



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Efecto del huracán Dean en la
variación del ensamblaje de coral
hermatípico en áreas someras y
profundas de Banco Chinchorro,
México**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Cassandra de Alba Guzmán

Zapopan, Jalisco

Enero de 2020



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

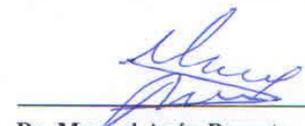
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Efecto del huracán Dean en la variación del ensamblaje de coral hermatípico en áreas someras y profundas de Banco Chinchorro, México

Por
Cassandra de Alba Guzmán

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

 _____ Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza Director de Tesis e integrante del jurado	<u>16/12/2019</u> Fecha
 _____ Dr. Leopoldo Díaz Pérez Asesor del Comité Particular e integrante del jurado	<u>16/12/2019</u> Fecha
 _____ Dra. Amayaly Becerril Espinosa Asesor del Comité Particular e integrante del jurado	<u>16/12/2019</u> Fecha
 _____ Dr. Manuel Ayón Parente Asesor del Comité Particular e integrante del jurado	<u>16/12/2019</u> Fecha
 _____ Dr. Eric Bautista Guerrero Asesor del Comité Particular e integrante del jurado	<u>16/12/2019</u> Fecha

Agradecimientos

A la Universidad de Guadalajara, por abrirme sus puertas y forjarme todos estos años.

A la maestría BIMARENA y al CONACYT (No. de beca 484750), por brindarme la oportunidad de estudiar un posgrado y apoyarme económicamente.

A Fabián, por aguantarme durante dos tesis seguidas y por toda la paciencia, tiempo y esfuerzo que dedicó a mi preparación académica.

A mis sinodales Polo, Manuel, Eric y Amayaly, por su tiempo y consejos.

A la doctora Paty y a Yuri, por todo su apoyo durante la maestría.

A Eva, Karl, Karly, Isa, Lili, Nat y Ang, por ayudarme, aconsejarme y evitar que tirara la toalla.

A mi familia, por todo su amor, apoyo y consejos.

Índice

1. Resumen.....	1
2. Abstract.....	2
3. Introducción.....	3
4. Antecedentes.....	6
5. Hipótesis.....	9
6. Objetivos.....	10
6.1 Objetivo general.....	10
6.2 Objetivos particulares.....	10
7. Materiales y métodos.....	11
7.1 Área de estudio.....	11
7.2 Muestreo y obtención de datos.....	12
7.3 Análisis de datos.....	14
7.3.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo	14
7.3.2 Comparaciones estadísticas.....	14
7.3.3 Relación del ensamblaje de corales vs. estructura del hábitat.....	16
8. Resultados.....	17
8.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo	17
8.2 Comparaciones estadísticas.....	17
8.2.1 Modelo 1: Diseño mixto espacio-temporal.....	17
8.2.2 Modelo 2: Diseño cruzado (espacio, tiempo y profundidad).....	25

8.2.3 Modelo 3: Diseño cruzado (espacio-temporal) de áreas someras.....	30
8.3 Relación del ensamblaje de corales vs. estructura del hábitat.....	34
9. Discusión.....	37
9.1 Variación espacial y batimétrica del ensamblaje de coral.....	38
9.2 Impacto del huracán Dean en Banco Chinchorro.....	39
10. Conclusiones.....	44
11. Lista de referencias.....	46
12. Apéndice.....	55
12.1 Apéndice A.....	55

Índice de cuadros y figuras

Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Banco Chinchorro, se indican las zonas (La Caldera, La Baliza y Chancay), así como los sitios muestreados en cada zona (Tomado y modificado de Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2016).....13

Figura 2. Gráficos de caja y bigotes: (A) riqueza de taxa de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (B) a nivel de zona x tiempo; (C) Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (D) a nivel de zona x tiempo; (E) Cobertura de coral vivo a nivel del tiempo y los sitios anidados en zonas. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: LC = La Caldera, LB = La Baliza, CH = Chancay, A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. En las figuras B y D las letras en mayúscula representa diferencias con base a las pruebas tiempo x zona, a través del tiempo, mientras que las letras en minúscula representan diferencias con base a las pruebas *a posteriori* tiempo x zona, a través de la zona.....22

Figura 2 (Continuación). Gráficos de caja y bigotes: (F) riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (G) a nivel de zona x tiempo; (H) Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (I) a nivel de zona x tiempo. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: LC = La Caldera, LB = La Baliza, CH = Chancay, A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. En las figuras G e I, las letras en mayúscula representa diferencias con base a las pruebas *a posteriori* zona x tiempo, a través del tiempo y las letras en minúscula representan diferencias con base a las pruebas zona x tiempo, a través de la zona.....24

Figura 3. Gráficos de caja y bigotes: (A) riqueza de taxa de coral a nivel de zonas x profundidad; (B) Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de profundidad x zona x tiempo; (C) Cobertura de coral vivo a nivel del profundidad x tiempo; (D) Cobertura de coral vivo a nivel de zonas x profundidad; (E) Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel zonas x profundidad; (F) Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a

nivel de tiempo; (G) Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de profundidad x tiempo. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. Las letras negras en mayúscula representan las pruebas *a posteriori* zona x profundidad, a través de la profundidad (A, D, E), profundidad x tiempo, a través del tiempo (C, G) y profundidad x zona x tiempo, a través del tiempo (B). Las letras en minúscula representan las pruebas *a posteriori* zona x profundidad, a través de la zona (A, D, E), profundidad x tiempo, a través de la profundidad (C, G) y profundidad x zona x tiempo, a través de la zona (B). Las letras mayúsculas de colores con paréntesis indican las pruebas *a posteriori* profundidad x zona x tiempo, a través de la profundidad para La Baliza, mientras que las letras mayúsculas de colores con asterisco representan la misma prueba, pero para Chancay (B).....28

Figura 4. Riqueza de taxa de coral a nivel zona x tiempo (A); Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de zona x tiempo (B); Cobertura de coral vivo a nivel de zona (C) y tiempo (D); Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel de zona (E) y tiempo (F); Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de zona x tiempo (G). Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. Las letras mayúsculas representan las pruebas *a posteriori* zona x tiempo, a través del tiempo y las letras minúsculas las pruebas zona x tiempo, a través de las zonas (A, B, G).....32

Figura 5. Análisis de redundancia canónica (RDA) que muestran la relación entre la composición y cobertura de taxa de coral vs. los elementos del hábitat bentónico. Análisis de los sitios anidados en zonas x tiempo (A); Profundidades x tiempo (C); Sitios de La Baliza y Chancay x tiempo (D); zonas someras x tiempo (F). Ordenamientos RDAs que muestran la relación entre la composición y cobertura de entidades morfofuncionales de coral vs. los elementos del hábitat bentónico de los sitios anidados en zonas x tiempo (B); Sitios de La Baliza y Chancay x tiempo (E); Zonas someras x tiempo (G). Códigos: ACC = alga costrosa coralina, ACA = algas calcáreas articuladas, MAC = macroalgas, ESC = escombros, SC = sustrato calcáreo, SA = sustrato arenoso, CT = complejidad topográfica,

LCC = coral hermatípico vivo, OCT = octocorales, ESP = esponjas; A07= abril 2007, O07= octubre 2007, A09= abril 2009, D09= diciembre 2009. Las especies de coral están escritas con la inicial del género y las cinco primeras letras de la especie.....36

Cuadro 1. Resultados de ANOVAs permutacionales y PERMANOVA de la variación de la estructura del ensamblaje de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral en Banco Chinchorro, México. Códigos: S = riqueza, H' = diversidad de Shannon, LCC = cobertura total de coral hermatípico vivo, CC = composición y cobertura, FV = fuente de variación, PF = Pseudo F, P = valor-P, CV = componente de variación (%), Ti = tiempo, Zo = zona, Si(Zo) = sitios anidados en zonas. Los valores-P en negritas corresponden a diferencias significativas $P \leq 0.05$20

Figura A1. Evaluación del esfuerzo de muestreo. Curvas de acumulación de especies observadas y especies estimadas con los estimadores no paramétricos ICE, Chao 2, Jackknife 1y Jackknife 2.....57

Figura A2. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basados en sitios anidados en las zonas a nivel de taxa (A) y entidades morfofuncionales(B) y PCOs de composición y cobertura de corales hermatípicos, basados en zonas x tiempo a nivel de taxa(C) y EMF (D).....58

Figura A3. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basado en zona x profundidad a nivel de taxa (A) y entidades morfofuncionales(B) y PCO sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basado en profundidad x año a nivel de taxa(C).....59

Figura A4. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de taxa de corales hermatípicos (A) y entidades morfofuncionales (B) basados en zona x tiempo de las zonas someras.....60

Cuadro A1. Datos de presencia/ausencia de las especies de coral hermatípico de Banco Chinchorro en las tres zonas estudiadas La Caldera (Cal), La Baliza (Bal) y Chancay (Chan), a través los cuatro periodos analizados abril 2007 (Abr 07), octubre 2007 (Oct 07), abril 2009 (Abr 09) y diciembre 2009 (Dic 09).....55

Cuadro A2. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Tiempo x Zona. Modelo 1.....	61
Cuadro A3. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Zona X Profundidad. Modelo 2.....	63
Cuadro A4. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa de coral con factores cruzados Tiempo x Profundidad. Modelo 2.....	64
Cuadro A5. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Tiempo x Zona. Modelo 3.....	65
Cuadro A6. Análisis SIMPER que considera el Tiempo, las Zonas y los Sitios (Zonas) a nivel de taxa. Se representa la disimilitud promedio (Dis. Prom.), la disimilitud mínima (Dis. Min.) y máxima (Dis. Max.), así como la incidencia (Inc.). Modelo 1.....	67
Cuadro A7. Análisis SIMPER que considera el Tiempo, las Zonas y los Sitios(Zonas) a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la disimilitud promedio (Dis. Prom.), la disimilitud mínima (Dis. Min.) y máxima (Dis. Max.), así como la incidencia (Inc.). Modelo 1.....	68
Cuadro A8. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 1.....	69
Cuadro A9. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 1.....	73

Cuadro A10. Análisis SIMPER que considera la zona y la profundidad a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 2.....**76**

Cuadro A11. Análisis SIMPER que considera la zona y la profundidad a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 2.....**78**

Cuadro A12. Análisis SIMPER que considera el tiempo y la profundidad a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 2.....**79**

Cuadro A13. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 3.....**82**

Cuadro A14. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 3.....**89**

1. Resumen

Banco Chinchorro es el arrecife de coral más grande de México, no obstante, su ubicación geográfica lo deja expuesto a tormentas tropicales y huracanes que afectan a los ensamblajes de coral. Por ello, el objetivo de este estudio fue analizar la variación del ensamblaje de coral hermatípico al nivel de taxa y entidades morfofuncionales de coral en tres zonas de Banco Chinchorro (La Caldera, La Baliza y Chancay) antes y después del paso del huracán Dean. Esto para evaluar si su variación es resultado de los efectos del huracán sobre los cambios en la estructura del hábitat bentónico a través del cambio de profundidad. Se analizaron 360 videotransectos. El análisis de los resultados del esfuerzo de muestreo mostró una representatividad del 94% al 100% de la riqueza esperada, con un total de 32 taxa de coral hermatípico, pertenecientes a 10 familias y 11 entidades morfofuncionales. Los resultados indicaron que existe una variación espacial importante al nivel de zonas y profundidades. El área profunda presentó una mayor riqueza de coral, cobertura de esponjas, macroalgas y complejidad topográfica, mientras que el área somera tuvo una mayor cobertura de coral vivo. El huracán Dean modificó la estructura del ensamblaje de coral a nivel de taxa y entidades morfofuncionales, y generó una pérdida importante de riqueza de taxa y entidades morfofuncionales, así como una reducción en la cobertura de coral vivo en las tres zonas estudiadas. La respuesta al impacto del huracán fue diferente entre zonas y profundidades. La Baliza presentó las mayores pérdidas de cobertura de coral vivo, riqueza y diversidad de coral sin una recuperación aparente, mientras que el área somera mostró mayores pérdidas de cobertura de coral vivo. Lo que sugiere que los daños causados por un huracán varían dentro y entre los arrecifes de una misma región, así como entre las profundidades.

2. Abstract

Banco Chinchorro is the largest coral reef in Mexico; however, its geographical location leaves it exposed to tropical storms and hurricanes that affect the coral assemblages. Therefore, the objective of this study was to analyze the variation of the hermatypic coral assemblage to the level of taxa and morphofunctional entities of corals in three zones of Banco Chinchorro (La Caldera, La Baliza and Chancay) before and after the hurricane Dean's impact, in order to evaluate if its variation is a result of the effects of the hurricane in the benthic habitat structure through the depth. A total of 360 videotransects were analyzed. The results showed that the sampling effort had a representativeness of 94% to 100% of expected richness, with a total of 32 hermatypic coral taxa, belonging to 10 families and 11 morphofunctional entities. The results indicated an important spatial variation at the level of zones and depths. The deep area presented a greater richness of coral, sponge and macroalgae coverage and topographic complexity, while the shallow area had a higher live coral cover. Hurricane Dean modified the structure of the coral assemblage at the level of taxa and morphofunctional entities, and generated a significant loss of richness of taxa and morphofunctional entities, as well as a reduction in the live coral cover in the three studied zones. The response to the impact of the hurricane was different among zones and between depths. La Baliza showed the greatest losses of live coral cover, richness and diversity of coral without an apparent recovery, while the shallow area showed more significant losses of live coral cover. These results suggested that the damage caused by a hurricane Dean varies within and between reefs of the same region, as well as between depths.

3. Introducción

Los arrecifes de coral son considerados uno de los ecosistemas más diversos y productivos del planeta, se estima que albergan a más del 30% de todas las especies marinas descritas (Reaka-Kudla 2001; Jaramillo-González y Acosta 2009). Además, proporcionan refugio y son zonas de alimentación, reproducción y crianza de un gran número de especies (Rodríguez y Villamizar 2000; Ardisson *et al.* 2011). Asimismo, este tipo de arrecife brinda servicios ecosistémicos que favorece la economía mundial y el bienestar social por medio de la pesca, actividades de recreación, turismo, compuestos bioactivos para medicinas, también reducen la erosión en la costa generada por las olas y por el oleaje de tormenta durante los huracanes, entre otros (Cesar *et al.* 2003; Veron *et al.* 2009).

Los corales hermatípicos son los principales bio-constructores de los ecosistemas arrecifales (Rodríguez 2014). Su esqueleto calcáreo les permite generar diversas estructuras que aumentan la heterogeneidad espacial y la complejidad topográfica del arrecife (Espinoza y Salas 2005). Asimismo, construyen hábitats para otros organismos, lo que determina directamente su abundancia y diversidad ecológica (Almany 2004; Wild *et al.* 2011).

Los beneficios que ofrecen los corales están en función de su cobertura y diversidad (Jiménez 2001). Por ejemplo, se ha visto una relación fuerte entre la cobertura de coral vivo y la riqueza de peces (Jones 2004), donde los corales del género *Orbicella*, debido a su estructura y talla, desempeñan un papel importante y aportan los porcentajes más altos de cobertura de coral (Ferreret *al.* 2016). Igualmente, se ha observado una correlación entre la riqueza de especies de coral y peces (Arias-González *et al.* 2011). La riqueza de especies asociada, además de ser más alta en sitios con una mayor riqueza de especies de coral es más alta en sitios dominados por entidades morfofuncionales como corales ramosos y submasivos (Alvarez-Filip 2011a).

La variación en la cobertura y ensamblaje de corales está dada principalmente por las condiciones ambientales predominantes, el grado de exposición al oleaje, la profundidad, la geomorfología y la estructura del hábitat bentónico (Díaz-Pulido *et al.* 2004; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González 2015). Sin embargo, en las últimas décadas la cobertura de coral ha disminuido de manera considerable (Gardner *et al.* 2005), debido a una gran variedad de perturbaciones causadas por factores naturales como tormentas,

huracanes, competencia, depredación, bioerosión, fenómeno ENSO, mortalidad de organismos, blanqueamiento y enfermedades (Miller *et al.* 2009; De'ath *et al.* 2012); así como por perturbaciones humanas como la deforestación, sedimentación, contaminación, sobrepesca, turismo, entre otros (Mora *et al.* 2006). Esto ha alterado las condiciones necesarias para el desarrollo y mantenimiento de estos ecosistemas, y es por ello, que el estudio de la resistencia de los ecosistemas y su nivel de respuesta ante perturbaciones se ha convertido en una preocupación primordial (Edmunds *et al.* 2019a).

Entre los agentes de perturbación más importantes de los arrecifes del Caribe, se encuentran los huracanes por la frecuencia con la que se presentan (INE-SEMARNAT 2000) y las lesiones que provocan en los corales, debido a la fuerza hidrodinámica y la abrasión del sedimento resuspendido (Ostrander *et al.* 2000). Además, este tipo de meteoros favorecen el incremento de escorrentías que pueden transportar al océano sedimento terrígeno, nutrientes y bacterias (Rogers 1993; Lesser y Jarett 2014). El aumento de sólidos suspendidos cubre el tejido de los corales y disminuye la entrada de luz en la columna de agua, lo cual compromete su supervivencia (Cooper *et al.* 2007; Hernández *et al.* 2008). Por otro lado, el aumento de nutrimentos incrementa la cobertura de macroalgas carnosas que compiten con ellos por espacio, luz y nutrimentos (Nugues *et al.* 2006; Sweet *et al.* 2013). Además, se ha visto que las macroalgas resisten mejor a los huracanes que los corales, como es el caso de algunas especies de *Halimeda* que se caracterizan por presentar un sistema rizoidal y morfología compacta, lo que le confiere cierta ventaja para resistir oleaje intenso, además de que sobreviven a la abrasión del sedimento en áreas con gran energía (González-Solis *et al.* 2018). Por otro lado, las macroalgas tienen la capacidad de colonizar hábitats crípticos, como grietas o fisuras que les brinda ventaja sobre los corales (González-Solis *et al.* 2018)

En los últimos años se ha observado un cambio de fase de la dominancia de corales por la de macroalgas carnosas (Hughes *et al.* 2005), donde existe también una disminución importante de corales submasivos que son sustituidos por especies de coral de rápido crecimiento que no aportan mucha cobertura y complejidad topográfica, como es el caso de *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Agaricia* spp. y *Siderastrea* spp. (Steneck *et al.* 2019). El incremento en la pérdida de cobertura de coral vivo, riqueza de especies y complejidad topográfica (provista en gran parte por la heterogeneidad de grupos morfofuncionales)

genera una pérdida en los servicios ecosistémicos que brindan estos arrecifes (Selig y Bruno 2010). Dada esta problemática, se consideran prioritarios aquellos estudios que ayuden a comprender los factores que influyen en la pérdida de riqueza y cobertura de coral en México y el mundo.

Banco Chinchorro es el arrecife de coral más grande e importante de México, se han reportado un total de 1,030 especies, de las cuales 58% corresponden a fauna marina (Hernández *et al.* 2008). Asimismo, es una de las áreas pesqueras más significativas para la explotación del caracol rosado (*Lobatus gigas*), la langosta espinosa (*Panulirus argus*) y múltiples especies de peces (e.g. *Serranidae*, *Lutjanidae*, *Haemulidae*). Así mismo, existen actividades importantes de turismo que benefician a diferentes poblaciones humanas que viven en la costa sur del Caribe mexicano. Además, Banco Chinchorro se considera un área clave para la conservación de los corales *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis*, especies sujetas a protección especial por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (Vega-Zepeda *et al.* 2007). No obstante, su ubicación geográfica lo deja expuesto a tormentas tropicales y huracanes (INE-SEMARNAT, 2000), como el huracán Dean con categoría cinco que pasó justo por Banco Chinchorro el día 21 de agosto de 2007, con vientos de 280 km/h, provocando, daños severos en la infraestructura urbana y biodiversidad de la zona.

En este sentido, este trabajo evaluó la variación espacio-temporal del ensamblaje de coral hermatípico a nivel de taxa y grupos morfofuncionales en Banco Chinchorro, antes y después del paso del huracán Dean (cuatro periodos de muestreo) en tres zonas (La Caldera, La Baliza y Chancay), para comprender si esta variación es resultado de los efectos del huracán y por el cambio en la estructura del hábitat arrecifal bentónico. Se considera que este tipo de estudios son importantes porque la respuesta de los corales no es la misma y los niveles de tolerancia difieren según la especie, además de que los efectos de un disturbio varían según la escala espacial, la posición en el arrecife y la ubicación regional (Cornell y Karlson 2000; Glynn *et al.* 2009). La información que se generó en este trabajo abonará al conocimiento que se tiene sobre esta área natural protegida y ayudará a entender mejor su estado actual, con el fin de ayudar a la toma de decisiones para evitar su degradación y mantener los servicios ambientales que provee.

4. Antecedentes

En los últimos años se han realizado diversos estudios sobre la cobertura y diversidad de corales hermatípicos y del bentos en el Mar Caribe. Por ejemplo, la cobertura de macroalgas se ha considerado clave para la diversidad de corales, en un estudio con seis especies de coral, se observó que *Agaricia agaricites*, a diferencia del resto, sufría una mayor mortalidad tisular cuando se exponía a las macroalgas, pudiendo este tipo de algas formar un papel importante en la estructuración de los ecosistemas de coral al reducir la abundancia de especies de coral menos competitivas (Nugues *et al.* 2006).

La dominancia de una u otra especie de coral, se ha relacionado también con la profundidad. En este sentido, Kramer (2003) en un estudio realizado en el Mar Caribe y otras regiones del Atlántico occidental, encontró que en sitios poco profundos (≤ 5 m), los arrecifes estaban dominados por *A. palmata* donde un gran porcentaje era coral muerto, mientras que en los arrecifes profundos (> 5 m) casi siempre estaba dominado por coral de la especie *Orbicella annularis*. La riqueza de especies de coral a lo largo de gradientes de profundidad tiende a seguir los patrones de una curva unimodal que alcanza su punto máximo a profundidades intermedias, debido a que los corales de aguas poco profundas están más expuestos a perturbaciones y porque son pocos los corales que pueden tolerar niveles bajos de luz en aguas profundas (Cornell y Karlson 2000). Esto concuerda con Bongaerts *et al.* (2010) de que los arrecifes profundos (> 30 m) pueden escapar de los efectos directos de las olas inducidas por tormentas y los eventos de blanqueamiento, siendo estas dos perturbaciones otro factor que se relaciona con la abundancia y riqueza de corales. No obstante, existe la teoría que los arrecifes profundos pueden ser más susceptibles a cubrirse por capas gruesas de sedimento proveniente de zonas someras (Rocha *et al.* 2018).

Gardner *et al.* (2005) mencionaron que en 177 sitios del Caribe que fueron impactados por huracanes entre 1980 y 2001, la cobertura de coral se redujo un 17% en promedio al año siguiente del impacto. Por otro lado, también se menciona que el huracán Omar dio lugar a una disminución del 22% en la cobertura de coral en el Caribe (Steneck *et al.* 2019). Se ha visto también que la respuesta de cada especie de coral es diferente ante estos meteoros. Por ejemplo, un total de cinco huracanes pasaron por Cuba entre los años 2001 y 2007, generaron una reducción de coral de hasta el 21% y un remplazo de la

dominancia de *A. palmata* por *P. astreoides* y *Acropora prolifera*, mientras que en otros sitios el remplazo fue de *O. annularis*, *Pseudodiploria strigosa* y *A. agaricites* por *P. astreoides* y *Siderastrea siderea* (Alcolado *et al.* 2009). Las comunidades de coral en la costa sur de Saint John también han cambiado gracias a los huracanes, experimentando una disminución de corales de gran tamaño como *Orbicella* spp. y *Pseudodiploria* spp. y un incremento de corales como *P. astreoides*, *P. porites* y *Agaricia* spp. (Edmunds *et al.* 2019b). De hecho, se ha visto que *S. siderea*, *A. agaricites* y *P. astreoides* son especie muy resistente a disturbios y factores de estrés, por lo que es lógico encontrarlas dominando el arrecife después de alguna catástrofe (Ferrer *et al.* 2016). Igualmente, otras investigaciones concluyen que la especie más afectada por huracanes es *A. palmata* que debido a su morfología es fácilmente fragmentada por la fuerza del agua y la supervivencia de estos fragmentos se ve comprometida por la disposición de sustrato (Lirman 2000). Además, los huracanes incrementan las escorrentías, transportando al océano una gran cantidad de sedimento terrígeno (Soto *et al.* 2009), mismo que afecta en mayor grado a algunas especies de coral. Por ejemplo, la cobertura de *O. annularis* disminuye rápidamente en agua con un contenido alto de sedimentos a diferencia de las especies *S. siderea* y *P. astreoides* que no son tan afectadas (Torres y Morelock 2002).

En el área de la costa de Quintana Roo se han observado patrones diferentes de recolonización después del paso de un evento meteorológico como fue el caso de los huracanes Mitch en 1998 y Dean en 2007 (González-Solis *et al.* 2018). En cambio, en Banco Chinchorro, la estructura y diversidad de la comunidad bentónica antes y después del paso del huracán Dean, se ha estudiado previamente por Hernández *et al.* (2008), quienes no muestran el cambio en el ensamblaje de corales hermatípicos, pero si el cambio en las coberturas de los grandes grupos morfofuncionales bentónicos y tipos de sustrato, indicando, que dos meses después del huracán, en el sitio de La Caldera el porcentaje de coral hermatípico incremento un 8%, la arena 16%, el escombros se mantuvo igual y disminuyeron las algas 12%, los corales blandos y el pavimento calcáreo 9%; en la Baliza hubo una disminución de 8% algas, 16% coral hermatípico, 28% arena, 8% pasto e incremento el pavimento calcáreo 34%, 19% escombros y 7% esponjas; Pero Chancay mostró un incremento de 4% en algas, 1% de corales hermatípicos, 5% de esponjas y disminuyó un 4% en corales blandos, 5% de pavimento calcáreo y 7% en arena. Además,

La Caldera presentó un 7% de la cobertura de coral con sedimento limoso sobre las colonias, mientras que en la Baliza sólo fue del 1%.

5. Hipótesis

El ensamblaje de coral hermatípico a nivel de taxa y entidades morfofuncionales presenta una variación significativa en composición, riqueza, cobertura y diversidad en Banco Chinchorro durante el tiempo de estudio (2007-2009), debido a los efectos del huracán Dean que modificó la estructura del hábitat bentónico, así como por el cambio en la profundidad.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

Analizar la variación del ensamblaje de coral hermatípico al nivel de taxa y entidades morfofuncionales de coral en tres zonas de Banco Chinchorro a lo largo de cuatro periodos de muestreo, con el fin de evaluar si esta variación es resultado de los efectos del huracán Dean sobre los cambios en la estructura del hábitat bentónico a través de la profundidad.

6.2 Objetivos particulares

- Analizar y comparar la variación de riqueza, diversidad, cobertura y la composición de taxa y entidades morfofuncionales de coral hermatípico entre sitios de muestreo, profundidades y periodos de muestreo.
- Identificar los taxa y entidades morfofuncionales que favorecen las disimilitudes de la variación espacio-temporal entre sitios y profundidades a través de los periodos analizados.
- Evaluar la relación entre el ensamblaje de taxa y entidades morfofuncionales de coral hermatípico, con base en diseños experimentales que consideren los efectos del huracán Dean y el cambio en la estructura del hábitat.

7. Materiales y métodos

7.1 Área de estudio

El área de estudio corresponde al arrecife de Banco Chinchorro, que es una plataforma tipo atolón de forma oval con 48 km de largo por 18 km de ancho, con una superficie total de más de 700 km² (Figura 1) (Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres 1998; Vega-Zepeda *et al.* 2007). Se localiza en las coordenadas geográficas: 18°48'44.24"N, 87°28'28.27"O; 18°48'46.03"N, 87°12'01.85"O; 18°21'39.10"N, 87°11'59.95"O; 18°21'37.36"N, 87°28'23.77"O (INE-SEMARNAT, 2000), a 30.8 km de la costa de Quintana Roo, México, separado por un canal de 1,000 metros de profundidad. Este sistema cuenta con formaciones de arrecifes, lagunas y tres cayos: Cayo Lobos, Cayo Centro y Cayo Norte (Cala *et al.* 2013). Su laguna está rodeada por una barrera de coral de forma elíptica irregular de 115 km de perímetro (Villegas-Sánchez *et al.* 2015). La profundidad del banco disminuye de sur a norte al igual que la cobertura de coral, observándose numerosos parches arrecifales y cordilleras coralinas (*i.e.*, sistemas de macizos y canales) en la mitad sur. En la mitad Norte no se encuentran cordilleras y los parches de coral se ubican principalmente al centro de la laguna (INE-SEMARNAT 2000).

Las condiciones atmosféricas y dinámica del ambiente marino del sitio están determinadas por las corrientes oceánicas y costeras del Caribe, así como por los fenómenos meteorológicos de la región y el Atlántico tropical del Este. Los suelos de esta zona están formados por roca caliza sedimentaria que es muy susceptible a la erosión hídrica (INE-SEMARNAT 2000). Las mareas son de tipo mixto semidiurno con dos pleamares y dos bajamares de diferente amplitud, ~15 a 35 cm en 24 horas, la temperatura superficial del agua varía de 27°C a 29°C, el oxígeno disuelto de 5.9 ml/l a 6.8 ml/l y en la laguna arrecifal se ha registrado de hasta 8.25 ml/l, la salinidad varía de 36.6% a 36.9%. Los fosfatos alcanzan valores de 0.025 mg/l, los nitratos de 43.05 mg at/l y la clorofila varía de 289.96 a 477.82 mg/m² (INE- SEMARNAT 2000). La precipitación promedio anual rebasa los 1,450 mm, siendo marzo el más seco con 16.1 mm y septiembre el más húmedo con 233.3 mm. Además, este arrecife está expuesto a meteoros atmosféricos como tormentas tropicales y huracanes que suelen aparecer entre junio y noviembre (INE-SEMARNAT 2000).

De las tres zonas seleccionadas en Banco Chinchorro, La Caldera se caracteriza por ser una zona somera con una menor cantidad de parches coralinos, dominados por especies de coral submasivo del género *Orbicella* y con actividad pesquera. En el extremo sur, el sitio de Chancay es parte de la zona núcleo de la reserva de la biosfera, donde existen cordilleras coralinas de *Agaricia tenuifolia*, numerosos parches de coral y arrecifes someros y profundos, sin actividades de pesca y ecoturismo. Por último, en la región centro-occidente de Banco Chinchorro se muestreo el sitio de La Baliza, que presenta arrecifes someros y profundos, pero con actividades de pesca y ecoturismo.

7.2 Muestreo y obtención de datos

Los datos que se utilizaron en este trabajo fueron recolectados en muestreos realizados de 2007 a 2009 por personal de World Wildlife Found (WWF), la Comisión Nacional de áreas Naturales Protegidas (CONANP) y la Universidad de Guadalajara (U. de G.). Se eligieron tres zonas de muestreo con diferente desarrollo arrecifal y profundidad: La Caldera ubicada en el extremo norte, La Baliza en la región centro-occidente y Chancay localizado en el extremo sur.

El diseño de muestreo fue del tipo jerárquico y balanceado con una escala temporal de cuatro tiempos de muestreo (abril 2007, octubre 2007, abril 2009 y diciembre 2009) y dos escalas espaciales (e.i., Zonas y Sitio de muestreo). En campo se filmaron un total de 360 videotransectos (50 x ~0.6 m) a 0.4 m del fondo (Arias-González *et al.* 2008). El esfuerzo de muestreo correspondió a cinco videotransectos por sitio, seis sitios de muestreo por zona y un esfuerzo total de muestreo de 30 videotransectos para cada zona por tiempo de muestreo. La profundidad se midió con computadora de buceo y la complejidad topografía de cada transecto con una cadena de 10 metros (Aronson *et al.* 1994).

Cada videotransecto se revisó en un monitor de alta resolución, donde se analizó de manera sistemática aleatoria con 40 cuadros de video y 50 puntos (2,000 por videotransecto), para estimar la riqueza y cobertura de corales hermatípicos y los elementos del bentos (macroalgas, esponjas, hidrocorales, pavimento calcáreo, etc.) (Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2011). La clasificación de los grupos morfofuncionales de coral (semiesférico, submasivo, incrustante, ramoso, cerebriforme, etc.) se hizo siguiendo los

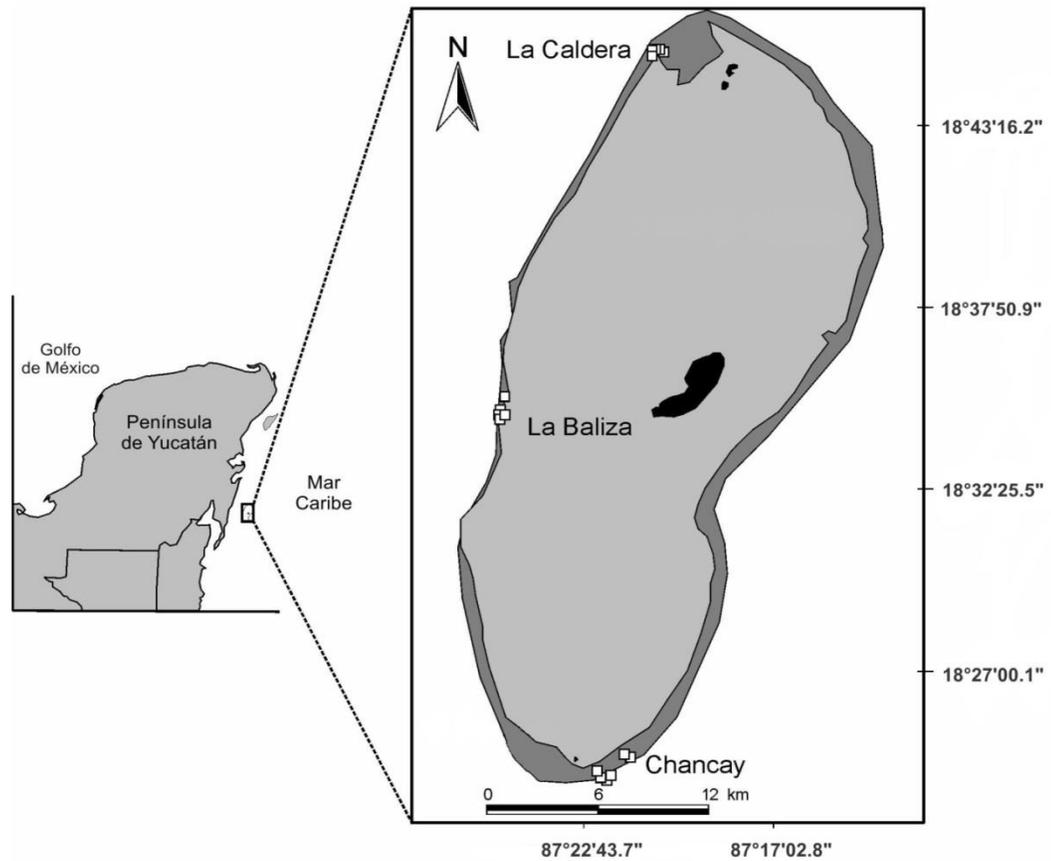


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera de Banco Chinchorro, se indican las zonas (La Caldera, La Baliza y Chancay), así como los sitios muestreados en cada zona (Tomado y modificado de Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2016).

criterios de Arias-González *et al.* (2008).

El porcentaje de cobertura se estimó de la siguiente manera:

$$\%C = \frac{a}{b} \times 100$$

donde %C es el porcentaje de cobertura, *a* es la cantidad de puntos que corresponden a cada organismo bentónico o tipo de sustrato y *b* es el número total de puntos por videotransecto.

7.3 Análisis de datos

7.3.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo se evaluó con rarefacciones basadas en muestras y con los estimadores no paramétricos ICE, así como Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2. Estos últimos consideran la rareza basada en la incidencia como son las especies únicas y duplicadas. Las curvas se realizaron con 10,000 combinaciones aleatorias en el programa EstimateS V.9 (Colwell 2009).

7.3.2 Comparaciones estadísticas

La estructura del ensamblaje de corales hermatípicos, al nivel de taxa y entidades morfofuncionales, se evaluó con la riqueza (S) y diversidad de Shannon (H'). La comparación estadística de estos atributos y de la cobertura total de coral vivo, se llevó a cabo con tres diseños experimentales.

El modelo 1 es un diseño espacio-temporal de tres vías con factores cruzados y anidados, con efectos fijos y aleatorios (modelo tipo III). Los factores considerados fueron: (i) Tiempo de muestreo (Ti) con cuatro niveles (abril 2007, octubre 2007, abril 2009 y diciembre 2009) y efecto fijo; (ii) Zonas (Zo) con tres niveles (La Caldera, La Baliza y Chancay) y efecto fijo; (iii) Sitios (Si) con 18 niveles (seis sitios por zona) y efecto aleatorio.

El modelo utilizado fue:

$$Y = \mu + T_i + Z_{O_j} + S_{i_k}(Z_{O_j}) + T_i \times Z_{O_j} + T_i \times S_{i_k}(Z_{O_j}) + \epsilon_{ijk} \quad (1)$$

donde Y es la variable predictiva, μ es la media y ϵ_{ijk} es el error acumulado.

El modelo 2 consideró el espacio, tiempo y profundidad, el cual es un modelo de tres vías con factores cruzados y efecto fijo (modelo tipo I). Los factores considerados fueron: (i) Tiempo de muestreo (T_i) con cuatro niveles (abril 2007, octubre 2007, abril 2009 y diciembre 2009); (ii) Zonas (Z_o) con dos niveles (La Baliza y Chancay); (iii) Profundidad con dos niveles [somero (≤ 13 m) y profundo (>13 m)].

El modelo utilizado fue:

$$Y = \mu + T_i + Z_{O_j} + Pr_k + T_i \times Z_{O_j} + T_i \times Pr_k + Z_{O_j} \times Pr_k + T_i \times Z_{O_j} \times Pr_k + \epsilon_{ijk} \quad (2)$$

donde Y es la variable predictiva, μ es la media y ϵ_{ijk} es el error acumulado

El modelo 3 es un diseño espacio-temporal del área somera (≤ 13) de dos vías con factores cruzados y efecto fijo (modelo tipo I). Los factores considerados fueron: (i) Tiempo de muestreo (T_i) con cuatro niveles (abril 2007, octubre 2007, abril 2009 y diciembre 2009); (ii) Zonas (Z_o) con tres niveles (La Caldera, La Baliza y Chancay).

El modelo utilizado es:

$$Y = \mu + T_i + Z_{O_j} + T_i \times Z_{O_j} + \epsilon_{ij} \quad (3)$$

donde Y es la variable predictiva, μ es la media y ϵ_{ij} es el error acumulado

Los tres modelos se analizaron en análisis de varianza (ANOVA) permutacionales, los cuales se hicieron con base en matrices de distancias euclidianas, siguiendo los criterios de Anderson *et al.* (2008).

El cambio en la cobertura y composición de taxa y entidades morfofuncionales, a través de los sitios, años y profundidades, se comparó con análisis de varianza multidimensional basados en permutaciones (PERMANOVA). Para llevar a cabo este análisis, los datos fueron transformados previamente con una raíz cuarta, para construir posteriormente matrices de similitud de Bray-Curtis, siguiendo los diseños de los ANOVAs permutacionales mencionados en los párrafos anteriores. La significancia estadística de todos los ANOVA permutacionales y PERMANOVA se probó con 10,000 permutaciones de residuales bajo un modelo reducido, utilizando la suma de cuadrados tipo III (parcial) (Anderson *et al.* 2008).

La contribución de taxa y entidades morfofuncionales de coral se estimó con el procedimiento de porcentaje de similitud (SIMPER). Para ello los datos fueron transformados a raíz cuarta y se utilizó el coeficiente de Bray-Curtis para estimar la disimilitud promedio entre pares de grupos, además, se realizó un corte al 65% de contribución.

Por otro lado, se hicieron ordenamientos con análisis de coordenadas principales (PCO), para mostrar de manera gráfica los cambios en la composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral, entre los sitios de muestreo, las profundidades y las zonas en los periodos analizados. Para los PCO se llevó a cabo el mismo pretratamiento de los PERMANOVA. Todos los ANOVA, PERMANOVA, SIMPER y PCO se realizaron con el software PRIMER V6.1 + PERMANOVA 1.11 (Clark *et al.* 2008; Anderson *et al.* 2008).

7.3.3 Relación del ensamblaje de corales vs. estructura del hábitat

La relación entre la composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales con las variables de la estructura del bentos, se analizaron con base en ordenamientos de análisis de redundancia canónica (RDA), asumiendo un gradiente ambiental corto y una relación lineal. Las variables biológicas se transformaron a raíz cuarta y las variables ambientales se normalizaron. Para la selección de variables ambientales se consideraron aquellas con una correlación menor a 0.75 y un $VIF \leq 10$, siguiendo los criterios de Legendre y Legendre (2012). La significancia estadística se probó con base en 10,000 permutaciones en CANOCO v. 4.5 (Ter Braak y Smilauer 2002).

8. Resultados

8.1 Evaluación del esfuerzo de muestreo

En este estudio se registró un total de 32 taxa de corales hermatípicos, pertenecientes a 10 familias y 11 entidades morfofuncionales (Apéndice A, Cuadro A1). Las rarefacciones basadas en muestras evidenciaron un esfuerzo de muestreo adecuado con una representatividad del 94 al 100% con base en la riqueza esperada por los estimadores Chao 2, ICE, Jack 1 y Jack 2 (Apéndice A, Figura A1).

8.2 Comparaciones estadísticas

8.2. 1 Modelo 1: Diseño mixto espacio-temporal

La riqueza promedio y diversidad de Shannon al nivel de taxa y entidades morfofuncionales de coral mostraron una variación espacio-temporal significativa al nivel de Sitios(Zonas) y Tiempo x Zona, donde los factores relacionados a la variación espacial tuvieron valores más altos de los componentes de variación, seguidos por el factor Tiempo (Cuadro 1). La riqueza promedio de taxa y entidades morfofuncionales varió poco entre los sitios, no obstante, los sitios de La Caldera tuvieron mayores valores promedio de riqueza de taxa (Figura 2A) y entidades morfofuncionales (Figura 2F). En cambio, la diversidad de Shannon mostró una gran variación entre los sitios, pero sin un patrón claro por zona (taxa Figura 2C; entidades morfofuncionales Figura 2H). Por otro lado, las pruebas *a posteriori* del término Tiempo x Zona evidenciaron un cambio significativo antes y después del paso del huracán Dean, con una disminución importante de riqueza (taxa Figura 2B; entidades morfofuncionales Figura 2G) y diversidad (taxa Figura 2D; entidades morfofuncionales Figura 2I) de abril 2007 a octubre 2007, en particular en La Baliza. Posteriormente, en abril y diciembre 2009 existió un incremento del número de taxa y diversidad de Shannon principalmente en La Caldera y La Baliza, a excepción en la riqueza de taxa en La Baliza y en la diversidad de Shannon al nivel de taxa y entidades morfofuncionales en Chancay (taxa Figura 2B y 2D; entidades morfofuncionales Figura 2G y 2I).

La cobertura total de coral vivo mostró también una variación espacio-temporal significativa, en la escala espacial de sitio –i.e., Tiempo x Sitios (Zona)–, donde los componentes de variación fueron mayores en los factores espaciales (Zona y Sitio),

seguidos del tiempo (Cuadro 1). La mayor cobertura de coral a través de todo el tiempo analizado se estimó en los sitios de La Caldera, mientras que la menor correspondió a los sitios de La Baliza (Figura 2E). Sin embargo, la mayor variación de cobertura de coral se observó entre sitios de La Caldera y Chancay. El análisis de la variación temporal mostró una disminución considerable de la cobertura de coral vivo después del paso del huracán Dean (i.e., Octubre 2007) en la mayoría de los sitios de las tres zonas analizadas, particularmente en La Baliza y Chancay en abril y diciembre 2009 (Figura 2E).

La variación en composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral fue significativa en todos los términos del diseño experimental, especialmente en Tiempo x Sitio (Zona). La mayor explicación de la varianza del modelo correspondió a los factores que representan las escalas espaciales Sitio y Zona, seguidas del Tiempo (Cuadro 1). Los ordenamientos PCO en la escala de sitios mostraron una disimilitud clara entre zonas, en especial a nivel taxa y para la zona de Chancay (Apéndice A, A2[A]). Sin embargo, el PCO de las entidades morfofuncionales evidenció que los sitios de Chancay mostraron un traslape con los sitios de las demás zonas (Apéndice A, Figura A2[B]). Los resultados del SIMPER encontraron que la disimilitud de taxa y entidades morfofuncionales entre los sitios de cada zona osciló entre 16.2 y 72.2, donde *Orbicella faveolata*, *P. strigosa*, *Montastrea cavernosa*, *Siderastrea* spp., *O. annularis*, *P. astreoides* y *Porites furcata*, así como los corales cerebriformes, semiesféricos, submasivos y digitiformes generaron las principales disimilitudes entre los sitios de las tres zonas (Apéndice A, Cuadro A6 y A7). De manera particular, las especies *Diploria laberintiforme* y *P. porites* contribuyeron de forma considerable a la disimilitud entre los sitios de La Caldera, mientras que *A. agaricites* favoreció las diferencias en La Baliza y *A. tenuifolia* en Chancay (Apéndice A, Cuadro A6).

Los resultados del PERMANOVA y del ordenamiento del PCO, correspondientes al termino Tiempo x Zona a nivel de taxa y entidades morfofuncionales, mostraron el mayor impacto del huracán Dean sobre la variación de la composición y cobertura de las especies de coral en las zonas analizadas en Banco Chinchorro. En La Caldera, el mayor cambio se encontró en octubre 2007 (fecha posterior al paso de este huracán), el cual fue estadísticamente diferente al resto de los periodos muestreados (Apéndice A, Figura A2[C] y A2[D], Cuadro A2). La Baliza presentó la mayor perturbación por parte del huracán

Dean, debido a que todos los periodos posteriores al paso de este meteoro mostraron diferencias estadísticas con abril 2007 (Apéndice A, Figura A2[C] y A2[D], Cuadro A2). En cambio, Chancay no tuvo un cambio temporal significativo en el ensamblaje de corales relacionado con el huracán Dean (Apéndice A, Figura A2[C] y A2[D], Cuadro A2). Los resultados del SIMPER evidenciaron que *P. furcata* y los corales digitiformes generaron las mayores disimilitudes temporales en La Caldera y La Baliza (Apéndice A, Cuadro A8 y A9). De manera particular, *A. tenuifolia* y *M. cavernosa*, así como de corales foliosos y semiesféricos, presentaron una disminución importante en cobertura en La Caldera en octubre 2007 (Apéndice A, Cuadro A8 y A9). Por otro lado, *P. strigosa*, *Colpophyllia natans* y *Diploria labyrinthiformis*, que son corales cerebriiformes, presentaron coberturas más altas en La Baliza en abril 2007, lo que generó una mayor disimilitud con los demás tiempos analizados en esta zona (Apéndice A, Cuadro A8 y A9).

Cuadro 1. Resultados de ANOVAs permutacionales y PERMANOVA de la variación de la estructura del ensamblaje de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral en Banco Chinchorro, México. Códigos: S = riqueza, H' = diversidad de Shannon, LCC = cobertura total de coral hermatípico vivo, CC = composición y cobertura, FV = fuente de variación, PF = Pseudo F, P = valor-P, CV = componente de variación (%), Ti = tiempo, Zo = zona, Si(Zo) = sitios anidados en zonas. Los valores-P en negritas corresponden a diferencias significativas $P < 0.05$.

FV	ANOVA									PERMANOVA											
	S (Taxa)			H' (Taxa)			LCC			S (EMF)			H' (EMF)			CC (Taxa)			CC (EMF)		
	PF	P	CV	PF	P	CV	PF	P	CV	PF	P	CV	PF	P	CV	PF	P	CV	PF	P	CV
<u>Modelo 1</u>																					
Ti	19.17	0.0001	16.2	9.15	0.0001	14.8	7.38	0.0002	9.7	20.90	0.0001	16.9	7.61	0.0003	12.5	4.15	0.0001	7.2	4.84	0.0001	7.9
Zo	13.61	0.001	21.9	0.17	0.8432	0.0	12.88	0.0017	30.3	8.10	0.0057	19.3	4.15	0.0401	11.3	9.61	0.0001	23.6	5.73	0.0005	19.2
Si(Zo)	3.65	0.0001	12.8	4.67	0.0001	18.2	11.62	0.0001	20.6	4.29	0.0001	15.5	3.06	0.0002	12.8	6.44	0.0001	18.1	8.02	0.0001	20.2
TixZo	3.63	0.0043	10.7	3.20	0.0104	13.3	1.03	0.4143	1.1	3.36	0.007	10.1	3.33	0.0075	12.8	2.55	0.0001	8.8	3.28	0.0001	10.6
TixSi(Zo)	1.04	0.4161	35.3	1.35	0.078	11.2	1.65	0.0084	10.2	0.88	0.6861	0.0	1.34	0.0826	10.4	1.24	0.0099	7.6	1.27	0.0277	7.9
Residuales			3.2			42.5			28.1			38.3			40.3			34.7			34.1
<u>Modelo 2</u>																					
Ti	8.29	0.0001	15.2	7.20	0.0003	10.2	6.05	0.001	8.4	9.53	0.0001	15.7	7.79	0.0001	13.4	2.77	0.0002	5.8	3.60	0.0003	6.8
Zo	0.07	0.7901	0.0	0.11	0.7449	0.0	62.21	0.0001	21.2	11.32	0.0003	12.5	2.47	0.1205	4.5	46.75	0.0001	21.4	21.05	0.0001	13.7
Pr	2.59	0.1128	5.1	14.52	0.0002	10.9	31.73	0.0001	15.0	6.61	0.0109	9.2	2.41	0.1269	4.4	20.18	0.0001	13.9	21.72	0.0001	13.9
TixZo	3.27	0.0234	12.0	7.14	0.0007	14.3	0.98	0.4055	0.0	1.52	0.2102	5.5	5.43	0.0016	15.3	1.74	0.0262	5.3	2.74	0.0013	7.9
TixPr	1.88	0.1333	7.4	5.23	0.0011	11.9	4.10	0.0085	9.3	1.54	0.2014	5.6	3.41	0.0176	11.3	1.88	0.0113	5.8	1.59	0.1104	4.6

ZoxPr	5.50	0.0196	12.2	9.26	0.0029	12.0	13.63	0.0006	13.6	7.75	0.0055	14.3	1.43	0.2341	3.5	16.11	0.0001	17.4	20.11	0.0001	18.9
TixZoxPr	1.57	0.1874	8.5	3.12	0.0238	11.9	1.74	0.1587	6.4	0.93	0.4266	0.0	2.29	0.0761	11.7	0.90	0.5915	0.0	1.38	0.1923	5.2
Residuales			39.6			28.7			26.1			37.2			35.8			30.4			29.2
<u>Modelo 3</u>																					
Ti	15.72	0.0001	21.0	14.79	0.0001	23.8	8.20	0.0001	18.1	14.90	0.0001	23.7	10.29	0.0001	21.2	3.894	0.0001	10.3	5.29	0.0001	12.5
Zo	44.3	0.0001	30.2	5.51	0.0047	11.4	44.30	0.0001	37.1	21.13	0.0001	23.9	5.38	0.0057	12.2	54.5	0.0001	37.2	42.74	0.0001	32.7
TixZo	2.795	0.0117	12.2	5.31	0.0001	22.0	0.57	0.7534	0.0	1.89	0.0832	9.9	4.31	0.0003	20.9	2.409	0.0001	11.9	3.10	0.0001	14.5
Residuales			36.6			42.8			44.8			42.4			45.7			40.5			40.3

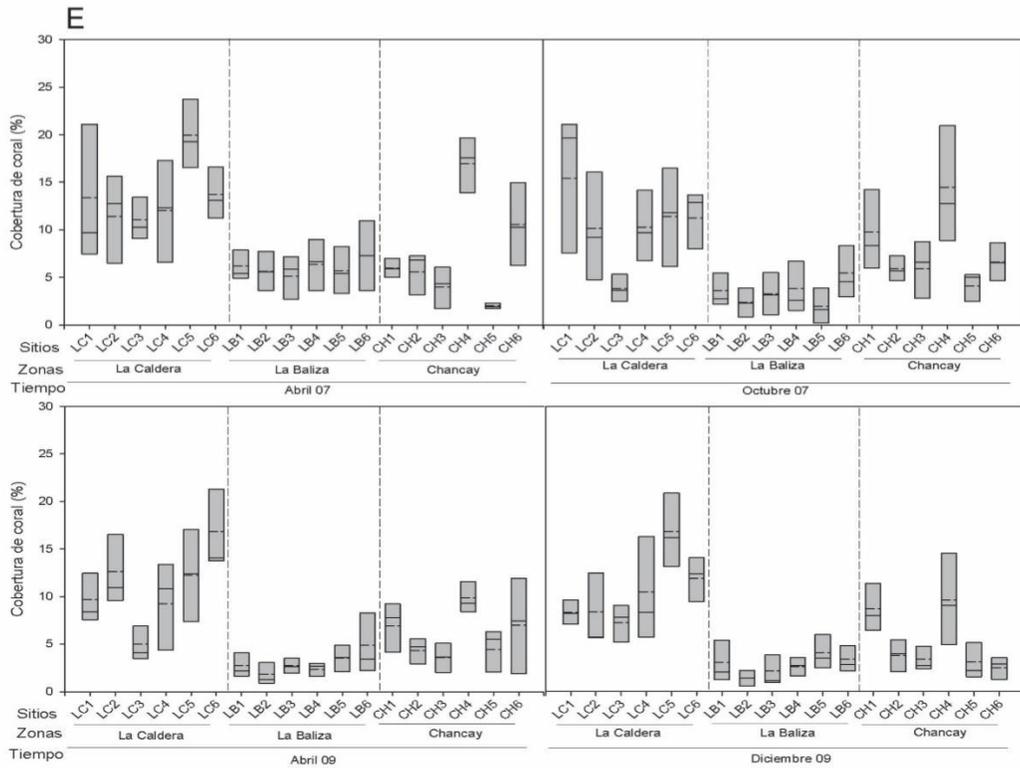
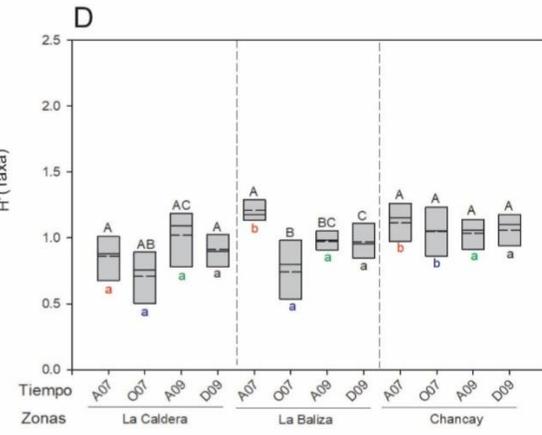
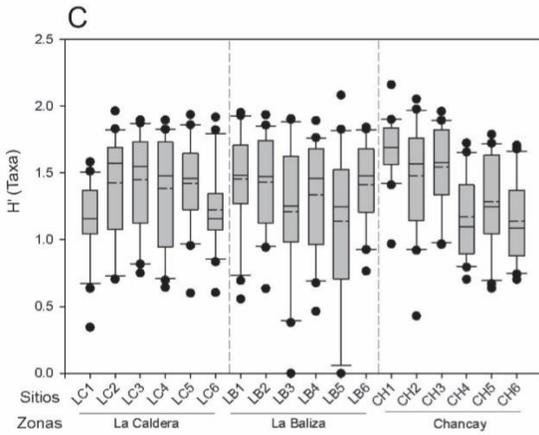
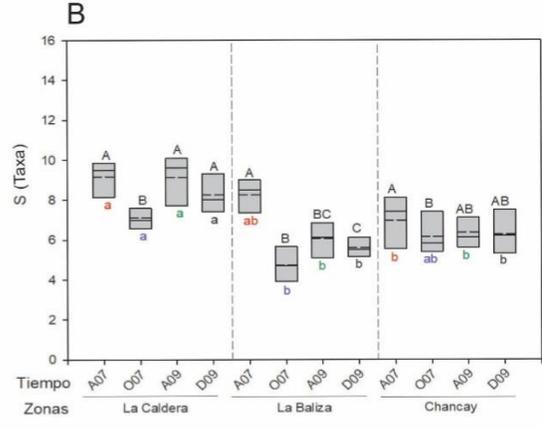
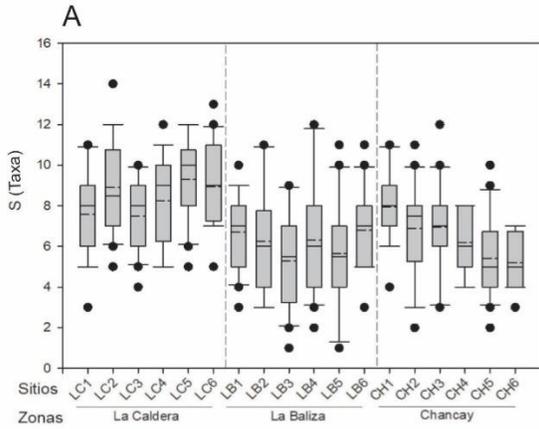


Figura 2. Gráficos de caja y bigotes: (A) riqueza de taxa de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (B) a nivel de zona x tiempo; (C) Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (D) a nivel de zona x tiempo; (E) Cobertura de coral vivo a nivel del tiempo y los sitios anidados en zonas. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: LC = La Caldera, LB = La Baliza, CH = Chancay, A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. En las figuras B y D las letras en mayúscula representa diferencias con base a las pruebas tiempo x zona, a través del tiempo, mientras que las letras en minúscula representan diferencias con base a las pruebas *a posteriori* tiempo x zona, a través de la zona.

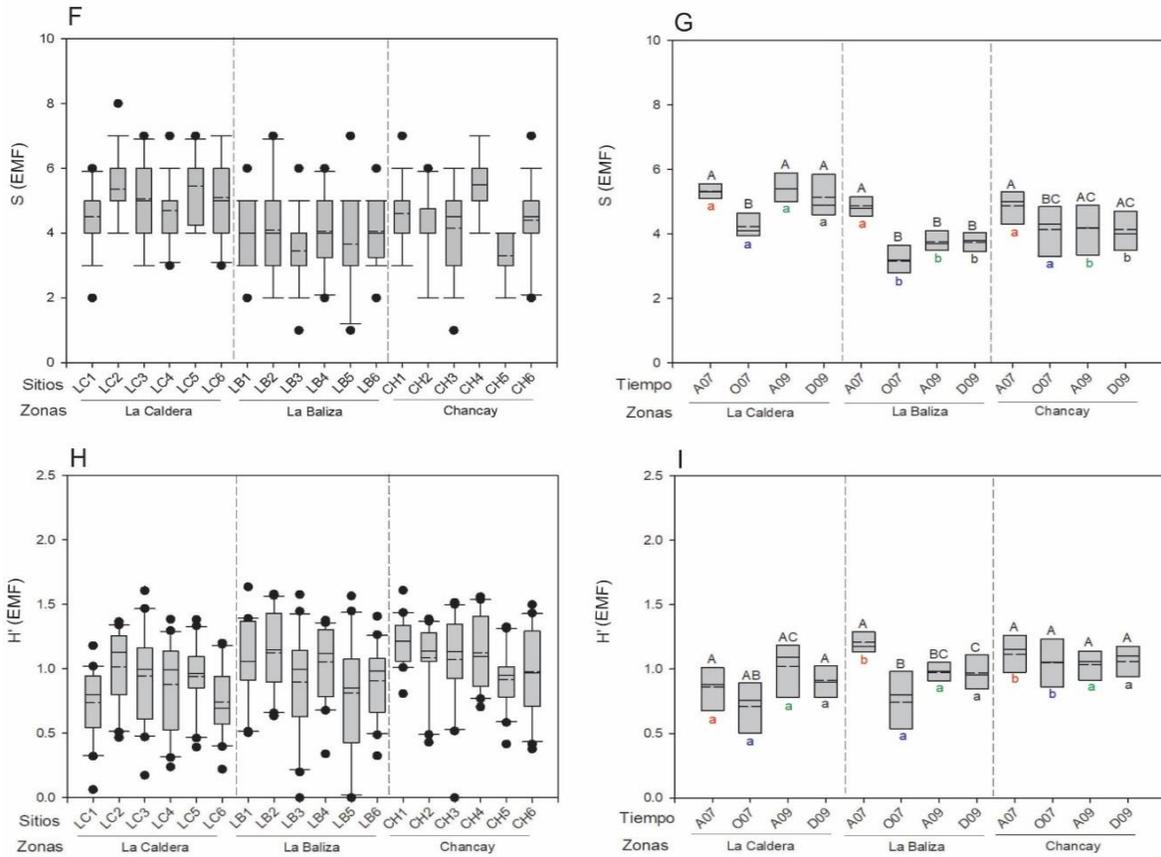


Figura 2 (continuación). Gráficos de caja y bigotes: (F) riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (G) a nivel de zona x tiempo; (H) Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de sitios anidados en zonas y (I) a nivel de zona x tiempo. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: LC = La Caldera, LB = La Baliza, CH = Chancay, A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. En las figuras G e I, las letras en mayúscula representa diferencias con base a las pruebas a posteriori zona x tiempo, a través del tiempo y las letras en minúscula representan diferencias con base a las pruebas zona x tiempo, a través de la zona.

8.2.2 Modelo 2: Diseño cruzado (espacio, tiempo y profundidad)

Los resultados del ANOVA permutacional no mostraron un patrón claro entre los índices univariados (Cuadro 1). La riqueza de taxa y de entidades morfofuncionales de corales mostró una variación significativa entre las zonas a través de los niveles de profundidad (ZoxPr), mientras que la riqueza de taxa tuvo una variación importante entre los tiempos de muestreo a través de las zonas estudiadas (TixZo). Por lo que los componentes de variación más altos correspondieron al factor Tiempo y la interacción ZoxPr en ambos atributos estructurales (Cuadro 1). Las pruebas *a posteriori* evidenciaron que la riqueza de taxa y entidades morfofuncionales mostraron sólo diferencias significativas entre áreas someras y profundas en Chancay (Figura 3A y 3E). Por otro lado, la riqueza de entidades morfofuncionales al nivel de factor Tiempo disminuyó significativamente después del paso huracán Dean sin alcanzar valores semejantes a los registrados antes de este meteoro (Figura 3F).

La diversidad de Shannon para taxa tuvo la variación más importante entre los tiempos de muestreo y zonas estudiadas a través de los dos niveles de profundidad (TixZoxPr). En cambio, la diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales varió entre los tiempos de muestreo a través de los niveles de profundidad (TixPr) y TixZo. Los componentes de variación para la diversidad de Shannon fueron más altos en el factor Tiempo y sus respectivas interacciones para taxa y entidades morfofuncionales; aunque al nivel de taxa, el factor profundidad mostró también una contribución relevante (Cuadro 1). Las pruebas *a posteriori* evidenciaron que la diversidad de Shannon por taxa tuvo una variación significativa sólo en las áreas someras y profundas de La Baliza. La mayor disminución de diversidad se estimó en el tiempo inmediato al paso del Huracán Dean. Sin embargo, esta diversidad se recuperó para diciembre de 2009 en el área somera, mientras que en la profunda esto no sucedió (Figura 3B). Por otro lado, la diversidad de entidades morfofuncionales tuvo una disminución importante después del paso del huracán Dean en el área somera y profunda, pero sólo el área somera presentó una recuperación de la diversidad con valores semejantes a los estimados antes de impacto de este huracán (Figura 3G).

Por último, la cobertura de coral vivo presentó las mayores diferencias en las interacciones ZoxPr y TixPr. Los componentes de variación con valores más altos se obtuvieron en los factores Zona, Profundidad y en las interacciones antes mencionadas. Las

pruebas *a posteriori* mostraron que el área somera presentó una pérdida de cobertura de coral vivo después del paso del huracán Dean en los periodos muestreados, mientras que en el área profunda no se observaron cambios importantes (Figura 3C). Por otro lado, la cobertura de coral vivo tuvo diferencias sólo entre las áreas someras y profundas de Chancay, así como una mayor cobertura de coral en las zonas de Chancay en comparación con las de La Baliza (Figura 3D).

Los resultados del PERMANOVA mostraron que la composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral tuvieron diferencias significativas en todos los factores y las interacciones del diseño experimental, excepto en la interacción triple TixZoxPr, y de manera particular en la interacción TixPr para las entidades morfofuncionales (Cuadro 1). Los componentes de variación de los análisis al nivel de taxa y entidades morfofuncionales fueron mayores en los factores Profundidad y Zona, así como su respectiva interacción. En cambio, el Tiempo tuvo menores valores de componentes de variación y los términos relacionados con este factor (Cuadro 1). Las pruebas *a posteriori* indicaron que la composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral fue diferente entre todas las áreas someras y profundas de La Baliza y Chancay, excepto entre el área somera y profunda de La Baliza a nivel de entidades morfofuncionales (Apéndice A, Figura A3[A] y A3[B], Cuadro A3).

Los resultados SIMPER evidenciaron que las especies *P. astreoides*, *O. faveolata* y *O. annularis*, y principalmente, los corales submasivos contribuyeron mayormente a la disimilitud promedio entre áreas someras y profundas de La Baliza y Chancay. De igual manera, las dos primeras especies antes mencionadas al igual que *M. cavernosa* favorecen las principales diferencias entre el área somera y profunda (Apéndice A, Cuadro A10 y A11). Por otro lado, la variación del ensamblaje de taxa de coral presentó un cambio importante en el área somera después del huracán Dean, ya que el ensamblaje de los muestreos realizados después del paso de este meteoro (octubre 2007-diciembre 2009) fueron diferentes a abril de 2007. En cambio, el área profunda no mostró un cambio inmediato en la composición y cobertura de corales por la perturbación de este meteoro, pero sí entre octubre 2007 vs. abril y diciembre 2009 (Apéndice A, Figura A3[C], Cuadro A4). Los resultados del SIMPER mostraron que, en el área somera, *A. tenuifolia*, *O. faveolata* y *O. annularis* favorecieron las disimilitudes de abril 2007 con el resto de los muestreos, debido a la disminución de su cobertura después del impacto del huracán. Por otro lado, en el área profunda, *O. faveolata*, *P. astreoides* y *M. cavernosa* generaron las

principales disimilitudes entre octubre 2007 y los dos últimos muestreos, donde se observó una mayor cobertura de *O. faveolata* en octubre 2007 y un incremento de *M. cavernosa* a finales del estudio (Apéndice A, Cuadro A12).

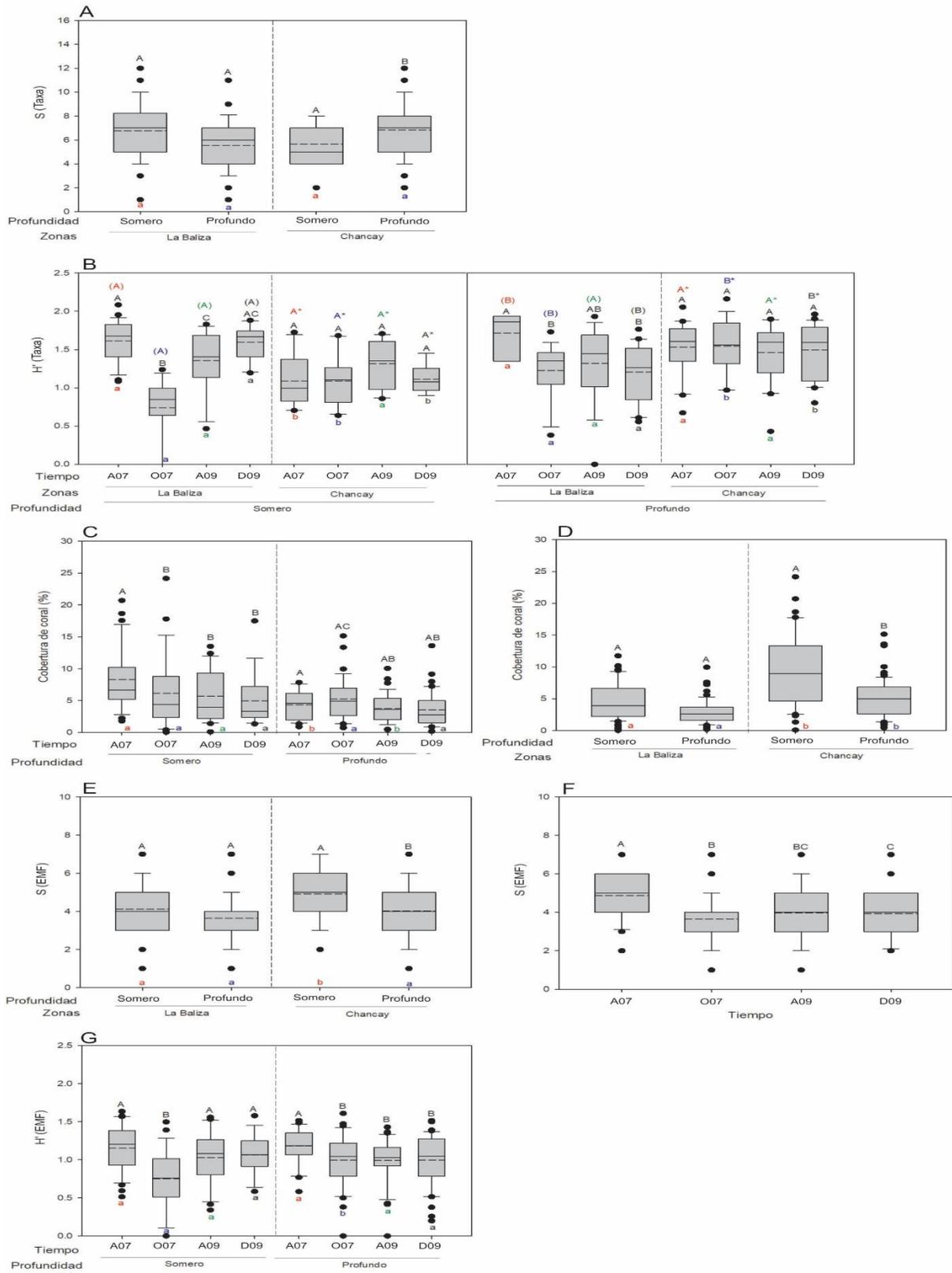


Figura 3. Gráficos de caja y bigotes: (A) riqueza de taxa de coral a nivel de zonas x profundidad; (B) Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de profundidad x zona x tiempo; (C) Cobertura de coral vivo a nivel del profundidad x tiempo; (D) Cobertura de coral vivo a nivel de zonas x profundidad; (E) Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel zonas x profundidad; (F) Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel de tiempo; (G) Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de profundidad x tiempo. Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. Las letras negras en mayúscula representan las pruebas *a posteriori* zona x profundidad, a través de la profundidad (A, D, E), profundidad x tiempo, a través del tiempo (C, G) y profundidad x zona x tiempo, a través del tiempo (B). Las letras en minúscula representan las pruebas *a posteriori* zona x profundidad, a través de la zona (A, D, E), profundidad x tiempo, a través de la profundidad (C, G) y profundidad x zona x tiempo, a través de la zona (B). Las letras mayúsculas de colores con paréntesis indican las pruebas *a posteriori* profundidad x zona x tiempo, a través de la profundidad para La Baliza, mientras que las letras mayúsculas de colores con asterisco representan la misma prueba, pero para Chancay (B).

8.2.3 Modelo 3: Diseño cruzado (espacio-temporal) de áreas someras

La riqueza de taxa de coral y la diversidad de Shannon a nivel de taxa y entidades morfofuncionales mostraron una variación espacio-temporal importante debido a la significancia del término TixZo. En contraste, la cobertura de coral vivo y la riqueza de entidades morfofuncionales sólo presentaron diferencias en los factores individuales Tiempo y Zona. Los componentes de variación fueron más altos en el factor espacial (Zona) para la riqueza de taxa y cobertura de coral vivo, mientras que el factor temporal (Tiempo) fue más relevante para la riqueza de entidades morfofuncionales, diversidad de Shannon al nivel de taxa y entidades morfofuncionales (Cuadro 1). Las pruebas *a posteriori* de la interacción TixZo mostraron que las zonas de La Caldera y La Baliza tuvieron una pérdida significativa de riqueza y diversidad de Shannon de taxa inmediatamente después del impacto del huracán Dean (octubre 2007), pero con una recuperación posterior para la Caldera en ambos atributos (Figuras 4A y 4B). En el caso de la diversidad de Shannon al nivel de entidades morfofuncionales, La Baliza fue la única zona con una disminución significativa generada por el huracán Dean, seguida de un incremento y recuperación de diversidad al final del tiempo analizado (Figura 4G). Por último, la zona de Chancay no mostró ningún cambio en la riqueza y diversidad de Shannon de taxa y entidades morfofuncionales de coral (Figura 4A, B y G).

Por otro parte, la riqueza de entidades morfofuncionales y la cobertura de coral vivo presentaron valores más altos en La Caldera y Chancay que los registrados en La Baliza (Figuras 4C y 4E). En cambio, el análisis temporal mostró que la cobertura de coral vivo y riqueza de entidades morfofuncionales tuvieron una disminución importante inmediatamente después del paso del huracán Dean (Figuras 4D y 4F).

La composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral en el área somera mostró una variación espacio-temporal significativa en la interacción TixZo. La mayor contribución a la varianza del modelo fue dada por el factor espacial seguida del temporal (Cuadro1). Los ordenamientos PCO evidenciaron que el factor Zona fue más importante que el Temporal al nivel de taxa y entidades morfofuncionales (Apéndice A, Figura A4[A] y A4[B]).

Los resultados de las pruebas *a posteriori* demostraron que La Caldera presentó diferencias significativas en todos los tiempos de muestreo posteriores al paso del huracán Dean (octubre 2007) al nivel de taxa de corales, mientras que al nivel de entidades

morfofuncionales sólo el periodo de octubre 2007 fue distinto a los demás tiempos de muestreo. En cambio, La Baliza fue la zona más afectada por el impacto del meteoro, donde abril 2007 fue estadísticamente distinto con el resto de los periodos analizados (i.e., octubre 2007, abril 2009 y diciembre 2009), ya que en éstos la composición y cobertura de taxa y entidades morfofuncionales de coral fueron semejantes entre sí. Por su parte, Chancay mostró el menor efecto del huracán Dean, porque solamente abril 2007 y diciembre 2009 fueron los únicos periodos que fueron diferentes estadísticamente (Apéndice A, Figura A4[A] y A4[B], Cuadro 5).

Los resultados SIMPER indicaron que *O. annularis*, *O. faveolata*, *A. tenuifolia*, *M. cavernosa*, *P. strigosa*, *P. furcata* así como los corales cerebriiformes, foliosos, digitiformes, submasivos y semiesféricos generaron las principales disimilitudes entre zonas a través de los periodos analizados (Apéndice A, Cuadro 13 y 14). Corales como *O. faveolata*, *P. strigosa*, además de la disminución de *M. cavernosa*, *Siderastrea* spp, corales semiesféricos y cerebriiformes abonaron a las diferencias de octubre 2007 con los demás muestreos en La Caldera. En contraste, *O. faveolata*, *O. annularis* y *P. strigosa* correspondientes a los corales submasivos y cerebriiformes, presentaron una mayor cobertura en La Baliza en abril 2007, posterior a esta fecha e inmediatamente después del paso del huracán Dean, se registró una pérdida de su cobertura lo que favoreció las disimilitudes con el resto de los tiempos muestreados. Por último, las especies *A. tenuifolia* y *P. furcata* contribuyen mayormente a la disimilitud estimada entre el primer y último muestreo de Chancay (Apéndice A, Cuadro 13 y 14).

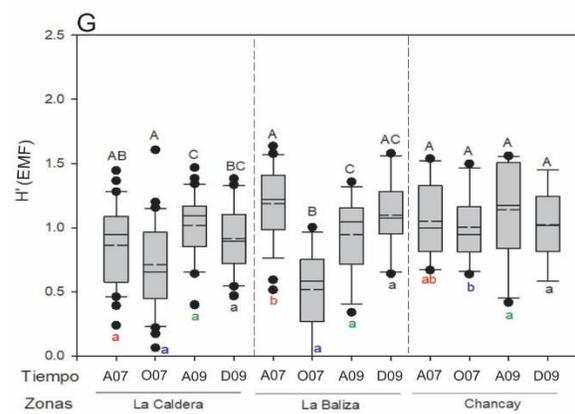
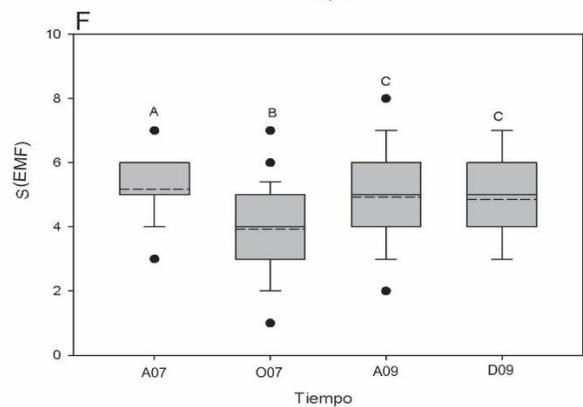
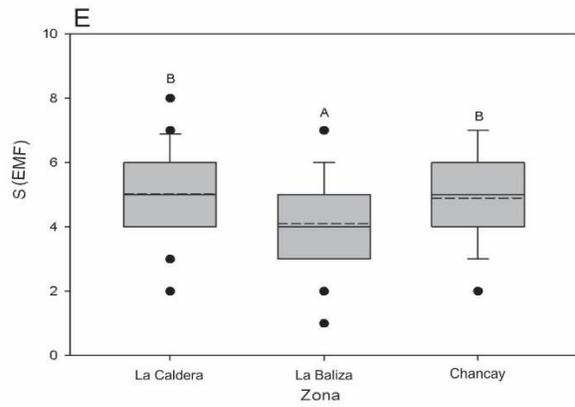
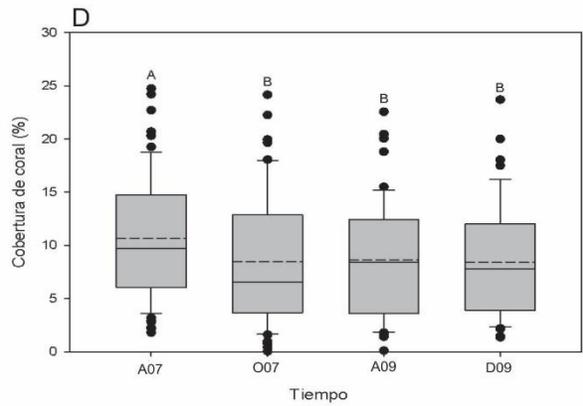
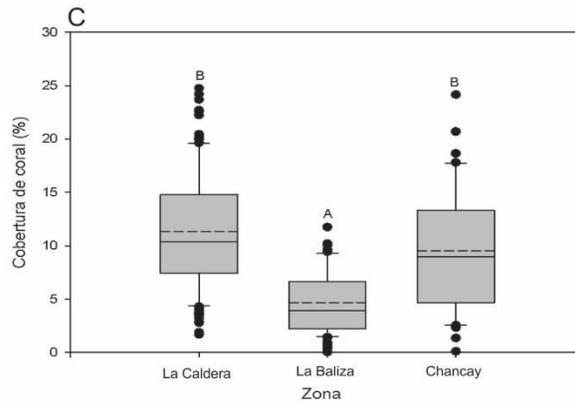
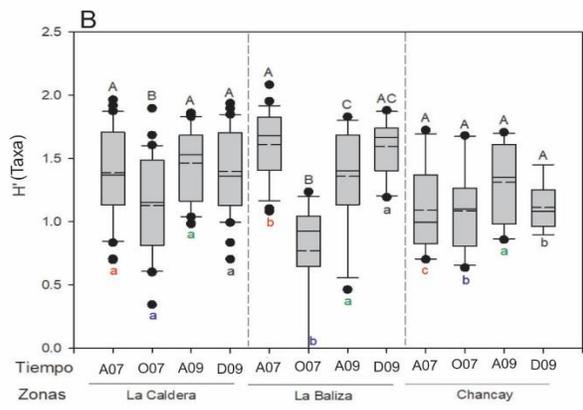
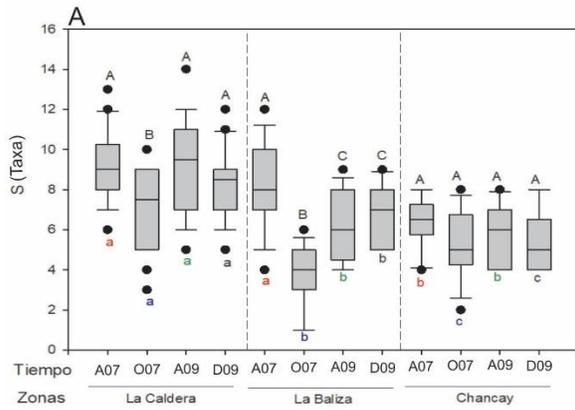


Figura 4. Riqueza de taxa de coral a nivel zona x tiempo (A); Diversidad de Shannon de taxa de coral a nivel de zona x tiempo (B); Cobertura de coral vivo a nivel de zona (C) y tiempo (D); Riqueza de entidades morfofuncionales de coral a nivel de zona (E) y tiempo (F); Diversidad de Shannon de entidades morfofuncionales de coral a nivel de zona x tiempo (G). Dentro de cada caja la línea continua representa la mediana y la línea punteada corresponde a la media. Códigos: A07 = abril 2007, O07 = octubre 2007, A09 = abril 2009, D09 = diciembre 2009. Las letras mayúsculas representan las pruebas *a posteriori* zona x tiempo, a través del tiempo y las letras minúsculas las pruebas zona x tiempo, a través de las zonas (A, B, G).

8.3 Relación del ensamblaje de corales vs. estructura del hábitat

El ordenamiento RDA del modelo 1 al nivel de taxa y entidades morfofuncionales de corales mostró un agrupamiento significativo de los sitios de cada zona, donde La Caldera fue la zona más diferenciada. En cambio, los sitios de La Baliza mostraron un traslape con algunos sitios de Chancay por presentar una composición y cobertura semejante de corales (Figura 5A y 5B). Las variables ambientales más importantes en el modelo RDA fueron cobertura de coral, algas costrosas coralinas y algas calcáreas articuladas. La cobertura de coral vivo fue más alta en una cantidad importante de los sitios de La Caldera donde se asociaron los taxa *O. annularis*, *D. labyrinthiformis*, *P. porites* y *P. strigosa*, así como las entidades morfofuncionales de corales submasivos y cerebriformes. De manera similar, algunos sitios de Chancay, particularmente aquellos de áreas someras, se relacionan con la cobertura de coral vivo, algas costrosas coralinas y algas calcáreas articuladas y una dominancia de *A. teunifolia*, *P. astreoides*, *P. furcata* y *A. palmata*, donde también existe una contribución considerable de corales foliosos, digitiformes y ramosos. En cambio, los sitios de La Baliza y ciertos sitios de las áreas profundas de Chancay, presentaron una mayor relación con la cobertura de escombros, arena y turf, donde los corales *M. cavernosa*, *Meandrina meandrites* y *A. agaricites* fueron las especies más importantes en cobertura (Figura 5A y 5B).

Las ordenaciones de los RDA para el modelo 2 mostraron una variación espacial (i.e., zonas y profundidad) y temporal (Figura 5C-E). El RDA al nivel de taxa de coral evidenció que la cobertura de coral vivo fue mayor en las áreas someras, en particular en abril 2007 donde se relacionó la especie *A. cervicornis*, *P. strigosa*, *D. labyrinthiformis* y *O. annularis*, mientras que después del paso del huracán Dean, el área somera tuvo una mayor contribución de algas costrosa coralina relacionado con el incremento de *P. astreoides*. Otras especies de coral que también se relacionan con el área somera fueron *A. palmata*, *A. teunifolia* y *P. furcata*. En cambio, el área profunda se caracterizó presentar una menor variación en el ensamblaje de coral y sin efecto relevante generado por el huracán. Esta área tuvo una mayor relación con la cobertura de macroalgas, esponjas y complejidad topográfica, así como la contribución de *M. cavernosa*, *M. meandrites*, *Siderastrea* spp., *Porites divaricata*, *A. agaricites*, *C. natans* y *O. faveolata* (Figura 5C). Por otra parte, el RDA de la variación del ensamblaje de taxa y entidades morfofuncionales de coral entre las zonas (i.e., La Baliza y Chancay) través del

tiempo mostró una separación clara entre zonas, donde La Baliza fue la zona más vulnerable al impacto del huracán Dean. En La Baliza se encontró que el sustrato arenoso y complejidad topográfica fueron las variables ambientales más importantes con una correlación con *O. faveolata*, *O. annularis* y *D. labyrinthiformis*. En contraste, las variables predictivas más importantes en Chancay fueron la cobertura de coral vivo y macroalgas, así como las especies *A. tenuifolia*, *A. palmata*, *Siderastrea* spp., *P. furcata*, y el coral folioso, digitiforme, ramoso y semiesférico (Figura 5D y 5E).

Los resultados del RDA para el modelo 3 mostraron un patrón claro en la separación de las áreas someras de La Baliza, La Caldera y Chancay. El área somera de La Baliza fue la más impactada por el huracán Dean, ya que en abril 2007 presentaba un patrón similar al de La Caldera con mayor complejidad topográfica y cobertura de coral, que se relacionaron con *O. annularis*, *O. faveolata*, *Agaricia lamarcki*, *P. strigosa* y las entidades morfofuncionales de coral submasivo, cerebriforme, placas-plato, incrustante y semiesférico. En cambio, el área somera de La Baliza después del huracán Dean se relacionó con mayor cobertura de escombros y sustrato calcáreo. En contraste, Chancay se relacionó con la cobertura de algas costosa coralina, octocorales y macroalgas, así como con los taxa *A. tenuifolia*, *A. palmata*, *P. furcata*, *Siderastrea* spp. y los corales foliosos. Por último, la cobertura de coral vivo fue la variable predictiva más importante relacionada al impacto del huracán Dean a lo largo del eje Y ya que, en todas las zonas estudiadas, la cobertura de coral fue más alta en el periodo de abril 2007. La cobertura de coral disminuyó después del paso del huracán Dean (octubre 2007), pero en La Baliza y La Caldera se registró una recuperación (abril 2009 y diciembre 2009), mientras que en Chancay la reducción de cobertura de coral continuó hasta el final del estudio (Figura 5F y 5G).

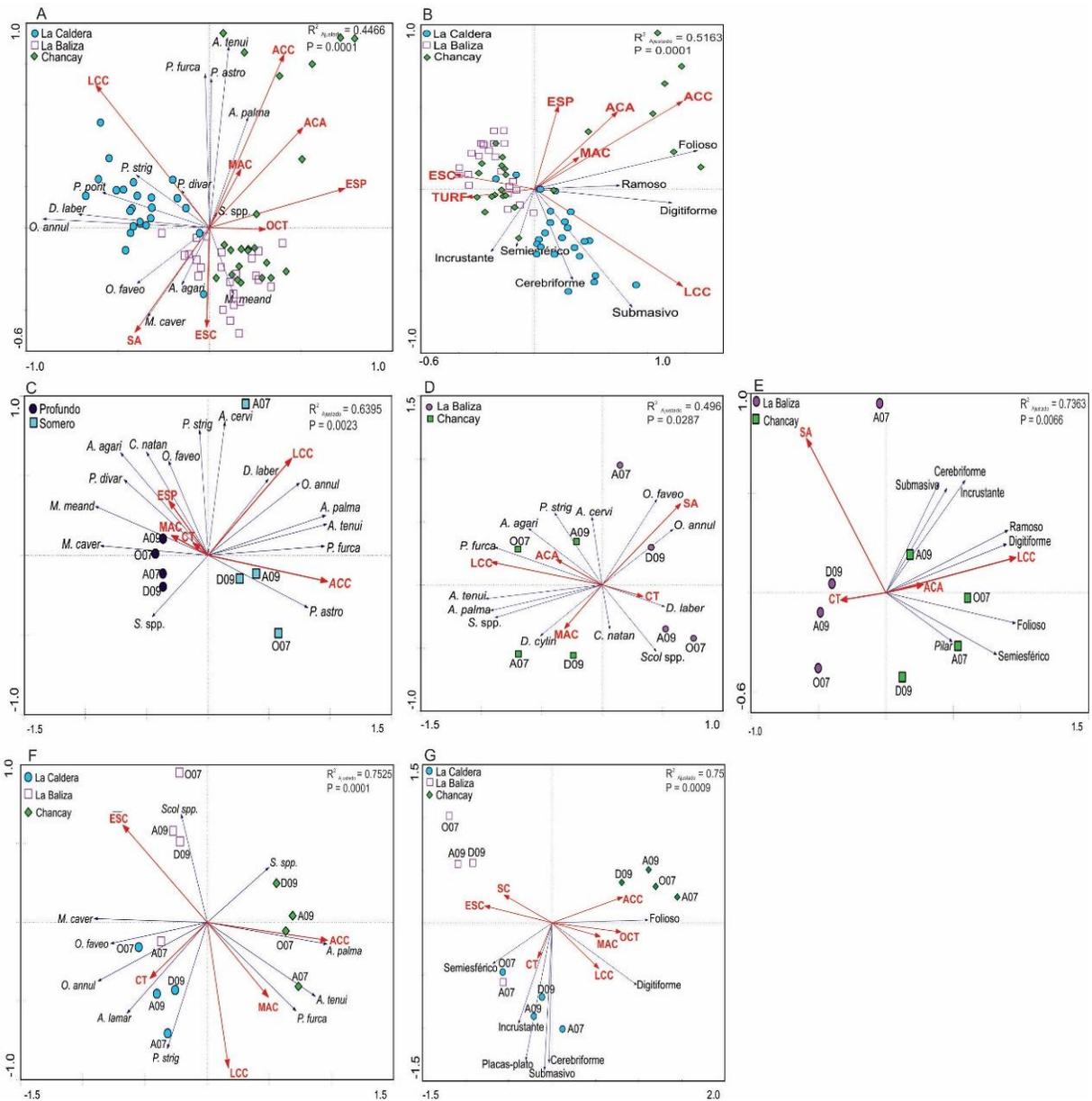


Figura 5. Análisis de redundancia canónica (RDA) que muestran la relación entre la composición y cobertura de taxa de coral vs. los elementos del hábitat bentónico. Análisis de los sitios anidados en zonas x tiempo (A); Profundidades x tiempo (C); Sitios de La Baliza y Chancay x tiempo (D); zonas someras x tiempo (F). Ordenamientos RDAs que muestran la relación entre la composición y cobertura de entidades morfofuncionales de coral vs. los elementos del hábitat bentónico de los sitios anidados en zonas x tiempo (B); Sitios de La Baliza y Chancay x tiempo (E); Zonas someras x tiempo (G). Códigos: ACC = alga costrosa coralina, ACA = algas calcáreas articuladas, MAC = macroalgas, ESC = escombros, SC = sustrato calcáreo, SA = sustrato arenoso, CT = complejidad topográfica, LCC = coral hermatípico vivo, OCT = octocorales, ESP = esponjas; A07= abril 2007, O07= octubre 2007, A09= abril 2009, D09= diciembre 2009. Las especies de coral están escritas con la inicial del género y las cinco primeras letras de la especie.

9. Discusión

Este trabajo evidenció que el ensamblaje de coral hermatípico del arrecife de banco Chinchorro presentó una variación espacial importante al nivel de zonas y sitios, así como a través del cambio de la profundidad. De igual forma, se demostró que el huracán Dean sí impactó y modificó la estructura del ensamblaje de coral a nivel de taxa y entidades morfofuncionales en Banco Chinchorro.

9.1 Variación espacial y batimétrica del ensamblaje de coral

La mayor explicación de la variación del ensamblaje de coral fue en la escala espacial de Zona. Esto podría ser explicado por las características hidrográficas y geomorfológicas, así como por la profundidad y estructura del hábitat bentónico particulares de los arrecifes estudiados (Díaz-Pulido *et al.* 2004; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González 2015). En cambio, en la escala de Sitios anidados por Zona, variables como la exposición al oleaje, interacciones biológicas (e.g., depredación y competencia), ubicación en el arrecife (barlovento, sotavento, áreas de lagunas arrecifales, entre otras) y perturbaciones humanas (e.g., pesquería, actividades de buceo) explican posiblemente esta variación (Mora 2008; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González 2015; Bruno y Valdivia 2016). Por otro lado, la variación observada del ensamblaje de coral entre las dos profundidades analizadas, puede ser resultado de las diferencias de la penetración de la luz, nutrientes, temperatura y oleaje (Keith *et al.* 2015, Yasuhara y Danovaro 2016).

La zona de La Caldera tuvo los mayores valores promedio de riqueza de taxa y cobertura de coral vivo en Banco Chinchorro. Este patrón es común para los arrecifes de coral, donde los sitios con mayor riqueza también presentan la mayor cobertura de coral (Burt *et al.* 2016). Esto evidencia una relación importante entre estos atributos comunitarios. Se ha visto que, en el Mar Caribe, los sitios con menor riqueza también poseen valores más bajos de cobertura de coral vivo (Díaz-Pérez *et al.* 2016). Además, La Caldera presentó la mayor cobertura de corales submasivos como *O. annularis*, que por su forma y talla es una de las especies que más aporta a la cobertura de coral (Ferrer *et al.* 2016). Así mismo, los sitios de La Caldera se caracterizaron también por una mayor riqueza promedio de entidades morfofuncionales y mostraron una correlación positiva con la riqueza promedio de taxa de coral, indicando, que los ensamblajes con más especies

presentan potencialmente una mayor diversidad de rasgos y funciones dentro del ecosistema (Denis *et al.* 2017).

La segunda zona con mayor cobertura de coral fue Chancay, lo que podría deberse a su cobertura alta de algas costrosas coralinas, que benefician el desarrollo de los corales y cementación del arrecife por su aporte importante de carbonato de calcio (Morgan y Kench 2017). Además, se conoce que este tipo de algas tienen la capacidad de inducir y favorecer el asentamiento de las larvas plánulas de coral, debido a las señales químicas que éstas generan (Siboniet *al.* 2015). Por otro lado, la zona Chancay se caracteriza por presentar en sus sitios someros la formación de macizos y canales de corales foliosos y ramosos que contribuyen de manera importante a la cobertura de coral y a la heterogeneidad del hábitat arrecifal. En contraste, La Baliza fue la zona con una mayor cobertura de arena que es un sustrato blando e inestable que no permite el desarrollo de corales (Rodríguez-Zaragoza y Arias-González 2015). Por lo cual presentó la menor cobertura de coral vivo y las menores tallas de los corales asociados como *M. cavernosa*, *M. meandrites* y *A. agaricites*.

En este estudio, La Baliza y Chancay fueron las únicas zonas que tienen áreas someras y profundas. De ellas, Chancay fue la única en mostrar diferencias entre ambas profundidades de riqueza de taxa y entidades morfofuncionales, así como de cobertura de coral vivo. El área profunda presentó una mayor riqueza, posiblemente por estar menos expuesta a tormentas, huracanes y temperaturas altas (Cornell y Karlson 2000; Bongaerts *et al.* 2010), mientras que el menor número de especies de coral en áreas someras podría deberse a la dominancia de *A. tenuifolia* y *P. furcata*, dos especies de rápido crecimiento, resistentes al estrés y a las olas (Cáceres y Sánchez 2015; Foster y Foster 2018). Es posible que la estrategia de crecimiento y desarrollo de *A. tenuifolia* y *P. furcata* pueda limitar el crecimiento de otras especies de coral menos competitivas, lo que coincidiría con lo observado en algunos sitios del noreste del Caribe, donde la riqueza total de especies es afectada por la dominancia de una o más especies de coral (Perera-Valderrama *et al.* 2016). Asimismo, los macizos y canales generados por estas dos especies (*A. tenuifolia* y *P. furcata*) contribuyeron a que el área somera de Chancay presentara una mayor cobertura de coral vivo que el área profunda. Igualmente, el hecho de que exista una cobertura alta de *A. tenuifolia* en áreas someras concuerda con lo reportado en otros trabajos que asocian esta especie con aguas poco profundas (Irwin *et al.* 2017, Rodríguez-Zaragoza y Arias-González

2015). Se sabe que *A. tenuifolia* prefiere asentarse en algas costrosas coralinas (Elmer *et al.* 2018), las cuales son abundantes en las áreas someras de Chancay. Por otro lado, *A. palmata* fue otro elemento importante que solamente se encontró en el área somera de Chancay. Esto coincide con lo encontrado en otras zonas poco profundas de arrecifes caribeños, pues esta especie soporta la exposición al aire, el embate del oleaje, calentamiento y sedimentación (Kramer 2003; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González 2015).

En general, en el arrecife de coral de Banco Chinchorro se encontró una mayor cobertura de esponjas y macroalgas carnosas en aguas profundas, quizás por la menor cobertura de coral vivo que favoreció a la dominancia de estos organismos a esta profundidad (González *et al.* 2015). Además, a medida que incrementa la profundidad existe una disminución en el número de peces omnívoros y herbívoros, lo que limita el proceso de pastoreo o herbivoría, ya que este tipo de especies de peces escapan de sus depredadores, que son organismos de mayor tamaño y presentan una abundancia más alta en zonas profundas (Stenecket *et al.* 2017). Por otro lado, en el área profunda de Banco Chinchorro se registraron los valores más altos de complejidad topográfica, a pesar de que en el área somera se estimó la mayor cobertura de coral vivo con contribuciones importantes de corales submasivos y ramosos (elementos relacionados con una complejidad topográfica alta). Este resultado se explica quizás por las características geológicas, matriz de coral, esponjas, corales blandos u otros organismos encontradas en el área profunda (Álvarez-Filip *et al.* 2011 b; Graham y Nash 2013).

9.2 Impacto del huracán Dean en Banco Chinchorro

Los efectos del huracán Dean generaron una pérdida importante de riqueza de taxa y entidades morfofuncionales, así como de cobertura de coral vivo en las tres zonas estudiadas: La Caldera, La Baliza y Chancay. Actualmente, se conoce que el paso de un meteoro sobre un arrecife de coral genera un impacto intenso, producto de la fuerza del oleaje de tormenta y el sedimento re-suspendido, los cuales generan lesiones en el tejido del coral que incrementa su mortalidad (Ostrander *et al.* 2000; Edmunds 2019a). De igual manera, el aumento de sedimento en el agua cubre los pólipos del coral, lo que les impide captar alimento, expulsar materiales de desecho y realizar el intercambio gaseoso (Acevedo

et al. 2014). Por lo que, el coral debe generar un gasto energético y metabólico para poder deshacerse de este sedimento, lo que limita su desarrollo (Hernández 2018). Además, el sedimento suspendido en la columna del agua genera condiciones de mayor turbidez, lo que compromete la fotosíntesis de los endosimbiontes, propiciando, la posible muerte gradual de los corales (Acevedo *et al.* 2014).

Los huracanes y las tormentas tropicales han desempeñado históricamente un papel importante en la conformación de los ecosistemas de arrecifes de coral. Estos meteoros llegan a modificar la estructura y la función de los arrecifes en un período corto de tiempo (Alvarez-Filipet *al.* 2009). Este trabajo demuestra de cierta forma lo mencionado anteriormente, ya que el huracán Dean generó un cambio importante pero diferente en los ensamblajes de coral entre las zonas estudiadas a través del incremento de la profundidad en el arrecife de Banco Chinchorro. La zona de La Baliza resultó ser la más afectada por el huracán, siendo la única en presentar una pérdida de diversidad y las mayores pérdidas de riqueza y cobertura de coral, pero sin tener una recuperación significativa. En cambio, La Caldera y Chancay, a pesar del impacto de este meteoro, sí mostraron una recuperación de riqueza de taxa importante para el último periodo analizado (diciembre 2009). Chancay fue la zona menos afectada y más resistente al efecto del huracán Dean, ya que en este estudio se evidencia que su composición y cobertura de coral, tanto para taxa como para entidades morfofuncionales, no fue afectada de manera significativa.

En contraste, el huracán Dean ocasionó una disminución considerable en la cobertura de *M. cavernosa*, *A. tenuifolia* y *Siderastrea* spp. en La Caldera, una disminución de *O. annularis*, *O. faveolata*, *P. strigosa*, *C. natans* y *D. labyrinthiformis* en La Baliza, y por último, una pequeña disminución de *A. tenuifolia* y *A. palmata* en Chancay. La variación del ensamblaje de coral de las tres zonas estudiadas con respecto al paso del huracán podría deberse al estado o salud del arrecife, ya que se cree que los arrecifes de coral degradados pierden su capacidad de resistencia y son más vulnerables ante las perturbaciones (Edmunds *et al.* 2019a), tal como fue el caso de La Baliza. Además, existen otras variables que determinan la resistencia o tasa de recuperación de un arrecife ante un disturbio, como es: i) La disponibilidad de sustrato para el asentamiento de corales (Barranco *et al.* 2016); ii) La abundancia y la diversidad funcional de peces herbívoros que reducen la competencia de macroalgas vs. corales (Mumby y Hastings 2008); iii) La

fisiología y morfología de los corales, ya que se conoce que corales con tejido delgado y superficie llana (e.g., *Orbicella* o *Agaricia*) son más sensibles que corales de tejido grueso como *Porites* (Ferrer *et al.* 2016); iv) En los corales, las estrategias reproductivas (sexual vs. asexual) desempeñan también un papel importante en el éxito de colonización de las especies de coral, aunado a sus tasas de crecimiento y reclutamiento (Rogers 1993; Alvarez-Filip *et al.* 2009; Foster *et al.* 2013). Por ejemplo, corales como *Acropora* y *Orbicella* tienen pocos reclutas sexuales y tasas de crecimiento bajas en comparación con las de *Porites* (Rogers 1993; Alvarez-Filip *et al.* 2009; Foster *et al.* 2013), por lo que *Acropora* y *Orbicella* tienen una menor capacidad de recolonizar un hábitat perturbado en comparación con *Porites*.

Por otro lado, el huracán Dean generó un cambio en la diversidad funcional de corales en Banco Chinchorro. La Caldera presentó una disminución de corales foliosos y semiesféricos seguidos de un incremento de corales ramosos. En La Baliza se redujo la cobertura de corales cerebriiformes y submasivos e incrementó la de cobertura de corales semiesféricos, mientras que en Chancay disminuyeron los corales foliosos y ramosos e incrementaron los corales semiesféricos, pero sin un cambio importante. Este tipo de impacto se ha visto en otros arrecifes del Caribe donde tras el paso de un huracán se pierde cobertura de corales cerebriiformes y submasivos (Edmunds 2019b). Asimismo, los corales ramosos y foliosos son más susceptibles al impacto físico por el movimiento del agua generado por el oleaje de tormenta. Esto ocasiona dos posibles escenarios, 1) que los fragmentos de coral mueran, o bien, 2) que incremente el número de colonias por medio de la reproducción asexual de los fragmentos que sobrevivan, siempre y cuando éstos no estén comprometidos o afectados por falta de sustrato u otro factor (Barranco *et al.* 2016). En el Caribe, se ha reportado en los últimos años una disminución considerable de corales submasivos que eventualmente están siendo remplazados por corales semiesféricos que contribuyen relativamente poco a la cobertura y complejidad topográfica (Alvarez-Filip *et al.* 2011b, Wilson *et al.* 2019).

En la Baliza se registró una pérdida significativa de complejidad topográfica y un incremento importante de escombros y pavimento calcáreo. Lo que sugiere que los huracanes y tormentas tropicales suelen erosionar el suelo marino, dejando al descubierto la roca madre y planicies calcáreas (Barranco *et al.* 2016; González-Solis *et al.* 2018).

Además, la reducción de la complejidad topográfica puede ser generada por el rompimiento de las colonias de coral, el incremento de escombros, la reducción de la cobertura de coral vivo, y por supuesto, por la pérdida de la diversidad de entidades morfofuncionales de coral (Rogers *et al.* 1993, Alvarez-Filip *et al.* 2011a).

El impacto del huracán Dean a través de las zonas someras y profundas fue distinto. En las zonas someras existió una pérdida importante de cobertura de coral vivo, sin una recuperación en los periodos subsecuentes de muestreo. Esto podría deberse a que las zonas someras están más expuestas a los cambios bruscos de la temperatura, a la fuerza del agua inducida por el huracán y a la abrasión del sedimento re-suspendido (Bongaerts *et al.* 2010). Asimismo, en el área somera de las tres zonas se observó un decremento de *A. tenuifolia*, *O. annularis* y *O. faveolata* seguido de un incremento significativo de *P. astreoides*. En el caso de los corales del género *Orbicella*, se conoce que su cobertura disminuye rápidamente en sitios con un alto contenido de sedimentos suspendidos (Torres y Morelock 2002). Además, como se mencionó anteriormente, tanto *Agaricia* como *Orbicella* cuentan con un tejido delgado y sensible a perturbaciones, mientras que la forma foliosa de *A. tenuifolia* la vuelve más vulnerable a fragmentarse por la fuerza del agua. Por su parte, el incremento de *P. astreoides* se puede explicar debido a que es considerada una especie oportunista de aguas poco profundas (Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2012). Además, al ser una especie hermafrodita y con autofertilización puede prosperar en zonas perturbadas y con una densidad baja de colonias (Gleason *et al.* 2001). Asimismo, las plántulas de *P. astreoides* se pueden dispersar de forma horizontal y verticalmente a través de los arrecifes, facilitando su propagación (Serrano *et al.* 2016). Por otro lado, se observó que el ensamblaje de coral y la cobertura de coral vivo en zonas profundas de Banco Chinchorro no fueron afectados de forma importante por el huracán Dean. Porque la velocidad y fuerza del agua generada por el oleaje de tormenta se disipa al incrementar la profundidad lo que evitó que la estructura del hábitat bentónico se modificara drásticamente (Foster *et al.* 2013). Además, se sabe que los arrecifes profundos son excelentes refugios contra perturbaciones como huracanes, incremento de temperatura, blanqueamiento, enfermedades, entre otros y favorecen la recolonización de zonas someras por medio de provisión de propágulos de coral (Hughes *et al.* 2010, Bongaerts *et al.* 2017).

En general, en Banco Chinchorro se registró una disminución de riqueza de coral, entidades morfofuncionales y cobertura de coral vivo al igual que ha sucedido en otros sitios del Caribe que han sido impactados por huracanes. Lo que trajo consigo una pérdida de complejidad topográfica y de heterogeneidad espacial en la estructura de sus hábitats arrecifales. No obstante, las variables biológicas (atributos estructurales del ensamblaje de coral) y ambientales (e.g., estructura del hábitat) analizadas en función de impacto causado por el huracán Dean, mostraron distintos patrones de variación espacial a distintas escalas y diferentes profundidades, generando como resultado, un mosaico amplio de respuestas ante una misma perturbación.

10. Conclusiones

En Banco Chinchorro, el ensamblaje de taxa y entidades morfofuncionales de coral hermatípico, así como de cobertura de coral vivo, presentaron una variación espacial importante al nivel espacial de zonas y sitios, así como a través del cambio de la profundidad. La Caldera tuvo los mayores valores promedio de riqueza de taxa y entidades morfofuncionales, así como la mayor cobertura de coral, quizá producto de que esta zona contaba con una cobertura alta de corales de gran tamaño como son *O. annularis*, *D. labyrinthiformis* y *P. strigosa*. En cambio, Chancay fue la segunda zona con mayor cobertura de coral debido a las grandes extensiones de *A. tenuifolia* y *P. furcata*, mientras que La Baliza presentó el menor desarrollo arrecifal, ya que contaba con una cobertura alta de sustrato blando que posiblemente no permitió un mayor desarrollo de corales. En cuanto a las diferencias observadas entre áreas someras y profundas, esta última mostró una mayor riqueza de coral, cobertura más alta de esponjas y macroalgas, así como una mayor complejidad topográfica, mientras que el área somera tuvo una mayor cobertura de coral vivo. Lo que demuestra que los patrones observados en diferentes ubicaciones geográficas y profundidades tienden a ser diferentes, gracias a las condiciones ambientales predominantes, el grado de exposición al oleaje, la geomorfología y estructura del hábitat bentónico.

Por último, se comprobó que el huracán Dean si modificó la estructura del hábitat bentónico y generó una pérdida importante de riqueza de taxa y entidades morfofuncionales, así como de cobertura de coral vivo debido posiblemente a la fuerza del oleaje, el cambio brusco de temperatura y el sedimento re-suspendido. Sin embargo, la respuesta al impacto del huracán fue diferente entre zonas y profundidades, siendo La Baliza la zona que presentó las mayores pérdidas de cobertura de coral, riqueza y diversidad de coral, pero sin una recuperación aparente debido a que fue la zona con menor desarrollo arrecifal volviéndola la más vulnerable. Por otro lado, el área somera mostró una mayor pérdida de cobertura de coral ya que esta área se encontraba más expuesta a los efectos directos del huracán. En general, este trabajo demuestra que los daños causados por un huracán varían dentro y entre las zonas de un mismo arrecife, así como entre las profundidades por múltiples posibles variables como la disponibilidad de luz, desarrollo

arrecifal, disponibilidad de sustrato duro o consolidado, la abundancia y la diversidad funcional de peces herbívoros, la fisiología y morfología de los corales dominantes, así como por sus estrategias reproductivas y tasas de crecimiento.

11. Lista de referencias

- Acevedo, L. A., Moreno, Y. B. y Sierra, L. A. V. (2014). Impacto de la sedimentación en los corales de Islas del Rosario y San Bernardo, Colombia. *Cuaderno Activa*, (6), 133-141.
- Alcolado, P. M., Caballero, H. y Perera, S. (2009). Tendencia del cambio en el cubrimiento vivo por corales pétreos en los arrecifes coralinos de Cuba. *Serie Oceanológica*, 5, 1-14.
- Almany, G. R. (2004). Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*, 106(2), 275-284.
- Álvarez-Filip, L., Côté, I. M., Gill, J. A., Watkinson, A. R. y Dulvy, N. K. (2011b). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology*, 17(7), 2470-2477.
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Côté, I. M., Watkinson, A. R. y Gill, J. A. (2011a). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), 2223-2231.
- Álvarez-Filip, L., Millet-Encalada, M. y Reyes-Bonilla, H. (2009). Impact of Hurricanes Emily and Wilma on the coral community of Cozumel Island, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 84(3), 295-306.
- Anderson, M., Gorley, R. N. y Clarke, R. K. (2008). *Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. Primer-E Limited.
- Ardisson, P. L., May-Kú, M. A., Herrera-Dorantes, M. T. y Arellano-Guillermo, A. (2011). El sistema arrecifal mesoamericano-México: consideraciones para su designación como zona marítima especialmente sensible. *Hidrobiológica*, 21(3), 261-280.
- Arias-González J. E., Legendre, P. y Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2008). Scaling up beta diversity in Caribbean Coral Reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 28-36.
- Arias-González, J. E., Núñez-Lara, E., Rodríguez-Zaragoza, F. A. y Legendre, P. (2011). Reefscape proxies for the conservation of Caribbean coral reef biodiversity. *Ciencias Marinas*, 37(1), 87-96.

- Aronson, R. B., Edmunds, P. J., Precht W. F., Swanson, D. W. y Levitan, D. R. (1994) Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coralreefs: simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll research bulletin* , 42 (1), 1-19.
- Barranco, L. M., Carriquiry, J. D., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Cupul-Magaña, A. L., Villaescusa, J. A. y Calderón-Aguilera, L. E. (2016). Spatiotemporal variations of live coral cover in the northern Mesoamerican Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico. *Scientia Marina*, 80(2), 143-150.
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E. M. y Hoegh-Guldberg, O. (2010). Assessing the ‘deep reef refugia’ hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 29(2), 309-327.
- Bruno, J. F., & Valdivia, A. (2016). Coral reef degradation is not correlated with local human population density. *Scientific Reports*, 6, 29778.
- Burt, J. A., Smith, E. G., Warren, C. y Dupont, J. (2016). An assessment of Qatar's coral communities in a regional context. *Marine pollution bulletin*, 105(2), 473-479.
- Cáceres, S. M. y Sánchez, J. A. (2015). Growth strategies of an abundant reef-building coral in the southern Caribbean (*Undariatenuifolia*). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(152), 348-357.
- Cala, Y. R., de Jesús Navarrete, A., Ocaña, F. A. y Rivera, J. (2013). Densidad, estructura de tallas y actividad reproductiva del caracol rosado *Eustrombus gigas* (Mesogastropoda: Strombidae) en Banco Chinchorro, México. *Revista de Biología Tropical*, 61, 1657-1669.
- Carricart-Ganivet, J. P. y Beltrán-Torres, A. U. (1998). Chinchorro Bank: a threatened Mexican Caribbean atoll. *Coral Reefs*, 17(1), 36-36.
- Cesar, H., Burke, L. y Pet-Soede, L. (2003). The economics of worldwide coral reef degradation. Food and Agriculture Organization.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J. y Gorley, R. N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1), 56-69.
- Colwell, R. K. (2009). EstimateS 8.2: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and Application. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs.

- Cooper, T. F., Uthicke, S., Humphrey, C. y Fabricius, K. E. (2007). Gradients in water column nutrients, sediment parameters, irradiance and coral reef development in the Whitsunday Region, central Great Barrier Reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 458-470.
- Cornell, H. V. y Karlson, R. H. (2000). Coral species richness: ecological versus biogeographical influences. *Coral Reefs*, 19(1), 37-49.
- De'ath, G., Fabricius, K. E., Sweatman, H., y Puotinen, M. (2012). The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(44), 17995-17999.
- Denis, V., Ribas-Deulofeu, L., Sturaro, N., Kuo, C. Y. y Chen, C. A. (2017). A functional approach to the structural complexity of coral assemblages based on colony morphological features. *Scientific Reports*, 7(1), 9849.
- Díaz-Pérez, L., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Ortiz, M., Cupul-Magaña, A. L., Carriquiry, J. D. y Ríos-Jara, E. (2016). Correction: Coral Reef Health Indices versus the Biological, Ecological and Functional Diversity of Fish and Coral Assemblages in the Caribbean Sea. *PlosOne*, 11(11), e0167252.
- Díaz-Pulido, G., Sánchez, J. A., Sven, Z., Díaz, J. M. y Garzón-Ferreira, J. (2004). Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 28 (108), 337-347.
- Edmunds, P. J. (2019a). Three decades of degradation lead to diminished impacts of severe hurricanes on Caribbean reefs. *Ecology*, 100(3), e02587.
- Edmunds, P. J., Adam, T. C., Baker, A. C., Doo, S. S., Glynn, P. W., Manzello, D. P., Silbiger, N.J., Smith, T.B. y Fong, P. (2019b). Why more comparative approaches are required in time-series analyses of coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 608, 297-306.
- Elmer, F., Bell, J. J. y Gardner, J. P. (2018). Coral larvae change their settlement preference for crustose coralline algae dependent on availability of bare space. *Coral Reefs*, 37(2), 397-407.

- Espinoza, M. y Salas, E. (2005). Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y Playa Ocotal, Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53(3-4), 523-536.
- Ferrer, V. M., González-Díaz, S. P., Hernández, L., Siciliano, D., Bretos, F., April, A., Huges, K. y Santoro, A. (2016). Salud de las comunidades de corales en arrecifes de Jardines de la Reina-golfo de Ana María, región sur-central de Cuba/Health of the coral's communities on reefs from Jardines de la Reina-golfo de Ana María, south-central region of Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 36(1), 34-53
- Foster, K. A. y Foster, G. (2018). Demographics and Population Dynamics Project the Future of Hard Coral Assemblages in Little Cayman. *Journal of Marine Science*, 8, 196-213.
- Foster, N. L., Baums, I. B., Sanchez, J. A., Paris, C. B., Chollett, I., Agudelo, C. L., Vermeij, M.J.A. y Mumby, P. J. (2013). Hurricane-driven patterns of clonality in an ecosystem engineer: the Caribbean coral *Montastraea annularis*. *Plos One*, 8(1), e53283.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. y Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and Caribbean Coral Reefs: Impacts, Recovery Patterns, and Role in Long-Term Decline. *Ecology*, 86, 174-184.
- Gleason, D. F., Brazeau, D. A. y Munfus, D. (2001). Can self-fertilizing coral species be used to enhance restoration of Caribbean reefs? *Bulletin of Marine Science*, 69(2), 933-943.
- Glynn, P. W., Riegl, B., Correa, A. y Baums, I. B. (2009). Rapid recovery of a coral reef at Darwin Island, Galapagos Islands. *Galapagos Research*, 66, 6.
- González, P., Martínez, Y. B., Perera, O. y Álvarez, S. (2015). Estimación de indicadores ecológicos a nivel de comunidad y población de corales hermatípicos en arrecifes con grado diferente de impacto. *UCE Ciencia. Revista de postgrado*, 1(3).
- González-Solis, A., Torruco, D. y Torruco-González, Á. D. (2018). Biodiversidad de macroalgas en arrecifes coralinos de la Sonda de Campeche, el Caribe Mexicano y Belice. *Gayana. Botánica*, 75(1), 501-511.

- Graham, N. A. J. y Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), 315-326.
- Hernández, A., Rodríguez-Zaragoza, F. A., García, M. C., Castro, J.M. y Medina-Flores J. (2008). El manejo sostenible de los recursos pesqueros de la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro. WWF-México, 44 p.
- Hernández, Y. R. (2018). Efecto de la sedimentación en el desarrollo de los arrecifes coralinos. *Riads: Revistas de Investigación Agropecuaria y Desarrollo Sostenible*, 3(2), 42-49.
- Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Folke, C., Steneck, R. S. y Wilson, J. (2005). New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 380-386.
- INE-SEMARNAT. (2000). Programa de manejo de la reserva de la Biosfera Banco Chinchorro. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F., 193 p.
- Irwin, A., Greer, L., Humston, R., Devlin-Durante, M., Cabe, P., Lescinsky, H., Wirth, K., Curran, H. A. y Baums, I. B. (2017). Age and intraspecific diversity of resilient *Acropora* communities in Belize. *Coral Reefs*, 36(4), 1111-1120.
- Jaramillo-González, J. y Acosta, A. (2009). Comparación temporal en la estructura de una comunidad coralina en primeros estados de sucesión, Isla de San Andrés, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38, 2.
- Jiménez, C. (2001). Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Revista de Biología Tropical*, 49(2), 215-231.
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M. y Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(21), 8251-8253.
- Keith, S. A., Woolsey, E. S., Madin, J. S., Byrne, M. y Baird, A. H. (2015). Differential establishment potential of species predicts a shift in coral assemblage structure across a biogeographic barrier. *Ecography*, 38(12), 1225-1234.
- Kramer, P. A. (2003). Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA program(1997-2000). *Atoll Research Bulletin*, 496(3), 1-58.
- Legendre, P., & Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier.

- Lesser, M. P. y Jarett J. K. (2014). Culture-dependent and culture-independent analyses reveal no prokaryotic community shifts or recovery of *Serratia marcescens* in *Acropora palmata* with white pox disease. *Federation of European Microbiological Societies: Microbiology Ecology*, 88, 457-467.
- Lirman, D. (2000). Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251(1), 41-57.
- Lugo, A. E., Rogers, C. S. y Nixon, S. W. (2000). Hurricanes, coral reefs and rainforests: resistance, ruin and recovery in the Caribbean. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(2), 106-115.
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K. R. T., Patterson, M. y Witcher, B. (2009). Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 28(4), 925.
- Mora, C. (2008). A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1636), 767-773.
- Mora, C., Andréfouët, S., Costello, M. J., Kranenburg, C., Rollo, A., Veron, J., Gaston, K.J. y Myers, R. A. (2006). Coral reefs and the global network of marine protected areas. *Science New York Then Washington*, 2006, 1750.
- Morgan, K. M. y Kench, P. S. (2017). New rates of Indian Ocean carbonate production by encrusting coral reef calcifiers: Periodic expansions following disturbance influence reef-building and recovery. *Marine Geology*, 390, 72-79.
- Mumby, P. J. y Hastings, A. (2008). The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 854-862.
- Nugues, M. M., y Bak, R. P. (2006). Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Marine Ecology Progress Series*, 315, 75-86.
- Ostrander, G.K., Armstrong, K. M., Knobbe, E.T., Gerace, D. y Scully, E. P. (2000). Rapid transition in the structure of a coral reef community: The effects of coral bleaching and physical disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 5297-5302.

- Perera-Valderrama, S., Hernández-Arana, H., Ruiz-Zárate, M. Á., Alcolado, P. M., Caballero-Aragón, H., González-Cano, J., Vega-Zepeda, A. y Cobián-Rojas, D. (2016). Condition assessment of coral reefs of two marine protected areas under different regimes of use in the north-western Caribbean. *Ocean & Coastal Management*, 127, 16-25.
- Reaka-Kudla, M. L. (2001). Known and unknown biodiversity, risk of extinction and conservation strategy in the sea. *Waters in Peril*, 19, 33.
- Rocha, L. A., Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Papastamatiou, Y. P., Luiz, O. J., Pyle, R. L., y Bongaerts, P. (2018). Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science*, 361(6399), 281-284.
- Rodríguez, J. E. V. y Villamizar, E. (2000). Estructura de la comunidad de peces arrecifales de Playa Mero, Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 48(1), 107-113.
- Rodríguez, S. (2014). Los Santos de Maimona: un arrecife del Carbonífero. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 12, 69-77.
- Rodríguez-Zaragoza, F. A., M. Ortiz, F. Berrios, L. Campos, A. de Jesús-Navarrete, J. Castro-Pérez, A. Hernández-Flores, M. García-Rivas, F. Fonseca-Peralta y E. Gallegos-Aguilar, E. (2016). Trophic models and short-term dynamic simulations for benthic-pelagic communities at Banco Chinchorro Biosphere Reserve (Mexican Caribbean): a conservation case. *Community Ecology*, 17, 48-60.
- Rodríguez-Zaragoza, F. A. y Arias-González, J. E. (2015). Coral biodiversity and bio-construction in the northern sector of the mesoamerican reef system. *Frontiers in Marine Science*, 2, 13.
- Rodríguez-Zaragoza, F. A., Cupul-Magaña, A. L., Galván-Villa, C. M., Ríos-Jara, E., Ortiz, M., Robles-Jarero, E. G., López-Uriarte, E. y Arias-González, J. E. (2011). Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. *Biodiversity and Conservation*, 20(8), 1655-1675.
- Rodríguez-Zaragoza, F. A., Pérez-de Silva, C. V., Ruiz-Zárate, M. A., Cupul-Magaña, A. L., Ortiz, M., Medina-Hernández, A., Rico, P., Priego-Arenas, M.R. y Hernández-Flores, Á. (2012). Spatial variation of hermatypic coral assemblages in Cayo

- sCochinos Archipelago, Honduras. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(4), 992-1004.
- Rogers, C. S. (1993). Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12, 127-137.
- Rogers, C. S. (1993). Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12(3-4), 127-137.
- Selig, E. R. y Bruno, J. F. (2010). A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss. *Plos One*, 5(2), e9278.
- Serrano, X. M., Baums, I. B., Smith, T. B., Jones, R. J., Shearer, T. L. y Baker, A. C. (2016). Long distance dispersal and vertical gene flow in the Caribbean brooding coral *Porites astreoides*. *Scientific reports*, 6, 21619.
- Siboni, N., Abrego, D., Evenhuis, C., Logan, M. y Motti, C. A. (2015). Adaptation to local thermal regimes by crustose coralline algae does not affect rates of recruitment in coral larvae. *Coral Reefs*, 34(4), 1243-1253.
- Soto, I., Andréfouet, S., Hu, H., Muller, F. E., Wall, C. C., Sheng, J. y Hatcher, B. G. (2009). Physical connectivity in the Mesoamerican Barrier Reef System inferred from 9 years of ocean color observations. *Coral Reefs*, 28, 415-425.
- Steneck, R., Arnold, S. N., Boenish, R., De Leon, R., Mumby, P. J., Rasher, D. B. y Wilson, M. W. (2019). Managing recovery resilience in coral reefs against climate-induced bleaching and hurricanes: a 15 year case study from Bonaire, Dutch Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 6, 265.
- Sweet, M. J., Bythell, J. C. y Nugues M. M. (2013). Algae as reservoirs for coral pathogens. *PlosOne*, 8,e69717.
- Ter Braak, C. J. y Smilauer, P. (2002). CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5).
- Torres, J. L., y Morelock, J. A. C. K. (2002). Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *Caribbean Journal of Science*, 38(3/4), 222-229.
- Vega-Zepeda, A., Hernández-Arana, H. y Carricart-Ganivet, J. P. (2007). Spatial and size-frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro

- Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs*, 26(3), 671-676.
- Veron, J. E. N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T. M., Lough, J. M., Obura, D. O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C.R.C., Spalding, M., Stafford-Smith M.G. y Rogers, A. D. (2009). The coral reef crisis: The critical importance of < 350ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*, 58(10), 1428-1436.
- Villegas-Sánchez, C. A., Lara-Arenas, J. H., Castro-Pérez, J. M. y Arias-González, J. E. (2015). Patrones de reclutamiento de 4 especies ícticas en hábitats de parche y cordillera del arrecife Banco Chinchorro (Caribe mexicano). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 396-405.
- Wild, C., Hoegh-Guldberg, O., Naumann, M. S., Colombo-Pallotta, M. F., Ateweberhan, M., Fitt, W. K., Iglesias-Prieto, R., Palmer, C., Bythell, J. C., Ortiz, J. C., Loya, C. y van Woesik, R. (2011). Climate change impedes scleractinian corals as primary reef ecosystem engineers. *Marine and Freshwater Research*, 62, 205-215.
- Wilson, S. K., Robinson, J. P., Chong-Seng, K., Robinson, J. y Graham, N. A. (2019). Boom and bust of keystone structure on coral reefs. *Coral Reefs*, 1-11.
- Yasuhara, M. y Danovaro, R. (2016). Temperature impacts on deep-sea biodiversity. *Biological Reviews*, 91(2), 275-287.

12. Apéndices

12.1 Apéndice A

Cuadro A1. Datos de presencia/ausencia de las especies de coral hermatípico de Banco Chinchorro en las tres zonas estudiadas La Caldera (Cal), La Baliza (Bal) y Chancay (Chan), a través los cuatro periodos analizados abril 2007 (Abr 07), octubre 2007 (Oct 07), abril 2009 (Abr 09) y diciembre 2009 (Dic 09).

EMF	Familia	Especie	Abr 07			Oct 07			Abr 09			Dic 09		
			Cal	Bal	Cha									
Coral														
semiesférico	Siderastreidae	<i>Siderastrea</i> spp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
semiesférico	Montastraeidae	<i>Montastrea cavernosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
semiesférico	Meandrinidae	<i>Dichocoenia stokesii</i>		X	X			X	X		X			X
Coral														
semiesférico	Astrocoeniidae	<i>Stephanocoenia</i>		X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
semiesférico	Mussidae	<i>Favia fragum</i>		X				X		X	X	X		
Coral														
semiesférico	Mussidae	<i>Manicina areolata</i>	X	X		X				X				X
Coral														
semiesférico	Mussidae	<i>Isophyllastrea rigida</i>	X		X	X					X	X	X	X
Coral														
semiesférico	Mussidae	<i>Mussa angulosa</i>						X						
Coral														
cerebriforme	Mussidae	<i>Pseudodiploria clivosa</i>	X	X		X			X	X	X			X
Coral														
cerebriforme	Mussidae	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
cerebriforme	Mussidae	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	X	X	X	X	X		X	X		X	X	X
Coral														
cerebriforme	Mussidae	<i>Colpophyllia natans</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X
Coral														
cerebriforme	Meandrinidae	<i>Meandrina meandrites</i>	X	X	X	X		X	X	X	X		X	X
Coral														
submasivo	Merulinidae	<i>Orbicella annularis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
submasivo	Montastraeidae	<i>Orbicella franksi</i>		X	X	X		X	X	X	X		X	X

Coral														
submasivo	Merulinidae	<i>Orbicella faveolata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
submasivo	Poritidae	<i>Porites astreoides</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral folioso	Agariciidae	<i>Agaricia tenuifolia</i>	X	X	X	X		X	X		X	X		X
Coral														
incrustante	Agariciidae	<i>Agaricia agaricites</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Coral														
incrustante	Agariciidae	<i>Agaricia fragilis</i>	X	X				X			X		X	
Coral														
placas/plato	Agariciidae	<i>Agaricia lamarcki</i>	X	X		X	X		X	X		X	X	X
Coral														
placas/plato	Agariciidae	<i>Agaricia grahamae</i>												
Coral														
incrustante	Agariciidae	<i>Helioseris cucullata</i>					X			X	X			
Coral														
caroso	Mussidae	<i>Mycetophyllias pp.</i>		X			X	X	X	X		X	X	X
Coral														
caroso	Mussidae	<i>Scolymia spp.</i>			X		X			X			X	
Coral pilar	Meandrinidae	<i>Dendrogyra cylindrus</i>	X		X				X			X		
Coral														
ramoso	Acroporidae	<i>Acropora palmata</i>			X			X			X			X
Coral														
ramoso	Acroporidae	<i>Acropora prolifera</i>												
Coral														
ramoso	Acroporidae	<i>Acropora cervicornis</i>	X	X	X	X						X		
Coral														
digitiforme	Poritidae	<i>Porites porites</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
Coral														
digitiforme	Poritidae	<i>Porites divaricata</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X
Coral														
digitiforme	Poritidae	<i>Porites furcata</i>	X	X	X	X		X	X		X	X	X	X
Coral														
digitiforme	Pocilloporidae	<i>Madrasia spp.</i>	X				X				X	X	X	
Coral copa y														
flor	Meandrinidae	<i>Eusmilia fastigiata</i>	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X

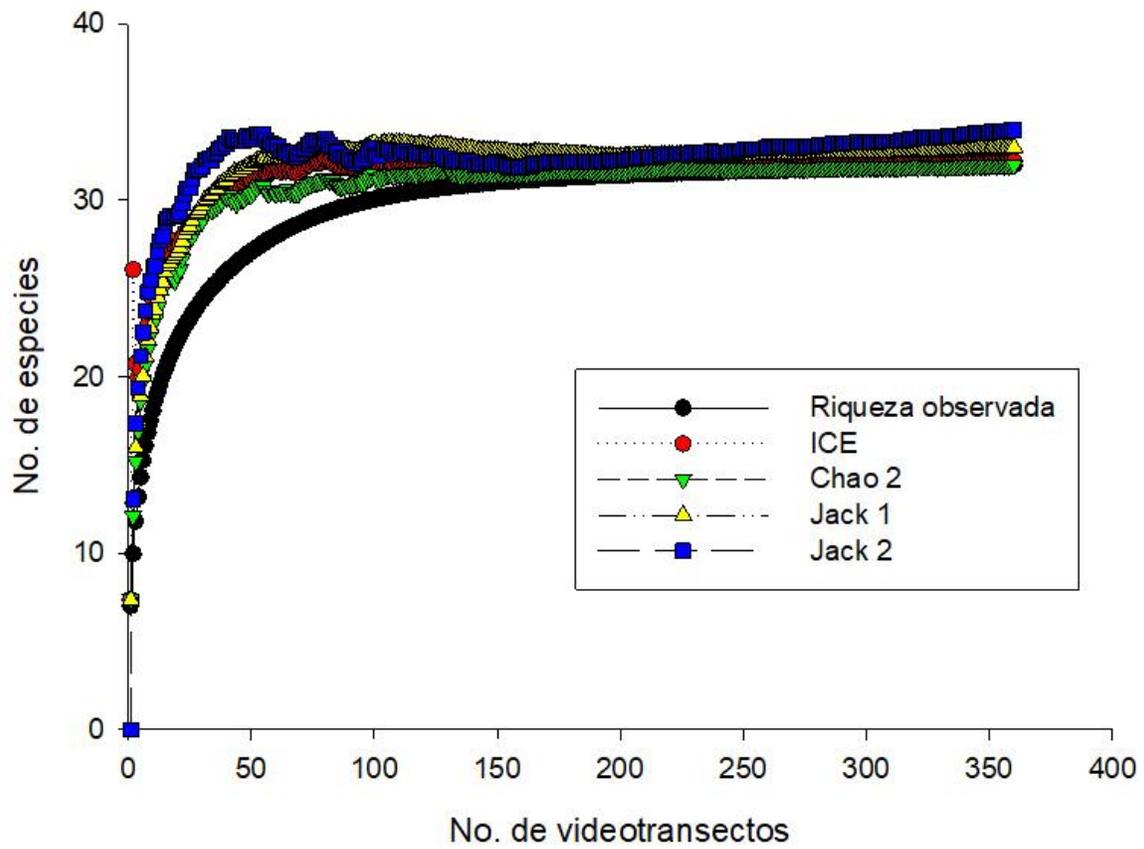


Figura A1. Evaluación del esfuerzo de muestreo. Curvas de acumulación de especies observadas y especies estimadas con los estimadores no paramétricos ICE, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2.

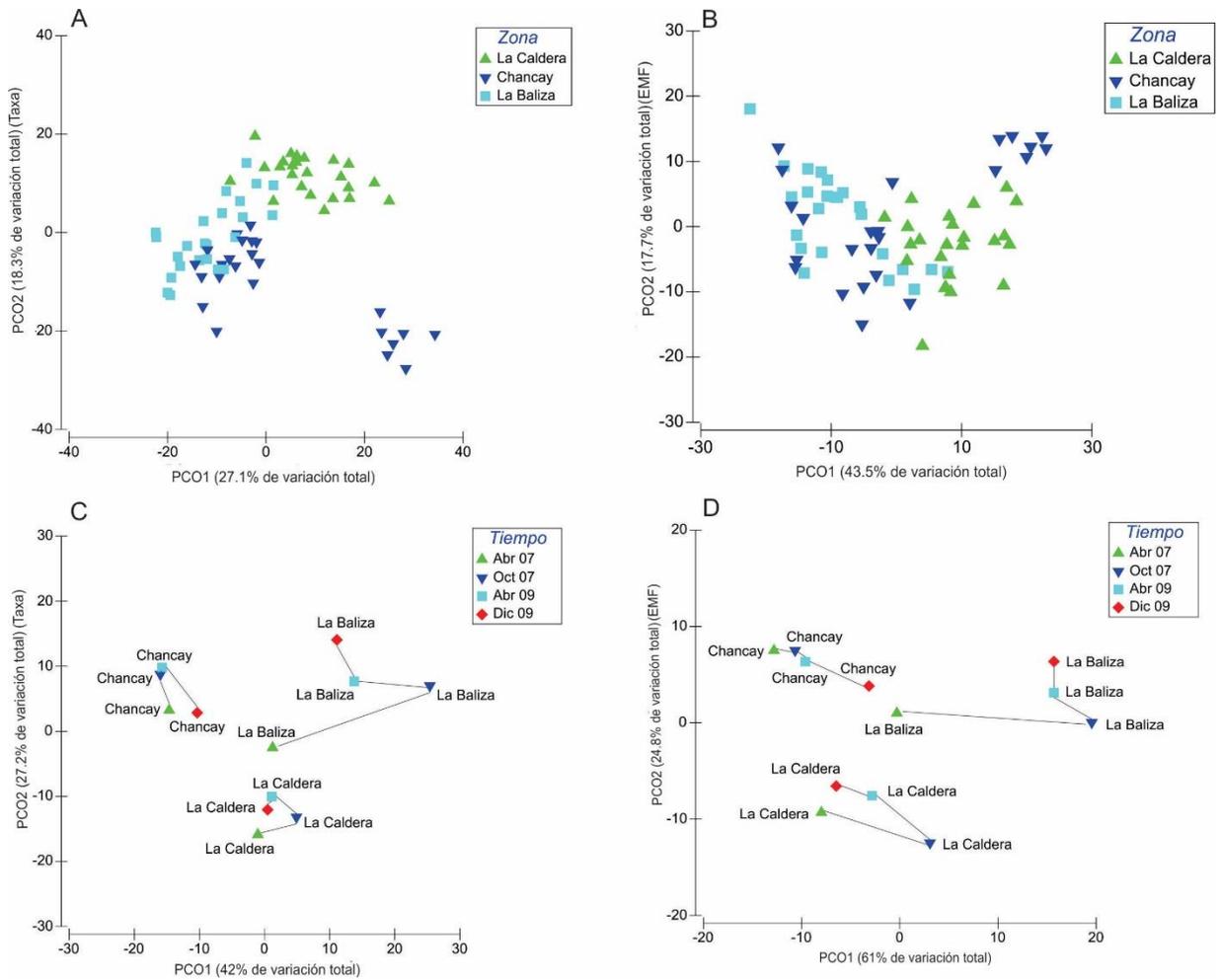


Figura A2. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basados en sitios anidados en las zonas a nivel de taxa (A) y entidades morfofuncionales(B) y PCOs de composición y cobertura de corales hermatípicos, basados en zonas x tiempo a nivel de taxa(C) y EMF (D).

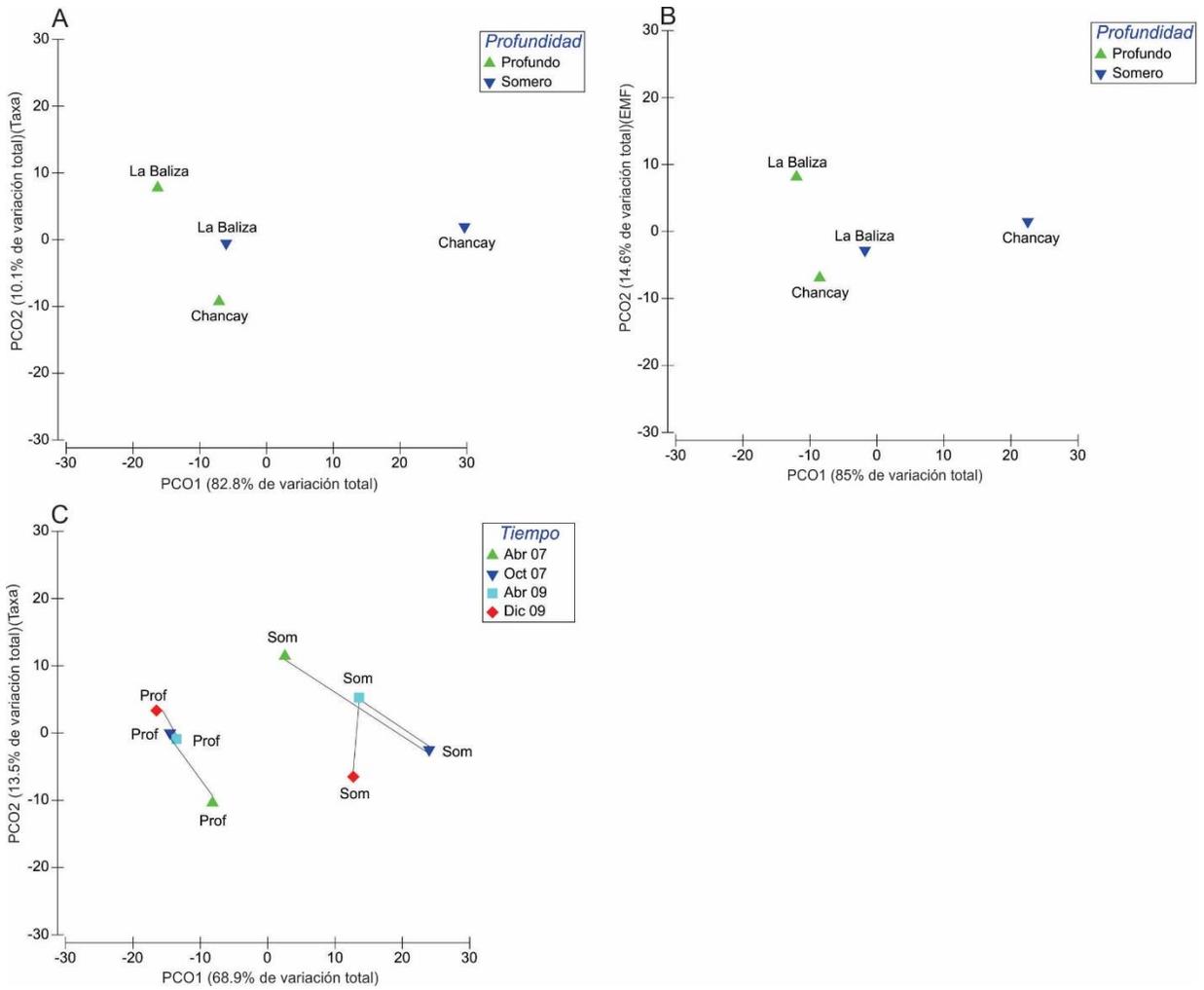


Figura A3. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basado en zona x profundidad a nivel de taxa (A) y entidades morfofuncionales(B) y PCO sobre composición y cobertura de corales hermatípicos basado en profundidad x año a nivel de taxa(C).

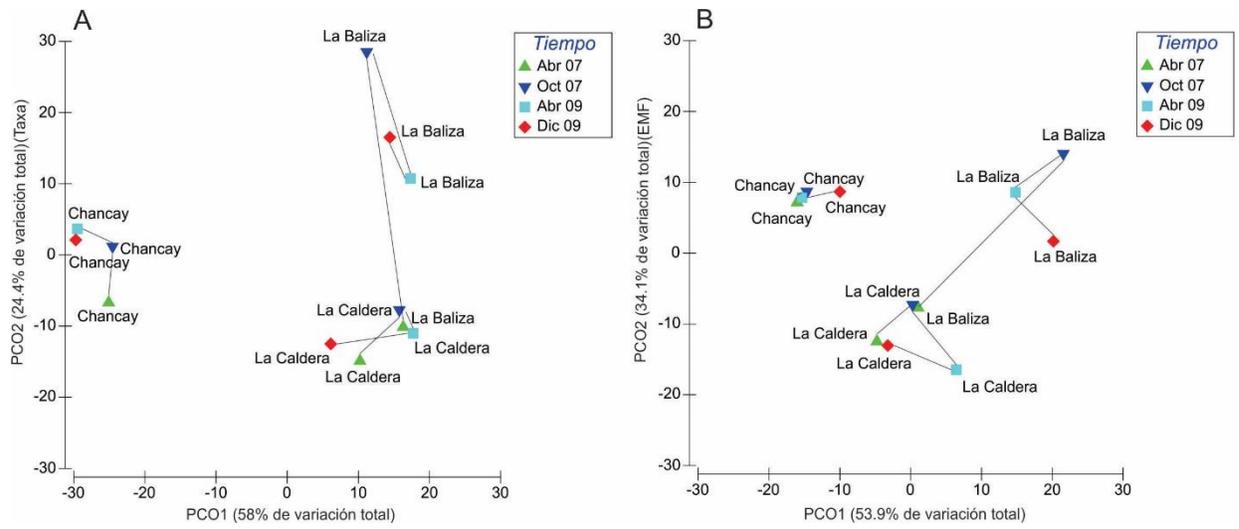


Figura A4. Análisis de coordenadas principales (PCO) sobre composición y cobertura de taxa de corales hermatípicos (A) y entidades morfofuncionales (B) basados en zona x tiempo de las zonas someras.

Cuadro A2. Pruebas *a posteriori* de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Tiempo x Zona. Modelo 1.

FV	t	P	FV	t	P
Taxa			EMF		
<u>La Caldera</u>			<u>La Caldera</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	2.1296	0.0266	Abr 07 vs. Oct 07	2.032	0.0321
Abr 07 vs. Abr 09	1.6679	0.0586	Abr 07 vs. Abr 09	1.113	0.3092
Abr 07 vs. Dic 09	1.2296	0.2283	Abr 07 vs. Dic 09	0.895	0.5240
Oct 07 vs. Abr 09	2.1426	0.0361	Oct 07 vs. Abr 09	2.773	0.0062
Oct 07 vs. Dic 09	2.0468	0.0200	Oct 07 vs. Dic 09	1.964	0.0432
Abr 09 vs. Dic 09	1.8845	0.0208	Abr 09 vs. Dic 09	1.446	0.1284
<u>La Baliza</u>			<u>La Baliza</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	2.8652	0.0059	Abr 07 vs. Oct 07	4.878	0.0034
Abr 07 vs. Abr 09	1.9674	0.0260	Abr 07 vs. Abr 09	3.001	0.0109
Abr 07 vs. Dic 09	3.0934	0.0027	Abr 07 vs. Dic 09	5.839	0.0023
Oct 07 vs. Abr 09	1.6361	0.0766	Oct 07 vs. Abr 09	2.086	0.0537
Oct 07 vs. Dic 09	1.9397	0.0469	Oct 07 vs. Dic 09	2.586	0.0117
Abr 09 vs. Dic 09	1.3175	0.1725	Abr 09 vs. Dic 09	1.694	0.1282
<u>Chancay</u>			<u>Chancay</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	1.2355	0.2205	Abr 07 vs. Oct 07	1.202	0.2660
Abr 07 vs. Abr 09	1.6035	0.0725	Abr 07 vs. Abr 09	1.227	0.2615
Abr 07 vs. Dic 09	1.2913	0.2285	Abr 07 vs. Dic 09	1.194	0.3708
Oct 07 vs. Abr 09	0.71091	0.7384	Oct 07 vs. Abr 09	0.397	0.7067
Oct 07 vs. Dic 09	1.1864	0.3190	Oct 07 vs. Dic 09	1.19	0.3385
Abr 09 vs. Dic 09	1.3327	0.1763	Abr 09 vs. Dic 09	1.257	0.2575
<u>Abril 07</u>			<u>Abril 07</u>		
La Caldera vs. Chancay	2.2729	0.0018	La Caldera vs. Chancay	1.746	0.0541
La Caldera vs. La Baliza	2.5624	0.0023	La Caldera vs. La Baliza	3.015	0.0030
Chancay vs. La Baliza	2.4575	0.0016	Chancay vs. La Baliza	1.347	0.2299
<u>Octubre 07</u>			<u>Octubre 07</u>		
La Caldera vs. Chancay	2.3862	0.0024	La Caldera vs. Chancay	1.755	0.0267
La Caldera vs. La Baliza	3.8964	0.0021	La Caldera vs. La Baliza	3.706	0.0021
Chancay vs. La Baliza	2.3381	0.0021	Chancay vs. La Baliza	1.742	0.0225
<u>Abril 09</u>			<u>Abril 09</u>		
La Caldera vs. Chancay	2.627	0.0026	La Caldera vs. Chancay	1.836	0.0217
La Caldera vs. La Baliza	2.7199	0.0020	La Caldera vs. La Baliza	3.812	0.0023

Chancay vs. La Baliza	2.1972	0.0057	Chancay vs. La Baliza	1.679	0.0249
<u>Diciembre 09</u>			<u>Diciembre 09</u>		
La Caldera vs. Chancay	3.0193	0.0025	La Caldera vs. Chancay	2.304	0.0166
La Caldera vs. La Baliza	4.0109	0.0028	La Caldera vs. La Baliza	4.247	0.0028
Chancay vs. La Baliza	2.2035	0.0022	Chancay vs. La Baliza	1.278	0.1207

Cuadro A3. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Zona X Profundidad. Modelo 2.

FV	t	P	FV	t	P
Taxa			EMF		
<u>Profundo</u>			<u>Profundo</u>		
Chancay vs. La Baliza	3.2752	0.0001	Chancay vs. La Baliza	1.9968	0.0055
<u>Somero</u>			<u>Somero</u>		
Chancay vs. La Baliza	7.3738	0.0001	Chancay vs. La Baliza	6.0249	0.0001
<u>La Baliza</u>			<u>La Baliza</u>		
Somero vs. Profundo	1.6518	0.0113	Somero vs. Profundo	0.85765	0.5682
<u>Chancay</u>			<u>Chancay</u>		
Somero vs. Profundo	6.4435	0.0001	Somero vs. Profundo	6.9379	0.0001

Cuadro A4. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa de coral con factores cruzados Tiempo x Profundidad. Modelo 2.

FV	t	P
Taxa		
<u>Somero</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	1.8817	0.0010
Abr 07 vs. Abr 09	1.7754	0.0039
Abr 07 vs. Dic 09	2.4696	0.0001
Oct 07 vs. Abr 09	1.0347	0.3927
Oct 07 vs. Dic 09	1.3551	0.1047
Abr 09 vs. Dic 09	1.3236	0.1220
<u>Profundo</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	1.062	0.3429
Abr 07 vs. Abr 09	1.2618	0.1289
Abr 07 vs. Dic 09	1.3422	0.0840
Oct 07 vs. Abr 09	1.6635	0.0088
Oct 07 vs. Dic 09	2.387	0.0001
Abr 09 vs. Dic 09	1.3029	0.1011
<u>Abril 07</u>		
Profundo vs. Somero	2.4937	0.0001
<u>Octubre 07</u>		
Profundo vs. Somero	3.0435	0.0001
<u>Abril 09</u>		
Profundo vs. Somero	2.7099	0.0001
<u>Diciembre 09</u>		
Profundo vs. Somero	1.8317	0.0004

Cuadro A5. Pruebas a posteriori de los PERMANOVA sobre composición de taxa y entidades morfofuncionales (EMF) de coral con factores cruzados Tiempo x Zona. Modelo 3.

FV	t	P	FV	t	P
Taxa			EMF		
<u>La Caldera</u>			<u>La Caldera</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	2.272	0.0001	Abr 07 vs. Oct 07	2.5991	0.0001
Abr 07 vs. Abr 09	2.0068	0.0003	Abr 07 vs. Abr 09	1.5135	0.0537
Abr 07 vs. Dic 09	1.5472	0.0226	Abr 07 vs. Dic 09	1.2469	0.1854
Oct 07 vs. Abr 09	2.0202	0.0010	Oct 07 vs. Abr 09	2.4508	0.0003
Oct 07 vs. Dic 09	2.1611	0.0005	Oct 07 vs. Dic 09	2.1934	0.0015
Abr 09 vs. Dic 09	2.016	0.0007	Abr 09 vs. Dic 09	1.5021	0.0576
<u>La Baliza</u>			<u>La Baliza</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	2.2888	0.0001	Abr 07 vs. Oct 07	3.1981	0.0001
Abr 07 vs. Abr 09	1.8083	0.0009	Abr 07 vs. Abr 09	2.7884	0.0001
Abr 07 vs. Dic 09	1.6095	0.0066	Abr 07 vs. Dic 09	2.0656	0.0024
Oct 07 vs. Abr 09	1.293	0.1311	Oct 07 vs. Abr 09	1.239	0.2256
Oct 07 vs. Dic 09	0.99932	0.4387	Oct 07 vs. Dic 09	1.3156	0.1611
Abr 09 vs. Dic 09	1.0674	0.3604	Abr 09 vs. Dic 09	0.97557	0.4467
<u>Chancay</u>			<u>Chancay</u>		
Abr 07 vs. Oct 07	1.0079	0.4374	Abr 07 vs. Oct 07	1.1028	0.3494
Abr 07 vs. Abr 09	1.2868	0.0939	Abr 07 vs. Abr 09	1.3141	0.1113
Abr 07 vs. Dic 09	2.2662	0.0047	Abr 07 vs. Dic 09	2.4312	0.0074
Oct 07 vs. Abr 09	0.94078	0.5012	Oct 07 vs. Abr 09	0.69292	0.7343
Oct 07 vs. Dic 09	1.5248	0.0836	Oct 07 vs. Dic 09	1.4891	0.1206
Abr 09 vs. Dic 09	1.4418	0.1070	Abr 09 vs. Dic 09	1.2306	0.2078
<u>Abril 07</u>			<u>Abril 07</u>		
La Caldera vs. Chancay	5.0964	0.0001	La Caldera vs. Chancay	4.9862	0.0001
La Caldera vs. La Baliza	2.9134	0.0001	La Caldera vs. La Baliza	3.6005	0.0001
Chancay vs. La Baliza	5.0546	0.0001	Chancay vs. La Baliza	5.1932	0.0001
<u>Octubre 07</u>			<u>Octubre 07</u>		
La Caldera vs. Chancay	5.2578	0.0001	La Caldera vs. Chancay	4.083	0.0001
La Caldera vs. La Baliza	3.2934	0.0001	La Caldera vs. La Baliza	3.4649	0.0001
Chancay vs. La Baliza	3.6348	0.0001	Chancay vs. La Baliza	2.9685	0.0001
<u>Abril 09</u>			<u>Abril 09</u>		
La Caldera vs. Chancay	4.9328	0.0001	La Caldera vs. Chancay	3.6413	0.0001
La Caldera vs. La Baliza	2.6802	0.0001	La Caldera vs. La Baliza	4.2538	0.0001

Chancay vs. La Baliza	3.9178	0.0001	Chancay vs. La Baliza	3.6373	0.0001
<u>Diciembre 09</u>			<u>Diciembre 09</u>		
La Caldera vs. Chancay	3.9031	0.0001	La Caldera vs. Chancay	2.2364	0.0018
La Caldera vs. La Baliza	3.3221	0.0001	La Caldera vs. La Baliza	3.6083	0.0001
Chancay vs. La Baliza	3.3097	0.0001	Chancay vs. La Baliza	1.7575	0.0453

Cuadro A6. Análisis SIMPER que considera el Tiempo, las Zonas y los Sitios (Zonas) a nivel de taxa. Se representa la disimilitud promedio (Dis. Prom.), la disimilitud mínima (Dis. Min.) y máxima (Dis. Max.), así como la incidencia (Inc.). Modelo 1.

La Caldera			La Baliza			Chancay		
Dis. Min.= 27.45			Dis. Min.= 35.69			Dis. Min.= 27.50		
Dis. Max.= 45.34			Dis. Max.= 62.19			Dis. Max.= 72.19		
Dis. Prom. Total = 35.97			Dis. Prom. Total = 47.40			Dis. Prom. Total = 48.5		
		<u>Dis.</u>			<u>Dis.</u>			<u>Dis.</u>
<u>Taxa</u>	<u>Prom.</u>	<u>Inc.</u>	<u>Taxa</u>	<u>Prom.</u>	<u>Inc.</u>	<u>Taxa</u>	<u>Prom.</u>	<u>Inc.</u>
<i>Orbicella faveolata</i>	9.60	83	<i>Orbicella faveolata</i>	11.38	85	<i>Agaricia tenuifolia</i>	8.15	42
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	8.24	82	<i>Orbicella annularis</i>	10.26	84	<i>Orbicella faveolata</i>	7.46	67
<i>Siderastrea</i> spp.	7.66	78	<i>Montastrea cavernosa</i>	9.51	86	<i>Montastrea cavernosa</i>	7.43	69
<i>Montastrea cavernosa</i>	7.35	68	<i>Siderastrea</i> spp.	9.08	85	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	6.43	67
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	6.35	67	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	6.82	64	<i>Porites furcata</i>	5.18	47
<i>Porites porites</i>	5.64	64	<i>Porites astreoides</i>	5.86	66	<i>Agaricia agaricites</i>	5.10	53
<i>Porites furcata</i>	3.83	46	<i>Agaricia agaricites</i>	4.50	41	<i>Porites astreoides</i>	4.93	49
<i>Agaricia tenuifolia</i>	3.58	39	<i>Porites furcata</i>	1.82	22	<i>Siderastrea</i> spp.	4.74	48
<i>Orbicella annularis</i>	2.73	32	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	1.76	21	<i>Orbicella annularis</i>	3.25	37
<i>Colpophyllia natans</i>	2.07	27	<i>Colpophyllia natans</i>	1.73	22	<i>Meandrina meandrites</i>	2.52	28
<i>Porites divaricata</i>	1.71	24	<i>Meandrina meandrites</i>	1.24	15	<i>Orbicella franksi</i>	1.65	17
<i>Porites astreoides</i>	1.21	18	<i>Porites porites</i>	0.73	9	<i>Acropora palmata</i>	1.12	8
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	0.80	8	<i>Orbicella franksi</i>	0.36	5	<i>Dichocoenia stokesii</i>	1.09	14
<i>Agaricia agaricites</i>	0.54	9	<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.29	4	<i>Eusmilia fastigiata</i>	1.07	14
<i>Stephanocoenia</i>	0.53	7	<i>Stephanocoenia</i>	0.13	2	<i>Stephanocoenia</i>	1.05	13
<i>Meandrina meandrites</i>	0.16	3	<i>Helioseris cucullata</i>	0.07	1	<i>Porites divaricata</i>	0.83	12
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.05	1				<i>Colpophyllia natans</i>	0.75	9
						<i>Porites porites</i>	0.07	1

Cuadro A7. Análisis SIMPER que considera el Tiempo, las Zonas y los Sitios(Zonas) a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la disimilitud promedio (Dis. Prom.), la disimilitud mínima (Dis. Min.) y máxima (Dis. Max.), así como la incidencia (Inc.). Modelo 1.

La Caldera			La Baliza			Chancay		
Dis. Min.= 16.2			Dis. Min.= 20.53			Dis. Min.= 19.21		
Dis. Max.= 39.81			Dis. Max.= 53.35			Dis. Max.= 61.31		
Dis. Prom. Total = 24.64			Dis. Prom. Total = 31.23			Dis. Prom. Total = 34.96		
	<u>Dis.</u>			<u>Dis.</u>	<u>Inc</u>		<u>Dis.</u>	<u>Inc</u>
<u>EMF</u>	<u>Prom.</u>	<u>Inc.</u>	<u>EMF</u>	<u>Prom.</u>	.	<u>EMF</u>	<u>Prom.</u>	.
Cerebriforme	18.04	87	Cerebriforme	22.12	89	Cerebriforme	15.97	69
Semiesférico	17.30	83	Submasivo	16.87	73	Folioso	12.04	40
Digitiforme	13.55	74	Semiesférico	13.49	69	Submasivo	11.76	55
Folioso	10.27	52	Incrustante	11.89	60	Digitiforme	10.27	53
Submasivo	7.32	46	Digitiforme	6.36	31	Incrustante	8.92	49
Pilar	1.76	8	Copa y Flor	1.73	13	Semiesférico	5.76	31
Incrustante	1.71	13	Ramoso	0.13	1	Copa y Flor	2.53	13
Copa y Flor	0.80	8				Ramoso	1.57	8
Placas/Plato	0.20	2						

Cuadro A8. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 1.

Taxa	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 54.60				
	Chancay Abr 07	La Baliza Abr 07		
<i>Orbicella faveolata</i>	0.22	1.38	10.82	10.82
<i>Orbicella annularis</i>	0.12	1.05	9.64	20.46
<i>Porites astreoides</i>	0.97	0.12	8.62	29.08
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.96	0.01	8.08	37.16
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.23	0.69	7.75	44.90
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.30	0.41	7.10	52.00
<i>Porites furcata</i>	0.33	0.27	6.63	58.63
<i>Siderastrea spp.</i>	1.11	0.48	6.25	64.88
<i>Agaricia agaricites</i>	0.75	1.07	5.15	70.03
Disimilitud promedio = 51.63				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Oct 07		
<i>Orbicella annularis</i>	1.05	0.58	11.69	11.69
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.69	0.21	9.98	21.67
<i>Orbicella faveolata</i>	1.38	1.11	9.60	31.27
<i>Agaricia agaricites</i>	1.07	0.35	9.53	40.80
<i>Siderastrea spp.</i>	0.48	0.59	8.81	49.61
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.41	0.37	8.10	57.72
<i>Porites astreoides</i>	0.12	0.07	6.92	64.63
<i>Porites furcata</i>	0.27	0.00	5.83	70.46
Disimilitud promedio = 61.34				
	Chancay Oct 07	La Baliza Oct 07		
<i>Porites astreoides</i>	1.14	0.07	12.84	12.84
<i>Orbicella faveolata</i>	0.84	1.11	11.86	24.70
<i>Siderastrea spp.</i>	1.19	0.59	10.38	35.08
<i>Agaricia agaricites</i>	0.94	0.35	8.91	43.98
<i>Agaricia tenuifolia</i>	1.84	0.00	8.69	52.67
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.40	0.37	8.62	61.29
<i>Orbicella annularis</i>	0.19	0.58	8.34	69.63

Disimilitud promedio = 50.68

	Chancay Abr 07	Chancay Abr 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.96	1.16	12.39	12.39
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.30	0.63	9.26	21.66
<i>Orbicella faveolata</i>	0.22	0.60	8.98	30.63
<i>Porites furcata</i>	0.33	0.31	8.10	38.74
<i>Agaricia agaricites</i>	0.75	0.50	7.15	45.89
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.23	0.25	7.15	53.04
<i>Porites astreoides</i>	0.97	1.21	7.10	60.14
<i>Siderastrea spp.</i>	1.11	0.87	6.35	66.49

Disimilitud promedio = 48.59

	La Baliza Abr 07	La Baliza Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.38	0.53	10.19	10.19
<i>Orbicella annularis</i>	1.05	0.49	9.84	20.03
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.69	0.11	9.78	29.82
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.41	0.47	8.71	38.53
<i>Siderastre spp.</i>	0.48	0.39	6.93	45.46
<i>Porites astreoides</i>	0.12	0.09	6.69	52.15
<i>Agaricia agaricites</i>	1.07	0.58	5.86	58.01
<i>Porites furcata</i>	0.27	0.00	5.78	63.78
<i>Colpophyllia natans</i>	0.13	0.09	5.46	69.25

Disimilitud promedio = 51.42

	La Baliza Oct 07	La Baliza Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.11	0.53	13.31	13.31
<i>Orbicella annularis</i>	0.58	0.49	12.67	25.98
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.37	0.47	11.39	37.37
<i>Siderastrea spp.</i>	0.59	0.39	11.38	48.74
<i>Agaricia agaricites</i>	0.35	0.58	11.03	59.78
<i>Porites astreoides</i>	0.07	0.09	8.12	67.90

Disimilitud promedio = 56.76

	Chancay Abr 09	La Baliza Abr 09		
<i>Porites astreoides</i>	1.21	0.09	11.75	11.75

<i>Orbicella faveolata</i>	0.60	0.53	9.90	21.65
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.63	0.47	9.79	31.44
<i>Orbicella annularis</i>	0.09	0.49	9.27	40.71
<i>Siderastrea</i> spp.	0.87	0.39	7.80	48.51
<i>Agaricia tenuifolia</i>	1.16	0.00	7.40	55.91
<i>Agaricia agaricites</i>	0.50	0.58	6.75	62.66
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.25	0.11	6.11	68.77

Disimilitud promedio = 50.78

	Chancay Abr 07	Chancay Dic 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.96	0.63	11.19	11.19
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.30	0.40	8.72	19.91
<i>Porites furcata</i>	0.33	0.34	8.02	27.93
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.23	0.25	7.47	35.40
<i>Agaricia agaricites</i>	0.75	0.68	7.11	42.51
<i>Orbicella faveolata</i>	0.22	0.23	7.09	49.60
<i>Porites astreoides</i>	0.97	0.92	6.91	56.50
<i>Siderastrea</i> spp.	1.11	1.01	6.12	62.63
<i>Orbicella annularis</i>	0.12	0.02	5.46	68.09

Disimilitud promedio = 51.99

	Chancay Oct 07	Chancay Dic 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	1.84	0.63	10.28	10.28
<i>Orbicella faveolata</i>	0.84	0.23	9.28	19.56
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.40	0.40	8.92	28.48
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.41	0.25	8.20	36.68
<i>Porites astreoides</i>	1.14	0.92	8.12	44.80
<i>Agaricia agaricites</i>	0.94	0.68	7.70	52.50
<i>Porites furcata</i>	0.45	0.34	7.61	60.11
<i>Siderastrea</i> spp.	1.19	1.01	7.14	67.26

Disimilitud promedio = 50.91

	Chancay Abr 09	Chancay Dic 09		
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.63	0.40	10.11	10.11
<i>Orbicella faveolata</i>	0.60	0.23	9.64	19.75
<i>Agaricia tenuifolia</i>	1.16	0.63	9.53	29.28

<i>Porites astreoides</i>	1.21	0.92	8.81	38.09
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.25	0.25	7.74	45.83
<i>Porites furcata</i>	0.31	0.34	7.60	53.43
<i>Agaricia agaricites</i>	0.50	0.68	7.31	60.74
<i>Siderastrea</i> spp.	0.87	1.01	6.42	67.16
Disimilitud promedio = 48.67				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Dic 09		
<i>Orbicella annularis</i>	0.49	0.21	12.08	12.08
<i>Orbicella faveolata</i>	0.53	0.58	11.29	23.37
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.11	0.11	10.06	33.42
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.47	0.65	8.13	41.55
<i>Siderastrea</i> spp.	0.39	0.48	7.59	49.14
<i>Porites astreoides</i>	0.09	0.09	6.92	56.06
<i>Porites furcata</i>	0.00	0.01	6.10	62.16
<i>Agaricia agaricites</i>	0.58	0.49	5.34	67.49
Disimilitud promedio = 49.54				
	La Baliza Oct 07	La Baliza Dic 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.11	0.58	15.21	15.21
<i>Siderastrea</i> spp.	0.59	0.48	12.77	27.99
<i>Orbicella annularis</i>	0.58	0.21	12.46	40.44
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.37	0.65	11.55	52.00
<i>Agaricia agaricites</i>	0.35	0.49	10.57	62.56
<i>Porites astreoides</i>	0.07	0.09	8.89	71.46
Disimilitud promedio = 52.86				
	Chancay Dic 09	La Baliza Dic 09		
<i>Porites astreoides</i>	0.92	0.09	11.60	11.60
<i>Orbicella faveolata</i>	0.23	0.58	11.31	22.91
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.40	0.65	9.92	32.83
<i>Siderastrea</i> spp.	1.01	0.48	9.22	42.05
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.25	0.11	7.47	49.52
<i>Orbicella annularis</i>	0.02	0.21	7.27	56.79
<i>Agaricia agaricites</i>	0.68	0.49	6.31	63.10
<i>Meandrina meandrites</i>	0.12	0.05	5.23	68.33

Cuadro A9. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 1.

EMF	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 32.08				
	Chancay Abr 07	La Baliza Abr 07		
Cerebriforme	0.41	0.99	18.31	18.31
Folioso	2.96	0.01	17.05	35.36
Digitiforme	0.39	0.34	15.97	51.33
Incrustante	0.75	1.11	11.94	63.27
Semiesférico	1.43	0.91	11.07	74.34
Disimilitud promedio = 36.51				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Oct 07		
Cerebriforme	0.99	0.31	23.08	23.08
Incrustante	1.11	0.35	19.06	42.14
Digitiforme	0.34	0.00	16.37	58.51
Submasivo	2.57	1.76	15.13	73.64
Disimilitud promedio = 42.20				
	Chancay Oct 07	La Baliza Oct 07		
Incrustante	0.95	0.35	17.35	17.35
Submasivo	2.21	1.76	16.93	34.29
Cerebriforme	0.55	0.31	16.87	51.16
Semiesférico	1.64	0.97	15.70	66.86
Disimilitud promedio = 31.26				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Abr 09		
Cerebriforme	0.99	0.30	23.22	23.22
Digitiforme	0.34	0.01	17.95	41.17
Submasivo	2.57	1.18	15.74	56.91
Semiesférico	0.91	0.88	13.94	70.85
Disimilitud promedio = 33.74				

	La Baliza Oct 07	La Baliza Abr 09		
Cerebriforme	0.31	0.30	22.88	22.88
Incrustante	0.35	0.62	22.84	45.72
Submasivo	1.76	1.18	21.71	67.43
Disimilitud promedio = 37.20				
	Chancay Abr 09	La Baliza Abr 09		
Cerebriforme	0.33	0.30	17.81	17.81
Submasivo	2.03	1.18	17.20	35.01
Semiesférico	1.55	0.88	15.57	50.58
Incrustante	0.51	0.62	14.08	64.66
Folioso	1.16	0.00	13.83	78.50
Disimilitud promedio = 35.41				
	Chancay Abr 07	Chancay Dic 09		
Folioso	2.96	0.63	19.07	19.07
Cerebriforme	0.41	0.54	16.98	36.05
Digitiforme	0.39	0.46	16.79	52.84
Incrustante	0.75	0.68	13.28	66.13
Disimilitud promedio = 33.44				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Dic 09		
Cerebriforme	0.99	0.17	24.67	24.67
Submasivo	2.57	0.90	19.81	44.48
Digitiforme	0.34	0.02	16.63	61.11
Semiesférico	0.91	1.14	12.06	73.17
Disimilitud promedio = 35.30				
	La Baliza Oct 07	La Baliza Dic 09		
Submasivo	1.76	0.90	24.85	24.85
Incrustante	0.35	0.50	19.82	44.67
Cerebriforme	0.31	0.17	19.30	63.97
Semiesférico	0.97	1.14	18.66	82.64

Disimilitud promedio = 33.93

	Chancay Dic 09	La Baliza Dic 09		
Cerebriforme	0.54	0.17	21.20	21.20
Submasivo	1.38	0.90	19.58	40.79
Semiesférico	1.47	1.14	14.18	54.96
Digitiforme	0.46	0.02	13.41	68.37

Cuadro A10. Análisis SIMPER que considera la zona y la profundidad a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 2.

Taxa	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio= 59.11				
	Profundo Chancay	Somero Chancay		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.00	4.81	18.10	18.10
<i>Porites furcata</i>	0.04	0.96	9.82	27.92
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.63	0.05	9.14	37.06
<i>Orbicella faveolata</i>	0.61	0.20	7.95	45.01
<i>Porites astreoides</i>	0.63	1.88	7.50	52.51
<i>Agaricia agaricites</i>	0.94	0.29	7.48	59.99
<i>Siderastrea spp.</i>	1.20	0.74	6.82	66.80
Disimilitud promedio= 66.99				
	Somero Chancay	Somero La Baliza		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	4.81	0.00	16.51	16.51
<i>Porites astreoides</i>	1.88	0.10	11.43	27.94
<i>Orbicella annularis</i>	0.03	0.95	10.06	38.00
<i>Orbicella faveolata</i>	0.20	0.90	9.61	47.62
<i>Porites furcata</i>	0.96	0.13	9.04	56.65
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.05	0.46	7.79	64.45
<i>Siderastrea spp.</i>	0.74	0.62	6.64	71.09
Disimilitud promedio= 51.59				
	Profundo Chancay	Profundo La Baliza		
<i>Orbicella faveolata</i>	0.61	0.90	12.01	12.01
<i>Porites astreoides</i>	0.63	0.09	11.22	23.23
<i>Siderastrea spp.</i>	1.20	0.34	10.72	33.95
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.63	0.48	9.43	43.38
<i>Orbicella annularis</i>	0.14	0.19	7.95	51.33
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.31	0.16	7.59	58.92
<i>Agaricia agaricites</i>	0.94	0.52	7.39	66.32
Disimilitud promedio= 49.71				
	Somero La Baliza	Profundo La Baliza		

<i>Orbicella annularis</i>	0.95	0.19	12.76	12.76
<i>Orbicella faveolata</i>	0.90	0.90	11.85	24.61
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.46	0.48	9.92	34.53
<i>Siderastrea</i> spp.	0.62	0.34	9.87	44.39
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.39	0.16	8.32	52.72
<i>Agaricia agaricites</i>	0.72	0.52	8.06	60.78
<i>Porites astreoides</i>	0.10	0.09	7.65	68.43

Cuadro A11. Análisis SIMPER que considera la zona y la profundidad a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 2.

EMF	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 44.96				
	Chancay Profundo	Chancay Somero		
Folioso	0.00	4.81	29.25	29.25
Digitiforme	0.11	1.00	15.52	44.77
Cerebriforme	0.55	0.28	13.04	57.80
Incrustante	0.95	0.29	12.46	70.26
Disimilitud promedio = 44.31				
	Chancay Somero	La Baliza Somero		
Folioso	4.81	0.00	30.21	30.21
Digitiforme	1.00	0.17	16.10	46.31
Cerebriforme	0.28	0.59	13.37	59.68
Incrustante	0.29	0.74	11.85	71.53
Disimilitud promedio = 32.85				
	Chancay Profundo	La Baliza Profundo		
Cerebriforme	0.55	0.28	22.23	22.23
Submasivo	1.55	1.20	20.17	42.40
Semiesférico	1.90	0.84	18.19	60.59
Incrustante	0.95	0.54	16.35	76.94

Cuadro A12. Análisis SIMPER que considera el tiempo y la profundidad a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 2.

Taxa	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 51.34				
	Profundo Abr 07	Somero Abr 07		
<i>Orbicella faveolata</i>	0.49	1.00	9.36	9.36
<i>Orbicella annularis</i>	0.14	0.86	8.85	18.21
<i>Pseudodiploriastrigosa</i>	0.20	0.61	7.92	26.13
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.00	2.40	7.74	33.88
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.46	0.29	7.60	41.48
<i>Porites furcata</i>	0.07	0.44	7.50	48.98
<i>Porites astreoides</i>	0.61	0.51	7.41	56.39
<i>Siderastrea spp.</i>	1.16	0.56	6.74	63.14
<i>Agaricia agaricites</i>	0.85	0.95	5.27	68.41
Disimilitud promedio = 61.80				
	Somero Abr 07	Somero Oct 07		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.40	2.30	11.25	11.25
<i>Orbicella faveolata</i>	1.00	0.40	10.02	21.27
<i>Orbicella annularis</i>	0.86	0.54	10.00	31.27
<i>Porites astreoides</i>	0.51	1.00	8.62	39.89
<i>Siderastreaspp.</i>	0.56	0.70	8.35	48.24
<i>Agaricia agaricites</i>	0.95	0.25	8.20	56.44
<i>Porites furcata</i>	0.44	0.53	8.05	64.49
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.61	0.11	7.39	71.88
Disimilitud promedio = 62.32				
	Profundo Oct 07	Somero Oct 07		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.35	0.40	13.37	13.37
<i>Siderastrea spp.</i>	1.02	0.70	10.56	23.93
<i>Porites astreoides</i>	0.34	1.00	10.18	34.10
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.52	0.17	9.50	43.60
<i>Agaricia agaricites</i>	0.91	0.25	9.40	53.00
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.00	2.30	9.21	62.21
<i>Orbicella annularis</i>	0.29	0.54	8.68	70.89

Disimilitud promedio = 48.82

	Profundo Oct 07	Profundo Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.35	0.59	11.93	11.93
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.52	0.69	10.13	22.06
<i>Porites astreoides</i>	0.34	0.45	10.04	32.10
<i>Siderastrea</i> spp.	1.02	0.60	9.49	41.58
<i>Orbicella annularis</i>	0.29	0.19	9.32	50.90
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.44	0.13	9.26	60.17
<i>Agaricia agaricites</i>	0.91	0.66	8.20	68.37

Disimilitud promedio = 54.66

	Somero Abr 07	Somero Abr 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.40	1.50	11.13	11.13
<i>Orbicella faveolata</i>	1.00	0.53	9.58	20.70
<i>Orbicella annularis</i>	0.86	0.45	9.00	29.70
<i>Porites astreoides</i>	0.51	0.96	8.78	38.48
<i>Porites furcata</i>	0.44	0.39	8.11	46.59
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.61	0.25	7.90	54.49
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.29	0.32	7.51	62.00
<i>Agaricia agaricites</i>	0.95	0.34	6.79	68.79

Disimilitud promedio = 56.11

	Profundo Abr 09	Somero Abr 09		
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.69	0.32	10.30	10.30
<i>Porites astreoides</i>	0.45	0.96	10.11	20.41
<i>Orbicella faveolata</i>	0.59	0.53	10.07	30.48
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.01	1.50	9.11	39.58
<i>Orbicella annularis</i>	0.19	0.45	8.55	48.14
<i>Agaricia agaricites</i>	0.66	0.34	7.32	55.46
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.13	0.25	7.25	62.71
<i>Siderastrea</i> spp.	0.60	0.67	7.13	69.85

Disimilitud promedio = 50.56

	Profundo Oct 07	Profundo Dic 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.35	0.46	14.44	14.44

<i>Porites astreoides</i>	0.34	0.30	9.58	24.02
<i>Siderastrea</i> spp.	1.02	0.71	9.58	33.60
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.44	0.20	9.38	42.99
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.52	0.56	9.15	52.14
<i>Orbicella annularis</i>	0.29	0.04	8.70	60.84
<i>Agaricia agaricites</i>	0.91	0.67	8.14	68.97
Disimilitud promedio = 52.22				
	Somero Abr 07	Somero Dic 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.40	0.99	10.37	10.37
<i>Orbicella annularis</i>	0.86	0.28	9.91	20.28
<i>Orbicella faveolata</i>	1.00	0.28	9.89	30.17
<i>Porites astreoides</i>	0.51	0.96	8.68	38.84
<i>Porites furcata</i>	0.44	0.50	8.57	47.41
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.61	0.14	8.11	55.52
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.29	0.44	7.92	63.43
<i>Siderastrea</i> spp.	0.56	0.83	6.52	69.95
Disimilitud promedio = 50.09				
	Profundo Dic 09	Somero Dic 09		
<i>Porites astreoides</i>	0.30	0.96	10.86	10.86
<i>Orbicella faveolata</i>	0.46	0.28	10.50	21.36
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.56	0.44	9.65	31.00
<i>Siderastrea</i> spp.	0.71	0.83	8.46	39.46
<i>Orbicella annularis</i>	0.04	0.28	8.02	47.48
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.20	0.14	7.96	55.44
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.00	0.99	6.58	62.01
<i>Agaricia agaricites</i>	0.67	0.40	6.28	68.29

Cuadro A13. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de taxa. Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de taxa. Modelo 3.

Taxa	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 57.16				
	La Caldera Abr 07	Chancay Abr 07		
<i>Orbicella annularis</i>	7.80	0.07	17.80	17.80
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.29	8.87	15.90	33.69
<i>Orbicella faveolata</i>	1.54	0.03	9.69	43.39
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.02	6.91	50.30
<i>Porites furcata</i>	0.20	0.85	6.47	56.77
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.42	6.07	62.83
<i>Siderastrea</i> spp.	0.55	0.73	5.67	68.50
Disimilitud promedio = 44.27				
	La Caldera Abr 07	La Baliza Abr 07		
<i>Orbicella annularis</i>	7.80	1.15	10.96	10.96
<i>Porites astreoides</i>	0.89	0.13	8.28	19.24
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.69	7.99	27.24
<i>Orbicella faveolata</i>	1.54	1.36	7.44	34.68
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.39	6.77	41.44
<i>Porites furcata</i>	0.20	0.29	6.58	48.02
<i>Siderastrea</i> spp.	0.55	0.50	6.47	54.50
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.30	0.13	6.10	60.60
<i>Colpophyllia natans</i>	0.15	0.15	5.57	66.17
Disimilitud promedio = 65.85				
	Chancay Abr 07	La Baliza Abr 07		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	8.87	0.01	19.45	19.45
<i>Orbicella faveolata</i>	0.03	1.36	9.81	29.26
<i>Orbicella annularis</i>	0.07	1.15	9.42	38.68
<i>Porites astreoides</i>	1.52	0.13	8.21	46.89
<i>Porites furcata</i>	0.85	0.29	7.54	54.42
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.69	6.25	60.68
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.02	0.39	6.09	66.77

Disimilitud promedio = 37.65				
	La Caldera Abr 07	La Caldera Oct 07		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.54	0.73	11.56	11.56
<i>Siderastrea</i> spp.	0.55	0.54	9.00	20.56
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.37	8.89	29.44
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.45	8.75	38.19
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.30	0.31	8.09	46.28
<i>Porites furcata</i>	0.20	0.03	7.10	53.38
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.29	0.02	6.76	60.14
<i>Porites porites</i>	0.16	0.10	6.56	66.70
Disimilitud promedio = 63.93				
	La Caldera Oct 07	Chancay Oct 07		
<i>Orbicella annularis</i>	6.67	0.03	20.28	20.28
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.02	4.59	15.76	36.04
<i>Porites furcata</i>	0.03	1.06	9.15	45.20
<i>Orbicella faveolata</i>	0.73	0.12	7.50	52.70
<i>Siderastrea</i> spp.	0.54	0.57	7.43	60.13
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.45	0.19	6.88	67.01
Disimilitud promedio = 56.95				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Oct 07		
<i>Orbicella annularis</i>	1.15	0.99	12.18	12.18
<i>Orbicella faveolata</i>	1.36	1.36	11.44	23.62
<i>Agaricia agaricites</i>	1.11	0.18	10.53	34.14
<i>Siderastrea</i> spp.	0.50	0.78	9.70	43.84
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.69	0.03	8.82	52.66
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.39	0.31	8.05	60.71
<i>Porites astreoides</i>	0.13	0.04	6.75	67.46
Disimilitud promedio = 58.21				
	La Caldera Oct 07	La Baliza Oct 07		
<i>Orbicella annularis</i>	6.67	0.99	21.03	21.03
<i>Porites astreoides</i>	0.57	0.04	12.31	33.34
<i>Orbicella faveolata</i>	0.73	1.36	10.91	44.25
<i>Siderastrea</i> spp.	0.54	0.78	10.27	54.52

<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.45	0.03	9.42	63.94
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.37	0.31	8.56	72.50
Disimilitud promedio = 76.83				
	Chancay Oct 07	La Baliza Oct 07		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	4.59	0.00	18.73	18.73
<i>Porites astreoides</i>	1.96	0.04	15.56	34.29
<i>Porites furcata</i>	1.06	0.00	11.23	45.52
<i>Orbicella faveolata</i>	0.12	1.36	9.69	55.21
<i>Siderastrea</i> spp.	0.57	0.78	9.53	64.75
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.05	0.31	8.17	72.92
Disimilitud promedio = 37.24				
	La Caldera Abr 07	La Caldera Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.54	1.17	9.67	9.67
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	1.07	8.83	18.50
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.59	8.49	26.99
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.30	0.23	7.46	34.45
<i>Porites porites</i>	0.16	0.23	7.29	41.74
<i>Siderastrea</i> spp.	0.55	0.56	7.03	48.77
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.29	0.04	6.52	55.28
<i>Porites furcata</i>	0.20	0.03	6.47	61.75
<i>Orbicella annularis</i>	7.80	5.59	6.27	68.02
Disimilitud promedio = 37.26				
	La Caldera Oct 07	La Caldera Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	0.73	1.17	11.44	11.44
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.37	1.07	11.09	22.52
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.45	0.59	9.32	31.84
<i>Siderastrea</i> spp.	0.54	0.56	8.93	40.77
<i>Porites porites</i>	0.10	0.23	8.58	49.35
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.31	0.23	8.38	57.73
<i>Orbicella annularis</i>	6.67	5.59	6.88	64.61
<i>Porites astreoides</i>	0.57	0.49	4.65	69.26
Disimilitud promedio = 62.85				

	La Caldera Abr 09	Chancay Abr 09		
<i>Orbicella annularis</i>	5.59	0.00	17.61	17.61
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.04	3.45	12.79	30.40
<i>Montastrea cavernosa</i>	1.07	0.01	8.58	38.98
<i>Orbicella faveolata</i>	1.17	0.64	8.06	47.04
<i>Porites furcata</i>	0.03	0.90	7.54	54.58
<i>Porites astreoides</i>	0.49	2.11	6.54	61.12
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.59	0.26	6.13	67.25
Disimilitud promedio = 45.70				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Abr 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.36	0.44	11.80	11.80
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.69	0.25	9.73	21.54
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.39	0.56	9.59	31.13
<i>Orbicella annularis</i>	1.15	0.79	7.53	38.66
<i>Porites astreoides</i>	0.13	0.08	6.91	45.57
<i>Siderastrea spp.</i>	0.50	0.61	6.54	52.12
<i>Porites furcata</i>	0.29	0.00	6.09	58.21
<i>Agaricia agaricites</i>	1.11	0.53	5.82	64.03
<i>Colpophyllia natans</i>	0.15	0.06	5.71	69.75
Disimilitud promedio = 45.27				
	La Caldera Abr 09	La Baliza Abr 09		
<i>Orbicella annularis</i>	5.59	0.79	12.44	12.44
<i>Orbicella faveolata</i>	1.17	0.44	10.24	22.68
<i>Montastrea cavernosa</i>	1.07	0.56	10.12	32.80
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.59	0.25	9.58	42.39
<i>Porites astreoides</i>	0.49	0.08	8.67	51.05
<i>Porites porites</i>	0.23	0.01	7.89	58.94
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.23	0.12	6.99	65.93
Disimilitud promedio = 66.58				
	Chancay Abr 09	La Baliza Abr 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	3.45	0.00	17.38	17.38
<i>Porites astreoides</i>	2.11	0.08	12.66	30.03
<i>Orbicella annularis</i>	0.00	0.79	11.62	41.65

<i>Porites furcata</i>	0.90	0.00	9.72	51.37
<i>Orbicella faveolata</i>	0.64	0.44	8.18	59.55
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.01	0.56	8.02	67.57
Disimilitud promedio = 36.93				
	La Caldera Abr 07	La Caldera Dic 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.54	0.72	10.67	10.67
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.58	9.00	19.67
<i>Siderastrea spp.</i>	0.55	0.82	8.81	28.48
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.51	8.15	36.63
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.29	0.29	7.70	44.32
<i>Porites furcata</i>	0.20	0.31	7.62	51.94
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.30	0.21	7.38	59.32
<i>Porites porites</i>	0.16	0.12	6.72	66.04
Disimilitud promedio = 38.25				
	La Caldera Oct 07	La Caldera Dic 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	0.73	0.72	10.79	10.79
<i>Porite sfurcata</i>	0.03	0.31	10.08	20.87
<i>Siderastrea spp.</i>	0.54	0.82	10.05	30.92
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.45	0.58	9.96	40.88
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.37	0.51	9.28	50.16
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.31	0.21	7.70	57.87
<i>Porites porites</i>	0.10	0.12	7.41	65.28
Disimilitud promedio = 38.10				
	La Caldera Abr 09	La Caldera Dic 09		
<i>Orbicella faveolata</i>	1.17	0.72	10.27	10.27
<i>Montastrea cavernosa</i>	1.07	0.51	9.56	19.83
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.59	0.58	9.56	29.39
<i>Porites furcata</i>	0.03	0.31	8.80	38.19
<i>Siderastrea spp.</i>	0.56	0.82	8.33	46.51
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.23	0.21	7.20	53.72
<i>Porite sporites</i>	0.23	0.12	6.96	60.67
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.04	0.29	6.12	66.79

Disimilitud promedio = 43.52				
	Chancay Abr 07	Chancay Dic 09		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	8.87	2.09	23.32	23.32
<i>Porites furcata</i>	0.85	1.04	14.60	37.92
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.42	0.09	9.49	47.40
<i>Siderastrea</i> spp.	0.73	0.99	9.45	56.85
<i>Agaricia agaricites</i>	0.52	0.19	7.85	64.71
<i>Acropora palmata</i>	0.61	0.04	7.80	72.51
Disimilitud promedio = 55.77				
	La Caldera Dic 09	Chancay Dic 09		
<i>Orbicella annularis</i>	5.33	0.00	22.34	22.34
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.29	2.09	9.74	32.09
<i>Porites furcata</i>	0.31	1.04	8.74	40.82
<i>Orbicella faveolata</i>	0.72	0.01	8.50	49.32
<i>Siderastrea</i> spp.	0.82	0.99	7.93	57.26
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.12	7.27	64.52
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.58	0.09	7.10	71.62
Disimilitud promedio = 41.46				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Dic 09		
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.69	0.19	10.26	10.26
<i>Orbicella annularis</i>	1.15	0.54	9.22	19.48
<i>Orbicella faveolata</i>	1.36	0.52	9.12	28.60
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.39	0.73	8.59	37.19
<i>Porites astreoides</i>	0.13	0.09	7.25	44.44
<i>Siderastrea</i> spp.	0.50	0.70	7.07	51.52
<i>Porites furcata</i>	0.29	0.01	6.88	58.40
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.04	0.10	5.35	63.74
<i>Colpophyllia natans</i>	0.15	0.00	5.33	69.07
Disimilitud promedio = 46.70				
	La Caldera Dic 09	La Baliza Dic 09		
<i>Orbicella annularis</i>	5.33	0.54	14.08	14.08
<i>Porites astreoides</i>	0.92	0.09	10.12	24.21
<i>Porites furcata</i>	0.31	0.01	8.89	33.10

<i>Orbicella faveolata</i>	0.72	0.52	8.77	41.87
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.58	0.19	8.28	50.16
<i>Siderastrea</i> spp.	0.82	0.70	8.07	58.23
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.51	0.73	7.67	65.90
Disimilitud promedio = 55.26				
	Chancay Dic 09	La Baliza Dic 09		
<i>Porites astreoides</i>	1.92	0.09	12.97	12.97
<i>Orbicella faveolata</i>	0.01	0.52	12.81	25.78
<i>Orbicella annularis</i>	0.00	0.54	12.19	37.97
<i>Agaricia tenuifolia</i>	2.09	0.00	11.59	49.56
<i>Montastrea cavernosa</i>	0.12	0.73	10.98	60.54
<i>Porites furcata</i>	1.04	0.01	8.18	68.72

Cuadro A14. Análisis SIMPER que considera el tiempo y las zonas a nivel de entidades morfofuncionales (EMF). Se representa la cobertura promedio de coral (Cob. Prom.), el porcentaje de contribución a la disimilitud (Contrib%) y la contribución acumulada a la disimilitud (Cum%) de entidades morfofuncionales. Modelo 3.

EMF	Cob. Prom.	Cob. Prom.	Contrib%	Cum.%
Disimilitud promedio = 37.06				
	La Caldera Abr 07	Chancay Abr 07		
Folioso	0.29	8.87	31.85	31.85
Submasivo	10.23	1.61	15.58	47.43
Cerebriforme	0.89	0.48	14.67	62.10
Incrustante	0.63	0.52	9.86	71.96
Disimilitud promedio = 28.11				
	La Caldera Abr 07	La Baliza Abr 07		
Submasivo	10.23	2.66	18.72	18.72
Digitiforme	0.47	0.37	17.04	35.76
Cerebriforme	0.89	1.01	16.55	52.31
Folioso	0.29	0.01	12.58	64.89
Semiesférico	1.06	0.92	12.43	77.31
Disimilitud promedio = 42.35				
	Chancay Abr 07	La Baliza Abr 07		
Folioso	8.87	0.01	37.54	37.54
Cerebriforme	0.48	1.01	13.64	51.18
Digitiforme	0.93	0.37	12.44	63.62
Incrustante	0.52	1.15	10.81	74.43
Disimilitud promedio = 26.16				
	La Caldera Abr 07	La Caldera Oct 07		
Semiesférico	1.06	0.91	19.93	19.93
Digitiforme	0.47	0.15	19.11	39.04
Cerebriforme	0.89	0.84	18.29	57.34
Folioso	0.29	0.02	14.15	71.48
Disimilitud promedio = 44.27				
	La Caldera Oct 07	Chancay Oct 07		
Folioso	0.02	4.59	28.55	28.55

Cerebriforme	0.84	0.19	15.48	44.03
Digitiforme	0.15	1.12	14.81	58.84
Submasivo	8.00	2.11	13.79	72.63
Disimilitud promedio = 43.31				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Oct 07		
Cerebriforme	1.01	0.07	21.75	21.75
Incrustante	1.15	0.18	19.69	41.44
Submasivo	2.66	1.88	18.46	59.91
Digitiforme	0.37	0.00	14.84	74.75
Disimilitud promedio = 44.13				
	La Caldera Oct 07	La Baliza Oct 07		
Submasivo	8.00	1.88	28.81	28.81
Cerebriforme	0.84	0.07	20.89	49.70
Semiesférico	0.91	1.08	18.56	68.26
Disimilitud promedio = 54.06				
	Chancay Oct 07	La Baliza Oct 07		
Folioso	4.59	0.00	30.35	30.35
Digitiforme	1.12	0.00	18.36	48.71
Submasivo	2.11	1.88	14.56	63.27
Semiesférico	0.66	1.08	14.21	77.48
Disimilitud promedio = 26.63				
	La Caldera Oct 07	La Caldera Abr 09		
Semiesférico	0.91	1.65	21.55	21.55
Cerebriforme	0.84	0.91	19.76	41.31
Digitiforme	0.15	0.28	17.36	58.67
Submasivo	8.00	7.25	12.67	71.34
Disimilitud promedio = 39.21				
	La Caldera Abr 09	Chancay Abr 09		
Folioso	0.04	3.45	26.33	26.33
Cerebriforme	0.91	0.26	14.71	41.04
Submasivo	7.25	2.75	13.96	55.00

Digitiforme	0.28	0.90	12.74	67.74
Disimilitud promedio = 28.74				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Abr 09		
Cerebriforme	1.01	0.45	24.88	24.88
Digitiforme	0.37	0.01	18.95	43.83
Submasivo	2.66	1.37	17.43	61.27
Incrustante	1.15	0.53	13.60	74.86
Disimilitud promedio = 32.05				
	La Caldera Abr 09	La Baliza Abr 09		
Submasivo	7.25	1.37	24.14	24.14
Cerebriforme	0.91	0.45	20.40	44.53
Digitiforme	0.28	0.01	19.60	64.13
Semiesférico	1.65	1.20	11.69	75.82
Disimilitud promedio = 45.36				
	Chancay Abr 09	La Baliza Abr 09		
Folioso	3.45	0.00	31.37	31.37
Digitiforme	0.90	0.01	16.63	48.01
Submasivo	2.75	1.37	15.08	63.09
Cerebriforme	0.26	0.45	13.17	76.26
Disimilitud promedio = 28.23				
	La Caldera Oct 07	La Caldera Dic 09		
Cerebriforme	0.84	0.84	20.76	20.76
Semiesférico	0.91	1.34	20.29	41.05
Digitiforme	0.15	0.46	18.96	60.01
Folioso	0.02	0.29	11.89	71.90
Disimilitud promedio = 36.92				
	Chancay Abr 07	Chancay Dic 09		
Folioso	8.87	2.09	29.89	29.89
Digitiforme	0.93	1.04	19.06	48.94
Cerebriforme	0.48	0.22	13.23	62.17
Incrustante	0.52	0.19	9.95	72.12

Disimilitud promedio = 36.15				
	La Caldera Dic 09	Chancay Dic 09		
Folioso	0.29	2.09	18.93	18.93
Digitiforme	0.46	1.04	18.70	37.63
Submasivo	6.97	1.93	17.80	55.44
Cerebriforme	0.84	0.22	15.47	70.91
Disimilitud promedio = 28.46				
	La Baliza Abr 07	La Baliza Dic 09		
Cerebriforme	1.01	0.24	25.18	25.18
Digitiforme	0.01	0.02	18.24	43.42
Submasivo	2.66	1.15	13.03	56.44
Semiesférico	1.20	1.45	12.45	68.90
Disimilitud promedio = 35.89				
	La Caldera Dic 09	La Baliza Dic 09		
Submasivo	6.97	1.15	19.81	19.81
Digitiforme	0.46	0.02	19.14	38.95
Cerebriforme	0.84	0.24	17.64	56.60
Semiesférico	1.34	1.45	13.55	70.15
Disimilitud promedio = 34.04				
	Chancay Dic 09	La Baliza Dic 09		
Folioso	2.09	0.00	22.71	22.71
Cerebriforme	0.22	0.24	16.68	39.39
Digitiforme	1.04	0.02	16.53	55.93
Submasivo	1.93	1.15	12.13	68.06