y otras ANP de Jalisco y Nayarit (91.54%) (Galván-Villa 2015).

La riqueza alta en un ecosistema se puede deber a diversos factores, relacionados con la ecología y evolución de los ensambles, los cuales afectan la supervivencia y reproducción de las especies y uno de los más relevantes involucra las interacciones interespecíficas (Krebs 2008). Se obtuvo mayor riqueza en el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum* y en octubre, la máxima riqueza específica ($S=34$) de todo el estudio.

Este valor máximo de riqueza probablemente se debe al aumento de nutrientes a finales del periodo de lluvias e inicio de la temporada de vientos del Norte (Tehuano) en La Entrega (agosto 2003) (Ramos-Santiago & Tapia-García 2017). En septiembre de 2006, Flores-Vidal *et al.* (2011) documentaron un evento fuerte de Norte en el Golfo de Tehuantepec, resultado de la competencia continúa entre la circulación de viento del norte y la corriente del oeste en su punto más agudo (100 cm s^{-1}), el suceso fue persistente durante 15 días y culminó en octubre.

En contraste, el mes con mayor riqueza en el periodo DM fue abril (32 *spp.*), lo cual coincide con el periodo en el que la clorofila alcanzó su valor máximo (2.04). Al respecto se sabe que el aumento de la producción primaria marca el inicio de la reproducción de *D. mexicanum* entre los meses de abril y noviembre, lo cual fue reportado para el Pacífico Tropical Oriental, por Alvarado *et al.* (2015).

La Entrega es una bahía protegida con niveles bajos de sedimentación, lo cual promueve la presencia y crecimiento de arrecifes de coral; pero también se registran niveles altos de actividad turística a lo largo del año, lo cual promueve la muerte y quebramiento de coral, que a su vez permite el crecimiento de algas de las cuales se alimenta *D. mexicanum* (Díaz-Martínez *et al.* 2014).

En el periodo AM la riqueza se concentró en las familias Pomacentridae, Labridae y Serranidae; mientras que en el periodo DM disminuyó la riqueza, ya que no se registró a los pomacéntridos *Abudefduf declivifrons* y *Stegastes rectifraenum*, los cuales se alimentan de microalgas, y macroalgas (Aguilar-Medrano *et al.* 2011, Moreno-Sánchez *et al.* 2011, Aguilar-Medrano & Barber 2015), así como al lábrido *Halichoeres melanotis*, cuya dieta se basa en equinoideos, incluyendo a *D. mexicanum* (Moreno-Sánchez 2009). Lo anterior es consistente con lo descrito para otros arrecifes, en donde las familias mencionadas presentan preferencias por zonas protegidas (Pomacentridae) y expuestas (Labridae) del arrecife; además de que forman segregaciones con un

número variable de individuos, debido a que realizan migraciones ontogénicas. Estas conductas están fuertemente influenciadas por la complejidad del ambiente (Dominici-Arosemena & Wolff 2005), por lo que la ausencia de estas especies podría indicar una disminución en la complejidad estructural del arrecife para el periodo DM.

El único registro de riqueza de peces arrecifales, posterior a la mortandad de erizo (mayo 2009), es el de Juárez-Hernández & Tapia-García (2018), quienes identificaron 77 especies en el arrecife de La Entrega, entre enero de 2009 y diciembre de 2010; de un total de 89 *spp.* observadas en las bahías de Huatulco (San Agustín, Riscalillo, Chachacual, Cacaluta, Maguey, Órgano, Violín y La Entrega), de las cuales 57 *spp.* coinciden con este trabajo.

- Abundancia relativa

Se observaron pocos individuos durante el periodo AM (17.09%), en el que la familia Pomacentridae fue la mejor representada, lo cual fue consistente con lo que se ha reportado previamente en el área de estudio (Ramos-Santiago & Tapia-García 2017) y en otros arrecifes de PNH, como bahías Maguey y Cacaluta (Juárez-Hernández et al. 2013).

En este periodo la máxima abundancia se observó en marzo ($N=2012$), debido a la presencia de especies zooplanctívoras, como *S. crumenophthalmus*, (que solo se observó en este mes) y *C. atrilobata*. *S. crumenophthalmus* es una especie pelágica de presencia ocasional en bahía San Agustín, forma cardúmenes y está asociada a las surgencias del Golfo de Tehuantepec (Ramírez-Gutiérrez et al. 2007). En marzo de 2006 se registró un evento de vientos Tehuanos ($\approx 8 \text{ m s}^{-1}$) (Flores-Vidal et al. 2011) con consecuente surgencia. Por otro lado, *C. atrilobata* es una especie regular en el arrecife y el aumento en su abundancia se atribuye al periodo reproductivo (febrero, marzo y abril) (Galván-Villa et al. 2011), la cual alcanza la tasa máxima en abril, así como al aumento del zooplancton en la temporada templada-seca (Silva-Segundo et al. 2008).

Sin embargo, la especie más conspicua en este periodo fue el lábrido *T. lucasanum* (260), debido a que estuvo presente durante todos los muestreos y alcanzó su máxima abundancia en la temporada cálido-húmeda (junio), en la que se sitúa su época reproductiva.

En abril de 2009 se observó un aumento radical en la temperatura, a causa del ENSO; lo que probablemente originó una serie de cambios cascada, entre los que podría considerarse la mortandad de *D. mexicanum* ocurrida en mayo.

Otro cambio evidente fue el aumento substancial de la abundancia (82.90%) debido a la presencia conspicua de especies ya dominantes, pertenecientes principalmente a las familias Haemulidae, de la que *Haemulon maculicauda* fue la más conspicua, seguida de las familias Labridae (*Thalassoma lucasanum*, *Halichoeres dispilus*) y Pomacentridae (*Stegastes acapulcoensis*) que se alimentan principalmente de íctioplancton, zooplancton, macroalgas y microalgas (Ramos-Santiago & Tapia-García 2017, Moreno Sánchez et al. 2014, Aguilar-Medrano et al. 2011).

S. acapulcoensis y otras especies de la familia Pomacentridae están altamente asociadas al sustrato coralino (Galván-Villa et al. 2011), ya que cosechan algas filamentosas y las defienden de peces loro (*Scarus ghobban*); por lo que el aumento de su abundancia debe estar está asociado a la proliferación algal, posterior a la desaparición de *D. mexicanum* (Vine 1974, Wellington 1982, Benítez-Villalobos & Valencia-Méndez 2015).

La presencia en el arrecife de individuos de *Haemulon maculicauda*; los cuales son frecuentes en el periodo seco, se asocia a sus requerimientos alimenticios, razón por la cual suelen acercarse a la zona costera en los meses de surgencias regionales, de marzo a abril (Monreal-Gómez & Salas de León, 1998).

Los picos de abundancia observados en los dos periodos de estudio, a finales del periodo seco (marzo 2006) e inicios de lluvias (mayo 2010), se relacionan con el aumento en la disposición de los recursos en el ambiente, lo cual influye en los periodos de mayor actividad reproductiva de varias especies (Meekan *et al.* 2001, Silva-Segundo *et al.* 2008); estas condiciones cambian para el periodo seco, cuando baja la abundancia (febrero, en el periodo AM y diciembre, en DM). Estas son condiciones normales en el área de estudio (Ramos-Santiago & Tapia-García 2017) y en general en las bahías de PNH (Ramírez-Gutiérrez *et al.* 2007, Juárez-Hernández *et al.* 2013).

El 65.59% de la abundancia relativa de todo el estudio la aportaron las especies *Thalassoma lucasanum*, *Haemulon maculicauda* y *Selar crumenophthalmus*, gracias a que presentan el comportamiento de formar cardúmenes (Juárez-Hernández *et al.* 2013, Ramos-Santiago & Tapia-García 2017). La poca abundancia de *C. atrilibata* en la primavera y verano, durante el periodo DM es el reflejo de una menor disposición de espacio para anidar, ya que utilizan el sistema coralino para depositar sus huevecillos (Galván-Villa *et al.* 2011).

Se observó variación en la composición y estructura de la comunidad íctica arrecifal, del periodo AM al DM; sin embargo, en el último estudio ecológico realizado en La Entrega, por Juárez-Hernández & Tapia-García (2018), se menciona nuevamente a las familias Pomacentridae y Labridae como las mejor representadas (8 spp c/u). La presencia conspicua de estas familias después de casi 10 años posteriores al evento de mortandad de *D. mexicanum*, junto con Acanthuridae y Gobiidae, se puede asociar al aumento de la cobertura de coral vivo, ya que estas familias se alimentan directamente de él, al igual que algunos miembros de la familia Chaetodontidae (Bell & Galzin 1984). Al depender directamente del alimento que obtienen de organismos asociados a especies específicas de coral, suelen ser sensibles a cambios bruscos en el coral, como el blanqueamiento (Coles 1980).

Por lo anterior, su presencia se puede usar como evidencia de que el sistema presenta resiliencia ante las perturbaciones que lo afectan (García-Romero *et al.* 2005), y ser un indicador del estado de conservación de este (Doak *et al.* 1998, Cuevas-Reyes 2010).

A pesar de la mortandad de *D. mexicanum*, la comunidad íctica presentó características típicas de las comunidades grandes y en equilibrio (Moreno 2001), durante todo el estudio. Pero en la distribución de las primeras clases de la curva se observó un sesgo (oblicuidad), característico en comunidades con una subdivisión jerárquica del nicho, la cual se caracteriza por una superposición espaciotemporal (Gómez-Ayana 2008); dándole a la comunidad íctica arrecifal de La Entrega el estatus de meta-comunidad, que es resultado de los procesos de especiación, dispersión y extinción local.

Lo anterior se puede explicar mediante la teoría unificada de biodiversidad y biogeografía o teoría neutral de Hubbell (2001), la cual se basa en el modelo de MacArthur y Wilson de meta-comunidad (conjunto de comunidades locales), en el que el número de especies que la conforman es relativamente estático. En contraste, la teoría neutral permite considerar la extinción de especies cuando han desaparecido de la meta-comunidad, dando paso al arribo de nuevas especies a las comunidades locales (especiación), ya que las comunidades generalmente están saturadas y cuando se presenta una perturbación, la meta-comunidad solo recuperará el número de individuos que ha perdido (capacidad de carga), conocida en la teoría neutral como dinámica “suma y cero” (Hubbell 2005).

Esto se reflejó en el análisis de las comunidades, las cuales fueron similares en ambos periodos de estudio; en el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum* se caracterizó por ser ligeramente más diverso ($H' = 1.86$ nits/ind) y equitativo ($J' = 0.57 \pm 0.10$) que el periodo posterior a esta ($H' = 1.67$ nits/ind y $J' = 0.51 \pm 0.07$), mientras que la dominancia se mantuvo menor a la equidad y fue la

misma en ambos periodos ($\lambda_{AM} = 0.26 \pm 0.09$ y $\lambda_{DM} = 0.26 \pm 0.05$), debido a que las especies más abundantes de los dos años fueron las mismas.

La comunidad local está expuesta a procesos azarosos que quitan (muerte, emigración y pesca) o añaden individuos (natalidad e inmigración) a la meta-comunidad y simplemente las especies más abundantes producen más descendientes o reciben inmigrantes, lo que influye en la saturación biótica del arrecife (Rosindell *et al.* 2011). Se puede decir que la comunidad local presenta una dinámica rápida dentro de una meta-comunidad a gran escala, la cual presenta una dinámica mucho más lenta, lo cual es producto de la alta conectividad que presentan los arrecifes de coral, con otros sistemas (Berkström 2012), principalmente por el aporte y la pérdida de biomasa por migración (Arreguín Sánchez *et al.* 2002).

La mayor diversidad y equidad se observó entre octubre y diciembre que corresponde al inicio de la temporada de vientos del Norte (octubre-abril) que se puede extender hasta mayo (Ramos-Santiago & Tapia-García 2017). La dominancia se mantuvo por debajo de la equidad todo el tiempo y previo a las lluvias (marzo y abril) aumentó, lo que concuerda con Tapia-García *et al.* 2007, Juárez-Hernández *et al.* 2013, para el área. Este aumento en la dominancia fue consecuencia de la arribada de cardúmenes de *S. crumenophthalmus* (Allen & Robertson 1998, Thomson *et al.* 2000, Ramos-Santiago & Tapia-García 2017).

1.2 Similitud entre la estructura comunitaria, previo a la mortandad de *D. mexicanum* y posterior a esta ($D\beta$).

Las comunidades resultaron ser muy similares, debido a que las especies más abundantes fueron las mismas en ambos periodos ($I_{M-H} = 0.91$), lo que puede ser consecuencia de la especificidad de los peces para llevar a cabo todo o parte de su ciclo de su vida dentro de los arrecifes, ya que estos sitios son utilizados como zonas de crianza, alimentación o refugio (Mumby *et al.* 2004). Esta similitud se

debe a que existen pocas especies núcleo que son persistentes, abundantes y están asociadas biológicamente con el hábitat; es decir, son pocos los factores que dominan la ecología comunitaria de la bahía; pero durante el año arriban gran cantidad de especies raras que generalmente tienen diferentes requerimientos de hábitat y esta variación es evidencia del estrés constante bajo el que se encuentra la comunidad (Magurran & Henderson 2003).

Los meses de muestreo del periodo AM son más similares entre ellos que con los del periodo DM y viceversa, debido a que existe mayor variabilidad en la composición de la comunidad en un año, que entre años (Berg 2010). La comunidad se mantuvo similar en los meses de octubre y noviembre, posiblemente por la arribada de organismos migratorios a la costa por el enriquecimiento de nutrientes debido a las perturbaciones eólicas regionales (Tehuano) (Flores-Vidal *et al.* 2011).

El periodo AM se caracterizó por ser más heterogéneo, mientras que los meses de diciembre de 2006 y enero de 2007 fueron los meses más similares a la comunidad presente durante el periodo DM, la cual se caracterizó por ser más homogénea. Sin embargo, se observó similitud sucesional entre los meses de octubre a noviembre 2009, de enero a marzo y de mayo a junio 2010. Por lo que, de acuerdo con el arreglo obtenido por el ACP, se obtuvieron temporadas anuales, definidas por la presencia de ciertas especies.

Las temporadas estuvieron delimitadas en función de la riqueza y la abundancia por mes de cada especie registrada en La Entrega y se caracterizaron por ser especies que conforman la comunidad íctica básica del arrecife. Las especies que agruparon las temporadas 1 de ambos periodos, exhibieron pocas diferencias. Lo más relevante fue que, a diferencia de la T1_{AM}, en la T1_{DM} se perdieron algunas especies que se alimentan de ítems del bentos, incluyendo de Dmex y fueron sustituidas por especies con hábitos planctónicos y herbívoros.

La ausencia de herbívoros y el enriquecimiento de nutrientes son los principales mecanismos que conducen las fluctuaciones entre la composición de corales y la proliferación de algas, en los arrecifes (Smith *et al.* 2010, Chuc-Contreras *et al.* 2012).

Las especies planctónicas definieron la T2_{AM}, la cual corresponde a la comunidad que se observa en el área durante la temporada de nortes. Mientras que la T2_{DM} fue definida por pocas especies que influyeron en la separación de las tres temporadas anteriores; lo que podría indicar cierta recuperación del sistema, ya que los meses agregados no son continuos. En esta temporada figuró *Halichoeres dispilus* como especie relevante.

2. ANÁLISIS DE REDES TRÓFICAS

2.1 Comparación de la composición de las redes tróficas presentes, previo a la mortandad de *D. mexicanum* y posterior a esta

La red trófica se caracterizó por ser grande y compleja, principalmente durante el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum* (AM). MacArthur (1955) considera la multiplicidad de especies, como un seguro contra las tensiones externas; lo que sugiere una mayor estabilidad para el ecosistema, ya que entre más componentes existan, habrá más opciones de reemplazo ante la pérdida de especies, ya sea por presión natural o antropogénica; tal como el evento de mortandad de *D. mexicanum*, el cual redujo el número de componentes de la red para el periodo DM.

El arrecife de La Entrega se encuentra en un estado constante de inestabilidad hacia una estructura nueva, la cual es fluctuante y a su vez relativamente estable, siempre y cuando las variaciones no lleguen a un nivel crítico de la capacidad de carga. Esta característica se atribuye, según Kauffman

(1991), a que los sistemas vivos nunca están en estabilidad absoluta, siempre están propensos a transformarse y a evolucionar.

Ante un evento que fuerce modificaciones a las interacciones tróficas, como la pérdida de una especie clave como *D. mexicanum*, el sistema mega-diverso presentó respuestas o propiedades **emergentes**, que se reflejaron en la estructura de la red y van más allá de la suma de sus partes. Jordano *et al.* (2009) menciona que las emergencias surgen como resultado de los fenómenos de cambio y resistencia del sistema; y están relacionadas con aspectos de la dinámica; tales como la pérdida o ganancia de nodos, lo que influye en la evolución, funcionamiento y estabilidad del complejo.

Sin embargo, estas variaciones pueden generar cambios ecológicos, similares a los observados posteriormente a la desaparición del erizo. Fahring (2003) menciona el aislamiento de parches y otros procesos relacionados con la fragmentación del hábitat, como una de las principales consecuencias; debido a que se evita la renovación y el intercambio de nodos entre comunidades cercanas, mediante procesos de reproducción y migración, tanto ontogénica, como por alimentación.

Este fenómeno se vio reflejado en las diferencias en la topología trófica de la íctiofauna arrecifal presente antes y después del evento de mortandad masiva de *D. mexicanum*. Los indicadores a nivel de red y de nodo evidenciaron algunos de los cambios que es capaz de soportar la comunidad, como mencionan Cohen *et al.* (1993). El análisis de redes se ve afectado por el esfuerzo de muestreo, debido a la variación en el número de nodos y vínculos que conforman la red (Cagnolo & Valadares 2011). Para eliminar sesgos a causa del efecto del muestreo por el comportamiento de escala (Bersier *et al.* 1999) se analizaron topológicamente las temporadas.

La complejidad y estabilidad de la red presente en AM, se vieron reflejadas en las temporadas conformadas ($T1_{AM}$ y $T2_{AM}$). En ambos periodos, las temporadas uno ($T1_{AM}$ y $T1_{DM}$) fueron las más conspicuas, por lo tanto, las más estables. Cabe mencionar que estas temporadas reflejan la comunidad presente la mayor parte del año en el área de estudio. Fath (2004) menciona que entre menos compleja es una red, como la identificada durante el periodo DM, aumenta la sinergia del sistema, ya que el número de vínculos que presenta un nodo refleja la persistencia que tiene a los cambios (Odum 1953) y las opciones son la forma en la que el ecosistema reside ante un cambio, por perturbación (Puzachenko 1989).

2.2 Comparación topológica de las redes tróficas presentes, previo a la mortandad de *D. mexicanum* y posterior a esta

○ Densidad y centralización de la red

La densidad de la red fue baja durante todo el estudio, lo que indica que el flujo de materia no ocurre entre todos los elementos de la red, generando diferenciación y estratificación (Bersier *et al.* 1999, Banasek-Richter *et al.* 2009); principalmente en la red presente en el periodo previo a la mortandad de *D. mexicanum*. Conforme se dividieron las redes de cada periodo para generar las redes de cada temporada, la densidad aumentó, debido a que en redes más pequeñas, la información fluye con mayor facilidad (Jordán y Scheuring, 2002); sin embargo, la temporada uno de AM, continuó siendo la red menos densa.

Posterior a la mortandad de *D. mexicanum* disminuyó el número de nodos, lo que permitió un mejor flujo de la energía a través de la red. A pesar de que las temporadas de AM presentaron el mejor funcionamiento energético, en DM se presentó el mes con mayor densidad (EN10); que potencialmente refleja la recuperación de cierta estabilidad por parte del ecosistema (Link, 2002). La densidad de interacciones refleja la amplitud del nicho ecológico de la comunidad

(Rossberg et al. 2006) y entre más amplio es, mayor será la resistencia ante las perturbaciones (Martinez *et al.* 1999).

Las temporadas dos, que corresponden al periodo de secas en ambos periodos, se caracterizaron por ser las más densas, debido a que fueron menos complejas, ya que abarcaron pocos meses en los que la comunidad está bajo estrés, debido a los procesos oceanográficos producidos por los eventos de viento. La amplitud de nicho disminuye la sinergia de la red y aumenta la conectancia, mejorando el flujo y reciclaje de energía entre los ciclos, así como el mutualismo y principalmente la ascendencia hacia la máxima capacidad de desarrollo total del sistema, en donde el flujo de energía es eficiente en el sistema (Buzhdygan y Rudenko 2016).

Las diferencias en la centralización de la red, ligeramente mayor en la red trófica del el periodo previo a la mortandad (AM), indicó que los vínculos se agrupan en pocos actores (Freeman 1979) y se debe a la forma en que se repartieron los recursos disponibles en el ambiente entre los nodos que conformaban la red.

- Centralidad de grado

Los nodos más centrales del estudio son aquellos que presentan mayor número de vínculos de entrada y de salida y se caracterizan por ser los nodos notorios, ya sea por presentar mayor número de presas o ser una presa común entre los depredadores.

Caranx caballus, *Epinephelus labriformis* y *Abudefduf troschellii* son los depredadores más voraces, ya que tienen mayor número de componentes en su dieta, por lo tanto, presentan mayor resistencia a los cambios en el ambiente. A excepción de *E. labriformis*, que fue el principal depredador de la T1_{AM} y una especie recurrente del arrecife, ya que se observó durante todos los meses de

estudio, aunque poco conspicua. *C. caballus* y *A. troschellii* se consideran residentes ocasionales del arrecife, ya que solo se observaron durante los meses de vientos del norte, correspondientes a las temporadas dos, en ambos periodos y en los meses posteriores a la mortandad, por lo que también fueron centrales en la T1_{DM}.

Estas especies se encuentran desde la zona pelágica y profunda hasta la zona somera de los arrecifes coralinos y rocosos, en donde se alimentan principalmente de peces y crustáceos; su presencia, abundancia e incluso sus tallas, están determinados en función de la complejidad estructural del arrecife. *C. caballus* tiene preferencia por los peces clupeídos (Flores-Ortega *et al.* 2009), aunque dentro de su dieta figuran otros organismos e invertebrados pelágicos (Meyer *et al.* 2001). Bernal-Ornelas (2007) indica que esta especie selecciona su alimento en función de su talla y esta característica también se ha observado en individuos del género *Epinephelus* (Gracia López & Castelló i Orvay 2005, Dominici-Arosemena & Wolff 2006).

Aguilar-Medrano & Barber (2015) mencionan que *A. troschellii*, a diferencia de otras especies del género *Abudefduf*, presenta características morfológicas que le permiten alimentarse en la zona superior del arrecife, así como la columna de agua, dándole acceso a gran variedad de alimento.

C. humeralis y *T. lucasanum* fueron comunes y conspicuas durante el estudio y a pesar de presentar hábitos herbívoros, ya que se alimentan de microalgas, presentaron centralidad de entrada. Debido a que obtienen alimento del zooplancton e íctioplancton, así como en diferentes zonas como, corales, esponjas y algunos organismos asociados, debido a la capacidad de dispersión que presentan (Merlen 1988, Ramos-Santiago & Tápiá-García 2017), fueron colocados como depredadores en el arrecife.

Otros nodos centrales en el periodo AM, fueron *S. rectifraenum*, un

herbívoro bentónico (Moreno-Sánchez et al. 2011), en la temporada 1 y en la temporada 2 y *H. steindachneri*, quien presenta hábitos planctívoros y bentónicos (Dominici-Arosemena & Wolff 2006). Estas especies fueron sustituidas en el periodo DM por el depredador *S. lobatus* en la temporada 1, quien se alimenta de cefalópodos y otros moluscos, además de crustáceos y anélidos móviles y sésiles (Allen & Robertson 1994).

Algunas especies que presentaron dentro de su dieta a *D. mexicanum* y estuvieron presentes en las dos temporadas de AM, desaparecieron para el periodo DM. Lo anterior fue el caso del nodo central *P. naufragium* (Alvarado et al. 2015) y otras especies no tan centrales como *A. hispidus* (Kumar et al. 2013, Alvarado et al. 2015) y *B. polylepis* (Abitia-Cárdenas et al. 1990, Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Alvarado et al. 2015), que presentan hábitos depredadores con preferencia por organismos bentónicos.

Otros nodos, que también presentaron el ítem Dmex dentro de su dieta, tales como el herbívoro *A. meleagris* (Moreno et al. 2009), el depredador bentónico *B. diplotaenia* (Dominici-Arosemena & Wolff 2006, Alvarado et al. 2015) y el depredador tope *D. holocanthus* (Raymundo-Huizar & Chiapa-Carrara 2000, Lucano-Ramírez et al. 2011, Alvarado et al. 2015), fueron más resistentes a la mortandad del erizo, debido a que presentaban otros ítems de los cuales podían alimentarse.

Los crustáceos fueron el nodo más relevante en las dietas de los peces, debido a que conforman el nodo más diverso; sin embargo, en el periodo DM, bajó la centralidad, lo que podría indicar altas entradas de energía solar en forma de radiación fotosintética activa, lo que reduce la producción secundaria (herbivoría) (Urabe & Sterner 1996; Sterner & et al. 1997, Hessen & et al. 2002, Urabe et al. 2002).

Únicamente en la temporada 2 del periodo AM ($T2_{AM}$), el alimento más importante fue el zooplancton (ZOP); en el resto de los muestreos fue el segundo, debido a que muchas especies arriban al sistema en la zona pelágica, con fines de crecimiento, reproductivos o de alimentación.

- Importancia de nodo

Los nodos intermediarios en ambos periodos se caracterizaron por ser aquellas especies y grupos funcionales que se encuentran en diferentes rutas geodésicas (Aguilar- Gallegos et al. 2017), es decir, modulan el flujo trófico, que en su mayoría son consumidores primarios y secundarios. Las únicas especies que fueron relevantes en el flujo de materia, fueron los depredadores voraces *D. holocanthus* en las temporadas $T1_{AM}$ y $T2_{DM}$ y *A. troschellii* en la $T2_{AM}$ y $T1_{DM}$, (Lucano-Ramírez et al. 2011, Aguilar-Medrano & Barber 2015) y sirven de alimento a otros peces como *Lutjanus argentiventris* (Vázquez et al. 2008).

Posterior a la mortandad las redes se redujeron, lo que aumentó la centralidad de intermediación permitiendo un mejor flujo a través de la red; sin embargo, esto también disminuye el tamaño de las rutas geodésicas. Dunne (2004) menciona que las perturbaciones trascienden más cuando las cadenas tróficas son más cortas, ya que los cambios se propagan más rápidamente.

- Poder de nodo

C. caballus es un nodo central, está bien conectado con otros nodos poderosos y es la especie más fuerte de la red trófica. Se alimenta de gran variedad de presas; dependiendo del hábitat en el que se encuentre y al ser una especie ocasional en el arrecife, puede derivar competencia y solapamiento con las dietas de otras especies (Saucedo-Lozano et al. 2012). Por otro lado *C. humeralis* que se localiza en las zonas profundas del arrecife, se considera un omnívoro regular, asociado al coral y con preferencia por invertebrados (Dominici-Arosemena et al. 2005).

El poder de un nodo depende de la distancia a la que se encuentran los demás nodos con los que interactúa y entre más disminuye la distancia (valor de beta), más se asemeja al valor de centralidad (Aguilar- Gallegos *et al.* 2017); es decir que los nodos poderosos, no siempre son los más centrales. Este es el caso de nodos que fueron altamente relevantes, ya que son centrales (CrM, ZOP, BVV, MIA y GAS), pero no son poderosos debido a que pueden ser sustituidos en la dieta de los depredadores, sin embargo, son el alimento más abundante en el arrecife (Bonacich 1987, Hanneman 2002, Aguilar-Gallegos *et al.* 2017).

A. meleagris que está conectado con la especie clave, *D. mexicanum* (Moreno *et al.* 2009) es un nodo que perdió fuerza con la muerte de esta especie, al igual que *Sufflamen verres*, ya que se alimentan del erizo (Alvarado *et al.* 2015), al igual que *Diodon holocanthus*, que a pesar de que fue poco frecuente en el evento posterior a la mortandad, mantuvo su poder, gracias a la amplitud de su dieta (Raymundo- Huizar & Chiapa-Carrara 2000, Lucano-Ramírez *et al.* 2011, Alvarado *et al.* 2015).

Arothron hispidus es una especie poderosa que desapareció con la eliminación de *D. mexicanum*, ya que su alimento principal es el erizo y algunos cupeiformes (Kumar *et al.* 2013, Alvarado *et al.* 2015) y fue sustituida por especies depredadoras poderosas no observadas en el periodo AM, como *Pereques viola* (Dominici-Arosemena & Wolff 2006) y *Lutjanus guttatus* (Rojas-Herrera *et al.* 2004, Flores-Ortega *et al.* 2009), las cuales pueden servir de indicadores de pérdida de diversidad, ya que acentúan el nivel trófico al que pertenecen (Duffy 2002).

Durante el periodo DM algunos nodos poderosos fueron desplazados por especies omnívoras, tales como *H. passer*, que está bien conectada en diferentes gremios tróficos y se considera limpiador de parásitos, (Reynolds & Reynolds 1977). La presencia de parásitos indican modificaciones en la posición trófica de los hospederos (Chen *et al.* 2008, Hsuan-Wien *et al.* 2011).

El poder varió según la escala del análisis, como en el caso de *Epinephelus labriformis*, que es un nodo no poderoso por mes, pero ganó poder en las temporadas, esto se puede deber a su reproducción, debido a que durante las etapas juveniles y pre-adulto, utiliza el arrecife para alimentarse de otros peces (Dominici & Wolff 2006).

2.3 Centralidad contra poder y nivel trófico de las redes presentes en bahía La Entrega, antes y después de la mortandad de *D. mexicanum*

Se sabe que un nodo es central cuando presenta conexiones con el resto de la red, como es el caso de las presas principales en el arrecife y el poder aumenta cuando además los nodos con los que está conectado también son centrales, como es el caso de *C. caballus* (Hanneman 2001). Sin embargo, los nodos no centrales, pueden adquirir poder cuando están vinculados con nodos centrales y poderosos, como es el caso de los depredadores fuertes de la red trófica.

En la organización jerárquica, el poder es transitivo y depende de la disposición estructural de los nodos, en este caso de las especies ícticas que tienden a sustituirse ante las modificaciones ambientales, cambiando la estructura de la red (Valente & Foreman 1998). Debido a lo anterior, ocurren las transiciones de poder entre nodo, por lo que el poder y la centralidad son complementarios para entender la topología de una red. El poder adquiere relevancia entre más compleja es la red de interacciones a diferencia de una red de vínculos locales (Bonacich 1987).

○ Nivel trófico

Con ayuda del nivel trófico se detectó que la estrategia trófica de la red arrecifal es de tipo Top-down, ya que el estudio está dominado por los niveles superiores. Las diferencias en la proporción de niveles tróficos proporcionaron información sobre

los cambios que sufrió la red trófica, ya que posterior a la mortandad se redujo ligeramente la frecuencia de los depredadores y aumentaron los herbívoros. Lo anterior fue resultado de la pérdida de especies de un periodo a otro a causa de la mortandad de *D. mexicanum*, ya que al desaparecer de la trama trófica, se vio sustituida por otros herbívoros.

Lo anterior fue similar entre las temporadas, sin embargo, se observó mayor variación en la primera parte del estudio. La distribución de frecuencias del nivel trófico correspondiente al periodo de vientos del Norte se caracterizó por el aumento de herbívoros y consumidores primarios, similar a lo observado durante las dos temporadas que componen la segunda parte del estudio (Duffy 2002).

2.4 Análisis de subestructuras dentro de la red trófica de la comunidad arrecifal de La Entrega, por periodo y por temporadas

Según Hubbell (2001) las comunidades están compuestas por pequeños grupos locales de individuos que pertenecen a un mismo gremio ecológico. Estas comunidades locales están sujetas a perturbaciones que eliminan y agregan individuos, pues al desaparecer una especie, inmediatamente es reemplazada por otra de la comunidad local o de otra comunidad vecina, debido a que las comunidades locales siempre están saturadas.

En el arrecife de bahía La Entrega, los gremios tróficos se organizaron alrededor de las presas más comunes (nodos centrales) y estos agrupamientos de nodos varían en composición, en escala espacio-tiempo. Antes del evento de mortandad, *D. mexicanum* delimitaba una comunidad local, la cual se disolvió tras la desaparición del erizo; en consecuencia, ocurrió una proliferación de algas (Carpenter 1990, Herrera-Escalante *et al.* 2005).

La proliferación de algas modificó el gremio conformado por herbívoros, los cuales ganaron espacio (Holt *et al.* 1999); además se separó otro gremio que se

caracterizó por alimentarse de otros peces, entre los que destacan los clupeiformes y cuya presencia está asociada a las escuelas de pastoreo con el aumento de plancton en la columna de agua (Acal & Corro-Espinosa 1994, Nyunja *et al.* 2002).

La presencia de más carnívoros en el periodo posterior a la mortandad tiene un efecto negativo sobre los herbívoros, pero positivo para los autótrofos y detritus y puede variar para los detritívoros. Estas oscilaciones están asociadas a la resiliencia de los sistemas de aguas poco profundas y sirven como indicador de eutrofización (Attayde & Ripa 2008). El enriquecimiento de nutrientes en el arrecife por surgencias regionales (Reyes-Hernández *et al.* 2015), promueve la producción primaria (Lewis, 1986) y esto aunado con la muerte de *D. mexicanum* modificó la estructura de la red, ya que se observó mayor número de depredadores con niveles tróficos arriba de 3 y el aumento de pastores en el arrecife, gracias a la proliferación de organismos fotosintéticos (Duffy 2002).

Los agrupamientos de nodos corresponden a organismos que comparten un gremio y un organismo puede pertenecer a diferentes gremios, dependiendo de la amplitud de su nicho, lo que le da resistencia ante las perturbaciones. Se sabe que diferentes esfuerzos de muestreo pueden modificar la estructura de la red trófica (Martinez *et al.* 1999); sin embargo, los gremios principales fueron persistentes durante el estudio, a pesar de la mortandad de *D. mexicanum* y la división de la red trófica por temporadas. Por otro lado, se observó variación y sustitución en la composición de peces de cada uno, causando las alteraciones en la estructura de la red trófica.

Estos cambios en la composición de gremios pueden deberse a varios factores. Uno de los principales es el crecimiento ontogénico de las especies, que modifica la amplitud del nicho a lo largo de su ciclo de vida; aunque la dieta de un depredador es un subconjunto de un depredador más grande (Woodward &

Hildrew 2002). Otro factor puede ser las restricciones ambientales y el reemplazo geográfico de especies pertenecientes a nichos similares (Woodward *et al.* 2005).

Esta dinámica en la estructura comunitaria y topológica indican que el arrecife presenta mecanismos de resiliencia efectivos ante los cambios, sin embargo, la sobrepesca crónica de peces herbívoros combinada con la eventualidad de vientos del norte y la mortalidad masiva del erizo de mar actúan sinérgicamente, esto podría en algún momento forzar al arrecife, una vez dominado por corales, a un estado alternativo de predominio de algas marinas.

❖ CONCLUSIONES

1. El evento de mortandad de *Diadema mexicanum* generó cambios en el ensamble de peces, que se observaron principalmente en la composición y la reducción de la riqueza específica. Sin embargo, la estructura comunitaria mostró poca variación. Esto puede explicarse mediante la teoría de disturbio intermedio, ya que la función ecológica de *D. mexicanum* como depredador epifítico fue sustituida rápidamente, por otras especies, lo cual se reflejó en el aumento en la abundancia de herbívoros (*Acanthurus nigricans*, *Acanthurus xanthopterus*, *Kyphosus analogus*, *Prionurus punctatus*, *Scarus ghobban* y *Abudefduf troschelii*). En respuesta al incremento de especies herbívoras también aumentó la abundancia (*Lutjanus argentiventris*) y arribo (*Lutjanus guttatus*) de depredadores importantes, los cuales se alimentan de estos, lo que se reflejó en altas abundancias del gremio de peces carnívoros (*Stegastes acapulcoensis*, *Prionurus punctatus* y *Scarus ghobban*).

2. Existen diferencias en la composición de especies ícticas durante la temporada de vientos Tehuanos y el resto del año, cuando es relativamente constante debido a que bahía La Entrega está ubicada en una zona tropical. Lo anterior se observó durante el primer año de estudio. Posterior a la mortandad se perdió esta temporalidad, predominando un ensamble de peces más similar al presente durante la temporada de Tehuanos.

3. Los índices de centralidad indican que no hay modificaciones importantes en la estructura trófica del arrecife de La Entrega, a pesar del recambio de especies entre los dos años y la ligera reducción de la complejidad de la red trófica posterior a la mortandad del erizo. El arrecife está dominado por especies con niveles tróficos 2 y 4, generando un control trófico de ambos tipos “Top Down” y “Bottom-Up”, sin embargo, en el periodo AM domina ligeramente el “Top Down” y en el DM el “Bottom-Up”.

4. La centralidad y el poder son elementos decisivos en la determinación de las especies y grupos claves dentro de la red trófica del arrecife, en donde los crustáceos, el zooplancton y las microalgas son los principales alimentos de la mayoría de los peces, puesto que concentran gran parte de la centralidad; mientras que el poder indicó que las especies más importantes fueron *Caranx caballus*, que es un organismo altamente omnívoro, además de ser un depredador, como *Chaetodon humeralis*, *Thalassoma lucasanum* y *Epinephelus labriformis*. Previo a la mortandad resaltaron también *Pseudobalistes naufragium* y *Haemulon steindachneri*, como especies clave; mientras que para el periodo posterior resaltaron *Abudefduf troschelii* y *Sphoeroides lobatus*. Otras especies como *L. argentiventris* son posibles indicadores de la recuperación del sistema coralino, así mismo, la presencia de algunos Pomacentridos y Lábridos son indicadores de la complejidad estructural del sistema dependiendo del tamaño de las segregaciones.

5. Uno de los principales cambios consecuentes a la muerte de *D. mexicanum* fue la presencia de peces formadores de cardúmenes y el aumento de la depredación, principalmente en los meses posteriores a la mortandad, lo que se puede deber al aumento de peces herbívoros, principalmente de hábitos planctónicos.

❖ RECOMENDACIONES

Este estudio ayuda a la comprensión holística del ecosistema coralino de bahía La Entrega con buenos resultados y se puede proyectar a otros arrecifes de coral que se encuentran en áreas protegidas, lo que dificulta la obtención de organismos. Una forma de reforzar el trabajo ecológico por conteo visual es el video marcaje como evidencia de las especies registradas, permitiendo la reducción del impacto en el sistema.

Así mismo, es muy recomendable obtener los datos de dieta directamente de contenido estomacal, lo cual robustecería esta investigación y se puede aplicar para zonas no protegidas y/o en especies no protegidas; sin embargo, para el estudio de arrecifes de coral, la obtención de estos datos mediante literatura resulta un método amigable y fácil, siempre y cuando sea de comunidades cercanas o similares al área de estudio.

Las redes de relaciones pueden mapearse y gestionarse para potenciar el aprendizaje organizacional a través de un enfoque metodológico del estudio de las interacciones representadas mediante redes sociales (ARS), además de que permite agregar la información nueva que se genera. Una vez que se ha iniciado este tipo de investigación se recomendaría realizarla periódicamente con la finalidad de mejorar la precisión y dar seguimiento al monitoreo con el objetivo de proteger el ecosistema, al tiempo que ayuda al ecólogo en la observación y predicción de la organización de interacciones ecológicas. Adicionalmente se pueden reconocer cambios posteriores en el sistema a partir de la comunidad arrecifal.

❖ Referencias

- Abarca-Arenas, L. G., J. Franco-López, M. S. Peterson, N. J. Brown-Peterson & E. Velero-Pacheco. 2007. Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico base on by-catch. *Fisheries Ressearch*, 87: 46-57.
- Abitia-Cárdenas, L. A., J. Rodríguez-Romero. y F. Galván-Magaña. 1990. Observaciones tróficas de tres especies de peces de importancia comercial en Bahía Concepción, B.C.S., México. *Inv. Mar. CICIMAR*, 5(2): 55-61.
- Abitia-Cárdenas, L. A., X. G. Moreno-Sánchez, D. S. Palacios-Salgado & O. Escobar-Sánchez. 2011. Feeding habits of the convict surgeonfish *Acanthurus triostegus* (Teleostei: Acanthuridae) on the Los Frailes reef, Baja California Sur, Mexico. *Aqua, International Journal of Ichthyology*, 17: 2-15.
- Acal, D. E. & E. D. Corro. 1994. Reproducción y distribución de peces clupeidos en el sur del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México. *Revista de Biología Tropical*, 42: 239-261.
- Aguilar-Medrano, R., B. Frédéric, E. de Luna & E. F. Balart. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102: 593-613.
- Aguilar-Medrano R. & P. H. Barber. 2015. Ecomorphological diversification in reef fish of the genus *Abudefduf* (Perciformes, Pomacentridae). *Zoomorphology*. DOI: 10.1007/s00435-015-0291-6.
- Aguilar-Gallegos, N., E. G. Martínez-González & J. Aguilar-Ávila. 2017. Análisis de redes sociales: conceptos clave y cálculo de indicadores. 1a ed, Universidad Autónoma Chapingo. 145 pp.
- Alvarado, J., H. Reyes-Bonilla & F. Benítez-Villalobos. 2015. *Diadema mexicanum*, erizo de mar clave en los arrecifes coralinos del Pacífico Tropical Oriental: lo que sabemos y perspectivas futuras (Diadematoida: Diadematidae). *Revista de Biología Tropical*, 63(2): 135-157.

- Álvarez, M., S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina, A. M. Umaña & H. Villarreal. 2004. Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. Pp: 185-225 *In*: Villa-G, C. M. (ed.), Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. 1a ed., Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia. 235 pp.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. Fishes of the Tropical Eastern Pacific. Univercity Hawaii Press, Honolulu. 332 pp.
- Allen, G. R. & D. R. Robertson. 1998. Peces del Pacífico Oriental tropical. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Agrupación Sierra Madre, S. C., Ciudad de México. 2a ed., CONABIO, Agrupación Sierra Madre y Cemex. Ciudad de México. 327 pp.
- Allesina, S., D. Alonso & M. Pascual. 2008. A general model for food web structure. *Science*, 320: 658-660.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos, E. A. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 156: 167-183.
- Attayde, J. L & J. Ripa. 2008. The Coupling Between Grazing and Detritus Food Chains and the Strength of Trophic Cascades Across a Gradient of Nutrient Enrichment. *Ecosystems*, 11: 980–990. DOI: 10.1007/s10021-008-9174-8.
- Ayala Bocos, A., F. J. Fernández Rivera Melo & H. Reyes Bonilla. 2018. Listado actualizado de peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México. *Revista Ciencias Marinas y Pesqueras*, 10(1): 9-29.
- Bak, R. P. M., M. J. E. Carpay & E. D. de Ruyter van Steveninck. 1984. Densities of the sea urchin *antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curaqao. *Marine Ecology*, 17: 105-108.
- Banasek-Richter, C., L. F. Bersier, M.F. Cattin, R. Baltensperger, G. Jean-Pierre, Y. Merz, R. E. Ulanowicz, A. F. Tavares, D. Dudley Williams, P. C. De Ruiter, K. O. Winemiller & R. E. Naisbit. 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, 90(6): 1470-1477.

- Barnes, J. & P. Hut. 1986. A Hierarchical $O(N \log N)$ Force Calculation Algorithm. *Nature*, 324: 446-449. DOI: 10.1038/324446a0.
- Bauer, B., F. Jordán & J. Podani. 2010. Node centrality indices in food webs: Rank orders versus distributions. *Ecological Complexity*, 7: 471-477. DOI: 0.1016/j.ecocom.2009.11.006.
- Beck, M. W. 2006. Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 169: 165-178.
- Bell, J. D. & R. Galzin. 1984. Influence of live coral cover on coral-reef fish community. *Marine Ecology*, 15: 265-274.
- Bellwood, D. R. & P. C. Wainwright. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. Pp: 5-32 *In*: Sale, Peter S. (ed.), *Coral Reef Fishes: dynamic and diversity in a complex ecosystem*. 2a ed., Elsevier, San Diego, California, USA. 549 pp.
- Benítez-Villalobos, F., E. Castillo-Lorenzano & G. S. González-Espinoza. 2008 a. Listado taxonómico de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Echinoidea) de la costa de Oaxaca en el Pacífico sur mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 56 (3): 75-81.
- Benítez-Villalobos, F., M. T. Domínguez & R. A. López Pérez. 2008 b. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 255-263.
- Benítez-Villalobos, F., J. P. Díaz Martínez & M. Martínez-García. 2009. Mass mortality of the sea urchin *Diadema mexicanum* in La Entrega at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Coral Reefs*, 28:10-17. DOI 10.1007/s00338-009-0541-5R.
- Benítez-Villalobos, F. & O. Valencia-Méndez. 2015. Consecuencias de la mortandad masiva del erizo *Diadema mexicanum* (Diadematoida: Diadematidae) sobre la comunidad íctica arrecifal en bahía La Entrega, Huatulco, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(2): 159-171.

- Berg, M. P. 2010. Chapter 6. Spatio-temporal structure in soil communities and ecosystem processes. Pp: 69-79 *In*: Verhoef, H. A. & P. J. Morin (eds.), Community Ecology Processes, Models, and Applications, Oxford University Press, USA. 250 pp.
- Berkström, C. 2012. Ecological connectivity in East African seascapes. Tesis doctoral. Stockholm University, Suecia.
- Ornelas, I. H. 2007. Alimentación del cocinero *Caranx caballus* (Pisces: Carangidae) Günther, 1868, en la costa de Manzanillo, Colima. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Autlan de Navarro, Jalisco, México.
- Bersier, L., P. Dixon & G. Sugihara. 1999. Scale-Invariant or Scale-Dependent Behavior of the Link Density Property in Food Webs: A Matter of Sampling Effort? *The American Naturalist*, 153(6), 676-682. DOI:10.1086/303200.
- Bohnsack, J.A & S. P Bannerot. 1986. A stationary visual census technique for quantitatively assessing community structure of coral reef fishes. NOAA Technical Report, NMFS, 41:1-15.
- Bonacich, P. 1987. Power and Centrality: A Family of Measures Power and Centrality: A Family of Measures. *The American Journal of Sociology* 92(5): 1170-1182.
- Borgatti, S. P. & P.C. Foster. 2003. The network paradigm in organizational research: A review and typology. *Journal of management*, 29(6): 991-1013.
- Borgatti, S. P. 2005. Centrality and network flow. *Social Networks* 27: 55-71.
- Borgatti, S. P., M. G. Everett & J. C. Johnson. 2013. *Analyzing Social Networks*. Thousand Oaks, CA: SAGE Publications Limited, London. 296 pp.
- Box, G. E. P. & D. R. Cox. 1964. "An Analysis of Transformations", *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 26: 211-252.
- Brusca, R. C. & G. J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. 2da ed., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 936 pp.
- Buzhdygan, O. Y. & S. S. Rudenko. 2016. Multivariate comparison of trophic networks of grassland ecosystems. *Ecology and noospherology*, 27(1-2):49-71. DOI: 10.15421/031606.

- Cagnolo, L. & G. Valladares. 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas*, 20(2-3): 68-78.
- Carpenter, R. C. 1990. Mass mortality of *Diadema antillarum*. I. Long-term effects on sea urchin population- dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.* , 104: 67-77.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell & J. R. Hodgson. 1985. Cascading Trohic Interactions and Lake Productivity. Fish predation and herbivory can regulate lake ecosystems. Source: *BioScience*, 35(10) 634-639.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutiérrez-Estrada & R. Rodríguez-Torres. 1994. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anales Centro Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 2(1): 81-88.
- Carricart-Ganivet, J. P. & G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de coral en México. Pp: 80-90 *In: Salazar-Vallejos, S. I. & N. E. González (eds.)*, Biodiversidad marina costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO) & Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México. 865 pp.
- Castillo-Guajardo, D. 2016. El vínculo que nos une: las redes vivas. Pp: 111-120 *In: Laguna-Sánchez G. A., R. M. Jiménez-Geraldine, A. Patrick-Encina & G. Vázquez-Hernández. (eds.)*, Complejidad y sistemas complejos: un acercamiento multidimensional. 1a ed., Coplt-ar Xives y Editora C3. Oxford con el apoyo de la Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Madrid, Curitiba Viçosa-Washington D.C., London. 198 pp.
- Clarke-Murray, C., M. Mach & R. Martone. 2014. Cumulative effects in marine ecosystems: scientific perspectives on its challenges and solutions. 1a ed., WWF-Canada and Center for Ocean Solutions, Canada. 60 pp.
- Claro, R., K. Cantelar, F. P. Amargós & J. P. García-Arteaga. 2007. Cambios en las comunidades de peces de los arrecifes coralinos del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 55(2): 537-547.
- Cohen, S., D. A. Tyrrell & A. P. Smith. 1993. Negative Life Events, Perceived Stress, Negative Affect, and Susceptibility to the Common Cold. *Journal of*

- Personality and Social Psychology, 64(1):131-40. DOI: 10.1037/0022-3514.64.1.131.
- Coles, S. L. 1980. Species diversity of decapods associated with living and dead reef coral *Pocillopora meandrina*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 2: 281-291.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. Science, 199(24): 1302-1310.
- Cook, K. S., R. M. Emerson, M. R. Gilmore & T. Yamagishi. 1983. The Distribution of power in exchange networks: Theory and experimental results. American Journal of Sociology 89: 275-305.
- Cortés, J. 1993. Comparison between Caribbean and eastern Pacific coral reefs. Revista de Biología Tropical, 41(1): 19-21.
- Cruz-Escalona, V. H., L. Campos-Dávila, L. A. Abitia-Cárdenas & M. J. Zetina-Rejón. 2010. Repartición de recursos alimentarios entre la ictiofauna dominante de una laguna templada de Baja California Sur, México. Oceánides, 25(1): 1-15.
- Cuevas-Reyes, P. 2010. Importancia de la resiliencia biológica como posible indicador del estado de conservación de los ecosistemas: implicaciones en los planes de manejo y conservación de la biodiversidad. Biológicas, 12(1): 1-7.
- Cupul-Magaña, A. L. 2013. Peces asociados a arrecifes y comunidades coralinas de la Costa Sur de Jalisco y Colima. Pp: 106-119 In: Godínez-Domínguez, E. & M. C. Franco-Gordo (eds.), Inventario de biodiversidad de la costa sur de Jalisco y Colima. 1a ed., Universidad de Guadalajara, Jalisco. 136 pp.
- Challenger, A. & R. Dirzo. 2009. 1 Factores de cambio y estado de la biodiversidad. Pp: 37-73 In: Capital Natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, 819 pp. <https://www.biodiversidad.gob.mx/pais/edoConservacion.html>
- Chen, H.W., W.C. Liu, A.J. Davis, F. Jordan, M. J. Hwang & K.T. Shao. 2008. Network position of hosts in food webs and their parasite diversity. Oikos 117: 1847–1855.

- Choat, J. H. & D. R. Bellwood. 1991. Chapter 3 - Reef fishes: Their history and evolution. Pp: 39-66 *In*: Sale, P. F. (ed.), The ecology of fishes on coral reefs. 1a ed., Academic Press, USA. 754 pp.
- Chuc-Contreras, A., I. Ortegón-Aznar, A. Tuyub-Mota & J. Suárez- Salazar. 2012. Cambio de Fase Coral-algas en el Arrecife de Coral de Mahahual, en el Caribe Mexicano. Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 64: 28-31.
- Dambacher, J. M., J. W. Young, R. J. Olson, V. Allain, F. Galván-Magaña, M. J. Lansdell, N. Bocanegra-Castillo, V. Alatorre-Ramírez, S. P. Cooper & L. M. Duffy. 2010. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86: 152-165. DOI: 0.1016/j.pocean.2010.04.011.
- De la Cruz-Agüero, J. & V. M. Cota-Gómez. 1998. Ictiofauna de la laguna de San Inacio, Baja California Sur, México: nuevos registros y ampliaciones de ámbito. *Ciencias Marinas* 24(3): 353-358.
- De la Fuentes-Fernández, S. 2011. Análisis factorial. Facultad de Ciencias Económicas y Empresariales, UAM, 32 pp. Consultado el 1 de octubre de 2018:
<http://www.fuenterrebollo.com/Economicas/ECONOMETRIA/MULTIVARIANTE/FACTORIAL/analisis-factorial.pdf>
- Del Moral-Flores, L. F., A. F. González-Acosta, H. Espinosa-Pérez, G. Ruiz-Campos & J. L. Castro-Aguirre. 2013. Lista anotada de la ictiofauna de las islas del golfo de California, con comentarios sobre sus afinidades zoogeográficas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 184-214. DOI: 10.7550/rmb.27335.
- Del Moral-Flores, L. F., V. Anislado-Tolentino, E. Martínez-Ramírez, G. Pérez-Ponce de León, E. Ramírez-Antonio & G. González-Medina. 2017. Ictiofauna marina de Oaxaca, México: listado sistemático y afinidades zoogeográficas. *Acta Universitaria*, 27(1), 3-25. DOI: 10.15174/au.2016.106.
- Díaz-Martínez, J. P., F. Benítez-Villalobos & A. López-Serrano. 2014. Density, spatial distribution and mortality rate of the sea urchin *Diadema mexicanum*

- (Diadematoidea: Diadematiidae) at two reefs of Bahías de Huatulco, Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 63 (2): 173-182.
- Doak, D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley & D. Thomson. 1998. The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology. *The American Naturalist*, 151(3): 264-276. DOI:10.1086/286117.
- Dominici-Arosemena, A., E. Brugnoli-Olivera, J. Cortés-Núñez, H. Molina-Ureña & M. Quesada-Alpizar. 2005. Community structure of eastern pacific reef fishes (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Tecnociencia*, 7(2): 19-41.
- Dominici-Arosemena, A. & M. Wolff. 2005. Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): Gradients in habitat complexity and exposure. *Caribbean Journal of Science*, 41: 613-637.
- Dominici-Arosemena, A. & M. Wolff. 2006. Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgol Mar Res*, DOI 10.1007/s10152-006-0045-4.
- Duarte C., S. A. & A. Acero P. 1988. Hábitos alimentarios de los peces del género *Acanthus* (Perciformes: Acanthuridae) en la región de Santa Marta (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical*, 6(2B): 399-405.
- Duffy, J.E., 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99, 201–219.
- Dunne, J. A., R. J. Williams & N. D. Martinez. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS*, 99(20): 12917-12922. DOI: 10.1073 pnas.192407699.
- Dunne, J. A., R. J. Williams & N. D. Martinez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Serie*, 273: 291-302.
- Fabricius, K. E. & E. Wolanski. 2000. Rapid Smothering of Coral Reef Organisms by Muddy Marine Snow. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 115-120.
- Fahring, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:487-515.

- Fath, B. D., 2004. Network analysis applied to large-scale cyber-ecosystems. *Ecological Modelling*, 171, 329–337.
- Ferreira, C. E. L., S. R. Floeter, J. L. Gasparini, B. P. Ferreira & J. C. Joyeux. 2004. Trophic structure patterns of brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J Biferogeogr* 31: 1-13.
- Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA Technical Report NMFS, 109: 1-65.
- Flores Ortega, J. R., E. Godínez Domínguez, J. A. Rojo Vázquez, A. Corgos, V. H. Galván Piña & G. González Sansón. 2009. Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 58 (1): 383-397.
- Flores-Ortega, J. R., E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J. A. Rojo-Vázquez, A. C. López-Prado & M. Y. Morales-Jauregui. 2013. Abundancia, distribución, hábitos alimentarios e interacciones tróficas de cinco especies de lenguados (Pleuronectiformes) en el Pacífico central mexicano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3): 423-439. DOI: 103856/vol41-issue3-fulltext-6.
- Flores-Vidal, X., R. Durazo, C. Chavanne & P. Flamen. 2011. Coastal circulation in the absence of wind in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: High-frequency radar observations. *Ciencias Marinas*, 37 (4A): 493-512.
- Frau, D. G. 2016. Importancia de las fuerzas de bottom-up y top-down como estructuradores del fitoplancton en lagunas aluviales con diferentes tipos de conexión al río Paraná Medio. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Argentina.
- Freeman, L. 1979. Centrality in Social Networks. Conceptual Clasification. *Social Networks*, 1: 215-239. DOI:10.1016/0378-8733(78)90021-7.
- Froese, R. & D. Pauly (2011), FISHBASE, www.fishbase.org.
- Fruchterman, T. M. J. & E. M. Reingold. 1991. Graph Drawing by Force-directed Placement. *Software-Practice and Experience*, 21(11): 1129-1164.

- Galván-Villa, C. M. 2008. Peces crípticos asociados a corales ramosos del género *Pocillopora* en el arrecife de Playa Mora, bahía Tenacatita, México. *Ciencia Mar*, 11(34):17-24.
- Galván-Villa, C. M., J. L. Arreola-Robles, E. Ríos-Jara & F. A. Rodríguez-Zaragoza. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(2): 311-324.
- Galván-Villa, C. M., E. López-Uriarte & J. L. Arreola-Robles. 2011. Diversidad, estructura y variación temporal del ensamble de peces asociados al arrecife coralino de Playa Mora, Bahía de Tenacatita, México. *Hidrobiológica*, 21 (2): 135-146.
- Galván-Villa, C. M. 2015. Estructura de los ensamblajes de peces arrecifales de tres áreas marinas protegidas del Pacífico mexicano. *Peces de arrecifes en islas del Pacífico mexicano*, 2 (4): 69-86.
- García-Romero, A., O. Oropeza-Orozco, L. Galicia-Sarmiento. 2005. Land-use systems and resilience of tropical rain forests in the Tehuantepec Isthmus, México. *Environmental Management*, 34: 768-785. DOI:10.1007/s00267-004-0178-z.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarla a las condiciones de la República Mexicana. Inst. Geogr. UNAM, México.
- Garza-Pérez, J. R., M. Mata-Lara, S. García-Guzmán & E. A. Schirp-García. 2010. Reporte de Caracterización y Evaluación de Estado de Condición Arrecifal. Akumal, Quintana Roo. PIESACOM, UMDI-Sisal, F. Ciencias, UNAM, México. 46 pp.
- Gillis, L. G., T. J. Bouma, C. G. Jones, M. M. van Katwijk, I. Nagelkerken, C. J. L. Jeuken, P. M. J. Herman & A. D. Ziegler. 2014. Potential for landscape-scale positive interactions among tropical marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 503: 289-303. DOI: 10.3354/meps10716.

- Glynn, P. W. & G. E. Leyte Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Revista de Biología Tropical*, 45(3): 1033-1047.
- Glynn, P.W. 1999. *Pocillopora* in ata, a new species of scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa) from the Tropical Eastern Pacific. *Pac. Sci.*, 53(2): 168-180.
- Glynn, P. W. 2004. High Complexity Food Webs in Low- diversity Eastern Pacific Reef-Coral Communities. *Ecosystems*, 7: 358-367. DOI: 10.1007/S10021-004-0184-X.
- Gómez-Ayana, J. A. 2008. Ecología de los ensambles de larvas de odonatos (insecta) y su uso potencial como indicadores de calidad ecológica en la sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Tesis doctoral. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Gracia López V. & F. Castelló i Orvay. 2005. Food habits of groupers *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) and *Epinephelus costae* (Steindachner, 1878) in the Mediterranean Coast of Spain. *Hidrobiológica*, 15(1): 27-34.
- Granja-Fernández, M. R. & R. A. López-Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 1179-1187.
- Guzmán, H. M. & J. Cortés. 2001. Changes in reef community structure after fifteen years of natural disturbances in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 69(1): 133-149.
- Hair, J., R. Anderson, R. Tatham & W. Black. 1999. *Análisis multivariante*. 5a ed., Madrid, Prentice Hall Iberia. 799 pp.
- Hanneman, R.A. 2002. *Introducción a los métodos de análisis de redes sociales*. Consulta el 12 de octubre de 2017: <http://revista-redes.rediris.es/webredes/textos/cap8.pdf>
- Hernández-de la Sota, C. 2004. *Control inteligente de sistemas dinámicos caóticos*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, España.
- Herrera-Escalante, T., R. A. López-Pérez & G. E. Leyte-Morales. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata:

- Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 53(3): 263-273.
- Hessen, D. O., P. J. Faerovig & T. Andersen. 2002. Light, nutrients, and P : C ratios in algae: Grazer performance related to food quality and quantity. *Ecology*, 83: 1886-1898.
- Holt, R. D., J. H. Lawton, G. A. Polis & N. D. Martinez. 1999. Trophic rank and the species–area relationship. *Ecology*, 80(5): 1495-1504.
- Hsuan-Wien C., S. Kwang-Tsao, L. Chester Wai-Jen, L. Wen-Hsieh & L. Wei-Chung. 2011. The reduction of food web robustness by parasitism: Fact and artefact. *International Journal for Parasitology*, 41: 627-634.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Monographs in Population Biology, Volume 32. Princeton University Press, Princeton. ISBN: 0-691-02128-7.
- Hubbell, S. P. 2005. The neutral theory of biodiversity and biogeography and Stephen Jay Gould. *Paleobiology*, 31(2): 122-132.
- Isasi-Catalá, E. 2010. Los conceptos de especies indicadoras, paraguas, banderas y claves: su uso y abuso en ecología de la conservación. *Interciencia*, 36 (1): 31-38.
- Jacomy M, T. Venturini, S. Heymann, M. Bastian. 2014. ForceAtlas2, a Continuous Graph Layout Algorithm for Handy Network Visualization Designed for the Gephi Software. *PLoS ONE*, 9(6): e98679. DOI: 10.1371/journal.pone.0098679.
- Jiménez-Valverde, A. & J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de aracnología*, 8: 151-161.
- Jordán F. & I. Scheuring. 2002. Searching for keystones in ecological networks. *OIKOS* 99(3): 607-612.
- Jordán, F., W. Liu & A. J. Davis. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *OIKOS*, 112: 535-546.
- Jordán, F. 2009. Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of Royal Society B*, 364: 1733-1741. DOI:10.1098/rstb.2008.0335.

- Jordano, P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones planta-animal. Pp: 17-41 *In*: Medel, R., M. Aizen, R. Zamora (eds.), *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 17-41pp.
- Jørgensen, S. 2009. *Ecosystem ecology*. 1a ed., Elsevier, Amsterdam. 521 pp.
- Juárez-Hernández, L. G., M. Tapia-García & B. Luna-Monsivais. 2013. Estructura de las comunidades de peces de las bahías Maguey y Cacaluta, Huatulco, Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94: 1243-1257. DOI: 10.7550/rmb.28910.
- Juárez-Hernández L. G. & M. Tapia-García. 2018. Listado ictiofaunístico de las bahías del Parque Nacional Huatulco, Oaxaca, México. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 16: 96–111. DOI: 10.15470/eb4hrm.
- Kauffman, S. 1991, *The Origins of Order "Self-organisation in Evolution"*. 1ra ed., Oxford University Press Inc., New York. 709 pp.
- Khekare, S. & S. Janardhan. 2015. Applications of graph theory in landscape ecology models. *International J. of Math. Sci. & Engg. Appls.*, 9(2): 27-55.
- Kininmonth, S. 2011. *Connectivity modelling of the coral reef ecosystem*. PhD Thesis, School of Biological Sciences, The University of Queensland. 169 pp.
- Kosorukoff, A. 2011. *Social Network Analysis: Theory and Applications*. D. L. Passmore, Ed. Passmore, D. L, 2011. 113 pp.
- Krebs, C. 2008. *The Ecological World Review*. CSIRO, Australia. 574 pp.
- Kumar, P., J. K. Mashra, Yshamin & C. Santosh Kumar. 2013. Studies on biology and feeding habits of puffer fish species from south Andaman Sea. *Journal Coastal Enviroment*, 4(1): 73-89.
- Lara-Lara, J.R. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. Pp: 109-134 *In*: Soberón, J., G. Halffter & J. Llorente-Bousquets (eds.), *Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. 1a ed., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México. 620 pp.

- Lazo Zúñiga, E. 2018. Patrones de interacción trófica de la fauna demersal en el Golfo de Tehuantepec, México, durante secas y lluvias en 2003. Un enfoque de redes sociales. Tesis de licenciatura, Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Lessios, H. A., J. D. Cubit, D. R. Robertson, M. J. Shulman, M.R. Parker & S. C. Levings. 1984 a. Mass mortality of *Diadema antillarum* on the Caribbean Coast of Panama. *Coral Reef*, 3: 173-182.
- Lessios, H. A., D. R. Robertson & J. D. Cubit. 1984 b. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 22: 335-337.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56: 183-200.
- Liddell, W.D. & S.L. Ohlhorst. 1986. Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 95: 271-278.
- Link, J. S. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series*, 230, 1-9.
- Little, M. M., D. S. Little & B. L. Brooks. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae*, 5: 565-585.
- López-Pérez, R. A. & L. M. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 75(3): 453-472.
- López-Pérez, A., H. Reyes-Bonilla & L. Calderón-Aguilera. 2014 a. Coral reefs. Pp: 217-234. *In*: Wehncke, E. V., J. R. Lara-Lara, S. Álvarez-Borrego & E. Ezcurra (eds.), *Conservation science in Mexico's Northwest*. 1a ed., *Ecosystem status and trends in the Gulf of California*, U. C, Mexus, México. 550 pp.
- López-Pérez, A., R. Granja-Fernández, C. Aparicio-Cid, R. C. Zepeta-Vilchis, A. M. Torres-Huerta, F. Benítez-Villalobos, D. A. López-López, C. Cruz-Antonio & O. Valencia-Méndez. 2014 b. Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional

- Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1145-1159. DOI: 10.7550/rmb.43848.
- López-Pérez, A. & D. A. López-López. 2016. Impacto bioerosivo de *Diadema mexicanum* en arrecifes de coral del Pacífico sur mexicano. *Ciencias Marinas*, 42 (1): 67-79.
- Lucano-Ramírez, G., E. Peña-Pérez, S. Ruiz-Ramírez, J. Rojo-Vázquez & G. González-Sansón. 2011. Reproducción del pez erizo, *Diodon holocanthus* (Pisces: Diodontidae) en la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 59(1): 217-232.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3): 533-536.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 pp.
- Magurran, A. & P. Henderson. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422: 714-716. DOI: 10.1038/nature01547.
- Merlen, G. 1988. Dos nuevos registros de pez mariposa de la isla Wenman. *Noticias de Galápagos*, 4: 10.
- Martinez, N. D., B. A. Hawkins, H. A. Dawah & B. P. Feifarek. 1999. Effects of sampling effort on characterization of Food-web structure. *Ecology*, 80(3): 1044-1055.
- Mattos Nascimento, S., J. V. Franca, J. E. A. Goncalves & C. E. L. Ferreira. 2012. *Ostreopsis cf. ovata* (Dinophyta) bloom in an equatorial island of the Atlantic Ocean. *Marine Pollution Bulletin*, 64: 1074-1078.
- McClanahan, T., N. Polunin, and T. Done. 2002. Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conservation Ecology* 6(2): 18. <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art18>
- Medellín-Maldonado, F., R. A. Cabral-Tena, A. López-Pérez, L. E. Calderón-Aguilera, C. O. Norzagaray-López, C. Chapa-Balcorta & R. C. Zepeda-Vilchis. 2016. Calificación de las principales especies de corales

- constructores de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas*, 42(3): 209-225.
- Medina, M., M. Araya & C. Vega. 2004. Alimentación y relaciones tróficas de peces costeros de la zona norte de Chile. *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 32(1): 33-47.
- Medina Valmaseda, A. E., J. B. Pérez Silva, H. M. Salvat-Torres & M. Salvat Quesada. 2014. Diversidad de peces en los arrecifes de coral de la costa sur-central de Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costera*, 6: 91-101.
- Meekan, M. C., J.L. Ackerman y G.L. Wellington. 2001. Demography and age structures of coral reef damselfishes in the tropical eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Series*, 212: 223-232.
- Meyer, C. G., K.N. Holland, B. M. Wetherbee & C. G. Lowe. 2001. Diet, resource partitioning and gear vulnerability of Hawaiian jacks captured in fishing tournaments. *Fish. Res.*, 53: 105-113.
- Moguel Archila, S. L. & G. Martínez-De Lemos. 2015. La protección de los arrecifes de coral en México. Rescatando la biodiversidad marina y sus beneficios para la humanidad. Pp: 6-9. *In: Cederstav A., J. Lawrence & V. Quintanilla (eds.), Asociación Interamericana para la Defensa del ambiente (AIDA), 1a ed., México. 40 pp.*
- Monge-Nájera, J. 2015. ¿Existen realmente los ensambles y ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología Tropical* 63(3), 575-577.
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina. Pp: 13-26 *In: Tapia- García, M. (Ed.), El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F. 239 pp.*
- Montgomery, W. L. 1980. The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 30: 290-303.
- Moreno-Sánchez, X. G. 2009. Estructura y organización trófica de la ictiofauna del arrecife de los Frailes, B.C.S. México. Tesis Doctoral. Instituto Politécnico

Nacional. Centro Interdisciplinario De Ciencias Marinas, Baja California Sur, México.

- Moreno-Sánchez, X. G., L. A. Abitia-Cárdenas, O. Escobar-Sánchez & D. S. Palacios-Salgado. 2011. Diet of the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum* (Teleostei: Pomacentridae) from the rocky reef at Los Frailes, Baja California Sur, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 4: 1-5. DOI: 10.1017/S1755267211000996.
- Moreno-Sánchez, X. G., L. A. Abitia-Cárdenas, R. Riosmena-Rodríguez, M. Cabrera-Huerta & F. J. Gutiérrez-Sánchez. 2014. Diet of the yellowtail surgeonfish *Prionurus punctatus* (Gill, 1862) on the rocky reef of Los Frailes, Baja California Sur, México. *Cahiers de Biologie Marine*, 55: 1-8.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir biodiversidad. 1a ed., M&T-Manuales y Tesis SEA, 1a ed., Zaragoza. 83 pp.
- Moreno, X. G., L. A. Abitia, A. Favila, F. J. Gutiérrez & D. S. Palacios. 2009. Ecología trófica del pez *Arothron meleagris* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en el arrecife de Los Frailes, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2): 113-123.
- Mumby, P. J., A. J. Edwards, J. E. Arias González, K. C. Lindeman, P. G. Blackwell, A. Gall, M. I. Gorczyńska, A. R. Harborne, C. L. Pescod, H. Renken, C. C. C. Wabnitz & G. Llewellyn. 2004. Mangroves enhance the Biomass of Coral Reef Fish in the Caribbean. *Nature*, 427: 533-536.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. 4a ed., New Jersey: John Wiley. 601 pp.
- Newman, M. E. J. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical review E*, 70: 1-9. DOI: 10.1103/PhysRevE.70.056131.
- Noack, A. 2007. Energy Models for Graph Clustering. *Journal of Graph Algorithms and Applications*, 11(2): 453-480.
- Nyunja, J. A., K. M. Mavuti & E. O. Wakwabi. 2002. Trophic Ecology of *Sardinella gibbosa* (Pisces: Clupeidae) and *Atherinomorous lacunosus* (Pisces: Atherinidae) in Mtwapa Creek and Wasini Channel, Kenya. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 1(2): 181-189.

- Odum, E. P., 1953. Fundamentals of ecology. W. B. Saunders Coop., Philadelphia.
- Ogden, J. C., R. A. Brown, & N. Salesk. 1973. Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: formation of halos around West Indian patch reefs. *Science*, 182: 715-717.
- Ogden, J. C. 1976. Some aspects of herbivore-plant relationships on Caribbean reefs and seagrass beds. *Aquat. Bot.*, 2: 103-11.
- Ogden, J. C. & P. S. Lobel. 1978. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, 3: 49-63.
- Painé, R. 1995. A conversation on refining the concept of keystone species. *Biological Conservation*, 9: 962-964.
- Pauly, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. 1a ed., FAO Fisheries Technical Paper, Philippines. 52 pp.
- Payton, I. J., M. Fenner, W. Lee. 2002. Keystone Species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand. *Science for Conservation* 203. 1a ed., Department of Conservation, Wellington, New Zealand. 29 pp.
- Puzachenko, Y. G., 1989. Ecosystems in the critical state. Nauka, Moscow (in Russian).
- Ramírez-González, A. 2005. Las bahías de Huatulco, Oaxaca, México: ensayo geográfico-ecológico. *Ciencia y Mar*, 9(25): 3-20.
- Ramírez-González, A. & N. A. Barrientos-Luján. 2007. Moluscos de la zona intermareal de Cacaluta, bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Pp: 280-282 *In*: Rios-Jara, E., M. C. Esqueda-González & C. M. Galván-Villa (eds.), *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México*. 1a ed., Universidad de Guadalajara, México. 286 pp.
- Ramírez-Gutiérrez, M., M. Tapia-Margarito, E. Ramos-Santiago & R. Ulloa. 2007. Fish community structure in San Agustín Bay, Huatulco, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 419-430.
- Ramírez, A. & P. E. Gutiérrez-Fonseca. 2016. Sobre ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología tropical*, 64(2):817-819.

- Ramírez Ruiz, C. 2019. Identificación y descripción de las interacciones no tróficas diurnas de la ictiofauna en el arrecife de Estacahuite, Oaxaca. Tesis de licenciatura, Universidad del Mar, Oaxaca, México.
- Ramos-Santiago, E. & M. Tapia-García. 2017. Estructura de la comunidad de peces en la bahía de La Entrega, Oaxaca, México. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras, 46(1): 7-28.
- Raymundo-Huizar, A.R. & X. Chiappa-Carrara. 2000. Hábitos alimentarios de *Diodon histrix* y *Diodon holocanthus* (Pisces: Diodontidae), en las costas de Jalisco y Colima, México. Bol. Centro Invest. Biol., 34(2): 181-210.
- Raymundo-Huizar, A.R. 2000. Análisis de la dieta de los peces demersales de fondos blandos en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Tesis de Maestría en Ciencias Pecuarias. Universidad de Colima, México.
- Reyes-Hernández, C., M. A. Ahumada-Sempoal & R. Durazo. 2015. The Costa Rica Current, eddies and wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, southern Mexican Pacific. Continental Shelf Research, 114: 1-15.
- Reynolds, W. W. & L. J. Reynolds. 1977. Observations on food habits of the angelfish *Pomacanthus zonipectus* and *Holocanthus passer* in the Gulf of California. California Fish and Game, 63: 125-125.
- Ríos-Jara, E., C. M. Navarro-Caravantes, C. M. Galván-Villa & E. López-Uriarte. 2009. Bivalves and Gastropods of the Gulf of Tehuantepec, Mexico: A Checklist of Species with notes on their habitat and local distribution. Journal of Marine Biology, Article ID 176801, 12 pages. DOI: [10.1155/2009/176801](https://doi.org/10.1155/2009/176801).
- Robertson D. R. & G. R. Allen. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/pages>
- Robles Zavala, E., D. de Yta-Castillo & B. E. Escamilla Pérez. 2015. Economic valuation of use of coral reefs in the bays of Huatulco, Oaxaca, Mexico. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios, 3(7): 135-142.

- Robles-Zavala, E. 2012. Estudio del Análisis Social y Económico de los Servicios Ambientales del Sistema Arrecifal Coralino del Parque Nacional Huatulco. Informe final de investigación. 37 pp. Consulta el septiembre 2017: http://www.conanp.gob.mx/rendicion_cuentas/pdf/ESTUDIOS%202010/UNIVERSIDAD%20DEL%20MAR.pdf
- Rojas-Herrera, A. A., M. Mascaró & X. Chiappa-Carrara. 2004. Hábitos alimentarios de los peces *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 52(4): 959-972.
- Rojas-Montiel, B. & F. Benítez-Villalobos. 2015. Ecología poblacional de *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) en dos comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 123-130.
- Roonney, N. & K. S. McCann. 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology and Evolution*, 27 (1): 40-46.
- Rosindell, J, S. P. Hubbell & R. S. Etienne. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Ecology letters*, 14: 552-560. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01617. x.
- Rossberg, A. G., K. Yanagi, T. Amemiya & K. Itoh. 2006. Estimating trophic link density from quantitative but incomplete diet data. *Journal of theoretical biology*, 243, 261-72.
- Ruíz-Pérez, N. E., G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara, D. L. López-Herrera & I. R. Altamirano-Ramírez. 2016. Relaciones tróficas entre cinco especies de peces pelágicos que cohabitan en las costas de Oaxaca, México. *Hidrobiológica*, 26 (1): 77-85.
- Sammarco, P. W. 1982. Effects of grazing by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: Echinoidea) on algal diversity and community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 65: 83-105.
- Saucedo-Lozano, M., I. H. Bernal-Ornelas, E. Espino-Barr, A. Garcia-Boa, E. G. Cabral-Solís & M. Puente-Gómez. 2012. Feeding Habits of the Green Jack

- (*Caranx caballus* Günther, 1868) on the Coast of Manzanillo, Colima, México. *The Open Marine Biology Journal*, 6: 28-37.
- Scotti, M., J. Podani & F. Jordán. 2007. Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: A comparative study. *Ecological Complexity*, 4: 148-159.
- Shepard, F. P. 1967. *Submarine Geology*, 3a ed., Harper and Row. Nueva York. 517 pp.
- Silva-Segundo, C. A., R. Funes-Rodríguez, M. E. Hernández-Rivas, E. Ríos-Jara, E. G. Robles-Jarero & A. Hinojosa-Medina. 2008. Asociaciones de larvas de peces en relación a cambios ambientales en las Bahías Chamela, Jalisco y Santiago-Manzanillo, Colima (2001-2002). *Hidrobiológica*, 18(1): 89-103.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrella, and keystones: Is single species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, 83: 247-257.
- Smith, J. E., C. L. Hunter & C. M. Smith. 2010. The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecología*. DOI 10.1007/s00442-009-1546-z.
- Solandt, J. L. & A. C. Campbell. 2001. Macroalgal feeding characteristics of the seurchin *Diadema antillarum* philippi at discoverybay, Jamaica. *Caribbean Journal of Science*, 37 (3-4): 227-238.
- Solé, R. & J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological network. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 268: 2039-2045.
- Spalding, M. D., C. Ravilious & E. P. Green. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. UNEP World Conservation. 1a ed., Monitoring Centre. University of California Press Berkeley and Los Angeles, California. 424 pp.
- Sterner, R. W., J. J. Elser, E. J. Fee, S. J. Guildford & T. H. Chrzanowski. 1997. The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *The American Naturalist*, 150: 663-84.
- Stevens, M. Henry H. 2009. *A Primer of Ecology with R*. Monograph, Springer, Berlin, Heidelberg, NewYork, HongKong, London, Milan, Paris &Tokyo.

- Syms, C & G. P. Jones. 1999. Scale of disturbance and the structure of a temperate fish guild. *Ecology*, 80(3): 921–940.
- Syms, C. & G. P. Jones. 2000. Disturbance, Habitat Structure, and the Dynamics of a Coral-Reef Fish Community. *Ecology*, 81(10): 2714-2729.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 284–307.
- Tapia-García, M., A. García-Abad, A. Carranza-Edwards y F. Vázquez-Gutiérrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional*, 46: 249-260.
- Taylor, N. 2017. Realised variance forecasting under Box-Cox transformations. *International Journal of Forecasting*, 33(4): 770-785. DOI: 10.1016/j.ijforecast.2017.04.001.
- Thomson, D. A., T. L. Findley & N. A. Kerstiitch. 2000. Reef fishes of the Sea Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. The University of Arizona Press, United States of America. 302 pp.
- Tomascik, T., A. J. Mah, A. Nontji & M. K. Moosa. 1997. Ecology of the Indonesian Seas, Part 2. The ecology of Indonesia series Volumen VIII. Iii-v, 643-1388. Periplus Ediiton, Tuttle Publishing. 752 pp. Consultado el 19 de octubre 2017:
https://books.google.com.mx/books?id=Hv_PAgAAQBAJ&lpg=PA1&pg=PA1#v=onepage&q&f=false
- Tripp-Valdez, A. 2005. Ecología trófica del dorado *Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758) en dos áreas del sur del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de recursos marinos. Instituto Politécnico Nacional, Baja California Sur, México.
- Tylianakis, J.M., E. Laliberté, O. Nielsen & J. Bascompte. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143: 2270-2279.
- Unsworth, R. K. F., C. J. Collier, G. M. Henderson & L. J. McKenzie. 2012. Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. *Environmental Research Letters*, 7: 1-12. DOI: 10.1088/1748-9326/7/2/024026.

- Urabe, J. & R. W. Sterner. 1996. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93: 8465–8469.
- Urabe, J., M. Kyle, W. Makino, T. Yoshida, T. Andersen & J. J. Elser. 2002. Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light: nutrient balance. *Ecology*, 83: 619–627.
- Valente T. W. & R. K. Foreman. 1998. Integration and radiality: measuring the extent of an individual's connectedness and reachability in a network. *Social Networks*, 20: 89-105.
- Vargas Rios. 2011. Ecological Restoration: Biodiversity and Conservation. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2): 221-246.
- Vázquez-Figueroa, V. , C. Canet, R. M. Prol-Ledesma & R. E. Villanueva-Estrada. 2013. Procedencia de los elementos químicos en los sistemas marinos y su influencia en la composición de los sedimentos. Pp: 47-55 *In*: Low Pfeng A. & E. M. Peters Recargno (eds.), *La frontera final: el océano profundo*. INECC, México. 304 pp.
- Vázquez, R. I., J. Rodríguez, L. A. Abitia & F. Galván. 2008. Food habits of the yellow snapper *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) (Percoidei: Lutjanidae) in La Paz Bay, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(2): 295-302.
- Velázquez-Álvarez, A. & N. Aguilar-Gallegos. 2005. Manual introductorio al análisis de redes sociales. Medidas de centralidad. 45 pp. DOI: 10.13140/2.1.4053.7927.
- Verhoef, H. A. & H. Olff. 2010. Chapter 2. Trophic dynamics of communities. Verhoef, H. A. & P. J. Morin (eds) *In*: *Community Ecology Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, USA.
- Villarreal-Cavazos, A., H. Reyes-Bonilla, B. Bermúdez-Almada & O. Arizpe-Covarrubias. 2000. Los peces del arrecife de Cabo Pulmo, Golfo de California, México: Lista sistemática y aspectos de abundancia y biogeografía. *Revista de Biología Tropical*, 48(2/3): 413-424.

- Vine, P. J. 1974. Effects of algal grazing and aggressive behavior of the fishes, *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral reef ecology. *Marine Biology* 24:131-136.
- Walther-Mendoza, M., H. Reyes-Bonilla, T. C. LaJeunesse & A. López-Pérez. 2016. Distribución y diversidad de dinoflagelados simbióticos en corales pétreos de la costa de Oaxaca, Pacífico de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 417-426.
- Warner, R. R. & S. G. Hoffman. 1980. Local population size as a determinant of mating system and sexual composition in two tropical marine fishes (*Thalassoma spp.*). *Evolution*, 34(3): 508-518. DOI:10.2307/2408220.
- Wasserman, S. & K. Faust. 1994. *Social Network Analysis. Methods and applications, structural analysis in the social sciences.* 4a ed., Cambridge University Press, New York. 825 pp.
- Wellington, G. M. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs*, 52: 223-241.
- Wetherbee, B.M. & E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits. Pp: 223-244 *In: Carrier, J.F., J.A. Musick & M. Heithaus (eds.), Biology of sharks and their relatives.* 1a ed., CRC press, USA, 596 pp.
- Williams, R.J. & N.D. Martínez. 2004. Limits of trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American Naturalist*, 163 (3): 458-468.
- Woodward, G., & A. G. Hildrew. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063–1074. DOI:10.1046/j.1365-2656.2002.00669.x.
- Woodward, G., R. Thompson, C. R. Townsend & A. G. Hildrew. 2005. Pattern and process in food webs: evidence from running waters. *In: Belgrano, A., U. M. Scharler, J. Dunne & R. E. Ulanowicz (ed.), Aquatic Food Webs an ecosystem approach.* 1ra ed., Oxford University Press Inc., New York. 51 pp.
- WoRMS Editorial Board. 2018. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>. DOI:10.14284/170.

Zamorano, P. & G. E. Leyte-Morales (2005). Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echino- dermatata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. *Oceánides*, 20: 65-72.

❖ Anexos

Anexo 1. Listado sistemático de la ictiofauna de bahía de La Entrega, Huatulco, Oaxaca, México.

No.	Familia	Género	Nombre	Autoridad	N antes	N después
1	Urolophidae (53)	<i>Urolophus</i>	<i>Urolophus halleri</i>	Cooper, 1863	4	0
2	Myliobatidae (58)	<i>Aetobatus</i>	<i>Aetobatus narinari</i>	(Euphrasen, 1790)	1	0
3	Muraenidae (Heteromyridae) (79)	<i>Muraena</i>	<i>Muraena lentiginosa</i>	Jenyns, 1842	1	3
4	Belonidae (255)	<i>Tylosurus</i>	<i>Tylosurus pacificus</i>	(Steindachner, 1876)	42	3
5	Hemiramphidae (254)	<i>Hemiramphus</i>	<i>Hemiramphus saltator</i>	Gilbert & Starks, 1904	0	8
6	Holocentridae (282)	<i>Myripristis</i>	<i>Myripristis leiognathus</i>	Valenciennes, 1846	1	0
7	Holocentridae (282)	<i>Sargocentron</i>	<i>Sargocentron suborbitale</i>	(Gill, 1863)	8	14
8	Kyphosidae (391)	<i>Kyphosus</i>	<i>Kyphosus analogus</i>	(Gill, 1862)	3	55
9	Kyphosidae (391)	<i>Kyphosus</i>	<i>Kyphosus elegans</i>	(Peters, 1869)	4	1
10	Fistulariidae (297)	<i>Fistularia</i>	<i>Fistularia commersonii</i>	Rüppell, 1838	10	11
11	Scorpaenidae (304)	<i>Scorpaena</i>	<i>Scorpaena mystes</i>	Jordan & Starks, 1895	1	2
12*	Serranidae (338)	<i>Alphestes</i>	<i>Alphestes immaculatus</i>	Breder, 1936	1	1
13	Serranidae (338)	<i>Cephalopholis</i>	<i>Cephalopholis panamensis</i>	(Steindachner, 1876)	41	38
14	Serranidae (338)	<i>Epinephelus</i>	<i>Epinephelus labriformis</i>	(Jenyns, 1840)	26	47
15	Serranidae (338)	<i>Rypticus</i>	<i>Rypticus bicolor</i>	Valenciennes, 1846	1	2
16	Serranidae (338)	<i>Serranus</i>	<i>Serranus psittacinus</i>	Valenciennes, 1846	7	107
17	Apogonidae (352)	<i>Apogon</i>	<i>Apogon retrosella</i>	(Gill, 1862)	0	4
18	Carangidae (364)	<i>Caranx</i>	<i>Caranx caballus</i>	Günther, 1868	90	770
19	Carangidae (364)	<i>Selar</i>	<i>Selar crumenophthalmus</i>	(Bloch, 1793)	1000	4646
20	Carangidae (364)	<i>Trachinotus</i>	<i>Trachinotus rhodopus</i>	Gill, 1863	3	0
21	Lutjanidae (370)	<i>Lutjanus</i>	<i>Lutjanus argentiventris</i>	(Peters, 1869)	93	291
22	Lutjanidae (370)	<i>Lutjanus</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	(Steindachner, 1869)	0	75
23	Lutjanidae (370)	<i>Lutjanus</i>	<i>Lutjanus inermis</i>	(Peters, 1869)	0	11

24	Haemulidae (Pomadasyidae) (374)	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	Gill, 1862	20	24
25	Haemulidae (Pomadasyidae) (374)	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulon maculicauda</i>	(Gill, 1862)	1254	9524
26	Haemulidae (Pomadasyidae) (374)	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulon scudderlii</i>	Gill, 1862	25	0
27	Haemulidae (Pomadasyidae) (374)	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Gill, 1862	0	47
28	Haemulidae (Pomadasyidae) (374)	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulon steindachneri</i>	Cuvier, 1829	25	0
29	Sciaenidae (381)	<i>Pareques</i>	<i>Pareques fuscovittatus</i>	(Kendall & Radcliffe, 1912)	0	5
30	Sciaenidae (381)	<i>Pareques</i>	<i>Pareques viola</i>	(Gilbert, 1898)	3	0
31	Mullidae (382)	<i>Mulloidichthys</i>	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	(Gill, 1862)	42	7
32	Chaetodontidae (393)	<i>Chaetodon</i>	<i>Chaetodon humeralis</i>	Günther, 1860	45	62
33	Chaetodontidae (393)	<i>Johnrandallia</i>	<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	(Gill, 1862)	21	72
34	Pomacanthidae (394)	<i>Holacanthus</i>	<i>Holacanthus passer</i>	Valenciennes, 1846	13	31
35	Pomacanthidae (394)	<i>Pomacanthus</i>	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	(Gill, 1862)	0	4
36	Cirrhitidae (402)	<i>Cirrhitichthys</i>	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	(Bleeker, 1855)	4	15
37	Cirrhitidae (402)	<i>Cirrhitus</i>	<i>Cirrhitus rivulatus</i>	Valenciennes, 1846	3	3
38	Pomacentridae (411)	<i>Abudefduf</i>	<i>Abudefduf declivifrons</i>	(Gill, 1863)	6	0
39	Pomacentridae (411)	<i>Abudefduf</i>	<i>Abudefduf troschelii</i>	(Gill, 1863)	2	81
40	Pomacentridae (411)	<i>Chromis</i>	<i>Chromis atrilobata</i>	Gill, 1862	929	828
41	Pomacentridae (411)	<i>Microspathodon</i>	<i>Microspathodon bairdii</i>	(Gill, 1862)	1	26
42	Pomacentridae (411)	<i>Microspathodon</i>	<i>Microspathodon dorsalis</i>	(Gill, 1862)	65	100
43	Pomacentridae (411)	<i>Stegastes</i>	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	(Fowler, 1944)	907	4272
44	Pomacentridae (411)	<i>Stegastes</i>	<i>Stegastes flavilatus</i>	(Gill, 1862)	187	120
45	Pomacentridae (411)	<i>Stegastes</i>	<i>Stegastes rectifraenum</i>	(Gill, 1862)	11	0
46	Labridae (412)	<i>Bodianus</i>	<i>Bodianus diplotaenia</i>	(Gill, 1862)	72	168
47	Labridae (412)	<i>Halichoeres</i>	<i>Halichoeres chierchiaie</i>	Di Caporiacco, 1948	5	8

48	Labridae (412)	<i>Halichoeres</i>	<i>Halichoeres dispilus</i>	(Günther, 1864)	13	414
49	Labridae (412)	<i>Halichoeres</i>	<i>Halichoeres melanotis</i>	(Gilbert, 1890)	2	0
50	Labridae (412)	<i>Halichoeres</i>	<i>Halichoeres nicholsi</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	14	53
51	Labridae (412)	<i>Halichoeres</i>	<i>Halichoeres notospilus</i>	(Günther, 1864)	31	9
52	Labridae (412)	<i>Thalassoma</i>	<i>Thalassoma lucasanum</i>	(Gill, 1862)	1291	8331
53	Scaridae (Callyodontidae) (414)	<i>Sparisoma</i>	<i>Sparisoma cretense</i>	(Linnaeus, 1758)	1	0
54	Scaridae (Callyodontidae) (414)	<i>Scarus</i>	<i>Scarus ghobban</i>	Forsskål, 1775	3	302
55	Scaridae (Callyodontidae) (414)	<i>Scarus</i>	<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Bleeker, 1847	1	0
56	Blenniidae (447)	<i>Ophioblennius</i>	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Jordan & Evermann, 1898	9	3
57	Blenniidae (447)	<i>Plagiotremus</i>	<i>Plagiotremus azaleus</i>	(Jordan & Bollman, 1890)	2	7
58	Acanthuridae (470)	<i>Acanthurus</i>	<i>Acanthurus nigricans</i>	(Linnaeus, 1758)	0	13
59	Acanthuridae (470)	<i>Acanthurus</i>	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Valenciennes, 1835	7	24
60	Acanthuridae (470)	<i>Prionurus</i>	<i>Prionurus punctatus</i>	Gill, 1862	363	2221
61	Balistidae (505)	<i>Balistes</i>	<i>Balistes polylepis</i>	Steindachner, 1876	9	0
62	Balistidae (505)	<i>Pseudobalistes</i>	<i>Pseudobalistes naufragium</i>	Jordan & Starks, 1895)	2	0
63	Balistidae (505)	<i>Sufflamen</i>	<i>Sufflamen verres</i>	(Gilbert & Starks, 1904)	9	35
64	Monacanthidae (506)	<i>Aluterus</i>	<i>Aluterus scriptus</i>	(Osbeck, 1765)	6	3
65	Ostraciidae (Ostraciontidae) (507)	<i>Ostracion</i>	<i>Ostracion meleagris</i>	Shaw, 1796	1	0
66	Tetraodontidae (509)	<i>Arothron</i>	<i>Arothron hispidus</i>	(Linnaeus, 1758)	9	0
67	Tetraodontidae (509)	<i>Arothron</i>	<i>Arothron meleagris</i>	(Anonymous, 1798)	12	8
68	Tetraodontidae (509)	<i>Canthigaster</i>	<i>Canthigaster punctatissima</i>	(Günther, 1870)	3	0
69	Tetraodontidae (509)	<i>Sphoeroides</i>	<i>Sphoeroides lobatus</i>	(Steindachner, 1870)	0	1
70	Diodontidae (510)	<i>Diodon</i>	<i>Diodon holocanthus</i>	Linnaeus, 1758	22	10
71	Diodontidae (510)	<i>Diodon</i>	<i>Diodon hystrix</i>	Linnaeus, 1758	1	0
					29	51
					6 788	32 920

Anexo 2. Arreglos matriciales que corresponden a la riqueza de peces arrecifales obtenida durante el periodo previo a la mortandad de erizo” o matriz S_{AM} y posterior a la mortandad de erizo” o matriz S_{DM} .

Nombre	Matriz S_{AM}										Matriz S_{DM}									
	Feb 06	Mirz 06	May 06	Jun 06	Sep 06	Oct 06	Nov 06	Dic 06	Ene 07	Ago 09	Sep 09	Oct 09	Nov 09	Dic 09	Ene 10	Mirz 10	Abr 10	May 10	Jun 10	Jul 10
<i>Urolophus halleri</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aetobatus narinari</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Muraena lentiginosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tylosurus pacificus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hemiramphus saltator</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myripristis leiognathus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sargocentron suborbitale</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Kyphosus analogus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Kyphosus elegans</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fistularia commersonii</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Scorpaena mystes</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Alphestes immaculatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephalopholis panamensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Epinephelus labriformis</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Rypticus bicolor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Serranus psittacinus</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Apogon retrosella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Caranx caballus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Selar crumenophthalmus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Trachinotus rhodopus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lutjanus argentiventris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lutjanus guttatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1

<i>Lutjanus inermis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Haemulon scudderlii</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Haemulon steindachneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pareques fuscovittatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pareques viola</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mulloidichthys dentatus</i>	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Chaetodon humeralis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Holacanthus passer</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Cirrhites rivulatus</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Abudefduf declivifrons</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Abudefduf troschelii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Chromis atrilobata</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Microspathodon bairdii</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>Microspathodon dorsalis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Stegastes flavilatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Stegastes rectifraenum</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bodianus diplotaenia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Halichoeres chierchiae</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Halichoeres dispilus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Halichoeres melanotis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halichoeres nicholsi</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Halichoeres notospilus</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0

<i>Thalassoma lucasanum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sparisoma cretense</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scarus ghobban</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
<i>Scarus rubroviolaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiotremus azaleus</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Acanthurus nigricans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Prionurus punctatus</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Balistes polylepis</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudobalistes naufragium</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sufflamen verres</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Aluterus scriptus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ostracion meleagris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arothron hispidus</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arothron meleagris</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Canthigaster punctatissima</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sphoeroides lobatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diodon holocanthus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Diodon hystrix</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Anexo 3. Resumen de resultados de los indicadores de ARS a escala de red por periodos, temporadas y meses.

PE	T	Mm/aa	Nodos			Vínculos		Centralidad de grado				Importancia de nodo		
			spp.	Pr	total	P-D	D (%)	C (%)	D _{in} (%)	D _{out} (%)	D _i (%)	CC _i (%)	CB _{in} (%)	M.CB _{in}
AM			59	32	91	351	4.30	39.90	20.38	39.48	59.86	32.80	0.74	5.62
	T1AM		52	30	82	292	4.40	41.00	9.30	40.50	49.80	36.02	0.83	5.64
		MZ06	18	28	46	136	6.60	25.70	11.50	25.10	36.60	25.88	1.26	4.20
		MY06	22	30	52	170	6.50	27.90	9.40	27.40	36.80	28.76	1.10	4.96
		JN06	26	30	56	181	5.90	27.80	10.70	27.30	38.00	27.90	1.13	4.80
		SP06	28	29	57	185	5.80	32.90	8.60	32.30	40.90	31.48	1.15	5.00
		OC06	33	30	63	211	5.40	32.70	9.30	32.20	41.50	30.12	0.91	5.05
		NV06	28	29	57	179	5.60	34.90	8.80	34.30	43.10	32.30	1.12	5.16
	T2AM		34	32	66	235	5.50	29.30	24.10	28.80	52.90	24.47	1.09	5.18
		DC06	26	29	55	173	5.80	28.50	11.00	28.00	39.00	25.76	1.30	4.98
		EN07	26	31	57	204	6.40	24.80	26.20	24.40	50.60	22.60	1.18	4.25
		* AG09	21	31	52	168	6.30	24.00	33.50	23.50	57.00	27.62	1.12	3.10
DM			51	31	82	296	4.50	37.20	21.73	36.37	58.10	31.59	0.97	5.46
	T1DM		46	31	77	272	4.60	33.10	23.30	32.60	55.90	28.23	1.01	5.02
		SP09	29	31	60	204	5.80	32.60	28.60	32.10	60.70	30.62	1.06	3.80
		OC09	22	27	49	148	6.30	26.00	10.60	25.50	36.10	26.04	1.09	3.31
		NV09	26	28	54	169	5.90	29.10	9.40	28.60	38.00	26.95	1.08	4.11
		EN10	20	27	47	151	7.00	26.80	15.10	26.20	41.30	28.71	1.01	3.26
		MZ10	25	29	54	170	5.90	29.10	13.20	28.60	41.80	27.17	1.01	4.32
		MY10	27	29	56	178	5.80	26.10	12.60	25.60	38.20	25.44	1.13	4.23
	T2DM		32	31	63	217	5.50	34.30	27.20	33.70	60.90	34.77	1.21	4.54
		DC09	24	31	55	185	6.20	30.00	31.40	29.50	60.90	30.48	1.19	3.95
		JN10	26	29	55	168	5.70	30.60	9.30	30.10	39.40	34.29	1.46	4.40

Anexo 4. Depredadores de la comunidad arrecifal de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas, según los grados de entrada (D_{in}). En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										* AG09	DM										
	T1AM					T2AM						T1DM					T2DM					
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09	OC09		NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10					
ADEC	5	5	-	5	5	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	
AHIS	2	2	-	-	-	-	2	2	2	2	2	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	
AIMM	2	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	0	-	-	
AMEL	4	4	-	-	4	-	4	4	4	4	-	-	3	3	3	3	3	3	3	-	3	
ANAR	4	4	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	
ANIG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	0	-	-	
ARET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	2	2	-	2	
ASCR	5	5	-	-	-	-	5	5	5	5	-	-	5	5	-	-	-	-	0	-	-	
ATRO	10	-	-	-	-	-	-	10	-	10	-	-	10	10	10	-	-	10	10	10	0	-
AXAN	4	-	-	-	-	-	-	4	-	4	-	-	4	4	4	4	4	4	0	-	-	
BDIP	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
BPOL	4	4	-	4	-	4	4	4	4	4	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-	
BVV	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
CATR	2	2	2	-	2	2	2	-	2	2	2	-	2	2	-	-	2	2	2	2	2	
CCAB	22	-	-	-	-	-	-	19	-	18	20	21	21	21	20	-	-	-	20	20	-	
CCD	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
CCR	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	-	-	4	-	4	4	4	
CCS	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
CHUM	8	8	-	8	8	8	8	8	8	8	8	-	8	8	8	8	8	-	8	8	8	
CLM	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
CnA	4	-	-	-	-	-	-	4	-	4	4	4	4	4	-	-	4	4	4	4	-	

CnH	4	4	—	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
COXY	3	3	—	—	—	—	3	3	3	3	—	—	3	3	—	—	3	—	3	3	3	—	3
CPAN	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	—	4	4	4	4	4	4	—
CPUN	5	5	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	0	—	—	—
CRIV	3	3	—	—	3	—	—	2	—	—	—	—	2	2	2	—	—	—	2	—	0	—	—
CrM	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
CrP	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CrS	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
CUP	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
DHOL	6	6	5	6	6	5	5	5	5	5	—	—	6	0	—	—	—	—	—	5	4	5	—
Dmex	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	—	—	0	—	—	—	—	—	0	—	—	—
DTT	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
EAB	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
ELAB	11	11	—	7	9	8	9	6	7	7	7	7	10	9	7	7	7	8	8	8	10	8	8
EPO	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
FCOM	4	4	—	—	2	4	3	2	—	—	—	—	4	4	—	—	—	—	2	2	2	2	2
FIP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GAS	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
HCHI	4	4	4	—	—	4	—	4	—	—	—	—	4	4	4	—	—	—	—	4	4	—	—
HDIS	4	4	—	—	—	—	4	—	4	—	4	4	4	4	—	—	4	4	4	4	4	4	4
HFLA	2	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	2	2	—	2	—	—	—	0	—	—	—
HMAC	2	2	2	2	—	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
HMEL	5	5	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	0	—	—	—
HNIC	5	5	—	5	—	—	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	—	—	5	0	—	—	—
HNOT	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	—	—	5	5	5	—	—	5	—	5	—	5	—
HPAS	4	4	4	—	—	4	4	4	4	4	4	4	5	5	—	4	5	4	5	5	4	4	4
HSAL	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	0	—	—	—
HSCU	7	7	—	—	7	—	7	—	—	—	—	—	—	0	—	—	—	—	—	0	—	—	—
HSEX	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	7	7	—	7	—	—	7	7	—	—

HSTE	9	-	-	-	-	-	-	-	9	9	9	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
ICH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ICL	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
JNIG	4	4	4	4	4	4	4	4	4	-	4	4	4	4	4	-	-	4	4	4	4	4
KANA	3	3	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3	3	3	-	-	-	-	-	0	-	-
KELE	3	3	-	-	3	-	-	-	3	3	3	-	3	3	3	-	-	-	-	0	-	-
LARG	5	4	4	4	4	4	4	4	5	4	4	3	5	4	-	3	3	4	4	4	4	4
LGUT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	2	-	-	-	-	4	-	3
LINE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	-	-	-	-	-	4	-	4
MAA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MBAI	6	6	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	6	6	6	6	-	6	-	6	0	-
MDEN	4	4	4	-	-	4	4	4	4	4	4	-	4	0	-	-	-	-	-	4	4	4
MDOR	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
MIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MLEI	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
MLEN	2	2	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	2	0	-	-	-	-	-	2	2	-
MONI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MoS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1
OMEL	6	6	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
OSTE	2	2	-	2	-	2	2	-	-	-	-	2	2	2	-	2	-	-	-	0	-	-
PAZA	2	2	-	-	-	2	-	-	2	2	-	-	2	2	2	-	-	2	-	0	-	-
PCS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PFUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	-	-	0	-	-
PLP	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
PNAU	8	8	-	-	-	8	-	-	8	-	8	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-
PPUN	2	2	2	-	2	2	2	2	2	2	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	-	2
PVIO	1	1	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	-	-
PZON	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	5	-	-	5	-	5	5	0	-

QTG	2	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2	2	2	-	-	-	-	-	2	2	-
RBIC	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
SACA	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
SCRU	6	6	6	-	-	-	-	-	-	-	-	6	6	6	-	-	-	6	6	0	-	-
SFLA	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
SGHO	2	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	-
SLOB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	8	-	-	8	-	-	0	-	-
SMFH	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	-	2	-	2	2	2	2	2
SMYS	5	5	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	5	-	5
SPS	1	1	-	1	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SPSI	5	5	-	5	5	-	5	-	-	-	-	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
SREC	8	8	-	-	-	-	8	8	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
SRUB	3	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
SVER	7	7	7	7	7	7	7	7	-	-	-	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
TLUC	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
TPAC	5	5	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	5	5	-	-	-	-	5	0	-	-
TRHO	6	6	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
UHAL	4	4	-	-	-	-	4	4	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-
WrM	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
WrS	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
ZOP	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	4	4

Anexo 5. Presas de la comunidad arrecifal de bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas, según los grados de salida (D_{out}). En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										*	DM											
	T1AM					T2AM					AG09	T1DM					T2DM						
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09	OC09		NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
ADEC	2	2	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
AHIS	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
AIMM	2	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
AMEL	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0		
ANAR	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
ANIG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-		
ARET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	-	-	-	0	1	-	1	
ASCR	0	0	-	-	-	-	0	-	0	0	0	-	0	0	-	0	-	-	-	-	-		
ATRO	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	1	0	-	-	1	1	1	-	-	
AXAN	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	
BDIP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
BPOL	0	0	-	0	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
BVV	21	19	9	11	10	12	13	10	13	10	10	10	15	14	11	8	10	7	9	9	12	11	9
CATR	1	1	0	-	1	1	1	-	1	1	1	-	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	1
CCAB	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-
CCD	6	4	2	3	4	3	4	4	6	4	5	2	4	4	3	2	2	2	2	2	4	3	3
CCR	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	-	-	-	0	-	1	1	0
CCS	7	5	2	4	3	3	4	3	6	4	6	3	7	7	5	4	6	4	4	3	4	4	3
CHUM	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0
CLM	8	6	1	4	5	2	4	2	4	3	4	4	8	7	5	3	4	3	3	4	6	5	3

CnA	2	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	2	2	2	-	-	1	1	1	1	1	-	
CnH	4	2	-	1	1	1	2	1	4	2	4	1	5	5	3	2	4	2	2	1	2	2	1
COXY	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	
CPAN	2	1	0	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1	-	1	1	1	2	2	-
CPUN	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CRIV	0	0	-	-	0	-	-	0	-	-	-	0	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	
CrM	39	36	14	17	18	21	23	22	22	18	17	15	33	28	22	15	18	15	18	17	24	19	19
CrP	13	10	5	7	4	7	7	7	10	8	7	7	12	11	7	5	6	5	7	8	10	8	8
CrS	12	10	5	6	5	6	6	6	7	3	7	5	7	7	7	5	4	5	4	6	5	5	4
CUP	4	3	1	1	2	2	3	3	3	2	3	2	4	4	2	1	1	1	1	2	4	3	3
DHOL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	
Dmex	7	7	3	4	4	5	6	5	6	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
DTT	10	7	5	6	5	6	7	6	8	5	8	7	8	8	7	8	7	7	7	6	6	6	5
EAB	8	8	3	3	2	5	5	4	4	3	4	2	6	6	3	3	5	3	3	3	4	4	3
ELAB	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0
EPO	6	6	4	5	5	4	6	6	5	5	2	3	7	6	4	4	4	2	5	5	5	3	5
FCOM	0	0	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	0	1	0	1
FIP	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6	7	6	7	7	7	7	7
GAS	20	18	7	9	8	10	12	9	11	8	8	8	13	12	9	6	8	5	7	7	10	9	7
HCHI	0	0	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	-
HDIS	0	0	-	-	-	-	0	-	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0
HFLA	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-
HMAC	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HMEL	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HNIC	0	0	-	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	-	-	-
HNOT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	-	0	-	0	-	0
HPAS	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
HSAL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
HSCU	0	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

HSEX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	0	-	-	-	0	0	-	
HSTE	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ICH	14	12	9	8	9	11	12	11	13	11	13	9	13	12	9	8	8	11	11	10	12	12	11
ICL	10	8	5	5	7	5	5	5	8	6	8	8	11	10	9	4	4	6	8	7	7	6	6
JNIG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0
KANA	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
KELE	0	0	-	-	0	-	-	-	0	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
LARG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
LGUT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	0	-	0
LINE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0
MAA	14	13	6	6	10	7	9	8	10	9	8	6	12	12	10	6	6	7	7	8	6	4	6
MBAI	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	-	0	-	-	-
MDEN	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0
MDOR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MIA	23	19	11	13	12	14	16	13	17	12	16	12	18	18	14	15	15	14	13	14	12	11	11
MLEI	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MLEN	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-
MONI	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	5	5
MOP	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
MoS	4	3	1	3	2	1	1	1	2	-	2	2	2	2	2	1	1	-	-	1	2	2	1
OMEL	0	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
OSTE	1	1	-	0	-	1	1	-	-	-	-	0	1	1	-	0	-	-	-	-	-	-	-
PAZA	1	1	-	-	-	1	-	-	0	0	-	-	1	1	0	-	-	-	0	-	-	-	-
PCS	15	13	3	7	8	5	8	5	7	6	6	6	13	10	7	5	5	5	6	7	11	9	7
PFUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-
PLP	9	7	1	4	6	2	4	2	4	3	4	4	8	7	5	3	4	3	3	4	6	5	3
PNAU	0	0	-	-	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PPUN	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0
PVIO	0	0	-	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

PZON	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	-	1	1	-	-	-	
QTG	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	-	
RBIC	2	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SACA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
SCRU	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	1	-	-	-	0	0	-	-	-	
SFLA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
SGHO	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
SLOB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	
SMFH	5	3	0	0	1	1	1	2	3	1	1	2	5	5	3	-	2	-	2	1	3	2	1
SMYS	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	
SPS	6	4	-	2	3	-	2	-	2	1	2	2	6	5	3	1	3	1	1	2	4	3	2
SPSI	2	1	-	1	1	-	1	-	-	-	-	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1
SREC	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SRUB	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SVER	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TLUC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TPAC	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	
TRHO	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
UHAL	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
WrM	13	11	4	5	3	6	6	5	7	4	6	5	9	9	6	5	5	5	6	7	4	3	4
WrS	11	10	3	4	4	6	6	5	5	3	5	3	6	6	5	4	4	5	4	5	3	3	3
ZOP	21	17	11	10	13	14	13	12	18	15	17	13	22	20	15	10	11	11	13	14	17	14	15

Anexo 6. Centralidad de grado de cada nodo que componen la red trófica de La Entrega, por periodos, meses y temporadas, según los grados de salida (D_i). En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM									* AG09	DM												
	T1AM					T2AM					T1DM					T2DM							
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07	SP09		OC09	NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10						
ADEC	17	18	—	24	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AHIS	5	5	—	—	—	—	8	8	8	8	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AIMM	10	8	—	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AMEL	10	11	—	—	16	—	16	16	17	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ANAR	10	11	—	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ANIG	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ARET	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ASCR	12	13	—	—	—	—	20	—	21	20	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ATRO	27	—	—	—	—	—	—	—	46	—	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
AXAN	10	—	—	—	—	—	—	—	17	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
BDIP	10	11	16	16	16	16	16	16	17	16	16	12	9	10	12	12	12	12	12	12	12	12	12
BPOL	10	11	—	16	—	16	16	—	17	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
BVV	59	58	48	56	52	60	64	52	67	52	52	52	51	57	56	44	52	40	48	48	58	56	48
CATR	7	8	8	—	12	12	12	—	13	12	12	—	9	10	—	—	—	12	12	12	12	12	12
CCAB	54	—	—	—	—	—	—	—	79	—	72	80	60	70	80	—	—	—	—	—	77	80	—
CCD	24	21	24	28	32	28	32	32	42	32	36	24	23	27	28	24	24	24	24	24	31	28	28
CCR	15	13	20	20	20	20	20	20	25	20	24	20	14	17	20	—	—	—	16	—	19	20	16
CCS	27	24	24	32	28	28	32	28	42	32	40	28	31	37	36	32	40	32	32	28	31	32	28
CHUM	20	21	—	32	32	32	32	32	33	32	32	—	23	27	32	32	32	32	—	—	31	32	32
CLM	22	18	8	20	24	12	20	12	21	16	20	20	26	27	24	16	20	16	16	20	27	24	16

CnA	15	—	—	—	—	—	—	—	25	—	24	20	17	20	24	—	—	20	20	20	19	20	—
CnH	20	16	—	20	20	20	24	20	33	24	32	20	26	30	28	24	32	24	24	20	23	24	20
COXY	7	8	—	—	—	—	12	12	13	12	—	—	9	10	—	—	12	—	12	12	12	—	12
CPAN	15	13	16	20	20	20	20	20	25	20	24	24	17	20	24	20	—	20	20	20	23	24	—
CPUN	12	13	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CRIV	7	8	—	—	12	—	—	8	—	—	—	—	6	7	8	—	—	8	—	—	—	—	—
CrM	100	100	64	76	80	92	100	96	100	80	76	68	100	100	96	68	80	68	80	76	100	84	84
CrP	34	29	24	32	20	32	32	32	46	36	32	32	37	40	32	24	28	24	32	36	42	36	36
CrS	39	37	36	40	36	40	40	40	46	28	44	36	31	37	44	36	32	36	32	40	35	36	32
CUP	15	13	12	12	16	16	20	20	21	16	20	16	17	20	16	12	12	12	12	16	23	20	20
DHOL	17	18	24	28	28	24	24	24	25	24	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	23	20	24
Dmex	27	29	28	32	32	36	40	36	42	36	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
DTT	27	21	24	28	24	28	32	28	38	24	36	32	26	30	32	36	32	32	32	28	27	28	24
EAB	24	26	20	20	16	28	28	24	25	20	24	16	23	27	20	20	28	20	20	20	23	24	20
ELAB	29	29	—	28	36	32	36	24	33	28	32	32	31	33	32	28	28	32	32	32	46	36	32
EPO	29	32	40	44	44	40	48	48	46	44	32	36	37	40	40	40	40	32	44	44	42	36	44
FCOM	10	11	—	—	8	16	12	8	—	—	—	—	14	17	—	—	—	—	8	12	8	12	—
FIP	17	18	28	28	28	28	28	28	29	28	28	28	20	23	28	24	28	24	28	28	27	28	28
GAS	54	53	36	44	40	48	56	44	54	40	40	40	43	47	44	32	40	28	36	36	46	44	36
HCHI	10	11	16	—	—	16	—	16	—	—	—	—	11	13	16	—	—	—	—	—	15	16	—
HDIS	10	11	8	—	—	—	16	—	17	—	16	16	11	13	—	—	16	16	16	16	15	16	16
HFLA	5	—	—	—	—	—	—	—	8	8	—	—	6	7	—	8	8	—	—	—	—	—	—
HMAC	5	5	—	8	—	8	8	8	8	8	8	8	6	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8
HMEL	12	13	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
HNIC	12	13	—	20	—	—	20	20	21	20	20	20	14	17	20	20	20	—	—	20	—	—	—
HNOT	12	13	20	20	20	20	20	20	21	20	—	—	14	17	20	20	—	—	20	—	19	—	20
HPAS	10	11	16	—	—	16	16	16	17	16	16	16	14	17	—	16	20	16	20	20	15	16	16
HSAL	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	4	—	—	—	—	—	—	—	—
HSCU	17	18	—	—	28	—	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

HSEX	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	23	28	—	28	—	—	—	27	28	—	
HSTE	22	—	—	—	—	—	—	—	38	36	36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
ICH	34	32	36	32	36	44	48	44	54	44	52	36	37	40	36	32	32	44	44	40	46	48	44
ICL	29	26	28	28	36	28	28	28	42	32	40	40	37	40	44	24	24	32	40	36	35	32	32
JNIG	10	11	16	16	16	16	16	16	17	—	16	16	11	13	16	16	16	—	—	16	15	16	16
KANA	7	8	—	—	12	—	—	—	—	—	—	12	9	10	12	—	—	—	—	—	—	—	—
KELE	7	8	—	—	12	—	—	—	13	12	12	—	9	10	12	—	—	—	—	—	—	—	—
LARG	12	11	16	16	16	16	16	16	21	16	16	12	14	13	—	12	12	16	16	16	15	16	16
LGUT	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	13	8	—	—	—	—	—	15	—	12
LINE	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	15	—	16
MAA	34	34	24	24	40	28	36	32	42	36	32	24	34	40	40	24	24	28	28	32	23	16	24
MBAI	15	16	—	—	—	24	—	—	—	—	—	—	17	20	24	24	—	24	—	24	—	—	—
MDEN	10	11	16	—	—	16	16	16	17	16	16	—	11	—	—	—	—	—	—	—	15	16	16
MDOR	15	16	24	24	24	24	24	24	25	24	24	24	17	20	24	24	24	24	24	24	23	24	24
MIA	56	50	44	52	48	56	64	52	71	48	64	48	51	60	56	60	60	56	52	56	46	44	44
MLEI	5	5	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MLEN	5	5	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	—	12	8	—
MONI	12	13	20	20	20	20	20	20	21	16	20	20	14	17	20	20	20	16	16	20	19	20	20
MOP	17	18	28	28	28	28	28	28	29	28	28	28	20	23	28	28	28	28	28	28	27	28	28
MoS	12	11	8	16	12	8	8	8	13	—	12	12	9	10	12	8	8	—	—	8	12	12	8
OMEL	15	16	—	—	—	—	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
OSTE	7	8	—	8	—	12	12	—	—	—	—	8	9	10	—	8	—	—	—	—	—	—	—
PAZA	7	8	—	—	—	12	—	—	8	8	—	—	9	10	8	—	—	—	8	—	—	—	—
PCS	37	34	12	28	32	20	32	20	29	24	24	24	37	33	28	20	20	20	24	28	42	36	28
PFUS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	—	—	4	—	—	—	—	—	—
PLP	27	24	12	24	32	16	24	16	25	20	24	24	29	30	28	20	24	20	20	24	31	28	20
PNAU	20	21	—	—	—	32	—	—	33	—	32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
PPUN	5	5	8	—	8	8	8	8	8	8	—	8	6	7	8	8	8	8	8	8	8	—	8
PVIO	2	3	—	—	4	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

PZON	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	20	—	—	24	—	24	24	—	—	—	
QTG	7	—	—	—	—	—	—	—	13	—	—	12	9	10	12	—	—	—	—	—	12	12	—
RBIC	7	5	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
SACA	12	13	20	20	20	20	20	20	21	20	20	20	14	17	20	20	20	20	20	20	19	20	20
SCRU	15	16	24	—	—	—	—	—	—	—	—	24	20	23	—	—	—	—	24	24	—	—	—
SFLA	12	13	20	20	20	20	20	20	21	20	20	20	14	17	20	20	20	20	20	20	19	20	20
SGHO	5	—	—	—	—	—	—	—	8	—	8	8	6	7	8	8	8	8	8	8	8	8	—
SLOB	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	27	—	—	32	—	—	—	—	—	—
SMFH	17	13	8	8	12	12	12	16	21	12	12	16	20	23	20	—	16	—	16	12	19	16	12
SMYS	15	16	—	—	24	—	—	—	—	—	—	—	17	—	—	—	—	—	—	—	23	—	24
SPS	17	13	—	12	16	—	12	—	13	8	12	12	20	20	16	8	16	8	8	12	19	16	12
SPSI	17	16	—	24	24	—	24	—	—	—	—	28	20	23	28	24	24	24	24	24	27	28	24
SREC	20	21	—	—	—	—	32	32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
SRUB	7	—	—	—	—	—	—	—	13	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
SVER	17	18	28	28	28	28	28	28	—	—	—	24	17	20	24	24	24	24	24	24	23	24	24
TLUC	20	21	32	32	32	32	32	32	33	32	32	32	23	27	32	32	32	32	32	32	31	32	32
TPAC	12	13	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	14	17	—	—	—	—	—	20	—	—	—
TRHO	15	16	—	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
UHAL	10	11	—	—	—	—	16	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
WrM	37	34	24	28	20	32	32	28	38	24	32	28	31	37	32	28	28	28	32	36	23	20	24
WrS	32	32	20	24	24	32	32	28	29	20	28	20	23	27	28	24	24	28	24	28	19	20	20
ZOP	61	55	60	56	68	72	68	64	92	76	84	68	74	80	76	56	60	60	68	72	85	72	76

Anexo 7. Centralidad de intermediación (CB_{in}) de cada nodo que conforma la comunidad arrecifal presente en bahía La Entrega, por periodos, meses y temporadas. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										* AG09	DM											
	T1AM					T2AM						T1DM					T2DM						
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07			SP09	OC09	NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10					
ADEC	11	23	-	7	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
AHIS	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-				
AIMM	1	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-				
AMEL	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	-	0				
ANAR	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
ANIG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
ARET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	7	-	4				
ASCR	0	0	-	-	-	-	0	-	0	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-				
ATRO	11	-	-	-	-	-	-	-	21	-	13	-	-	13	13	13	-	-	-				
AXAN	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	0	0	0	-	-	-	-				
BDIP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
BPOL	0	0	-	0	-	0	0	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-				
BVV	58	96	22	31	31	32	35	32	65	30	23	23	51	69	32	21	28	20	27	26	79	32	30
CATR	3	5	0	-	3	3	3	-	6	3	3	-	-	-	3	3	3	6	3	3			
CCAB	0	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-		
CCD	32	46	14	19	20	19	25	23	61	23	19	7	16	25	10	9	7	5	12	12	28	8	13
CCR	13	21	7	9	7	11	10	8	24	9	9	1	1	1	1	-	-	-	0	-	1	1	0
CCS	20	29	8	15	9	9	13	11	30	12	12	9	19	30	14	13	16	9	13	11	20	10	9
CHUM	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0
CLM	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0

CnA	3	—	—	—	—	—	—	—	5	—	3	1	2	4	2	—	—	2	2	2	1	1	—
CnH	6	4	—	1	1	1	3	1	12	3	6	1	8	13	4	3	8	3	5	3	3	1	1
COXY	0	0	—	—	—	—	0	0	0	0	—	—	0	0	—	—	0	—	0	0	0	—	0
CPAN	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	—	0	0	0	1	0	—
CPUN	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CRIV	0	0	—	—	0	—	—	0	—	—	—	—	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—
CrM	61	100	18	22	26	33	32	39	63	29	24	17	61	80	35	21	29	24	31	26	82	28	33
CrP	8	11	3	5	2	4	4	4	13	5	5	4	7	11	4	3	4	3	4	5	11	4	5
CrS	19	26	8	10	8	8	9	9	22	4	11	8	11	18	10	7	6	7	6	9	16	8	6
CUP	10	20	4	4	9	8	12	12	12	7	6	4	9	14	5	4	4	2	2	7	27	9	13
DHOL	11	30	14	18	18	14	14	14	17	14	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	25	12	13
Dmex	40	70	19	26	20	34	34	27	72	30	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
DTT	6	6	1	2	2	3	3	2	9	2	4	3	5	8	3	4	3	3	4	3	5	2	2
EAB	9	15	3	3	2	5	6	4	9	4	5	2	8	13	3	3	7	3	4	4	8	4	3
ELAB	2	0	—	0	0	0	0	0	2	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	4	1	0
EPO	35	62	25	33	28	25	37	37	61	32	11	19	48	65	27	27	27	11	32	32	68	25	34
FCOM	0	0	—	—	0	0	0	0	—	—	—	—	3	6	—	—	—	—	—	0	1	0	1
FIP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GAS	28	43	9	12	12	14	17	12	30	12	11	11	20	30	13	9	13	8	10	10	31	14	11
HCHI	0	0	0	—	—	0	—	0	—	—	—	—	0	0	0	—	—	—	—	—	0	0	—
HDIS	0	0	—	—	—	—	0	—	0	—	0	0	0	0	—	—	0	0	0	0	0	0	0
HFLA	0	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—	—	0	0	—	0	0	—	—	—	—	—	—
HMAC	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HMEL	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
HNIC	0	0	—	0	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	0	—	—	—	—
HNOT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	0	0	0	0	—	—	0	—	0	—	0
HPAS	0	0	0	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0
HSAL	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
HSCU	0	0	—	—	0	—	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

HSEX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	0	-	-	-	0	0	-	
HSTE	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ICH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
ICL	5	6	4	2	3	2	2	2	9	3	4	3	5	7	4	2	2	3	4	3	6	2	3
JNIG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	
KANA	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	
KELE	0	0	-	-	0	-	-	-	0	0	0	-	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	
LARG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
LGUT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	
LINE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	
MAA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MBAI	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	0	-	0	-	-	
MDEN	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0	0	
MDOR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MLEI	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
MLEN	0	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	
MONI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MOP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
MoS	2	3	1	2	1	1	1	1	2	-	1	1	1	1	1	1	-	-	1	2	1	1	
OMEL	0	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
OSTE	3	4	-	0	-	3	3	-	-	-	-	0	3	5	-	0	-	-	-	-	-	-	
PAZA	3	5	-	-	-	3	-	-	0	0	-	-	3	5	0	-	-	-	0	-	-	-	
PCS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
PFUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	0	-	-	-	-	-	
PLP	10	16	2	8	5	2	3	2	3	2	2	3	10	13	3	3	2	3	3	8	9	3	3
PNAU	0	0	-	-	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
PPUN	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	
PVIO	0	0	-	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

PZON	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	13	-	-	8	-	8	8	-	-	-	
QTG	0	-	-	-	-	-	-	0	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-	-	0	0	-	
RBIC	0	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SACA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
SCRU	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	6	10	-	-	-	-	0	0	-	-	-	
SFLA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
SGHO	0	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	
SLOB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	
SMFH	18	22	0	0	4	5	4	9	18	4	0	5	18	29	9	-	12	-	9	4	18	5	4
SMYS	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	2	-	1	
SPS	0	0	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
SPSI	1	1	-	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1
SREC	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SRUB	0	-	-	-	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SVER	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TLUC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TPAC	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	
TRHO	0	0	-	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
UHAL	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
WrM	10	14	3	4	2	4	5	4	11	3	5	4	8	13	4	4	4	4	5	6	6	2	3
WrS	9	13	3	4	4	4	5	4	8	3	4	3	5	8	4	3	3	4	4	4	5	3	3
ZOP	65	91	29	23	38	40	39	38	100	42	40	31	67	100	39	23	33	21	31	37	100	37	45

Anexo 8. Valores de poder de cada nodo que conforma la red trófica por periodo, por temporada y por mes. En negro el mes de colecta más cercano al evento de mortandad de *D. mexicanum*.

Clave	AM										*	DM									
	T1AM					T2AM					AG09	T1DM					T2DM				
	MZ06	MY06	JN06	SP06	OC06	NV06	DC06	EN07				SP09	OC09	NV09	EN10	MZ10	MY10	DC09	JN10		
ADEC	10	10	-	10	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
AHIS	1030	1030	-	-	-	-	1030	1030	1030	1030	1030	-	-	-	-	-	-	-	-		
AIMM	347	347	-	-	-	347	-	-	-	-	-	347	347	-	-	347	-	-	-		
AMEL	1931	1931	-	-	1931	-	1931	1931	1931	1931	-	-	-	-	-	1245	1245	1245	1245		
ANAR	14	14	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
ANIG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-		
ARET	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	558	558	-	-	-	558	558	558		
ASCR	1116	1116	-	-	-	-	1116	-	1116	1116	1116	-	-	-	1116	-	-	-	-		
ATRO	1471	-	-	-	-	-	-	-	1471	-	1471	-	1471	1471	1471	1471	1471	-	-		
AXAN	1115	-	-	-	-	-	-	-	1115	-	1115	-	1115	1115	1115	1115	-	-	-		
BDIP	695	695	695	695	695	695	695	695	695	695	695	-	9	9	9	9	9	9	9		
BPOL	695	695	-	695	-	695	695	-	695	695	-	9	-	-	-	-	-	-	-		
BVV	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4		
CATR	557	557	557	-	557	557	557	-	557	557	557	-	557	557	-	-	557	557	557		
CCAB	4901	-	-	-	-	-	-	-	4302	-	4089	3776	4897	4882	3776	-	-	-	4340	4325	
CCD	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902		
CCR	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	-	-	902	-	902		
CCS	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902		
CHUM	2232	2232	-	2232	2232	2232	2232	2232	2232	2232	2232	-	2232	2232	2232	2232	-	-	2232		
CLM	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
CnA	902	-	-	-	-	-	-	-	902	-	902	902	902	902	-	-	902	902	902		
CnH	902	902	-	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902	902		

COXY	349	349	-	-	-	-	349	349	349	349	-	-	349	349	-	-	349	-	349	349	349	-	349	
CPAN	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	-	11	11	11	11	11	11	-
CPUN	565	565	-	565	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CRIV	354	354	-	-	354	-	-	347	-	-	-	-	347	347	347	-	-	-	347	-	-	-	-	-
CrM	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
CrP	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CrS	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
CUP	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557
DHOL	1390	1390	1383	1390	1390	1383	1383	1383	1383	1383	-	-	1056	-	-	-	-	-	-	-	-	1041	697	1041
Dmex	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	1114	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DTT	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
EAB	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
ELAB	1565	1565	-	88	1004	1514	985	65	957	957	957	88	1561	1538	88	88	624	980	980	980	1004	980	983	983
EPO	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117	1117
FCOM	351	351	-	-	345	351	347	345	-	-	-	-	351	351	-	-	-	-	-	345	345	345	345	345
FIP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GAS	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
HCHI	11	11	11	-	-	11	-	11	-	-	-	-	11	11	11	-	-	-	-	-	11	11	-	-
HDIS	12	12	-	-	-	-	12	-	12	-	12	12	12	12	-	-	12	12	12	12	12	12	12	12
HFLA	558	-	-	-	-	-	-	-	558	558	-	-	558	558	-	558	558	-	-	-	-	-	-	-
HMAC	5	5	5	5	-	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
HMEL	14	14	-	-	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HNIC	699	699	-	699	-	-	699	699	699	699	699	699	699	699	699	699	-	-	699	-	-	-	-	-
HNOT	699	699	699	699	699	699	699	699	699	699	-	-	699	699	699	699	-	-	699	-	699	-	699	699
HPAS	560	560	560	-	-	560	560	560	560	560	560	560	1670	1670	-	560	1670	560	1670	1670	560	560	560	560
HSAL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	556	556	556	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HSCU	18	18	-	-	18	-	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
HSEX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	18	18	-	18	-	-	-	18	18	-	-
HSTE	577	-	-	-	-	-	-	-	577	577	577	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ICH	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ICL	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557
JNIG	563	563	563	563	563	563	563	563	563	—	563	563	563	563	563	563	—	—	563	563	563	563	563
KANA	901	901	—	—	901	—	—	—	—	—	—	901	901	901	901	—	—	—	—	—	—	—	—
KELE	901	901	—	—	901	—	—	—	901	901	901	—	901	901	901	—	—	—	—	—	—	—	—
LARG	2107	1201	1197	1201	1201	1197	1197	1197	2103	1197	1252	346	1902	1252	—	346	346	1252	1252	1252	987	775	987
LGUT	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1129	1126	347	—	—	—	—	—	564	—	560
LINE	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	904	—	—	—	—	—	—	—	904	—	904
MAA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MBAI	15	15	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	15	15	15	15	—	15	—	15	—	—	—
MDEN	562	562	562	—	—	562	562	562	562	562	562	—	562	—	—	—	—	—	—	—	562	562	562
MDOR	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
MIA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MLEI	558	558	—	—	—	558	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
MLEN	5	5	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	5	5	—
MONI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MoS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1	1	—	—	1	1	1	1	1
OMEL	15	15	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
OSTE	3	3	—	3	—	3	3	—	—	—	—	3	3	3	—	3	—	—	—	—	—	—	—
PAZA	5	5	—	—	—	5	—	—	5	5	—	—	5	5	5	—	—	5	—	—	—	—	—
PCS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PFUS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	4	—	—	4	—	—	—	—	—	—
PLP	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
PNAU	706	706	—	—	—	706	—	—	706	—	706	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
PPUN	2	2	2	—	2	2	2	2	2	2	—	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	—	2
PZON	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1803	1803	—	—	1803	—	1803	1803	—	—	—
PVIO	4	4	—	—	4	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
QTG	345	—	—	—	—	—	—	—	345	—	—	345	345	345	345	—	—	—	—	—	345	345	—

RBIC	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SACA	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
SCRU	912	912	359	-	-	-	-	-	-	-	-	912	911	912	-	-	-	-	912	912	-	-	-
SFLA	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12
SGHO	3	-	-	-	-	-	-	-	3	-	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	-
SLOB	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	23	-	-	23	-	-	-	-	-	-
SMFH	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	557	-	557	-	557	557	557	557	557
SMYS	13	13	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	13	-	13
SPS	1	1	-	1	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SPSI	13	13	-	13	13	-	13	-	-	-	-	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13
SREC	17	17	-	-	-	-	17	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SRUB	559	-	-	-	-	-	-	-	559	-	559	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SVER	1387	1387	1387	1387	1387	1387	1387	1387	-	-	-	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701	701
TLUC	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811	1811
TPAC	11	11	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	11	11	-	-	-	-	-	11	-	-	-
TRHO	14	14	-	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UHAL	13	13	-	-	-	-	13	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
WrM	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
WrS	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
ZOP	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903	903