

ARTICULO ORIGINAL

Asociaciones de peces de arrecifes en el Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba: Influencia de la pesca y el hábitat

Reef fish assemblages in San Felipe Keys National Park, Cuba: Influence of fishing and habitat

Elena de la Guardia^{1,2*} 

Dorka Cobián-Rojas³ 

Carlos González Gándara⁴ 

Leonardo Espinosa⁵ 

Pedro P. Chevavier-Monteagudo⁶ 

Zaimiuri Hernández-González⁵ 

Jesús Ernesto Arias-González^{1*} 

¹ Lab. de Ecología de Ecosistemas de Arrecifes Coralinos, Dep. de Recursos del Mar, CINVESTAV IPN-Unidad Mérida, Yucatán, Ant. Carr. a Progreso Km. 6, A.P. 73 Cordemex, 97310, México.

² Concepto Arquipelago, SA. de CV. Francisco I Madero # 264, Chetumal, CP 77013, QROO, México.

³ Parque Nacional Guanahacabibes, Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Bajada, Pinar del Río, Cuba.

⁴ Laboratorio de Arrecifes Coralinos, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Carr. Tuxpan-Tampico km 75, Col. Universitaria, CP 92860, Tuxpan, Veracruz, México.

⁵ Empresa para la Protección de la Flora y la Fauna. Parque Nacional Cayos de San Felipe, La Coloma, Pinar del Río, Cuba

⁶ Acuario Nacional de Cuba, Calle 1ª #6002 c/ 60 y 62, Playa, Habana, Cuba.

Autores para correspondencia:
clenadelaguardia@yahoo.com
carias@cinvestav.mx

OPEN ACCESS

Distribuido bajo:
Creative Commons Atribución-
NoComercial 4.0 Internacional (CC
BY-NC 4.0)

Editor:
Alain Durán
Florida International University,
Miami, FL, United States.

Recibido: 07.07.2022

Aceptado: 20.01.2023

<https://revistas.uh.cu/rim/>
<https://doi.org/10.5281/zenodo.8015568>

REVISTA INVESTIGACIONES MARINAS
RNPS: 2096 • ISSN: 1991-6086 • VOL. 43 • No. 1 • ENERO-JUNIO • 2023 • pp. 12-35

Resumen

El mantenimiento de los servicios de los arrecifes de coral depende, en gran parte, de la conservación de la ictiofauna, y para desarrollar estrategias dirigidas a su conservación se requieren datos sobre su condición y amenazas. Este trabajo tuvo el objetivo de describir las asociaciones de peces de arrecifes en el Parque Nacional Cayos de San Felipe (PNCSF) y explorar la influencia de la pesca y el hábitat sobre atributos comunitarios. Entre 2013 y 2015, se estudiaron nueve sitios del arrecife (15-25m) con estéreo-video (535 transectos de 50m x 2m) y se contaron 47 792 individuos. La ictiofauna se caracterizó por un número alto de especies, alta densidad de especies de talla pequeña y biomasa acumulada en depredadores tope y macrocarnívoros (pirámide trófica invertida debido a agregaciones de pargos). Cerca del 60 % de la variación de la ictiofauna fue explicada por la turbidez del agua y la heterogeneidad del fondo. La densidad (90 indiv./100m²), la talla (14.2cm) y la biomasa de la ictiofauna (12 kg/100m²) y la biomasa de pargos y meros (65 g/m²) promedio del PNCSF, fueron similares a la de otros arrecifes protegidos. Sin embargo, se observó efecto negativo de la pesca en la disminución de indicadores de abundancia y talla a nivel de grupos funcionales y familias de interés para la pesca en el área oriental del PNCSF (mayor presión de pesca) con relación al área occidental. Además, la biomasa (15 g/m²) de herbívoros en el PNCSF y la de pargos y meros (12 g/m²) en el área oriental se evaluó como pobre. La información brindada puede ayudar a la toma de decisiones para el mejor uso de los recursos del arrecife en el PNCSF.

Palabras clave: variaciones espacio-temporales, grupos funcionales, indicadores de impacto de la pesca, pirámide de biomasa invertida, agregación de pargos.

Abstract

The maintenance of coral reef services depends largely on the conservation of the ichthyofauna and to develop strategies aimed at its conservation, data on its condition and threats

are required. This work aimed to describe reef fish associations in the San Felipe Keys National Park (NPSFK) and explore the influence of fishing and habitat on community attributes. Between 2013 and 2015, nine reef sites (15-25 m) were studied with stereo-video (535 transects of 50 m x 2 m) and 47 792 individuals were counted. The ichthyofauna was characterized by a high number of species, high density of small species and accumulated biomass in top predators and macrocarnivores (inverted trophic pyramid due to snapper aggregations). About 60% of the variation of the ichthyofauna was explained by the turbidity and heterogeneity of the bottom. The density (90 indiv./100m²), size (14.2 cm) and average biomass (12 kg/100m²) of the NPSFK's ichthyofauna were similar to that of other protected reefs. However, the negative effect of fishing was observed in the decrease of indicators of abundance and size at the level of functional groups and families of interest for fishing in the eastern area of the NPSFK (greater fishing pressure) in relation to the western area. In addition, the biomass (15 g/m²) of herbivores in the NPSFK and that of snappers and groupers (12 g/m²) in the eastern area was assessed as poor. The information provided can help decision-making for the best use of coral reef resources in the NPSFK.

Keywords: spatial-temporal variation, functional groups, fishing impacts indicators, inverted biomass pyramid, snapper's aggregation.

Introducción

Como grupo, los peces de arrecifes intervienen en procesos de transformación e intercambio de energía entre ecosistemas vecinos y, a través de la trama trófica, controlan la distribución y abundancia de muchos organismos del arrecife (Roff *et al.*, 2016). Esto les hace un grupo clave en el arrecife y les confiere alto valor como indicador integral que ha sido objeto de investigación y conservación desde hace décadas (McField & Kramer, 2007). En la actualidad, las asociaciones de peces se consideran amenazadas, directa e indirectamente, por los efectos sinérgicos del cambio climático y factores

antrópicos, lo cuales atentan contra el mantenimiento de los servicios ecológicos y económicos que brindan los arrecifes de coral (Pratchett *et al.*, 2014).

Entre las presiones antrópicas directas con efectos muy destructivos sobre las asociaciones de peces se encuentra la pesca no responsable (Sadovy de Mitcheson & Erisman, 2012), ya que al extraer selectivamente ejemplares grandes de determinadas especies, puede llegar a afectar los procesos de herbivoría y depredación que son fuente de equilibrio en el ecosistema (Paddock *et al.*, 2006; Rizzari *et al.*, 2014; Roff *et al.*, 2016). Por esto, una estrategia empleada a nivel mundial para promover la conservación de los peces arrecifales ha sido la creación de áreas marinas protegidas (AMP) con restricciones de pesca (Bustamante *et al.*, 2014; Strain *et al.*, 2019). Sin embargo, la efectividad que las AMP han tenido en la conservación y/o recuperación de los peces es un tema controversial, donde se encuentran resultados a favor o en contra (Roberts *et al.*, 2001; Alcalá *et al.*, 2005; Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Jeffrey *et al.*, 2012; Pina-Amargós, 2014).

Determinar la efectividad de las AMP en la conservación y/o recuperación de poblaciones de peces de arrecife es complejo, en parte debido a las dificultades asociadas a las investigaciones marinas (Roberts *et al.*, 2001), y también debido a que los indicadores empleados para medir el impacto de las AMP varían tanto en relación con la pesca como con otros factores ambientales que causan modificaciones en las asociaciones de peces (Wilson *et al.*, 2012). Por ejemplo, los efectos de la pesca se enmascaran con las variaciones provocadas por procesos globales y regionales (Zapata, 2002; Brander, 2007; Fukunaga *et al.*, 2020) y por factores climáticos y del hábitat que operan a escala local (Núñez-Lara & Arias-González, 1998, Arias-González *et al.*, 2012; Serafy *et al.*, 2015). Tampoco existen puntos de referencia únicos sobre los indicadores, con los cuales decidir si el ecosistema está afectado o no afectado (McField & Kramer, 2007). De modo que, para facilitar el reajuste de las acciones de manejo que llevan a una mayor

eficiencia en la conservación, es ideal contar con una línea base de las asociaciones de peces locales, previos y posteriores a la creación de las AMP y a la implementación de restricciones de pesca.

Algunas AMP de Cuba adolecen de falta de información sobre sus recursos marinos (Perera-Valderrama *et al.*, 2018). Este es el caso del “Parque Nacional Cayos de San Felipe” (PNCSF), creado en el 2010, y donde sobre la ictiofauna solo se ha publicado un listado de especies de peces (Guardia *et al.*, 2018a) y la incidencia de pez león relacionado con la abundancia de algunos depredadores (Guardia *et al.*, 2017). Esta área protegida incluye 242.1 km² de área marina con manglares, pastos marinos y arrecifes de coral en el borde de la plataforma suroccidental de Cuba. Esta plataforma es una de las zonas de pesca de langosta y peces de mayor importancia para Cuba (Baisre, 2018), y algunos autores sugieren que la pesca de peces puede tener efectos negativos sobre los arrecifes y su biodiversidad (Claro *et al.*, 2009; Baisre, 2018).

En el PNCSF no existe población residente ni infraestructura, pero cerca y dentro del parque se realiza pesca de peces y langostas por las modalidades de pesca estatal comercial, pesca deportiva privada (submarina y no submarina) y pesca de autoconsumo estatal (Guardia, 2018). Esta autora encontró que las pesquerías no se realizaban de forma homogéneas dentro del PNCSF y plantea que en la zona oriental existe mayor presión de pesca, la cual disminuye gradualmente hacia occidente. Otro factor que pudiera contribuir a las variaciones en la estructura de las asociaciones de peces dentro del PNCSF son las características oceanográficas regionales y la geomorfología local, las cuales explicaron un alto porcentaje de la variación en la condición de la comunidad de corales del PNCSF (Guardia *et al.*, en revisión). Este trabajo tuvo el objetivo de evaluar la condición de las asociaciones de peces de arrecifes en el PNCSF y explorar sus variaciones espaciales considerando la influencia de la pesca y el hábitat sobre atributos comunitarios (e.g., diversidad, biomasa, densidad

y talla) a nivel de ictiofauna, grupos funcionales y familias de interés para la pesca. El estudio constituye la primera referencia a la condición y las variaciones espaciales de la ictiofauna dentro del PNCSF, y constituye una línea base para estudios comparativos con otras regiones o con el propio PNCSF en el futuro. Además, la información brindada puede ayudar a la toma de decisiones para el mejor uso de los recursos pesqueros en el PNCSF y la región adyacente.

Materiales y métodos

Zona de estudio

Los Cayos de San Felipe se ubican en el Golfo de Batabanó, a 40 km de la costa sur de Pinar del Río, donde se ubica la comunidad pesquera “La Coloma” (Fig. 1A). El PNCSF incluye 58.9 km² de arrecifes de coral en el borde de plataforma, donde el hábitat típico son los camellones y canales. Estos se desarrollan perpendiculares a la costa a partir de los 12 m de profundidad y alcanzan mayor complejidad entre los 20 y 30 m. El borde de la plataforma puede aparecer como una pendiente abrupta y escalonada que alcanza los 100 m de profundidad, a continuación de los camellones (30 m de profundidad), o estar precedido por una explanada de sustrato duro cubierto por arena que se extiende con pendiente ligera hasta los 50 m de profundidad aproximadamente.

La principal fuente de variación natural local está asociada a la incidencia de frentes fríos, que generan disminución de la temperatura e incremento del oleaje (Fernández-Vila *et al.*, 2004) y, en consecuencia, incremento de los sedimentos y nutrientes disueltos en las aguas del Golfo de Batabanó (Alonso-Hernández *et al.*, 2011). Las aguas del Golfo de Batabanó salen al mar Caribe entre los cayos del PNCSF (Arias-Schreiber *et al.*, 2008) provocando diferencias en la geomorfología (grado de protección que ofrecen los cayos) y condiciones oceanográficas locales.

Según Guardia (2018), la presión de pesca aumenta de occidente a oriente y las capturas de las cinco

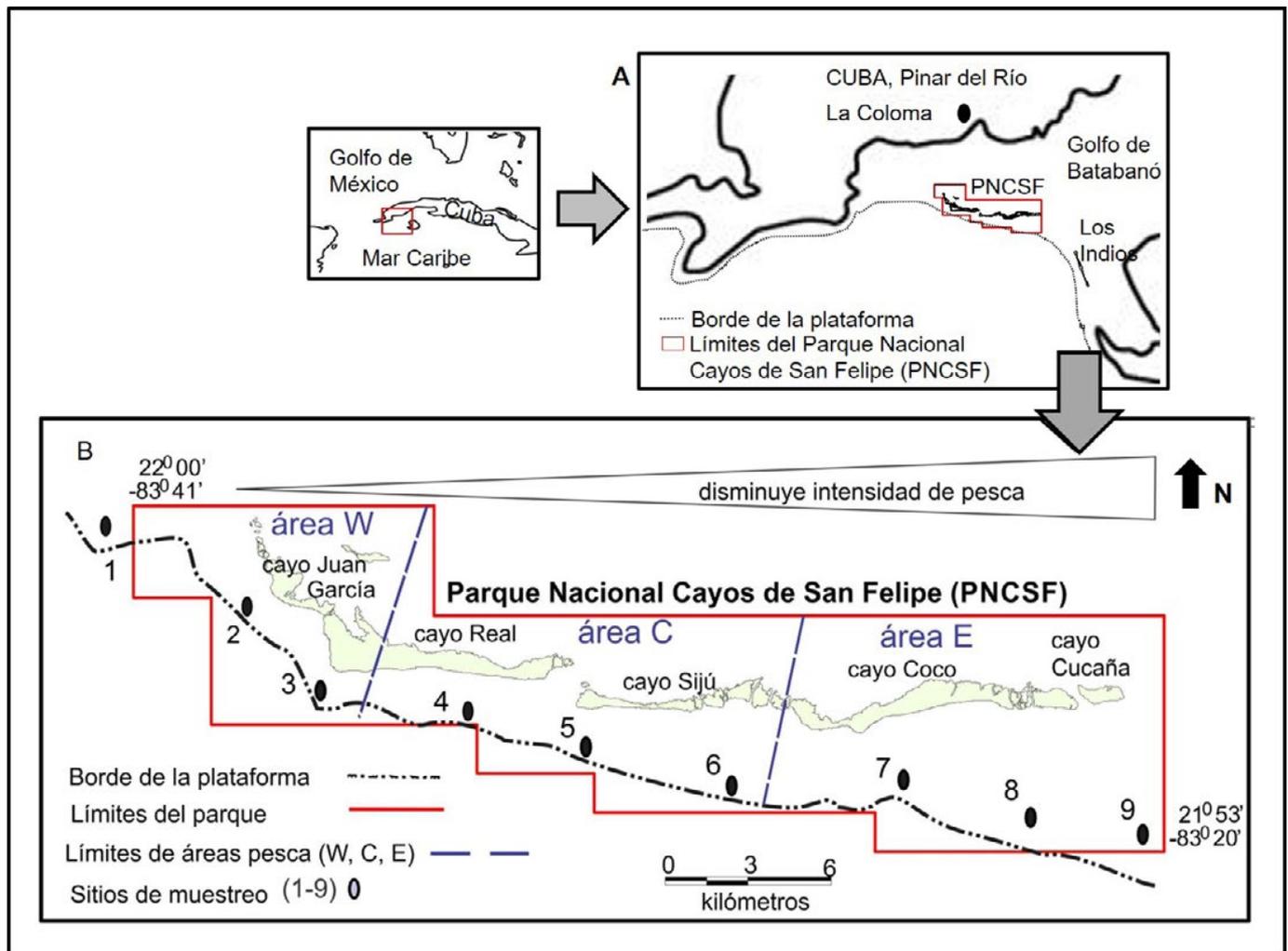


Fig. 1. Ubicación del Parque Nacional Cayos de San Felipe (PNCSF) y los sitios de muestreo. (A): localización del PNCSF en la plataforma suroccidental de Cuba; (B): localización de los sitios de muestreo (1-9) y áreas del PNCSF definidas según intensidad de pesca: occidental (área W), central (área C) y oriental (área E).

modalidades de pesca con incidencia en los arrecifes del PNCSF en el 2014 variaron en composición y volumen, según las artes de pesca, la zona de capturas y el tiempo invertido en cada área de pesca. Considerando ese criterio, para investigar el efecto de las pesquerías, la zona de estudio se dividió *a priori* en tres áreas (Fig. 1B): área W– En el occidente con menor presión de pesca, desde el límite occidental hasta Punta El Real; área C – En el centro, con presión de pesca intermedia, desde Punta el Real hasta Maja Huevo; área E – en la zona oriental con

mayor presión de pesca, desde el canal Maja Huevo hasta el límite oriental.

Toma de datos y procesamiento de imágenes

Al sur de los cinco cayos principales, entre el extremo occidental (al noroeste de cayo Juan García, $22^{\circ} 0' 35''$ N y $83^{\circ} 41' 25''$ W) y oriental (al sureste de cayo La Cucaña, $21^{\circ} 54' 05''$ N y $83^{\circ} 41' 25''$ W) del PNCSF, se identificaron nueve sitios de muestreo (Fig. 1C). Los

sitios se ubicaron en el hábitat de camellones y canales con distancia aproximada de 3-5 km entre uno y otro. Todos los sitios se caracterizaron por profundidad entre 15-25 m, fondo con corales, relieve mayor de 1 m y presencia ocasional o frecuente de túneles, solapas y cuevas (complejidad topográfica intermedia). Los muestreos se realizaron en noviembre de 2013, junio y noviembre de 2014 y junio de 2015.

Se empleó la técnica de estéreo-video (EV) con cámaras Canon HFS21 Raynox HD6600, según la metodología descrita en Guardia *et al.* (2021). En cada sitio se filmaron 12 EV-transectos de 50 m de largo x 2 m de ancho (100 m²) con 10 m de separación entre ellos. Para filmar los EV-transectos, el buzo operador de las cámaras y su acompañante nadaron pausadamente y a velocidad constante (aproximadamente entre 2.5 y 4 minutos por transecto). Se nadó en línea recta a 50 cm sobre el fondo con la cámara apuntando al centro del transecto y ligeramente hacia abajo (aproximadamente 30° con relación al fondo), lo cual garantiza que el lente de las cámaras capte 1 m a cada lado. En caso de que algún pez dentro del transecto no se grabara si no se cambiaba la orientación (e.g. un pez descansando bajo una solapa, cueva o hueco), la cámara se dirigió al pez por algunos segundos y después volvió a apuntar al centro del transecto.

Para obtener los datos, los videos obtenidos con las dos cámaras sincronizadas fueron procesadas con el programa EventMeasure en un monitor de alta resolución por personal entrenado en la identificación y evaluación de peces de arrecifes. Este programa permite delimitar con precisión el ancho del transecto y medir la talla de los individuos que aparecen en el campo visual de ambas cámaras (Harvey *et al.*, 2001; Navarro-Martínez *et al.*, 2017). En cada transecto se contaron e identificaron (hasta el nivel taxonómico más bajo posible) todos los individuos presentes en la cámara de la derecha, y se midió el largo de horquilla (cm) de los individuos presentes en el campo visual de ambas cámaras. Las familias Gobiidae, Blenniidae y Labrisomidae

no fueron consideradas por su tamaño y naturaleza. Como promedio, se emplearon entre 40 y 60 minutos por transecto para la obtención de datos a partir de los videos.

Análisis de datos

Para los nombres de las especies de peces, siguieron las consideraciones de Eschmeyer *et al.* (2017), y para las categorías taxonómicas superiores (familias) las de Nelson *et al.* (2016). Para el análisis funcional de la ictiofauna las especies se agruparon de acuerdo a tres criterios:

Gremios tróficos (5 categorías): a) depredadores tope (nivel trófico 4-4.5, se alimentan principalmente de peces); b) carnívoros (nivel trófico 3.5-4, comedores de invertebrados móviles y peces); c) dieta mixta (nivel trófico 3-3.5, comen variedad de organismos, incluyendo animales y materia vegetal en cantidad similar; d) invertívoros (nivel trófico 2.5-3, comedores de invertebrados sésiles como esponjas o corales e invertebrados bentónicos móviles); e) herbívoros (nivel trófico 2-2.5, remueven algas y material epífito solamente, o que remueven partes del sustrato junto a las algas). Para la clasificación, se empleó la propuesta de Darling y D'agata (2017) que combina gremios tróficos con niveles tróficos para evaluar la condición funcional y los efectos de la extracción de peces por pesca. Las especies se ubicaron dentro de cada gremio trófico, tomando en cuenta el nivel trófico publicado en la base de datos fishbase y los criterios de alimentación basados en estudios de los peces del Caribe (Sierra *et al.*, 1994; Claro *et al.*, 2001a; Halpern & Floeter, 2008).

Talla máxima que alcanzan las especies (4 categorías): 1) muy pequeñas (0-10 cm); 2) pequeñas (10-25 cm); 3) medianas (25-50 cm); y 4) grandes (>50 cm). Para esta clasificación se siguieron los criterios de Halpern & Floeter (2008).

Importancia para la pesca local (3 categorías): 1) objetivo de pesca primario; 2) secundario y 3) ninguno. La clasificación se basó en datos de los recursos

pesqueros en la plataforma suroccidental de Cuba (Claro *et al.*, 2001b) y datos de muestreos de capturas locales del 2014.

Se analizaron 535 transectos (341 en lluvia y 190 en seca) y se contaron 47792 individuos (30022 en lluvia y 17770 en seca). Se identificaron las especies y grupos funcionales dominantes mediante matrices de abundancia relativa organizadas en orden decreciente. La abundancia relativa se expresó como el porcentaje que representa cada especie y grupo funcional del total de individuos contados y se calculó su frecuencia de aparición en la muestra. Para sintetizar la composición de la comunidad, se utilizó el índice de diversidad S (número de especies) y el número de especies por grupo funcional.

El peso de los individuos se calculó con los valores de talla y abundancia numérica de peces obtenidos en los muestreos. Para el cálculo de la biomasa, se emplearon las relaciones largo-peso obtenidas para la zona de estudio (García-Arteaga *et al.*, 1997). Para las especies donde no se encontraron datos locales, se utilizaron las relaciones descritas en la base FishBase (Froese & Pauly, 2011- www.fishbase.org).

Se empleó Análisis de Clasificación Numérica Jerárquica Aglomerativo, con el método de Agrupamiento de Promedio entre Grupos (UPGMA, según siglas en inglés), para interpretar la estructura primaria de los datos de composición y estructura. Las mismas matrices se procesaron con Análisis de Ordenación Multidimensional no Métrico (nMDS) (Clarke & Warwick, 2001). Se utilizó análisis de similitud porcentual (SIMPER) para explorar la contribución individual de las especies. Para explorar las variaciones de la composición, se emplearon datos de abundancia porcentual de las especies. Los análisis de agrupamiento se realizaron con matrices de similitud de Bray Curtis de los datos de abundancia agrupados por sitios de muestreo sin transformar (se incluyeron las especies que conforman el 95 % del total de la muestra analizada). Los datos de la estructura de la comunidad (densidad, talla

y biomasa) fueron estandarizados a porcentaje del total de las variables. La variación espacial de los indicadores se exploró por sitio de muestreo con los datos de los cuatro muestreos promediados a partir de los transectos independientes.

Las dos muestras de lluvia y las dos de seca se unieron para tener mejor representatividad de las épocas climáticas, pues no se encontraron diferencias en los promedios de densidad, biomasa y talla de la ictiofauna dentro de los muestreos de lluvia y seca entre los años. A partir de la muestra obtenida, se calcularon los promedios de densidad (indiv./100 m²), talla (cm) y biomasa (kg/100 m²) de la ictiofauna, grupos funcionales, familias y especies de interés ecológico, y para la pesca por sitio de muestreo, arrecife y zonas definidas, según intensidad de uso pesquero (Occidental, Central y Oriental). Para determinar la significación estadística de las diferencias observadas, se empleó PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008). Cuando se identificaron diferencias, se aplicó la prueba t (Pairwise Test). Los datos fueron sometidos a prueba de normalidad (Shapiro-Wilk) y homoscedasticidad (Levene). La homogeneidad en la dispersión de los grupos fue probada utilizando la rutina PERMDISP, basada en centroides. Los PERMANOVAs se basaron en 9999 permutaciones.

Para analizar la influencia de la pesca a la variación de la ictiofauna, se realizaron comparaciones multivariadas y univariadas entre las tres zonas definidas según la intensidad de pesca (Fig.1B). Como indicadores, se emplearon la densidad, talla y biomasa, recomendados como sensibles para medir el efecto de la pesca en las asociaciones de peces (Roberts *et al.*, 2001; Rochet & Trenkel, 2003; McField & Kramer, 2007; McClanahan *et al.*, 2011; Nash & Graham, 2016). Los análisis multivariados (nMDS) se realizaron sobre la base de la contribución porcentual de las especies a la densidad y biomasa. Los análisis univariados se realizaron para grupos funcionales y familias de interés para la pesca (Lutjanidae, Serranidae y Haemulidae) y

ecológico (Scaridae y Acanthuridae), los cuales, por ser codiciadas por los pescadores, tanto comerciales como deportivos, responden de manera rápida al impacto de la pesca (McField & Kramer, 2007).

Para explorar la contribución de factores del hábitat (variables explicativas bióticas y abióticas) a la variación de la ictiofauna, se empleó análisis secuencial basado en Distancias Lineales (DISTLM) con R^2 como criterio de selección (Legendre & Gallagher, 2001). Las matrices empleadas para el análisis de agrupamiento se relacionaron mediante DISTLM con matrices de datos del hábitat conformadas a igual escala. El escalado se enfocó en las correlaciones dentro de las especies y variables biológicas. Se siguió el procedimiento hacia delante (forward) para las variables del hábitat a través de 9999 permutaciones. Para una mejor visualización del resultado del ordenamiento del DISTLM, se empleó Análisis de Redundancia basado en Distancias (dbR-DA, según siglas en inglés). Este fue interpretado utilizando las reglas resumidas por Legendre y Legendre (2012). Las variables explicativas seleccionadas fueron: Distancia al cayo más cercano, Profundidad, Visibilidad horizontal en el fondo, Heterogeneidad del sustrato, Abundancia de esponjas y gorgonias, % de cubrimiento del sustrato por grupos morfo-funcionales de algas, Coeficiente de atenuación difusa K490, y Temperatura superficial del mar.

En todas las pruebas se utilizó un nivel de significación igual a 0.05. El procesamiento numérico de los datos se realizó mediante los programas PRIMER 6 y su versión PERMANOVA+ (Anderson *et al.*, 2008), Statistica 8.0 y Microsoft Office Excel 2016.

Resultados

Estructura de las asociaciones de peces

Se identificaron 123 especies de peces, 111 en lluvia y 99 en seca (las especies que no se identificaron en ambas épocas fueron poco numerosas y tuvieron frecuencia de aparición baja). Del total de especies, 37 conformaron el 95 % de los individuos contados y 36 especies el 95 % de la biomasa estimada para el arrecife. Los géneros *Stegastes*, *Chromis*, *Thalassoma*, *Clepticus*, *Halichoeres*, *Chaetodon* y *Gramma* se encontraron entre los de mayor densidad, mientras que *Scomberomorus*, *Sphyrnaena*, *Megalops*, *Lachmolaimus*, *Melichthys* y especies de talla grande de *Lutjanus* y *Mycteroperca* dominaron según la biomasa (*Lutjanus cyanopterus* aportó el 40 % de la biomasa total). Los géneros *Scarus*, *Sparisoma*, *Acanthurus*, *Haemulon*, *Bodianus* y *Mulloidichthys* y especies de talla mediana de la familia *Lutjanidae* estuvieron bien representadas tanto en biomasa como en número de individuos. Trece especies coinciden entre las más representativas, considerando la densidad y la biomasa, todas ellas presentes en más del 40 % de las muestras (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de peces dominantes en los arrecifes del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba (representan el 95 % de individuos contados y 95 % de la biomasa). A cada especie se le asignó un código (Código) y tres grupos funcionales. Gremios Tróficos (G.trófico): depredadores tope, se alimentan principalmente de peces (Dep Tope), carnívoros, comedores de invertebrados móviles y peces (MCAR); Dieta mixta comen animales y materia vegetal en cantidad similar (Diet Mixt); invertívoros, comedores de invertebrados sésiles y móviles (INVERT) y Herbívoros, remueven algas, material epífito y/o partes del sustrato junto a las algas (HERB); Grupo según talla máxima (G. Talla max): Muy pequeña (MPEQ), Pequeña (PEQ), Mediana (MED) y Grande (GRA); Grupo según importancia para la pesca (G. Imp Pesca). La lista está en orden decreciente según el número total de individuos contados (N) y se señala el porcentaje que cada especie representa del total (% N); el porcentaje acumulado (% N acum) y la frecuencia de observación en las 18 muestras, 9 sitios en lluvia y 9 en seca (% frec).

nombre científico	Código	G. trófico	G. Talla max	G. Imp. Pesca	N	% N	% N acum	% frecu
<i>Stegastes partitus</i>	Stepar	HERB	MPEQ	Ninguno	13102	27.41	27.40	100
<i>Scarus taeniopterus- iseri</i>	Scatae-ise	HERB	MED	Secundario	5922	12.39	39.79	100
<i>Chromis cyanea</i>	Chrcya	MCAR	PEQ	Ninguno	5002	10.47	50.26	97
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	Thabif	Diet Mixt	PEQ	Ninguno	4461	9.33	59.59	100
<i>Haemulon flavolineatum</i>	Haefla	MCAR	PEQ	Primario	2005	4.20	63.79	97

nombre científico	Código	G. trófico	G. Talla max	G. Imp. Pesca	N	% N	% N acum	% frecu
<i>Clepticus parrae</i>	Clepar	Diet Mixt	MED	Secundario	1551	3.25	67.03	83
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	Spaaur	HERB	MED	Secundario	1523	3.19	70.22	100
<i>Acanthurus tractus - chirurgus</i>	Acatra-chr	HERB	MED	Secundario	1296	2.71	72.93	100
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Acacoe	HERB	MED	Secundario	1282	2.68	75.61	100
<i>Haemulon sciurus</i>	Haesci	INVERT	MED	Primario	1157	2.42	78.03	90
<i>Lutjanus apodus</i>	Lutapo	Dep Tope	GRA	Primario	813	1.70	79.74	83
<i>Halichoeres gamoti</i>	Halgar	MCAR	PEQ	Ninguno	753	1.58	81.31	97
<i>Haemulon plumieri</i>	Haepu	MCAR	MED	Secundario	720	1.51	82.82	100
<i>Chaetodon capistratus</i>	Chacap	Diet Mixt	MPEQ	Ninguno	646	1.35	84.17	97
<i>Ocyurus chrysurus</i>	Ocychr	Dep Tope	GRA	Primario	576	1.21	85.37	93
<i>Lutjanus synagris</i>	Lutsyn	MCAR	MED	Primario	520	1.09	86.46	62
<i>Bodianus rufus</i>	Bodruf	MCAR	MED	Secundario	518	1.08	87.55	100
<i>Decapterus macarellus</i>	Decmac	Dep Tope	MED	Primario	300	0.63	88.17	6
<i>Sparisoma viride</i>	Spavir	HERB	GRA	Secundario	357	0.75	88.92	97
<i>Chromis multilineata</i>	Chrmul	Diet Mixt	PEQ	Secundario	335	0.70	89.62	79
<i>Gramma loreto</i>	Gralor	Diet Mixt	MPEQ	Ninguno	331	0.69	90.31	79
<i>Holocentrus adscensionis</i>	Holads	MCAR	MED	Secundario	321	0.67	90.99	83
<i>Melichthys niger</i>	Melnig	INVERT	MED	Secundario	301	0.63	91.62	52
<i>Holacanthus tricolor</i>	Holtri	INVERT	MED	Secundario	265	0.55	92.17	97
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	Mulmar	MCAR-	MED	Secundario	224	0.47	92.64	62
<i>Scomberomorus regalis</i>	Scoreg	Dep Tope	MED	Secundario	206	0.43	93.07	41
<i>Sphyaena picudilla</i>	Sphpic	Dep Tope	MED	Ninguno	213	0.45	93.52	10
<i>Lutjanus cyanopterus</i>	Lutcyan	Dep Tope	GRA	Primario	153	0.32	93.84	31
<i>Myripristis jacobus</i>	Myrjac	Diet Mixt	PEQ	Secundario	126	0.26	94.10	69
<i>Aulostomus maculatus</i>	Aulmac	Dep Tope	GRA	Secundario	124	0.26	94.36	72
<i>Haemulon parra</i>	Haepar	INVERT	MED	Secundario	131	0.27	94.63	31
<i>Cephalopholis fulva</i>	Cepful	Dep Tope	MED	Secundario	104	0.22	94.85	90
<i>Sparisoma rubripinne</i>	Sparub	HERB	MED	Secundario	101	0.21	95.06	76
<i>Halichoeres bivittatus</i>	Halbiv	MCAR	PEQ	Ninguno	105	0.22	95.28	59
<i>Anisotremus virginicus</i>	Anivirg	MCAR	MED	Secundario	99	0.21	95.49	76
<i>Megalops atlanticus</i>	Megatl	Dep Tope	GRA	Secundario	81	0.17	95.66	10
<i>Lachnolaimus maximus</i>	Lacmax	Dep Tope	GRA	Primario	80	0.17	95.83	83
<i>Pterois volitans</i>	Pteroi	Dep Tope	MED	Secundario	73	0.15	95.98	97
<i>Lutjanus jocu</i>	Lutjoc	Dep Tope	GRA	Primario	54	0.11	96.09	44
<i>Sphyaena barracuda</i>	Sphbar	Dep Tope	GRA	Primario	38	0.08	96.17	66
<i>Lutjanus analis</i>	Lutana	MCAR	GRA	Primario	10	0.02	96.19	59
<i>Mycteroperca tigris</i>	Myctig	Dep Tope	GRA	Primario	9	0.02	96.21	41
<i>Mycteroperca bonaci</i>	Mycbon	Dep Tope	GRA	Primario	8	0.01	96.23	62

Todos los grupos funcionales estuvieron bien representados en número de especies, más de 10 especies en cada grupo (Fig. 2). La biomasa se concentró en peces de

tallas grandes y mediana con interés primario y secundario para la pesca, y dentro del gremio trófico dominaron los depredadores topes, seguidos de carnívoros,

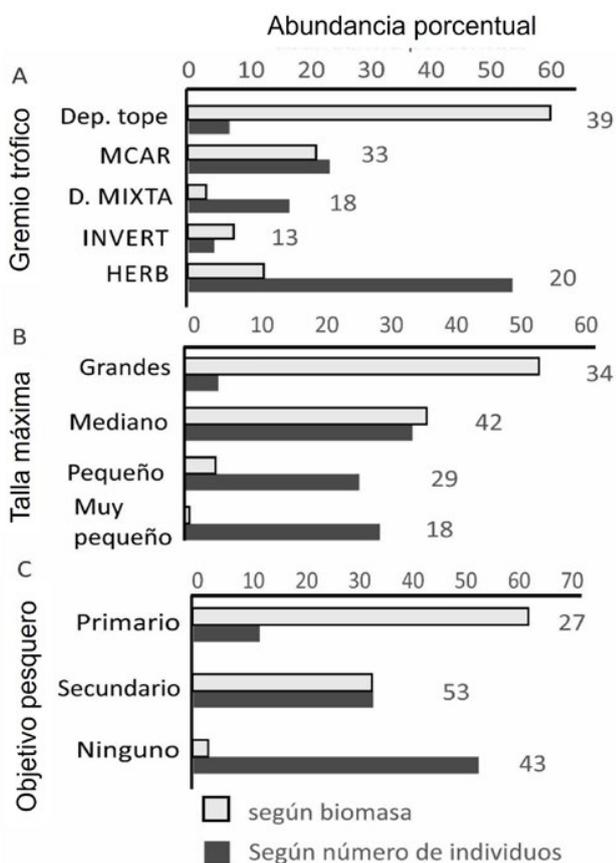


Fig. 2. Abundancia relativa de grupos funcionales de peces en el arrecife frontal del Parque Nacional Cayos de San Felipe (Cuba), según biomasa y número de individuos. (A) gremio trófico (Dep. tope: Depredadores tope, MCAR: carnívoros, comedores de invertebrados y peces, D.MIXTA: Dieta mixta, INVERT: comedores de invertebrados, HERB: herbívoros); (B): grupos según talla máxima; (C): grupos según objetivo pesquero. En el extremo de la barra se muestra el número especies incluidas cada grupo funcional.

herbívoros, invertívoros y con dieta mixta. Los depredadores tope y carnívoros fueron los grupos con mayor número de especies (39 y 33, respectivamente). Según los datos de densidad, los grupos de herbívoros (20 especies) y carnívoros fueron dominantes, al igual que los peces de talla entre muy pequeñas y medianas, con ningún interés para la pesca (Fig. 2).

Los análisis exploratorios con datos de densidad y biomasa sugieren que la composición por especies de

peces fue homogénea en el arrecife frontal del PNCSF (Fig. 3). Los grupos formados sobre la base de la densidad tuvieron similitud de 75 % y no reflejaron un patrón de variación espacial o temporal. No obstante, las muestras de lluvia en los sitios 1 y 9 (extremos occidental y oriental del parque) se separaron del resto. En el sitio 1, *Lutjanus apodus* y *Lutjanus synagris* fueron las especies que por su mayor densidad en la época de lluvia contribuyeron a las diferencias. En el sitio 9, la mayor contribución a las diferencias estuvo dada por el incremento de la densidad de *Haemulon flavolineatum*, *Chromis cyanea* y *Clepticus parrae* (Fig. 3A). Según información de biomasa, se definieron tres grupos: un grupo de tres sitios de la zona occidental (principalmente en lluvia), que se diferenció en un 60 % del resto de la muestra en base a la mayor biomasa de *L. cyanopterus*; un grupo formado solamente por el sitio 5 en seca debido a la contribución de *Mycteroperca bonaci* (ubicado en el área central del PNCSF), y otro grupo heterogéneo donde se distinguen dos subgrupos, sitios del área central (el 4 y el 5) con mayor contribución mayor de *M. bonaci* y *Lutjanus jocu* y sitios del área oriental con contribución de especies herbívoras, *Scarus taeniopterus-iseri* y *Acanthurus tractus-chirurgus* (Fig. 3B).

La ictiofauna del PNCSF tuvo una densidad promedio de 90 indiv./100 m², biomasa de 12 kg/100 m² y talla media de 14 cm. Dentro del gremio trófico, los valores promedios de densidad variaron entre 45 indiv./100 m² para herbívoros y 3 indiv./100 m² para invertívoros. La biomasa osciló entre 7 kg/100 m² para los depredadores tope y 1 kg/100 m² para invertívoros. Las tallas promedio variaron entre 27 cm para los depredadores tope y 8 cm para peces con dieta mixta. El valor máximo de talla observado en el arrecife correspondió a un tiburón del género *Galeocerdo* (112 cm). El análisis por familia indicó densidades que variaron desde 15 indiv./100 m² para Scaridae hasta 0.1-0.5 indiv./100 m² para Carangidae y Serranidae. La

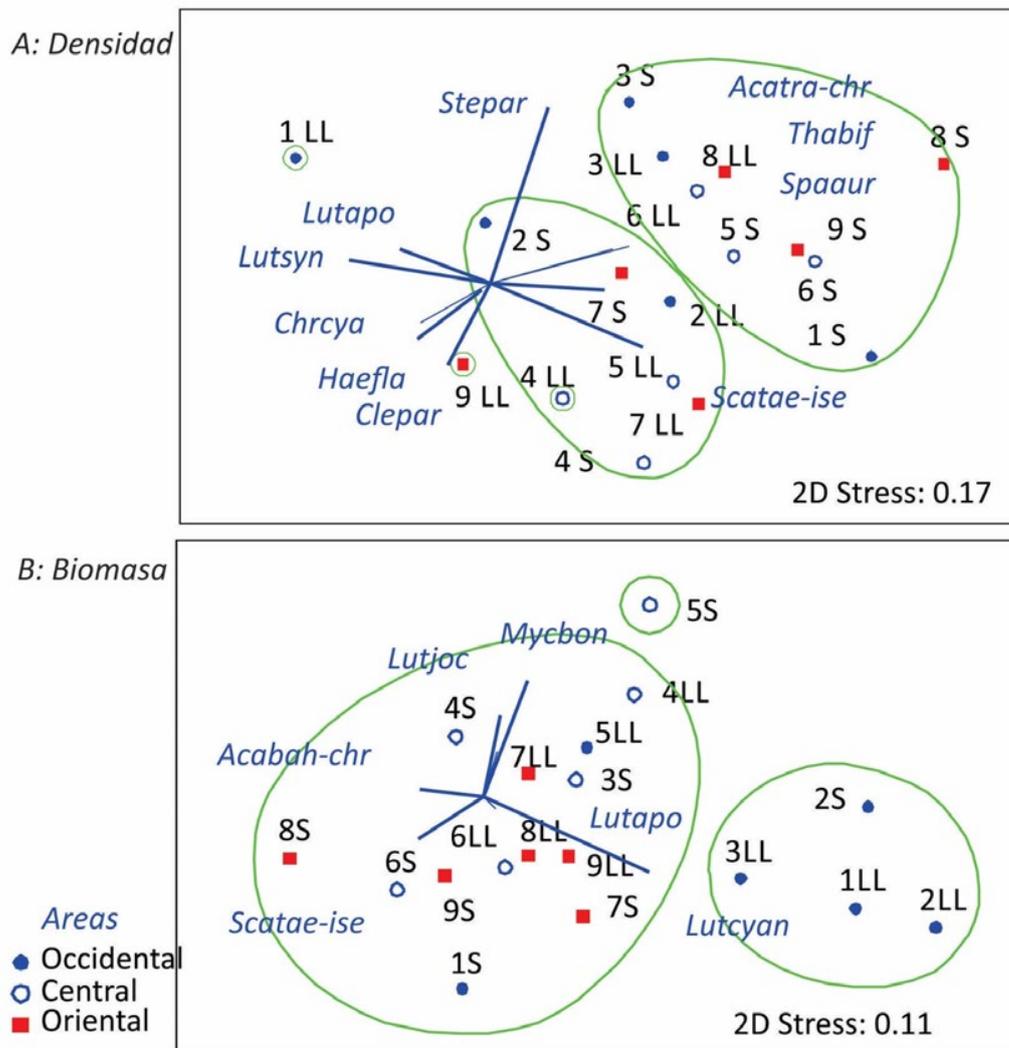


Fig. 3. Resultado del ordenamiento en dos dimensiones (nMDS) de los sitios de muestreo en los arrecifes del Parque Nacional Cayos de San Felipe (Cuba) en base a la densidad (A) y la biomasa (B) por especies de peces. Se señalan los grupos formados con el algoritmo UPGMA y los vectores reflejan las especies que más contribuyeron a su formación. Ver código de especies en Tabla 4.4. Los sitios (del 1 al 9 en época de lluvia y seca) se identifican con símbolos de las áreas del PNCSF definidas según intensidad de pesca (Occidental, Central y Oriental).

biomasa media por familias se comportó entre 6 kg/100 m² para Lutjanidae y 0.1 kg/100 m² para Carangidae. La talla media varió entre cerca de 30 cm para Carangidae y 15 cm para Acanthuridae y Scaridae (Tabla 2).

No se encontraron diferencias entre épocas del año para la densidad de la ictiofauna ($88.02 \pm 59.84 / 93.33 \pm 52.86$, $t=1.02$, $p(\text{perm})=0.303$, 9694 perm) (media \pm DS lluvia / media \pm DS seca), ni para la biomasa $11.85 \pm 520.2 / 13.79 \pm 610.87$, $t=0.65$, $p(\text{perm})=0.521$,

Tabla 2. Valores promedios de talla, densidad y biomasa de la ictiofauna y grupos funcionales en el arrecife frontal del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. (N válida para promedios= 431 transectos), (F % trans): porcentaje de transectos en que se observó, (N total): Número de individuos acumulados en todos los muestreos. Gremios Tróficos: depredadores tope (Dep Tope); carnívoros (MCAR); dieta mixta (Diet Mixt); invertívoros (INVERT) y Herbívoros (HERB)

Grupos		F % trans	N total	Densidad (Indiv./100m ²)				Biomasas (kg/100m ²)				Talla (cm)			
				Media	DS	Mín	Máx	Media	DS	Mín	Máx	Media	DS	Mín	Máx
Funcionales	ICTIOFAUNA	100	47792	89.92	57.45	2	474	12.55	55.80	0.01	765.22	14.21	2.95	4.00	112.38
Gremio trófico	Dep Tope	75.1	2857	5.27	13.99	0	201	7.06	52.68	0	749.44	26.89	14.29	4.05	112.38
	MCAR	97.9	10797	20.16	22.13	0	218	2.54	15.33	0	336.12	14.44	3.54	2.94	32.07
	Diet Mixt	93.4	7677	14.38	18.26	0	243	0.37	1.72	0	29.94	8.69	3.41	3.00	60.37
	INVERT	56.9	1975	3.56	10.30	0	134	0.91	3.03	0	47.59	17.89	6.14	3.47	39.42
	HERB	99.4	24491	45.99	29.29	0	250	1.51	1.20	0	12.78	12.28	2.36	3.00	21.30
Talla Máxima	Muy pequeño	98.3	14676	27.60	23.34	0	227	0.11	0.44	0	9.91	6.15	1.75	2.74	22.03
	Pequeño	97.9	13379	25.19	22.18	0	151	0.61	1.08	0	15.14	10.06	2.40	2.94	30.69
	Mediano	99.6	17189	32.37	33.44	0	385	4.79	16.63	0	348.08	16.68	3.10	9.90	44.14
	Grande	73.6	2548	4.76	9.67	0	88	7.06	52.46	0	749.39	25.88	12.82	4.05	112.38
Valor para pesca	Ninguno	99.4	25653	48.34	35.96	0	259	0.37	0.78	0	12.49	7.73	1.72	3.39	23.38
	Secundario	99.6	16066	30.31	25.21	0	363	4.24	15.71	0	334.56	16.34	3.07	9.41	44.14
	Primario	81.7	6073	11.43	26.29	0	309	7.96	52.63	0	750.01	23.61	10.60	8.69	77.52
	Lutjanidae	45.9	244	4.14	13.25	0	188	5.94	52.19	0	749.39	24.32	9.48	7.82	110.20
	Serranidae	35.9	191	0.52	0.78	0	4	0.54	4.98	0	104.83	21.94	10.33	6.00	69.63
Familias	Haemulidae	74.9	398	7.65	16.54	0	139	1.16	3.07	0	39.34	18.01	3.71	8.69	35.80
	Scaridae	90.5	517	15.11	9.82	0	64	0.91	0.81	0	5.35	15.12	3.5	7.25	29.01
	Acanthuridae	91.1	498	4.85	5.27	0	92	0.53	0.73	0	11.61	14.58	2.90	4.21	28.85
	Carangidae	6.1	32	0.14	1.13	0	24	0.07	0.63	0	11.04	27.40	15.47	11.57	97.08

Tabla 3. Contribución porcentual de las especies de peces (orden decreciente) a las diferencias en la biomasa entre las áreas definidas según la intensidad de pesca dentro del Parque Nacional Cayos de San Felipe (Cuba). área Occidental (W); área Central (C); área Oriental (E). (resultado del SIMPER).

Especies	% diferencias W-C	% diferencias C-E	% diferencias W-E
Lutjanus cyanopterus	33.02	1.92	33.29
Lutjanus apodus	2.08	11.06	8.93
Mycteroperca bonaci	7.85	11.05	2.92
Scarus taeniopterus-iseri	4.42	5.33	4.98
Haemulon flavolineatum	4.55	5.45	2.36
Haemulon sciurus	2.95	4.76	3.44
Sphyræna barracuda	1.43	5.44	4.11
Lutjanus jocu	3.71	5.16	0.38
Acanthurus tractus - chirurgus	2.71	3.09	3.3
Ocyurus chrysurus	2.45	2.88	2.91

9832 perm), ni para la talla ($14.40 \pm 3.00 / 13.80 \pm 2.857$, $t=1.98$, $p(\text{perm})=0.059$, 6788 perm).

El número de especies varió entre 51 y 77, según los sitios de muestreo (Fig. 4). La densidad promedio osciló entre 60 y 110 indiv./100 m² con tendencia a ser más elevada en sitios de los extremos occidental y oriental del parque (Fig. 4A). La biomasa promedio mostró variaciones entre 5-40 kg/100m² con tendencia a ser más alta en el extremo occidental (Fig. 4B). La talla varió entre 11 y 16 cm, observándose la menor talla en el sitio 6, en el área central del parque (Fig. 4C).

Influencia de la pesca en la variación de la ictiofauna

La densidad de la ictiofauna no mostró diferencias entre zonas de mayor o menor intensidad de pesca $F=1.04$

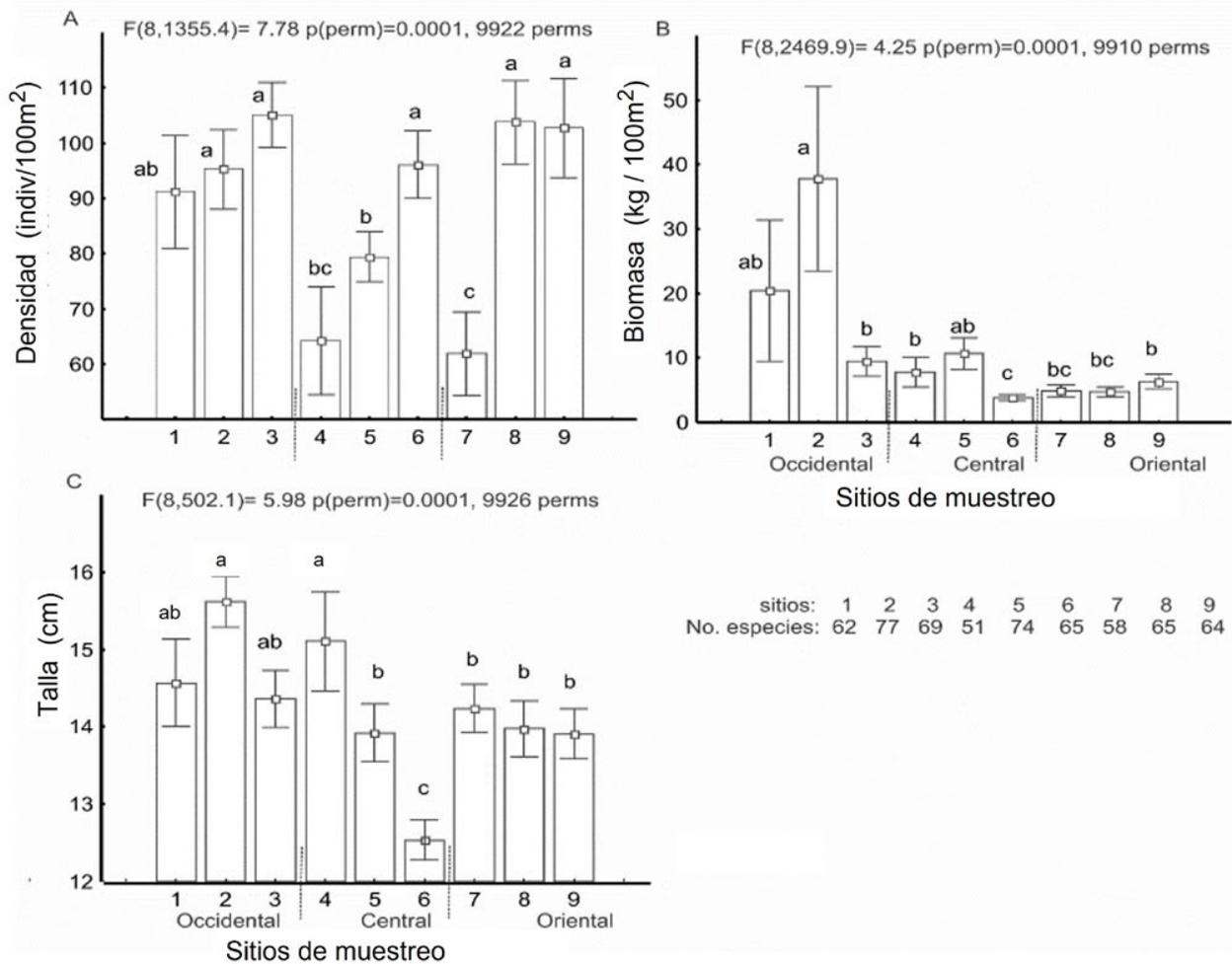


Fig. 4. Variación espacial de la ictiofauna en sitios de muestreo de los arrecifes frontales del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. (A): Densidad, (B): Biomasa y (C) Talla por sitios de muestreo (1-9) y las áreas del PNCFSF definidas según intensidad de pesca (Occidental, Central y Oriental). Se muestra la media y el error estándar de los datos sin transformar y el número de especies identificado en cada sitio. En los casos que existió diferencia significativa entre las muestras, las letras sobre las barras indican grupos estadísticamente homogéneos.

$P(\text{perm})=0.47$, 9930 perms), pero la biomasa sí identificó el efecto de la pesca ($F=3.11$ $P(\text{perm})=0.002$, 9932 perms). De acuerdo a la prueba T, la biomasa fue mayor en el área occidental (menor intensidad de pesca) con respecto al área central ($t=1.83$ $p=0.03$, 8944 perms) y oriental ($t=2.18$ $p=0.009$, 8931 perms) que fueron similares entre ellas ($t=1.09$ $p=0.29$, 8892 perms). Según el análisis de similitud (SIMPER), las especies de interés pesquero fueron las que más aportaron a las diferencias

entre las zonas de mayor y menor uso pesquero. *L. cyanopterus* contribuyó con cerca del 30 % a las diferencias detectadas y otro grupo de especies con importancia para la pesca (cuatro especies de la familia Lutjanidae, tres de Serranidae, tres de Haemulidae, tres de Scaridae, tres de Acanthuridae, *Melichthys niger*, *Lachnolaimus maximus*, *Megalops atlanticus*, *C. parrae*, *Bodianus rufus* y *Sphyrnaena barracuda*) también aportaron cerca del 30 % a la variación (Tabla 3).

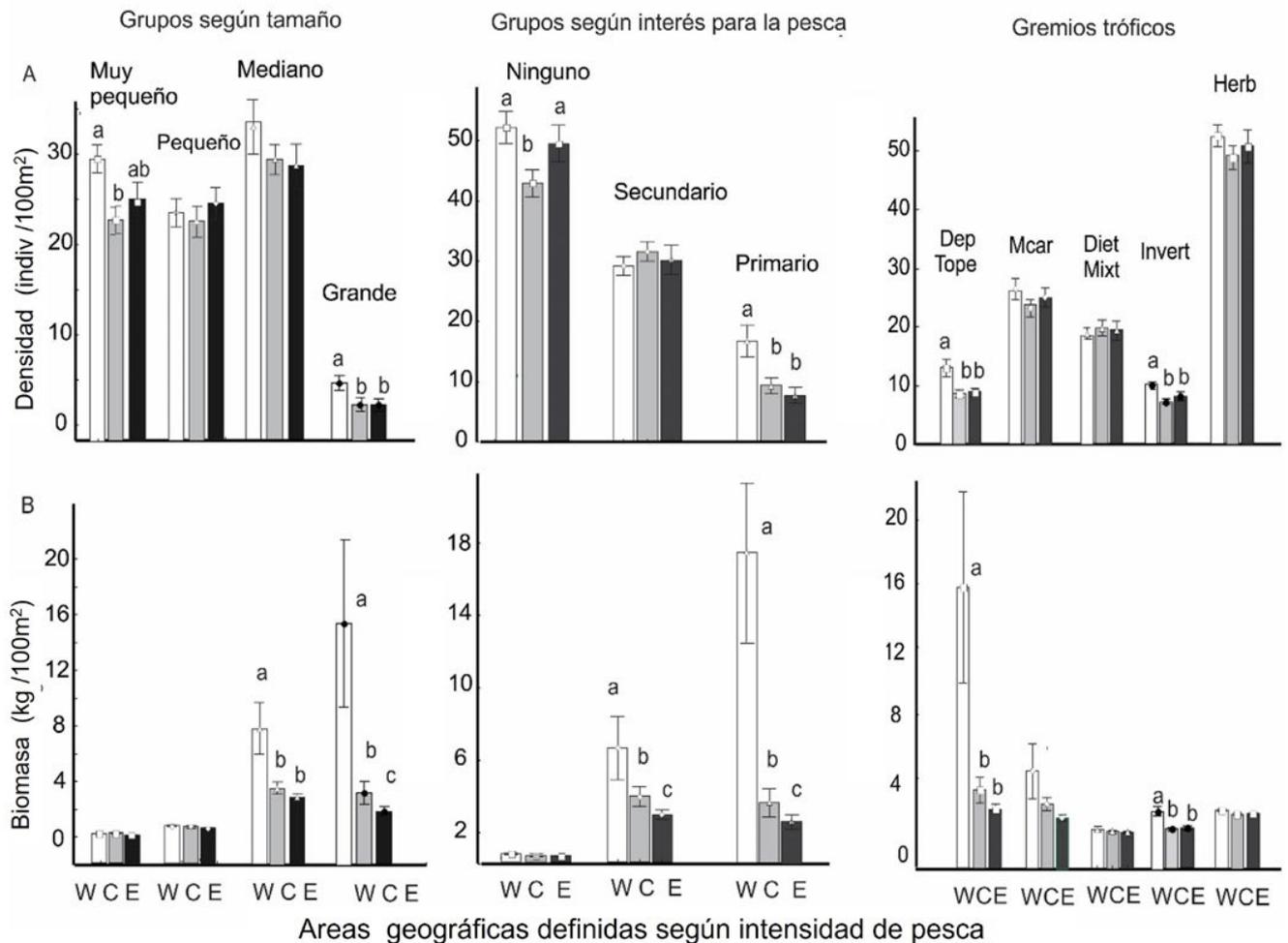


Fig. 5. Variación de la densidad (A) y la biomasa (B) de grupos funcionales de peces agrupados por áreas geográficas definidas según intensidad de pesca dentro del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba (W-área Occidental; C-área Central y E-área Oriental). Gremios tróficos: (Dep Tope)- depredadores tope, (Mcar)- carnívoros, comedores de invertebrados móviles y peces, (Diet Mixt)- dieta mixta, (Invert)- invertívoros, (Herb)- Herbívoros. Se muestra la media y el error estándar de los datos sin transformar y cuando hubo diferencia significativa entre las muestras, las letras sobre las barras indican grupos estadísticamente homogéneos. La prueba se realizó entre áreas para cada grupo funcional de forma independiente.

El análisis de los grupos funcionales indica una mayor densidad y biomasa de peces de talla grande, los objetivos de pesca primario, depredadores tope e invertívoros en el área occidental (menor intensidad de pesca), en comparación con las otras dos áreas. Además, en esta misma área la biomasa de peces de tamaño mediano y objetivo secundario para la pesca, así como la densidad de peces sin interés para la

pesca, fue también mayor (Fig. 5). Las tallas fueron similares en las tres áreas para todos los grupos funcionales.

Las diferencias detectadas fueron variables en función de las familias de peces. Por ejemplo, la densidad y biomasa de la familia Lutjanidae fueron significativamente mayores en el área occidental (menor intensidad de pesca). Serranidae tuvo densidad y talla con

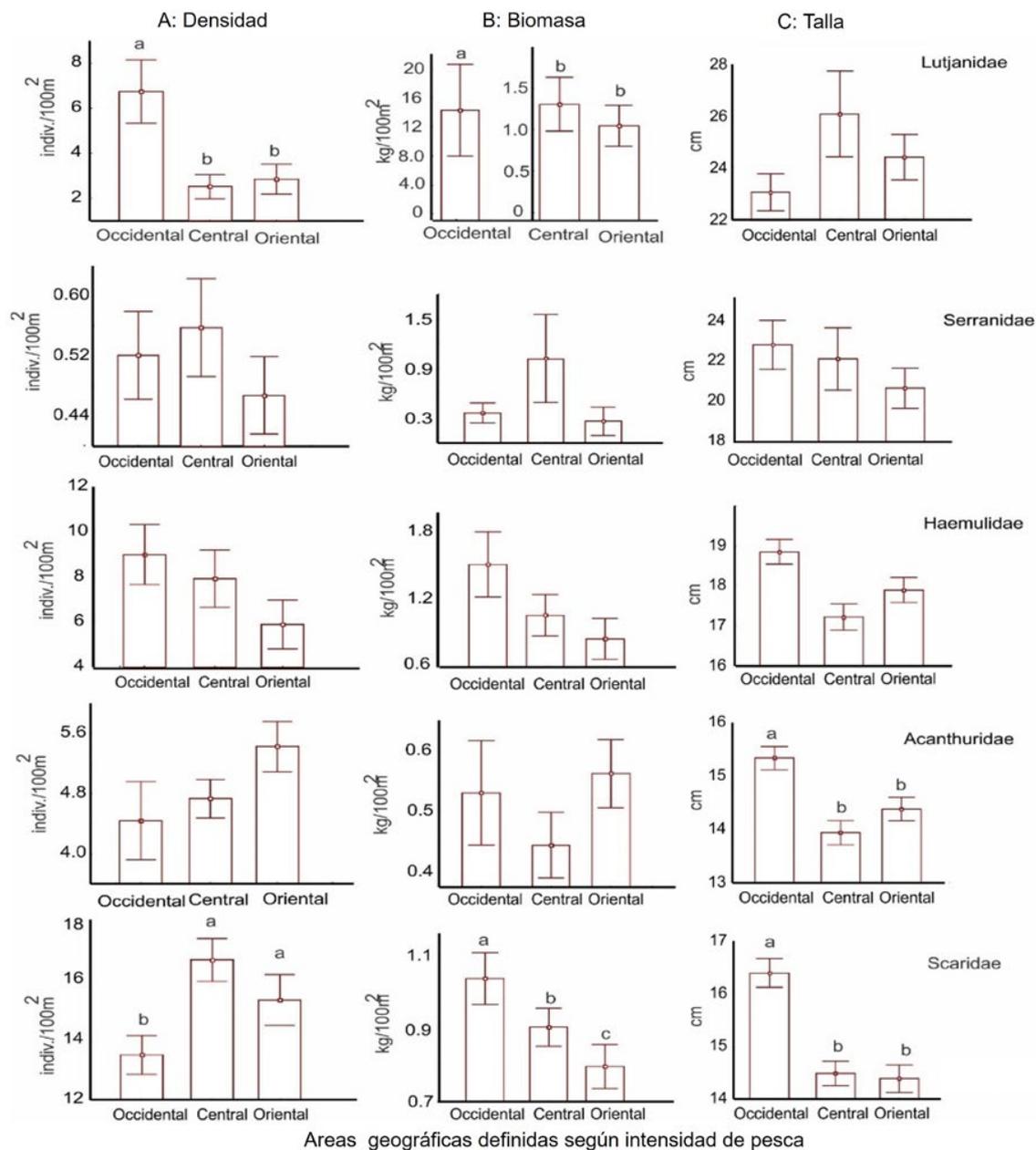


Fig. 6. Variación de la densidad (A), la biomasa (B) y la talla (C) de familias de peces con valor ecológico y para la pesca entre áreas definidas según intensidad de pesca dentro del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. Se muestra la media y el error estándar de los datos sin transformar y en los casos donde hubo diferencia significativa entre las muestras, las letras sobre las barras indican grupos estadísticamente homogéneos.

tendencia a disminuir en el área oriental (mayor intensidad de pesca) y la biomasa tendió a incrementar en el área central. Haemulidae tuvo densidad, talla y

biomasa con tendencia a disminuir en el área oriental (mayor intensidad de pesca). Para Acanthuridae y Scaridae, la talla fue significativamente mayor en

Tabla 4. Influencia de las variables ambientales (explicativas) sobre la ictiofauna en arrecifes del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. Los valores representan los porcentajes en que cada variable explica la variabilidad observada en la densidad y biomasa por especies de peces según análisis de rutina basado en distancias lineales (DISTLM). (*): significación estadística en la influencia. Ver Fig.7 para visualización e dbrDA.

Variables explicativas	Modelos biológicos	
	Densidad	Biomasa
Distancia a cayo	3.23	13.78*
Abundancia de esponjas y gorgonias	7.28	12.01*
Temperatura superficial (TSM)	7.72	6.92
% Coral vivo	9.04	9.55*
Heterogeneidad	12.16*	7.33
Visibilidad en fondo	2.41	5.43
% Macroalgas	9.00	4.09
Profundidad	3.10	2.85
Turbidez (CoAt)	8.58	1.72
Todas las variables juntas	62.51	63.68

occidente (menor intensidad de pesca), al igual que la biomasa de Scaridae (Fig. 6).

Contribución del hábitat a la variación de la ictiofauna

Las variables del hábitat explicaron cerca del 60 % de la variación espacio-temporal de la densidad ($R^2=0.62$, $RSS=2405.2$). La heterogeneidad fue la única variable con correlación significativa con el ordenamiento y aportó el 12 % a la explicación de la variación de la densidad (Tabla 4). En concordancia con el análisis de redundancia (dbrDA), la variación de la densidad fue explicada en un 41.4 % en el eje horizontal, con mayor peso de la heterogeneidad del paisaje y el CoAT. El eje vertical explicó el 21.3 % de la variación y estuvo relacionado con la abundancia de macroalgas, esponjas y gorgonias y con la TSM (Fig. 7A).

A su vez, las variables del hábitat explicaron el 63 % de la variación espacio-temporal de la biomasa ($R^2=0.63$, $RSS= 12233$), mostrando relación significativa con la

distancia a cayos, el porcentaje de coral vivo y la abundancia de esponjas-gorgonias (Tabla 4). En este caso, el primer eje de variación del dbrDA explicó el 52 % de la variación total y estuvo correlacionado con la distancia a los cayos y en menor medida con la heterogeneidad y la abundancia de esponjas/gorgonias. El segundo eje se correlacionó con el porcentaje de coral vivo y explicó el 20 % de la variación ajustada. El tercer eje explicó un 14 % de variación y tuvo correlación con variables que fluctúan entre épocas del año como la TSM, el CoAT y la visibilidad en el fondo (Fig. 7B).

Discusión

Los indicadores que caracterizan las asociaciones de peces del PNCSF reflejan, a la vez, buen estado de conservación e indicios de deterioro. Entre los positivos, está que la diversidad de peces representó aproximadamente el 15 % de los peces marinos costeros y el 30 % de las especies de arrecife de Cuba, acorde a los registros de Claro y Robertson (2010). En el PNCSF el número de especies fue similar al del Parque Nacional (PN) Punta Francés, ubicado al este en el archipiélago de Los Canarreos, donde la pesca tiene menor intensidad (Navarro-Martínez *et al.*, 2017) y ligeramente menor que en el PN Jardines de la Reina (Pina-Amargós *et al.*, 2012) y que en el PN Guanahacabibes (Cobián-Rojas & Chevalier, 2009), donde existen regulaciones de pesca implementadas y se han realizado evaluaciones exhaustivas y periódicas de la ictiofauna.

Otro aspecto positivo se encontró en la composición, en el PNCSF dominaron especies de talla pequeña típicas de los arrecifes coralinos de Cuba (Chevalier & Cárdenas, 2009; Claro & Robertson, 2010; Cobián-Rojas *et al.*, 2011; Pina-Amargós *et al.*, 2012; Duran *et al.*, 2018) y del Caribe (Arias-González *et al.*, 2012; Mumby *et al.*, 2012). Por otra parte, fueron comunes especies de interés para la pesca (*Epinephelus striatus*, *Mycteroperca tigris*, *M. bonaci*, *L. cyanopterus*, *L. synagris* y *Lutjanus analis*) y especies de interés para la actividad de captura y suelta (*Albula vulpes*,

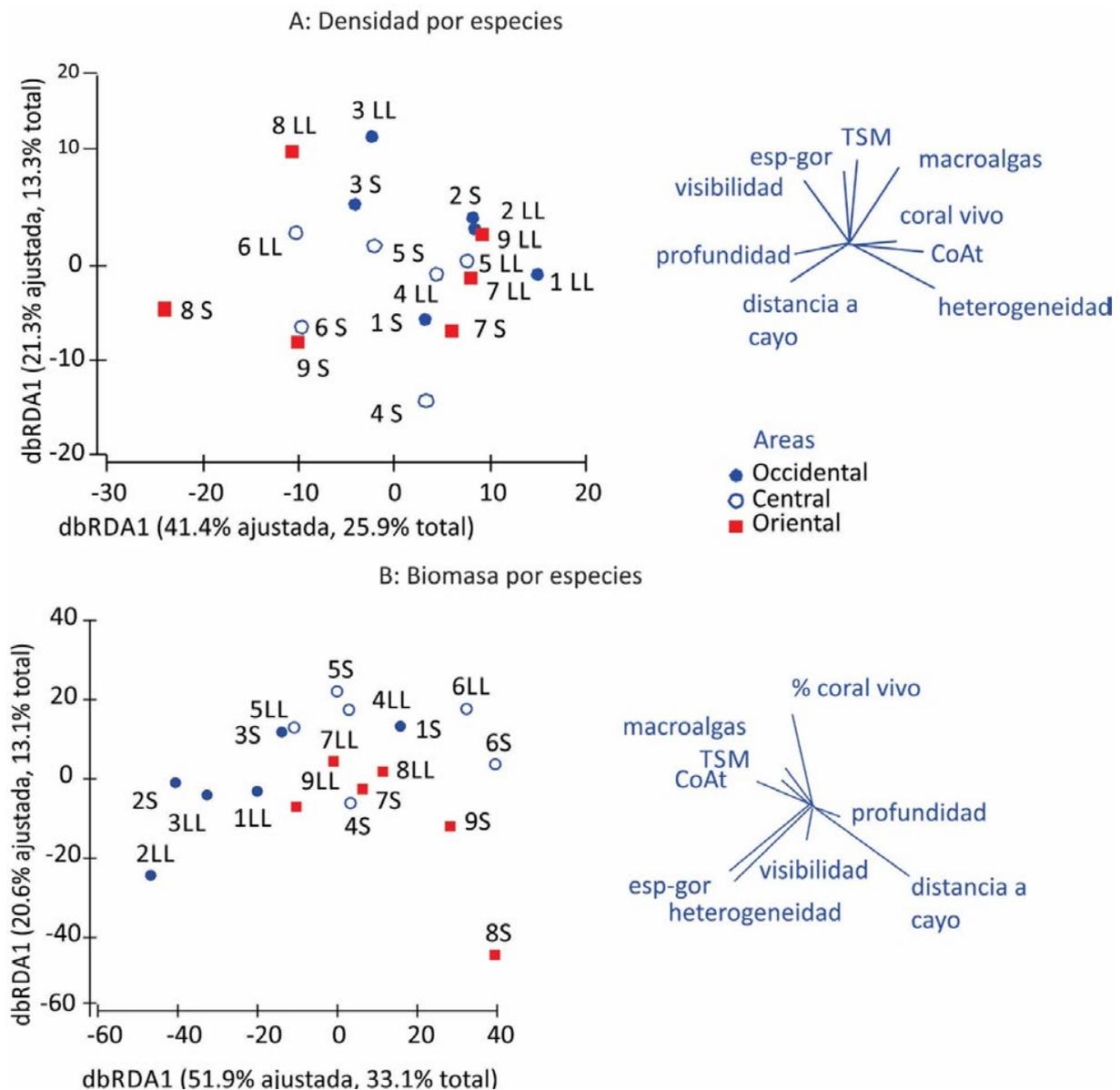


Fig. 7. Relación entre las variables explicativas y los sitios de muestreo (1 - 9 en época de Lluvia y Seca) en arrecifes del Parque Nacional Cayos de San Felipe (Cuba). Según análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA) con densidad (A) y biomasa (B). Ver Tabla 4 para resultados del DISTLM. Los sitios se identifican con símbolos de áreas geográficas dentro del parque (Occidental, Central y Oriental)

M. atlanticus, *Trachinotus falcatus* y *Centropomus undecimalis*). Muchas de las cuales se encuentran bajo alguna categoría de amenaza o cercanas a la amenaza, según criterios de la IUCN (2022), y solo se observan con frecuencia en arrecifes alejados de grandes

ciudades y de difícil acceso (González-Sansón *et al.*, 2008). También la composición funcional de las asociaciones de peces del PNCSF mostró características alentadoras, por ejemplo, todos los gremios tróficos tuvieron abundancia relativamente alta y estuvieron

representados por más de 10 especies (redundancia funcional alta). Según algunos autores, estos indicadores de diversidad y composición otorgan al arrecife capacidad para la recuperación y el mantenimiento de las funciones de herbivoría, depredación y control biológico (Arias-González *et al.*, 2006; Bellwood *et al.*, 2012) y dan valor a la ictiofauna local.

Los indicadores de biomasa total y de depredadores del PNCSF también se consideran positivos. Aunque la biomasa total de peces dentro del PNCSF (120 g/m^2) estuvo por debajo de la registrada por Valdivia *et al.* (2015) y Darling y D'agata (2017) en arrecifes no pescados y remotos (entre 180 y 500 g/m^2), esta se ubicó muy por arriba de la encontrada por Graham *et al.* (2017) en arrecifes con sobrepesca de peces grandes y de nivel trófico alto (10 g/m^2) y se encuentra dentro del rango estimado por Karr *et al.*, (2015) en arrecifes no pescado del Caribe ($\sim 130 \text{ g/m}^2$), y sobrepasa el umbral de biomasa total mínima (66 - 100 g/m^2) ofrecido por Graham *et al.* (2017) para que la ictiofauna de un arrecife pueda recuperarse y acumularse en especies de importancia ecológica y donde se mantiene una pirámide trófica funcional.

Es interesante que la biomasa de peces del PNCSF se acumulara en depredadores tope y carnívoros (comedores de invertebrados móviles y peces), obteniéndose una pirámide de biomasa invertida. Este tipo de pirámide trófica ha sido descrita solamente en arrecifes de coral prístinos (Singh *et al.*, 2008; Valdivia *et al.*, 2015; Simpfendorfer & Heupel, 2016) y generalmente ocurre cuando la biomasa de peces se acumula en depredadores tope como tiburones, Carangidos, meros y/o pargos, como es el caso del PNCSF. De igual forma, la biomasa promedio de pargos y meros obtenida para el PNCSF (65 g/m^2), y en el área occidental del PNCSF (menor presión de pesca), se evaluó como muy bien al compararse con los estándares obtenidos para el arrecife mesoamericano (McField & Kramer, 2007), y fue comparativamente similar a otras zonas con acceso limitado a la pesca y regulaciones de pesca implementadas, como son el PN Jardines de la Reina en Cuba

(Pina-Amargós *et al.*, 2014) y otras áreas del Caribe (Valdivia *et al.*, 2015).

Entre las muestras de deterioro de la ictiofauna encontradas en el PNCSF está la ausencia o escasez de especies de talla grande y alto interés ecológico y/o pesquero como *Scarus coeruleus*, *Scarus coelestinus*, *Scarus guacamaia* y *Epinephelus itajara*, que otros arrecifes de Cuba se ha considerado como señal de degradación de la ictiofauna, generalmente provocada por la pesca (González-Sansón *et al.*, 2008, 2010; Pina-Amargós *et al.*, 2014; Navarro-Martínez *et al.*, 2017). Por otro lado, algunos indicadores variaron entre las áreas definidas dentro del PNCSF, según la intensidad de pesca. Por ejemplo, incrementaron significativamente en el área Occidental del PNCSF (con menor presión de pesca) con relación al área Oriental (mayor presión de pesca) la talla y la biomasa de peces de talla grande y medianos, de interés primario y secundario para la pesca y de meso-depredadores, la densidad y biomasa de Lutjanidae, la talla y biomasa de Scaridae y la talla de Acanthuridae. Otras familias, como Haemulidae y Serranidae, no mostraron una relación alta con la pesca, pero si igual tendencia. En estos casos, Nash & Graham (2016) recomiendan incorporar el componente estacional en los muestreos y realizar el análisis de los indicadores a nivel de especies para aumentar la sensibilidad de los indicadores, lo cual debe tomarse en cuenta para futuros monitoreos en el PNCSF.

La biomasa es un indicador recomendado por su alta sensibilidad para detectar los impactos de la pesca (Friedlander & DeMartini, 2002; Nash & Graham, 2016), y este estudio validó su utilidad. En el PNCSF la pesca de peces se realiza sistemáticamente, no obstante, los arrecifes están alejados de la costa de Cuba y son de difícil acceso, limitando la contaminación y la pesca masiva que son tan destructivos. Por esto, como era esperado, los indicadores de abundancia de herbívoros (peces loros y cirujanos) y meros y pargos del PNCSF fueron superiores a los registrados en arrecifes menos desarrollados donde existe libre acceso a la pesca de subsistencia, sobrepesca y/o contaminación, como

en la costa norte de la Habana (Duran *et al.*, 2018) y en algunas islas del Caribe (Friedlander & DeMartini, 2002). Sin embargo, la abundancia de pargos y meros disminuyó hasta 24 g/m² en área Central y 12 g/m² en área Oriental del PNCSF, donde la presión de pesca es mayor que en Occidente. Esos valores se clasifican entre bien y regular, respectivamente, según los estándares del sistema mesoamericano (McField & Kramer, 2007). Esto era esperado, pues se conoce que en muchas regiones del Caribe y el mundo las pesquerías de peces han provocado disminución de la abundancia de grupos de peces de importancia para la pesca, en particular, de pargos y meros (McClanahan *et al.*, 2011; Mumby *et al.*, 2012; Karr *et al.*, 2015).

También, al comparar la biomasa de herbívoros en el PNCSF (15 g/m²) con la registrada en otros arrecifes de Cuba y el Caribe, se pone en evidencia el efecto negativo de la pesca. Aunque este valor fue superior al encontrado en el PN Punta Francés (Navarro-Martínez *et al.*, 2017), se considera pobre en relación con los estándares del sistema arrecifal mesoamericano, donde la biomasa mínima para un arrecife en buen estado es de 29 g/m². La abundancia de herbívoros dentro del parque tampoco alcanzó la registrada en el PN Guanahacabibes (~20 g/m²) o el PN Jardines de la Reina (~50 g/m²), arrecifes remotos donde las regulaciones de pesca estrictas han permitido la presencia de peces herbívoros de talla grande (Cobián-Rojas *et al.*, 2011; Pina-Amargós *et al.*, 2014). Se considera que la afectación en la abundancia de peces herbívoros puede provocar alteración del control de arriba hacia abajo que ellos ejercen en el ecosistema (Rizzari *et al.*, 2014) y es posible que esto esté ocurriendo en el PNCSF. Ahí los indicadores de salud del bentos encontrados en el 2014 (12 % cobertura por coral vivo y 30 % de macroalgas) por Guardia (2018), se consideran cerca del punto de inflexión para el cambio de fase a arrecifes dominados por algas (McField & Kramer, 2007) y han sido registrados en arrecifes donde los herbívoros son incapaces de ejercer un eficiente control de arriba hacia abajo sobre las macroalgas

(Paddock *et al.*, 2006; Nash *et al.*, 2013; Núñez-Lara *et al.*, 2016).

Para una mejor interpretación de las relaciones causa-efecto, se requiere disponer de la mayor cantidad de información posible. Por esto, al analizar la respuesta de los indicadores de abundancia y talla de las asociaciones de peces a la pesca, se recomienda consultar datos de pesquerías locales (Mumby *et al.*, 2014; Karr *et al.*, 2015). El estudio de Guardia (2018) sobre las pesquerías en el PNCSF y la región adyacente al PNCSF, realizado en el 2014, encontró que todos los grupos o familias, cuya abundancia se considera afectada, estuvieron representados en las capturas y que un alto porcentaje (~50 %) de la captura estuvo por debajo del largo óptimo de captura. Esto justifica los valores de abundancia bajos encontrados y apoya la idea de la incidencia negativa de la pesca. Además, ese estudio describe que las pesquerías en el área oriental se realizan durante todo el año por la modalidad de pesca comercial estatal y autoconsumo estatal con artes de pesca poco selectivas (redes y nasas donde la captura incidental de herbívoros y otros grupos de peces es alta). A diferencia, en el área occidental las pesquerías se concentran en la época reproductiva de pargos y en el área central predomina la pesca submarina y/o con anzuelos en los arrecifes, lo cual puede ser causa de las variaciones de la ictiofauna entre las áreas definidas dentro del PNCSF, según la presión de pesca. El análisis de las estadísticas pesqueras del puerto de La Coloma (datos no publicados) también sugiere que las asociaciones de peces de arrecifes pueden estar afectadas, pues las capturas de pargos, meros y herbívoros mostraron tendencia a la disminución entre el 1980 y el 2015.

La relación encontrada entre la ictiofauna del PNCSF y factores del hábitat como la distancia a los cayos, la heterogeneidad del paisaje y la abundancia de organismos bentónicos (coral vivo, gorgonias y esponjas) está documentada en la literatura (Núñez-Lara & Arias-González, 1998; Fukunaga *et al.*, 2020) y pueden resultar en aspectos de interés para la conservación

de los arrecifes del PNCSF. Por ejemplo, la cercanía de los arrecifes a los cayos de San Felipe implica mayor grado de protección del oleaje y mayor proximidad a manglares y pastos marinos, hábitats que constituyen áreas de cría, alimentación y descanso de muchas especies (Serafy *et al.*, 2015), por lo que generalmente esas zonas son de alta abundancia de peces y requieren mayor protección. Otro factor del hábitat que determinó gran parte de la variación de la ictiofauna en el PNCSF fue la turbidez, que está relacionado con el escurrimiento del Golfo de Batabanó y, por tanto, con la disponibilidad de nutrientes. La literatura plantea que la disponibilidad de nutrientes se vincula con cambios estacionales (Núñez-Lara & Arias-González, 1998; Serafy *et al.*, 2015) y tiene influencia en eventos biológicos como la alimentación y reproducción (Aguilar *et al.*, 1997; Nagelkerken *et al.*, 2002; Bejarano & Appeldoorn, 2013; Nuñez-Lara *et al.*, 2016).

Por ejemplo, en el caso del PNCSF se observó incremento de la abundancia relativa de géneros planctófagos en el extremo oriental en época de lluvia, se asocia a la mayor disponibilidad de nutrientes proveniente del escurrimiento del Golfo de Batabanó y soporta la opinión de los pescadores de que esta área es la de mayor abundancia de peces y, por tanto, la preferida para realizar capturas. Otro ejemplo fue la alta abundancia de cardúmenes de *L. cyanopterus*, *L. synagris*, *L. apodus* y *L. jocu* también en lluvia, pero en la zona occidental, que corrobora el criterio de García-Cagide *et al.* (2001) y Sadovy de Mitcheson y Erisman (2012) sobre la existencia de un sitio de agregación de desove pargos en el PNCSF y que, sumado a la presencia de cardúmenes de meros (*M. bonaci*), resalta la relevancia ecológica de la región centro-occidental como área potencial de agregación de múltiples especies. Según algunos criterios, las agregaciones de desove de la región suroccidental de Cuba y las del propio PNCSF podrían estar siendo afectadas por la pesca y requieren protección (Claro *et al.*, 2009; Baisre, 2018; Guardia *et al.*, 2018b; Hernández-González *et al.*, 2022).

Integrar los resultados derivados de este estudio, tanto los que resaltan la buena condición de algunos grupos de la ictiofauna, como los que muestran el efecto negativo de la pesca de peces y las variaciones asociadas a factores del hábitat, facilitarán el ordenamiento de las pesquerías y la zonificación del PNCSF. La meta de la administración del PNCSF debe ser lograr la recuperación y conservación de la ictiofauna con la implementación de regulaciones para el uso de artes de pesca y vedas temporales en el área centro-occidental, respetando, dentro de lo posible, las tradiciones de los pescadores.

Conclusiones

La ictiofauna en los arrecifes frontales del PNCSF se caracterizó por un número alto de especies, por alta densidad de especies de talla pequeña y biomasa acumulada en depredadores tope y carnívoros, denotando una estructura funcional balanceada con potencial para su recuperación y mantener el proceso de depredación en el arrecife.

La presencia de cardúmenes de peces de talla grande sugiere que la región occidental y central del PNCSF tiene importancia significativa para eventos reproductivos de pargos y meros.

Efecto negativo de la pesca de peces sobre las asociaciones de peces arrecifales dentro del PNCSF se detectó al encontrar disminución de algunos indicadores de biomasa, densidad y talla, a nivel de ictiofauna, grupos funcionales y familias de interés para la pesca en el área de mayor presión pesquera dentro del PNCSF. También, al comparar con otros arrecifes de mundo, la biomasa total de peces dentro del PNCSF estuvo por debajo de la registrada en arrecifes no pescados y remotos y la biomasa de herbívoros (Scaridae y Acanthuridae) se evaluó como pobre.

La variación espacial de la estructura de las asociaciones de peces del PNCSF estuvo explicada parcialmente por factores del hábitat como la heterogeneidad del fondo y la turbidez del agua, asociados al escurrimiento del Golfo de Batabanó.

Recomendaciones

Para proteger la ictiofauna, se considera necesario implementar acciones de conservación y uso de los recursos pesqueros dentro del PNCSF. Entre las acciones se recomienda: a) Establecer el área centro-occidental del PNCSF como zona de no pesca (dentro de la zonificación del AMP) e introducir regulaciones de artes de pesca y vedas durante los períodos reproductivos de pargos y meros. b) Promover la realización de actividades no extractivas en el PNCSF y sus arrecifes (observación de vida silvestre, pesca de captura y suelta, buceo y snorkel) e involucrar en ella a las comunidades locales y los pescadores. c) Realizar investigaciones y monitoreo de las asociaciones de peces y las agregaciones de reproductivas dentro del PNCSF, con indicadores como la talla, la densidad y la biomasa a nivel grupos funcionales, familias y especies de interés para alcanzar mayor sensibilidad. d) Concientizar sobre la necesidad de introducir estrategias de manejo integrado costero en la región occidental del Golfo de Batabanó, con vistas a evitar la contaminación proveniente de la cuenca sur de Pinar del Río y Artemisa afecte los arrecifes del borde de la plataforma y proteger las rutas migratorias y sitios de desove.

Agradecimientos

Los autores valoramos altamente el trabajo de Lázaro García-López en la organización de las expediciones y la toma de muestras; la cooperación de la tripulación de la embarcación Felipe Poey, del Centro de Investigaciones Marinas y el apoyo del personal del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. También apreciamos la contribución de Rodolfo Claro en la interpretación de los resultados y de los revisores anónimos a la redacción del artículo.

Declaraciones

Contribución de autores

Conceptualización, EG, DCR, JEAG y CGG; Metodología, EG, DCR, LE; ZHG; PPCM; Procesamiento y Análisis de datos, EG, DCR, PPCM,

ZHG, LE; Escritura- Original-Preparación del borrador, EG; Escritura-Revisión y edición del manuscrito, EG, CGG, DCR, JEAG; Administración del proyecto y Adquisición de fondos, EG, LE, JEAG.

Financiamiento

Esta investigación recibió financiamiento del Programa de doctorado en Ciencias Marinas de CINVESTAV, Unidad Mérida (FOMIX clave 000000000247043); Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) de México para la beca de Doctorado 307812; del Fondo Global para Medioambiente; de la operación WALLACEA en Cuba; del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Cuba; de la Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna y del Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de la Habana.

Conflicto de intereses

No existe conflicto de intereses financieros o no financieros que declarar que sean relevantes para el contenido del manuscrito.

Comportamiento ético

Se han seguido todas las recomendaciones aplicables tanto internacionales, nacionales como institucionales relacionadas con el uso y manejo de animales para la investigación.

Permisos de muestreo y otros permisos

El autor ha recibido de las autoridades pertinentes los permisos necesarios para realizar los muestreos.

Referencias bibliográficas

- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E., Ezcurra, E. (2011). Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS ONE*, 6 (8), e23601. doi: 10.1371/journal.pone.
- Alcala, A.C., G.R. Russ, A.P. Maypa y H.P. Calumpong, 2005. A long-term, spatially replicated experimental

- test of the effect of marine reserves on local fish yields. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *62*, 98-108.
- Alonso-Hernández C.M., Conte F., Misic C., Barsanti M., Gómez-Batista M., Díaz-Asencio M., Covazzi-Harriague A., Pannacciull F.G. (2011). An overview of the Gulf of Batabanó (Cuba): Environmental features as revealed by surface sediment characterization. *Cont. Shelf Res.*, *31*, 749-757.
- Anderson, M., Gorley, R. N., Clarke, R. K. (2008). *PERMANOVA+ for Primer: Guide to software and statistical methods*. PRIMER-E, Plymouth.
- Arias-González, J. E., Acosta-González, G., Membrillo, N., Garza-Pérez, J. R., Castro-Pérez, J. M. (2012). Predicting spatially explicit coral reef fish abundance, richness and Shannon-Weaver index from habitat characteristics. *Biodivers. Conserv.*, *21*, 115-130.
- Arias-González, J. E., Done, T. J., Page, C. A., Cheal, A. J., Kininmonth, S., Garza-Pérez, J. R. (2006). Towards a reefscape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser.*, *320*, 29-41.
- Arias-Schreiber, M., Wolff, M., Cano, M., Martínez-Daranas, B., Marcos, Z., Hidalgo, G., Castellanos, S., Del Valle, R., Abreu, M., Martínez, J.C., Díaz, J., Areces, A. (2008). Changes in benthic assemblages of the Gulf of Batabanó (Cuba)-results from cruises undertaken during 1981-85 and 2003-04. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.*, *3*, 49-60.
- Baisre, J. A. (2018). An overview of Cuban commercial marine fisheries: the last 80 years. *Bull. Mar. Sci.*, *94*(2), 359-375. Doi: 10.5343/bms.2017.1015.
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Hughes, T. P. (2012). Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proc. R. Soc. Lond., B: Biol. Sci.*, *279*, 1621-1629.
- Brander, K. M. (2007). Global fish production and climate change. *PNAS*. *104*(50): 19709-19714. Doi.org/10.1073/pnas.0702059104.
- Bustamante G., Canals P., Di Carlo G., Gomei M., Romani M. et al. (2014). Merging top-down and bottom-up approaches in marine protected areas planning: experiences from around the globe. *Aquat. Conserv.-Mar. Freshw. Ecosyst.*, *24*(2), 153-165. doi: 10.1002/aqc.2503.
- Chevalier, P. P., Cárdenas, A. L. (2009). Variación espacial y temporal de las asociaciones de peces en arrecifes costeros de la costa oriental de la Bahía de Cochinos. I: Abundancia y diversidad. *Rev. Invest. Mar.*, *26*, 45-57.
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. (2001). *Change in Marine Communities. An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*, 1st edition. PRIMER-E. Plymouth, U. K.
- Claro, R., Baisre, J. A., Lindeman, K. C., García-Arteaga, J. P. (2001b). Cuban fisheries: Historical trends and current status. In R. Claro, K. C. Lindeman, L. R. Parenti (eds.), *Ecology of Marine Fishes of Cuba* [pp. 194-219]. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Claro, R., Lindeman K.C., Parenti, L.R. (2001a). *Ecology of the Marine Fishes of Cuba*. Washington DC: Smithsonian Institution.
- Claro, R., Mitcheson, Y. S., Lindeman, K. C., García-Cagide, A. R. (2009). Historical analysis of Cuban commercial fishing effort and the effects of management interventions on important reef fishes from 1960-2005. *Fish. Res.*, *99*, 7-16. doi: 10.1016/j.fishres.2009.04.004.
- Claro, R., Robertson, D. R. (2010). *Los Peces de Cuba*. Instituto de Oceanología, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, La Habana, La Habana, Cuba, en CD-ROM, ISBN. 978-959-298-019-8.
- Cobián-Rojas, D., Chevalier, P. P. (2009). Evaluación de las asociaciones de peces de los arrecifes coralinos del Centro Internacional de Buceo María la Gorda, Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *REVMAR.*, *1*, 111-125.
- Cobián-Rojas, D., Claro R., Chevalier, P. C., Perera, S., Caballero, H. (2011). Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *REVMAR.*, *3*, 153-169.
- Côté, I. M., Green, S. J. (2012). Potential effects of climate change on a marine invasion: The importance of current context. *Curr. Zool.*, *58*, 1-8.

- Darling, E. S., D'agata, R. (2017). Coral Reefs: Fishing for Sustainability. *Curr. Biol.*, 27, 65-67.
- Duran, A., Shantz, A., Burkepile, D. E., Collado-Vides, L., Ferrer, V. M., Palma, L., Ramos, A., González-Díaz, S. P. (2018). Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94, 213-228.
- Eschmeyer, W. N., Fricke, R., van der Laan, R. (eds). (2017). Catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>) Electronic version accessed 19 Sep 2017.
- Fernández-Vila L.J., Rodríguez J.P., Rosabal I., Viamontes J.L., Simanca J., Pérez I. (2004). Caracterización estadística del régimen de corrientes marinas en la zona SW del Golfo de Batabanó. *Rev. Invest. Pesq.*, 1, 1-15.
- Friedlander, A. M., DeMartini, E. E. (2002). Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 230, 253-264.
- Froese, R., Pauly, P. (Eds). (2011). *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (09/2016).
- Fukunaga, A., Kosaki, R. K., Pascoe, K. H., Burns, J. H. (2020). Fish assemblage structure in the Northwestern Hawaiian Islands is associated with the architectural complexity of coral-reef habitats. *Diversity*, 12, 430. doi: 10.3390/d12110430.
- García-Arteaga, J. P., Claro, R., Valle, S. (1997). Length-weight relationships of Cuban marine fishes. *Naga, ICLARM Q.* 20, 38-43.
- García-Cagide, A., Claro, R., Koshelev, B. V. (2001). Reproductive Patterns of Fishes of the Cuban Shelf. In: R. Claro, K. C. Lindeman, L. R. Parenti (Eds). *Ecology of Marine Fishes of Cuba* [pp. 73-114]. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- González-Sansón, G., Aguilar, C. (2010). Reef fish diversity components as indicators of cumulative effects in a highly impacted fringe reef. *Ecol. Indic.*, 10, 766-772.
- González-Sansón, G., Aguilar, C., Hernández, I., Cabrera, Y., Curry, R. A. (2008). The influence of habitat and fishing on reef fish assemblages in Cuba. *Gulf Caribb. Res.*, 21, 1-10.
- Graham, N. A., McClanahan, T. R., MacNeil, M. A., Wilson, S. K., Cinner, J. E., Huchery, C., Holmes, T. H. (2017). Human disruption of coral reef trophic structure. *Curr. Biol.*, 27, 231-236.
- Guardia E., Perera-Valderrama, S., Hernández-González, Z., Caballero-Aragón, H., Arias-González, J. E. (en revisión). *Influence of habitat variables and fishing intensity on the coral community structure of the National Park San Felipe Keys*, Cuba.
- Guardia, E., Perera-Valderrama, S., Cobián-Rojas, D., Espinosa-Pantoja, L., García-López, L., Hernández-González, Z., Angulo-Valdés, J. (2021). Comparison of Cuban coral and reef fish assemblages recorded by visual census and underwater stereo-video technique. *Ecol. Indic.*, 121, 107220.
- Guardia, E., (2018). *Evaluación ecológica de la condición y uso de los arrecifes coralinos en el Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba*. (Tesis de Doctorado), CINVESTAV- Unidad Mérida, Yucatán, México.
- Guardia, E., Cobián-Rojas, D., Espinosa, L., Hernández, Z., García, L., Arias-González, J. E. (2017). Distribución y abundancia del pez león *Pterois volitans* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) y especies nativas asociadas en el Parque Marino Cayos de San Felipe, Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 65, 117-125.
- Guardia, E., Cobián-Rojas, D., Martínez-Daranas, B., González-Díaz, P., Espinosa-Pantoja, L., Hernández-González, Z., Arias-González, J. E. (2018a). Componentes más comunes de la flora y la fauna marina del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 38(1), 21-43.
- Guardia, E., Giménez-Hurtado, E., Defeo O., Angulo-Valdés, J., Hernández-González, Z., Espinosa-Pantoja, L., García-López, L., Arias-González, J. E. (2018b). Indicators of overfishing of snapper (Lutjanidae)

- populations on the southwest shelf of Cuba. *Ocean Coast. Manag.*, 153, 116-123.
- Halpern, B. S., Floter, D. F. (2008). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol. Appl.*, 13, S117-S137.
- Harvey, E., Fletcher, D., Shortis, M., 2001. Improving the statistical power of length estimates of reef fish: a comparison of estimates determined visually by divers with estimates produced by a stereo-video system. *Fish. Bull.*, 99, 72-80.
- Hernández-González, Z., Espinosa, L., Guardia, E., Cobian-Rojas, D., Arias-Gonzalez, J.E. (2022). Sitios de agregación reproductiva de pargos (Lutjanidae) en el Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 42(1), 54-65.
- Jeffrey, C.F.G., Leeworthy, V.R., Monaco, M.E., Piniak, G., Fonseca, M. (Eds.) (2012). *An Integrated Biogeographic Assessment of Reef Fish Populations and Fisheries in Dry Tortugas: Effects of No-take Reserves*. NOAA Technical Memorandum NOSNCCOS 111. NCCOS Center for Coastal Monitoring and Assessment Biogeography Branch, Silver Spring, MD, USA.
- Karr, K. A., Fujita, R., Halpern, B. S., Kappel, C. V., Crowder, L., Selkoe, K. A., Alcolado, P. M., Rader, D. (2015). Thresholds in Caribbean coral reefs: implications for ecosystem based fishery management. *J. Appl. Ecol.*, 52, 402-412. doi: 10.1111/1365-2664.12388.
- Legendre, P., Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 12, 271-280.
- Legendre, P., Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Schopmeyer.
- McClanahan, T. R., Graham, N. A., MacNeil, M. A., Muthiga, N. A., Cinner, J. E., Bruggemann, J. H., Wilson, S. K. (2011). Critical thresholds and tangible targets for ecosystem-base management of coral reef fisheries. *PNAS USA*, 108, 17230-17233.
- McField, M., Kramer, P. R. (2007). *Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-being in the Mesoamerican Reef Region. (Arrecifes Saludables para Gente Saludable: Guía de indicadores de salud de los arrecifes y bienestar social en la región del Sistema Arrecifal Mesoamericano)*. Con las contribuciones de M. Gorrez y M. McPherson.
- Mumby P.J, Flower J., Chollett I., Box S.J., Bozec Y.M., *et al.*, (2014). *Hacia la resiliencia del arrecife y medios de vida sustentables: Un manual para los administradores de arrecifes de coral del Caribe*. University of Exeter, Exeter.
- Mumby, P. J., Steneck, R. S., Edwards, A. J., Ferrari, R., Gibson, J., *et al.*, (2012). Fishing down a Caribbean food web relaxes trophic cascades. *Mar Ecol Prog Ser.*, 445, 13-24.
- Nash, K. L., Graham, N. A. (2016). Ecological indicators for coral reef fisheries management. *Fish Fish.*, 17, 1029-1054. doi:10.1111/faf.12157.
- Nash, K. L., Graham, N. A., Bellwood, D. R. (2013). Fish foraging patterns, vulnerability to fishing, and implications for the management of ecosystem function across scales. *Ecol. Appl.*, 23(7), 1632-1644.
- Navarro-Martínez, Z. M., Guardia, E., García-López, L., Angulo-Valdés, J. (2017). Primeras experiencias con estéreo video operado por buzos para muestrear peces de arrecife en Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 37, 1-18.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the world*. 5th ed., Wiley, New Jersey.
- Núñez-Lara, E., Arias-González, E. (1998). The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J. Fish Biol.*, 53, 209-221.
- Núñez-Lara, E., Arias-González, E. J., Pérez-España, H., Legendre, P. (2016). Multi-scale spatial and partitioning analyses of the reef-fish community composition of the Yucatan fringing reef system. *Ecol. Complex.*, 28, 69-76.
- Paddack, M. J., Cowen, R. K., Sponaugle, S. (2006). Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reef*, 25, 461-472. doi: 10.1007/s00338-006-0112-y.
- Perera-Valderrama S, Hernández Á, González J, Moreno O, Cobián D, Ferro H., Milián E. Caballero H., Alcolado P.M., Pina-Amargos F. *et al.* (2018). Marine protected areas in Cuba. *Bull. Mar. Sci.*, 94, 423-442.

- Pina-Amargós, F., González-Sansón, G., Martín-Blanco, F., Valdivia, A. (2014). Evidence for protection of targeted reef fish on the largest marine reserve in the Caribbean. *PeerJ*, 2, e274.
- Pina-Amargós, F., Salvat-Torres, H., López-Fernández, N. (2012). Ictiofauna del archipiélago Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 32, 54-65.
- Pratchett, M.S., Hoey, A.S., Wilson, S.K. (2014). Reef degradation and the loss of critical ecosystem goods and services provided by coral reef fishes. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, 7, 37-43.
- Rizzari, J. R., Bergseth, B. J., Frisch, A. J. (2014). Impact of conservation areas on trophic interactions between apex predators and herbivores on coral reefs. *Conserv. Biol.*, doi: 10.1111/cobi.12385.
- Roberts, C. M., Bohnsack, J. A., Gell, F., Hawkins, J. P., Goodridge, R. (2001). Effects of marine reserves on adjacent fisheries. *Science*, 294, 1920-1923.
- Rochet M.J., Trenkel V.M. (2003). Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60, 86-99.
- Roff, G., Doropoulos, C., Rogers, A., Bozec, Y.-M., Krueck, N. C., Aurellado, E., ... Mumby, P.J. (2016). The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends Ecol. Evol.*, 31(5), 395-407. doi: 10.1016/j.tree.2016.02.014
- Sadovy de Mitcheson Y., Erisman B. (2012). Fishery and biological implications of fishing spawning aggregations and the social and economic importance of aggregating fishes. In Y. Sadovy de Mitcheson, P.L. Colin (Eds). Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research, and Management. *Fish Fish.*, 35, 225-284.
- Serafy, J. E., Shideler, G. S., Araújo, R. J., & Nagelkerken, I. (2015). Mangroves enhance reef fish abundance at the Caribbean regional scale. *PLoS ONE*, 10(11), e0142022. doi: 10.1371/journal.pone.0142022.
- Sierra, L. M., Claro, R., Popova, O. A. (1994). Alimentación y relaciones tróficas. En R. Claro (Ed.). *Ecología de los peces marinos de Cuba* [pp. 263-320]. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias, Cuba y Centro de Investigación Quintana Roo, México.
- Simpfendorfer, C. A., Heupel, M. R. (2016). Ecology: The Upside-Down World of Coral Reef Predators. *Curr. Biol.*, 26, R701-R718. doi:10.1016/j.cub.2016.05.074.
- Singh, A., Wang, H., Morrison, W., Weiss, H. (2008). Fish Biomass Structure at Pristine Coral Reefs and Degradation by Fishing. *J. Biol. Syst.*, doi: 10.1142/S0218339011500318.
- Strain, E. M. A., Edgar, G. J., Ceccarelli, D., Stuart-Smith, R. D., Hosack, G. R., Thomson, R. J. (2019). A global assessment of the direct and indirect benefits of marine protected areas for coral reef conservation. *Divers. Distrib.*, 25, 9-20. doi: 10.1111/ddi.12838.
- Valdivia, A., Bruno, J., Cox, C., Hackerott, S., Green, S. (2014). Re-examining the relationship between invasive lionfish and native grouper in the Caribbean. *PeerJ*, 2, e348.
- Valdivia, A., Cox, C., Bruno, J. (2015). Reconstructing baselines for Caribbean predatory reef fishes. *PeerJ PrePrints* 3, e805v1. doi.org/10.7287/peerj.preprints.805v1.
- Wilson, S. K., Babcock, R. C., Fisher, R., Holmes, T. H., Moore, J. A., Thomson, D. P. (2012). Relative and combined effects of habitat and fishing on reef fish communities across a limited fishing gradient at Ningaloo. *Mar. Environ. Res.*, 81, 1-11.
- Zapata, L. A. (2002). Effects of El Niño and La Niña on the Fisheries of the Colombian Pacific. *Invest. Mar.*, 30 (1), 205-206.

Como citar este artículo

de la Guardia, E., Cobián-Rojas, D., González Gándara, C., Espinosa, L., Chevavier-Montegudo, P.P., Hernández-González, Z., Arias-González, J.E. (2023). Asociaciones de peces de arrecifes en el Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba: Influencia de la pesca y el hábitat. *Rev. Invest. Mar.*, 43(1), 12-35.