



---

**Centro de Investigación y de Estudios  
Avanzados del Instituto Politécnico Nacional  
Unidad Mérida**

**Departamento de Recursos del Mar**

**Modelación socio-ecológica del Parque Nacional  
Arrecifes de Cozumel, Quintana Roo, México**

Tesis que presenta:  
**Abigail del Rocío Martínez Rendis**

Para obtener el grado de:  
**Doctor en Ciencias**

En la especialidad de:  
**Ciencias Marinas**

Director de la Tesis:  
**Dr. Jesús Ernesto Arias González**



---

*Los que descienden al mar en naves,  
y hacen negocio en las muchas aguas,  
ellos han visto las obras del Señor,  
y Sus maravillas en las profundidades.  
Es el Señor quien provee el sol para alumbrar el día,  
las leyes de la luna y las estrellas para luz de la noche,  
y agita el mar y hace olas rugientes.  
Creador del cielo y de la tierra, del mar y de todo  
cuanto hay en ellos, y que siempre mantiene la verdad.  
Tuyos son, Señor, la grandeza y el poder, la gloria, la victoria  
y la majestad. Tuyo es todo cuanto hay en el cielo y en la tierra.  
Tuyo también es el reino, y Tú estás por encima de todo.*

*Salmos 107: 23-24; Jeremías 31: 35; Salmos 146: 6; 1ª Crónicas 29: 11*

---

## **Agradecimientos**

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) la beca (no. 21769), la cual me permitió sostenerme económicamente para llevar a cabo los estudios que culminan con el presente trabajo. Así como al fondo de Becas Mixtas CONACyT por el apoyo económico para una estancia en el extranjero que me permitió avanzar adquiriendo conocimientos y desarrollar así esta tesis.

Agradezco al Centro de Investigación y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV) por los recursos invertidos en mi formación académica, por el apoyo para mi asistencia a congresos nacionales (CMAC) e internacionales (ECSRS 2017). Agradezco a la Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos por las becas de estudiante otorgadas para la presentación de mi trabajo en los Congresos Mexicanos de Arrecifes Coralinos VII y VIII.

Al Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica CONACyT – Gobierno del estado de Yucatán (FOMIX – Yucatán), proyecto no. 247043; por el financiamiento de la investigación de campo de esta tesis, de las traducciones y revisiones al inglés de los artículos científicos publicados.

Al Dr. Jesús Ernesto Arias González por la dirección de esta tesis, así como por haber creído en mí para desarrollar este tema de tesis.

A la Dra. Moira Zellner por haber aceptado ser parte de este tema de tesis, por haberme recibido como alumna visitante en la Universidad de Illinois en Chicago y abrir mis ojos ante los sistemas complejos a través de la modelación basada en agentes.

A los Dres. Jorge Iván Euán Ávila y José Iván Velazquez Abunader, por los consejos, guía y aportaciones al revisar la presente tesis. A los Dres. Rodrigo Huerta Quintanilla, Efraín Camto-Lugo, Raúl por su guía e involucramiento con el modelo basado en agentes.

A mis padres, Rocio Rendis Ruz y Edgar Martínez Caballero, por estar al pendiente de mí y mi desarrollo profesional. A mis hermanas Berenice y Rocío Paulina por su amor.

A mi amado esposo, Juan Paulo Hernández Vásquez, quien, sin su amor, ánimo, consejos, guía, apoyo, comprensión, nunca hubiese podido culminar este ciclo. Doy gracias y alabo a Dios por habernos unido en matrimonio.

A mis colegas y amigas de generación Andrea Rivera Sosa, Elena De la Guardia, Ángela Ranzadazzo. Gracias por la compañía y apoyo en todo momento, y en especial en aquellas noches de terror en las instalaciones del LEEAC.

A Jose Luis Cabrera por su apoyo técnico así como los ánimos y los buenos consejos otorgados. A las familias Torres Preciado y Rubio de la Vega, por su apoyo en oración.

---

## Resumen

Los arrecifes coralinos en el mundo se encuentran bajo amenaza de un gran número de fuerzas conductoras de cambio y las presiones, tanto naturales como societales, que estas pueden desembocar. En la costa sur de la Isla de Cozumel, México, se localizan más de 21 arrecifes coralinos que se encuentran bajo estatus de protección como Área Natural Protegida, denominada Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC). En Cozumel se han desarrollado fuerzas impulsoras o conductores económicos del turismo, teniendo consecuencias para la dinámica ecológica espacio-temporal del PNAC. Esto repercute en su capacidad de soportar y recuperarse a los disturbios, haciéndolo menos resiliente y por ende más vulnerable. En este trabajo, se analizaron las interacciones del sistema socio-ecológico (SSE) de Cozumel que el turismo desemboca en la estructura ecológica del PNAC y societal de Cozumel. Se analizó la importancia de cada servicio ecosistémico que el PNAC provee al SSE de Cozumel, así como los impactos que dichos servicios reciben y las respuestas que la estructura societal tiene en beneficio del PNAC. Esto fue desarrollado a través de la modelación conceptual FPEIR (Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta, DPSIR por sus siglas en inglés). Una vez teniendo un panorama amplio sobre las interacciones en el SSE que inciden en el PNAC, se observó el estado de condición de la biodiversidad por cada zona de manejo que conforman el Parque a través de indicadores de las comunidades de arrecifes coralinos: densidad de ocho gremios tróficos de peces, coberturas de algas y corales. La variación de los cambios de los indicadores a lo largo de 11 años de estudio (2004-2014) mostró sobreabundancia de peces herbívoros territoriales y disminución de peces invertívoros y macrocarnívoros. A pesar de la recuperación de las densidades de ciertos grupos de peces y corales en el último año de estudio, los índices ecológicos de diversidad no mostraron dicha recuperación. Los resultados obtenidos fueron llevados a una plataforma de Modelación Basada en Agentes (MBA) para explorar el comportamiento de las densidades de tres gremios de peces, algas y corales. A través de la proyección de la dinámica ecológica en 100 pasos de tiempo (años) y el análisis de sensibilidad de cada agente y sus parámetros, se pudo observar una similitud con lo obtenido en 11 años de estudio y sus indicadores por cada zona de manejo del PNAC. Esto hace valioso el modelado basado en agentes ya que nos arroja comprensión del comportamiento de cada componente del sistema. Es una herramienta de utilidad para poder planear estrategias de conservación adecuadas que utiliza el protocolo orientado a patrones. A través del presente estudio se pudo observar la importancia sobre los esfuerzos de manejo y conservación que el sistema societal debe priorizar en el sistema ecológico del PNAC. A través del modelo FPEIR, se observó la dependencia que la población de Cozumel tiene en los bienes y servicios de su recurso natural más valioso: los arrecifes coralinos. Aunado a esto, se distinguió el comportamiento de las comunidades de gremios tróficos de peces así como de bentos (corales y algas). Este comportamiento evidenció a lo largo de los 11 años estudiados indicios de resiliencia en el PNAC. La cual fue observada a través del MBA CoReef-Cozumel a manera de laboratorio virtual, reforzando la evidencia de la capacidad del sistema a ser resiliente.

---

## Abstract

Coral reefs worldwide are under threat from several driving forces of change and the natural and societal pressures that these can bring. On the south coast of Cozumel Island, Mexico, more than 21 coral reefs are under protected status as a Natural Protected Area, called Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC). In Cozumel, driving forces or economic drivers of tourism have been developed, with consequences for the spatio-temporal ecological dynamics of the PNAC. This tourism expansion affects coral reefs' capability to endure and recover from disturbances, making them less resilient and vulnerable. In this work, we investigated the interactions of Cozumel's social-ecological system (SES) that tourism has on the ecological structure of the PNAC and the societal structure of Cozumel. We analyzed the importance of each ecosystem service that the PNAC provides to Cozumel's SES. We also analyzed the impacts that these services receive and the societal structure's responses to the benefit of the PNAC. We developed a Driving Force-Pressure-State-Impact-Response, (DPSIR) conceptual modelling.

Once we had a broad overview of the interactions in the SSE that affect the PNAC, we studied the state of biodiversity condition for each management zone that makes up the Park through indicators of coral reef communities: density of eight trophic fish guilds, algal and coral cover. The variation of indicators over 11 years of study (2004-2014) showed overabundance of territorial herbivorous fishes and decreased invertivorous and macrocarnivorous fishes. Despite the recovery of the densities of certain fish and coral groups in the last year of study, the ecological indices of diversity did not show such recovery. The results obtained were taken to an Agent-Based Modeling (MBA) platform to explore the behaviour of the densities of three trades of fish, algae, and corals. The ecological dynamics in 100-time steps (years) projection of each agent and the sensitivity of its parameters analysis made it possible to observe a similarity with what was obtained in 11 years of study and its indicators for each management zone of the PNAC. This result makes agent-based modelling valuable because it provides us with an understanding of the behaviour of each component of the system. It is a helpful tool for planning appropriate conservation strategies using the pattern-oriented protocol. Through the present study, it was possible to observe the importance of the management and conservation efforts that the societal system should prioritize in the ecological system of the PNAC. Through the DPSIR model, we found that Cozumel's population depends on the goods and services of its most valuable natural resource: coral reefs. In addition, we were able to distinguish the behaviour of the trophic guild communities of fish and benthos (corals and algae). This behaviour showed evidence of resilience in the PNAC over the 11 years studied. Resilience was perceived through the MBA CoReef-Cozumel as a virtual laboratory, reinforcing the evidence of the system's capacity to be resilient.

## Tabla de contenido

<i>Agradecimientos</i>	<i>iv</i>
<i>Resumen</i>	<i>v</i>
<i>Abstract</i>	<i>vi</i>
<i>Tabla de contenido</i>	<i>vii</i>
<i>Listas de figuras</i>	<i>xi</i>
<i>Listas de tablas</i>	<i>xiii</i>
<i>Acrónimos</i>	<i>xv</i>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>II. MARCO TEÓRICO</b>	<b>3</b>
<b>II.1. Biodiversidad y su relación con la resiliencia en arrecifes coralinos</b>	<b>3</b>
<b>II.2. Los indicadores de biodiversidad en arrecifes coralinos</b>	<b>4</b>
II.2.1. Indicadores de la condición bentónica	4
II.2.2. Indicadores de la condición de la ictiofauna	6
<b>II.3. La interconexión entre sistemas sociales y ecológicos</b>	<b>8</b>
II.3.1. Servicios ecosistémicos: la unión entre sistemas	10
<b>II.4. Sistemas socio-ecológicos como sistemas complejos adaptativos</b>	<b>15</b>
<b>II.5. Modelación en sistemas complejos</b>	<b>17</b>
II.5.1. Modelación conceptual causa-efecto	19
II.5.2. Modelación Basada en Agentes (MBA)	20
<b>III. ANTECEDENTES</b>	<b>23</b>
<b>III.1. Biodiversidad en arrecifes coralinos del Caribe Mexicano</b>	<b>23</b>
<b>III.2. Indicadores de biodiversidad y resiliencia</b>	<b>25</b>
<b>III.3. Servicios ecosistémicos de arrecifes coralinos</b>	<b>26</b>
<b>III.4. Modelación de sistemas socio-ecológicos</b>	<b>28</b>
III.4.1. Modelación conceptual causa-efecto	28
III.4.2. Modelación basada en agentes	30
<b>IV. PROBLEMÁTICA DE ESTUDIO</b>	<b>32</b>
<b>IV.1. Justificación</b>	<b>32</b>
<b>IV.2. Preguntas de investigación</b>	<b>33</b>
<b>IV.3. Hipótesis</b>	<b>33</b>
<b>IV.4. Objetivos</b>	<b>33</b>
IV.4.1. Objetivo general	33
IV.4.2. Objetivos específicos	33
<b>IV.5. Sitio de estudio</b>	<b>34</b>
IV.5.1. Zonas de manejo del PNAC	35

IV.5.2. Estudios realizados en Arrecifes de Cozumel	37
<b>V. PROCESOS DE RETROALIMENTACIÓN (CAUSAS Y EFECTOS) EN EL SISTEMA SOCIO-ECOLÓGICO DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL A TRAVÉS DEL ENFOQUE DPSIR</b>	<b>39</b>
<b>V.1. Introducción</b>	<b>39</b>
<b>V.2. Objetivos</b>	<b>40</b>
<b>V.3. Hipótesis</b>	<b>40</b>
<b>V.4. Métodos</b>	<b>40</b>
V.4.1. Elaboración de modelo conceptual con enfoque FPEIR	40
V.4.2. Marco conceptual FPEIR	42
V.4.3. Desarrollo del modelo conceptual FPEIR	44
<b>V.5. Resultados</b>	<b>44</b>
V.5.1. Identificación de los elementos de los componentes FPEIR	44
V.5.2. Relación de causas y efectos entre elementos FPEIR	45
<b>V.6. Discusión</b>	<b>53</b>
V.6.1. Efectos en las retroalimentaciones Fuerzas Impulsoras-Presión-Estado	53
V.6.2. Impacto en los procesos de retroalimentación en los Servicios Ecosistémicos	55
V.6.3. Respuestas hacia el manejo y conservación del PNAC	56
<b>V.7. Conclusión</b>	<b>58</b>
<b>VI. ESTADO DE CONDICIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL</b>	<b>60</b>
<b>VI.1. Introducción</b>	<b>60</b>
<b>VI.2. Objetivos</b>	<b>62</b>
<b>VI.3. Hipótesis</b>	<b>62</b>
<b>VI.4. Métodos</b>	<b>62</b>
VI.4.1. Muestreo y bases de datos biológicas	62
VI.4.2. Indicadores a utilizar	63
VI.4.3. Análisis de datos	64
VI.4.3.1. Análisis espacio-temporal de densidades de peces y gremios tróficos	64
VI.4.3.2. Análisis espacio-temporal de biodiversidad de peces y gremios tróficos	66
VI.4.3.3. Análisis espacio-temporal de cobertura coralina y algal	66
<b>VI.5. Resultados</b>	<b>66</b>
VI.5.1. Tendencias en comunidades de peces	66
VI.5.2. Tendencias en grupos tróficos de peces	69
VI.5.2.1. Tendencias Espaciales y Temporales	69
VI.5.2.2. Tendencias espacio-temporales: Zona (año)	72
VI.5.2.3. Tendencias en índices de biodiversidad	75
VI.5.3. Tendencias de organismos bentónicos: corales escleractíneos y algas	77
<b>VI.6. Discusión</b>	<b>79</b>
VI.6.1. Tendencias espacio-temporales en las comunidades de peces	79
VI.6.2. Tendencias espacio-temporales en la diversidad ecológica de los grupos tróficos de peces	79
VI.6.3. Tendencias espacio-temporales en la densidad de los grupos tróficos de peces	80
VI.6.4. Tendencias espacio-temporales en indicadores bentónicos	84

VI.6.5. Consideraciones ecológicas e implicaciones para el manejo y conservación	85
<b>VI.7. Conclusión</b>	<b>87</b>
<b>VII. DESCRIPCIÓN DE UN SISTEMA COMPLEJO ADAPTATIVO ECOLÓGICO A TRAVÉS DE MODELACIÓN BASADA EN AGENTES: EL CASO DE ESTUDIO DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL</b>	<b>89</b>
<b>VII.1. Introducción</b>	<b>89</b>
<b>VII.2. Objetivos</b>	<b>91</b>
<b>VII.3. Hipótesis</b>	<b>91</b>
<b>VII.4. Métodos</b>	<b>91</b>
VII.4.1. Plataforma de programación NetLogo	91
VII.4.2. Diseño y construcción del modelo arrecifal basado en agentes	92
VII.4.2.1. Retroalimentación e interacciones	94
VII.4.2.2. Componentes del modelo	95
VII.4.2.3. Introducción y parametrización de datos	96
VII.4.2.4. Información de los agentes	96
VII.4.2.5. Las reglas de los agentes	100
VII.4.2.6. Calibración y simulación	101
VII.4.2.7. Verificación	104
VII.4.2.8. Análisis de sensibilidad	107
VII.4.2.9. Validación	108
<b>VII.5. Resultados</b>	<b>109</b>
VII.5.1. Gremios tróficos de peces en los escenarios modelados	110
VII.5.2. Cobertura bentónica en escenarios modelados	110
VII.5.3. Análisis de sensibilidad	111
VII.5.3.1. Energía de reproducción para peces raspadores	111
VII.5.3.2. Energía de reproducción para peces macrocarnívoros	115
VII.5.3.3. Distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (Paso-raspadores)	119
VII.5.3.4. Distancia recorrida por peces macrocarnívoros (pasos-macrocarcarnívoros)	122
VII.5.4. Validación del modelo	125
<b>VII.6. Discusión</b>	<b>125</b>
VII.6.1. Dinámica ecológica del MBA CoReef-Cozumel: su validación cualitativa	125
VII.6.2. El MBA CoReef-Cozumel como descriptor de un SCA	128
VII.6.3. La Modelación Basada en Agentes como herramienta de gestión	132
<b>VII.7. Conclusión</b>	<b>133</b>
<b>VIII. DISCUSIÓN GENERAL</b>	<b>134</b>
<b>IX. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES</b>	<b>138</b>
<b>X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>140</b>
<b>XI. anexos</b>	<b>163</b>
<i>Anexo 1</i>	<i>163</i>
<i>Anexo 2</i>	<i>165</i>
<i>Anexo 3</i>	<i>168</i>

---

<i>Anexo 4</i>	<i>169</i>
<i>Anexo 5</i>	<i>170</i>
<i>Anexo 6</i>	<i>171</i>
<i>Anexo 7</i>	<i>172</i>
<i>Anexo 8</i>	<i>174</i>
<i>Anexo 9</i>	<i>175</i>
<i>Anexo 10</i>	<i>176</i>

## Listas de figuras

Figura II. 1. Relación del sistema natural con el social, base de los sistemas socio-ecológicos. Tomado de González et al., (2008). .....	9
Figura II. 2. Interacciones entre el sistema natural y el societal para la obtención del bienestar humano. Tomado de Costanza et al., 2014. ....	10
Figura II. 3. Relación de los servicios ecosistémicos con el bienestar humano y la biodiversidad (Modificado de los Ecosistemas del Milenio 2003: Arias-González et al. 2017). ....	12
Figura II. 4. Esquema representativo de algunos servicios ecosistémicos que provee un ecosistema de arrecife coralino al bienestar humano. ....	13
Figura II. 5. Porcentaje de cobertura coralina absoluta en el Caribe en tres décadas (1977-2001). ....	14
Figura II. 6. Representación esquemática del proceso de modelación (Tomado y adaptado de Halloun, 1996). ....	19
Figura II. 7. Ejemplificación del enfoque FPEIR (DPSIR-Driver, Pressure, State, Impact, Response-, siglas en Inglés), tomado de Santos-Martín et al., (2013). ....	20
Figura IV. 1. Localización de los arrecifes principales la Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, Tomado del Programa de Manejo del Parque (1998). ....	36
Figura V. 1. Ejemplo de modelo C/FPEIR (Causa/Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta), tomando en cuenta variables que se han reportado en la literatura que afectan a un ecosistema de arrecife de coral (Modificado de McGinnity et al., 2014) .....	42
Figura V. 2. Modelo conceptual general FPEIR. Modificado de (Tsai et al. 2009).....	43
Figura V. 3. Modelo conceptual FPEIR del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, México. Presentado en el European Coral Reef Symposium 2017 .....	50
Figura V. 4. Diagrama de flujo de procedimientos en instancias gubernamentales en México en las que se involucra a la ciudadanía.....	52
Figura VI. 1. Densidades promedio de los distintos grupos tróficos de peces en las tres zonas de manejo del PNAC. ....	72
Figura VI. 2. Densidades promedio de los distintos grupos tróficos de peces por cada año de estudio en las tres zonas de manejo del PNAC.....	74
Figura VI. 3. Tendencias en la cobertura relativa del coral escleractíneo (línea rosa) y algas (línea verde) en el PNAC durante el período de estudio. ....	78
Figura VII. 1. Botones deslizadores utilizados en la modelación CoReef-Cozumel. ..	102
Figura VII. 2. Sintaxis del código empleado para la modelación CoReef-Cozumel....	102
Figura VII. 3. Herramientas del NetLogo utilizadas para observar el proceso de simulación.....	104
Figura VII. 4. Monitor de agente de parches.....	105
Figura VII. 5. Monitor de agentes tortugas. ....	105
Figura VII. 6. Terminal de instrucciones del NetLogo.....	106

Figura VII. 7. Simulación a 100 pasos de tiempo por gremios tróficos y porcentaje de coberturas de bentos (alga y coral) por cada zona de manejo del PNAC.....	109
Figura VII. 8. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona Intensiva. ....	112
Figura VII. 9. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona de Baja Intensidad. ....	113
Figura VII. 10. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona Restringida.....	115
Figura VII. 11. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona Intensiva.....	116
Figura VII. 12. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona de Baja Intensidad.....	117
Figura VII. 13. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona Restringida. ....	118
Figura VII. 14. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona Intensiva.....	119
Figura VII. 15. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona de Baja Intensidad.....	120
Figura VII. 16. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona Restringida. ....	121
Figura VII. 17. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona Intensiva.....	122
Figura VII. 18. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona de baja Intensidad. ....	123
Figura VII. 19. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona de baja Intensidad. ....	124

---

## Listas de tablas

Tabla II. 1. Componentes de la ictiofauna mayormente empleados para realizar inferencias sobre la condición de salud del arrecife. ....	8
Tabla II. 2. Diversidad de definiciones para “servicios ecosistémicos”.....	11
Tabla V. 1. Descripción de los distintos grupos que conforman el enfoque C/FPEIR (Causa ó Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta) y posibles variables.	41
Tabla V. 2. Preguntas a responder y elementos de cada componente FPEIR para el PNAC utilizados acorde a Bradley & Yee, (2015).	46
Tabla VI. 1. Ponderación de indicadores de resiliencia, descripción del indicador, justificación y dirección en la que el indicador confiere resiliencia. Tabla modificada de Maynard et al. (2010). ....	63
Tabla VI. 2. Descripción de grupos tróficos asignados a las distintas especies de peces acorde con Halpern y Floeter, (2008). ....	65
Tabla VI. 3. Resultados del análisis estadístico PERMANOVA para diferencias en densidades de peces y por gremio trófico, cobertura coralina (SC) y algal (AL). Comparación por pares entre zonas de manejo. Resultados estadísticamente significativos se encuentran en negrita. ....	68
Tabla VI. 4. Resultados del análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) denotando las especies de peces con mayor contribución en la abundancia de las comunidades de peces en cada zona de manejo del Parque Nacional Arrecife de Cozumel. ....	70
Tabla VI. 5. Resumen de los resultados PERMANOVA de diferencias entre años (Año), entre zonas de manejo (Zo) y zonas anidadas en años (Zo(Año)), en relación con la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad obtenidos: Shannon-Weaver (H'), equidad de Pielouj (J') y Simpson ( $\lambda$ ). Las pruebas significativas ( $P>0.05$ ) aparecen en negrita. ....	76
Tabla VI. 6. Comparación por pares de los resultados PERMANOVA entre las zonas de manejo de los grupos tróficos significativos relacionados con la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad obtenidos: Shannon-Weaver (H'), equidad de Pielouj (J') y Simpson ( $\lambda$ ). Las pruebas significativas ( $P>0.05$ ) aparecen en negrita. ....	77
Tabla VII. 1. Indicadores ecológicos del presente estudio que serán tomadas como agentes para la MBA utilizando el programa NetLogo. ....	95
Tabla VII. 2. Parámetros utilizados por cada componente en la modelación basada en agentes. ....	96
Tabla VII. 3. Datos de los agentes (promedio de coberturas relativas y abundancias) del primer año (2004) de estudio a utilizar para la modelación. ....	97
Tabla VII. 4. Descripción de los parámetros intrínsecos del MBA CoReef-Cozumel en sus distintos componentes (agentes). ....	97
Tabla VII. 5. Longitud de paso promedio de los distintos agentes modelados. ....	98
Tabla VII. 6. Tasas promedio de consumo de los distintos agentes modelados. ....	99

---

Tabla VII. 7. Energía obtenida del consumo de las preferencias alimenticias documentadas de los herbívoros territoriales y raspadores. ....	99
Tabla VII. 8. Datos utilizados para agentes bentónicos tipo parche y la extensión geográfica representada. ....	103
Tabla VII. 9. Rangos de valores utilizados por cada parámetro para el análisis de sensibilidad. ....	108

## Acrónimos

<b>Abreviatura</b>	<b>Significado</b>
<b>PNAC</b>	Parque Nacional Arrecifes de Cozumel
<b>FPEIR</b>	Fuerzas conductoras-Presión-Estado-Impacto-Respuesta
<b>SSE</b>	Sistema Socio-Ecológico
<b>SCA</b>	Sistema Complejo Adaptativo
<b>MBA</b>	Modelación Basada en Agentes
<b>CONANP</b>	Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas
<b>PROMOBI</b>	Protocolo de Monitoreo Arrecifal Coralino
<b>MCAR</b>	Macrocarnívoros
<b>PISC</b>	Piscívoros estrictos
<b>MINV</b>	Invertívoros de organismos bentónicos móviles/Limpiadores
<b>SAND</b>	Invertívoros de arenas
<b>SINV</b>	Invertívoros de colonias sésiles/Coral
<b>SPON</b>	Espongívoros/herbívoros
<b>DPLA</b>	Planktívoros diurnos
<b>NPLA</b>	Planktívoros nocturnos
<b>THER</b>	Herbívoros territoriales/detrítívoros
<b>TURF</b>	Herbívoros Turf/Herbívoros de algas tapete
<b>SCRP</b>	Raspadores
<b>EXCV</b>	Excavadores/ erosionadores
<b>MALG</b>	Explorador de macroalgas
<b>OMNI</b>	Omnívoros generales
<b>I</b>	Zona de uso/manejo Intensiva
<b>BI</b>	Zona de uso/manejo de baja intensidad
<b>R</b>	Zona de uso/manejo Restringida
<b>SC</b>	Cobertura de coral escleractíneo
<b>AL</b>	Cobertura de macroalgas
<b>S</b>	Riqueza de especies
<b>H'</b>	Diversidad acorde al índice de Shannon-Wiener
<b>J'</b>	Equidad acorde al índice de Pielou
<b>λ</b>	Diversidad acorde al índice de Simpson
<b>CCV</b>	Cobertura de Coral escleractíneo Vivo
<b>Cmac</b>	Cobertura de macroalgas

---

## I. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son uno de los ecosistemas más productivos y biodiversos en el mundo (Burke et al., 2011; Moberg & Folke, 1999). Estos ecosistemas se extienden en más de 250 000 km<sup>2</sup> del océano, ocupan menos del 0.01% del medio marino, y albergan el 25% de las especies marinas conocidas (Burke et al. 2011).

La biodiversidad es un atributo clave para el funcionamiento de un ecosistema, así como para la provisión de sus servicios ecosistémicos para el bienestar del hombre (Oliver et al. 2015). Este atributo ha sido estudiado en arrecifes coralinos a través de diversos indicadores ecológicos tales como la cobertura de algas, abundancia de peces herbívoros y la cobertura de coral escleractíneo vivo (Maynard et al. 2010; McClanahan et al. 2012; Oliver et al. 2015).

Existe una relación directa con la diversidad de especies y el funcionamiento del ecosistema, lo que confiere un papel de importancia a la biodiversidad en el mantenimiento de la resiliencia (Cheal et al. 2008; Mellin et al. 2010; Oliver et al. 2015). Folke et al., (2004) definen la resiliencia como la capacidad de un ecosistema de absorber un disturbio y reorganizarse a través de un cambio continuo reteniendo sus funciones esenciales, estructura, identidad y procesos de retroalimentación.

En los últimos 40 años se ha evidenciado la pérdida de biodiversidad, productividad y resiliencia en diversos arrecifes del Caribe (Micheli et al. 2014; Mora, Graham, and Nyström 2016), declive del 50% al 80% de cobertura coralina (Arias-González et al., 2017; Bellwood et al., 2004; Gardner et al., 2003), disminución de abundancia de peces (Paddack et al. 2009; Schmitter-Soto et al. 2018) y un aumento de cobertura de algas (Arias-González et al., 2017; Bozec et al., 2008).

Estos cambios representan estados indeseables del ecosistema, entre los cuales se encuentra el cambio de fase, en el cual la dominancia de cobertura de coral es reemplazada por dominancia de cobertura de algas (Anthony et al. 2015; Hughes et al. 2007; Mumby et al. 2006). El impacto directo o indirecto de las actividades del hombre en la biodiversidad marina y los arrecifes coralinos han desembocado dichos estados indeseables en arrecifes coralinos (Micheli et al., 2014; Mora, 2008).

Norström et al., (2016), describen factores globales como los principales conductores antropogénicos de cambio en los arrecifes coralinos, siendo mediados por los sistemas sociales, tales como el económico, demográfico, las dimensiones culturales y las normas de dichos sistemas. Estos autores atribuyen los cambios directamente al incremento de concentraciones de dióxido de carbono en la atmósfera, el cual provoca un aumento de la elevación de la temperatura del mar y la acidificación de los océanos causando por un lado eventos de blanqueamiento de coral y por otro lado menor tasa de calcificación de

la estructura tridimensional de los arrecifes. A manera de estresores locales, se reportan actividades humanas como la sobrepesca y las fuentes de polución provenientes de un manejo inadecuado de las cuencas (nutrientes, contaminantes, patógenos, etc.).

Alrededor de 43 millones de personas residen sobre las costas del Caribe a distancias aproximadas de 30 Km de algún arrecife coralino (Burke et al., 2011). La mayoría de estas personas dependen de los bienes y servicios que estos ecosistemas les proporcionan (Burke & Maidens, 2004; Costanza et al., 2014, 2017; Reyna-González et al., 2014; Spalding et al., 2017). Sin embargo, el gozo y disfrute de los servicios ecosistémicos (SE) es amenazado debido a la degradación que los arrecifes coralinos están sufriendo.

Es a través de la dependencia entre el hombre y los SE que un ecosistema como los arrecifes coralinos proveen, que se puede estudiar un enfoque que amplíe la comprensión de la interacción entre la naturaleza y el hombre. Recientes investigaciones en sistemas socio-ecológicos han ayudado a capturar y mejorar el entendimiento de esta complejidad, y han desarrollado marcos comunes para la integración del conocimiento (Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011).

La implementación de Áreas Naturales Protegidas (ANP), además de tener como objetivo la protección de la biodiversidad del ecosistema, al implementar medidas de manejo, mitigación y control, así como un plan de monitoreo ambiental, las convierten en un excelente laboratorio para el estudio socio-ecológico. Este es el caso del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC), en Quintana Roo, el cual fue decretado como ANP desde 1996 con la finalidad de proteger y conservar sus ecosistemas arrecifales.

En el PNAC no se ha implementado un análisis de la conservación de la biodiversidad en dicho sitio tomando un enfoque conjunto del sistema ecológico con el sistema social circundante, por lo cual el presente estudio incursionará con dicho enfoque socio-ecológico, por lo que se evaluarán: 1) las posibles causas y efectos socio-ecológicos en el sitio a través de una modelación conceptual; 2) la fluctuación de la biodiversidad del PNAC tomando diferentes indicadores ecológicos arrecifales; y 3) las fluctuaciones del sistema ecológico arrecifal a través de una modelación de sistemas complejos.

---

## **II. MARCO TEÓRICO**

### **II.1. Biodiversidad y su relación con la resiliencia en arrecifes coralinos**

La biodiversidad o diversidad biológica se define como “la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes, incluyendo, entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas” (Moreno 2001). El término comprende, por tanto, diferentes escalas biológicas: desde la variabilidad en el contenido genético de los individuos y las poblaciones, el conjunto de especies que integran grupos funcionales y comunidades completas, hasta el conjunto de comunidades de un paisaje o región (Moreno, 2001).

La diversidad biológica representa un tema central de la teoría ecológica y ha sido objeto de amplio debate (Magurran 1988). La falta de definición y de parámetros adecuados para su medición hasta principios de los 70's llevó incluso a declarar la falta de validez del concepto (Hurlbert 1971). Actualmente el significado y la importancia de la biodiversidad no están en duda y se han desarrollado una gran cantidad de parámetros para medirla como un indicador del estado de los sistemas ecológicos, con aplicabilidad práctica para fines de conservación, manejo y monitoreo ambiental (Spellerberg 2005).

Los estudios sobre medición de biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas (Moreno, 2001).

Para comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje, la separación de los componentes alfa, beta y gamma (Whittaker 1972) puede ser de gran utilidad, principalmente para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas (Halffter 1998). La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea, la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta (Whittaker, 1972).

Una mayor biodiversidad contribuye a la resiliencia de los paisajes terrestres y marinos, proporcionando así servicios ecosistémicos, los cuales se sostienen o son degradados por las prácticas e instituciones que regulan el uso de áreas naturales (Bergamini et al. 2014). La resiliencia es la capacidad que un ecosistema posee para tolerar disturbios sin colapsar a un estado cualitativo diferente el cual es controlado por distintos procesos (Carpenter et al. 2001). Para un ecosistema de arrecife de coral el “estado cualitativo diferente” o “estado de condición no deseado” que puede seguir es el de un cambio de fase en el cual se da el cambio de un estado de dominancia de coral a un estado de dominancia de

macroalgas o incluso a un estado dominante de escombros (Done 1992; Maynard et al. 2010).

En las últimas décadas se han realizado esfuerzos para aplicar el enfoque de resiliencia en el manejo de ecosistemas de arrecifes coralinos. En este sentido se han propuesto diferentes indicadores que toman en cuenta la dependencia de la resiliencia con los sistemas sociales (Maynard et al., 2010).

## **II.2. Los indicadores de biodiversidad en arrecifes coralinos**

A partir de los 90 comenzó un auge en las investigaciones y programas de monitoreo de arrecifes coralinos que emplearon indicadores biológicos. Esto ocurre por la necesidad de conocer la naturaleza de los cambios acelerados que se empezaron a observar en estos ecosistemas en detrimento de los servicios ecológicos (Lam, Doropoulos, and Mumby 2017; Shin et al. 2010).

El deterioro de los arrecifes ha aumentado y, en consecuencia, el tipo de información deseada para el manejo ha variado (Nash and Graham 2016). En un principio, los indicadores biológicos se emplearon para describir la condición de los arrecifes y detectar los cambios que están ocurriendo en ellos. Ahora se está trabajando en la utilización de estos indicadores con un mayor alcance, intentando enfocar su interpretación desde el punto de vista de interacciones y efectos para lograr que tengan mayor aplicación en el manejo dirigido a la conservación (Karr & Chu, 1997; Karr et al., 2015).

Los indicadores son medidas que se utilizan para cuantificar o describir cualitativamente los fenómenos que no son fácil de medir directamente, pero que la sociedad considera valiosos para su monitoreo en el tiempo. Los indicadores son útiles para compartir los resultados del análisis técnico o para el seguimiento de las características del sistema (Boyd and Charles 2006).

De acuerdo con Maynard et al., (2010), algunos de estos indicadores en arrecifes coralinos son la cobertura coralina viva, el impacto físico, impacto físico antropogénico, abundancia de herbívoros, presión pesquera, ausencia de bioerosionadores, ausencia de enfermedades coralinas, sedimentación, por citar algunos.

### **II.2.1. Indicadores de la condición bentónica**

Los corales hermatípicos son los principales constructores del arrecife y, junto a las esponjas y gorgonias, conforman el hábitat sobre el cual otros grupos biológicos que forman parte del arrecife desarrollan su vida (Wilson et al. 2010). Sus formas de crecimiento determinan la rugosidad del sustrato y la heterogeneidad del arrecife a pequeña escala, ofreciendo espacios para refugio, cría y reproducción para una gran cantidad de especies que conviven en el arrecife (Bellwood et al., 2003; Herrera-Moreno & Alcolado, 1985; Lirman et al., 2014; Storlazzi et al., 2002). Se ha encontrado relación entre la abundancia y la talla de invertebrados bentónicos formadores de arrecifes, así

como en la diversidad y la abundancia de otras especies en él (Fabricius 2005; González-Sansón et al. 2009; Jouffray et al. 2015). Por lo que un incremento en la fauna acompañante, con la que se establecen asociaciones provechosas, se ha considerado como un indicador de condición saludable del arrecife (Mumby et al. 2014).

Los efectos de las presiones que afectan a los organismos bentónicos, y en particular a los corales, han sido detectados en variaciones de: a) diversidad de la comunidad, b) composición porcentual de especies, c) densidad, y d) estructura de tallas (Castellanos Iglesias, Castillo, and de la Guardia Llansó 2004; Huston 1985; McField and Kramer 2007; O'Leary et al. 2013). Según Cinner et al., (2013), los indicadores asociados a estas medidas pueden utilizarse para estimar la capacidad potencial de recuperación que tiene la comunidad o una población dada.

La cobertura de coral vivo es un indicador a nivel de comunidad que integra todas las presiones que la afectan y sintetiza la información de la diversidad, la densidad, las tallas de las colonias, así como el nivel de reclutamiento (McClanahan et al., 2012; Mumby et al., 2014). Por esto, se considera el indicador primario de la salud del arrecife y se emplea con frecuencia para observar tendencias en su cubrimiento.

Dichas tendencias se utilizan para inferir el grado de resistencia de los corales y su tolerancia a determinado estrés, infiriendo así como indicativo de resiliencia, pero no se ha encontrado correlación (Hughes et al., 2010; Lam et al., 2017; McClanahan et al., 2012). Para complementar la información que brinda el porcentaje de coral vivo debe analizarse, entre otros, datos de densidad, tallas y condición de las colonias de coral, adicionalmente, la abundancia de algas y herbívoros, así como la condición físico-química del ambiente (McCook 1999).

La diversidad de corales se ha asociado a la capacidad de respuesta y disponibilidad de hábitat, según las especies o formas de crecimiento que dominen. No se ha observado una tendencia general que describa el comportamiento de este indicador. Sin embargo, si está descrito que en lugares afectados por impactos humanos la diversidad es menor que en los sitios de referencia (González-Díaz et al., 2003; Hughes, 1989; Huston, 1985; Mumby et al., 2014).

Las algas son otro componente del bentos que también tienen una función importante en el mantenimiento de la condición saludable del sistema arrecifal (Birrell et al., 2005; McCook et al., 2001). Ocupan gran variedad de hábitat y crean refugios para invertebrados y vertebrados, constituyen el grupo de productores primarios más significativo y son la fuente de alimentación de diversos herbívoros, participan en la construcción-cementación del arrecife y en la producción de sedimentos (Díaz-Pulido 2008). No obstante, cuando su abundancia incrementa y desplazan a los corales, comienzan a tomar parte en la degradación del arrecife (Birrell et al., 2008; Hughes et al., 2007; McCook et al., 2001; Quinn & Kojis, 2005).

Generalmente, los grupos mofo-funcionales de algas se emplean como indicadores basados en atributos morfológicos y características ecológicas. Estos grupos facilitan la toma de datos y a su vez, responden a presiones del ambiente (Díaz-Pulido, 2008). Cuando existe dominancia de algas coralinas costrosas se considera que existen condiciones favorables para el asentamiento de reclutas de coral y para el crecimiento de los corales. La dominancia excesiva de las macroalgas carnosas y/o cianobacterias en el arrecife puede provocar mortalidad coralina y limitación del reclutamiento, por lo que se considera como un estado de riesgo potencial para el crecimiento de corales (Aronson and Precht 2006; Box and Mumby 2007).

Las macroalgas, las cianobacterias y las formas de crecimiento incrustante de esponjas, gorgonias y zoantidios, se consideran grupos oportunistas, con tasas de crecimiento más rápidas que las de los corales (Glynn and Manzello 2015; Perry et al. 2014; Wilkinson and Cheshire 1990). La competencia entre ellos provoca la mortalidad directa de corales por sobrecrecimiento y sombreado, limita el crecimiento de los corales o debilita su estructura por bio-erosión del esqueleto (Aerts & Van Soest, 1997; Done, 1992; McCook et al., 2001; Perry et al., 2014; Ward-Paige et al., 2005).

La respuesta de todos estos grupos bentónicos al estrés, humano o natural, se manifiestan en forma compleja. La respuesta a la presión de estas variables no es homogénea para todos los grupos, ni para las especies dentro un mismo grupo. Mientras unos se favorecen, otros se pueden perjudicar (Díaz-Pulido & McCook, 2004; González-Díaz et al., 2003). En general, se considera que las relaciones entre estos grupos pierden su equilibrio por intervención de acciones humanas, principalmente por afectaciones de la calidad de agua producto de escorrentías (Ward-Paige et al., 2005) o por pesca cuando se refiere a algas (Cinner et al., 2013; Hughes et al., 2007; Mumby et al., 2014).

### **II.2.2. Indicadores de la condición de la ictiofauna**

La ictiofauna así como el cambio en el comportamiento de sus tendencias en el tiempo es de gran importancia para la toma de decisiones. Esto es debido a que constituye un componente integrador de los impactos directos e indirectos en el ecosistema (Munkittrick 2000) y que a través de su trama trófica controla la distribución y abundancia interviniendo así en procesos de transformación e intercambio de energía entre ecosistemas vecinos (Mumby 2006; Raymundo et al. 2009), así mismo, poseen un gran valor económico y comercial (Boyd & Charles, 2006; Cinner et al., 2012; Cinner et al., 2013). Debido a esto, los estudios sobre la ictiofauna en arrecifes coralinos son variados y abundantes.

Los estudios de la ictiofauna de arrecifes del Caribe señalan como una regularidad la disminución de la diversidad, la densidad, las tallas medias y el nivel trófico (Ault 2004; Paddock et al. 2009; Pauly et al. 1998; Wilson et al. 2006). De ahí que los indicadores

más utilizados estén relacionados con estas características. Ese deterioro observado en estos atributos de las comunidades de peces generalmente se ha asociado al incremento en la presión de pesca (Jackson et al. 2001; Nash and Graham 2016; Pauly et al. 2003). Pero también a la pérdida de hábitat, la contaminación, la disminución de la calidad del agua, entre otros (Aguilar et al. 2004, 2008; Corsi et al. 2003; McClanahan et al. 2012; Munkittrick 2000; Shin et al. 2010).

La selección de las medidas de diversidad como indicadores apropiados para detectar los efectos de esas presiones múltiples sobre las asociaciones de peces aun es controversial (Lamb et al. 2009). No obstante, el número de especies y los índices que incluyen la equitatividad de las especies, están entre los más utilizados y, en muchos casos, han sido útiles para detectar el efecto de la pesca y la contaminación (Aguilar et al. 2004; González-Sansón and Aguilar 2010; Nash and Graham 2016). Ambas presiones tienen incidencia en la composición de la comunidad, afectando la dominancia relativa de las especies (Lamb et al., 2009; Shin et al., 2010). Se infiere, que mientras mayor sean la diversidad de especies y la diversidad funcional, mayor será la resiliencia del arrecife. Esto se utiliza como indicativo de mayor redundancia funcional, y por tanto, se espera que se promueva la recuperación ecológica por evitar el estado indeseable.

Los indicadores relacionados con la densidad de peces (abundancia y biomasa por unidad de muestreo) y talla ofrecen información del estado de la población, de la presión de pesca, de las condiciones del hábitat y el éxito del reclutamiento. Aunque la pesca al extraer los peces puede tener incidencia en la abundancia, su efecto puede ser más evidente en la talla y biomasa por estar dirigida a los peces más grandes (Friedlander & DeMartini, 2002).

Para obtener mayor sensibilidad y especificidad en los indicadores, estos se han empleado en base a grupos funcionales, familias, grupos de especies o especie particulares, según sea el objetivo particular del estudio (Tabla II. 1). Por ejemplo, el uso de estos indicadores para las especies con valor comercial, separadas o agrupadas en las familias Lutjanidae, Serranidae y Scaridae muestran relación con el incremento de la pesca (Nash & Graham, 2016).

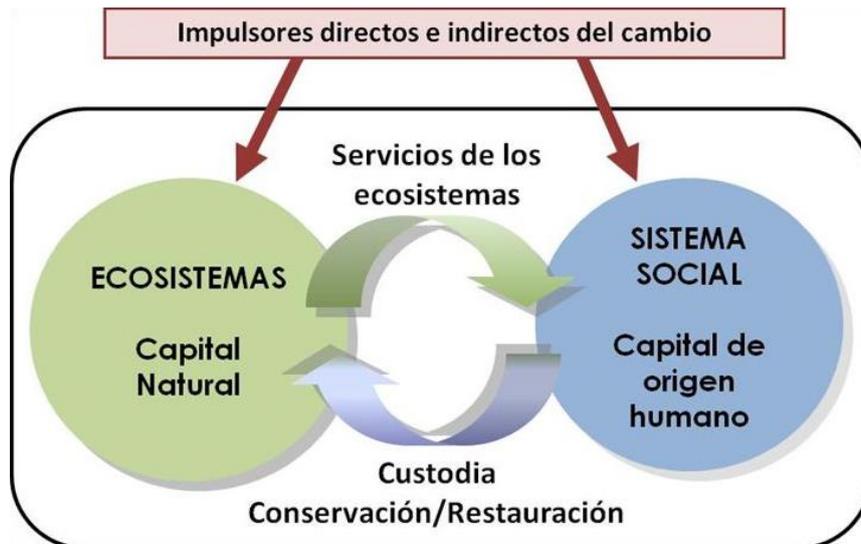
**Tabla II. 1. Componentes de la ictiofauna mayormente empleados para realizar inferencias sobre la condición de salud del arrecife.**

Componente de la ictiofauna	Familia	Importancia	Tendencia	Causa	Fuente
<b>Depredadores tope</b>	Especies grandes de Lutjanidae y Serranidae	Ecológica y comercial	Decreciente	Sobrepesca	Aronson & Precht, 2006; David R. Bellwood et al., 2003;
<b>Meso-depredadores</b>	Especies medianas de Serranidae o pequeñas de Lutjanidae		Decreciente		Dulvy et al., 2004; Myers & Worm, 2003; Pratchett et al., 2014
<b>Herbívoros</b>	Scaridea y Acanthuridae, ayudan a la disminución de sobrepoblación de algas.	Ecológica: intervienen en la dinámica de cambio de fase.	Decreciente o estable	Sobrepesca y/o pérdida de hábitat	Arias-González et al., 2017; Graham et al., 2015; Nash & Graham, 2016; Suchley et al., 2016
	Género <i>Stegastes</i> , mantienen y promueven la existencia de camas de algas		Ascendente		Cobián-Rojas et al., 2018; Schmitter-Soto et al., 2018
<b>Peces roncadores (Grunts)</b>	Haemulidae	Ecológica	Descendente	Posible pesca	Mumby et al., 2004; Nagelkerken & Van der Velde, 2004; Nash & Graham, 2016
<b>Peces comedores de erizo</b>	Balistidae	Ecológica	Disminución y/o incremento (depende del sitio y su presión pesquera existente)	Sobrepesca de especies de Balistidos o sobrepesca de sus depredadores	Mumby et al., 2014

\*Tabla tomada de De la Guardia 2018.

### II.3. La interconexión entre sistemas sociales y ecológicos

El término sistemas socio-ecológicos se ha utilizado para enfatizar el concepto integrado del hombre en la naturaleza y para recalcar que la delimitación entre sistemas sociales y ecológicos es artificial y arbitraria (**Figura II. 1**). Dicho término enfatiza la inexistencia de limitación entre el sistema natural y el social, son sistemas complejos e integrados en los que los humanos son parte de la naturaleza (Berkes, Colding, and Folke 2003; Biggs, Schlüter, and Schoon 2015; González et al. 2008).



**Figura II. 1. Relación del sistema natural con el social, base de los sistemas socio-ecológicos. Tomado de González et al., (2008).**

Se direcciona la interacción y ajuste del problema entre los sistemas sociales y ecológicos por medio de la relación de las prácticas de manejo basadas en entendimiento ecológico en mecanismos sociales detrás de estas prácticas, en una variedad de ajustes geográficos, culturales y ecosistémicos (Folke 2006).

De esta forma, toma importancia la resiliencia del sistema socio-ecológico, siendo la capacidad de dicho sistema socio-ecológico para absorber o resistir perturbaciones y otros factores estresantes de modo que permanezca dentro del mismo régimen, manteniendo esencialmente su estructura y funciones. Describe el grado en que el sistema es capaz de auto-organizarse, aprender y adaptarse (Berkes et al., 2003; Biggs et al., 2015).

El hombre depende de los ecosistemas para su supervivencia, sin embargo, continuamente el impacta los ecosistemas en los que vive, desde la escala local hasta la global. La resiliencia es una propiedad de estos sistemas socio-ecológicos (SES) vinculados. Cuando se mejora la capacidad de recuperación, es más probable que un sistema tolere los eventos de perturbación sin colapsar en un estado cualitativamente diferente que esté controlado por un conjunto diferente de procesos (Levin et al., 2012). Además, la resiliencia en los sistemas socio-ecológicos tiene la capacidad adicional de los seres humanos de anticiparse al cambio e influir en las vías futuras (Berkes et al., 2003; Levin et al., 2012).

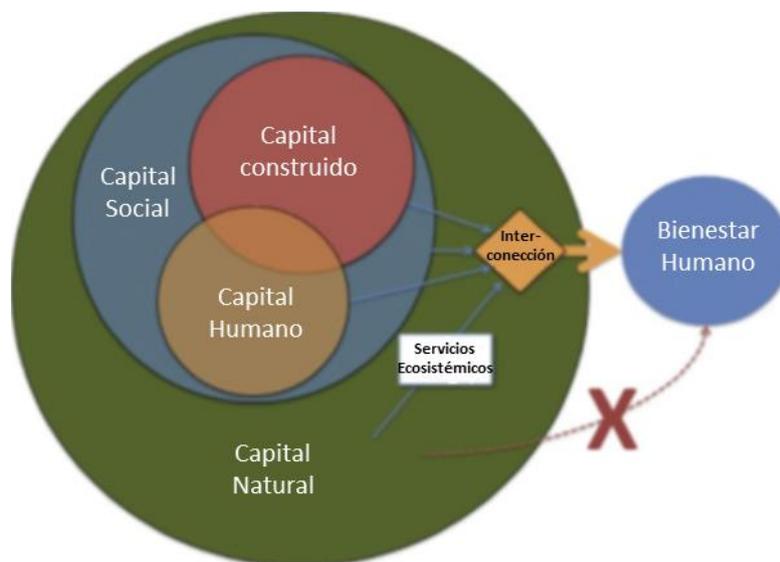
La reducción de la resiliencia aumenta la vulnerabilidad de un sistema a perturbaciones más pequeñas que podría enfrentar anteriormente. Incluso en ausencia de perturbaciones, las condiciones que cambian gradualmente, por ejemplo, la carga de nutrientes, el clima, la fragmentación del hábitat, etc., pueden superar los niveles umbral, lo que desencadena una respuesta abrupta del sistema (Levin et al., 2012).

El nuevo estado del sistema puede ser menos deseable si se disminuyen los servicios ecosistémicos que benefician a los humanos, como en el caso de los arrecifes coralinos cuya productividad cambia agotándose su biodiversidad de la cual el hombre subsiste. Restaurar un sistema a su estado anterior puede ser complejo y exorbitante. La investigación sugiere que restaurar algunos sistemas a su estado previo requiere un retorno a las condiciones que existían mucho antes del punto de colapso (Berkes et al., 2003).

Los avances teóricos de los últimos años incluyen un conjunto de siete principios que se han identificado para desarrollar la resiliencia y sostener los servicios ecosistémicos en los sistemas socio-ecológicos. Los principios incluyen: mantener la diversidad y la redundancia, administrar la conectividad, administrar variables y retroalimentaciones lentas, fomentar el pensamiento complejo de sistemas adaptativos, alentar el aprendizaje, ampliar la participación y promover sistemas de gobernanza policéntricos (Biggs et al., 2015).

### II.3.1. Servicios ecosistémicos: la unión entre sistemas

La población humana obtiene beneficios sociales y económicos de las propiedades y funciones de un ecosistema (Fontana et al. 2013; Micheli et al. 2014). Acorde con Burke et al., (2011), alrededor de 275 millones de personas residen a 30 km de arrecifes coralinos quienes dependen directamente de los Servicios Ecosistémicos (SE) que estos proveen, los cuales llevan hacia el bienestar humano (**Figura II. 2**) (Costanza et al. 2014; Fontana et al. 2013; Moberg and Folke 1999).



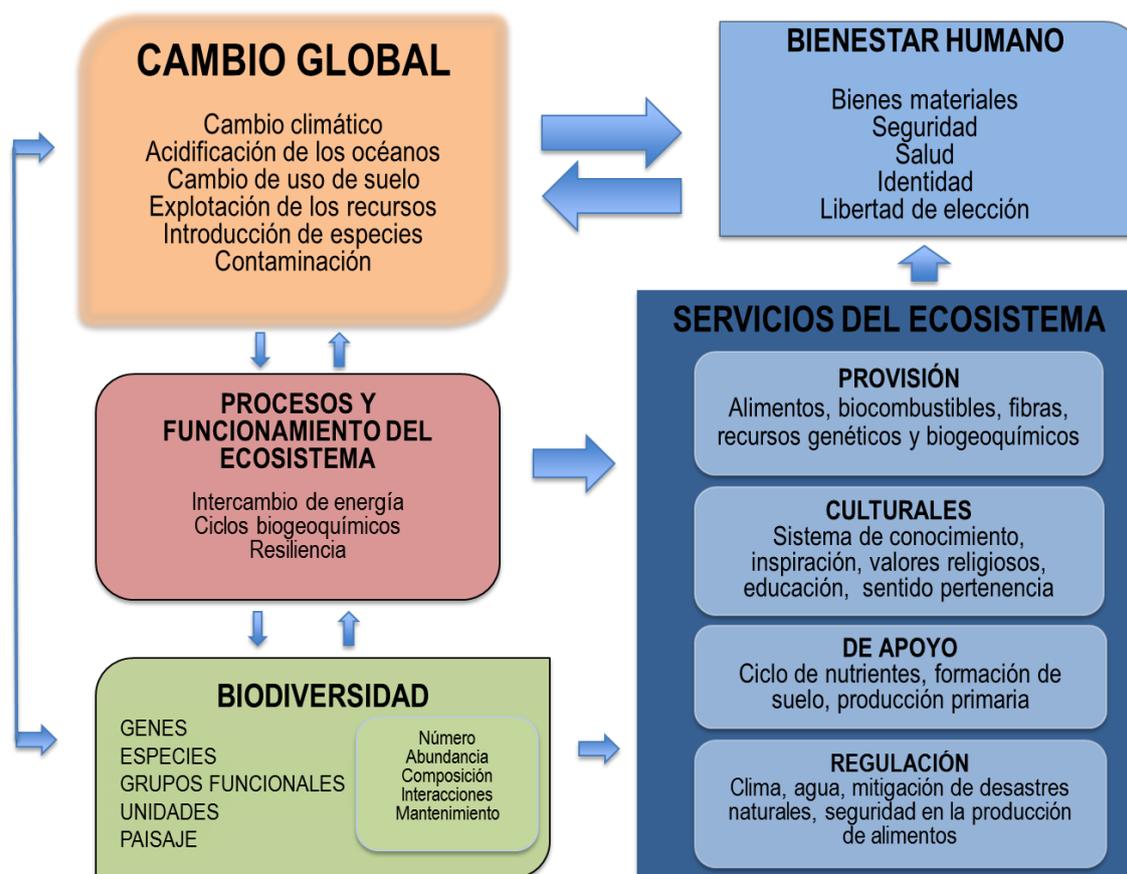
**Figura II. 2.** Interacciones entre el sistema natural y el societal para la obtención del bienestar humano. Tomado de Costanza et al., 2014.

Los servicios ecosistémicos pueden ser definidos conceptualmente como los beneficios, tangibles e intangibles, que se derivan de la naturaleza para provecho del ser humano y que de acuerdo a ciertos criterios, pueden ser valorados económicamente a fin de equipararlos de alguna manera con actividades económicas que implican cambios en los usos de suelo y de esta manera contar con argumentos adicionales para su conservación y manejo (Camacho and Ruíz-Luna 2012).

La definición de los servicios ecosistémicos debe tener una buena precisión para poder determinar qué es un servicio y qué funciones ambientales pueden ser consideradas como tales. Una vez definidos, es posible entonces considerar sus características propias, las afinidades y divergencias entre los distintos servicios (**Tabla II. 2**). Esto permitiría comprender la conexión de estos servicios con el bienestar humano, que es la principal característica que los unifica, para su posterior clasificación y valoración (**Figura II. 3**) (Camacho & Ruíz-Luna, 2012).

**Tabla II. 2. Diversidad de definiciones para “servicios ecosistémicos”.**

<b>Definición</b>	<b>Referencia</b>
Las condiciones y procesos a través de los cuales los ecosistemas naturales, y las especies que lo constituyen, sustentan y satisfacen a la vida humana	Daily 1997 en Camacho & Ruíz-Luna, 2012
Los bienes (como alimentos) y servicios (como asimilación de residuos) de los ecosistemas, que representan los beneficios que la población humana obtiene, directa o indirectamente, de las funciones de los ecosistemas	Costanza et al., 1997
Los beneficios que la población obtiene de los ecosistemas	MEA, 2003
Aquellas funciones o procesos ecológicos que directa o indirectamente contribuyen al bienestar humano o tienen un potencial para hacerlo en el futuro	U.S. EPA 2004 en Camacho & Ruíz-Luna, 2012
Son componentes de la naturaleza, disfrutados, consumidos o directamente usados para producir bienestar humano	Boyd y Banzhaf 2007 en Camacho & Ruíz-Luna, 2012



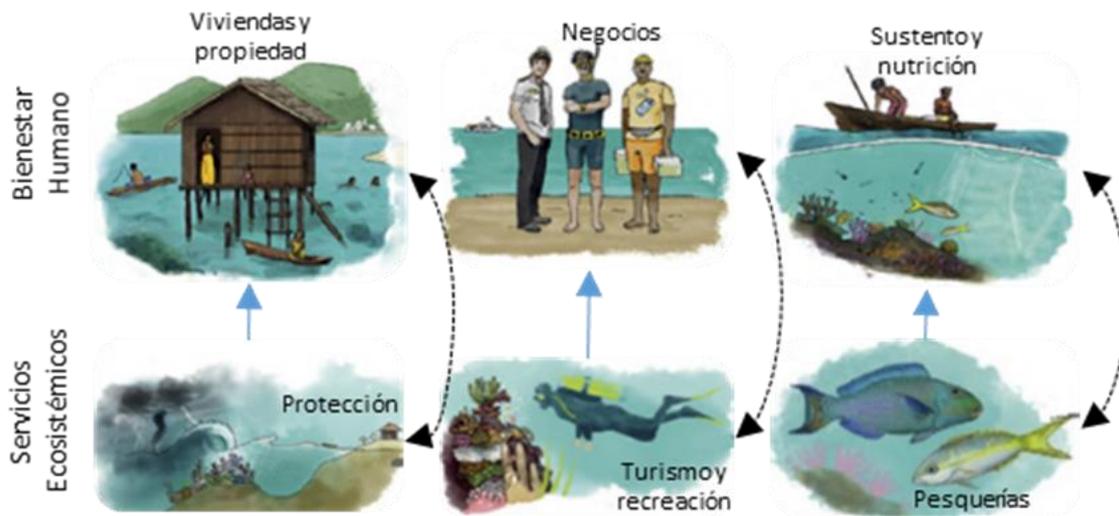
**Figura II. 3. Relación de los servicios ecosistémicos con el bienestar humano y la biodiversidad (Modificado de los Ecosistemas del Milenio 2003: Arias-González et al. 2017).**

Se considera que el reconocimiento y evaluación de los SE permite una mejor interpretación de sus beneficios y determinar los cambios que inciden en el bienestar humano (Camacho and Ruíz-Luna 2012; Costanza et al. 1997). Este reconocimiento obliga a generar estrategias para la toma de decisiones relacionadas con la planificación ambiental a fin de garantizar que los SE puedan mantenerse en el tiempo, ya sea por sí mismos o por el manejo humano (Camacho & Ruíz-Luna, 2012).

El objetivo principal de introducir el concepto de SE es básicamente el de incluir las preocupaciones ecológicas en términos económicos, el de enfatizar la dependencia de la sociedad en los ecosistemas naturales, además de impulsar el interés público en la conservación de la biodiversidad (Camacho & Ruíz-Luna, 2012). Esta propuesta se deriva, entre otros aspectos, del interés que existe por la pérdida de biodiversidad de los ecosistemas y sus efectos en el bienestar social, con el que esta pérdida está íntimamente ligada, ya que es a través de la biodiversidad que se tiene acceso a los diversos servicios (Camacho & Ruíz-Luna, 2012).

Un ejemplo claro de cómo se relaciona la biodiversidad con los bienes y servicios es el de un ecosistema de arrecife de coral, en específico, el bien y servicio de las pesquerías relacionadas a este ecosistema. Los arrecifes coralinos proveen de una gran cantidad de

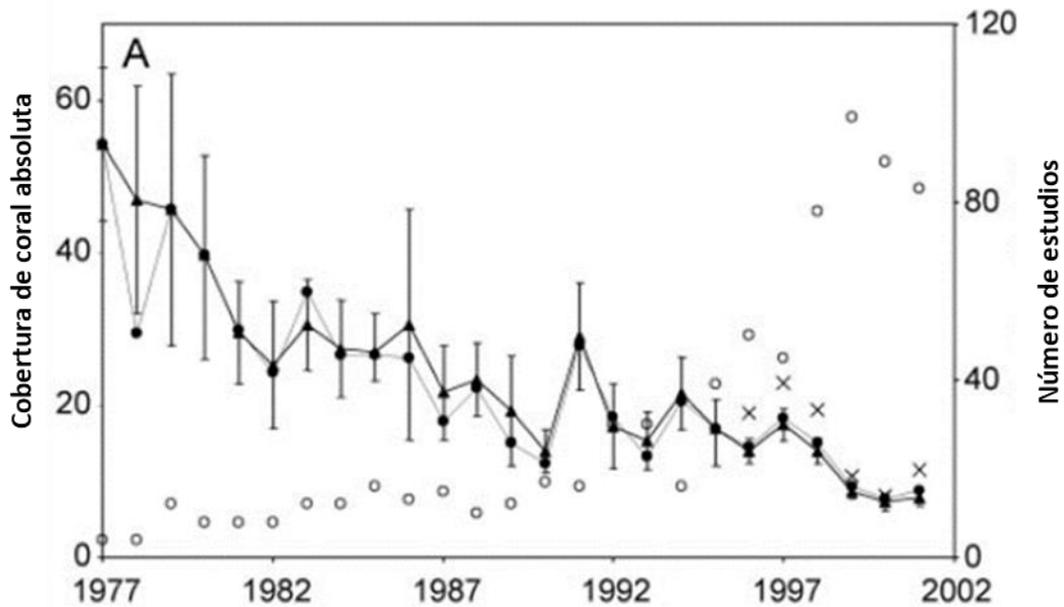
hábitats para distintos tipos de peces; un aspecto de su valor es el incrementar y concentrar agregaciones de peces (**Figura II. 4**). Un efecto de cambio en la cantidad o calidad en los arrecifes coralinos podría ser discernible en la pesca comercial o en la pesca recreativa. Otro aspecto de valor de los arrecifes coralinos pero que no sobre sale con frecuencia para su estudio es el buceo recreacional y actividades similares (Constanza et al., 1997).



**Figura II. 4.** Esquema representativo de algunos servicios ecosistémicos que provee un ecosistema de arrecife coralino al bienestar humano.

El impacto del hombre sobre el ambiente es el conjunto de efectos producidos por las actividades humanas. Se ha demostrado la influencia directa e indirecta de las actividades del hombre en la degradación de los arrecifes coralinos (Hughes et al., 2017; Norström et al., 2016; Pendleton et al., 2016).

En las últimas cuarenta décadas, los arrecifes coralinos han mostrado una degradación continúa asociada a diversos factores (Bellwood et al., 2004; Gardner et al., 2003). Esta degradación generalmente se observa por un decremento en la cobertura de coral vivo (**Figura II. 5**), aumento desmedido de organismos como algas, esponjas o coral blando (Bell et al., 2013; McCook et al., 2001; Norström et al., 2009). Este proceso, denominado cambio de fase (Done, 1992), se ha documentado en mayor medida en el caso de cambio de dominancia de coral escleractinio a cobertura de algas, mayormente para el Caribe, pero de igual manera en el Indo-Pacífico (Roff and Mumby 2012).



**Figura II. 5. Porcentaje de cobertura coralina absoluta en el Caribe en tres décadas (1977-2001).**

( $\Delta$ ) Cobertura de coral estimada anualmente, ( $\bullet$ ) media estimada de cobertura coralina por año, ( $\circ$ ) número de muestras por cada sitio. Figura tomada de Gardner et al., (2003).

Se han identificado diversos estresores que pueden estar influyendo en este tipo de cambios en los arrecifes coralinos. Pendleton et al., (2016) mencionan estresores que modifican la calcificación y desarrollo de los corales constructores de arrecife. Entre los factores globales de mayor importancia, ellos citan la elevación de la temperatura del mar y la acidificación del océano. Como estresores locales, reportan actividades humanas como la sobrepesca, escorrentía de nutrientes y contaminación que en conjunto con los factores globales aumentan la vulnerabilidad de los arrecifes coralinos.

En el caso de la presión pesquera, diversos estudios han demostrado que en áreas con actividad pesquera la disminución de biomasa de peces de importancia trófica como predadores y herbívoros (Babcock et al., 2010; Darling & D'agata, 2017; Graham et al., 2006, 2017; Schmitter-Soto et al., 2018; Wilson et al., 2006) se incrementa el riesgo de un cambio de fase hacia mayor cobertura de algas en un arrecife coralino, causando cambios en la función y estructura de las comunidades de peces y por ende en el funcionamiento del arrecife.

La disminución de la calidad de agua y polución proveniente de la tierra están relacionados al desarrollo costero, el cambio de uso de suelo, la urbanización, el uso de fertilizantes, los cuales acarrearán cargas de nutrientes, contaminantes y sedimentos a la zona costera (Martínez-Rendis et al. 2016; Norström et al. 2016; Pendleton et al. 2016). La carga de nutrientes y la sedimentación se han relacionado con el incremento o florecimiento masivo de macroalgas provocando cambios de fase (Birrell et al. 2005; Fabricius 2005; Lambo and Ormond 2006). Las algas al tener tasas de crecimiento

aceleradas ocupan espacio que los corales podrían colonizar por reclutas coralinos, creándose una competencia entre estos dos organismos (McCook et al., 2001).

Actuando en sinergia, los factores tanto globales como locales han degradado en el tiempo las propiedades de los arrecifes coralinos manifestándose en la disminución de biodiversidad (Holbrook, Schmitt, and Brooks 2008; Paddack et al. 2009; Schmitter-Soto et al. 2018), cambio en las estructuras tróficas de peces (Arias-González et al., 2004; Graham et al., 2017), pérdida de complejidad estructural del hábitat (Alvarez-Filip, Dulvy et al., 2011; Alvarez-Filip, Gill et al., 2011, 2013), entre otros. Esto repercute en la disponibilidad o ausencia de los SE, siendo esto la causa del aumento en el número de estudios que tienden a evaluar la funcionalidad y resiliencia de los ecosistemas, los cuales son enfocados a analizar los efectos de esto en el bienestar humano (Santos-Martín et al. 2013).

La mayoría de las evaluaciones completadas se han enfocado en explicar la relación entre el estado de los servicios ecosistémicos y las causas directas de su degradación (presiones). En muchos casos, otros componentes tales como los impulsores indirectos de cambio, han sido excluidos empíricamente del análisis debido a que su relación con los servicios ecosistémicos no es obvia y datos en series de tiempo a la escala de evaluación están generalmente ausentes. Es por esto que para analizar las asociaciones entre componentes ecológicos y sociales es necesario utilizar una metodología sistemática y consistente que emplee indicadores de ambos tipos de procesos (Santos-Martín et al., 2013).

#### **II.4. Sistemas socio-ecológicos como sistemas complejos adaptativos**

Los sistemas naturales y sociales son sistemas complejos per se, así como muchos de los recursos y problemas ambientales que envuelven una complejidad adicional en la interacción entre el sistema social y el natural (Berkes et al., 2003). Esto crea un desafío en los enfoques disciplinarios que estudian a dichos sistemas. En este contexto, el acercamiento de sistemas complejos es utilizado para unir las ciencias sociales y biofísicas para lograr comprender los problemas que surgen de la interacción de ambos.

La pérdida masiva e irreversible de servicios ecosistémicos y el cambio ambiental global impulsado tanto por cambios sociales, económicos y las consecuencias adversas del cambio climático envuelve procesos de retroalimentación en escalas cruzadas, dinámica adaptativa e interacciones entre subsistemas y sus componentes. Es reconocido que el manejo de estos desafíos es mejor caracterizado utilizando el enfoque de sistemas complejos (Filatova et al. 2013).

La definición de un sistema complejo inicia en las ciencias sociales, en donde especifican primeramente a un sistema como un todo percibido (Battram 2001), o como un conjunto de elementos en interacción (Miller and Page 2007), los cuales se mantienen asociados

ya que se afectan mutuamente y de manera continua a lo largo del tiempo, funcionando para alcanzar un propósito común (Battram, 2001).

Están caracterizados por tener una estructura compuesta por varios niveles jerárquicos, un subsistema está anidado en otro subsistema conformando en conjunto un sistema (Berkes et al., 2003). En estos sistemas los componentes de niveles jerárquicos inferiores suelen mostrar un grado de autonomía significativo (Izquierdo et al. 2008).

El comportamiento de muchos sistemas complejos surge de las actividades de los componentes de nivel inferior (Miller & Page, 2007) y de la auto-organización de sus componentes, sin estar controlada o dirigida por agentes exteriores al sistema (Izquierdo et al., 2008). Así que los componentes perciben su entorno y responden a cambios en él de forma potencialmente diferente (Izquierdo et al., 2008). La complejidad surge cuando se presenta la dependencia entre los componentes del sistema, en el cual, si uno de estos es removido, el comportamiento y funcionamiento del sistema es dañado (Miller & Page, 2007). Por lo que la complejidad trata de la naturaleza de la emergencia, la innovación, el aprendizaje y la adaptación (Battram, 2001).

Muchos sistemas complejos son también adaptativos. Un sistema complejo adaptativo (SCA) consiste en colecciones heterogéneas de componentes individuales que interactúan a nivel local y evolucionan en su genética, comportamientos o distribuciones espaciales basadas en el resultado de esas interacciones (Folke, 2006). Esto da lugar al desarrollo de una capacidad de respuesta frente a cambios en el entorno por medio de mecanismos de aprendizaje a escala individual, procesos de selección y reemplazo, lo cual da lugar a un aprendizaje a escala poblacional (Izquierdo et al., 2008).

Sin embargo, la capacidad de respuesta no se define como sinónimo de la capacidad adaptativa. Acorde a Gallopín (2006), la capacidad de respuesta es la habilidad del sistema a ajustarse a los disturbios, moderar el daño potencial y hacer frente a las consecuencias de la transformación que se enfrenta. Este, es un atributo del sistema que ya existe antes del disturbio. El concepto de capacidad de respuesta es utilizado por algunos autores para referirse a la capacidad a corto plazo o la habilidad de sólo sobrevivir a un disturbio, mientras que capacidad adaptativa es utilizado para describir esta habilidad a largo plazo. Gallopín (2006) y Engle (2011), describen la capacidad adaptativa como la habilidad de un ecosistema a adaptarse o llegar a ser apto.

Los sistemas con alta capacidad adaptativa son más capaces de reconfigurarse sin cambios significativos en funciones cruciales o declinaciones en los servicios del ecosistema. Una consecuencia de la pérdida de la capacidad de adaptación es la pérdida de oportunidades y las opciones restringidas durante los períodos de reorganización y renovación. En el caso de los sistemas ecológicos, la capacidad de adaptación está relacionada con la diversidad a la escala genética y biológica, así como a la heterogeneidad de los mosaicos de paisajes. En los sistemas sociales, la existencia de

instituciones y redes que aprenden y almacenan conocimiento y experiencia, crean flexibilidad en la resolución de problemas y equilibran el poder entre los grupos de interés, juegan un papel importante en la capacidad de adaptación (Berkes et al. 2003; Olsson, Folke, and Berkes 2004).

El estudio de sistemas complejos adaptativos intenta explicar cómo las estructuras y patrones de interacción complejos pueden emerger del desorden a través de reglas simples pero significativas que guían al cambio. La naturaleza dispersa y local de un proceso de selección autónomo asegura una adaptación continua y el surgimiento de una organización transversal, es decir, de múltiples niveles (jerarquías). El mantenimiento de la diversidad e individualidad de sus componentes implica la generación de novedad perpetua y una dinámica fuera del equilibrio (Folke, 2006; Levin, 1998).

Debido a lo anterior, Holling et al., (1998) identifica cuatro propiedades básicas de un sistema complejo adaptativo: agregación, la no linealidad, diversidad y flujo. Mientras Berkes et al., (2003), mencionan además como parte de las propiedades, la emergencia, la escala de estudio y la auto-organización.

Todas estas características hacen que el proceso de modelado formal de sistemas complejos difiera sustancialmente del de otros sistemas más simples. En particular, su naturaleza descentralizada, la presencia de bucles de causalidad y retroalimentación no lineales, y el hecho de contener varias unidades más o menos autónomas, que pueden interaccionar, evolucionar, y adaptar su comportamiento a cambios en el entorno, implica que en la mayoría de los casos es muy difícil—si no imposible—conseguir un modelo que pueda describir el sistema complejo adecuadamente (Izquierdo et al., 2008).

El tan solo considerar la ecología en un ecosistema arrecifal coralino, los procesos de retroalimentación positiva o negativa que en ellos se manifiestan por diversas causas cada uno, por los cuales se puede desembocar un cambio de fase (dominancia de cobertura algal en vez de cobertura coralina), y por ende el desequilibrio de este ecosistema (Done 1992; Mumby and Steneck 2008), se considera complejo en varias escalas o niveles. Adicionando el enfoque social que envuelve al manejo o gestión de un Parque Nacional, se puede decir que ya se toma el enfoque de un sistema complejo (conjuntar el estudio del enfoque ecológico con el social del arrecife coralino).

### **II.5. Modelación en sistemas complejos**

Se define a un modelo como la representación abstracta ya sea física, matemática u otro tipo lógico de un sistema real, entidad, fenómeno o proceso, la cual es equivalente a dicho sistema en sus aspectos relevantes y puede estar simplificada desde un punto de vista particular en el tiempo y el espacio para proporcionar el entendimiento del sistema real (Capote et al. 2006). Un modelo es una representación de estructuras, mientras que

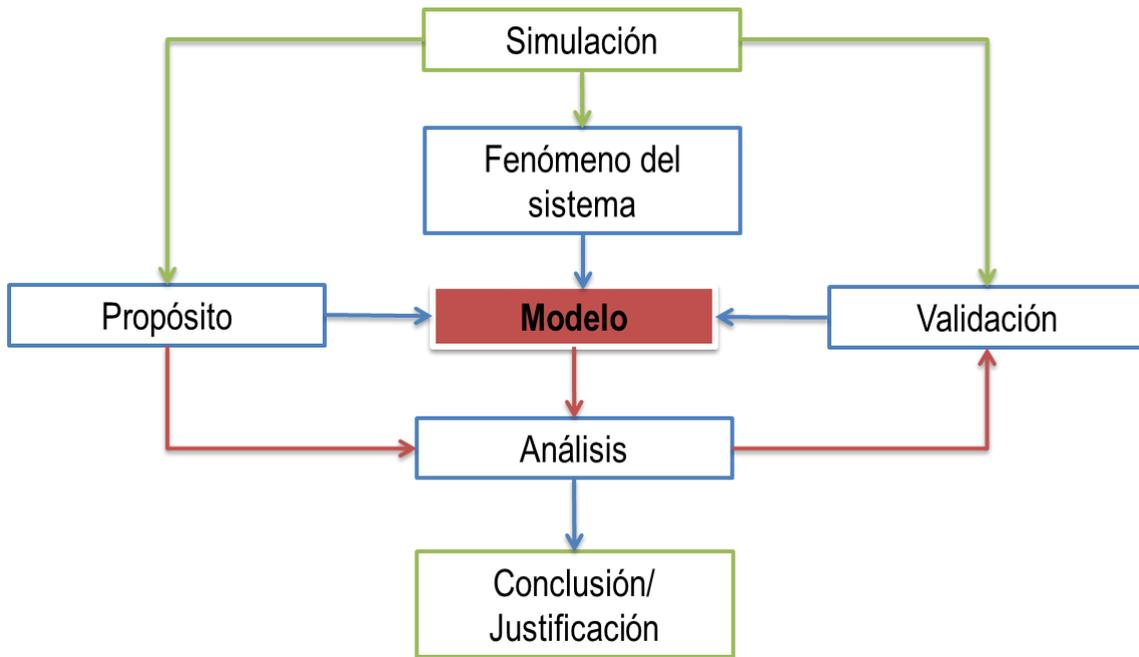
una simulación infiere un proceso o interacción entre las estructuras del modelo para crear un patrón o tendencia de comportamiento (Steed 1992).

Existen diversos tipos de modelos, entre los cuales se mencionarán los modelos mentales y los conceptuales. Los primeros son representaciones internas, personales, idiosincráticas, incompletas, inestables y básicamente funcionales, mientras que los modelos conceptuales son representaciones externas, compartidas por una determinada comunidad y consistentes con el conocimiento científico que esa comunidad posee (Greca and Moreira 1998).

En general, un modelo conceptual es una representación externa, creada por investigadores, profesores, ingenieros, etc, que facilita la comprensión o la enseñanza de sistemas o estados de cosas del mundo; es decir, son representaciones precisas, completas y consistentes con el conocimiento científicamente compartido (Greca & Moreira, 1998).

El proceso de modelización se entiende como el aprendizaje de una serie de pasos para identificar aquellos elementos salientes de un sistema y para evaluar, según distintas reglas, el modelo escogido (Halloun 1996). La primera etapa consiste en identificar y describir la composición de cada sistema físico en la situación (cada componente del sistema a modelar) y su respectivo fenómeno. Posteriormente, el propósito del modelo será identificado, así como también los resultados esperados (incluyendo aproximación con el sistema real y la precisión de sus límites). Siguiendo dichos pasos, los cuales son críticos para escoger la teoría apropiada en el contexto en el cual la modelación procederá, será seleccionado un modelo apropiado (ya sea mental y/o conceptual) y construido (Halloun, 1996).

El modelo es entonces procesado y analizado mientras está siendo constantemente validado. Tras el análisis, conclusiones apropiadas se infieren sobre el sistema en cuestión, así como sobre otras referencias del modelo, y los resultados se justifican en función de la finalidad de modelado y la validez requerida (**Figura II. 6**, Halloun, 1996).



**Figura II. 6. Representación esquemática del proceso de modelación (Tomado y adaptado de Halloun, 1996).**

### II.5.1. Modelación conceptual causa-efecto

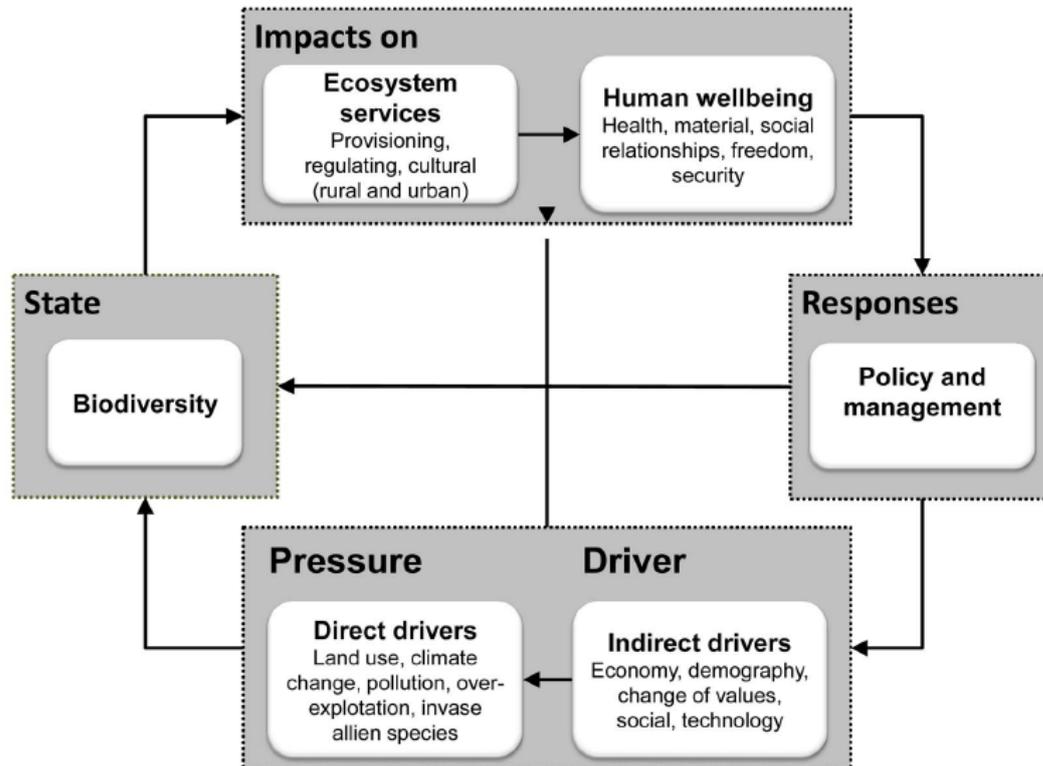
El enfoque Causa ó Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta (CPEIR ó FPEIR) es un acercamiento utilizado para explorar este tipo de relaciones, debido a que provee un método organizado para el análisis de las causas, consecuencias y respuestas a cambios. Aunque este enfoque fue utilizado primeramente en ciencias sociales, posteriormente fue aplicado en ciencias ambientales y recientemente propuesto como metodología para la evaluación de servicios ecosistémicos (Santos-Martín et al. 2013; Vidal-Abarca et al. 2014).

El enfoque FPEIR puede ser adaptado para analizar conexiones entre la pérdida de biodiversidad, servicios ecosistémicos, bienestar humano y la respuesta de la sociedad para preservar el flujo de los servicios ecosistémicos (Santos-Martín et al., 2013; Vidal-Abarca et al., 2014).

En este contexto, las causas (Drivers) son factores fundamentales que provocan el cambio ambiental. Estos factores pueden ser demográficos, económicos, culturales, sociopolíticos o tecnológicos y están definidos como causas indirectas de cambio en el marco del Millenium Ecosystem Assessment, (2003). Estas causas producen distintas Presiones, tales como el cambio de uso de suelos, cambio climático, contaminación, especies exóticas invasoras y sobreexplotación, que podrían afectar la integridad ecológica.

Las presiones cambian el Estado de los ecosistemas y su biodiversidad afectando los servicios ecosistémicos entregados a la sociedad. Por lo tanto, los Impactos se pueden

entender como los cambios tanto en los servicios ecosistémicos y el bienestar social. Dependiendo de la percepción social de bienestar, el gobierno y sociedad realizan diferentes acciones (Respuestas) para controlar los efectos causantes o para preservar la capacidad de los ecosistemas para suministrar sus servicios (**Figura II. 7**) (Santos-Martín et al., 2013; Vidal-Abarca et al., 2014).



**Figura II. 7.** Ejemplificación del enfoque FPEIR (DPSIR-Driver, Pressure, State, Impact, Response-, siglas en Inglés), tomado de Santos-Martín et al., (2013).

### II.5.2. Modelación Basada en Agentes (MBA)

Los modelos basados en agentes para sistemas socio-ecológicos han evolucionado como extensiones de otras técnicas de modelación, incluyendo modelación analítica y estadística, autómatas celulares, aprendizaje artificial entre otros. El principal valor agregado de los modelos basados en agentes como una técnica de simulación radica en su habilidad de representar el comportamiento de actores humanos de una forma más realista, lo que representa la racionalidad limitada, la heterogeneidad, las interacciones, aprendizaje evolutivo y fuera de la dinámica de equilibrio, para combinar esta representación con una representación dinámica heterogénea del ambiente espacial (Filatova et al., 2013).

Esta modelación ha demostrado ser una técnica útil para modelizar sistemas complejos, y muy especialmente sistemas sociales (Izquierdo et al., 2008). En este tipo de

modelación, el modelo es un sistema multi-agente (SMA), un conjunto de agentes autónomos que operan en paralelo y que se comunican unos con otros (Sansores and Pavón 2005).

En los modelos formales construidos mediante simulación basada en agentes, los componentes básicos del sistema real están explícita e individualmente representados en el modelo (Sansores & Pavón, 2005).

Los sistemas basados en agentes se caracterizan por comprender varios agentes que son (en mayor o menor grado) autónomos, heterogéneos e independientes, que muestran cada uno sus propias metas y objetivos, y que generalmente son capaces de interactuar entre sí y con su entorno (Izquierdo et al., 2008).

En muchas ocasiones, pero no siempre, son sistemas caracterizados por la existencia de un número grande de agentes relativamente simples, que pueden evolucionar a lo largo del tiempo para adaptarse a nuevas condiciones del entorno o a nuevos objetivos. En particular, la simulación basada en agentes es especialmente relevante en sistemas complejos con las siguientes características (Izquierdo et al., 2008):

- Sistemas con componentes individuales heterogéneos; especialmente aquéllos en los que las implicaciones de esta heterogeneidad no se han estudiado en profundidad (Axtell 2000). Varias disciplinas (p. ej. la economía neoclásica) utilizan frecuentemente la hipótesis de ‘individuo prototipo’ o ‘agente representativo’, confiando en que los resultados obtenidos bajo esta hipótesis puedan aplicarse satisfactoriamente a sistemas reales en los que los individuos son, en realidad, heterogéneos. Sin embargo, en sistemas caracterizados por fuertes externalidades (p. ej. la explotación del medio ambiente, la gestión de recursos comunes...), los resultados obtenidos que usan modelos que asumen la existencia de un individuo representativo están, en muchas ocasiones, muy alejados de las observaciones empíricas (ver p. ej. Ostrom et al., 1994). Ignorar por principio la existencia de heterogeneidad entre individuos es una fuerte premisa que debe ser contrastada; para ello, resulta necesario estudiar el sistema con heterogeneidad, y el modelado basado en agentes es particularmente útil para acometer este análisis.
- Sistemas adaptativos, i.e. sistemas en los que los componentes individuales del sistema son capaces de aprender (adaptación a escala individual), o bien pueden ser seleccionados y reemplazados de acuerdo con algún criterio (adaptación a nivel poblacional). En cualquiera de estos dos casos parece claro que resulta conveniente representar explícita e individualmente cada componente del sistema.
- Sistemas en los que el espacio geográfico puede tener una influencia significativa. En muchos sistemas, el hecho de que dos individuos estén separados en el espacio

supone una probabilidad de interacción inferior. El modelado basado en agentes facilita la representación del espacio físico en el que se mueven e interactúan los agentes.

- Sistemas en los que existen redes sociales de interacción. Las interacciones entre componentes del sistema pueden estar influenciadas por diversos factores además de por el espacio físico. El modelado basado en agentes facilita la representación explícita de redes de interacción social que no están necesariamente estructuradas espacialmente.
- Sistemas en los que se desea analizar en profundidad la relación existente entre los atributos y comportamientos de los individuos (la ‘micro-escala’) frente a las propiedades globales del grupo (la ‘macro-escala’).

Los métodos basados en agentes facilitan el estudio y modelado de sistemas complejos a partir de las unidades que los componen, permitiéndonos construir modelos experimentales de la realidad desde un punto de vista diferente al tradicional: desde lo más simple hacia lo más complejo (Sansores y Pavón, 2005; Izquierdo et al., 2008).

Sin duda, uno de los puntos fundamentales de la simulación basada en agentes es el concepto de emergencia (Sansores y Pavón, 2005; Izquierdo et al., 2008). Los fenómenos emergentes son patrones macroscópicos que surgen a partir de las interacciones descentralizadas de componentes individuales más simples (Holland, 2000; Izquierdo et al., 2008). Lo que caracteriza a estos fenómenos emergentes es que su presencia o aparición no resulta evidente a partir de una descripción del sistema consistente en la especificación del comportamiento de sus componentes individuales y de las reglas de interacción entre ellos. Un ejemplo es la aparición de patrones de segregación, los cuales no están explícitamente impuestos en la definición del modelo, sino que emerge de las interacciones locales de individuos con tendencias segregacionistas en ocasiones sorprendentemente débiles (Izquierdo et al., 2008).

Puesto que el énfasis en la simulación basada en agentes está en encontrar abstracciones apropiadas que describan los componentes básicos del sistema y sus interacciones (en vez de buscar abstracciones que versen directamente sobre la dinámica global del sistema), esta técnica de modelado es particularmente útil para modelar procesos emergentes de forma natural. (Sansores y Pavón, 2005).

---

### III. ANTECEDENTES

#### III.1. Biodiversidad en arrecifes coralinos del Caribe Mexicano

Arias-González et al., (2008) realizaron colaboración para explicar la variación espacial de la diversidad beta y delta en diversos arrecifes coralinos del Caribe Mexicano. Para ello, identificaron variables ambientales y espaciales que se encontraban fuertemente relacionadas con la variación de la composición y riqueza de las especies de peces y corales en dos escalas espaciales; la primera entre clases geomorfológicas (laguna, frente, pendiente y terraza arrecifales) dentro de arrecifes y la segunda, entre once arrecifes a través de un gradiente latitudinal de diversidad de 400 km en el Caribe Mexicano: Punta Nizuc, Puerto Morelos, Punta Maroma, Boca Paila, Yuyum, Punta Allen, Tampalam, El Placer, Mahahual, Xahuayxol e Xcalak.

Las variables ambientales utilizadas para la explicación de la composición y riqueza de peces y corales radicarón en la medición de coberturas relativas de distintos grupos morfo-funcionales tales como corales duros, blandos, esponjas y otros bentos, así como la complejidad topográfica, profundidad y el área estructural del arrecife. Mientras que las variables espaciales (clases geomorfológicas), se abordaron en tres regiones: al norte con la región turística que incluye a los primeros tres arrecifes (Punta Nizuc, Puerto Morelos, Punta Maroma), la segunda región fue la conformada por los arrecifes pertenecientes a la Reserva de la biósfera de Sian Ka'an (Boca Paila, Yuyum, Punta Allen, Tampalam) y la tercera región contempló a cuatro arrecifes ubicados al sur en una región pesquera (El Placer, Mahahual, Xahuayxol e Xcalak).

Los resultados muestran tanto para la diversidad de peces y corales, que las diferencias entre las variables espaciales (clases geomorfológicas) fueron fuertes en áreas donde no presentaron diferencias significativas entre arrecifes. La estructura geomorfológica en diferentes escalas y profundidades son variables importantes para la diversidad beta y delta. La variación de comunidades coralinas se encuentra mayormente estructurada por las clases geomorfológicas a través de un gradiente de profundidad y latitudinal que las comunidades de peces. Los autores reportan una mayor riqueza de especies en los arrecifes de Boca Paila, Yuyum y Mahahual.

Rodríguez-Zaragoza y Arias-González (2008), abordaron la biodiversidad de peces arrecifales tomando en cuenta diversas escalas espaciales; presentan la partición de dicha diversidad en el sector norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Para ello tomaron datos de once arrecifes del Caribe Mexicano dividiéndolos en tres zonas, la norte, central y sur. Con dichos datos calcularon el esfuerzo de muestreo por medio de curvas de acumulación de especies y análisis bootstrap, seguidamente calcularon distintos tipos de diversidad:  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  y  $\delta$ ; tomando en cuenta las escalas de: transecto, hábitats (laguna, frente, pendiente y terraza arrecifal), arrecifes y en su totalidad (a lo largo de los 400 km).

Para observar si dichos datos son significativos realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (H) y Mann-Whitney (U), junto con una prueba comparativa de Tukey.

Como resultado encontraron un total de 169 especies de peces arrecifales pertenecientes a 92 géneros y 50 familias. No se encontraron diferencias significativas entre la riqueza de especies observada y la esperada. Los arrecifes de la zona norte presentaron el menor número de riqueza de especies.

Chávez Hidalgo (2009), estudió la conectividad de peces arrecifales y especies de corales en distintos arrecifes del Golfo de México y Caribe mexicano; en este trabajo se refiere a la conectividad como la similitud entre las comunidades de estos dos organismos en términos de su riqueza específica, abundancia, dominancia y diversidad ecológica entre arrecifes.

En el Golfo de México, se tomaron como sitios el arrecife Lobos, Tuxpam y el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), Cayo Arcas, Cayo Arenas, Arrecife Alacranes; mientras que en el Caribe Mexicano se obtuvieron datos de los arrecifes en Isla Contoy, Isla Mujeres, Punta Nizuc, Punta Tanchacté, Punta Caracol, Puerto Morelos, Akumal, Cozumel, Chemuyil, Tulum, Boca Paila, Punta Yuyum, Punta Allen, Tampalam, El placer, Mahahual, Xahuayxol, Xcalak y Banco Chinchorro.

Para ello Chávez-Hidalgo realizó revisión bibliográfica obteniendo como resultados datos de presencia/ausencia de un total de 55 especies de corales pertenecientes a 25 géneros y 11 familias en 19 localidades del Orden Scleractinia. Se registró la mayor riqueza específica en Mahahual con 38 especies y 22 géneros, posteriormente para los arrecifes del SAV con 34 especies y 20 géneros y Cozumel con 33 especies y 8 géneros. Se observó que la especie más abundante tanto en el Golfo de México como en el Caribe fue *Montastraea annularis*. Respecto a peces, compiló información sobre la presencia/ausencia de 205 especies, 108 géneros, pertenecientes a 54 familias y 13 órdenes en 18 localidades; registrándose una mayor riqueza específica para el Arrecife Alacranes, seguidas del SAV y Tuxpam.

Álvarez-Filip et al., (2009), en seis arrecifes del Caribe Mexicano en las costas de Isla Cozumel en el área natural protegida, Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. En dicho trabajo se reportó el estado de condición de los arrecifes en tres períodos de estudio: antes de huracanes Emily y Wilma, después del huracán Emily y después del huracán Wilma. Por cada arrecife (Paraíso, Chankanaab, Yucab, Paso del Cedral, Palancar y Colombia), se colocaron al azar de cuatro a seis transectos, de treinta metros de largo, entre profundidades que van de 10 a 15 metros. Utilizaron el método de punto de intercepto registrando el porcentaje de componentes bentónicos identificando hasta nivel de género o especie en corales. Posteriormente, calcularon la riqueza y abundancia de los datos de campo obtenidos.

Se registró un total de 15 géneros y 23 especies de corales, una cobertura promedio de coral vivo de 24.4 % antes del impacto de los huracanes, así como de 17.7% después del impacto del huracán Emily y un 10.8% de cobertura después del impacto del huracán Wilma; lo que representó una reducción de 27% de la cobertura coralina de Mayo a Julio de 2005 y un 56% entre Mayo y Noviembre. Estas diferencias fueron significativas acorde al análisis de Kruskal-Wallis utilizado para la comparación entre los tres períodos de muestreo. Los géneros de coral más dominantes fueron Agaricia y Porites, sin embargo, después del embate de ambos huracanes el segundo perdió cerca del 80% de su cobertura mientras que Agaricia el 50%.

Acosta-González et al., (2013), realizaron un estudio sobre los cambios espacio-temporales de la biodiversidad en comunidades de peces arrecifales. Para ello utilizaron análisis de partición de diversidad aditiva; examinaron la diversidad alfa ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) y gamma ( $\gamma$ ) de peces arrecifales en diez años de estudio (2000 a 2010), en el arrecife de Mahahual, Quintana Roo, México. Adicionalmente, se analizaron diversos grupos bentónicos del arrecife, tomando en cuenta dos unidades geomorfológicas por las que el arrecife se compone (pendiente y terraza arrecifal) en seis años de estudio.

El análisis espacial dentro y entre las distintas unidades geomorfológicas indicó que la diversidad gamma se relacionó primordialmente con altos valores de diversidad beta. A través de los seis años de estudio, se registraron pérdidas en los tres tipos de biodiversidad asociados espacialmente con las unidades geomorfológicas de la pendiente y la terraza arrecifal, así como se asociaron temporalmente con la transición en cobertura de dos grupos de corales escleractínios a macroalgas carnosas. A pesar de la reducción en el número de especies en el tiempo, la diversidad beta continúa siendo un componente de importancia para la diversidad gamma. El cambio de fase tuvo un efecto negativo principalmente en las especies raras en los tres tipos de diversidad analizados, lo que causó que un grupo pequeño y menos vulnerable de especies peces se conviertan en especies comunes y que otro grupo de especies raras se encuentren localmente ausentes.

### **III.2. Indicadores de biodiversidad y resiliencia**

Maynard et al., (2010), seleccionaron un total de once indicadores de resiliencia en los que toma en cuenta ciertos componentes bentónicos y de la comunidad de peces. Los autores consideran que estos indicadores pueden ser clasificados ampliamente como aquellos que influyen en procesos ecológicos, impactos antropogénicos, en variables biológicas y físicas. Algunos de estos indicadores en su estudio son: cobertura de coral, abundancia de peces herbívoros, presión pesquera, contaminación del agua, tipo de comunidades coralinas, ausencia de enfermedades de coral, entre otros. Cada indicador fue ponderado y adaptado calificándolos acorde al sitio de estudio: 31 sitios de Keppel Bay en la Gran Barrera Arrecifal en Australia.

Los autores de este estudio encontraron un total de cuatro sitios ponderado como muy resilientes, mientras que nueve de ellos resultaron con poca resiliencia, los restantes 18 obtuvieron una moderada resiliencia. Los análisis estadísticos no revelaron relación entre el tipo de hábitat y la calificación de resiliencia por sitio. Sin embargo, se observó que los sitios con mayor resiliencia tienen en común un mayor porcentaje en cobertura de coral vivo. Los autores concluyeron que el trabajo realizado en su estudio es de potencial para la evaluación y manejo basado en la resiliencia en ecosistemas de arrecife de coral.

Ladd y Collado-Vides, (2013), realizaron la primera aplicación del estudio de Maynard y colaboradores (2010) en un Área Natural Protegida de arrecife coralino en el Caribe Mexicano: El Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos. Un total de 5 sitios dentro del Parque fueron evaluados: Limones, la Bonanza, Tanchacte, Radio Pirata y Jardines. Estos autores dividieron los indicadores en generales y locales, siendo que para éstos últimos utilizaron la cobertura coralina, de macroalgas, algas turf (tapete), biomasa de herbívoros, así como biodiversidad de peces. Para lo anterior, realizaron ciertas modificaciones en un índice de resiliencia y en el de potencial de manejo.

Como resultado obtuvieron calificaciones de resiliencia alta en un sitio (Limones), uno con moderada resiliencia (Jardines) y dos de muy baja resiliencia (Tanchacte y la Bonanza). Mientras que el índice potencial de influencia de manejo apunta a que los arrecifes de La Bonanza, Tanchacte y Jardines como los de mayor potencial para beneficiarse de la gestión y manejo. A estos le sigue Radio Pirata para este tipo de beneficio.

### **III.3. Servicios ecosistémicos de arrecifes coralinos**

Moberg y Folke en 1999, identificaron bienes y servicios que un ecosistema de arrecife de coral puede proveer para el bienestar de la sociedad. En dicho estudio, se puso especial interés en cómo estos bienes y servicios son generados por dichos ecosistemas. Los bienes son clasificados dentro de recursos renovables y minería arrecifal. Los servicios ecológicos son divididos en cinco tipos: físicos-estructurales, bióticos, biogeoquímicos, informativos y socio-culturales. Adicionalmente, realizaron una revisión de los estudios referentes a la valuación económica observando que muy pocos de los bienes y servicios que aporta un ecosistema de arrecife de coral han sido capturados.

En dicho trabajo se sintetizó la comprensión de la relación entre los servicios ecológicos y la función de los grupos de especies y comunidades biológicas presentes en un arrecife de coral en diferentes regiones del mundo. Los autores discuten también las consecuencias de los impactos humanos sobre los arrecifes de coral, incluyendo la pérdida de resiliencia. Tal pérdida puede afectar la capacidad de recuperación de los arrecifes de coral y como consecuencia la calidad y cantidad de su entrega de bienes y servicios ecológicos.

Micheli y colaboradores, (2014), evaluaron la pérdida de diversidad funcional de especies de peces y lo relacionaron con la pérdida de funciones y de servicios ecosistémicos que los arrecifes proveen. Ellos mencionan que las consecuencias de la pérdida de biodiversidad para las funciones y servicios de los ecosistemas dependen del nivel de redundancia funcional, es decir del número de especies que desarrollan una función ecológica similar en el ecosistema. Para ello utilizaron datos de ensambles de peces de 199 sitios muestreados tanto en lagunas como pendientes arrecifales comprendiendo un total de 12 distintos tipos de hábitats en seis islas del Caribe: Abaco, Andros, Bimino, San Salvador, islas Caicos y Turcos. Cuatro de estas islas son localidades pesqueras. Los autores examinaron también niveles de la diversidad funcional y su redundancia dentro de los ensambles de peces y determinaron como la biomasa de peces y la captura local de peces varía con la diversidad local.

Como resultado obtuvieron mayor número de grupos funcionales con pocas especies, sugiriendo que dichos ensambles de peces tienen una limitada redundancia funcional. La mayoría de los grupos incluyen especies objetivo de la pesca local. La comparación realizada por los autores entre reservas marinas y arrecifes con actividad pesquera confirmó que esta actividad reduce significativamente la redundancia funcional y remueve grupos funcionales completos del ecosistema. Encontraron una la relación positiva y exponencial entre la biomasa de peces y su captura siendo que una declinación pequeña en la biodiversidad puede resultar en una amplia reducción de producción secundaria y provisión de alimento marino. Sus resultados indicaron que los ensambles de peces en el Caribe poseen baja redundancia funcional y que existe una alta vulnerabilidad de las funciones y los servicios ecosistémicos a la pérdida de biodiversidad, concluyendo que la protección de ensambles de multi-especies es fundamental para el mantenimiento de estas funciones y servicios que los arrecifes coralinos proveen.

Reyna-González y colaboradores, (2014), realizaron una evaluación de los servicios ecosistémicos que proveen los arrecifes coralinos del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), con un enfoque espacial. El sitio de estudio posee carácter de Parque Nacional como Área Natural Protegida. A pesar de que dicho sitio de estudio se encuentra protegido por ley, aún no existe un plan de manejo para el mismo; por lo cual los autores realizaron el presente con tres escalas: una escala amplia, dividiendo a los arrecifes en subsistemas, una escala intermedia agrupándolos acorde a Lara et al. (1992) y una tercera escala con mayor detalle espacial, tomando en cuenta unidades de manejo ambiental correspondientes a la laguna arrecifal, zona de sotavento y barlovento arrecifal.

En base a lo anterior y con participación local de los usuarios y ayuda de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), se realizaron talleres de trabajo para poder definir los servicios que estos arrecifes proveen y su localización geográfica. Estos servicios fueron agrupados en las categorías reportadas por “Millenium Ecosystem Assessment” (2005): regulatorios, de soporte, culturales y aprovisionamiento. Utilizando

herramientas de sistemas de información geográfica se crearon diversos modelos. Se realizó una comparación de los modelos obtenidos con los usos actuales del sistema arrecifal. Como resultaron los autores obtuvieron la definición de 61 polígonos de unidades de manejo ambiental incluidos en dos subsistemas. 26 de estos fueron asignados a los arrecifes del Norte del SAV y 35 a los del Sur.

La Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) con apoyo de la Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit (GIZ) y como resultado del proyecto denominado “Valoración de Servicios Ecosistémicos de Áreas Naturales Protegidas Federales de México: una herramienta innovadora para el financiamiento de biodiversidad y cambio climático (EcoValor MX)”;

se obtuvo un estudio piloto en el cual se evaluó la tendencia y situación de ciertos servicios ecosistémicos que dominan en dos áreas naturales protegidas en la isla de Cozumel (CONANP-GIZ, 2017).

La CONANP-GIZ, (2017), mencionan los servicios ecosistémicos que ambas ANP's aportan, estos son la regulación y mantenimiento del flujo hídrico, filtración y retención de sedimentos, secuestro de carbono, protección de costas contra inundaciones, biomasa de peces, y valores culturales como la recreación, el científico, educacional y de existencia. En particular, para el PNAC, la variable que provoca un impacto importante sobre la integridad de los arrecifes coralinos es el gran número de turistas y las prácticas no adecuadas de turismo relacionadas con el buceo y el esnórquel, la contaminación del agua y la modificación del paisaje natural en la línea de costa por la construcción e instalación de infraestructura turística (CONANP-GIZ, 2017).

### **III.4. Modelación de sistemas socio-ecológicos**

#### **III.4.1. Modelación conceptual causa-efecto**

Respecto a los trabajos con enfoque FPEIR, se encuentra el de Santos-Martín y colaboradores, (2013), en el cual evaluaron la relación entre los ecosistemas y el bienestar humano en España. Mencionan que las evaluaciones nacionales de los ecosistemas proporcionan evidencia sobre la situación y tendencias de la biodiversidad, las condiciones de los ecosistemas, y la prestación de servicios de los ecosistemas para la sociedad. Por lo que, en este estudio, se analizan las complejas relaciones que se establecen entre los ecosistemas y los sistemas humanos en España a través de la combinación de marco de trabajo: Conductor-Presión-Estado-Impacto-Respuesta y modelos de ecuaciones estructurales.

En primer lugar, para hacer operativo el marco, los autores seleccionaron 53 indicadores nacionales que proporcionan información precisa y de amplio término por cada componente. Por otro lado, la ecuación de modelos estructurales se realizó para la comprensión de la relación de los componentes de dicho enfoque. La tendencia de los indicadores muestran una pérdida progresiva de biodiversidad, marcada entre los servicios de aprovisionamiento y los culturales asociados con áreas urbanas contra los

servicios regulatorios y culturales asociados con áreas rurales, un efecto de desacoplamiento entre las dimensiones materiales y las no materiales del bienestar humano, un rápido crecimiento de la tendencia a respuestas de conservación en los últimos años y una tendencia constante de crecimiento lineal de conductores directos o indirectos de cambios.

Los resultados también muestran que todos los componentes analizados están fuertemente relacionados. La relación más importante que se encuentra en el modelo es el efecto de las presiones sobre la pérdida de biodiversidad, lo que indica que las opciones de respuesta para la conservación de la naturaleza no pueden contrarrestar el efecto de los factores de cambio. Estos resultados sugieren que existe una respuesta institucional insuficiente para abordar las causas subyacentes (impulsores indirectos del cambio) de pérdida de biodiversidad en España. Los autores concluyen que se requieren cambios más estructurales en el marco institucional español para alcanzar los objetivos internacionales de conservación de la biodiversidad 2020.

Vidal-Abarca et al., (2014), realizaron un estudio para la comprensión entre los ecosistemas fluviales e indicadores sociales con enfoque a los servicios ecosistémicos que estos aportan. Estos autores utilizan el marco conceptual FPEIR (Causa ó Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta) para explorar los vínculos complejos entre sistemas sociales y el ecosistema fluvial en España. Para ello seleccionaron 58 indicadores nacionales que proveen información de amplio término y permiten explorar las tendencias y asociaciones entre los componentes FPEIR.

El análisis de la tendencia mostró una progresiva pérdida de biodiversidad acuática y el deterioro de los servicios regulatorios, y una tendencia de incremento lineal de presiones directas y conductores indirectos, así como de respuestas institucionales para corregir impactos negativos. Aunque fue imposible establecer las causalidades entre los componentes FPEIR con un análisis de correlación, se muestra que la mayoría están fuertemente relacionados.

Ingram et al., (2018), mencionan la importancia de la implementación de estrategias de manejo basado en ecosistemas para la conservación de los ecosistemas del oeste de la isla de Hawai'i. Para apoyar lo anterior, realizaron métodos participativos en dos años consecutivos (2014 y 2015) recabando información acerca de las interacciones entre fuerzas impulsoras, presiones, componentes del estado e impactos en los servicios ecosistémicos de la isla. Tomadores de decisiones, residentes de la isla, guardaparques, estudiantes del área a fin, entre otros, fueron invitados a participar en talleres y encuestas en línea. La información obtenida fue utilizada para para crear un modelo conceptual de causa-efecto CPEI (Causa – o fuerza impulsora-, Presión, Estado e Impacto).

Los resultados arrojaron un total de 596 interacciones entre los componentes CPEI. Se identificaron un total de 24 fuerzas impulsoras creadoras de 32 presiones con efectos en

cuatro componentes principales del estado del ecosistema (peces arrecifales, corales, peces pelágicos y calidad del agua), impactando a 27 servicios ecosistémicos. De esta forma, los autores muestran la complejidad y dinámica del sistema evaluado, haciendo énfasis en la conectividad de los efectos entre las presiones y los cuatro componentes del estado de condición de la isla. Los autores observaron que los servicios ecosistémicos con mayor impacto son los culturales, los cuales tienen gran importancia para el bienestar humano, pero no está integrados en la gestión de recursos.

#### **III.4.2. Modelación basada en agentes**

Filatova y colaboradores, (2013), realizaron una compilación sobre trabajos de modelación acoplada socio-ecológica en donde emplearan modelación basada en agentes con un enfoque geográfico espacial. Estos autores identificaron los retos clave que la metodología de modelación basada en agentes enfrenta cuando son acoplados diversos sistemas socio-ecológicos. Enfocándose en trabajo con el tema espacial tomaron en cuenta el progreso de dichas técnicas a lo largo de cuatro retos metodológicos: 1) diseño y parametrización de modelos de decisión basado en agentes, 2) verificación, validación y análisis de sensibilidad, 3) integración de modelos socio-demográficos, ecológicos y biofísicos, y 4) representación espacial.

Para lo anterior, los autores realizaron búsqueda exhaustiva en diversas revistas de importancia con el tópico de modelación: *Environmental modelling and software*, *Ecological modelling* y *Ecology and society*. Los autores obtuvieron un total de 64 trabajos de relevancia distribuidos en los tópicos mencionados. Para el tema de diseño y parametrización de modelos, mencionan 22 trabajos de relevancia entre los que destacan el de Smajgl y Bohensky, (2013), Touza et al., (2013) y Polhill et al., (2013).

Para el tema de verificación, validación y análisis de sensibilidad mencionan un total de 15 investigaciones, de las cuales siete pertenecen a sensibilidad de análisis de modelos basados en agentes y ocho a verificación y validación; destacando las investigaciones de Parry et al., (2013) y Balbi et al., (2013). Con respecto al tercer tema, los autores mencionan un total de 11 trabajos entre los cuales destacan el de Robinson et al., (2013), Rebaudo y Dangles, (2013) y Marohn et al., (2013). En el tópico de representación espacial mencionan un total de 16 trabajos en los que destacan: Gaube y Remesh, (2013), Sun y Müller, (2013) y Barnaud et al., (2013).

Melbourne-Thomas, Johnson, Perez, et al., (2011), crearon un modelo acoplado de procesos socioeconómicos con procesos biofísicos para la comprensión y manejo del cambio en los sistemas arrecifales coralinos. Para ello emplearon como sitio de estudio arrecifes del Caribe Mexicano. Crearon un modelo biofísico multi-escala utilizando ecuaciones dinámicas para capturar los procesos ecológicos de escala local en individuos arrecifales, con la conexión arrecifal en escala regional por medio del transporte oceánico

de propágulos larvales. A la par realizaron un segundo modelo socio-económico basado en agentes simulando cambios en turismo, pesquerías y urbanización en Quintana Roo.

A pesar de las diferencias en la formulación y concurrencias de los dos modelos, fue posible modificar e integrar ambos modelos para sincronizar y definir flujos de información y retroalimentación entre ellos. Una evaluación preliminar del sistema del modelo acoplado indica que el modelo muestra predicciones razonables para pesquerías y variables ecológicas y puede ser utilizado para examinar escenarios para futuros cambios socio-ecológicos en Quintana Roo.

Perez et al., (2009), realizaron un modelo basado en agentes tomando como sitio de estudio la parte más septentrional de la Barrera Arrecifal Mesoamericana (MBR, por sus siglas en inglés), la cual se encuentra a lo largo de la península de Yucatán oriental (México). En más de dos décadas, el desarrollo del turismo costero se ha expandido y la sobreexplotación de los recursos marinos ha reducido considerablemente las funciones ecológicas del arrecife.

SimReef es un modelo interactivo diseñado para entender mejor las interacciones entre los conductores regionales y locales que influyen fuertemente en la salud de los arrecifes de coral. Desarrollo de SimReef sigue un enfoque de diseño colectivo y un proceso inductivo mediante el cual la dinámica está representada por las relaciones basadas en conductores. Los expertos y los tomadores de decisiones participan en la fase de diseño con el fin de ayudar a calibrar el modelo y para apoyar una validación consensual de los resultados.

---

## **IV. PROBLEMÁTICA DE ESTUDIO**

### **IV.1. Justificación**

En los últimos años a nivel global se ha reportado una pérdida de la cobertura coralina. Esta tendencia también se ha presentado en los ecosistemas de arrecifes coralinos en México. La pérdida de esta cobertura trae diversas consecuencias, entre las que se encuentra la pérdida de biodiversidad y de importantes servicios ecosistémicos como el de sustento y los recreacionales. Adicionalmente se ha observado una probable relación entre la pérdida de cobertura coralina y el aumento de diversas actividades antrópicas como son la densidad de la población, el número de prestadores de servicios turísticos y número de turistas, la actividad pesquera y construcción de infraestructura, entre otros.

Los arrecifes de Cozumel se encuentran bajo un estado de protección con carácter de Parque Nacional. A pesar de ello, este parque presenta diversas presiones tales como el turismo, la pesca y el desarrollo urbano, los cuales podrían repercutir en la biodiversidad de los arrecifes coralinos que conforman al Parque Nacional. Dichas presiones involucran la acción o actividad antropogénica incluyéndose así dos enfoques en el sistema; en primer lugar, el ecológico, abordándose con la biodiversidad del arrecife, y en segundo lugar las actividades que se relacionan con los bienes y servicios que el hombre aprovecha de este ecosistema (i.e. turismo).

Por lo anterior, es importante abordar el caso de estudio del presente ecosistema con enfoque socio-ecológico, en el cual se incursione en métodos como los descritos en modelación basada en agentes, toda vez que a pesar de que el sistema arrecifal ha sido monitoreado, solo se abarca el enfoque ecológico dejando de lado el enfoque social. Adicionalmente, la implementación de un modelo basado en agentes facilitará la obtención de las interacciones entre el sistema ecológico y el social, siendo que esta técnica, ha sido escasamente utilizada en ecosistemas marinos como los arrecifes de coral. Los modelos de simulación son una herramienta valiosa para la comprensión de sistemas complejos y han sido muy poco utilizados en la investigación e integrados en el manejo ambiental de sistemas socio-ecológicos (Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011; Melbourne-Thomas, Johnson, Perez, et al. 2011).

La implementación del caso de estudio tomando en cuenta ambos enfoques nos podrá llevar hacia resultados que permitan a los tomadores de decisiones realizar acciones para mejorar el manejo del ecosistema arrecifal coralino y se podrá aportar de esta forma una mejor comprensión del funcionamiento en un marco socio-ecológico.

## **IV.2. Preguntas de investigación**

- 1) ¿Cuáles son las variables sociales e indicadores ecológicos que contribuyen en la resiliencia del sistema socio-ecológico del Parque Nacional Arrecifes Cozumel?
- 2) ¿Cuál será el estado de condición de la biodiversidad en el arrecife del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel? ¿De que forma influye dicho estado de condición en la resiliencia del PNAC?

## **IV.3. Hipótesis**

Dado que existe una relación directa positiva entre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, se espera que en Cozumel exista una relación similar en su sistema socio-ecológico.

Debido a que los arrecifes de Cozumel se encuentran bajo un estatus de protección con carácter de Parque Nacional, se espera que la biodiversidad no disminuya en una escala temporal del año 2004 al año 2014, y por lo tanto se pueda inferir sobre la resiliencia de dicho ecosistema.

Dada la amplitud de interacciones que se desarrollan en un ecosistema de arrecife coralino, así como la extensión geográfica del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, se espera observar características descriptivas de un sistema complejo adaptativo.

## **IV.4. Objetivos**

### **IV.4.1. Objetivo general**

Describir las interacciones que se dan entre indicadores de biodiversidad y de la sociedad en la resiliencia del sistema socio-ecológico (SSE) del Parque Nacional Arrecifes Cozumel a través del enfoque de Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta (FPEIR) utilizando dos técnicas de modelación: modelación conceptual y basada en agentes.

### **IV.4.2. Objetivos específicos**

1. Generar un modelo conceptual FPEIR utilizando las variables ecológicas y sociales de mayor impacto y presión para el sitio de estudio.
2. Determinar el estado de condición a través de indicadores de la biodiversidad que presenta el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel en el período de estudio 2004-2014.
3. Analizar las interacciones ecológicas y su efecto en el mantenimiento o disminución de la resiliencia del sistema arrecifal coralino.

#### IV.5. Sitio de estudio

Las costas del Caribe Mexicano están rodeadas por aguas oceánicas que forman parte del extremo noroccidental del Mar del Caimán y su segmento septentrional conforma el Canal de Yucatán. Estas aguas se caracterizan por tener gran transparencia, siendo que la corriente fluye en dirección Sur-Norte con velocidades promedio mayores a dos nudos en casi todo el año (Chávez-Hidalgo, 2009).

El 19 de julio de 1996 se publicó en el Diario Oficial de la Federación el decreto en el que se declara Parque Nacional la zona conocida como Arrecifes de Cozumel, ubicada frente a la costa occidental de la isla de Cozumel, Quintana Roo, con una superficie de 11,987-87-50 ha (SEMARNAP 1998).

El Parque Nacional Arrecifes de Cozumel se encuentra en el municipio de Cozumel, aproximadamente a 17 Km de Playa del Carmen. Está separada de la costa por el canal de Yucatán en donde pasa la corriente del mismo nombre. La isla tiene aproximadamente 40 Km de largo por 13 Km de ancho. Tiene su eje mayor en sentido Sur-Norte y es la isla de mayor tamaño en aguas mexicanas (SEMARNAP 1998).

Isla Cozumel está ubicada entre los 20° 29' 02" y 20° 15' 27" latitud Norte y los 86° 56' 25" y 87° 02' 25" longitud Oeste. Los arrecifes de Cozumel se desarrollan principalmente en la porción sur del margen de sotavento, crecen en diferentes terrazas; en la parte superior se encuentra arrecifes de tipo marginal o de borde que crecen pegados a la costa de poca profundidad (SEMARNAP 1998).

Los arrecifes están formados por una comunidad coralina que, como todas las de su tipo, son de las más diversas y complejas en los mares. En ella habitan miles de organismos propios de aguas tropicales, donde están representadas cientos de especies de todos los reinos. Del reino animal sobresalen los corales (duros y blandos), zoántidos e hidrozoarios, así como esponjas, crustáceos, moluscos, equinodermos y peces arrecifales. Las comunidades vegetales están representadas tanto por las algas, de las que hay una enorme variedad, como por pastos marinos. Las cianobacterias son de gran relevancia ecológica y al igual que muchos microorganismos son muy abundantes en este ecosistema (Jordán-Dahlgren 1987; SEMARNAP 1998).

El área es un reservorio de especies de flora y fauna marinas, algunas de las cuales se encuentran amenazadas, en peligro de extinción o sujetas a protección especial. Tal es el caso de las tortugas marinas (verde, caguama y carey), langosta, caracol reina, coral negro, y los corales *Acropora palmata* y *A. cervicornis*, o algunas más que son explotadas por el alto valor intrínseco de sustancias naturales, como es el caso del octocoral (*Plexaura homomalla*) (Fenner, 1988; Jordán-Dahlgren, 1987; SEMARNAP, 1998).

Dentro de la variedad de arrecifes coralinos del Caribe Mexicano, la isla de Cozumel posee uno de los más característicos, debido a la variedad de condiciones que presenta impresionantes taludes que caen casi verticalmente desde 40 hasta los 400 m de profundidad. Estos arrecifes, junto con los de Banco Chinchorro, los del litoral de Quintana Roo y Alacranes, en Yucatán, constituyen la reserva coralina más importante del país. La biodiversidad de estos sistemas es quizás tan elevada como la presente en los arrecifes de Belice y del resto del Caribe (SEMARNAP 1998).

El sistema arrecifal de Cozumel se extiende prácticamente a lo largo de los litorales de la isla, pero los de la región SW son los más conocidos y utilizados. A lo largo de esta zona se encuentran sitios, como Paraíso, Chankana'ab, Tormentos, Yucab, Cardona, San Francisco, Santa Rosa, Palancar (Jardines, La Herradura y Cuevones), Colombia, Chunchaka'ab y Maracaibo (SEMARNAP 1998).

#### **IV.5.1. Zonas de manejo del PNAC**

El PNAC posee tres zonas de manejo que establecen los criterios y normas para su uso y aprovechamiento sustentables: I) Zona de Uso Intensivo, II) la Zona de Uso de Baja Intensidad, y III) la Zona de Uso Restringido (**Figura IV. 1**). Dichas zonas se establecieron para la protección de hábitats y especies, limitando y reduciendo la presión de las actividades turístico-recreativas, actividades extractivas y/o conflictivas (SEMARNAP 1998).

El propósito de la zona de uso intensivo o zona intensiva es el desarrollo de una amplia diversidad de actividades económicas, bajo regulaciones estrictas que permiten el uso controlado de los recursos que aporta la naturaleza del área. Esta zona tiene áreas muy concurridas y utilizadas para deportes acuáticos, tales como esnorkel y buceo.

La zona de baja intensidad tiene el propósito de servir como zona amortiguadora entre la zona de uso intensivo y la zona restringida. Esta zona posee diversos hábitats que proveen sitios para la crianza, desove, reproducción y residencia permanente para la vida marina. El PNAC posee dos polígonos catalogados como zona de baja intensidad una al Este de la Isla y la segunda al oeste (**Figura IV. 1**).

La zona restringida presenta interacción con hábitats adyacentes tales como manglares y lagunas costeras. La relevancia de esta zona radica en que funciona como reservorio genético y contribuye a la propagación de propágulos, junto a sus condiciones oceanográficas distintas a las demás zonas. Debido a esto, se considera como la zona prístina a conservar del PNAC. Sólo se permiten actividades compatibles con las prioridades de conservación y ecoturismo, con acceso restringido en espacio, tiempo y número de visitantes. Asimismo, está prohibido realizar desarrollos turísticos que impliquen deforestación, relleno de manglares, modificación de lagunas y/o costas, o las condiciones naturales imperantes. (SEMARNAP, 1998).

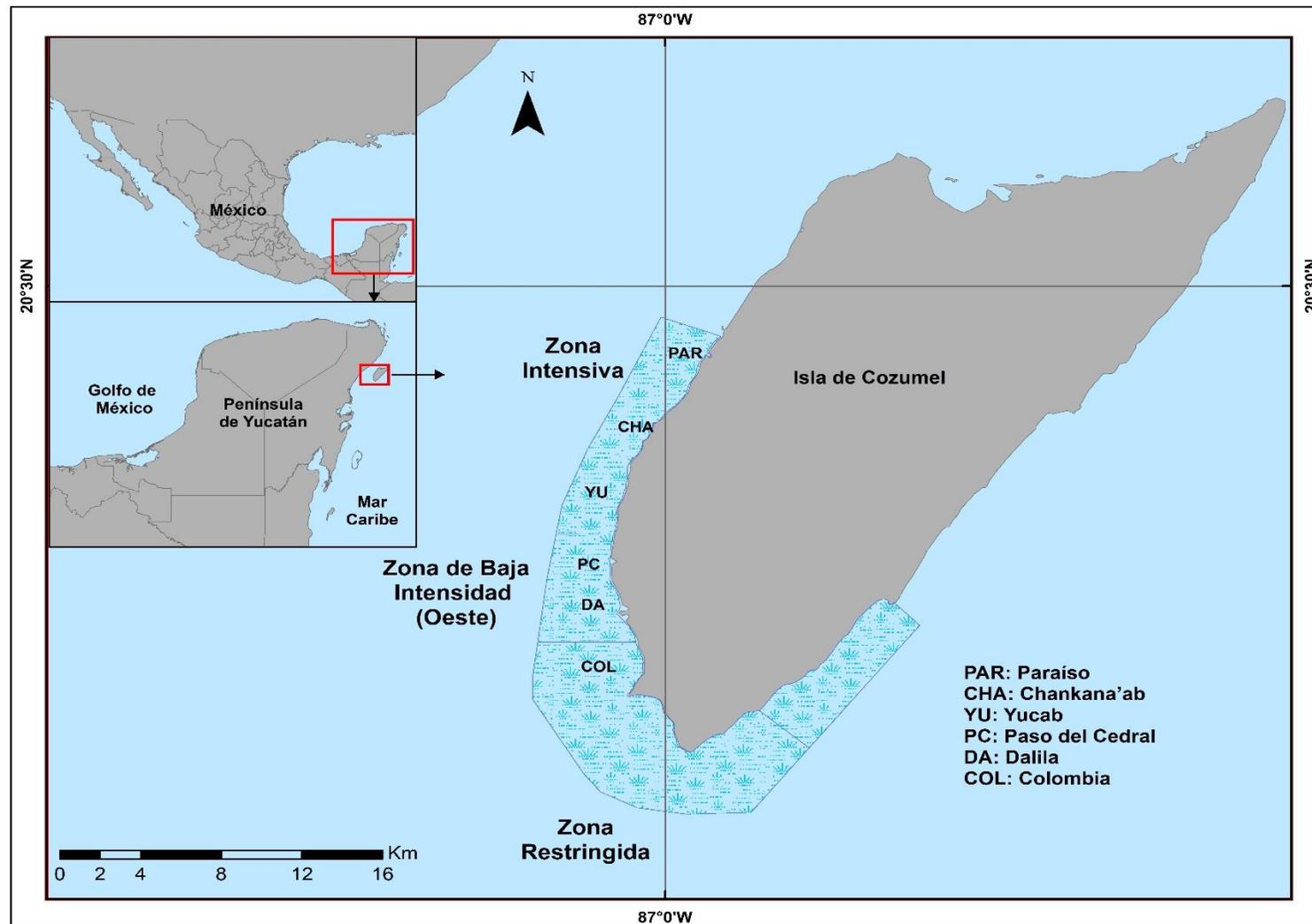


Figura IV. 1. Localización de los arrecifes principales la Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, Tomado del Programa de Manejo del Parque (1998).

#### IV.5.2. Estudios realizados en Arrecifes de Cozumel

Fenner en (1999), observó nuevos registros de especies de corales escleractínios, entre otros para Belice y Cozumel. Un total de 61 especies y ocho formas de corales pétreos (Scleractinia, Milleporidae y Stylasteridae) son conocidos de las aguas superficiales (0-30 m) de Belice (América Central) y 63 especies y ocho formas de Cozumel (México), incluyendo 11 nuevos registros de Belice y cinco nuevos registros de Cozumel. *Coccinea Tubastraea* en Belice y Cozumel, y el hidrocoral *Millepora striata* en Belice representan extensiones de rango biogeográficas.

Un total de 94% de las especies de zooxantelados Scleractinia se encontraron en ambos lugares, pero sólo 58% de las especies de azooxantelados Scleractinia se encontraron en ambos lugares. Alrededor del 94% de las especies escleractinios zooxantelados conocidos desde el Caribe se han encontrado en Belice y el 91% se encuentra en Cozumel, el 25% y el 43% en aguas poco profundas conocida (0-30 m). Azooxantelados Scleractinia se han encontrado a los dos sitios, respectivamente, lo que sugiere que la zooxantelados Scleractinia puede ser muestreada mejor que el azooxantelados Scleractinia. Varios zooxanthellates diferían notablemente en abundancia entre los dos sitios, y algunas especies mostraron una mayor variación morfológica dentro de las especies en Belice que de Cozumel. La aparición y la ecología de *M. striata* y la identificación de campo de cuatro especies agaricites placas formadoras están incluidos.

Rioja-Nieto y Sheppard, (2008), realizaron un estudio de los efectos de las estrategias de manejo en la ecología del paisaje de un área marina protegida. Los autores mencionas que las Áreas Marinas Protegidas (AMPs) son herramientas importantes para la conservación de los arrecifes coralinos y los hábitats asociados. Utilizaron para el estudio un Sistema de Información Geográfica (SIG) para evaluar el efecto de la administración del parque marino en una de las AMPs más importantes de México mediante la comparación de la estructura del hábitat bentónico entre la AMP y una región no administrada adyacente.

Se realizó comparación incluyendo medida del hábitat de beta-diversidad, la superficie total y la fragmentación de 15 clases de hábitats diferentes y distribuciones de tamaño de los parches de cada una de esas clases. La fragmentación del hábitat de distribución fue similar entre regiones, pero significativamente mayor en b-diversidad observada en el área de manejo. Los resultados sugieren que las estrategias de gestión que limitan el impacto físico en los hábitats bentónicos están teniendo un efecto positivo sobre la integridad de varios hábitats importantes de la AMP.

Álvarez-Filip, Millet-Encalada y Reyes-Bonilla (2009) evaluaron el cambio inmediato en la comunidad coralina del PNAC causado por el paso de dos huracanes en el año 2005: Emily y Wilma. Seis arrecifes coralinos distribuidos a lo largo del Parque fueron evaluados como referencia antes y después del paso de dichos huracanes. Como método utilizaron la técnica de punto de intercepto en seis transectos de 30 m de largo por cada arrecife. Con esto pudieron determinar la cobertura de coral vivo por cada transecto.

Los resultados de este estudio mostraron un declive en la cobertura coralina viva de un 56% después del paso de los dos huracanes. La obtención y análisis de indicadores ecológicos y de biodiversidad, tales como la riqueza específica, abundancia, el índice de Shannon-Wiener y el índice de equidad de Pielou mostraron leves modificaciones en la estructura de la comunidad. Sin embargo, el análisis de la distinción taxonómica y la ordenación reveló un cambio direccional hacia una composición cada vez más homogénea de las especies de coral después de cada impacto.

Otro estudio de importancia en Isla Cozumel ha sido el realizado por CONANP-GIZ (2017), en el cual evalúan el impacto de diversas variables en los servicios ecosistémicos de dos ANP's: El Parque Nacional Arrecifes de Cozumel y el Área de Protección de Flora y Fauna Isla Cozumel. En colaboración y con financiamiento de instituciones alemanas se realizó trabajo de campo consistente en la recolección de información a través de encuestas. Los formatos conjuntaron información respecto a la economía y su vinculación con la biodiversidad, la calidad de agua, así como otros servicios ecosistémicos de la isla. Fue aplicada a usuarios del Parque como a otro tipo de turistas.

Se obtuvieron un total de 750 encuestas en donde los usuarios directos del Parque (buceo y esnórquel) mencionaron estar dispuestos a pagar por cada viaje realizado para evitar la disminución de la biodiversidad. También se menciona la disposición de pagar una segunda cuota direccionada a la mejora de calidad del agua para el mantenimiento de la biodiversidad. Se valorizó que el turista está dispuesto a pagar para dichas cuotas hasta \$142 USD (\$3,052.00 pesos mexicanos). En dicho estudio se menciona que la degradación del PNAC causaría una pérdida en el bienestar recreativo turístico, equivalente a \$12 590 millones de pesos mexicanos, más de la tercera parte de la derrama económica local que la industria de cruceros aporta al país.

Cruz-Vázquez et al., (2019), evaluaron los efectos del manejo en el paisaje arrecifal de manera espacial y temporal en el PNAC. A través de la cuantificación del porcentaje de cobertura del sustrato bentónico y la ubicación de arrecifes coralinos, se crearon mapas de hábitats bentónicos basados en clasificaciones supervisadas con imágenes satelitales de alta resolución. Utilizando análisis espacialmente explícitos, la variación de métricas del paisaje para el período 2004-2015, fue comparada entre dos áreas adyacentes dentro y fuera del PNAC.

El análisis beta diversidad y de conectividad entre la zona dentro del PNAC y fuera de ella sugiere que el Parque está teniendo un efecto temporal en el paisaje arrecifes coralino. Las métricas muestran un cambio reducido dentro del PNAC, sin embargo, los resultados indican que la capacidad del Parque de contrarrestar el cambio a escala de paisaje es limitada. La gestión del Parque limita el daño físico a los hábitats bentónicos, siendo que se ha reconocido que esta ANP posee características de importancia reconocidas en ANP's con un manejo efectivo.

---

## **V. PROCESOS DE RETROALIMENTACIÓN (CAUSAS Y EFECTOS) EN EL SISTEMA SOCIO-ECOLÓGICO DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL A TRAVÉS DEL ENFOQUE DPSIR**

### **V.1. Introducción**

Los arrecifes coralinos se consideran uno de los ecosistemas más ricos en biodiversidad y productividad en la tierra. Son refugio y hogar del 25% de las especies marinas conocidas y proveen valiosos servicios ecosistémicos a millones de pobladores costeros (Burke et al., 2011). Entre otros servicios, proveen alimento y medios de subsistencia como turismo, recreación, investigación, regulación de erosión costera, obtención de fármacos, así como protección del impacto de tormentas y huracanes (Costanza et al., 1997; Moberg & Folke, 1999; MEA 2003). Sin embargo, los arrecifes coralinos enfrentan amenazas crecientes inducidas por el hombre al ambiente que incrementan el potencial de cruzar umbrales críticos que los pueden llevar a cambios irreversibles a escalas locales y globales (Biggs et al., 2015).

La interacción entre los ecosistemas de arrecifes coralinos, actividades y bienestar humano, los hace un sistema socio-ecológico (SSE), por medio del cual se aborda la interacción y el problema de la adecuación entre el sistema societal y ecológico relacionado a las prácticas de gestión que se basan en la comprensión ecológica a través de los mecanismos sociales que están detrás de estas prácticas (Berkes et al., 2003; Folke, 2006). Una variedad de marcos conceptuales que analizan los vínculos entre los ecosistemas y los sistemas sociales han sido utilizados para estudiar estas relaciones (Santos-Martín et al., 2013; Vidal-Abarca et al., 2014) sin embargo, muy pocos se han enfocado en el análisis de los ecosistemas de arrecifes coralinos y su contexto societal a manera de sistemas socio-ecológicos.

El marco conceptual FPEIR (Fuerzas Impulsoras-Presión-Estado-Impacto-Respuesta) es un marco de pensamiento sistémico que asume las relaciones causa-efecto entre los componentes interactivos de los subsistemas sociales y ambientales (Bradley and Yee 2015). Provee de una estructura organizada para analizar las causas, consecuencias y respuestas a cambios en ecosistemas (Ness, Anderberg, and Olsson 2010; Rounsevell, Dawson, and Harrison 2010). Acorde a este marco, las condiciones demográficas, económicas y naturales conducen a actividades sociales que ejercen presión sobre el ecosistema y consecuentemente su estado de condición cambia. Los impactos son los efectos sobre el ambiente, salud y bienestar humano, los cuales pueden inducir a una respuesta societal que se retroalimenta de los otros componentes (Vidal-Abarca et al., 2014).

El Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) es un ecosistema de enorme importancia para la población de Isla Cozumel en Quintana Roo, México. Los cambios

en este ecosistema pueden tener serias implicaciones para el diario vivir de la población de esta isla y las costas continentales adyacentes que dependen del empleo e ingresos asociados al turismo y pesca, recreación de playa, entre otros, los cuales son servicios provistos por este parque (McGinnity et al. 2014). Esto convierte al PNAC en un valioso laboratorio socio-ecológico para su investigación.

A través de una extensiva revisión de la literatura, este estudio pretende explorar conceptualmente las interacciones existentes entre los componentes FPEIR del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, el sistema societal y las respuestas gubernamentales implementadas para su manejo y conservación. Para esto, un modelo conceptual FPEIR fue construido para el PNAC tomando en cuenta el reporte técnico de Bradley and Yee (2015). Este trabajo se enfoca en la hipótesis de que el bienestar humano de los habitantes de Cozumel depende directamente de los bienes y servicios que el sistema arrecifal les provee.

## **V.2. Objetivos**

Describir las interacciones de retroalimentación entre los componentes FPEIR del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, el sistema societal y las respuestas gubernamentales, implementadas para su manejo y conservación.

## **V.3. Hipótesis**

Se espera encontrar una curva de retroalimentación consistente en un componente FPEIR en donde se observe la dependencia de la sociedad con los recursos naturales del ecosistema arrecifal coralino del PNAC.

## **V.4. Métodos**

### **V.4.1. Elaboración de modelo conceptual con enfoque FPEIR**

Se generará un modelo socio-ecológico conceptual con enfoque FPEIR (Causa, Presión, Estado, Impacto, Respuesta), con orientación a los procesos que ocurren en un arrecife coralino con distintas presiones. Esto se realiza con el fin de poder sintetizar y puntualizar las variables necesarias para modelar el sistema socio-ecológico.

Para ello se realizará una revisión bibliográfica exhaustiva del sitio de estudio (PNAC); cada uno de los elementos o componentes que se encuentren documentados en la bibliografía revisada serán clasificados como alguna variable contenida en las distintas clasificaciones que el enfoque FPEIR maneja; es decir, variables documentadas como Causas/conductores, de Presión en el ambiente, variables que denoten el Estado de condición del ecosistema, variables del Impacto y las de respuesta por la sociedad. Las

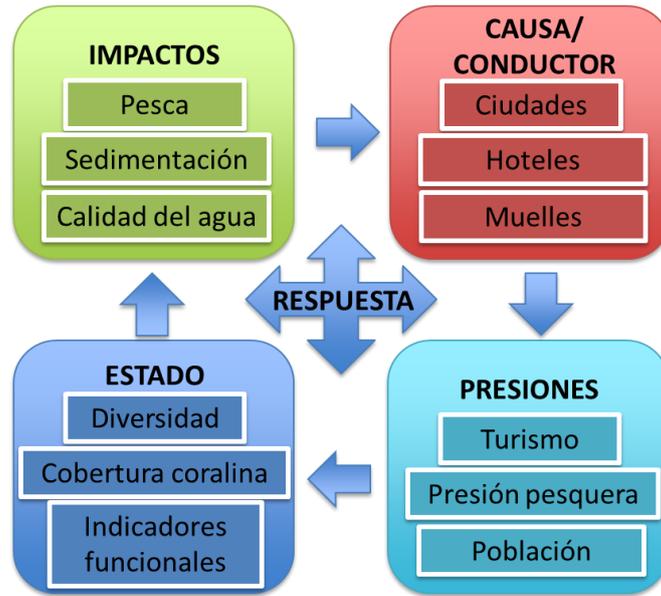
variables que se han tomado en cuenta para modelar este enfoque en arrecifes coralinos se dividen y explican en la **Tabla V. 1**.

**Tabla V. 1. Descripción de los distintos grupos que conforman el enfoque C/FPEIR (Causa ó Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta) y posibles variables.**

División C/FPEIR	Descripción	Ejemplos de variables de interés para este estudio
CAUSA/FUERZA IMPULSORA	Factores que provocan un cambio ambiental, pueden ser demográficos, económicos, tecnológicos, etcétera.	Infraestructura poblacional, infraestructura turística, infraestructura portuaria, infraestructura pesquera.
PRESIÓN	Actividades antrópicas específicas: cambio de uso de suelo, contaminación, sedimentación, aumento de turismo, actividades pesqueras, crecimiento poblacional, etcétera.	Actividades turísticas, prestadores de servicios turísticos, número de comunidades pesqueras, pescadores, número de turistas al mes/año.
ESTADO	Estado de condición del ecosistema en función a su biodiversidad.	Cobertura coralina, diversidad de grupos funcionales, presencia/ausencia de bioerosionadores, etcétera.
IMPACTO	Es la forma en como los cambios en el estado del ecosistema tienen un efecto en el bienestar humano. Es decir, la disminución de los servicios ecosistémicos que son aportados a las poblaciones.	Porcentaje o tasa de muerte coralina, presencia/ausencia (abundancias) de herbívoros, tasas del aumento en actividades turísticas, presión pesquera, tasas de sedimentación, calidad del agua.
RESPUESTA	Son las acciones tomadas debido a la influencia de las causas o presiones con el objetivo de direccionar los impactos negativos y mejorar el estado de condición del ecosistema.	Vedas de pesca, áreas naturales protegidas creadas, zonificación de usos, insumos para salvaguardar ANP's.

Información tomada de Santos-Martín et al., 2013; McGinnity et al., 2014; Vidal-Abarca et al., 2014.

Un ejemplo de modelo FPEIR con respecto a un ecosistema de arrecife coralino se puede observar a continuación (**Figura V. 1**), cabe mencionar que solo se emplearon las variables más citadas en diversa bibliografía.



**Figura V. 1. Ejemplo de modelo C/FPEIR (Causa/Fuerza impulsora-Presión-Estado-Impacto-Respuesta), tomando en cuenta variables que se han reportado en la literatura que afectan a un ecosistema de arrecife de coral (Modificado de McGinnity et al., 2014)**

#### V.4.2. Marco conceptual FPEIR

Este marco conceptual permite estudiar las relaciones causa-efecto de las fuerzas motrices, presiones, estados, impactos y respuestas. Las *fuerzas impulsoras* describen el desarrollo socio-político, demográfico, cultural y económico de un sistema societal que induce a un cambio ambiental (**Figura V. 2**) (Vidal-Abarca et al., 2014; Bradley & Yee, 2015). Las *presiones* son definidas como las actividades humanas derivadas del funcionamiento de las fuerzas impulsoras que inducen a un cambio en el ambiente o en el comportamiento humano que puede influenciar en la salud (Bradley & Yee, 2015). En este estudio solo se consideraron las presiones ecológicas (**Figura V. 2**). El *estado* se refiere a la condición que el ambiente y el ecosistema poseen (cantidad y calidad de sus componentes físicos, químicos y biológicos) (McGinnity et al., 2014; Bradley & Yee, 2015). Son las presiones las que alteran el estado de condición de los arrecifes coralinos y su biodiversidad (Vidal-Abarca et al., 2014).

Estos cambios en la calidad y funcionamiento del ecosistema tienen un *impacto* en la producción de los bienes y servicios con implicaciones en el bienestar humano (**Figura V. 2**) (McGinnity et al., 2014; Bradley & Yee, 2015). Los bienes y servicios ecosistémicos son la variedad de beneficios que las personas obtienen de los ecosistemas. La MEA (2003) identificó cuatro categorías de servicios: (1) servicios de provisión, que son los productos o mercancías como el pescado, productos químicos para fármacos; (2) servicios regulatorios, que son las funciones netas de un ecosistema tales como la protección de la línea de costa; (3) servicios culturales, como beneficios no materiales, como la recreación y beneficios estéticos; y (4) servicios de soporte, los cuales son los procesos naturales fundamentales que soportan o proveen para las otras tres categorías.

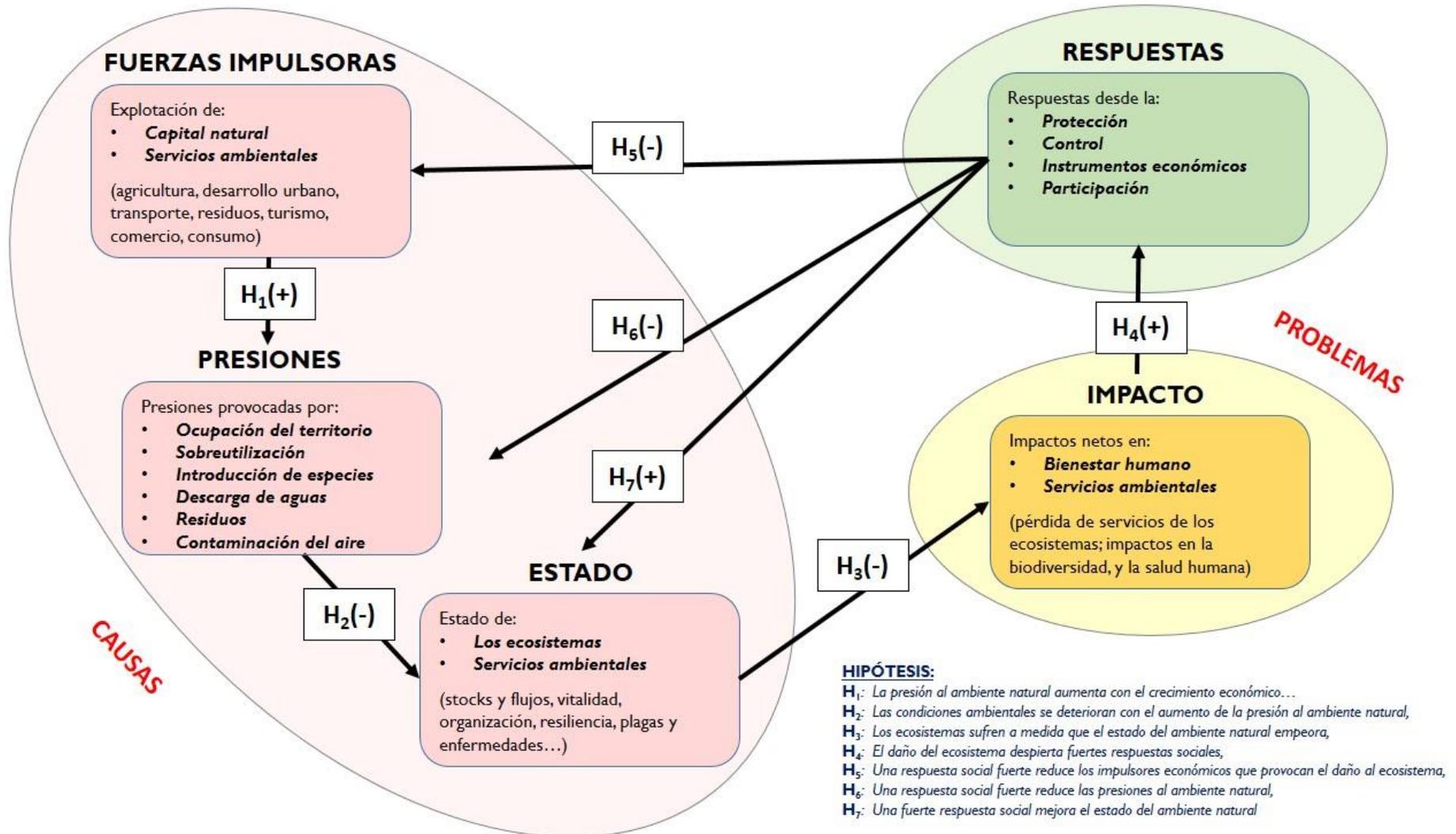


Figura V. 2. Modelo conceptual general FPEIR. Modificado de (Tsai et al. 2009)

Estos han sido usados en este marco conceptual para interconectar el estado del ecosistema con el bienestar humano, y por ende analizar riesgos a los beneficios, causados por las presiones y fuerzas impulsoras (McGinnity et al., 2014; Reyna-González et al., 2014). Por lo tanto, los impactos se comprenden como cambios en ambos, en la provisión de servicios ecosistémicos y en el bienestar humano (Vidal-Abarca et al., 2014). Finalmente, las *respuestas* son las acciones tomadas por grupos o individuos de la sociedad y el gobierno para influenciar a las fuerzas impulsoras, presiones, estado e impactos, con el objetivo de dirigir los impactos negativos y mejorar el estado de los ecosistemas (McGinnity et al., 2014; Bradley & Yee, 2015).

### **V.4.3. Desarrollo del modelo conceptual FPEIR**

Se creó el modelo conceptual FPEIR siguiendo el documento técnico de soporte (Technical support document) de Bradley & Yee, (2015). Se identificó el sector económico principal y subsectores del sitio de estudio como fuerzas impulsoras. Seguidamente se determinaron las actividades humanas resultantes de estos subsectores, definidas como presiones, y se analizó cómo estas afectan el estado ecológico arrecifal. Se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva para sustentar la afectación de cada presión al estado arrecifal. Posteriormente se determinó cuáles son los beneficios que el ser humano obtiene del estado ecológico arrecifal en forma de servicios ecosistémicos, así como el impacto que estos tienen al ser afectados por las presiones. Por último, se observó cuáles son las acciones que son tomadas por la sociedad para la conservación del estado ecológico arrecifal (Bradley & Yee, 2015). El modelo conceptual fue construido a través del software IHMC CmapTools Versión 6.01.01 desarrollado por el Institute for Human and Machine Cognition (Cañas et al. 2004). Los elementos de cada componente fueron obtenidos respondiendo a las preguntas planteadas para cada componente FPEIR sugeridas por Bradley & Yee, (2015) (**Tabla V. 2**).

## **V.5. Resultados**

### **V.5.1. Identificación de los elementos de los componentes FPEIR**

En la isla Cozumel, Quintana Roo la principal actividad económica determinada como fuerza impulsora es el turismo, que conlleva a la recreación turística. Los sectores derivados de este son el turismo de crucero y de pequeñas embarcaciones, las cuales engloban la pesca deportiva y recreacional, así como al turismo de buceo, nado y snorkeling. La utilización y conservación de playas y parques naturales es otro subsector del turismo acorde a Bradley & Yee, (2015). Estos sectores dependen de la infraestructura que utilizan para llevar a cabo las actividades pertinentes, hoteles, restaurantes, aeropuertos, terminales de autobuses, marinas, puertos y muelles (**Tabla V. 2**).

Se observaron quince actividades humanas que desembocan como presión a través de las fuerzas impulsoras, doce elementos bióticos y diez abióticos afectados por la presión

sobre el estado de arrecife, trece servicios ecosistémicos divididos en: cuatro servicios de soporte, un servicio de provisión, dos servicios reguladores y seis culturales; así como catorce respuestas de la sociedad. (**Tabla V. 2**).

### **V.5.2. Relación de causas y efectos entre elementos FPEIR**

Los elementos que conforman el componente Fuerzas impulsoras del marco conceptual producen o necesitarán de actividades antrópicas, componentes de Presiones. Estas a su vez afectarán, ya sea reduciendo, incrementando o modificando el estado biótico y abiótico del sistema arrecifal (**Figura V. 3**). Un ejemplo es el aumento de la resuspensión del sedimento causado por el dragado de construcción civil que retroalimenta positivamente la turbidez de la columna de agua afectando así a diversos organismos bióticos como los corales (**Figura V. 3**).

Las mismas actividades que presionan al sistema arrecifal pueden estar retroalimentando positivamente a otras presiones, como por ejemplo el consumo de recursos alimenticios que genera desperdicios, a mayor demanda por aumento de turistas, mayor generación de desperdicios. También se observan retroalimentaciones negativas dentro del mismo componente de presiones, la demanda de recursos alimenticios genera mayor actividad pesquera, lo cual reduce la cantidad de dichos recursos ya que directamente generará menor biomasa de peces en el sistema arrecifal (**Figura V. 3**). El estado de condición del componente abiótico influye en la sobrevivencia del componente biótico (**Figura V. 3**). En específico, los nutrientes, salinidad, y sedimentos, retroalimentan a diversos elementos bióticos. Estos a su vez, estos retroalimentan positivamente en la turbidez de la columna de agua (**Figura V. 3**).

**Tabla V. 2. Preguntas a responder y elementos de cada componente FPEIR para el PNAC utilizados acorde a Bradley & Yee, (2015).**

<b>Fuerzas impulsoras</b> ¿Qué sectores y subsectores pueden estar creando presiones sobre el medio ambiente?	<b>Presiones</b> ¿Qué actividades humanas y subproductos resultan de esos subsectores?	<b>Estado</b> ¿Cómo afectan las actividades al estado del medio ambiente?	<b>Impactos</b> ¿Qué es lo que los seres humanos ganan del medio ambiente en forma de SE que pueden ser impactados por el cambio de estado ecológico?	<b>Respuestas</b> ¿Qué acciones se pueden tomar para afectar a las fuerzas impulsoras, Presiones, estado o impactos?
<b>Turismo y recreación:</b> 1. Buceo, esnorkeling y turismo de natación 2. Playas, áreas naturales protegidas 3. Turismo de crucero 4. Embarcaciones pequeñas y recreacionales 5. Pesca recreacional <b>Infraestructura:</b> 1. Servicios de entretenimiento y acomodo como hotels, restaurantes 2. Servicios de transportación por tierra, marítima y aérea 3. Construcción e ingeniería civil: Marinas, puertos, dársenas y muelles.	1. Residuos, desechos 2. Pisoteo de sustrato 3. Uso de protección solar y aceites corporales 4. Consumo de recursos alimenticios 5. Captura/pesca ilegal 6. Pesca 7. Dragado 8. Resuspensión de sedimentos 9. Descarga de lastre: descarga de nutrientes y sedimento 10. Descargas de fuentes no puntuales 11. Escorrentía superficial impermeable 12. Anclaje de barcos/ cruceros 13. Daños en el equipo del barco 14. Emisiones de gases invernadero 15. Alteración de la línea de costa	<b>Medio Biótico:</b> 1. Plankton y zooplankton 2. Coral, pastos marinos, algas 3. Peces, moluscos, Invertebrados 4. Esponjas y anémonas 5. Especies acuáticas invasivas 6. Patógenos  <b>Medio Abiótico:</b> 1. Turbidez 2. Nutrientes 3. Salinidad 4. Sedimentos, 5. Contaminantes químicos y metales 6. Hidrología 7. Batimetría y topografía 8. Tormentas y huracanes 9. Erosión	<b>Servicios de soporte:</b> 1. Atenuación de la energía de oleaje 2. Biodiversidad 3. Provisión de alimento y hábitat a especies críticas 4. Producción primaria  <b>Servicios de provisión:</b> 1. Recursos alimenticios  <b>Servicios de Regulación:</b> 1. Regulación de erosión 2. Regulación de riesgos naturales  <b>Servicios Culturales:</b> 1. Valor recreacional y turismo 2. Valor de conocimiento o educacional 3. Valor estético 4. Potencial a la investigación 5. Valor cultural 6. Sentido de pertenencia	<b>Respuestas basadas en Fuerzas impulsoras:</b> 1. Legislación portuaria 2. Legislación de protección ambiental 3. Regulación de buques y embarcaciones 4. Control de los prestadores de servicios turísticos 5. Vedas de pesca de especies  <b>Respuestas basadas en presiones:</b> 1. Campañas de educación ambiental 2. Creación de áreas marinas protegidas 3. Fortalecimiento de las capacidades 4. Expedición de licencias de navegación 5. Legislación y normas de uso de zonificaciones 6. Regulaciones de pesca  <b>Respuestas basadas en el estado:</b> 1. Monitoreo biológico 2. Torneos de pesca de pez león 3. Investigación científica

<b>Fuerzas impulsoras</b> ¿Qué sectores y subsectores pueden estar creando presiones sobre el medio ambiente?	<b>Presiones</b> ¿Qué actividades humanas y subproductos resultan de esos subsectores?	<b>Estado</b> ¿Cómo afectan las actividades al estado del medio ambiente?	<b>Impactos</b> ¿Qué es lo que los seres humanos ganan del medio ambiente en forma de SE que pueden ser impactados por el cambio de estado ecológico?	<b>Respuestas</b> ¿Qué acciones se pueden tomar para afectar a las fuerzas impulsoras, Presiones, estado o impactos?
		10. Temperatura de la superficie del mar		<b>Respuestas basadas en impacto:</b> 1. Esfuerzos de mitigación (SEMARNAT)

Los impactos en cascada que la fuerza impulsora (driver) de actividad económica del turismo genera a través de las distintas actividades del hombre (presiones) en el estado de condición arrecifal (estado) se evidencia en los Servicios Ecosistémicos (SE). Se observa un proceso de retroalimentación positiva entre los componentes de estado e impactos, es decir, el estado de condición biótico proporciona a los servicios de soporte con biodiversidad, productividad primaria, y provisión de alimento y hábitat para diversas especies. Esto a su vez, retroalimenta al mismo estado de condición, siendo que, si este es bueno, la calidad de los servicios de soporte también lo serán aportando un servicio ecosistémico robusto para el bienestar humano (**Figura V. 3**). Siendo que, a mayor biodiversidad, mayor calidad en los servicios de soporte. Así mismo, el estado biótico contribuye para la existencia de los SE de provisión, reguladores y culturales (**Figura V. 3**).

Los servicios de soporte como la provisión de alimento y hábitat a especies, la biodiversidad y producción primaria, son la base para la funcionalidad del ecosistema y la existencia de los otros tres tipos de servicios ecosistémicos, estos también influyen sobre el estado abiótico (**Figura V. 3**). Los servicios de provisión y los culturales proveen de recursos alimenticios y valor recreacional y ecoturismo, valor estético, potencial de investigación, educacional y sentido de pertenencia a los pobladores aledaños. Todo esto, retroalimenta de manera benéfica para la fuerza impulsora (driver) de Turismo, mientras que los reguladores mantienen y protegen la infraestructura de la cual esta fuerza impulsora principal depende (**Figura V. 3**).

La acción societal realizada para la conservación al observar alguna amenaza en los recursos de los cuales depende el bienestar humano, se enfoca en cada componente DPSI. Las respuestas societales para la conservación de los recursos a nivel nacional, se integran en la legislación ambiental de México. Existen diversas leyes y normatividad enfocadas en minimizar los impactos de las fuerzas impulsoras (**Anexo 1**).

Cozumel como territorio mexicano, se encuentra bajo leyes y normatividades que reglamentan el uso de infraestructura como puertos turísticos (Ley de Puertos), protección del ambiente (LGEEPA), el Decreto y creación de Áreas Naturales Protegidas como el sitio de estudio (PNAC), Normas Oficiales que establecen vedas de pesca y captura de especies, reglamentación para embarcaciones menores de pesca, así como la regulación del servicio turístico (**Anexo 1**).

Existe también un Programa de Desarrollo Urbano, el cual zonifica las áreas que pueden ser desarrolladas y por cuáles y qué tipo de construcciones, desde habitacional hasta comercial (Diario Oficial de la Federación, 2006). Esto es congruente con la zonificación estipulada en el Plan de Manejo del PNAC. Este tipo de respuestas se enfocan, directa o indirectamente, hacia el manejo del driver económico principal (**Figura V. 3**).

Las acciones tomadas en un enfoque local, como la implementación de campañas de educación ambiental, capacitación a los usuarios de embarcaciones, permisos para el uso de embarcaciones, la creación del programa de manejo del PNAC, las asociaciones no gubernamentales ambientales en Cozumel, entre otros (**Figura V. 3**), son parte de la respuesta de la sociedad, enfocadas a las presiones que la localidad enfrenta. Las respuestas de la sociedad enfocadas al estado de condición del arrecife son el monitoreo biológico anual o bianual, torneos de pesca enfocados al control de especies invasoras como pez León (*Pterois* sp.), e investigación científica. Este tipo de acciones son tomadas generalmente por los manejadores y vigilantes del PNAC en las cuales se trata de involucrar a los ciudadanos y usuarios del arrecife coralino.

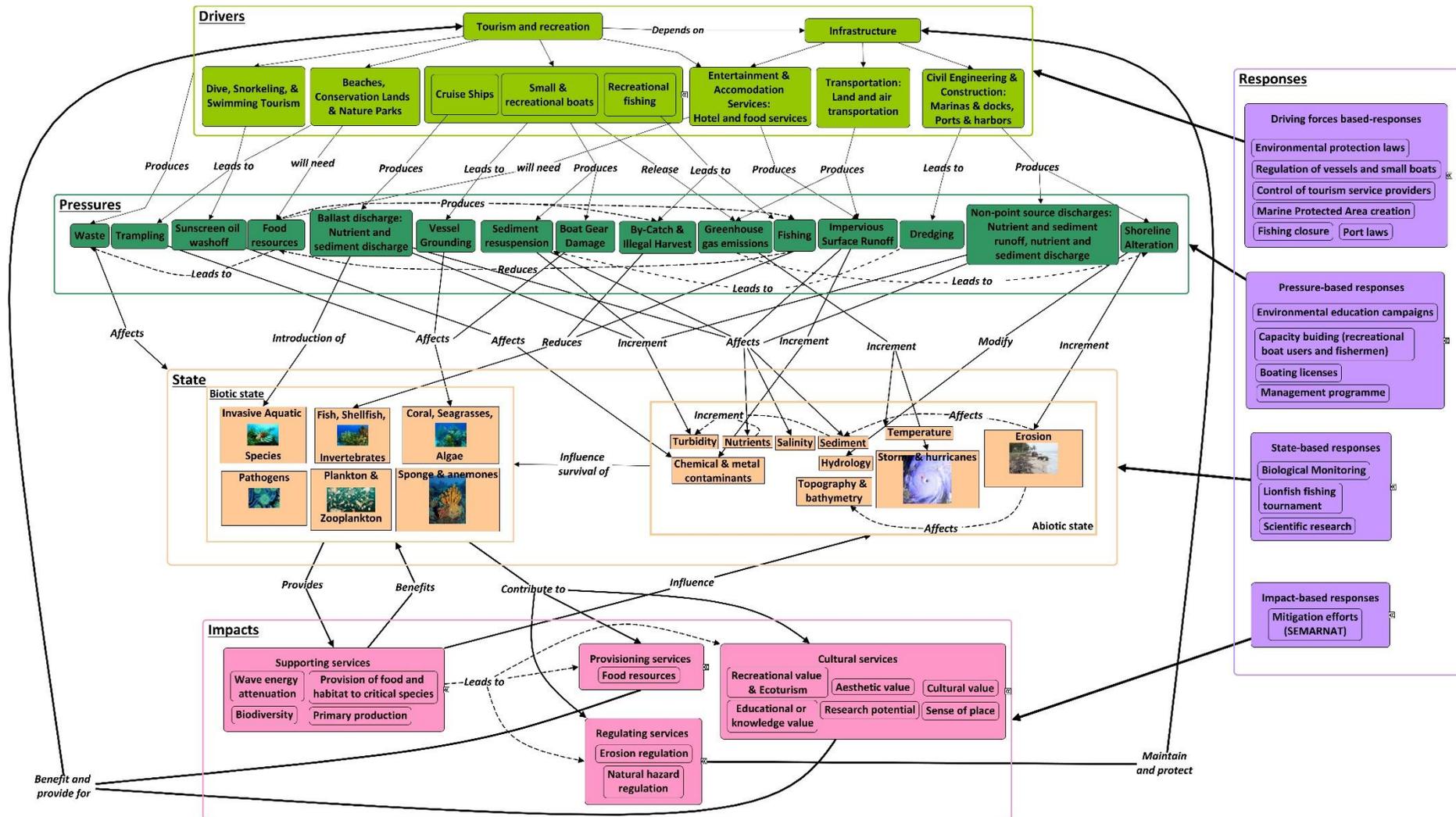
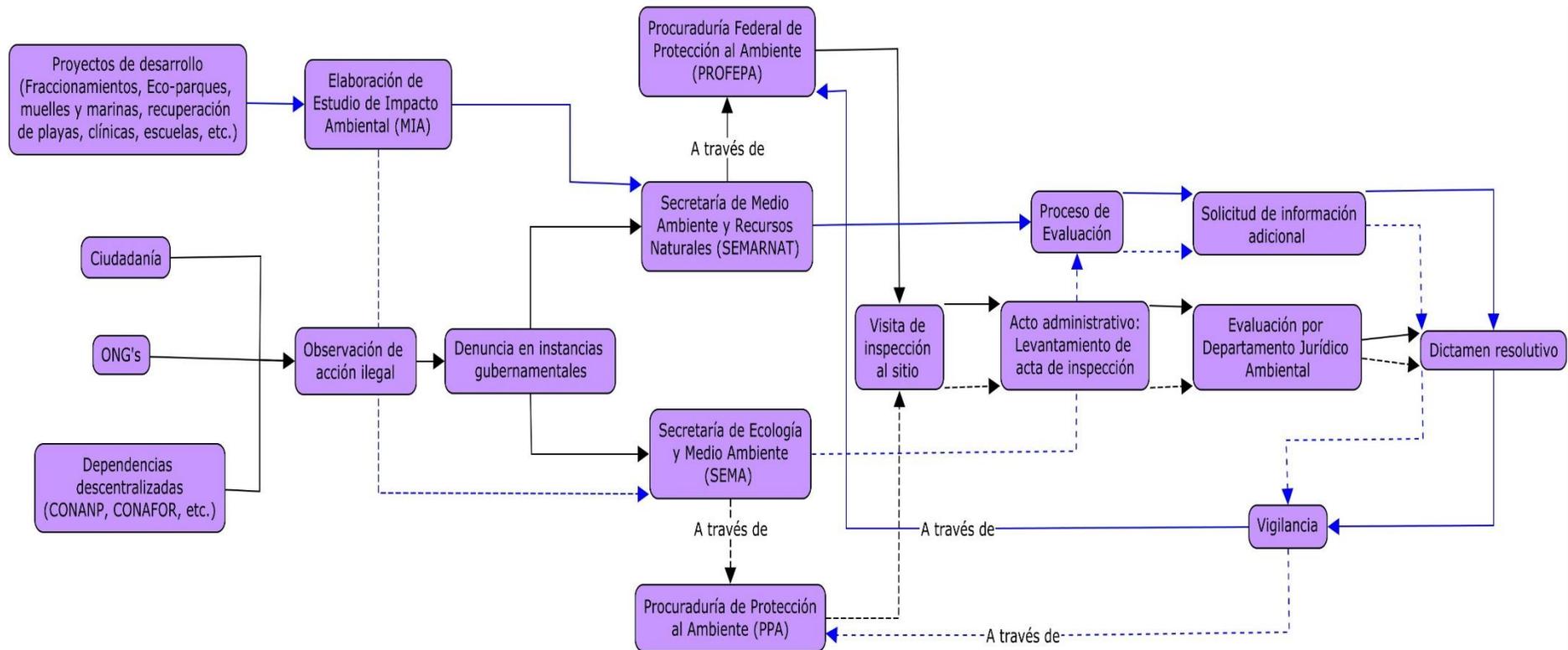


Figura V. 3. Modelo conceptual FPEIR del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, México. Presentado en el European Coral Reef Symposium 2017

Las respuestas enfocadas hacia los impactos en los servicios ecosistémicos son las acciones que toman las instituciones gubernamentales al autorizar o implementar condicionantes a diversos tipos de proyectos de desarrollo a través de un resolutivo, así como las de los ciudadanos, ONGs o instituciones descentralizadas a manera de denuncia ambiental (**Figura V. 4**). Las primeras se refieren a los actos de seguimiento y vigilancia de impacto ambiental de las instancias Federales como la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) a través de la Procuraduría Federal de Protección al Medio Ambiente (PROFEPA); las estatales como la Secretaría de Ecología de Medio Ambiente (SEMA) a través de la Procuraduría de Protección Ambiental (PPA) y la Dirección de Zona Federal Marítimo Terrestre (**Figura V. 4**). Estas acciones son enfocadas al control, prevención y mitigación de impactos ambientales, así como a promover el orden ciudadano.



**Figura V. 4. Diagrama de flujo de procedimientos en instancias gubernamentales en México en las que se involucra a la ciudadanía.**  
 Las flechas negras refieren a una denuncia ambiental y las azules al desarrollo de proyectos. Las líneas punteadas refieren a procedimiento estatal y las completas a los federales.

## V.6. Discusión

### V.6.1. Efectos en las retroalimentaciones Fuerzas Impulsoras-Presión-Estado

El turismo es la principal actividad económica en Quintana Roo, México, minimizando la migración de habitantes por la generación de empleos particularmente en la localidad de Cozumel (Mata-Lara et al. 2018; Palafox-Muñoz, Aguilar-Aguilar, and Escalera-Briceño 2014; Palafox Muñoz, Aguilar Aguilar, and Anaya Ortiz 2015). Sin embargo, las actividades generadas por el turismo basado en arrecifes coralinos desembocan impactos negativos como la degradación y pérdida de especies marinas, daño físico, incremento de contaminación y sedimentación a través de una pobre planeación de desarrollo costero (Ferrigno et al. 2016; Spalding et al. 2017; Wongthong and Harvey 2014).

En este estudio se observan los procesos de retroalimentación entre los componentes socio-ecológicos, lo cual refiere al resultado de cualquier comportamiento que puede amplificar (retroalimentación positiva) o modificar (retroalimentación negativa) un comportamiento subsecuente (Levin, 1998; Levin et al., 2012). Diversos estudios han mostrado las retroalimentaciones positivas y negativas que se desarrollan en un arrecife coralino basándose en la herbivoría, el incremento de nutrientes en la columna de agua y aumento de algas (Box and Mumby 2007; Mumby and Steneck 2008; Suchley et al. 2016), sin embargo, estos han carecido del componente societal.

Leenhardt et al., (2017) menciona que a través del análisis de causa-efecto entre los componentes FPEIR es posible visualizar los procesos de retroalimentación en el sistema socio-ecológico (SSE). Esto se evidenció tanto en las retroalimentaciones que se dan dentro de los componentes de Presión del PNAC (e.g. recurso alimenticio-generación de residuos); como en las ecológicas dentro estado de condición del arrecife (e.g. nutrientes y sedimentos-turbidez). Asimismo, es notorio el impacto de los componentes D-P-S societales en las retroalimentaciones ecológicas (e.g. dragado-resuspensión de sedimento-turbidez-biota marina afectada) o viceversa, y el impacto de los componentes ecológicos en los societales (servicios culturales-Turismo y recreación, servicios regulatorios-infraestructura turística).

Un proceso de retroalimentación socio-ecológico observado es la demanda de recurso alimenticio que lleva al incremento del esfuerzo pesquero y por ende a la reducción de biomasa de peces. Leenhardt et al., (2017) observaron en el arrecife de Moorea, Polinesia Francesa, una relación en el incremento de turistas con el incremento de presión pesquera. Lopes et al., (2017), notaron en el archipiélago Fernando de Noronha en Brasil, las preferencias del turista a consumir peces depredadores, creando conflicto de conservación pesquera en el ANP, ya que con ello la presión pesquera aumenta para ciertas especies blanco.

En el Caribe, Paddock et al., (2009) observó una disminución de la densidad de peces en un período de 52 años, sugiriendo que la presión pesquera ha sido un factor causante además de la degradación de los arrecifes coralinos en esta región. Las consecuencias del aumento en el consumo y demanda de producto alimenticio y por ende la presión pesquera, tanto legal como ilegal, son la reducción de la población, debilitamiento de las cascadas tróficas, disminución del reciclaje y translocación de nutrientes, disminución de la capacidad para estructurar el hábitat, alteración de la estabilidad de los ecosistemas y los patrones de alimentación (Alzugaray et al., 2018; Babcock et al., 2010; Campbell et al., 2018; Gao & Hailu, 2018; Mellin et al., 2010; Mellin et al., 2016; Palkovacs et al., 2018; Roberts, 1995).

Los efectos que la generación de residuos sólidos puede tener en el estado del arrecife coralino, pueden ser la ingesta de plásticos y microplásticos por reptiles, vertebrados marinos, megafauna filtradora marina, aves asociadas, corales escleractíneos, zooplankton y cadenas tróficas menores (Allen et al., 2017; Caron et al., 2018; Germanov et al., 2018; Lamb et al., 2018; Lasut et al., 2018; Murphy et al., 2017; Nicastro et al., 2018; Schmidt et al., 2018). Acorde a Lamb et al., (2014); Renfro & Chadwick, (2017); Santos et al., (2015); Williamson et al., (2017) los efectos del maltrato por pisoteo o patadas y daño físico del sistema biótico arrecifal se centran en la disminución de cobertura coralina, de peces mariposa y prevalencia de enfermedades en corales.

El uso de protector solar y bronceadores relacionado al turismo y las actividades recreativas, afecta la actividad hormonal, ciclos reproductivos, expresión genética de peces, y provoca deformación estructural, blanqueamiento y encapsulamiento de plánulas coralinas (Coronado et al. 2008; Downs et al. 2014, 2016; Fent, Kunz, and Gomez 2008; Tsui et al. 2017). Mientras que el dragado de zonas costeras por desarrollo turístico o de lagunas arrecifales conlleva a la resuspensión de sedimentos, ambas presiones causan asfixia y enterramiento de pólipos, necrosis tisular y explosiones de bacterias en el moco coralino, reducción del asentamiento de larvas de coral, su reclutamiento y supervivencia (Davenport & Davenport, 2006; Erftemeijer et al., 2012; Jones et al., 2015; Jones et al., 2016; Oliver et al., 2018).

Las causas que se han reportado para la descarga de agua de balastro de embarcaciones, descargas de drenajes, y escorrentías terrestres son similares, radicando en eutrofización, reducción de la calidad del agua, disminución de la población de algas coralinas costrosas, incremento de cianobacterias, y expulsión de algas simbiotes del coral hospedero, llevando a blanqueamiento de coral, prevalencia y severidad de enfermedades coralinas, desbalanceo de tasas de calcificación de coral y bioerosión, disminución del crecimiento coralino, afectación a la morfología, fisiología y reproducción de colonias coralinas, impedimento del asentamiento de larvas de coral, bajas coberturas de coral vivo, incremento de coberturas de algas, y muerte coralina (Aguirre-Macedo et al., 2008; Bell, 1993; Fabricius, 2005; Liu et al., 2012; Risk, 2014; Walker et al., 2018).

Davenport & Davenport, (2006), reportan que el anclaje de embarcaciones causa daño físico como abrasión en los pastos marinos, algas, animales sésiles y pérdida de tejido de coral facilitando la transmisión de enfermedades e introducción de especies no nativas. La presión de emisión de gases de efecto invernadero afectan la funcionalidad de la ecología del arrecife coralino, ya que causa los procesos de acidificación en la columna de agua que reducen la calidad y velocidad de las tasas de calcificación del coral; causa también el aumento de temperatura del mar, produciendo blanqueamiento coralino, desoxigenación, elevación del nivel del mar y por ende constituye una amenaza al servicio de protección de la costa (Alva-Basurto and Arias-González 2014; Elliff and Silva 2017; Pandolfi et al. 2011).

Elliff & Silva, (2017) y Davenport & Davenport, (2006) mencionan que la alteración de la línea de costa por desarrollo costero modifica la estructura del arrecife coralino, dándose erosión por factores abióticos, bioerosión, reducción de fricción, incremento de la altura y energía de las olas, y causando más probabilidad de inundaciones. Se da también la alteración en el aporte natural de arena a playas. Esta presión, se amplifica también por la emisión de gases de efecto invernadero (Alva-Basurto & Arias-González, 2014; Elliff & Silva, 2017).

### **V.6.2. Impacto en los procesos de retroalimentación en los Servicios Ecosistémicos**

Una forma de observar los impactos en los SE es a través de la cuantificación económica aportada por estos al bienestar humano (Amirnejad et al. 2006). Mehvar et al., (2018) realizó una revisión sobre la valoración económica de los SE en arrecifes coralinos, encontrando para los servicios de soporte una valoración de 95-140 millones USD por año, para servicios de provisión de 700 000 USD por año, para servicios de regulación desde 18 millones USD hasta 2.2 billones USD por año para el Caribe. Para los servicios culturales estos autores encontraron un rango de 400 000 hasta 205 millones USD por año.

La medición de los Servicios Ecosistémicos (SE) en este estudio no fue el objetivo, sin embargo, los procesos de retroalimentación dentro del componente de impactos a los SE, y entre componentes fueron plasmados. En México existen pocos estudios en los que cuantifiquen los SE de arrecifes coralinos. Reyna-González et al., (2014) realizaron un modelo espacialmente explícito de los SE culturales y de provisión que el Sistema Arrecifal de Veracruz (SAV), México, provee a la sociedad. Este se realizó en colaboración con usuarios e investigadores del SAV, concluyendo que dicha colaboración es clave para la toma correcta de decisiones en cuanto al manejo y conservación del SAV.

El modelo conceptual muestra la retroalimentación positiva de mantener los servicios de soporte para continuar obteniendo el beneficio de los servicios culturales, necesarios para

la actividad económica primordial en Cozumel (el turismo y recreación), lo cual hace a la sociedad dependiente de la conservación y sustentabilidad de estos SE.

La Cooperación Alemana al Desarrollo Sustentable (Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit- GIZ) y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), trabajan en conjunto el proyecto EcoValor Mx, el cual consiste en valorizar económicamente los SE, siendo el PNAC parte del proyecto piloto (CONANP-GIZ, 2017). Ellos mencionan que de tres millones de turistas al año que visitan Cozumel, 1.8 millones son usuarios directos de los arrecifes del PNAC por actividad de buceo & snorkel, quienes están dispuestos a pagar entre \$101 y \$68 USD por visita para la conservación de la biodiversidad y la transparencia del agua. Palafox et al. (2014) mencionan que la degradación de los arrecifes del PN causaría una pérdida anual en el bienestar recreativo turístico, equivalente a \$12 590 millones de pesos mexicanos, más de la tercera parte de la derrama económica local que la industria de cruceros aporta.

En este contexto, Martínez-Rendis et al., (2020) registra un aumento en la abundancia de gremios tróficos de peces herbívoros, macrocarnívoros e invertívoros de organismos sésiles en el PNAC, sin embargo, los indicadores de diversidad como riqueza de especie, índice de Shannon, entre otros, no mostraron recuperación. Esto podría estar indicando cierta degradación en la biodiversidad del PNAC. Por ello es necesario enfocarse en la búsqueda de estrategias de manejo efectivas para asegurar la conservación de los SE.

### **V.6.3. Respuestas hacia el manejo y conservación del PNAC**

La retroalimentación positiva entre SE y la fuerza impulsora (driver) principal, podría ser perjudicial para el estado de condición con el tiempo sin las acciones necesarias para mitigar y controlar las presiones que se generan. Wongthong & Harvey, (2014) mencionan que la ausencia de control y esfuerzos apropiados, el crecimiento turístico no planificado puede causar degradación ambiental y conflictos sociales y culturales que socavan la sostenibilidad a largo plazo de la industria turística. En este contexto, Zhang et al., (2016) encontraron que a mayor número de usuarios del arrecife (Scuba divers), mayor daño observado en corales.

El PNAC trabaja en colaboración con prestadores de servicios turísticos llevando registros de la cantidad de usuarios que los contratan, así como otras instancias regulan permisos para los poseedores de embarcaciones marítimas. Sin embargo, existen personas que transgreden dichas regulaciones. Esta transgresión se puede deber a que, en el Caribe Mexicano, se tiene una falsa percepción de seguridad de los pobladores al no tener un conocimiento actual de la degradación del arrecife del cual subsisten (Johnson and Jackson 2015; Mata-Lara et al. 2018). Adicionalmente, tampoco poseen un conocimiento del impacto que actividades como el turismo causan al sistema arrecifal. Mata-Lara et al., (2018) observaron en Akumal, Quintana Roo, que un 83% de los pobladores tienen esa

falsa percepción del estado de condición del arrecife, lo cual se debe a la falta de información por parte del gobierno, los científicos y las ONG que trabajan en la zona; falta de participación de la comunidad, un nivel educativo generalmente bajo y, una vez más, la cambiante percepción de base de los inmigrantes recién llegados.

Debido a lo anterior, es de importancia el trabajo multidisciplinario incluyente de los ciudadanos y la divulgación de la información generada por la investigación realizada entre científicos y ONG's. Las respuestas que la sociedad ha fomentado en Cozumel, específicamente en el PNAC, han sido esfuerzo de la colaboración ciudadana, incluyendo instancias internacionales; desde la valorización económica de los SE de las ANPs de Cozumel (CONANP-GIZ, 2017) hasta la implementación de torneos de captura de especies exóticas invasoras como el pez león (*Pteoris volitans*) (Aguilar-Perera 2012). Carrillo-Flota & Aguilar-Perera, (2017) refieren los distintos esfuerzos de manejo que se están implementando en Cozumel como medida de control de esta especie, entre ellas está el desarrollo de la pesquería basada en su captura, venta, exportación y consumo.

La invasión del pez León en el PNAC se detectó a través del monitoreo constante realizado por parte del personal del Parque y estudiantes e investigadores. Esta es una respuesta de importancia dirigida al mantenimiento del estado de condición arrecifal. Sin embargo, CONANP-GIZ, (2017) reporta una falta de aportación de recursos por parte del gobierno, y por ende falta de personal para mantener un sistema de control y vigilancia efectivo. Adicionalmente, la falta de presencia de instituciones federales para el monitoreo y seguimiento de las denuncias ambientales de la ciudadanía debilita la magnitud de las respuestas en los cuatro componentes del FPEIR en Cozumel (CONANP-GIZ, 2017).

Esta falta de recursos y apoyo por parte del gobierno ocurre en distintos niveles, desde local, estatal o federal, extendiéndose a instancias como la SEMARNAT, PROFEPA, SEMA y PPA. Dunning, (2015) comparó el manejo institucional de dos comunidades en Indonesia, donde menciona que a pesar de que el manejo costero, el cual toma en cuenta los arrecifes coralinos del sitio, es devuelto por ley a los ciudadanos junto con las instituciones locales de gobierno, los esfuerzos para la conservación y sustentabilidad suelen ser imprácticos debido a la falta de recursos monetarios para su aplicación, la falta de capacidad para hacer cumplir las regulaciones a lo largo de su extensa costa, y la corrupción en todos los niveles de gobierno.

Pahl-Wostl, (2009) menciona que la corrupción y una falta de efectividad en las estructuras gubernamentales acarrear problemas para cualquier tipo de desarrollo y no solo para la gobernanza de los recursos. Mientras que Sale, (2008), en su revisión en estrategias de manejo en arrecifes coralinos, menciona como paso a tomar después de la valoración, el de reducir la sobre explotación de los recursos, sin embargo, con la presencia de una alta tasa de corrupción y falta de recursos financieros resulta complicado y difícil, siendo que la mayoría de los países que poseen arrecifes coralinos en sus costas,

tienen estas características. Cinner et al., (2012) sugieren abordar la corrupción, la transparencia y la estabilidad de los gobiernos nacionales, ya que es fundamental para crear una organización societal eficaz y una capacidad de adaptación que lleve al buen funcionamiento socio-ecológico del sistema.

### **V.7. Conclusión**

El marco de estudio FPEIR ha sido utilizado como herramienta para explicar y compartir estrategias de manejo implementadas y lo que ellas conllevan en el ambiente. Este enfoque se ha implementado en distintos tipos de hábitats para la observación de causa y efecto de actividades antropogénicas en el sistema ecológico: en sistemas pluviales (Vidal-Abarca et al., 2014); bosques de manglar (Quinn et al., 2017); mantos acuíferos (Borja et al. 2006; Voulvoulis, Arpon, and Giakoumis 2017); áreas marinas y costeras (Atkins et al. 2011); arrecifes coralinos (Ingram et al. 2018; Leenhardt et al. 2017), entre otros. Sin embargo, Patrício et al., (2016) en su revisión de este marco conceptual observó que es escasamente utilizado para el estudio de hábitats marinos a pesar del éxito en los casos existentes.

En dicho contexto, el aporte del presente trabajo es de importancia ya que a través de la identificación de los procesos de retroalimentación entre actividades societales y el estado arrecifal se puede dilucidar estrategias de manejo efectivas, con una aproximación holística, y tomando en cuenta la relación socio-ecológica en la que los arrecifes coralinos deben estudiarse. A través del presente trabajo se evidenció el esfuerzo societal en el PNAC para su conservación y manejo a pesar de las dificultades gubernamentales. Adicionalmente, en este trabajo se observa el reto del manejo de las ANP's ya que se evidenció la complejidad del sistema socio-ecológico del PNAC y su gran variedad de retroalimentaciones, por lo cual es de importancia tomar en cuenta dichos procesos retroalimentativos naturales y societales.

Tomando en cuenta lo desarrollado en el presente capítulo, el objetivo de describir las interacciones de retroalimentación entre los diversos componentes del PNAC, las acciones de la comunidad y las respuestas del gobierno concernientes al manejo y conservación del Parque fue alcanzado. Toda vez que a través del modelo conceptual FPEIR se puntualizó lo siguiente: a) los sectores y subsectores de la actividad económica principal de Cozumel, b) las actividades humanas y subproductos de dichos sectores, c) la manera en que estos afectan el estado de distintos componentes del sistema natural (medio ambiente) del PNAC, d) el impacto que dicha afectación tiene hacia el bienestar humano, y e) la manera en cómo la sociedad y el gobierno actúan al respecto.

A través del análisis bibliográfico de las interacciones resultantes entre sectores, actividades humanas, su afectación al medio ambiente, el impacto y acciones humanas, se pudo identificar que las interacciones de retroalimentación entre el estado del medio

natural y el impacto a los servicios ecosistémicos tienen repercusiones en la retroalimentación para el mantenimiento de la actividad principal en Cozumel. Por lo tanto, es de vital importancia el poder cuantificar dicho impacto en los servicios ecosistémicos que el ser humano aprovecha del medio natural.

---

## **VI. ESTADO DE CONDICIÓN DE LA BIODIVERSIDAD DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL**

### **VI.1. Introducción**

La implementación de áreas marinas protegidas (AMPs) ha fortalecido la resiliencia de las comunidades de organismos en arrecifes coralinos (Babcock et al., 2010; Holbrook et al., 2008; Mellin et al., 2016) promoviendo la conservación y el mantenimiento de diversas especies (Lester et al. 2009; Micheli et al. 2014). Las Áreas Naturales Protegidas, y en este caso las marinas, son ideales para el monitoreo de largo plazo y el análisis de tendencias en las comunidades de arrecifes coralinos como indicadores (Ricart et al. 2018). Con esto se ha podido inferir en la resiliencia en distintos arrecifes coralinos (Cheal et al. 2008; Halford et al. 2004; Holbrook et al. 2016; Mellin et al. 2016).

Los monitoreos ecológicos de largo plazo son imprescindibles para la caracterización del cómo y porqué la naturaleza está cambiando, conllevando a una amplia comprensión del cambio de la estructura y funcionamiento de las comunidades ecológicas. Dichos cambios en comunidades y sistemas se dan en diferentes escalas de tiempo y espacio provocados por procesos mecánicos y estocásticos (Ricart et al., 2018).

Dado que las AMPs son áreas bajo vigilancia y protección, los estudios a largo plazo y por lo tanto la comprensión de la dinámica espacio-temporal en la respuesta de las comunidades de los arrecifes de coral a los factores ambientales, son posibles y esenciales para entender las consecuencias de los cambios ecológicos para posteriormente mitigar y adaptarse a ellos (Ricart et al., 2018). Esto arroja luz sobre el desarrollo de herramientas adecuadas para la gestión de los impactos humanos sobre los ecosistemas naturales y los servicios que prestan (Hughes et al., 2017).

Se ha reportado la eficacia de las AMPs para apoyar y recuperar componentes críticos del sistema arrecifal, tales como la abundancia de peces clave, su tamaño corporal y densidad (Ladd & Collado-Vides 2013; Mellin et al., 2016). Babcock et al., (2010) observaron tendencias de abundancia de grupos funcionales de peces (carnívoros, etc.) dentro de las AMPs y en sitios no protegidos con presión de pesca en el Indo-Pacífico; se concluyó una mayor estabilidad y consecuentemente resiliencia dentro de las AMPs que en sitios no protegidos.

Sin embargo, tanto en AMP's como áreas no protegidas se ha documentado a través de estudios de largo plazo, una rápida degradación de arrecifes coralinos (Schmitter-Soto et al., 2018), siendo que 60-75% se debe a presiones antropogénicas directas, causando la reducción de resiliencia (Mora et al., 2016). Dichos impactos han sido estudiados a través de la respuesta de comunidades arrecifales dada por indicadores como abundancia de

---

peces, cobertura de coral vivo y macroalgas, por mencionar de los más utilizados (Maynard et al., 2010; McClanahan et al., 2012).

Los grupos funcionales de peces son un indicador fundamental ya que constituyen el elemento motil más conspicuo y tienen asociaciones específicas con estructuras arrecifales (Arias-González et al., 2006; Ricart et al., 2016). Diversos estudios han observado una relación directa entre la disminución de cobertura de coral vivo y la abundancia de distintos grupos de peces (Cheal et al. 2008; Halford et al. 2004; Heenan et al. 2016; Holbrook et al. 2016).

La variación en la abundancia, biomasa y diversidad de grupos tróficos de peces, tales como los coralívoros, piscívoros, planktívoros, herbívoros, entre otros; indican diversas propiedades de la distribución de los niveles tróficos aportando una base teórica sobre la estructura jerárquica de las comunidades de organismos presentes en el ecosistema arrecifal y su flujo de energía (Darling et al., 2017; Graham et al., 2006).

Estos grupos tróficos han sido utilizados para describir cómo la presión pesquera ha afectado la dinámica trófica arrecifal (Darling & D'agata 2017). Una pirámide trófica normal posee mayor abundancia y biomasa en el grupo trófico de mayor nivel (piscívoros) (Graham et al., 2006). Actualmente, la presión pesquera ha disminuido la biomasa de los piscívoros colocando a grupos de menor nivel como invertívoros, planktívoros o herbívoros, con mayor biomasa en los ecosistemas arrecifales (Darling & D'agata 2017; Graham et al., 2017). Estos cambios en la pirámide trófica repercuten en la dinámica trófica arrecifal y la reducción de la resiliencia del ecosistema arrecifal (Darling & D'agata 2017).

Otro indicador de resiliencia es la diversidad de las comunidades de peces, manifestada tanto en la riqueza de especies como en índices de diversidad (Shannon-Weaver, Simpson, etc.) (Cheal et al. 2008; Halford et al. 2004; Holbrook et al. 2008; Wilson et al. 2006), ya que se asume que si un ecosistema muestra alta diversidad garantiza la capacidad de recuperarse ante disturbios y resistir cambios a un estado alterno (Cheal et al., 2008). Dado que el estudio de la resiliencia de un ecosistema debe ser realizado bajo una visión holística, las tendencias temporales, espaciales y sus atributos de biodiversidad deben ser evaluados para los ensamblajes de peces, de tal forma que permita inferir con mayor precisión sobre la resiliencia del ecosistema arrecifal (McClanahan et al., 2012; Wilson et al., 2006).

En el Caribe son escasos los estudios que proporcionan una secuencia temporal amplia con información de distintos indicadores clave del sistema para inferir en la resiliencia en un área natural protegida (Acosta-González et al., 2013; Álvarez-Filip & Reyes-Bonilla 2006; Arias-González et al., 2017; Barranco et al., 2016; Suchley et al., 2016). En el Caribe Mexicano se encuentran seis MPA's que forman parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano, la segunda barrera coralina más grande en el mundo (Almada-Villela et

al., 2003). En cuatro de estas MPA's se realiza el monitoreo constante de diversas comunidades arrecifales. Entre ellas se encuentra el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC), Quintana Roo, el cual es de gran importancia turística en México (Palafox Muñoz et al. 2015; Weber et al. 2017). Por ende, para la población local y nacional que gozan de los servicios ecosistémicos que proveen beneficios sociales y económicos (Palafox Muñoz et al. 2015; Palafox and Zizumbo 2009).

## **VI.2. Objetivos**

Evaluar la tendencia espacial y temporal a largo plazo (2004-2014) de ciertos indicadores de las comunidades arrecifales en tres zonas de manejo del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC).

## **VI.3. Hipótesis**

Tomando en cuenta el carácter de Área Natural Protegida del PNAC, se espera encontrar, a través de los indicadores de las comunidades coralinas, una diversidad propia de un área natural protegida, en donde se infiera resiliencia en el período de estudio (2004-2014).

## **VI.4. Métodos**

### **VI.4.1. Muestreo y bases de datos biológicas**

Los indicadores propuestos por Maynard et al. (2010), fueron seleccionados en su estudio basado en la relevancia que estos poseen en la sociedad y ambiente. El indicador de cobertura de macroalgas se tomó de trabajos distintos a los de Maynard et al., (2010).

Los muestreos fueron realizados por personal del PNAC y colaboradores del Protocolo de Monitoreo Arrecifal Coralino (PROMOBI) llevado a cabo por la Comisión Nacional de Áreas Marinas Protegidas (CONANP). Para reducir la variabilidad durante el muestreo de datos, el personal a cargo tiene conocimiento previo del área, la fauna y bentos marinos presentes, así como también fueron previamente capacitados para el monitoreo. Adicionalmente, durante las inmersiones se utilizó material de apoyo especializado de identificación de organismos marinos de Isla Cozumel.

Los muestreos se llevaron a cabo en los siguientes arrecifes: Paraíso, Chankana'ab, Yucab (zona Intensiva); Paso del Cedral, Dalila (zona de Baja Intensidad), y el de Colombia (zona Restringida). Cada año por un período de once años, en los mismos sitios georreferenciados previamente, se censaron un total de 36 transectos, (2,160 m<sup>2</sup> por año) durante la temporada de nortes (Septiembre-Diciembre). Los sitios fueron seleccionados acorde con ciertas características como la similitud en sus profundidades, complejidad

estructural, proximidad a la línea de costa, representación de las tres zonas de manejo con una distancia proporcional entre arrecifes.

Seis transectos en banda de 30 x 2 m (60 m<sup>2</sup>) fueron muestreados por cada arrecife. Estos fueron orientados de manera perpendicular a la línea de costa entre 13 y 15 m de profundidad. Durante el muestreo, las especies de peces fueron identificadas y sus abundancias fueron estimadas por cada transecto realizando censos visuales. Posteriormente, estos datos fueron estandarizados al número de individuos por 100 m<sup>2</sup> (densidad). Al mismo tiempo, a lo largo de cada transecto, fueron identificadas a nivel de especie a los corales Scleractíneos, las algas Dyctiota y Halimeda se identificaron a nivel de género, y las algas costrosas coralinas, calcáreas, macroalgas carnosas, turf (tapete), verde-azules o cianobacterias fueron identificados como grupos. Todos los organismos bentónicos fueron registrados y sus coberturas obtenidas utilizando el método de punto de intercepto (Almada-Villela et al., 2003).

Para evaluar la abundancia de los organismos bentónicos en porcentaje, se registra a cada 25 cm la cobertura de los distintos tipos de sustrato en dicho punto, obteniendo un total de 120 registros a lo largo del transecto. Para obtener el porcentaje de la cobertura de cada tipo de organismos se utiliza la siguiente fórmula:

$$\% = (\text{Número de registros}/120) \times 100$$

#### VI.4.2. Indicadores a utilizar

Posteriormente, se definieron grupos de indicadores de resiliencia, con base en la revisión bibliográfica realizada para este estudio. En específico, y tomando en cuenta lo documentado por Maynard y colaboradores (2010) (**Tabla VI. 1**), se procedió a seleccionar los indicadores a evaluar

Estos son: a) la abundancia total de especies de peces reflejado en densidad (# individuos/100m<sup>2</sup>), b) densidades de ocho gremios tróficos de peces; c) riqueza de especies y tres índices de diversidad por cada gremio trófico; d) cobertura relativa de coral escleractíneo; y e) cobertura relativa de macroalgas.

**Tabla VI. 1. Ponderación de indicadores de resiliencia, descripción del indicador, justificación y dirección en la que el indicador confiere resiliencia. Tabla modificada de Maynard et al. (2010).**

Ponderación	Indicador	Justificación del indicador	Resiliencia atribuida	Indicador a abordar
<b>Críticamente importante</b>	Cobertura coralina	Muchos arrecifes coralinos son auto-reclutadores por lo que una alta cobertura de coral puede asegurar generaciones de reclutas. También, la mayoría de los corales poseen	Mayor resiliencia es conferida a sitios con una alta cobertura de coral.	Cobertura coralina a través del % relativo calculado.

Ponderación	Indicador	Justificación del indicador	Resiliencia atribuida	Indicador a abordar
		un crecimiento lento por lo que una alta cobertura de coral indica que el sitio ha sido tanto tolerante y/o se ha recuperado de disturbios anteriores, o las condiciones en el sitio son raramente estresantes como para causar mortalidad. Una alta cobertura coralina intensifica la herbivoría en áreas con colonización de algas reduciendo la probabilidad de un florecimiento de algas.		
<b>Muy importantes</b>	Abundancia de herbívoros	Peces herbívoros e invertebrados, reducen la cobertura de algas que compiten con los corales por espacio y son particularmente importantes después de disturbios ya que ayudan a asegurar espacios vacíos para la disponibilidad de reclutas de coral. Su abundancia no siempre está vinculada a la presión pesquera.	Mayor resiliencia es conferida a sitios que tienen una alta abundancia de herbívoros.	Densidades de diversos grupos tróficos de peces herbívoros: territoriales, raspadores y de algas turf (tapete).
<b>Importantes</b>	Cobertura de macroalgas carnosas	Se ha documentado que a mayor cobertura de algas menor cobertura de coral debido a la competencia por espacio y otros factores de importancia para el crecimiento de ambos organismos*.	Mayor resiliencia es conferida a sitios con una baja cobertura de algas*.	Cobertura de algas a través del % relativo calculado.

\* McCook, (1999), McCook et al., (2001), Mumby & Steneck, (2008).

### VI.4.3. Análisis de datos

#### VI.4.3.1. Análisis espacio-temporal de densidades de peces y gremios tróficos

Se obtuvo la densidad total de peces (número de individuos por 100 m<sup>2</sup> por transecto) de 324 transectos muestreados (19 440 m<sup>2</sup>). Con el fin de observar las diferencias espacio-temporales. Se utilizó un análisis de conglomeración jerárquica (CLUSTER) con todas las especies de peces usando el índice de similitud de Bray-Curtis (PRIMER v. 6.4, Clarke & Warwick, 2001). Posteriormente, la similitud espacio-temporal fue visualizada utilizando un análisis estadístico de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) (Clarke & Warwick, 2001). Se realizaron análisis de varianza no paramétrico permutacional (PERMANOVA) de dos vías (Edmunds, Tsounis, and Lasker 2016) tomando en cuenta un factor temporal (años), uno espacial (zonas de uso) y un factor anidado espacio-temporal (Zona de uso (Año)) evaluando por cada año del estudio las diferencias significativas de las densidades de peces entre las tres zonas de uso. Los

PERMANOVA se realizaron utilizando 10000 permutaciones, así como factores cruzados y fijos con un análisis de suma de cuadrados Tipo III bajo un modelo reducido (Anderson, Gorley, and Clarke 2008; Barranco et al. 2016). Los análisis estadísticos fueron realizados con los programas PRIMER v6.1 y PERMANOVA+ (Plymouth Marine Lab. UK).

Con el fin de agrupar a las especies de peces en gremios tróficos, se utilizó la clasificación de Halpern & Floeter, (2008) (**Tabla VI. 2**). La contribución en términos de densidad por cada gremio trófico en cada zona de uso se obtuvo por medio de un análisis de similitud porcentual (SIMPER) utilizando el índice de similitud de Bray Curtis. El cambio de la densidad de cada gremio trófico fue analizado por PERMANOVAS, usando el mismo diseño que el análisis de la densidad de peces total.

**Tabla VI. 2. Descripción de grupos tróficos asignados a las distintas especies de peces acorde con Halpern y Floeter, (2008).**

Abreviación del grupo trófico	Nombre	Descripción
<b>MCAR</b>	Macrocarnívoros	Peces que comen organismos bentónicos y otros peces
<b>PISC</b>	Piscívoros estrictos	Peces que comen solo peces
<b>MINV</b>	Invertívoros de organismos bentónicos móviles/Limpiadores	Peces que comen primeramente crustáceos, moluscos y otros organismos bentónicos móviles
<b>SAND</b>	Invertívoros de arenas	Peces que comen primeramente invertebrados bentónicos en áreas arenosas adyacentes a arrecifes
<b>SINV</b>	Coral/ Invertívoros de colonias sésiles	Peces que comen primeramente invertebrados bentónicos sésiles
<b>SPON</b>	Espongívoros/herbívoros	Peces que comen primeramente esponjas, pero también algunas algas
<b>DPLA</b>	Planktívoros diurnos	Peces que comen primeramente macro y micro zooplancton durante el día
<b>NPLA</b>	Planktívoros nocturnos	Peces que comen primeramente macro y micro zooplancton durante la noche
<b>THER</b>	Herbívoros territoriales/detrítívoros	Peces que comen jardines de algas tapete dentro de su territorio
<b>TURF</b>	Herbívoros Turf/Herbívoros de algas tapete	Herbívoros errantes que se alimentan removiendo solo algas turf (tapete) y materia epífita asociada
<b>SCRP</b>	Raspadores	Herbívoros errantes que remueven piezas del substrato junto con el alga objetivo, dejando distintivas pero relativamente ligeras marcas de mordidas
<b>EXCV</b>	Excavadores/ erosionadores	Herbívoros errantes similares a los raspadores pero que dejan marcas más profundas y remueven grandes cantidades de sustrato por cada mordida
<b>MALG</b>	Explorador de macroalgas	Herbívoros errantes que tienden a morder o cosechar el alga dejando la porción basal intacta
<b>OMNI</b>	Omnívoros generales	Peces que se alimentan de un gran variedad de organismos, incluyendo tanto animales como plantas en cantidades similares

#### VI.4.3.2. Análisis espacio-temporal de biodiversidad de peces y gremios tróficos

Se calculó la Riqueza de especies ( $S$ ) y tres índices de diversidad (Shannon-Wiener ( $H'$ ), Pielou ( $j'$ ) y Simpson ( $\lambda$ )) por cada zona de uso y año. Para ello se utilizaron las abundancias de las especies observadas por cada transecto y año, los valores se obtuvieron en el módulo DIVERSE del programa PRIMER v6.1 (Plymouth Marine Lab. UK). Para detectar cambios espacio-temporales en la diversidad de peces se aplicó un análisis de PERMANOVA. Se utilizaron los factores de zona de uso y año con los parámetros ya descritos. Los PERMANOVA's se realizaron posteriormente tomando en cuenta las especies que conforman cada uno de los ocho gremios tróficos de importancia para el PNAC. Debido a que el gremio TURF (herbívoros de algas tapete) se conforma de pocas especies, no se obtuvieron los índices mencionados (Anexo 1 Anexo 2 y Anexo 3).

#### VI.4.3.3. Análisis espacio-temporal de cobertura coralina y algal

Las especies de coral registradas fueron clasificadas en un solo grupo de escleractíneos (Almada-Villela et al., 2003), mientras que seis grupos de algas fueron tomados en cuenta (las algas coralinas costrosas observadas no se incluyeron). Se obtuvo la cobertura relativa (%) por cada indicador por zona de uso y año. Estos fueron analizados utilizando análisis CLUSTERS, NMDS y PERMANOVAS, siguiendo los mismos factores y características del análisis de peces. Esto se realizó con el fin de detectar cambios espacio-temporales de la misma forma que con las comunidades de peces.

### VI.5. Resultados

#### VI.5.1. Tendencias en comunidades de peces

Durante el periodo de estudio (2004-2014), se censaron un total de 55 404 peces, identificándose un total de 128 especies de peces, 33 familias y 14 grupos tróficos. El 90% de los individuos censados pertenecieron a 27 especies, nueve familias y nueve grupos tróficos (Anexo 3). Con base a la abundancia del total de peces, se observó a los índices  $H'$  y  $J'$  incrementar de norte a sur (Anexo 3). La riqueza de especies ( $S$ ) y el índice de Simpson ( $\lambda$ ) disminuyeron siguiendo el mismo patrón espacial que  $H'$  y  $J'$ .

Tomando en cuenta las zonas de uso del PNAC, la riqueza de especies fue mayor en la zona intensiva (85 especies) que en la zona de baja intensidad (75 especies) y la restringida (72 especies). Sin embargo, los índices  $H'$  y  $J'$  fueron menores en dicha zona (Intensiva:  $H' = 2.98$  y  $J' = 0.67$ ), que en las otras dos zonas (Baja intensidad:  $H' = 3.016$  y  $J' = 0.69$ ; Restringida:  $H' = 3.171$  y  $J' = 0.74$ ). La zona Intensiva mostró ser dominada en abundancia por *Chromis cyanea* y *Clepticus parrae*. Mientras que en las otras zonas la especie más abundante fue *Stegastes partitus* junto con *C. cyanea* (ver Anexo 3).

El análisis de conglomerado (CLUSTER) y el análisis estadístico de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) resultante de la densidad de peces mostró similitudes en tendencias temporales (**Anexo 4**). Los cambios en estas tendencias temporales fueron estadísticamente significativos ( $P < 0.05$ ) entre años y entre las tres zonas de uso (**Tabla VI. 3**). La zona Intensiva mostró diferencias en las densidades promedio de peces estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) del 2004 al 2006; en el 2011, las tres zonas mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ellas; y en el 2014, solo se encontraron diferencias significativas en la zona Restringida (**Anexo 5**).

**Tabla VI. 3. Resultados del análisis estadístico PERMANOVA para diferencias en densidades de peces y por gremio trófico, cobertura coralina (SC) y algal (AL). Comparación por pares entre zonas de manejo. Resultados estadísticamente significativos se encuentran en negrita.**

Factores	Año			Zona			BI-I		BI-R		I-R		Zona (Año)		
	DF	Pseudo-F	P(perm)	DF	Pseudo-F	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)	DF	Pseudo-F	P(perm)
<b>Peces</b>	8	30.67	<b>0.0001</b>	2	3.74	<b>0.0001</b>	1.67	<b>0.0235</b>	1.65	<b>0.0251</b>	2.38	<b>0.0004</b>	18	2.82	<b>0.0001</b>
<b>Grupos tróficos de peces</b>															
<b>MCAR</b>	8	1.2896	0.0803	2	2.7516	<b>0.002</b>	1.3671	0.0732	1.4046	0.0556	2.1472	<b>0.0007</b>	18	1.4772	<b>0.0012</b>
<b>OMNI</b>	8	1.6668	<b>0.001</b>	2	1.297	0.1621	0.92063	0.5169	1.1784	0.1573	1.3459	0.0632	18	0.99647	0.4876
<b>MINV</b>	8	7.2291	<b>0.0001</b>	2	5.957	<b>0.0001</b>	2.1759	<b>0.0025</b>	2.1463	<b>0.0039</b>	2.9866	<b>0.0004</b>	18	2.6887	<b>0.0001</b>
<b>SINV</b>	8	2.7543	<b>0.0001</b>	2	0.91551	0.506	1.0996	0.2269	0.84791	0.6741	0.83586	0.6854	18	1.2221	<b>0.046</b>
<b>DPLA</b>	8	17.049	<b>0.0001</b>	2	0.86674	0.5837	0.83747	0.7131	0.84206	0.7121	1.0919	0.241	18	1.3483	<b>0.0001</b>
<b>SCRP</b>	8	3.4505	<b>0.0001</b>	2	1.9509	0.0674	1.5034	0.0737	1.1408	0.2601	1.4399	0.1205	18	1.1347	0.1878
<b>THER</b>	8	17.481	<b>0.0001</b>	2	1.0385	0.3907	1.0018	0.4117	1.0999	0.3078	0.97995	0.4695	18	1.3092	<b>0.0032</b>
<b>TURF</b>	8	3.4046	<b>0.0001</b>	2	2.1072	<b>0.0195</b>	1.487	<b>0.0458</b>	1.7533	<b>0.01</b>	1.1439	0.2086	18	1.4354	<b>0.0035</b>
<b>Cobertura bentónica: coral y algas</b>															
<b>SC</b>	8	18.87	<b>0.0001</b>	2	15.09	<b>0.0001</b>	3.74	<b>0.0001</b>	1.95	<b>0.0401</b>	4.77	<b>0.0001</b>	18	4.50	<b>0.0001</b>
<b>AL</b>	8	33.24	<b>0.0001</b>	2	1.256	0.2806	0.82	0.4614	1.06	0.2904	1.42	0.1324	18	2.71	<b>0.0002</b>

Zonas de Manejo: I: Zona Intensiva, BI: zona de baja intensidad, R: zona restringida.

Grupos tróficos de peces: MCAR: macrocarnívoros, OMNI: Omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos bentónicos sésiles, DPLA: Planktívoros diurnos, SCRП: Herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, TURF: herbívoros de algas tapete.

Indicadores bentónicos: SC: Cobertura de coral escleractíneo, AL: cobertura de algas.

## VI.5.2. Tendencias en grupos tróficos de peces

### VI.5.2.1. Tendencias Espaciales y Temporales

El análisis SIMPER mostró un total de 35 especies las cuales contribuyen a un 90% a la abundancia observada en las zonas de manejo (**Tabla VI. 4**). Los grupos tróficos que contribuyeron con ese mismo porcentaje en la abundancia de peces son: macrocarnívoros, omnívoros, invertívoros de organismos bentónicos móviles, invertívoros de organismos bentónicos sésiles, planctívoros diurnos, herbívoros raspadores, herbívoros territoriales y herbívoros turf (**Anexo 6**).

En la zona intensiva y de baja intensidad, los invertívoros de organismos bentónicos móviles contribuyeron con un 27 y 30% respectivamente, a la abundancia de peces por zona. *Haemulon flavolineatum*, *Haemulon sciurus*, y *Haemulon plumieri* fueron las tres especies con mayor porcentaje de abundancia (**Tabla VI. 4**). En la zona Restringida, los planctívoros contribuyeron con el 21% (*Chromis cyanea* y *Thalassoma bifasciatum*), seguido por los herbívoros raspadores con 17% (*Sparisoma aurofrenatum* y *Acanthurus tractus*) y los invertívoros de organismos bentónicos móviles con 15% (*Haemulon flavolineatum* y *Haemulon sciurus*) (**Tabla VI. 4, Anexo 6**).

Los peces macrocarnívoros mostraron cambios temporales no significativos, a comparación con otros grupos tróficos ( $p < 5$ , **Tabla VI. 3**); sin embargo, este grupo, junto con los invertívoros de organismos bentónicos móviles y herbívoros turf mostraron diferencias espaciales estadísticamente significativas ( $p > 0.05$ ) entre zonas de manejo (**Tabla VI. 3**). Las densidades promedio de macrocarnívoros mostraron una disminución espacial de norte a sur estadísticamente significativa (**Figura VI. 1**). La misma tendencia fue observada para los planctívoros pero sin importancia estadística. Los peces macrocarnívoros mostraron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre la zona restringida y la intensiva (**Tabla VI. 3**). Acorde con el análisis SIMPER, estas diferencias pueden ser atribuidas a la contribución en las abundancias dadas por *Lutjanus griseus*, *Lutjanus mahogoni* y *Cephalopholis fulva* (**Tabla VI. 4**).

Las diferencias en herbívoros turf fueron notorias en la zona de baja intensidad, donde el porcentaje de contribución de *Acanthurus coeruleus* es alto (**Tabla VI. 3 y Tabla VI. 4**). El grupo de invertívoros de organismos bentónicos móviles mostró diferencias significativas entre las tres zonas de manejo (**Tabla VI. 3 y Tabla VI. 4, Figura VI. 1**), donde el porcentaje de contribución es mayormente del género *Haemulon* (**Tabla VI. 4**).

**Tabla VI. 4. Resultados del análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) denotando las especies de peces con mayor contribución en la abundancia de las comunidades de peces en cada zona de manejo del Parque Nacional Arrecife de Cozumel.**

Zona Intensiva				Zona de baja intensidad				Zona restringida			
Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %	Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %	Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %
DPLA	<i>Chromis cyanea</i>	13.18	13.18	DPLA	<i>Chromis cyanea</i>	12.79	12.79	DPLA	<i>Chromis cyanea</i>	17.18	17.18
MCAR	<i>Lutjanus griseus</i>	11.36	24.54	TURF	<i>Acanthurus coeruleus</i>	11.72	24.52	TURF	<i>Acanthurus coeruleus</i>	9.79	26.97
MINV	<i>Haemulon flavolineatum</i>	7.36	31.9	MINV	<i>Haemulon flavolineatum</i>	9.32	33.83	THER	<i>Stegastes partitus</i>	8.02	34.99
THER	<i>Stegastes partitus</i>	7.2	39.1	THER	<i>Stegastes partitus</i>	8.49	42.32	EXCV	<i>Sparisoma viride</i>	6.37	41.36
MINV	<i>Haemulon sciurus</i>	7.17	46.27	MINV	<i>Haemulon sciurus</i>	6.09	48.41	SCRP	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	5.83	47.19
TURF	<i>Acanthurus coeruleus</i>	6.82	53.09	MCAR	<i>Lutjanus apodus</i>	5.85	54.26	OMNI	<i>Melichthys niger</i>	5.46	52.65
MINV	<i>Haemulon plumieri</i>	3.34	56.43	DPLA	<i>Clepticus parrae</i>	4.93	59.19	MINV	<i>Haemulon flavolineatum</i>	5.38	58.03
DPLA	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	3.26	59.69	SCRP	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	4	63.19	DPLA	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	5.09	63.11
DPLA	<i>Clepticus parrae</i>	3.16	62.85	MINV	<i>Haemulon plumieri</i>	3.84	67.03	SCRP	<i>Acanthurus tractus</i>	4.67	67.78
MCAR	<i>Lutjanus mahogoni</i>	2.96	65.81	EXCV	<i>Sparisoma viride</i>	3.79	70.82	SINV	<i>Chaetodon capistratus</i>	3.58	71.36
DPLA	<i>Chromis multilineata</i>	2.93	68.74	DPLA	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	3.66	74.47	MINV	<i>Haemulon sciurus</i>	2.21	73.57
SCRP	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	2.72	71.45	SINV	<i>Chaetodon capistratus</i>	2.92	77.39	SCRP	<i>Scarus vetula</i>	2.09	75.66
EXCV	<i>Sparisoma viride</i>	2.64	74.09	SCRP	<i>Acanthurus tractus</i>	2.25	79.64	SINV	<i>Canthigaster rostrata</i>	2.09	77.74
SCRP	<i>Acanthurus tractus</i>	1.96	76.05	MINV	<i>Halichoeres garnoti</i>	2.14	81.78	SCRP	<i>Scarus taeniopterus</i>	2.03	79.78
MCAR	<i>Cephalopholis cruentata</i>	1.7	77.75	MINV	<i>Haemulon carbonarium</i>	2.12	83.9	MINV	<i>Halichoeres garnoti</i>	1.6	81.38
SINV	<i>Chaetodon capistratus</i>	1.68	79.42	MCAR	<i>Cephalopholis cruentata</i>	1.56	85.46	MCAR	<i>Cephalopholis fulva</i>	1.6	82.98
SCRP	<i>Acanthurus chirurgus</i>	1.45	80.88	OMNI	<i>Melichthys niger</i>	1.52	86.98	DPLA	<i>Clepticus parrae</i>	1.54	84.52
MINV	<i>Halichoeres garnoti</i>	1.38	82.26	DPLA	<i>Chromis multilineata</i>	1.11	88.09	SPON	<i>Holacanthus tricolor</i>	1.38	85.9
MCAR	<i>Ocyurus chrysurus</i>	1.34	83.6	THER	<i>Stegastes diencaeus</i>	0.93	89.02	MCAR	<i>Cephalopholis cruentata</i>	1.35	87.25

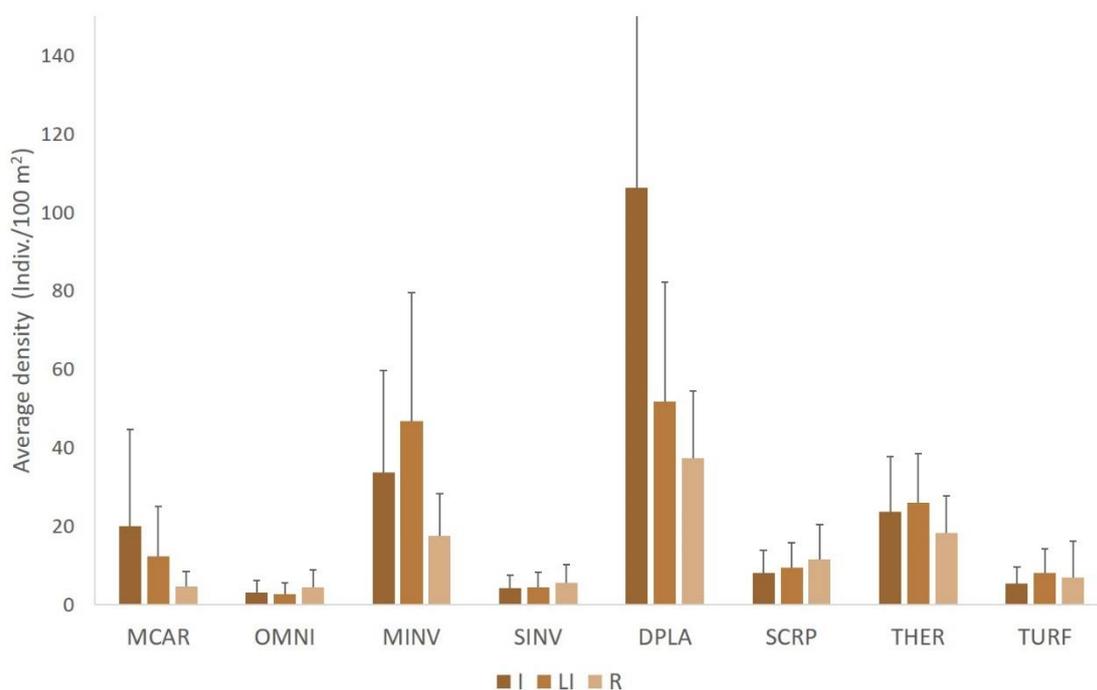
Zona Intensiva				Zona de baja intensidad				Zona restringida			
Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %	Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %	Grupo trófico	Especies	Cont. %	Cum. %
OMNI	<i>Melichthys niger</i>	1.24	84.84	MINV	<i>Anisotremus virginicus</i>	0.89	89.92	OMNI	<i>Abudefduf saxatilis</i>	1.33	88.59
SINV	<i>Canthigaster rostrata</i>	1.13	85.97	SINV	<i>Canthigaster rostrata</i>	0.85	90.77	THER	<i>Stegastes adustus</i>	1.28	89.87
SPON	<i>Holocanthus ciliaris</i>	1.12	87.09					PISC	<i>Caranx ruber</i>	1.1	90.97
MINV	<i>Haemulon parra</i>	1.1	88.19								
THER	<i>Stegastes planifrons</i>	0.98	89.17								
MCAR	<i>Lutjanus apodus</i>	0.87	90.04								

Grupos tróficos de peces: MCAR: macrocarnívoros, OMNI: Omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos bentónicos sésiles, DPLA: Planktívoros diurnos, SCRIP: Herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, TURF: herbívoros de algas tapete. Cont. % = Porcentaje por especie, Cum. % = Porcentaje acumulado.

### VI.5.2.2. Tendencias espacio-temporales: Zona (año)

La zona intensiva presentó cambios espacio-temporales estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ) en seis grupos tróficos en los 11 años del estudio: macrocarnívoros, invertívoros de organismos bentónicos móviles y sésiles, herbívoros turf, herbívoros territoriales y planctívoros (Tabla VI. 3). Estos cambios fueron notables a partir del año 2004 al 2007, así como en el 2011 (Anexo 7). Los herbívoros raspadores y omnívoros no mostraron cambios espacio-temporales estadísticamente significativos ( $p > 0.05$ ) en el promedio de sus densidades (Tabla VI. 3).

Los macrocarnívoros mostraron diferencias espacio-temporales significativas ( $p < 0.05$ ) entre la zona intensiva y la restringida en 2005, en la zona de baja intensidad en 2006, y en la zona intensiva en el 2011 (Tabla VI. 3, Anexo 7). En la zona restringida, dicho grupo fue menor a los 10 organismos por 100 m<sup>2</sup> (Figura VI. 1). Las especies *L. griseus*, *L. mahogoni*, *Cephalopholis cruentata*, y *Ocyurus chrysurus* proveen de un 17% de contribución en las densidades de la comunidad de macrocarnívoros en la zona intensiva (Tabla VI. 4). Mientras que, en cada una de las otras dos zonas, solo dos especies mencionadas contribuyen a un pequeño porcentaje de las densidades de peces, siendo un 7.41% de macrocarnívoros en la zona de baja intensidad y un 2.95% en la zona restringida (Tabla VI. 4). Esto indica un gradiente espacial de disminución de densidades de este grupo de norte a sur.



**Figura VI. 1. Densidades promedio de los distintos grupos tróficos de peces en las tres zonas de manejo del PNAC.**

MCAR: macrocarnívoros, OMNI: Omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos bentónicos sésiles, DPLA: Planktívoros diurnos, SCRCP: Herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, TURF: herbívoros de algas tapete.

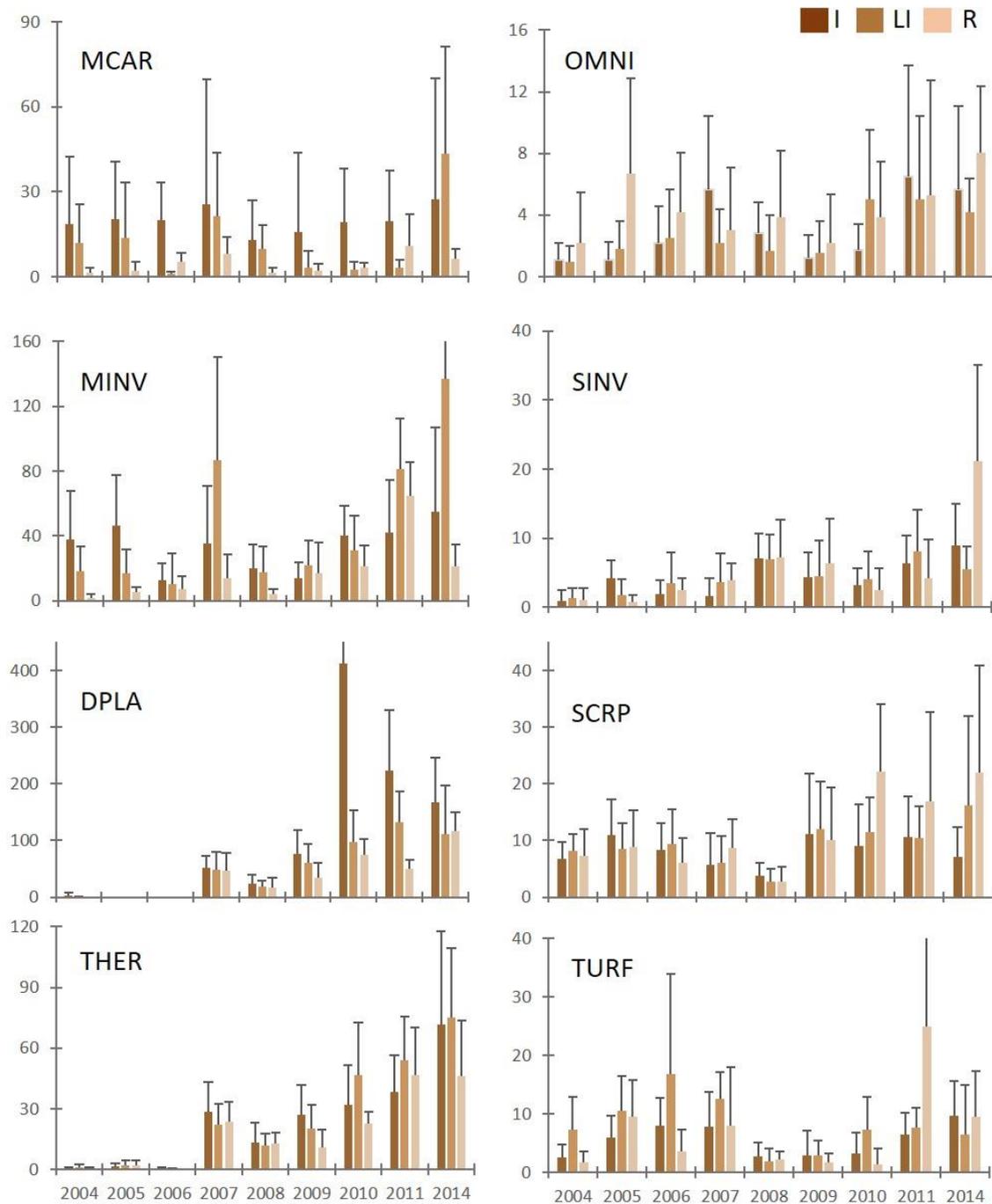
Los invertívoros de organismos bentónicos móviles mostraron cambios espacio-temporal significativos en seis años de estudio (**Tabla VI. 3**). Diferencias en las densidades de peces de este grupo fueron notables en el 2004, 2005 y 2011 en la zona intensiva (**Tabla VI. 3, Anexo 7**). Durante los once años del estudio, las densidades promedio de este grupo trófico fue de 20 a 30 individuos en la zona intensiva, arriba de 20 individuos en la zona de baja intensidad y menor a 10 individuos en la zona restringida por cada 100 m<sup>2</sup> censados. Nuevamente se observa así una tendencia espacial de disminución de densidades en este grupo como la encontrada en los macrocarnívoros. Esto apoya los resultados estadísticamente significativos obtenidos a través del análisis PERMANOVA entre las tres zonas por año (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia., **Tabla VI. 3**).

El grupo de invertívoros de organismos bentónicos sésiles mostraron densidades promedio por debajo de los 10 individuos por 100 m<sup>2</sup> en las tres zonas de manejo (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). Las especies que contribuyeron a estas densidades son *Chaetodon capistratus* y *Canthigaster rostrata* (**Tabla VI. 4**). El análisis espacio-temporal del grupo (Tabla V. 4) mostró diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) en las densidades entre la zona intensiva y restringida en el 2005 y sólo en la restringida en el 2014 (**Anexo 7**). Fue observado un incremento en sus densidades desde el 2005 al 2008, sin embargo, una disminución de estas en las tres zonas de manejo se observó del 2009 al 2010 (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia., **REF\_Ref59537061 \h \\* MERGEFORMAT Anexo 7**).

A pesar de que se observó una disminución espacial, de norte a sur (**Figura VI. 1**), en las densidades promedio del grupo de planctívoros, se observó también en el análisis espacio-temporal un incremento en sus densidades en las tres zonas de uso a partir del 2007 en adelante (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). Siendo el año 2011 en el cual se observó cambios significativos ( $p < 0.05$ ) espacio-temporales entre las tres zonas de manejo para este grupo (**Tabla VI. 4, Anexo 7**). Mientras que el gradiente de disminución norte-sur en sus densidades fue observado en 2010 y 2011 (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). Las especies con mayor contribución a estas densidades son *Chromis cyanea* y *Clepticus parrae* (**Tabla VI. 3**).

La densidad promedio del grupo de herbívoros territoriales fue mayor a los 20 individuos por 100 m<sup>2</sup> por zona de manejo (**Figura VI. 1, Tabla VI. 4**). El análisis espacio-temporal mostró diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) en 2006 y 2009 entre las zonas intensiva y restringida; en 2010, las diferencias se observaron entre la zona de baja intensidad y la restringida; y en el 2011 entre la intensiva y la zona de baja intensidad (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia., **Anexo 7**). El grupo de herbívoros turf, en el cual la especie contribuyente en las densidades es *Acanthurus coeruleus* (**Tabla VI. 4**), mostró densidades promedio en las tres zonas de manejo menores a 20 individuos por 100 m<sup>2</sup>, con excepción en un único año (2011) en la zona restringida (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.). En el 2004, 2007, 2010 y 2014, este grupo mostró

cambios espacio-temporales estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ) entre zonas (Anexo 7).



**Figura VI. 2. Densidades promedio de los distintos grupos tróficos de peces por cada año de estudio en las tres zonas de manejo del PNAC.**

MCCAR: macrocarnívoros, OMNI: Omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos bentónicos sésiles, DPLA: Planktívoros diurnos, SCRIP: Herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, TURF: herbívoros de algas tapete.

### VI.5.2.3. Tendencias en índices de biodiversidad

Considerando los resultados PERMANOVA y tomando en cuenta los índices de diversidad resultantes por cada grupo trófico, se encontró diferencias espaciales estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) en la riqueza de especies (S) así como en  $H'$ ,  $J'$  y  $\lambda$  en el grupo de peces macrocarnívoros (**Tabla VI. 5**). Los herbívoros raspadores mostraron esta misma tendencia en significancia espacial sólo en el índice  $H'$  (**Tabla VI. 5**). Estas diferencias se dieron particularmente en la zona de manejo restringida (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.), en la cual, cuatro especies de herbívoros raspadores contribuyeron a la abundancia de sus comunidades: *Sparisoma aurofrenatum*, *Acanthurus tractus*, *Scarus vetula* y *Scarus taeniopterus* (**Tabla VI. 4**). Mientras que para los peces macrocarnívoros, sólo dos especies contribuyeron a su abundancia, *Cephalopholis fulva* y *Cephalopholis cruentata*, con un porcentaje de 1.6% y 1.35%, respectivamente (**Tabla VI. 4**). Esto respalda el patrón espacial (norte a sur) de disminución de densidad y número de especies de macrocarnívoros mencionado anteriormente. Esta tendencia fue observada de 2007 al 2010 para este grupo (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia., **Anexo 8** al **Anexo 10**).

Los peces invertívoros de organismos bentónicos sésiles, planctívoros y herbívoros territoriales mostraron diferencias temporales estadísticamente significativas en la riqueza de especies y los tres índices de diversidad (**Tabla VI. 5**). Sólo los peces invertívoros de organismos sésiles mostraron diferencias estadísticamente significativas espacio-temporales en S,  $H'$  y  $J'$  (**Tabla VI. 5**). La S y los tres índices de diversidad por cada grupo, año y zona de manejo se muestran en los anexos del 8 al 10.

**Tabla VI. 5. Resumen de los resultados PERMANOVA de diferencias entre años (Año), entre zonas de manejo (Zo) y zonas anidadas en años (Zo(Año)), en relación con la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad obtenidos: Shannon-Weaver (H'), equidad de Pielouj (J') y Simpson ( $\lambda$ ). Las pruebas significativas ( $P > 0.05$ ) aparecen en negrita.**

Factors	Densidad general de peces		MCAR		OMNI		MINV		SINV		DPLA		SCRP		THER		
	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	P(perm)	
<b>S</b>	Año	14.4	<b>0.0001</b>	1.23	0.298	1.77	0.105	3.34	<b>0.0024</b>	3.86	<b>0.002</b>	4.60	<b>0.0001</b>	0.39	0.9418	7.30	<b>0.0001</b>
	Zo	2.7	0.0753	3.81	<b>0.0339</b>	0.23	0.8719	2.31	0.1088	0.40	0.7142	0.95	0.6335	3.24	0.0635	0.75	0.7668
	Zo(Año)	0.76	0.7599	1.75	0.0587	0.77	0.7379	0.78	0.7135	1.81	<b>0.0494</b>	1.05	0.4032	0.69	0.8027	0.82	0.6257
<b>H'</b>	Año	0.71	0.5652	0.65	0.8147	0.96	0.5161	0.66	0.7422	2.10	<b>0.0066</b>	4.38	<b>0.0001</b>	0.61	0.7699	3.98	<b>0.0001</b>
	Zo	2.92	0.0727	3.47	<b>0.0213</b>	0.63	0.8533	0.81	0.5037	0.77	0.5953	0.97	0.5934	3.30	<b>0.0442</b>	1.05	0.4017
	Zo(Año)	0.68	0.6468	1.20	0.2793	0.71	0.8831	0.41	0.9823	1.83	<b>0.0135</b>	0.99	0.5014	0.54	0.8983	0.99	0.5045
<b>J'</b>	Año	1.23	0.2608	0.45	0.9527	0.87	0.6185	1.63	0.153	2.20	<b>0.006</b>	4.37	<b>0.0001</b>	1.08	0.4031	4.08	<b>0.0001</b>
	Zo	3.26	0.0518	3.60	<b>0.0115</b>	0.72	0.7437	1.18	0.3405	0.82	0.5502	0.95	0.6432	2.60	0.099	1.05	0.401
	Zo(Año)	0.68	0.617	0.82	0.6789	0.68	0.9049	0.45	0.9517	1.94	<b>0.0113</b>	0.97	0.5515	0.95	0.4993	0.97	0.5309
$\lambda$	Año	1.09	0.3847	0.76	0.6539	1.33	0.2555	1.14	0.3518	3.67	<b>0.0036</b>	4.19	<b>0.0001</b>	0.89	0.5469	3.05	<b>0.0068</b>
	Zo	2.87	0.0746	8.74	<b>0.0019</b>	0.18	0.8758	0.27	0.843	0.83	0.4662	0.95	0.6288	3.34	0.0525	1.31	0.1913
	Zo(Año)	0.87	0.5798	1.88	0.0523	0.62	0.8764	0.47	0.9668	1.22	0.3041	1.02	0.4472	0.74	0.7565	0.91	0.5546

MCAR: macrocarnívoros, OMNI: Omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos bentónicos sésiles, DPLA: Planktívoros diurnos, SCRП: Herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, TURF: herbívoros de algas tapete

**Tabla VI. 6. Comparación por pares de los resultados PERMANOVA entre las zonas de manejo de los grupos tróficos significativos relacionados con la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad obtenidos: Shannon-Weaver (H'), equidad de Pielouj (J') y Simpson ( $\lambda$ ). Las pruebas significativas ( $P > 0.05$ ) aparecen en negrita.**

	Factor	MCAR		SCRP	
		Pseudo-F	P(perm)	Pseudo-F	Pseudo-F
<b>S</b>	BI-I	2.3164	<b>0.0417</b>	---	---
	BI-R	1.6279	0.1244	---	---
	I-R	0.50824	0.6474	---	---
<b>H'</b>	BI-I	1.1726	0.2518	1.1119	0.3261
	BI-R	2.8618	<b>0.0026</b>	3.0835	<b>0.0063</b>
	I-R	3.0109	<b>0.0046</b>	2.6893	<b>0.0156</b>
<b>J'</b>	BI-I	1.1044	0.3153	---	---
	BI-R	2.4545	<b>0.0074</b>	---	---
	I-R	4.7178	<b>0.0002</b>	---	---
$\lambda$	BI-I	1.1137	0.2915	---	---
	BI-R	4.6635	<b>0.0006</b>	---	---
	I-R	3.6361	<b>0.0035</b>	---	---

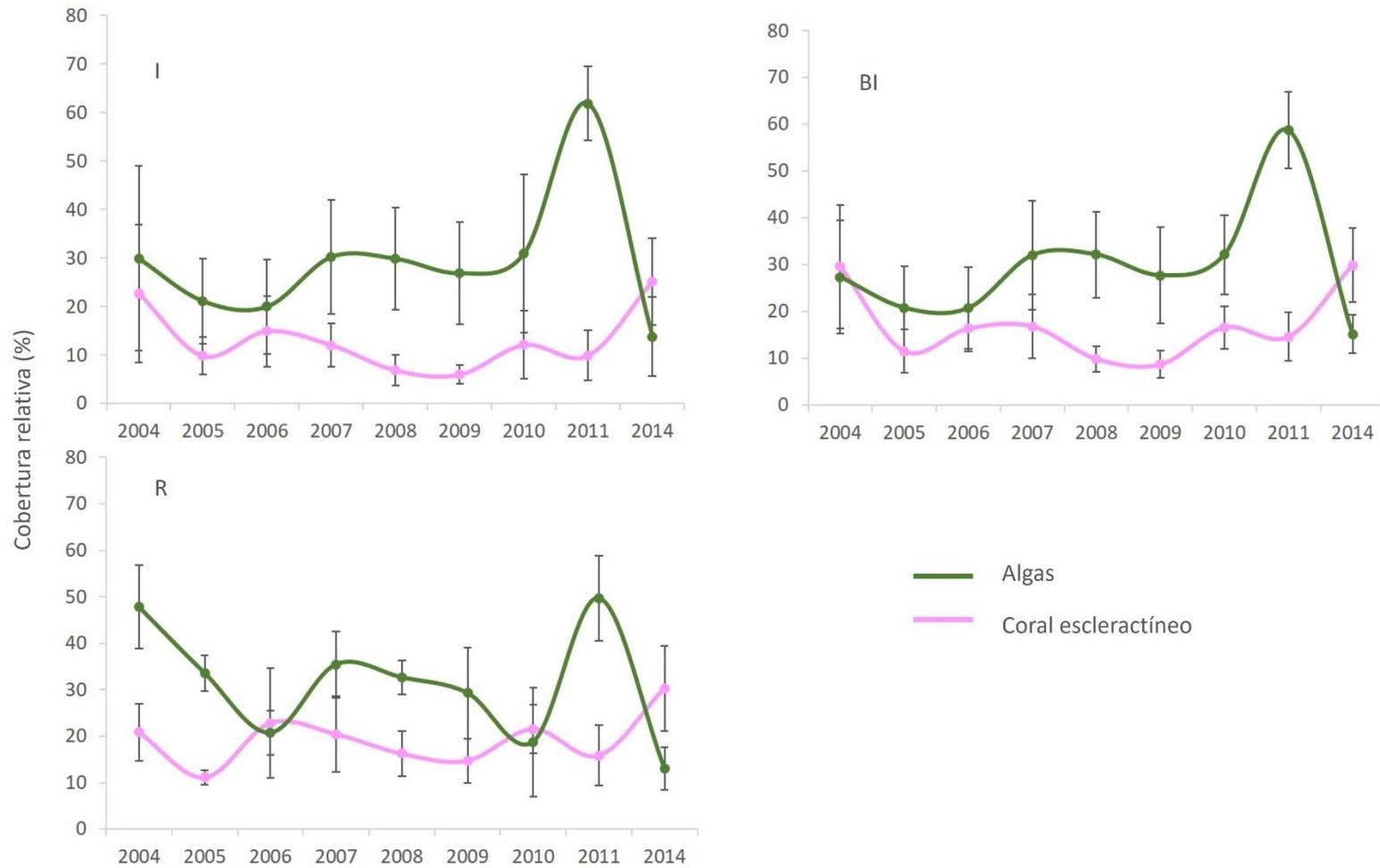
MCAR: macrocarnívoros, SCRCP: Herbívoros raspadores.

Zonas de manejo: I: Zona Intensiva, BI: zona de baja intensidad, R: zona restringida.

### VI.5.3. Tendencias de organismos bentónicos: corales escleractíneos y algas

De manera general, desde el 2004 al 2011, la media de la cobertura de coral escleractíneo vivo fue menor que la cobertura de algas en las tres zonas de manejo, así mismo, la zona con mayor porcentaje relativo de cobertura coralina fue la restringida (**Figura VI. 3**). Esto indica una tendencia espacial de incremento que va de norte a sur en la cobertura coralina (de zona intensiva a zona restringida). En 2014, se observó el incremento de la cobertura coralina y la disminución a un 10% de la cobertura algal en las tres zonas de manejo (**Figura VI. 3**).

Los análisis NMDS con base en la cobertura relativa de corales escleractíneos y algas mostraron una tendencia temporal (**Anexo 4b**). El análisis PERMANOVA mostró diferencias espaciales estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ) en la cobertura relativa de corales escleractíneos entre las tres áreas de manejo (**Tabla VI. 3**). El análisis realizado con el factor espacio-temporal mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las tres zonas de manejo en los años 2008 y 2009, cuando se observó una disminución de cobertura coralina (**Tabla VI. 3, Anexo 5**). Del año 2009 al 2010, un incremento en la cobertura coralina fue observado en las tres zonas de manejo. En el año 2014, todas las zonas presentaron coberturas relativas mayores a las registradas en el año 2004 (**Figura VI. 3**). La cobertura de algas mostró diferencias estadísticas significativas ( $p < 0.05$ ) en la zona restringida en el 2004 y 2005. La cobertura de algas incrementó en el año 2010, con diferencias significativas entre las tres zonas (**Anexo 5**); este cambio fue notable en el 2011 (**Figura VI. 3**).



**Figura VI. 3. Tendencias en la cobertura relativa del coral escleractíneo (línea rosa) y algas (línea verde) en el PNAC durante el período de estudio.** Las barras refieren a la media de la desviación estándar. Zonas de manejo: I: zona intensiva, BI: Zona de baja intensidad, R: zona restringida.

## VI.6. Discusión

### VI.6.1. Tendencias espacio-temporales en las comunidades de peces

Diversos estudios realizados en los arrecifes del PNAC han reportado que la diferencia en la riqueza de especies e índices de diversidad de peces se relaciona con la distribución espacial y temporal de las especies dominantes en el sistema, lo cual es controlado principalmente por la dinámica ambiental que prevalece en las distintas zonas de estos arrecifes (Díaz-Ruiz, Aguirre-León, and Arias-González 1998). Sin embargo, las tendencias espaciales observadas en los índices de diversidad indican una reducción de la riqueza de especies ( $S$ ) y el índice de Simpson ( $\lambda$ ) de norte a sur; esto refiere a una pérdida en la estructura de las comunidades de peces dominantes en el PNAC (Moreno, Barragán, and Pineda 2011).

El índice  $H'$  de la abundancia general de peces por zona de uso (**Anexo 3**), refleja mayor diversidad a lo reportado por Fenner, (1991). Este autor estudió cuatro arrecifes del PNAC que representan dos zonas de manejo analizadas en el presente estudio (Intensiva y Restringida). Fenner, (1991) reportó diversidades de  $H'$  consideradas dentro el rango normal (2.1 to 4.1 acorde con Arias-González et al., 2012). El promedio de  $H'$  aumentó en la zona intensiva de 2.28 (Fenner, 1991) a 2.98 en este estudio; y de 1.48 a 3.17 en la zona restringida (**Anexo 3**). Esta tendencia también se observa para la equidad ( $J'$ ). Sin embargo, este estudio no obtuvo diferencia estadística significativa temporal o espacial de  $H'$ ,  $J'$  y  $\lambda$ .

### VI.6.2. Tendencias espacio-temporales en la diversidad ecológica de los grupos tróficos de peces

Este patrón espacial de disminución de índices de diversidad, de norte a sur, puede estar asociado con la misma tendencia encontrada para la densidad de los peces invertívoros de organismos bentónicos móviles y los macrocarnívoros. Por ende, esto indica que las especies dominantes en los primeros años de estudio (2004-2006) fueron los del género *Haemulon* y *Lutjanus*, respectivamente, con un gradiente espacial.

El incremento espacial del índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ) y el de equidad de Pielou ( $J'$ ) indica un incremento de especies raras en las zonas de manejo (Vinet and Zhedanov 2010). Esto podría estar relacionado con el incremento en densidades de peces planctívoros diurnos y de herbívoros territoriales desde el 2007. Existe una tendencia opuesta entre el aumento de  $H'$  y  $J'$  con la disminución de  $S$  y  $\lambda$ , los cuales en cierta forma son complementarios. Esto se debe a que el índice  $\lambda$  está basado en dominancia y el índice  $H'$  en la equidad de las especies, siendo inversos entre ellos (Moreno 2001). Estas tendencias opuestas en dichos índices y por ende en la abundancia de peces, son reportadas por otros estudios en el Caribe mexicano, específicamente en Mahahual, Xahuaxol e Xcalak (Cobián-Rojas et al. 2018; Cobián Rojas et al. 2018).

La diversidad de los gremios tróficos está determinada por distintos eventos en el tiempo tanto naturales (tormentas tropicales, huracanes, etc.) como antropogénicos (desarrollo costero, presión turística, etc.), es decir, por la dinámica ambiental que prevalece (Díaz-Ruiz et al., 1998). Las tendencias de la densidad mostraron una disminución en los valores de los indicadores, sin observarse una recuperación en el período de estudio de los índices de diversidad. En este contexto, el mayor número de grupos tróficos que mostraron indicios de recuperación en el tiempo de dichos índices se dio en las zonas de manejo de baja intensidad y la restringida.

El plan de manejo del PNAC (CONANP 1998), estipula normas que da a la zonificación ciertas características, entre ellas están las regulaciones permitidas en las construcciones costeras o en la zona federal marítimo terrestre (ZOFEMAT) así como la restricción de anclaje y pesca antes de los 100 m isobata (Rioja-Nieto and Sheppard 2008). Esto podría estar relacionado con un gradiente de impacto antropogénico e influenciar en la recuperación en la zona de Baja Intensidad y la Restringida.

Díaz-Ruiz et al., (1998) observaron diferencias espaciales en  $H'$  en peces macrocarnívoros y herbívoros raspadores en la zona Restringida. Estos autores registraron una migración activa de especies de peces entre hábitats, siendo que las especies que reportan son las que conforman los grupos macrocarnívoros y raspadores en este estudio, tales como *Lutjanus griseus*, *L. mahogoni*, *Ocyurus chrysurus*, *Cephalopholis fulva*, *C. cruentata*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Acanthurus tractus*, *Scarus taeniopterus*, *Scarus vetula*. Sin embargo, en este estudio, se observaron un número menor de especies de macrocarnívoros, especialmente aquellas de la familia Lutjanidae, y un número mayor de especies herbívoros raspadores en la zona restringida (**Anexo 3**).

La riqueza de especies y los tres índices de diversidad marcaron diferencias significativas temporales para los peces invertívoros de organismos bentónicos sésiles, el cual se conforma generalmente por el género *Chaetodontidae* (**Anexo 2**). Estos peces se ha demostrado que tienen afinidad a los corales, siendo que algunas especies reclutas, se alimentan y encuentran refugio en el coral vivo, por lo tanto, la recuperación de densidades y por ende de índices de diversidad de este género podría indicar una cobertura de coral vivo aceptable para el funcionamiento del arrecife (Cheal et al. 2008; Cole, Pratchett, and Jones 2008).

### **VI.6.3. Tendencias espacio-temporales en la densidad de los grupos tróficos de peces**

Los cambios en densidades de los ocho grupos tróficos reportados han sido determinados por el factor temporal y en un menor grado por el factor espacial. Debido a que los cambios son pronunciados y estadísticamente significativos en el factor de tiempo. Esto sugiere que son los eventos naturales (tormentas y huracanes) así como los eventos antropogénicos (construcciones, desarrollo costero) los que desencadenan el cambio en

la abundancia de las comunidades de peces en comparación con la ubicación espacial de los arrecifes.

Se ha reportado en el Caribe una disminución de la densidad de peces arrecifales (Paddock et al., 2009; Schmitter-Soto et al., 2018). En Cozumel, el número de especies reportadas a lo largo de 30 años ha disminuido paulatinamente, tomando en cuenta los estudios de Díaz-Ruiz et al., (1998), Fenner, (1991) y lo reportado en el presente estudio. Esta conclusión también es reportada por Arias-González et al., (2017) en Mahahual y Schmitter-Soto et al., (2018) en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak en el sureste del Caribe mexicano. Acorde con lo que se obtuvo en el presente estudio, el PNAC mostró el mismo patrón de disminución de densidades en algunos grupos tróficos en ciertos períodos de tiempo tales como los peces macrocarnívoros y los invertívoros de organismos bentónicos móviles.

A pesar de lo anterior, en el último año de estudio (2014), la tendencia espacio-temporal de las densidades de los ocho grupos tróficos es de recuperación en su abundancia comparado al primer año monitoreado (2004) en las tres zonas de manejo. Por ejemplo, los peces invertívoros de organismos bentónicos móviles mostraron densidades promedio de 2 individuos por 100 m<sup>2</sup> en 2004 y, 22 individuos por 100 m<sup>2</sup> en 2014 en la zona restringida. Una excepción en esta tendencia de recuperación fue el encontrado en los peces herbívoros turf en la zona de baja intensidad. Esta tendencia de recuperación es notable de 2010 al 2014.

Se ha reportado un incremento en el promedio de densidades de peces invertívoros de organismos bentónicos móviles y sésiles, herbívoros raspadores y territoriales, a pesar de que esto es mínimo y sin significancia estadística para los peces raspadores y los invertívoros de organismos sésiles. El incremento de densidades de peces como los herbívoros territoriales y planctívoros, indican eventos en el sistema arrecifal que son negativos para su funcionamiento (Dromard et al. 2018; Fabricius 2005; Mallela et al. 2007; Wenger et al. 2015; Williams et al. 2015).

Por ejemplo, un gran número de eventos naturales y antropogénicos se desarrollaron durante los años 2004 al 2007 y el 2011 en Cozumel. El área sufrió el impacto de tres huracanes; Emily y Wilma en el 2005, y el huracán Rina en 2011. Como evento antropogénico de gran impacto, a partir del 2008-2009 se inició la construcción de la marina FONATUR (Fondo Nacional de Fomento al Turismo). En el año 2011, se detectó el escape de sedimentos hacia el mar dado por la construcción de dicha marina (Noticias de Cozumel, 2011).

Esta construcción está localizada al lado del arrecife Paraíso, el cual es parte de la zona de manejo intensiva del PNAC. De 2004 al 2006, menos de 10 individuos/100 m<sup>2</sup> de peces planktívoros fueron reportados por año, a pesar del impacto de dos huracanes en un solo año en 2005. Sin embargo, desde el año en que FONATUR comenzó el proceso de

construcción de dicha Marina 2008-2009 (Palafox Muñoz et al., 2015), seguido por el escape de sedimentos y el huracán Rina en el 2011, se reportó una abundancia mayor de peces planktívoros que va de 76 y 222 individuos/100 m<sup>2</sup> en la zona intensiva en 2009 y 2011, respectivamente.

Estos cambios de densidades como el incremento de ciertos grupos tróficos (planktívoros y herbívoros territoriales, por ejemplo), y la disminución en peces macrocarnívoros en la zona intensiva, pudo ser influencia o consecuencia del desarrollo costero en dicha zona de manejo. En Cozumel, desde los años 90's, se han incrementado las actividades de construcción de infraestructura para promover y consolidar el turismo (Palafox & Zizumbo, 2009; Palafox Muñoz et al., 2015). Un gradiente espacial de norte a sur de presión de desarrollo costero fue observado en el PNAC. La zona intensiva, localizada al norte, posee una mayor presión de infraestructura y actividades costero-turísticas (marinas, muelles, hoteles, etc.), que las zonas de manejo de baja intensidad y la restringida.

El desarrollo costero provoca sedimentación, aumento de nutrientes en la columna de agua y consecuentemente alteración en comunidades de peces (Birrell et al., 2005; Fabricius, 2005; Roberts et al., 2017), tal como el incremento de peces de tallas pequeñas como los planktívoros y herbívoros territoriales (Mallela et al. 2007). En este estudio se observó una disminución espacial de norte a sur de densidades de peces planktívoros en el PNAC, lo cual puede indicar que la sedimentación y nutrientes son mayores en la zona intensiva donde este tipo de peces son más abundantes, mientras que va disminuyendo hacia la zona restringida donde son menos abundantes. Otro indicador fue el aumento de planktívoros en la zona intensiva en el 2009, año en el cual se dio inicio la construcción de la marina Fonatur.

Diversos estudios han reportado una alta abundancia de peces planktívoros en sitios con altas concentraciones de clorofila a, entradas de materia orgánica y nutrientes (Williams et al. 2015), nutrientes tales como nitrógeno y fósforo (Pinnegar and Polunin 2006). Todo lo anterior, ha sido relacionado como una consecuencia de la proximidad de los arrecifes coralinos a la costa (Wenger et al. 2015) y a la escorrentía terrestre del desarrollo costero (Bainbridge et al. 2018; Fabricius 2005; Wenger et al. 2015). Los arrecifes de coral del PNAC, especialmente los pertenecientes a la zona intensiva, se encuentran cercanos a la línea de costa, siendo así más vulnerables a las consecuencias de dicha proximidad.

Otra de las razones del incremento de la biomasa de peces herbívoros territoriales y los planktívoros es la reducción de sus depredadores, los peces piscívoros y carnívoros (Arias-González, 1998; Graham et al., 2006). A pesar de que este estudio no se enfocó en la medición de biomasa, sí fue observado un aumento en estos dos grupos tróficos en sus densidades en las tres zonas de manejo en el 2007. *Stegastes partitus*, *Chromis cyanea* y *Clepticus parrae* son las especies más abundantes de herbívoros territoriales y planktívoros en las tres zonas de manejo del PNAC. Sus períodos de reclutamiento

ocurren en verano, con un incremento durante la luna llena (Almada-Villela et al. 2003; Deloach 1999). A pesar de esto, otros estudios tanto en el Caribe mexicano como en áreas naturales protegidas de Cuba, reportan a estas especies como las más abundantes en diferentes temporadas del año (Cobián-Rojas et al. 2018; Cobián Rojas et al. 2018; Molina-Hernández, Garza-Pérez, and Aranda-Fragoso 2018).

Otros estudios realzan los efectos negativos de *Stegastes* en su ambiente, los cuales son capaces de remover pólipos de colonias de coral para incrementar el espacio de substrato disponible para su actividad de cuidado y cultivo de algas, llevando por consecuencia, a la muerte de coral (Dromard et al., 2018). Acorde con Loreto-Viruel et al., (2003), el patrón esperado de un arrecife coralino saludable en el Caribe, es con la presencia de peces herbívoros y planctívoros como base de la cadena trófica con biomásas menores a las de los peces carnívoros. Acorde con lo anterior y lo que se reportó en el presente estudio sobre la alta abundancia en peces herbívoros territoriales y planctívoros, se puede considerar como un evento no natural y relacionado con la reducción de piscívoros y carnívoros, adicionalmente con las consecuencias de la proximidad a la zona de desarrollo costero.

Una disminución de densidades de peces macrocarnívoros fue observada de 2007 al 2010. Diversos estudios han demostrado que la disminución o aumento en la biomasa de peces carnívoros y piscívoros tiene efectos importantes en cascada que resultan en cambios de procesos ecológicos y en su estructura, debido a que estos peces son los principales transmisores de flujo de energía en el arrecife coralino (Arias-González, 1998; Darling & D'agata, 2017; Graham et al., 2006; Micheli et al., 2014).

Las densidades de peces macrocarnívoros disminuyeron con un patrón espacial de norte a sur. En este mismo patrón, los arrecifes del PNAC presentan mayor complejidad estructural (Díaz-Ruiz et al., 1998; Fenner, 1991). Rioja-Nieto & Sheppard, (2008) reportan una mayor complejidad estructural en los arrecifes del suroeste en la zona Restringida (arrecife Colombia) del PNAC que, en la intensiva y la zona de baja intensidad, conteniendo casi la totalidad de los corales reportados para el Caribe. La complejidad estructural es definida como la estructura tridimensional de un ecosistema, la cual, mucha de esta es formada por la forma física y compleja de organismos vivientes, tal es el caso de los corales escleractíneos (Graham & Nash, 2013). La complejidad estructural de los ecosistemas crea múltiples tipos de microhábitats (Graham & Nash, 2013) y esto podría dificultar un censo visual durante el monitoreo y tomar en cuenta en el conteo la totalidad de especies.

A pesar de que se espera una relación directa entre la complejidad estructural con la diversidad y abundancia de organismos asociados (Alvarez-Filip et al., 2011; Graham & Nash, 2013; Nuñez- Lara & Arias-González, 1998), tales como peces carnívoros, aparentemente esto no ocurre en la zona restringida del PNAC acorde con el patrón de

disminución de densidades de ciertos grupos en ella (macrocarneívoros), riqueza específica y otros índices ecológicos.

Adicionalmente, la disminución de peces macrocarneívoros con el patrón de norte a sur en el Parque podría estar indicando presión de pesca. El estudio realizado por Micheli et al., (2014) observa que la presión pesquera puede causar pérdida de funciones en la red alimenticia con la reducción de peces carneívoros-piscívoros. La zona restringida del PNAC mostró bajas densidades promedio de peces macrocarneívoros que en la zona intensiva y la de baja intensidad. Esta zona se encuentra lejana de la ciudad de Cozumel, por lo que se puede dificultar su vigilancia por las autoridades pertinentes siendo así más vulnerable a presión de pesca ilegal.

Suchley et al., (2016) observaron una estabilidad en la biomasa de peces herbívoros arrecifales en el Caribe en diez años (2005-2014). Adicionalmente, no encontraron correlación entre el cambio de cobertura de macroalgas con el cambio de la biomasa de herbívoros en dicho período. Arias-González et al., (2017) también observaron que no hubo un cambio en la biomasa de peces herbívoros en el tiempo en un período de 14 años (1997-2010) en un arrecife del Caribe Mexicano. Estos autores relacionan los cambios de fase encontrados en su área de estudio a las presiones externas producidas por el turismo masivo (construcción de infraestructura costera y aumento de cruceros y turistas). Coincidentemente, en el PNAC, los tres gremios de herbívoros a pesar de que mostraron cambios en las densidades a través del tiempo (PERMANOVA), dichos cambios fueron bajos.

#### **VI.6.4. Tendencias espacio-temporales en indicadores bentónicos**

Durante el primer año de estudio (2004) se observó un sistema arrecifal degradado con una cobertura algal superior a la coralina (cambio de fase). Con excepción de la zona de Baja Intensidad en donde se observó en el 2005, un cambio de fase, cambio de dominancia de cobertura coral a algal (Bellwood et al., 2004; Done, 1992; McCook et al., 2001). A pesar de esto, en la transición de 2011 al 2014 se dan cambios de fase inversos, es decir, la cobertura coralina se recupera dominando sobre la cobertura algal en las tres zonas de manejo del PNAC. Estos cambios se han reportado en otros arrecifes del Caribe (Coté et al., 2013; Idjadi et al., 2010; Idjadi et al., 2006).

La diferencia significativa observada en las tres zonas en 2008-2009 y en la zona Intensiva para 2009-2010 puede deberse a la disminución y aumento de coral reportados, respectivamente. En la zona Intensiva se observó menor porcentaje de coral vivo (arrecifes Paraíso, Chankana'ab y Yucab), sin embargo, presentó una recuperación de cobertura de coral vivo (2009-2010 y 2014). Este mismo resultado fue observado por Barranco et al., (2016).

Álvarez-Filip et al., (2009), así como Bararnco et al., (2016) observaron una tendencia de disminución en la cobertura de coral escleractíneo en el PNAC del 2005 al 2009, y una tendencia de su recuperación del 2009 al 2012. Estos autores mencionan que la disminución de cobertura de coral escleractíneo pudo darse por los efectos acumulados del impacto de dos huracanes y, la recuperación pudo darse en parte, por la sobrevivencia y crecimiento de fragmentos de coral resultantes de estas tormentas.

Weber et al., (2017) reportan disminución en turistas de cruceros en Cozumel de un 13.5%, así como de turistas de pernocta del 38.1 % en el 2009 debido al brote del virus H1N1 en la región. Palafox et al., (2015) reporta una reducción en cruceros turísticos ese mismo año. Esto también podría haber ayudado en la recuperación de cobertura coralina observada en 2009 al 2010 en las tres zonas de manejo. Sin embargo, en 2010, el turismo de cruceros se recuperó y los pasajeros se recuperaron un 31% (Weber et al., 2017). Posteriormente, la cobertura de coral escleractíneo disminuyó del 2010 al 2011 en las tres zonas de manejo.

En el 2011 se dio un escape accidental de sedimentos de las actividades de construcción de la Marina FONATUR así como se dio el paso del huracán Rina. La sedimentación acarreada por estos eventos puede ser asociada con el incremento de algas observadas en ese año (2011). Diversos estudios han demostrado que la sedimentación, y consecuentemente, una gran cantidad de nutrientes en la columna de agua, pueden desembocar a un incremento de algas (Bainbridge et al. 2018; Birrell et al. 2005; Fabricius 2005; Lambo and Ormond 2006; Yu and Peng 2009). Lo anterior puede llevar a un cambio de fase de dominancia de cobertura coralina a dominancia de cobertura algal (Arias-González et al., 2017; Bozec et al., 2008). Álvarez del Castillo-Cárdenas et al., (2008) monitorearon la cobertura de coral escleractíneo y algal en el PNAC de 2005 al 2007, sin encontrar cambio de fase en el Parque. Sin embargo, al considerar dicho monitoreo y evaluación para cada zona de manejo en este estudio, se encontró que dos zonas ya estaban en cambio de fase desde el primer año de monitoreo (2004).

#### **VI.6.5. Consideraciones ecológicas e implicaciones para el manejo y conservación**

En los once años de estudio, se observaron patrones de disminución espacio-temporales (del 2005 al 2009) así como de recuperación (del 2009 al 2014) en las densidades de los grupos tróficos de peces y la cobertura de coral escleractíneo en las tres zonas de manejo del PNAC. Estos patrones son similares, sin embargo, es de relevancia estadística la tendencia espacial encontrada de norte a sur al menos para tres gremios tróficos (Invertívoros de organismos bentónicos móviles, macrocarnívoros y herbívoros Turf), así como para la cobertura coralina. También esta misma tendencia espacial es notoria para peces planktívoros diurnos, aunque sin relevancia estadística. Esto también es reflejado en la riqueza de especies y los índices de diversidad ecológica obtenidos. Acorde con los análisis espacio-temporales, los peces macrocarnívoros disminuyeron y los planktívoros

incrementaron. Esto sugiere un cambio espacial en la dominancia de peces de tallas grandes a peces pequeños en la comunidad arrecifal.

En el último año de estudio (2014), se observó que la densidad de grupos tróficos y la cobertura coralina eran mayores que en el primer año (2004), lo que indica que el parque está cumpliendo su papel en la promoción de la resiliencia de las comunidades, al menos en los indicadores del sistema arrecifal monitoreados en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. A pesar de que se observó una tendencia de recuperación en los indicadores, esto no significa que no se hayan producido cambios en la dinámica ecológica funcional del sistema arrecifal (Arias-González, 1998; Micheli et al., 2014) ya que varios índices de diversidad ecológica en muchos grupos no muestran signos de recuperación en las tres zonas. Por ejemplo, los herbívoros territoriales aumentaron en los últimos años del estudio, indicando cambios en la estructura de la comunidad de peces y, en consecuencia, en la dinámica funcional (Graham et al., 2006, 2017).

Hughes et al., (2007) observaron que la pérdida de la resiliencia arrecifal puede ser cuantificada por la pérdida de grupos funcionales de peces. Durante los once años de estudio, no se observó la pérdida o no registro de alguno de los ocho grupos tróficos de peces, lo que apoya la existencia de resiliencia en el PNAC acorde con Hughes et al., (2007). Halford et al., (2004) reportaron resiliencia de varios componentes de la Gran Barrera Arrecifal Coralina en Australia después de perturbaciones naturales (tormentas) durante más de 15 años. Estos componentes incluyeron organismos bentónicos, algas césped, corales escleractínicos, octocorales y peces de las familias Acanthuridae, Chaetodontidae, Scaridae y Pomacentridae. Estas familias constituyen los grupos tróficos más conspicuos de este estudio (herbívoros de césped-TURF-, raspadores, herbívoros territoriales, bentónicos-invertívoros sésiles y planctívoros).

El sistema arrecifal estudiado por Halford y colaboradores (2004) está geográficamente alejado de las presiones antropogénicas que se ejercen en las costas turísticas. Estas presiones afectan la resiliencia y estructura de las comunidades arrecifales (Arias-González et al., 2017; Bozec et al., 2008; Martínez-Rendis et al., 2016). El Parque Nacional Arrecifes de Cozumel sufre de este tipo de presiones antropogénicas (Palafox & Zizumbo, 2009; Rioja-Nieto & Sheppard, 2008) las cuales han incrementado con el tiempo (Palafox Muñoz et al., 2015).

El desarrollo costero produce sedimentación (Roberts et al., 2017); el tráfico de cruceros turísticos genera plumas de sedimento (Lester et al. 2016); los turistas que practican esnorqueling y el buceo SCUBA generan daños físicos a los corales (Webler and Jakubowski 2016) y promueven enfermedades de coral y su muerte (Lamb et al., 2014).

A pesar de lo anterior, se observó la recuperación de la cobertura coralina y las tendencias de la densidad de peces en el PNAC, así como la disminución de las algas incluso en la zona más afectada por el impacto antropogénico (zona intensiva). Esto podría estar

indicando una re-estructuración funcional del sistema para adaptarse a las perturbaciones, lo que lo definiría como un sistema complejo adaptativo (SCA) (Biggs et al. 2015; Norberg and Cumming 2008).

Cruz-Vázquez et al., (2019) apoyan que el PNAC está ayudando a mitigar los cambios en la biodiversidad y a mantener la estructura del hábitat bentónico a lo largo del tiempo. Además, estos autores sugieren una capacidad del PNAC para mitigar el cambio a escala de paisaje marino bajo eventos climáticos extremos. Las observaciones de Barranco et al., (2016) en la cobertura coralina, de Cruz-Vazquez et al., (2019) en hábitats bentónicos a nivel del paisaje marino, y lo que se encontró en este estudio sobre la recuperación de las densidades de los grupos de peces tróficos y la cobertura coralina apoyan la evidencia de resiliencia en el PNAC.

### **VI.7. Conclusión**

El presente estudio arroja luz sobre la tendencia ecológica de los indicadores monitoreados por cada zona de manejo, la cual no ha sido estudiada anteriormente para este parque. El PNAC es considerado como un área protegida madura ya que tiene ciertas características que se consideran importantes en las AMPs efectivas, tales como la supervisión de los guardaparques y las restricciones de las actividades extractivas (Cruz-Vázquez et al. 2019; Gill et al. 2017). Sin embargo, hay hechos a considerar como el bajo número de especies de peces macrocarnívoros observados en la zona restringida. Aunque esta zona tiene mayor cobertura coralina y abundancia de peces herbívoros que las otras dos zonas, la falta de peces carnívoros puede indicar una dinámica trófica pobre (Darling & D'agata, 2017) y una falta de supervisión en el área que sugiere pesca ilegal (Babcock et al., 2010; Mellin et al., 2016).

Por el contrario, la zona intensiva presenta una mayor abundancia y aporte de peces macrocarnívoros que las otras dos zonas. Por esta razón, se recomienda enfatizar el estudio y protección de la zona intensiva sumando la capacidad observada de recuperación de la cobertura coralina a pesar de la presión antropogénica que esta área presenta. La zona de baja intensidad presenta un mayor aporte a la estructura de los peces invertívoros y herbívoros. Esta zona de manejo aparentemente juega un papel de amortiguamiento entre la zona intensiva y la zona restringida.

Otro hecho a considerar es la disminución de ciertos índices de diversidad en las tres zonas de manejo que podrían indicar el inicio de la pérdida de especies o su abundancia, poniendo en peligro la resiliencia del parque. Esto se evidencia por la baja contribución de peces macrocarnívoros en la zona restringida, que fueron reportados en estudios previos (Díaz-Ruiz et al., 1998; Fenner, 1991). Esto puede llevar a la pérdida de los beneficios proporcionados por el ecosistema de arrecife para el bienestar humano (servicios ecosistémicos) (CONANP & GIZ, 2017; Hughes et al., 2017).

Un factor que podría desencadenar esta pérdida es el antropogénico, específicamente el aumento de la demanda turística en Cozumel y su desarrollo costero (CONANP & GIZ, 2017; Hughes et al., 2017; Mora et al., 2016; Rioja-Nieto & Sheppard, 2008). Es recomendable explorar e implementar estrategias de manejo con respecto al número de turistas de uso directo del parque para cada zona de acuerdo con el comportamiento de las comunidades de organismos estudiadas, evitando que el sistema supere su capacidad de carga y conservando sus comunidades.

Tomando en cuenta el objetivo planteado para el presente capítulo, se concluye que se ha descrito y desarrollado en este la evaluación tanto espacial y temporal en el período de los once años de estudio analizados por cada zona de manejo. Ciertos indicadores muestran un comportamiento espacial, mientras que otros temporales. La tendencia espacial radicó en un gradiente relacionado con el tipo de desarrollo costero dado la disminución y/o aumento de norte a sur, mientras que la temporal con las tormentas y huracanes que abatieron las costas de Cozumel en el período de estudio.

Referente a la hipótesis planteada, a pesar de que las densidades de peces no demuestran una diversidad de gremios esperada (mayor abundancia de peces macrocarnívoros, e invertívoros que de peces herbívoros o planktónicos), se infirió la existencia de resiliencia en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, por lo cual la hipótesis es aceptada.

---

## **VII. DESCRIPCIÓN DE UN SISTEMA COMPLEJO ADAPTATIVO ECOLÓGICO A TRAVÉS DE MODELACIÓN BASADA EN AGENTES: EL CASO DE ESTUDIO DEL PARQUE NACIONAL ARRECIFES DE COZUMEL**

### **VII.1. Introducción**

Un sistema complejo adaptativo (SCA) se caracteriza en tener una estructura compuesta por sistemas anidados en otros sistemas (Berkes et al., 2003), dando lugar a niveles jerárquicos de los cuales, el nivel inferior, suele mostrar cierta autonomía (Izquierdo et al., 2008). Esto define al SCA como un conjunto de elementos que se encuentran en interacción, asociándose de manera continua a lo largo del tiempo para alcanzar un objetivo común (Battam, 2001; Miller & Page, 2007). Holling, (2001); Holling et al., (1998, 2002) identifican cuatro propiedades básicas de un sistema complejo adaptativo: agregación, diversidad, flujo y la no linealidad. Mientras Berkes et al., (2003), mencionan también las propiedades de la emergencia, la escala de estudio y la auto-organización.

La agregación se refiere a la manera en que son agrupados los individuos en especies, las especies en poblaciones y especies o poblaciones en grupos funcionales. Cualquier sistema complejo desarrolla agrupaciones no homogéneas en términos de cómo se organizan sus componentes básicos. Esto ayuda a reconocer grupos de individuos que son similares unos de otros.

La riqueza de especies es una forma de contabilizar la diversidad de un ecosistema, sin embargo, se ha observado que no todas las especies tienen importancia equitativa para su funcionamiento, por lo que el estudio de un sistema complejo debe enfocarse en la diversidad funcional (Levin, 1998). Bajo el enfoque del mantenimiento de servicios ecosistémicos en sistemas complejos como un arrecife coralino, la variedad de especies es fundamental para un componente del sistema y consecuentemente la variedad de estos confiere funcionalidad al sistema (Biggs et al., 2015). La disparidad es un aspecto de la diversidad funcional que se refiere a la diferencia entre componentes del sistema, o especies en este caso; mientras que el balance, refiere a cuantos elementos hay de cada componente del sistema (Biggs et al., 2015).

La diversidad de componentes lleva a la propiedad de flujo, que provee de interconexiones entre estos componentes del sistema y transforma la comunidad de especies a un todo integrado; en términos ecosistémicos, existe una interrelación entre componentes bióticos y abióticos del sistema (Levin, 1998). La no linealidad se refiere a la organización alrededor de uno de varios posibles estados de equilibrio (regímenes) al que el sistema puede cambiar. Los estados de equilibrio intrínsecamente conllevan a los umbrales, definidos como un punto en una condición o proceso que una vez rebasado detona ciertos cambios; y a los puntos de inflexión que se define como un punto crítico

---

después del cual el sistema cambia radical y potencialmente de manera irreversible a un estado de equilibrio diferente (Levin, 1998, Levin et al., 2012). Cuando las condiciones cambian, los procesos de retroalimentación del sistema tienden a mantener su estado de condición actual hasta alcanzar un punto en el que el sistema cambia rápidamente modificando la dinámica del sistema, en ciertas ocasiones a una manera catastrófica (Berkes et al., 2003; Folke, 2006; Levin, 1998).

Hagstrom & Levin, (2017), definen emergencia como un proceso constructivo, que produce estructuras persistentes a través de procesos de auto-organización, con los resultados potencialmente inciertos e influenciados por eventos históricos, incluidas las condiciones iniciales. Patrones emergentes como el comportamiento colectivo, rasgos biogeográficos y el ciclo de nutrientes caracterizan los patrones de comunidades y ecosistemas a un nivel macroscópico; estos son subproductos de la evolución del comportamiento y organización de los niveles inferiores del sistema (Hagstrom & Levin, 2017). Este concepto se da a través de las interacciones locales, a una microescala, que es dado desde los componentes de niveles inferiores hacia los de niveles superiores (efecto bottom-up) produciendo formas complejas hacia los niveles superiores del sistema (Levin, 1998; Folke, 2006)

La auto-organización es un atributo de los SCA que describe las relaciones características en un sistema emergente creado por los procesos de retroalimentación que pueden tanto amplificar un efecto (retroalimentación positiva) como moderar, controlar o reducirlo (retroalimentación negativa). Los SCA presentan diversas jerarquías englobando un subsistema al interior de otro sucesivamente. Esta diversidad de jerarquías es reflejada en distintas escalas, lo cual dificulta su exploración y estudio (Berkes et al., 2003). El estudio de la biodiversidad de los ecosistemas a diversas escalas (temporales, espaciales, a nivel de paisaje, especie, gen, etc.), es un ejemplo en el cual se observan procesos de retroalimentación significativos que involucran la interacción de componentes de los sistemas a distintas escalas (Berkes et al., 2003; Levin, 1998; Vincent, 2007).

Dilucidando las interacciones entre escalas y su evolución, podrá abordarse de manera correcta diversos patrones emergentes en la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Levin, 1998), ya que estos procesos se manifiestan de forma distinta por cada escala que comprende a un SCA (Vincent, 2007). El hecho de que la dinámica en sistemas complejos se desarrolle en múltiples escalas de espacio, tiempo y complejidad organizacional, y la interacción entre las escalas, representa uno de los desafíos fundamentales de modelado (Hagstrom & Levin, 2017).

## **VII.2. Objetivos**

Identificar y describir las propiedades o atributos de los Sistemas Complejos Adaptativos a través de la modelación computacional (modelación basada en agentes), tomando como referencia la definición teórica y la dinámica ecológica arrecifal en las interacciones de ciertos indicadores de las zonas de manejo del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel.

## **VII.3. Hipótesis**

Debido a que las áreas naturales protegidas como el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel han evidenciado madurez y resiliencia en sus ecosistemas, se espera observar con la simulación obtenida a través de un modelo basado en agentes, las interacciones de sus componentes cuya dinámica sea consistente con dicha madurez y resiliencia de un área natural protegida, así como al de un sistema complejo adaptativo.

## **VII.4. Métodos**

Se procedió a la construcción del modelo basado en agentes a través del programa denominado NetLogo versión 5.3.1 (Wilensky 1999). Dicho modelo se le denominó CoReef-Cozumel ya que los datos tomados en cuenta en la parametrización fueron los analizados para dicho sitio en el Capítulo VI. En las siguientes secciones se describen tanto la naturaleza del programa computacional utilizado, así como el diseño y construcción de la modelación CoReef-Cozumel.

### **VII.4.1. Plataforma de programación NetLogo**

El programa NetLogo es un lenguaje de programación multi-agente que modela ambientes para la simulación de fenómenos naturales y sociales. Es particularmente adecuado para la modelación de sistemas complejos sobre el tiempo. Posee una biblioteca de modelos que pueden ser explorados y modificados. Estas simulaciones investigan un gran número de áreas tanto en ciencias naturales como sociales, incluyendo biología, medicina, física, química, matemáticas, economía, psicología y ciencias computacionales (Tisue & Wilensky 2004).

Los modeladores pueden dar instrucciones a cientos o miles de agentes independientes, todos operando concurrentemente. Eso hace posible explorar conexiones entre el comportamiento de individuos en un micro-nivel y los patrones que emergen de las interacciones de estos en un macro-nivel (Tisue & Milensky, 2004).

El programa contiene diversos tipos de “agentes”, los móviles llamados “tortugas”, se mueven sobre una cuadrilla o celdas (grid) de “parches”. Estos últimos, también son

agentes programables. Ambos tipos de agentes pueden interactuar unos con otros y crear diversas retroalimentaciones. Un tercer tipo de agente en la interface del programa es el “observador”; en la mayoría de los modelos atiende el papel de incluir instrucciones a las tortugas y parches. Adicionalmente, distinto tipo de tortugas “razas (breeds)” pueden ser definidas, así como distintas variables y comportamientos pueden ser asociados a distinto tipo de tortugas (Tisue & Milensky, 2004).

Algunos modelos utilizan el agente parche solo como un enrejado; por ejemplo, en un modelo basado en autómatas celulares, no existen agentes tortugas, solo parches. En otros modelos es lo contrario. Pero los parches no son solo sitios de celdas o enrejados, son secciones cuadradas de un espacio continuo bidimensional. Las tortugas son valores puntuales flotantes, por lo que una tortuga puede ser posicionada en cualquier lugar de n agente de parche. Existe también un gran número de elementos para el espacio y la relación espacial: distancia, a través, vecinos, izquierda, derecha, tamaño, entre otros. Los agentes pueden ser agrupados en colecciones de estos mismos (Tisue & Milensky, 2004).

NetLogo puede intercambiar datos con otras aplicaciones. Su lenguaje incluye comandos que permiten leer o escribir archivos de cualquier tipo de texto. También posee facilidades para la exportación e importación de datos en formatos estándar. El ambiente completo del modelo puede ser guardado y restaurado en un formato que puede ser fácilmente abierto y analizado con otros softwares. Datos gráficos pueden ser exportados para su representación y análisis con otras herramientas. El contenido de la ventana de gráficos o de todo el ambiente del modelo, puede ser guardada como una imagen (Tisue & Milensky, 2004).

Esto es debido a que el programa está escrito sobre el lenguaje de programación y plataforma computacional Java. Esta es una plataforma versátil de tipo cruzada permitiendo su uso en cualquier programa operativo. Su lenguaje central, así como sus librerías de interfaz gráfica del usuario (GUI - Graphical User Interface), son multiplataforma así como sus máquinas virtuales (VM's) utiliza tecnología de compilación rápidas (JIT- just in time) y de alta calidad, lo que logra un alto rendimiento.

### **VII.4.2. Diseño y construcción del modelo arrecifal basado en agentes**

Railsback & Grimm, (2011) promueven el enfoque de la gestión basada en modelos, en el que múltiples modelos de sistemas del mundo real que se producen en diferentes escalas espaciales y niveles jerárquicos guían la formulación, la parametrización y el ensayo del modelo. El objetivo es deconstruir los patrones para revelar las propiedades funcionales esenciales del sistema, utilizando el MBA como laboratorio virtual. Las hipótesis toman la forma de conjuntos alternativos de comportamientos a nivel individual, que son evaluados en su capacidad de reproducir los diversos patrones. El enfoque

orientado a los patrones ayuda a producir modelos que son estructuralmente realistas, lo que los hace menos sensibles a la incertidumbre de los parámetros.

En esta simulación se utiliza el enfoque orientado a patrones (POM, por sus siglas en inglés) para generar el sistema funcional del arrecife: desde la estructura del arrecife de coral hasta la dinámica de las algas y las poblaciones de peces. Con un modelo funcional de la dinámica de las poblaciones de peces del arrecife en su lugar, la segunda mitad de esta investigación utilizó el enfoque "qué pasaría si" para probar el resultado de varias alternativas de gestión: "qué" dinámica de sistema emerge "si" se sueltan simples agentes de adaptación en un mundo de simulación dinámica. Este es el enfoque más comúnmente visto en la literatura de la MBA.

La modelación orientada a patrones (POM), recomienda ampliamente utilizar múltiples indicadores de importancia en el sistema que den a conocer sobre la organización interna del sistema tanto a micro como macronivel (Iwamura et al. 2014; Railsback and Grimm 2011). Al tratar de reproducir dichos patrones simultáneamente, se trabaja en la "decodificación" de la organización interna del sistema (Railsback & Grimm, 2011), es decir, en la comprensión del actuar de cada uno de los componentes del modelo.

Este tipo de modelación requiere la formulación de cuestionamientos o hipótesis que determinen lo que se explorará o buscará en la creación y modelación del sistema. En el caso del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel, a través del análisis realizado en el Capítulo VI, se observaron los siguientes patrones o tendencias de importancia para este autor:

1. Aumento de macroalgas y disminución de coral/macronivel
2. Aumento de peces herbívoros territoriales: "ratización" del arrecife/micronivel
3. Disminución de macrocarnívoros/micronivel

De la misma forma, para ciertos organismos como los carnívoros, se encontró mayor cantidad de ellos en la zona de manejo de alta intensidad (Intensiva), así como también un número estable de peces raspadores. Debido a esto, se podrían explorar a través de la modelación basada en agentes sobre las siguientes preguntas:

1. ¿De qué forma fluctuará el número de peces carnívoros en la zona intensiva a comparación de las otras dos zonas en los años simulados?
2. ¿De qué forma fluctuará la densidad peces herbívoros territoriales en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel en los años simulados? ¿Este tipo de peces dominará el arrecife?
3. ¿De qué forma afectarán los cambios de fase coral-alga-coral al arrecife? ¿Fluctuarán de manera constante en el PNAC?

Durante el desarrollo del presente documento, se observó el comportamiento de distintos gremios de peces y grupos bentónicos en una magnitud de tiempo aproximada a una década. Adicionalmente, estudios similares, siendo algunos de índole predictivos, han analizado datos de campo en períodos de tiempo mayor al mencionado, que van de 20 a 50 años (Gardner et al. 2003; Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011; Paddock et al. 2009; Schmitter-Soto et al. 2018).

Diversos modelos basados en agentes, tanto en ecosistemas marinos como en terrestres toman como ventana de tiempo para una simulación un lapso que va de 100 a 150 años (Iwamura et al. 2014; Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011). Tomando en cuenta estos antecedentes, los agentes involucrados en las cuestiones desarrolladas de este estudio, fueron explorados en la modelación basada en agentes en un lapso de 100 pasos de tiempo (años) por cada simulación. Para esto, es importante describir el tipo de interacciones que dichos componentes tienen en el arrecife.

### **VII.4.2.1. Retroalimentación e interacciones**

Los mecanismos de retroalimentación e interacciones entre componentes (agentes) en un arrecife coralino son numerosos, así como los efectos resultantes de estas (Harborne et al. 2017; Mumby and Steneck 2008; Pendleton et al. 2016). En el capítulo anterior se pudo observar la importancia estadística del cambio de densidades y coberturas de ciertos grupos de organismos, entre ellos la cobertura de coral vivo, la densidad de peces carnívoros y herbívoros. La interacción entre estos organismos refuerza ciertos procesos de retroalimentación más conspicuos y estudiados ecológicamente en los arrecifes coralinos, los cuales se decidieron modelar en este capítulo a través de la MBA y que se describen a continuación:

- Coral-alga: Las macroalgas, así como las algas tapete (TURF) deben mantener en el sistema coberturas menores a las de los corales. Existe una competencia entre algas y corales por el espacio disponible que con el tiempo provoca disminución de nutrientes y bloqueo de luz necesarios para las funciones básicas de los corales. Las algas, al tener una tasa de crecimiento mayor que los corales, terminan dominando el sistema ocasionando un punto de inflexión dándose el cambio de fase. Esto significa el ecosistema dominado por coral cambia a uno dominado por algas (Done, 1992; Hughes, 1994; McCook et al., 2001).
- Alga-herbívoro territorial: La población de peces del género *Stegastes* ha sido estudiada en su relación como herbívoros y el mantenimiento de su alimento (algas tapete). Se ha observado que debido a su territorialidad y cuidado con dichos organismos, ayudan al crecimiento de este tipo de algas, clasificándoles como jardineros de estas. La revisión bibliográfica mostró que a mayor cobertura algal mayor número de estos peces, tanto en abundancia como en especies de este género (Halpern and Floeter 2008; Randazzo Eisemann et al. 2019).
- Herbívoros raspadores-coral: Los peces de los géneros *Scarus* y *Acanthurus* son considerados peces herbívoros que remueven el sustrato del alga objetivo lo que

deja ligeras pero distintivas marcas de sus mordidas. Esto ha sido documentado con anterioridad, siendo que dicha interacción puede llegar a dañar la integridad física y funcional de colonias de corales (Halpern and Floeter 2008; Hernández-Landa et al. 2015).

- **Macrocarnívoros-herbívoros:** generalmente, la rutina de cacería de los peces que se alimentan de otros peces consiste en diversos comportamientos que pueden ser a) acuartelamiento, cuando el pez busca por una presa de forma serpenteante con cambios bruscos de dirección, b) cacería, cuando el predador se orienta y cierra hacia su objetivo, y c) ataque, cuando el pez se encuentra a una distancia de ataque e intenta capturar a su presa (Potts 1981; Shafer 2007). Durante el acuartelamiento, el carnívoro busca al herbívoro más cercano que sea menos del 1% de su propia masa corporal (Meyer et al. 2001) y dentro de su campo de visión (50 m aproximadamente). Una vez identificado su objetivo, el carnívoro nada hacia él con aproximadamente el doble de la velocidad media del herbívoro. Cuando se encuentra a menos de 20 m para atacar, disminuye la velocidad y se orienta con mayor precisión. Si el carnívoro se acerca a menos de 10 metros del herbívoro, el ataque es exitoso y la presa es consumida. Los herbívoros evitan la captura por medio de una constante vigilancia y evasión. Además de nadar y pastar, los herbívoros reaccionan ante la presencia de piscívoros. Si se ve un piscívoro a menos de 30 m, los herbívoros identifican el agujero más cercano. Si el herbívoro está en buenas condiciones y el agujero está a más de 10 m de distancia, los peces (y típicamente todo el cardumen) nadan hacia el agujero y permanecen dentro de los 10 m de él mientras el depredador se encuentre a la vista. Si el depredador se acerca a menos de 10 metros, el pez se "esconde" en el agujero. Durante su escondite, no nadan ni pastan, y son "invisibles" para los depredadores, que cambian de objetivo o siguen adelante (Potts, 1981; Shafer, 2007).

#### *VII.4.2.2. Componentes del modelo*

Tomando en cuenta lo anterior, cada uno de los componentes fue clasificado acorde a las características de cada tipo de agente modelado en el programa NetLogo: tortuga (agente móvil), parche (agente no móvil), enlace (agente conector) u observador (agente de instrucciones) (**Tabla VII. 1.**).

**Tabla VII. 1. Indicadores ecológicos del presente estudio que serán tomadas como agentes para la MBA utilizando el programa NetLogo.**

<b>Indicador</b>	<b>Tipo de agente NetLogo</b>	<b>Abreviación</b>
Cobertura coralina viva	Parche	CCV
Cobertura macroalgas	Tortuga	Cmac
Herbívoros territoriales	Tortuga	HTer
Herbívoros raspadores	Tortuga	Hras
Macrocarnívoros	Tortuga	Mcar

Cabe mencionar que debido a la alta tasa de crecimiento que presentan las algas, así como la tasa de consumo de éstas por los herbívoros representados, éstas fueron consideradas como tortugas o agente móvil.

#### VII.4.2.3. *Introducción y parametrización de datos*

Una vez definido y estructurado los distintos tipos de agentes que conformaron el MBA CoReef-Cozumel, se procedió a la definición de la información que cada agente modeló. Los parámetros utilizados por cada agente se mencionan en la **Tabla VII. 2**.

**Tabla VII. 2. Parámetros utilizados por cada componente en la modelación basada en agentes.**

Agente	Información	Parámetro	Paso de tiempo	Fuente
CCV	Cobertura relativa	Porcentaje		
Cmac	Cobertura relativa	Porcentaje		
HTer	Abundancia	Número de individuos x 100 m <sup>2</sup>		Datos analizados en el capítulo VI del presente documento.
Hras	Abundancia	Número de individuos x 100 m <sup>2</sup>	Anual	
Mcar	Abundancia	Número de individuos x 100 m <sup>2</sup>		

#### VII.4.2.4. *Información de los agentes*

Las tortugas fueron parametrizadas con datos de abundancia en densidad consistente en el número de individuos por cada 100 m<sup>2</sup>. Se tomaron en cuenta los datos iniciales (año 2004) de los arrecifes monitoreados y estudiados en el capítulo VI del presente documento (Paraíso, Chankana'ab, Yucab, Paso del Cedral, Dalila y Colombia), cuyo promedio de densidad representó a las tres zonas de manejo del Parque: Intensiva, baja intensidad y restringida. Los parches fueron parametrizados con los datos de cobertura relativa en su porcentaje utilizando también el primer año de estudio de cada zona de manejo (**Tabla VII. 3**).

**Tabla VII. 3. Datos de los agentes (promedio de coberturas relativas y abundancias) del primer año (2004) de estudio a utilizar para la modelación.**

Agente	Intensiva (Paraíso, Chankana'ab y Yucab)	Baja Intensidad (Dalila y Paso del Cedral)	Restringida (Colombia)
CCV*	23	29.5	21
Cmac*	30	27.3	48
HTer**	1	1	1
Hras**	7	8	7
Mcar**	19	12	1

\* Cobertura en porcentaje (%)

\*\* Densidad: # individuos/100 m<sup>2</sup>

Cada agente del tipo tortuga posee parámetros intrínsecos que rigen distintas acciones de su biología, tales como movimiento, reproducción y alimentación. Los datos obtenidos reflejan el censo de peces de talla adulta. Debido a esto, el dato por cada paso de tiempo modeló la densidad de peces adultos. Los parámetros que rigen y pertenecen a las tortugas del modelo CoReef-Cozumel; en específico a herbívoros raspadores, herbívoros territoriales y macrocarnívoros; se mencionan en la **Tabla VII. 4**.

**Tabla VII. 4. Descripción de los parámetros intrínsecos del MBA CoReef-Cozumel en sus distintos componentes (agentes).**

Parámetro	Identificador NetLogo	Cantidad	Unidad	Comentario
<b>Energía-reproducción-raspadores</b>	Birth-energy-scrapers	8	Kilocalorías (Kcal/año)	Se refiere al umbral mínimo de energía que los herbívoros raspadores, territoriales y los carnívoros deben de alcanzar para poder reproducirse.
<b>Energía-reproducción-herbívoros</b>	Birth-energy-herbivoros	5		
<b>Energía-reproducción-carnívoros</b>	Birth-energy-carnivoros	10		
<b>Paso-herbívoros</b>	Step-herbivoros	7*	Metros (m/año)	Se refiere a la distancia recorrida por cada distinto tipo de agente. Ver <b>Tabla VII. 5</b> .
<b>Paso-raspadores</b>	Step-scrapers	9**		
<b>Paso-carnívoros</b>	Step-carnivoros	20**		
<b>Energía inicial scrapers</b>	Initial-energy-scrapers	50	Kilocalorías (Kcal/año)	Se refiere a la energía con que cada tipo de agente inicia su actividad en el modelo. Ver <b>Tabla VII. 6</b> .
<b>Energía inicial herbívoros territoriales</b>	Initial-energy-herbivoros	20		
<b>Energía inicial macrocarnívoros</b>	Initial-energy-carnivoros	60		

\*Por 10 a la segunda potencia; \*\*Por 10 a la cuarta potencia.

**Obtención de parámetros intrínsecos**

Los parámetros descritos en la **Tabla VII. 4** hacen referencia a los utilizados después de los procesos de verificación y calibración. Se especifica a continuación el detalle de cada uno de la obtención de dichos parámetros.

1. **Tasa de crecimiento de algas:** estimaciones empíricas de la productividad por m<sup>2</sup> de las algas turf acorde a Morrissey, (1985) es de 2.4 g-C/d; y de la biomasa de cultivo de estas en un 100% de cobertura es 35 g-C/ m<sup>2</sup>; acorde a Hatcher, (1981). En modelos realizados se ha tomado en cuenta la extensión del mismo y los parámetros mencionados, por ejemplo, Shafer, (2007) utilizó el promedio del paisaje arrecifal de 25 ha de sustrato de algas, por lo cual este autor fijó la tasa de crecimiento en 0.02 g-C/m<sup>2</sup>/d.
2. **Longitud de paso (distancia):** La velocidad de natación de los peces herbívoros (raspadores) son del orden de 10 metros por hora, mientras que los carnívoros cruzan por el arrecife a velocidades de 100 metros por hora (Holland et al., 1996). Mientras que, para los peces herbívoros territoriales, en específico el género *Stegastes*, la distancia promedio que recorre al día es de 2 metros (Dromard et al., 2018). Para el presente modelo se realizó un ajuste en los parámetros de cada agente (**Tabla VII. 5**) tomando en cuenta la extensión geográfica de la zona de manejo modelada y la distancia que recorren por año, ya que los datos incluidos en el modelo son de dicha magnitud (anuales).

**Tabla VII. 5. Longitud de paso promedio de los distintos agentes modelados.**

Agente	Distancia	Unidad	Fuente	Dato ajustado
<b>Herbívoros territoriales (Hter)</b>	2	m/día	Dromard et al., 2018; Shafer et al., 2007	730 m/año
<b>Herbívoros raspadores (Scrp)</b>	240	m/día	Shafer et al., 2007; Pittman et al., 2014	87,600 m/año
<b>Macrocarnívoros (Mcar)</b>	550.2	m/día	Chapman & Kramer, 2000; Farmer & Ault, 2011; Garcia et al., 2014; Hitt, Pittman, & Brown, 2011; Hitt, Pittman, & Nemeth, 2011; Popple & Hunte, 2005	200,823 m/año

3. **Tasas de consumo:** El consumo de cada tipo de agente se obtuvo a través de la revisión bibliográfica. Los datos encontrados fueron ponderados a la tasa anual (**Tabla VII. 6**).

**Tabla VII. 6. Tasas promedio de consumo de los distintos agentes modelados**

Agente	Consumo	Unidad	Fuente	Dato ajustado
<b>Herbívoros territoriales (Hter)</b>	88	mg PS/día	Polunin et al., 1995	32.12 g/año
<b>Herbívoros raspadores (Scrp)</b>	7	g PS/m <sup>2</sup> /día	Durán & Claro, 2009	2,555 g PS/m <sup>2</sup> /año
<b>Macrocarnívoros (Mcar)</b>	1.26	Kg/ha/día	Shafer, 2007	459,900 g/año/ha

PS = Peso seco

4. **Energía:** El crecimiento y sobrevivencia de los peces es una función de la asimilación diaria (energía en kilocalorías (kcal)). Las tasas de asimilación diaria son una función de la biomasa de los peces, la profundidad y el número de eventos de búsqueda de alimento exitosos (Bruggemann et al. 1994). Para proceder a la integración de las tasas de energía, se siguió el ejemplo de modelos basados en agentes ya existentes en la biblioteca virtual de NetLogo, en específico el "Wolf Sheep Predation" así como los datos de referencia utilizados por Shafer, (2007). Para esto, también se realizó una búsqueda bibliográfica de las preferencias alimenticias de los géneros más abundantes de cada grupo de agentes (raspadores y herbívoros territoriales) (Dromard et al. 2018; Durán and Claro 2009). Posteriormente, por cada preferencia alimenticia se investigó la ingesta en gramos por cada tipo de nutriente (proteínas, carbohidratos y lípidos) (Dromard et al. 2013; El-Shenody, Ashour, and Ghobara 2019; Freile-Pelegrín et al. 2020; Mohammadi, Tajik, and Hajeb 2013). Esto fue transformado a kilocalorías acorde a la revisión bibliográfica (Mahan, Escott-Stump, and others 2004) y posteriormente multiplicado por el consumo descrito en la **Tabla VII. 6.**

**Tabla VII. 7. Energía obtenida del consumo de las preferencias alimenticias documentadas de los herbívoros territoriales y raspadores.**

Tabla VII.7.1. Obtención de la energía obtenida de las preferencias alimenticias de peces herbívoros territoriales					
Preferencia alimenticia	Proteínas	Lípidos	Carbohidratos solubles	Carbohidratos insolubles	Fuente bibliográfica
<b>Detritus</b>	8.4	6.35	10.6	18.7	Promedios de los datos tomados de Dromard et al. 2013 (mg g-1)
<b>Turf</b>	5.7	6.35	17.55	51	
<b>Macroalgas</b>	26.85	30.55	59.5	80.65	
<b>Invertebrados</b>	8.2	7	10.5	5.1	
	<b>Kilocalorías (g)*</b>				<b>Total</b>
<b>Detritus</b>	0.0336	0.05715	0.0424	0.0748	0.20795
<b>Turf</b>	0.0228	0.05715	0.0702	0.204	0.35415
<b>Macroalgas</b>	0.1074	0.27495	0.238	0.3226	0.94295
<b>Invertebrados</b>	0.0328	0.063	0.042	0.0204	0.1582
				<b>Total (Kcal/g)</b>	<b>1.66325</b>

Tabla VII.7.2. Obtención de la energía obtenida de las preferencias alimenticias de peces herbívoros raspadores

Preferencia alimenticia	Carbohidratos	Proteínas	Lípidos	Unidad	Fuente bibliográfica
<i>Chaetomorpha spp.</i>	27.9	13.3	1.6		Freile-Pelegrín et al., 2019
<i>Dyctiota spp.</i>	25.35	7.28	7.5	% peso seco (g/100 g)	El-Shenody et al., 2019
<i>Jania spp.</i>	30	10.5	1.5		Mohammadi et al., 2013
	<b>Kilocalorías (g)*</b>			<b>Total</b>	
<i>Chaetomorpha spp.</i>	1.116	0.532	0.144	1.792	
<i>Dyctiota spp.</i>	1.014	0.2912	0.675	1.9802	Mahan et al., 2004*
<i>Jania spp.</i>	1.2	0.42	0.135	1.755	
			<b>Total (Kcal/g)</b>	<b>1.8424</b>	

Respecto al consumo en calorías de los peces macrocarnívoros, este dato fue ponderado tomando en cuenta su tamaño promedio (Shafer 2007), su consumo (Tabla VII.6), así como el consumo en calorías de los peces raspadores y el tamaño promedio de estos.

#### VII.4.2.5. Las reglas de los agentes

Estas reglas se refieren a la base de las instrucciones en el código que se generó en la plataforma NetLogo para cada uno de los agentes. Para esto se tomó en cuenta lo documentado con respecto a su biología y fisiología (Shafer, 2007). Estas reglas, también toman en cuenta las interacciones o procesos de retroalimentación que surgen entre los agentes modelados y las cuáles fueron descritas en la sección VII.4.2.1.

Agentes tortugas:

- Herbívoros raspadores (Hras): Este tipo de agente se moverá buscando parches con algas turf, sin importarle si está o no sobre coral. Al toparse con algún parche que cumpla esta condición, él comerá el alga. De esta forma, el agente ganará energía para poder moverse y en cierto caso, al llegar a la energía de reproducción requerida, reproducirse. Si el agente no llegara a encontrar su alimento mientras pierde su energía al moverse, este morirá.
- Herbívoros territoriales (Hter): Estos agentes tenderán a cuidar del crecimiento de las algas turf, tenderán a quedarse en un sitio cercano a donde se concentren este tipo de algas. Comerán de ellas y ganarán energía para el cuidado y cultivo de dichas camas de algas. Sí llegaran a alcanzar la energía necesaria para su reproducción, un segundo cardumen (breed/hatch) emergerá. Si las algas mueren el pez perderá energía hasta encontrar más alimento. Si esto no ocurre, el pez muere.
- Macrocarnívoros (Mcar): Estos agentes representan a los peces carnívoros, cuya dieta se basa principalmente en alimentarse de peces pequeños como los herbívoros territoriales entre otros. Tenderán a moverse buscando dicho alimento,

ganando energía al comer y perdiéndola al moverse. Si su alimento escasea ellos perderán energía y morirán. Si llegan a alcanzar la energía requerida (slider/deslizador) para su reproducción, un segundo cardumen (breed/hatch) emergerá.

- Algas (Cmac): Este agente aparecerá tanto sobre sustrato arenoso como en sustrato coralino vivo. Si lo último ocurre, el coral comenzará a degradarse y el alga subsistirá en dicho parte. Este agente ganará energía debido a los nutrientes en la columna de agua, siendo que, a mayor cantidad de nutrientes, mayor aparición de algas.

Agente parche:

- Cobertura de coral vivo (CCV): Este agente representará principalmente a los corales del orden Scleractínea cuya cobertura se encuentre con tejido vivo. Se observará en parches que no posea algas. Si se da el crecimiento de algas sobre un parche de CCV, éste se irá deteriorando cambiará a un color más pálido para indicar el inicio de su degradación. Si los peces herbívoros se alimentan de las algas sobre el coral, este sufrirá daño y se contabilizará.

### ***VII.4.2.6. Calibración y simulación***

La calibración del modelo se realizó paralelamente junto con los procesos de simulación. De la misma forma, la verificación formó parte esencial para poder determinar el funcionamiento correcto del mismo. En la plataforma de NetLogo, se utilizaron diversas herramientas para cada una de estas etapas de la modelación.

Los datos mencionados en las secciones anteriores (introducción y parametrización de datos, información de los agentes) fueron utilizados como estándar de referencia trazable, ya que estos han sido documentados y utilizados por la literatura concerniente (Martínez-Rendis et al. 2020; Shafer 2007). Al momento de correr la simulación, los datos resultantes fueron comparados con los anteriores observando la dinámica del modelo.

Si la dinámica resultante se observaba alejado de la realidad, los parámetros eran ajustados. A este proceso de comparación y ajuste se denomina calibración. Para este proceso, el modelo fue construido con las herramientas de “sliders” o “deslizadores” para la facilitación de la calibración de los datos de cada tipo de agente (**Figura VII. 1**).

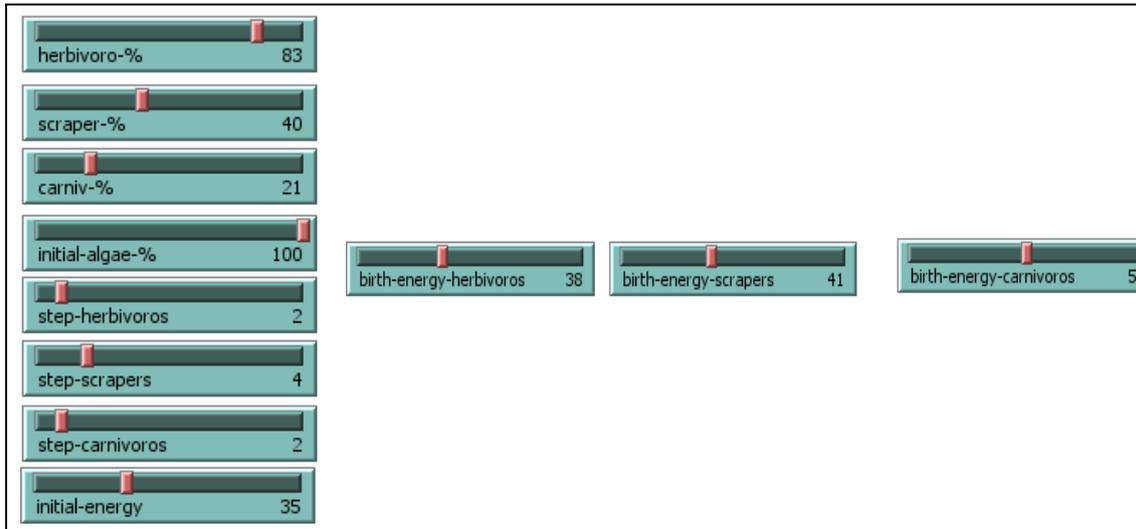


Figura VII. 1. Botones deslizadores utilizados en la modelación CoReef-Cozumel.

Para poder llevar a cabo la calibración, los procesos de simulación son necesarios. Esto incluye las reglas de los agentes en la codificación del programa (Figura VII. 2), siendo necesario conocer la sintaxis que la plataforma NetLogo utiliza. Con esto, se tomó en cuenta la extensión del tiempo a modelar, así como la extensión geográfica por la cual los agentes se desarrollaron.

```

PROJECT-CoReef-Cozumel - NetLogo (C:\Users\rmr_a\Desktop\Abi\DOCTORADO)
Archivo Editar Herramientas Tamaño Pestañas Ayuda
Ejecutar Información Código
Buscar... Comprobar Procedimientos Sangrado automático

globals [ ; variables globales
  temperature
  plankton
  dead-algae
]

breed [ herbivoros herb ] ; a kind of fish
breed [ scrapers scrap ] ; another kind of fish
breed [ carnivoros carniv ] ; a third kind of fish
breed [ algae alg ] ; another component of coral reef

Patches-own [
  area
  hardcoral ; coral the most important variable
]

turtles-own [
  energy ; se definió la energía como variable de las tortugas
]

to setup
  clear-all
  file-open "projectpatches.txt" ; abre el archivo
  let patch-area file-read ; aquí defino variable con let con nombre patch-area y el primitivo file-read sirve para
  file-close ; que el netlogo lea los valores del archivo, necesariamente debe haber un cierre del archivo (file-close)
  (foreach sort patches patch-area [
    ask ?1 [ set area ?2 ] ; cada vez que hay un foreach hay un ?mark asociado, el sort es par que tome en
    ; cuenta los valores de manera ordenada del patch-area (es decir del listado de
    ; valores del archivo que estoy introduciendo al programa
    ; lista de parches (es el item "ask ?1") y lista de valores del archivo (item "area ?2")
    ; coinciden aquí y pide que reemplace
  ])
  show-patch-data
  ask patches [ set pcolor brown ] ; coloreo los parches en color café
  set-default-shape herbivoros "spiralfrons" ; asigné formas de la biblioteca
  set-default-shape scrapers "abahanus" ; por cada tipo de variable
  set-default-shape carnivoros "lutjgriseus"
  set-default-shape algae "plant"
  create-herbivoros herbivoro [ set size 2 ] ; pido que crea mi tortuga de peces herbivoros acorde al número en el slider y se asignó un tamaño por cada variable
  create-scraper scraper [ set size 4 ] ; crea peces scrapers (tortugas) acorde al número indicado en el slider y se asignó un tamaño
  create-carnivoros carnivoro [ set size 7 ] ; crea peces carnivoros (tortugas) acorde al número indicado en el slider
  create-algae initial-algae * [ set color green ] ; crea un número de algas (tortugas) acorde al slider
  ask turtles [
    setxy random-xcor random-ycor
    set energy initial-energy ]
  reset-ticks
end
to go

```

Figura VII. 2. Sintaxis del código empleado para la modelación CoReef-Cozumel.

- Extensión de tiempo del modelo: el tiempo de simulación progresa en pasos discretos. Debido a que la información utilizada es anual, entonces se consideró que cada paso de tiempo (tick) es de un año en el presente modelo.

- Extensión geográfica del modelo: al referirnos a este punto, se debe tomar en cuenta el espacio que se está modelando. En este caso se trata de un Parque Nacional conformado por un total de 21 arrecifes, de los cuales se analizaron seis: Paraíso, Chankana'ab, Yucab, Paso del Cedral, Dalila y Colombia. Para efectos del presente modelo, se realizó la simulación tomando en cuenta las zonas de manejo estipuladas del Parque: Intensiva, Baja Intensidad y Restringida. Por cada zona de manejo la extensión geográfica varía, por lo cual se calculó el tamaño de pixel por cada zona a representar y fue expresado en NetLogo tomando en cuenta el tamaño de la cuadrilla utilizada (**Tabla VII. 8**).

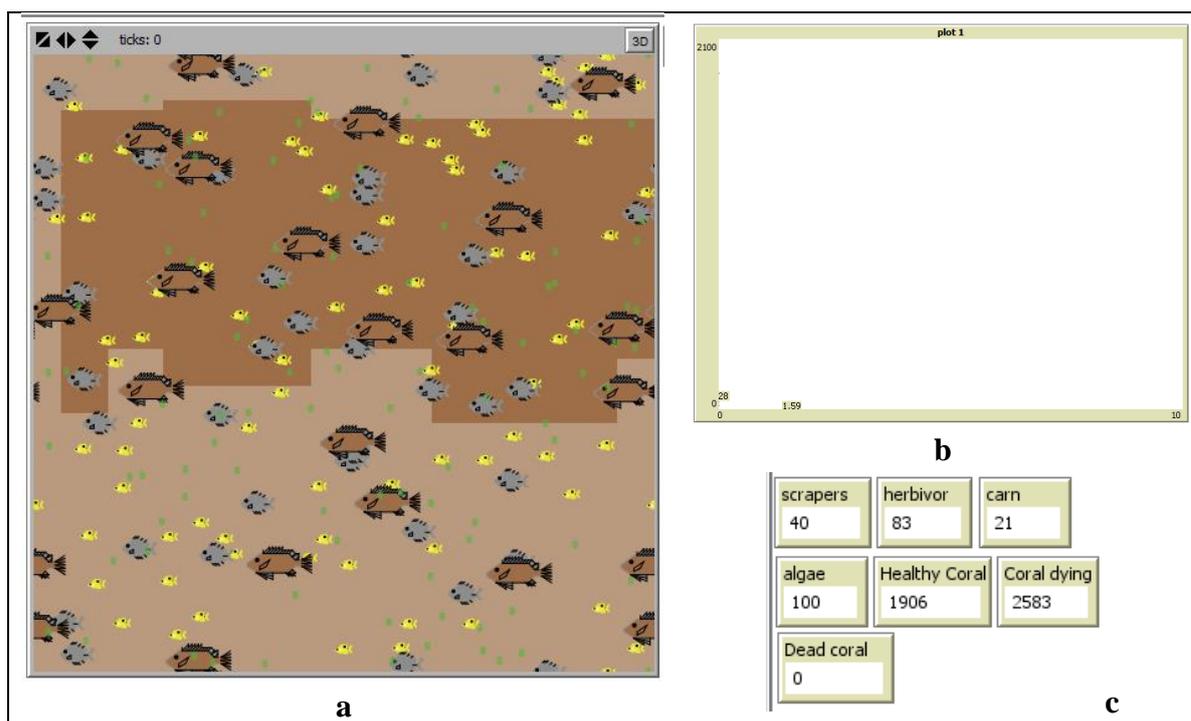
El punto de ubicación de cada agente es monitoreado en NetLogo a través de un espacio euclidiano (x, y), sirviendo como origen (0,0) el centro de la cuadrilla (grid). Las celdas (parches) se representaron como espacios de 67 por 67 pixeles, los cuales fueron representados en la modelación con el porcentaje de cobertura algal y de coral por cada zona determinado en el capítulo VI de este documento. Para esto se tomó el total de pixeles de la cuadrícula y se calculó el número de pixeles que representa el porcentaje de cada cobertura bentónica representada (**Tabla VII. 8**). De la misma forma, la extensión geográfica (m<sup>2</sup>) representada en cada escenario (zona de manejo), fue dividida entre el total de celdas (pixeles) de la cuadrilla obteniendo una proporción del tamaño de la celda representado así la extensión de cada zona de manejo por escenario.

Para obtener los porcentajes de las coberturas relativas modeladas, fueron tratados multiplicando con la aplicación aritmética necesaria para la obtención de dichos porcentajes.

**Tabla VII. 8. Datos utilizados para agentes bentónicos tipo parche y la extensión geográfica representada.**

	Intensiva		Baja Intensidad		Restringida	
	Cobertura bentónica					
	% Cobertura	# Pixeles	% Cobertura	# Pixeles	% Cobertura	# Pixeles
<b>CCV</b>	23	1032	29.5	1347	21	943
<b>Cmac</b>	30	1347	27.3	1212	48	2155
	Extensión Geográfica*					
<b>M<sup>2</sup></b>	24,478,400.00		15,516,300.00		59,101,500.00	
<b>Proporción</b>	5,453.00		3457		13,166	
<b>Tamaño celda</b>	5.45		3.46		13.17	

El programa NetLogo posee ciertas herramientas para poder observar la simulación completa, esto es, los pasos de tiempo, el comportamiento de los agentes de manera gráfica y numérica. El visualizador (pantalla 3D) es uno de los principales en donde también se observaron los pasos de tiempo a manera de “ticks” (**Figura VII. 3, a**). Así mismo, otros tipos de gráficos fueron incorporados, tales como monitores por agentes (**Figura VII. 3, b y c**). Los monitores arrojan el conteo de cada uno de los agentes por cada paso de tiempo, mientras que en los gráficos se observa el comportamiento de cada grupo de agentes en el tiempo.



**Figura VII. 3. Herramientas del NetLogo utilizadas para observar el proceso de simulación.**

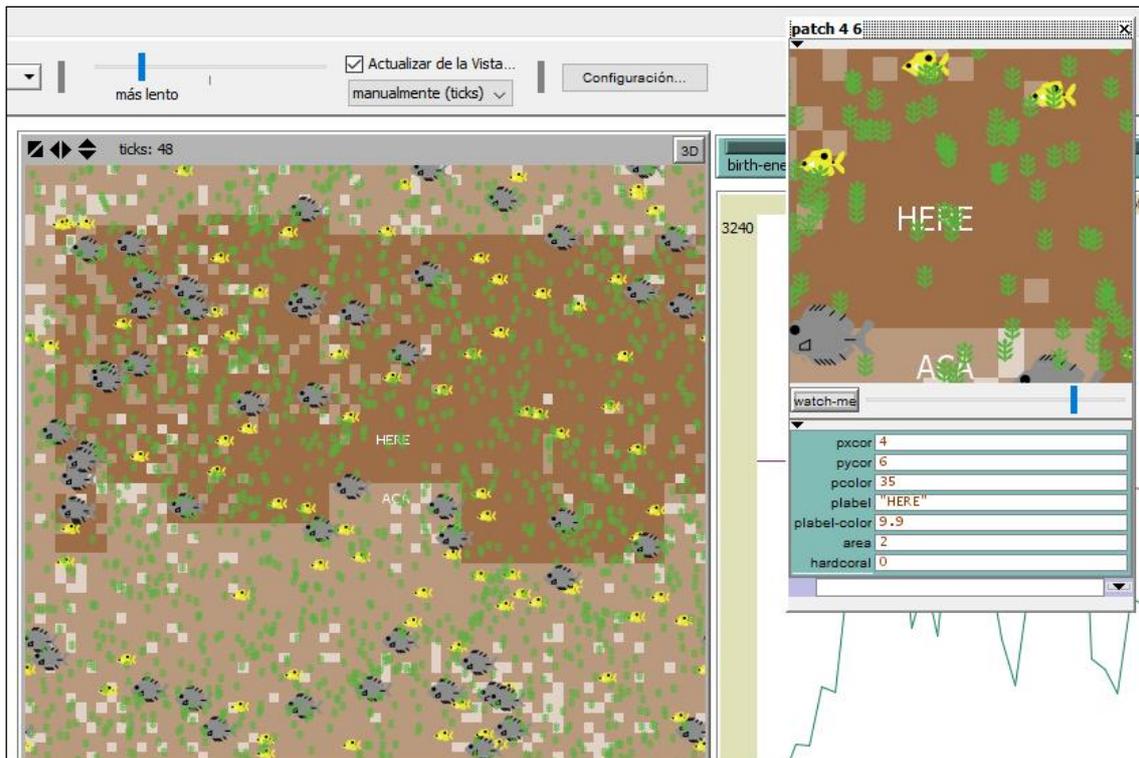
a) Pantalla visualizador 3D, b) Interfaz de gráficos, c) monitores de conteo de agentes.

#### VII.4.2.7. Verificación

Para verificar que el programa funcionaba como se pretendía, se comprobó la microdinámica del modelo bajo varias condiciones evaluando el comportamiento de los agentes en módulos individuales y en varios módulos que componían un subsistema natural (Axelrod 1997; Bart 1995). Los agentes individuales fueron rastreados a través de sus secuencias de comportamiento para verificar el flujo lógico y la secuenciación de los comportamientos e interacciones.

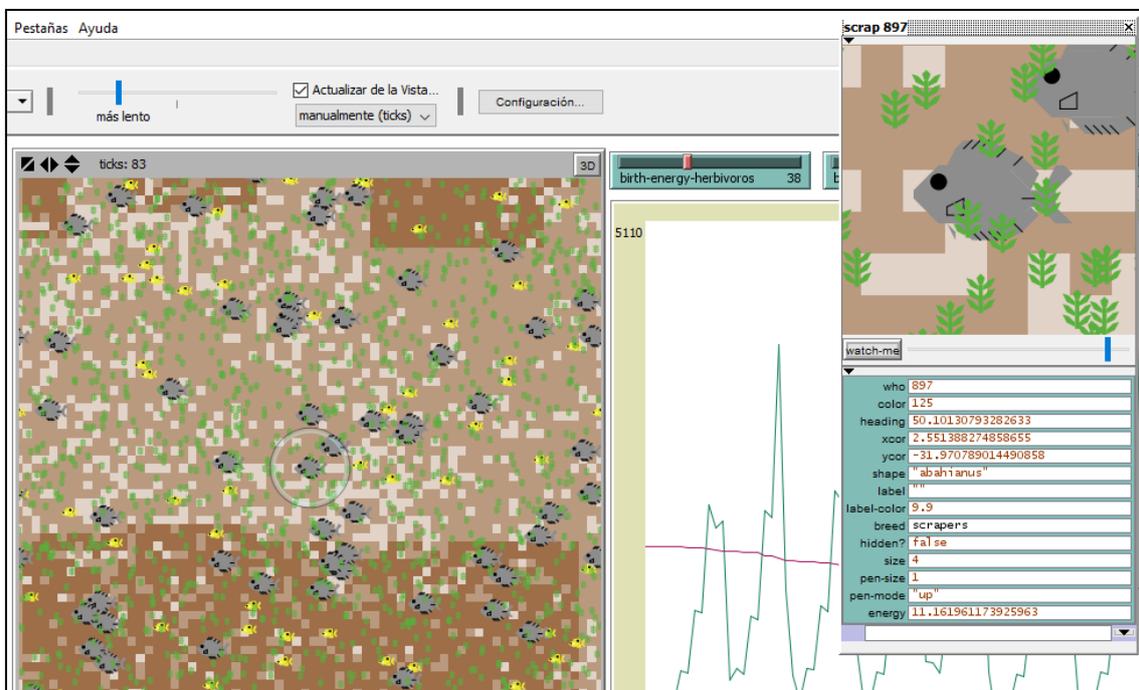
La dinámica del modelo también se verificó mediante la inspección visual de la dinámica espacial y temporal de los movimientos e interacciones de los agentes en la ventana de gráficos, y mediante la supervisión en tiempo real de los valores de los atributos de los agentes individuales y de los gráficos de salida de datos. Esto es posible a través de herramientas como los monitores de agentes (parches, tortugas, observadores y globales), y la terminal de instrucciones.

A través de este tipo de monitores se puede observar el movimiento y el andar de los agentes tortuga, en este caso de cualquier tipo de pez (**Figura VII. 4**), sea herbívoro territorial, raspador, carnívoro o alga, así como inspeccionar y dar seguimiento a cualquier tipo de parche, sea coral vivo y su evolución durante la modelación (coral dañado, coral muerto) o si es sustrato (**Figura VII. 5**).



**Figura VII. 4. Monitor de agente de parches.**

A la derecha en la parte inferior del monitor se observan los datos de localización del parche inspeccionado (4,6), entre otros datos. Del lado izquierdo se puede observar en el visualizador 3D la ubicación del parche inspeccionado con la etiqueta “HERE”.



**Figura VII. 5. Monitor de agentes tortugas.**

A la derecha de la imagen se puede ver la ventana del monitor de tortugas siguiendo el paso del pez raspador (scraper) número 897. De igual forma en la pantalla 3D se observa dicho pez encerrado en un círculo.

Otra forma que se utilizó para verificar el comportamiento del modelo, así como el funcionamiento de la sintaxis del código, fue utilizando la terminal de instrucciones, en la cual se puede desplegar los datos que sean especificados en el código (**Figura VII. 6**). Dichos datos son copiados en una hoja de texto, posteriormente, de manera aritmética se realizaron cálculos para observar la pérdida y ganancia de energía de los agentes, así como la distancia que avanzan en cada paso de tiempo.



**Figura VII. 6. Terminal de instrucciones del NetLogo.**

Imagen de la localización de la terminal de instrucciones del NetLogo (a), ampliación de la sección de la terminal de instrucciones con los datos resultantes de los agentes (b).

Una vez realizada la verificación de cada uno de los agentes, así como el comparar el comportamiento del modelo con la literatura, fue determinado si el modelo es preciso con lo documentado.

#### **VII.4.2.8. Análisis de sensibilidad**

Una vez cerciorado la sintaxis y el adecuado funcionamiento del código, el siguiente paso es la verificación interna de los parámetros con los cuáles no se cuenta información de campo (Iwamura et al. 2014). Este procedimiento incluye un análisis de sensibilidad en dichos parámetros que son utilizadas por las variables modeladas (agentes y sus propiedades).

Acorde a Railsback y Grimm, (2011), el objetivo de este análisis es el comprender que tan sensible es el modelo con los parámetros seleccionados. Para lo anterior, estos autores proponen variar cada uno de los parámetros y examinar los cambios que surgen en la modelación. Los pasos propuestos y llevados a cabo en el análisis de CoReef-Cozumel, son los siguientes:

1. Se identificaron los rangos de variación de cada parámetro a evaluar. Dichos valores suelen ser pequeños (Railsback & Grimm, 2011). Para los efectos de esta modelación se tomaron tres porcentajes de variación por cada parámetro (**Tabla VII. 9**), aplicando las siguientes ecuaciones:

$$P - dP$$
$$P + dP$$

Donde:

P = valor de referencia del parámetro

dP = valor a variar por parámetro

Los autores recomiendan que los valores dP y los respectivos rangos obtenidos sean de las mismas condiciones que el valor P; es decir, si este último es número entero, los demás valores también deben serlo. Por esta razón, los rangos calculados que se obtuvieron con números continuos fueron ajustados hacia el número entero mayor (en caso del rango máximo) o hacia el número entero inferior (rango inferior) (**Tabla VII. 9**).

**Tabla VII. 9. Rangos de valores utilizados por cada parámetro para el análisis de sensibilidad.**

Parámetro	P (valor)	+/- dP		Rangos
Pasos carnívoros	20x10 <sup>4</sup> m/año	25%	5	15-25
		50%	10	10-30
Pasos raspadores	9x10 <sup>4</sup> m/año	25%	2.25~2	7-11
		50%	4.5~5	4-14
Energía de reproducción carnívoros	10 Kcal/año	25%	2.5~3	7-13
		50%	5	5-15
Energía de reproducción raspadores	8 Kcal/año	25%	2	6-10
		50%	4	4-12

P = valor de referencia del parámetro en el modelo ajustado

dP = cantidad a variar del parámetro.

2. Por cada parámetro, se corrió la simulación del modelo para su valor de referencia (P), su rango mínimo (P - dP) y su rango máximo (P + dP). Esto se repitió acorde al número de transectos muestreados por año por cada escenario modelado del PNAC (zona de manejo). De esta forma se obtuvo el promedio de los valores, C, C<sup>+</sup> y C<sup>-</sup>, cuyos valores resultantes fueron graficados. Estos fueron analizados cualitativamente.

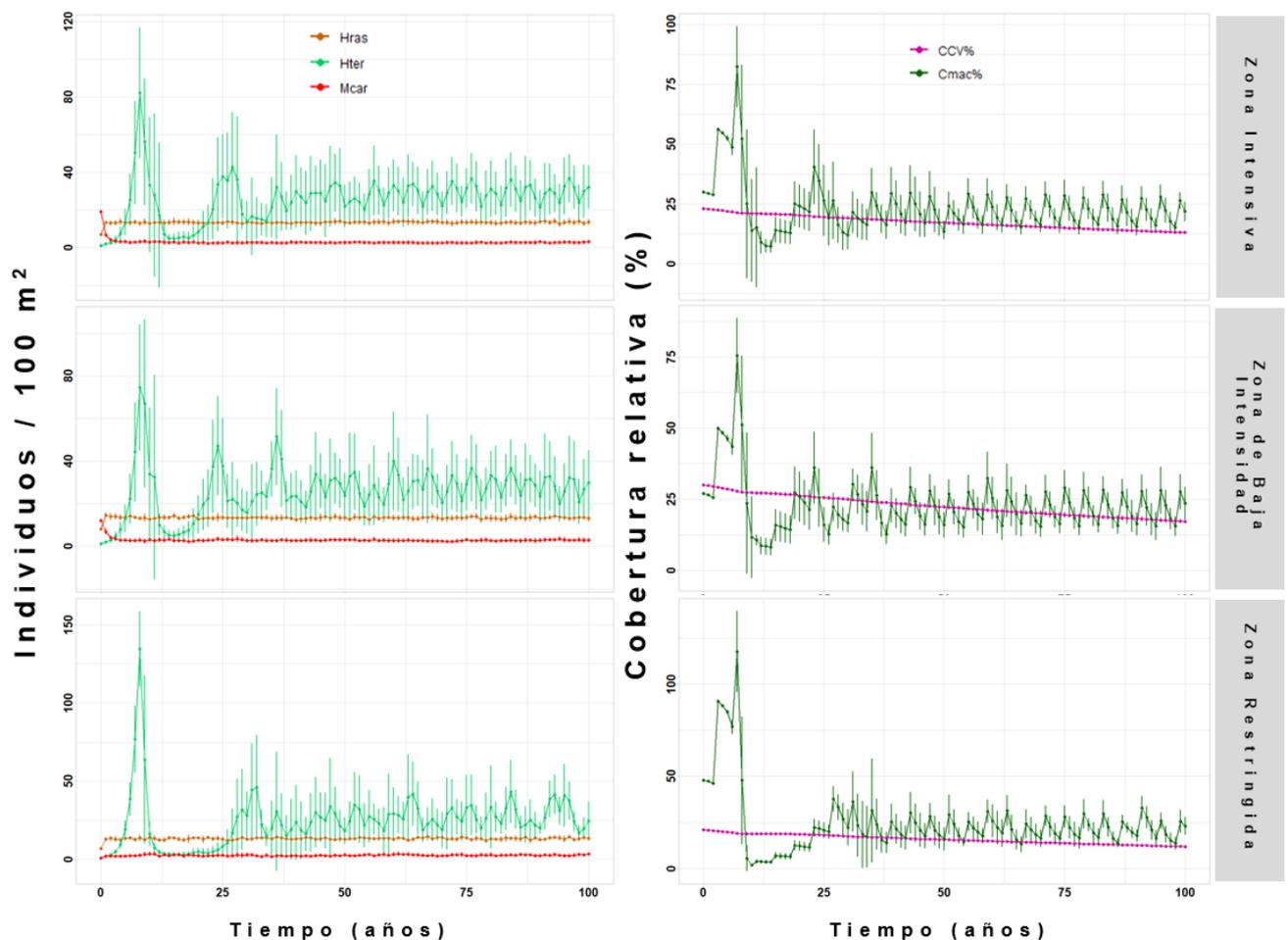
#### **VII.4.2.9. Validación**

Para la validación del MBA CoReef-Cozumel, se observó la dinámica resultante de los tres escenarios, así como la del análisis de sensibilidad. Los trayectos de dichas simulaciones fueron comparados analíticamente entre parámetros. De la misma forma se observó que los resultados sean congruentes con lo observado con los análisis de los datos de campo (capítulo VI) y lo reportado en la literatura. Para esto, también se buscó a consecuencia de las simulaciones realizadas (tanto en el experimento como en el análisis de sensibilidad), predicciones independientes en la dinámica de los agentes modelados.

### VII.5. Resultados

Los resultados de la simulación realizada en tres escenarios representan cada una de las zonas de manejo del PNAC. Se observó el comportamiento de los cinco agentes modelados tomándose en cuenta 100 pasos de tiempo representado en años, así como el promedio del número de transectos de cada zona de manejo.

En cada escenario, se observó una constante en el comportamiento de los cinco agentes: disminución moderada y paulatina de la cobertura coralina, aumento excesivo de cobertura de macroalgas en los primeros 12 años (pasos de tiempo), aumento paulatino del promedio del número de individuos/100 m<sup>2</sup> de los peces herbívoros territoriales (Género *Stegastes*), aumento y una constante presencia reducida en el promedio de densidad de peces herbívoros raspadores (familia Acanthuridae), y una disminución (exceptuando la zona restringida), de los macrocarnívoros (familia Haemulidae). Así mismo, en dichos comportamientos, se observaron las interacciones dadas por el cruce de estos agentes (**Figura VII. 7**).



**Figura VII. 7. Simulación a 100 pasos de tiempo por gremios tróficos y porcentaje de coberturas de bentos (alga y coral) por cada zona de manejo del PNAC.**

CCV% = Cobertura coralina viva, Cmac% = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnívoros, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores; Los bigotes representan la desviación estándar.

### VII.5.1. Gremios tróficos de peces en los escenarios modelados

La densidad del gremio de peces herbívoros raspadores reflejó, en los primeros dos años modelados, un aumento en las tres zonas de manejo (**Figura VII. 7**). Posteriormente, el número de individuos fluctuó entre 12 y 14 por 100 m<sup>2</sup> por cada año, manteniéndose en dicho rango durante los siguientes 98 años (**Figura VII. 7**).

Para el gremio de peces macrocarnívoros, se observó una disminución sólo en los dos primeros años modelados para la zona intensiva y de baja intensidad. Para el tercer año modelado, la densidad promedio de estos peces se mantuvo constante entre 2 y 3 individuos/100 m<sup>2</sup> en ambas zonas. En la zona restringida, este gremio mostró un aumento en los primeros años de la simulación. Posteriormente, la cantidad de carnívoros en dicha zona se mantuvo constante entre 1 y 3 individuos/100 m<sup>2</sup>. En las tres zonas se observaron magnitudes de aumento/disminución de +- 1 individuo en cada paso de tiempo, después de los primeros dos años (**Figura VII. 7**).

El gremio de peces herbívoros territoriales mostró en el paso de tiempo 8, un pico en aumento de hasta 135 individuos/100 m<sup>2</sup> en la zona restringida (**Figura VII. 7**), el cual fue menor en la zona intensiva y de baja intensidad (82 y 75 Individuos/100 m<sup>2</sup>, respectivamente), en el mismo paso de tiempo. Posteriormente, el número de individuos de este gremio disminuyó de manera drástica, sin embargo, las fluctuaciones (aumento/disminución) continuaron con una tendencia al aumento de estos individuos en las tres zonas de manejo (**Figura VII. 7**).

### VII.5.2. Cobertura bentónica en escenarios modelados

Para las coberturas relativas modeladas, se observó la representación de diversos cambios de fase, así como cambios de fase inversos durante los 100 pasos de tiempo. La cobertura de macroalgas mostró porcentajes de hasta 117%. Esto se dio en la zona restringida, siguiéndole en cantidad la zona intensiva con 82% y la de baja intensidad con 76%. Estos picos se dieron en el paso de tiempo 7. Posterior a esto, se observó una disminución paulatina de este grupo en las tres zonas de manejo. A pesar de dicha disminución observada en las tres zonas, las macroalgas se recuperaron para alcanzar una estabilidad aparente observándose cambios de fase y cambios de fase inversos cada cuatro años. No obstante, se observó después del paso de tiempo 50, una sobrepoblación de macroalgas de la cual el sistema no mostró disminución tanto en el primer como en el tercer escenario (**Figura VII. 7**).

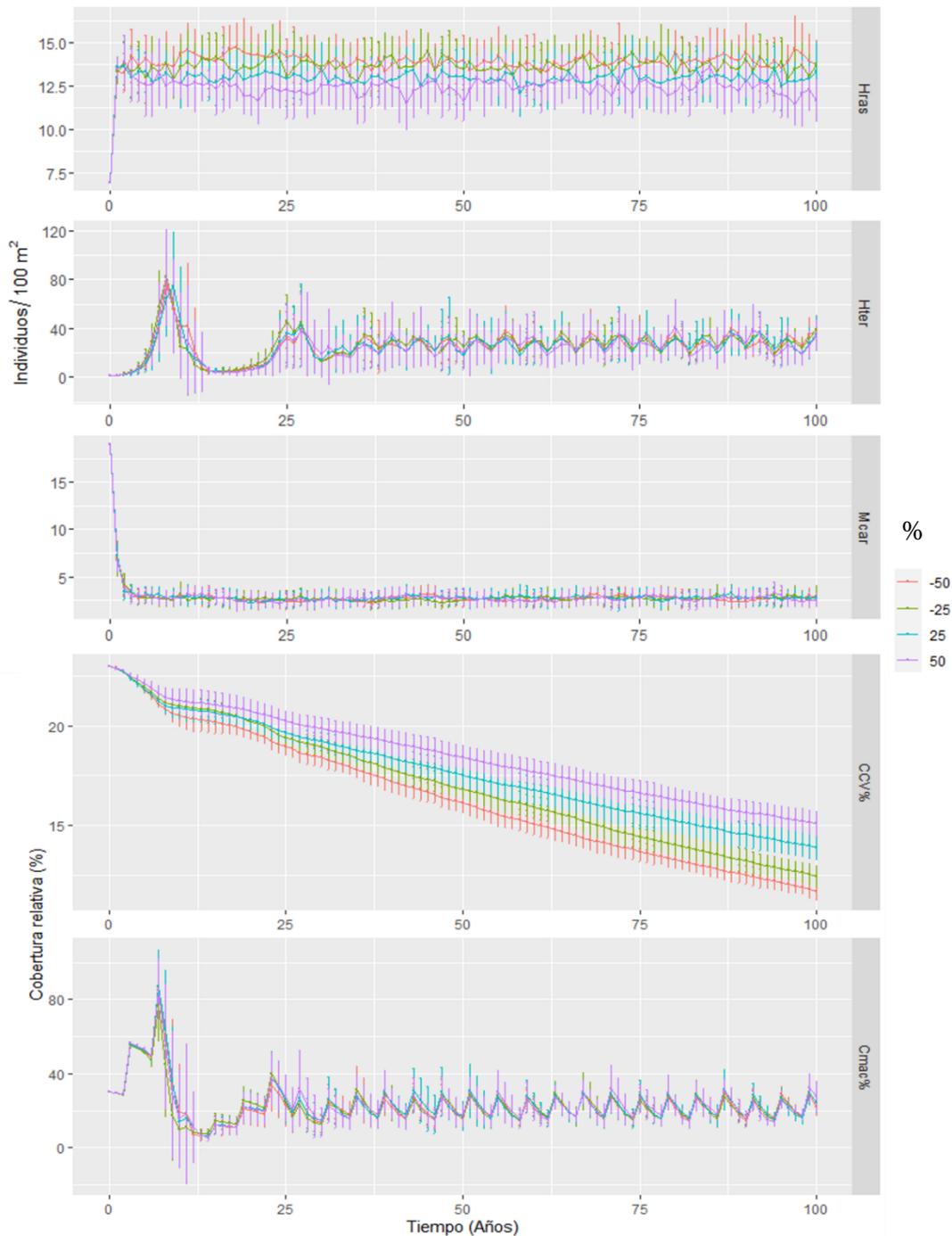
En relación con la cobertura de coral vivo, se observó una disminución gradual en los tres escenarios (zonas de manejo) modelados (**Figura VII. 7**). Se observó menor cobertura de coral en los escenarios de las zonas intensiva y restringida en los 100 años. Mientras que, en la zona de baja intensidad, se observó mayor cobertura de coral (**Figura VII. 7**).

### **VII.5.3. Análisis de sensibilidad**

Los resultados obtenidos se describen por cada parámetro analizado comparando los resultados entre los escenarios (zonas de manejo) utilizados.

#### ***VII.5.3.1. Energía de reproducción para peces raspadores***

En la zona intensiva, la energía requerida por los peces herbívoros raspadores (scrapers) para reproducirse, mostró tener un efecto en la densidad de estos peces (Hras). A mayor energía requerida (50%) para su reproducción, menor densidad; mientras que a menor energía requerida (-50%), mayor densidad. Esto fue plasmado con claridad en los resultados obtenidos en el escenario de la zona de baja intensidad (**Figura VII. 9**) en comparación de los otros dos escenarios (**Figura VII. 8** y **Figura VII. 10**).

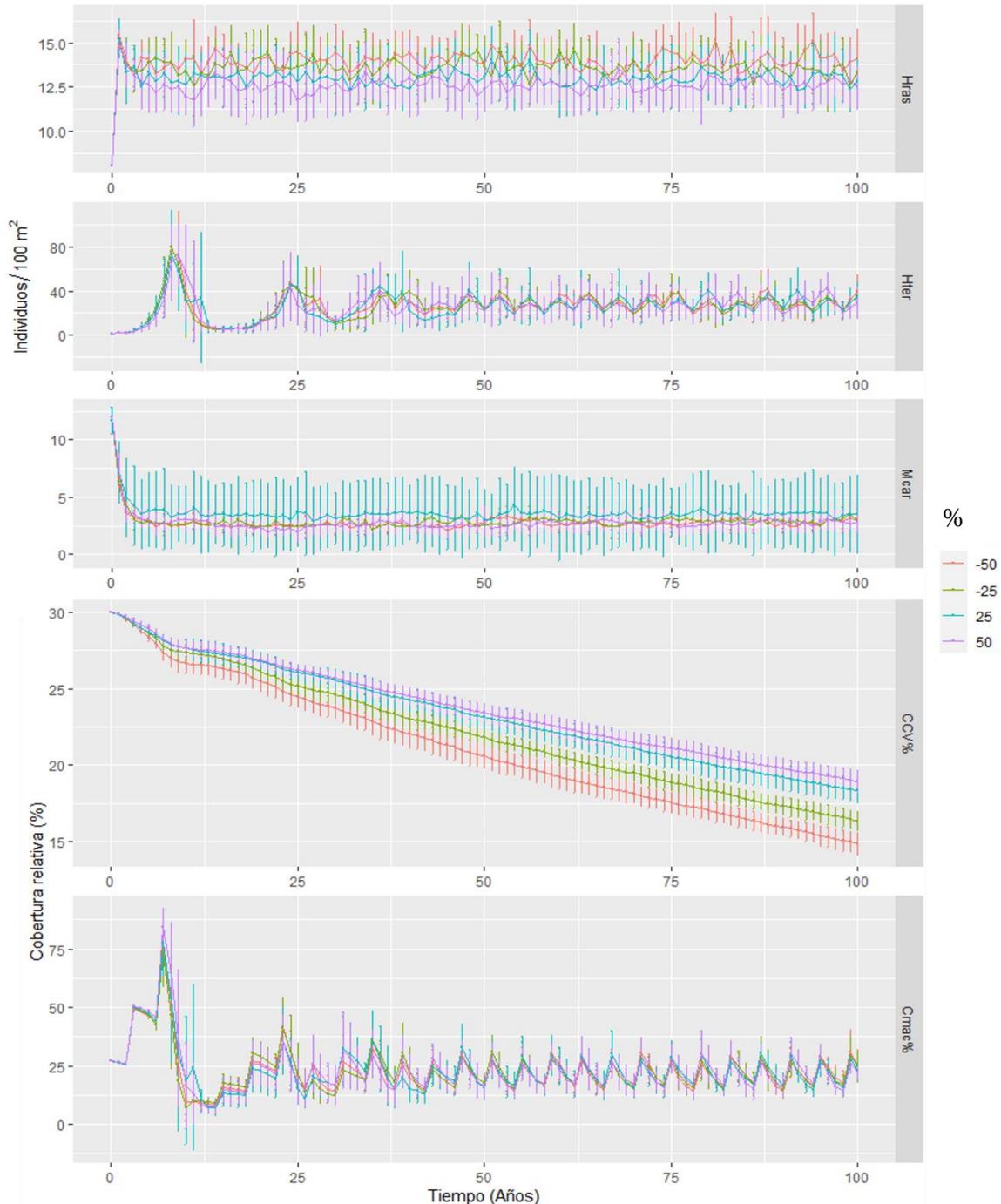


**Figura VII. 8. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona Intensiva.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnivores, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

Dicha dinámica también se reflejó en la cobertura coralina (CCV%): a menor densidad de peces herbívoros raspadores (50%), se encontró una mayor cobertura coralina en el tiempo y viceversa. De la misma forma se observó que la cobertura coralina disminuye con mayor proporción a menor energía requerida por los peces raspadores para su reproducción en los tres escenarios (zonas de manejo) (**Figura VII. 8**).

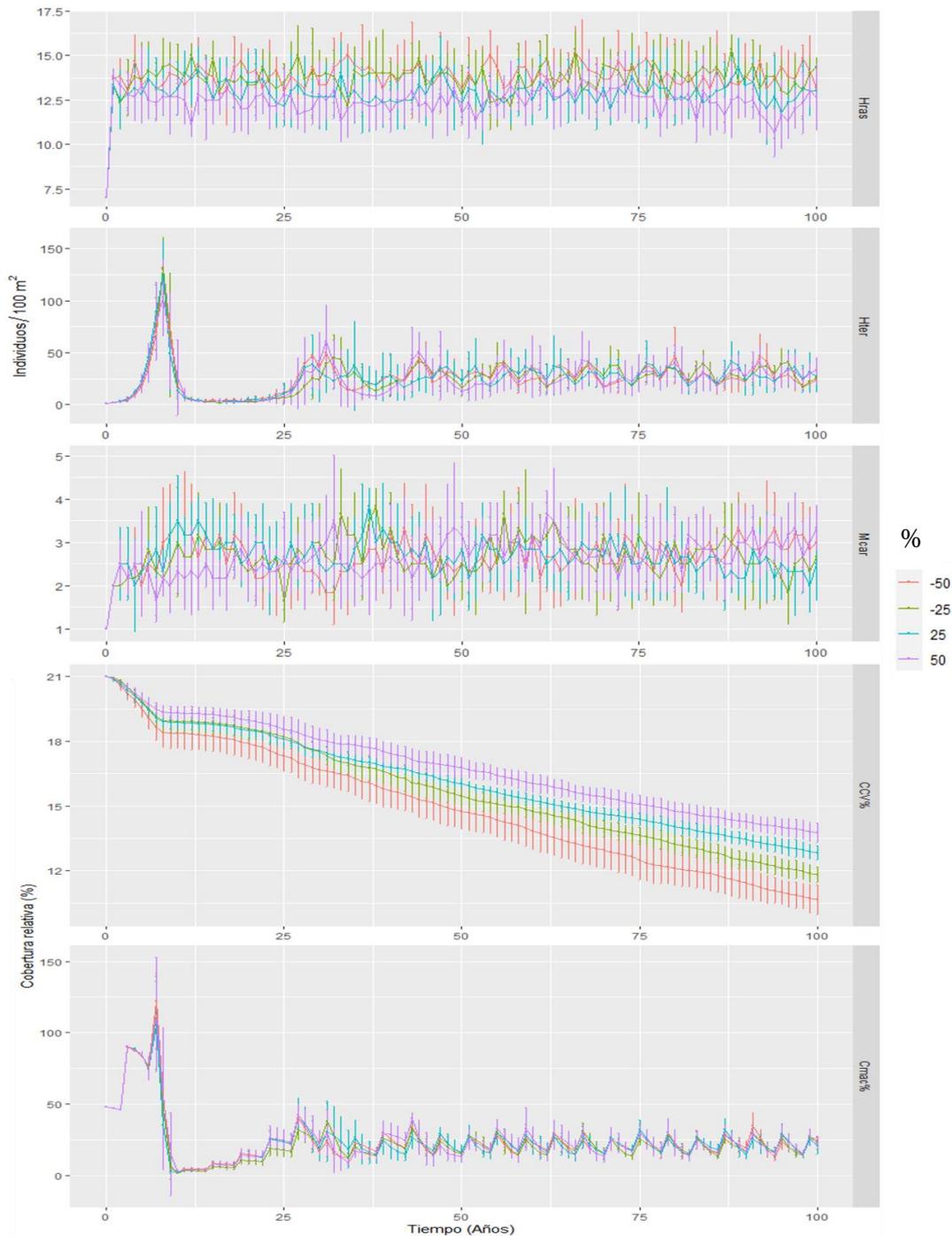
La densidad de los peces herbívoros territoriales y la cobertura de macroalgas mostraron resultados similares en cuanto el efecto de dicho parámetro en sus cuatro rangos modelados. Ambos agentes se observaron con cierta estabilidad en su dispersión, así como en la convergencia de sus cuatro rangos modelados en los tres escenarios. (**Figura VII. 8**).



**Figura VII. 9. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona de Baja Intensidad.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnívoros, Hter = Herbívoro territorial, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

El agente peces macrocarnívoros (Mcar) mostró distintos comportamientos por escenario. En el primer y tercer escenario, correspondientes a la zona intensiva y la restringida, se observó una similitud en los cuatro rangos analizados, los cuales mostraron una convergencia lineal entre ellos, sin embargo, en el último escenario la divergencia entre los rangos es más notable que en el primero. En el segundo escenario (zona de baja intensidad), el rango del 25% de energía requerida para la reproducción de peces raspadores, mostró mayor densidad de peces macrocarnívoros y divergencia de los otros tres rangos (-25%, -50% y 50%). Tomando en cuenta los tres escenarios y sus cuatro rangos, se observó que la zona de baja intensidad conserva mayor densidad de peces y cobertura coralina.



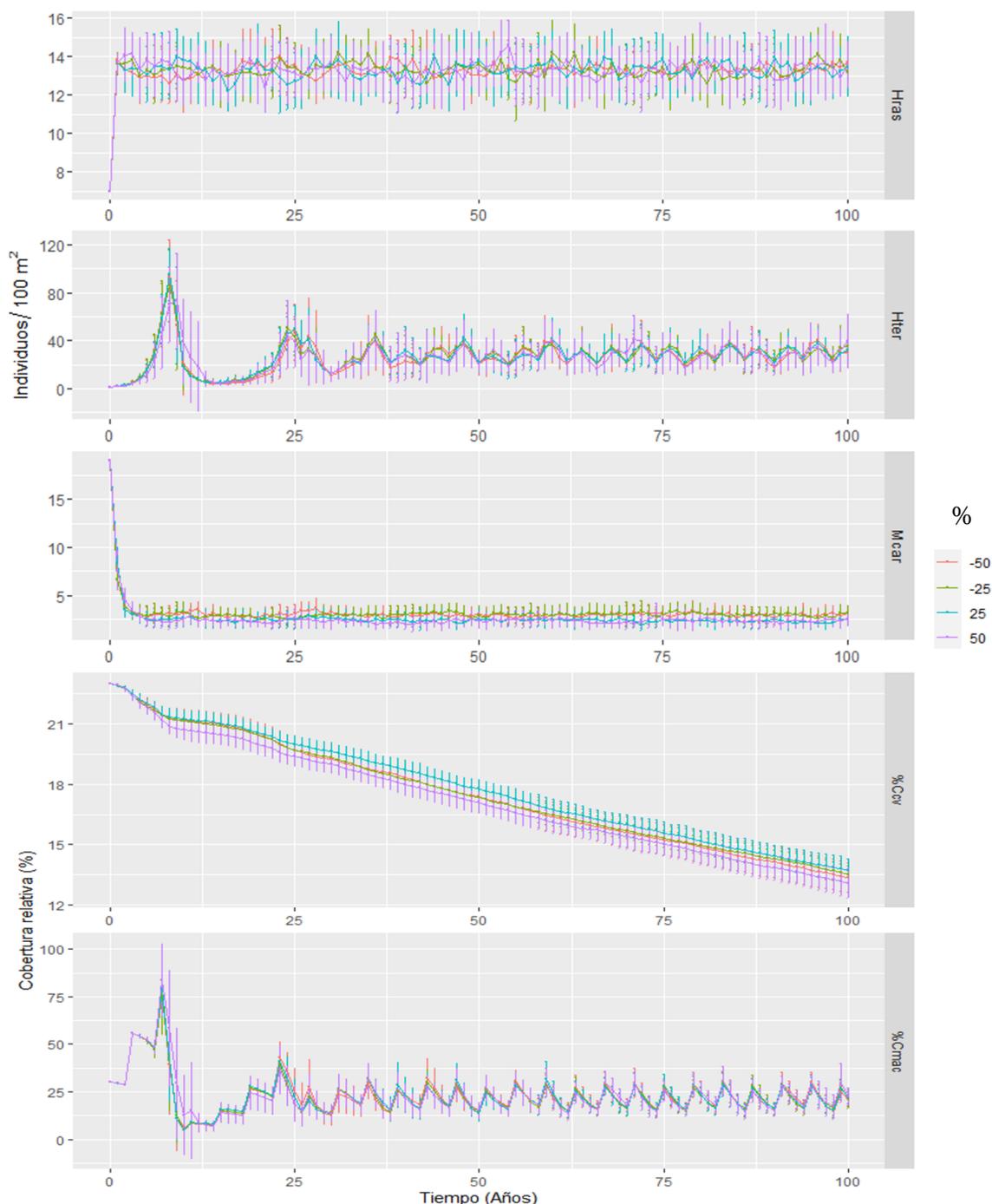
**Figura VII. 10. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía para la reproducción de peces herbívoros raspadores para la Zona Restringida.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnívoros, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

### VII.5.3.2. Energía de reproducción para peces macrocarnívoros

Este parámetro, mostró un efecto esperado para los mismos peces macrocarnívoros, al igual que ocurrió con los peces raspadores. A menor energía (-50%) requerida para su reproducción, se observó mayor densidad de peces carnívoros, y viceversa, en los tres escenarios (**Figura VII. 11**, **Figura VII. 12** y **Figura VII. 13**). Los peces herbívoros

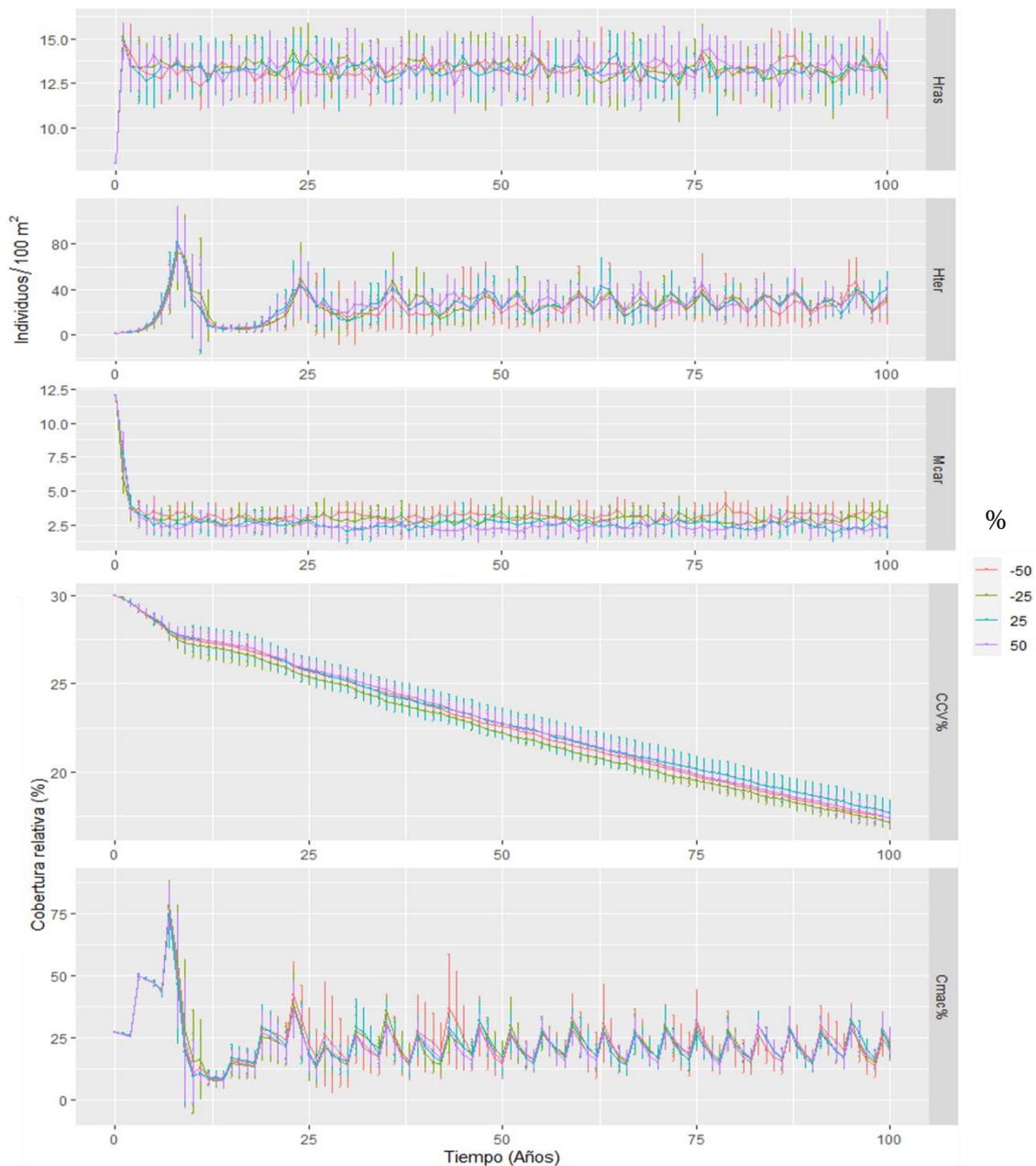
territoriales mostraron una convergencia mayor en los cuatro rangos de los tres escenarios que la de los macrocarnívoros. Sin embargo, en ciertos pasos de tiempo se pudo observar ligeras divergencias en los dos primeros escenarios (zona intensiva y zona de baja intensidad, respectivamente). Se observó a menor energía requerida para la reproducción de macrocarnívoros, menor densidad de herbívoros territoriales.



**Figura VII. 11. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona Intensiva.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoro territorial, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

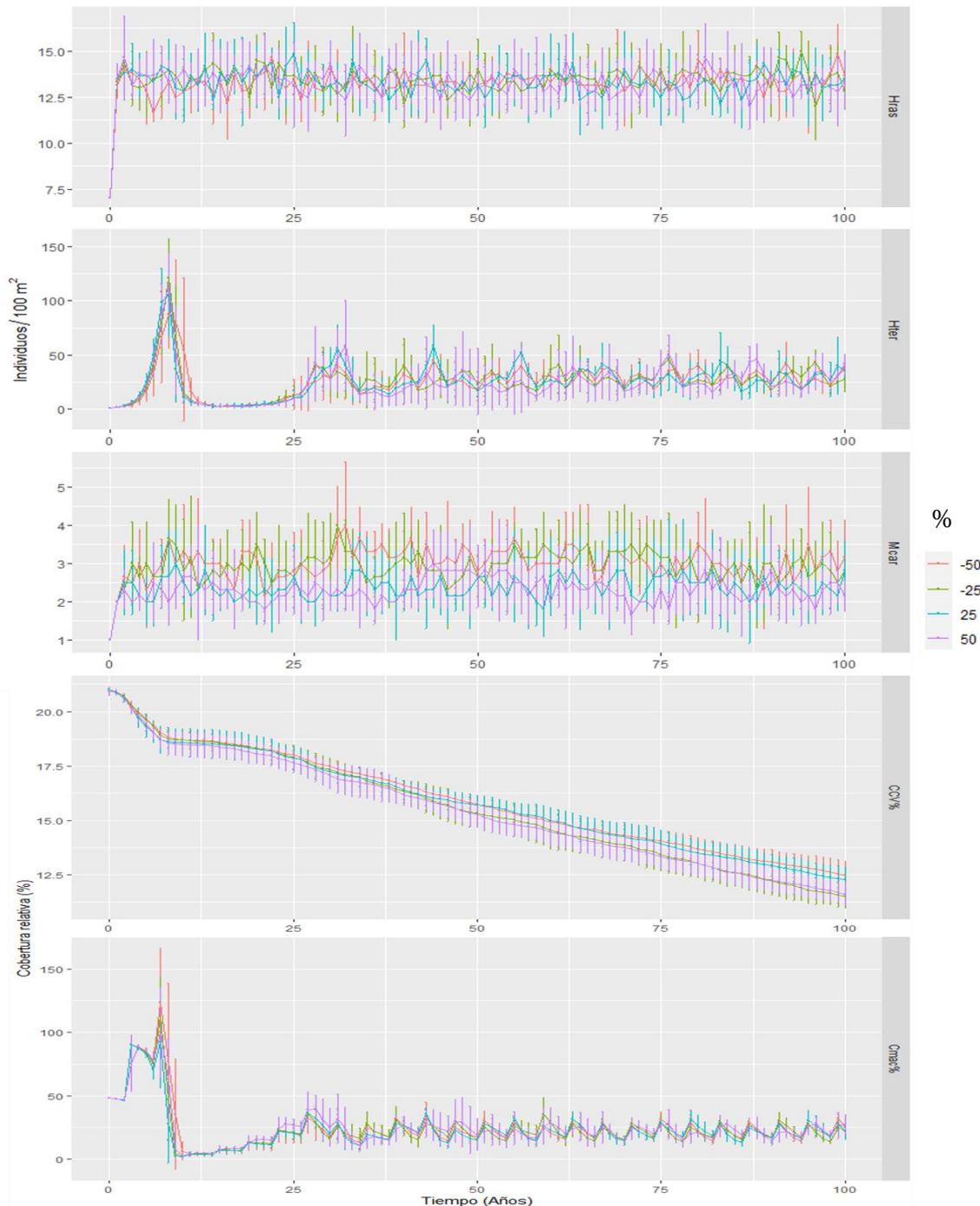
Para los peces herbívoros raspadores, este parámetro originó una divergencia conspicua entre los rangos modelados. Para la cobertura coralina, se observó en el primer y tercer escenario (zona intensiva y restringida), que a mayor energía (50%) requerida para la reproducción de los macrocarnívoros, menor cobertura coralina. La cobertura de macroalgas mostró convergencia en los cuatro rangos de los tres escenarios, con excepción de ciertos rangos de tiempo en el segundo y tercer escenario. Por ejemplo, en el segundo escenario, se observó que, a menor energía de reproducción requerida para los macrocarnívoros, mayor cobertura de macroalgas dentro los primeros 50 pasos de tiempo (**Figura VII. 12**).



**Figura VII. 12. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona de Baja Intensidad.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

Tomando en cuenta a ciertos agentes, se observó un gradiente geográfico en la divergencia y variación de los rangos analizados. El gradiente ascendió (en divergencia entre ragos y la variación de estos), de norte a sur para la densidad de peces macrocarnívoros, de peces herbívoros territoriales y en cierto grado para la cobertura coralina viva. Mientras que dichas variables solo ascendió en el tercer escenario para el agente de cobertura de macroalgas (**Figura VII. 11, Figura VII. 12 y Figura VII. 13**).

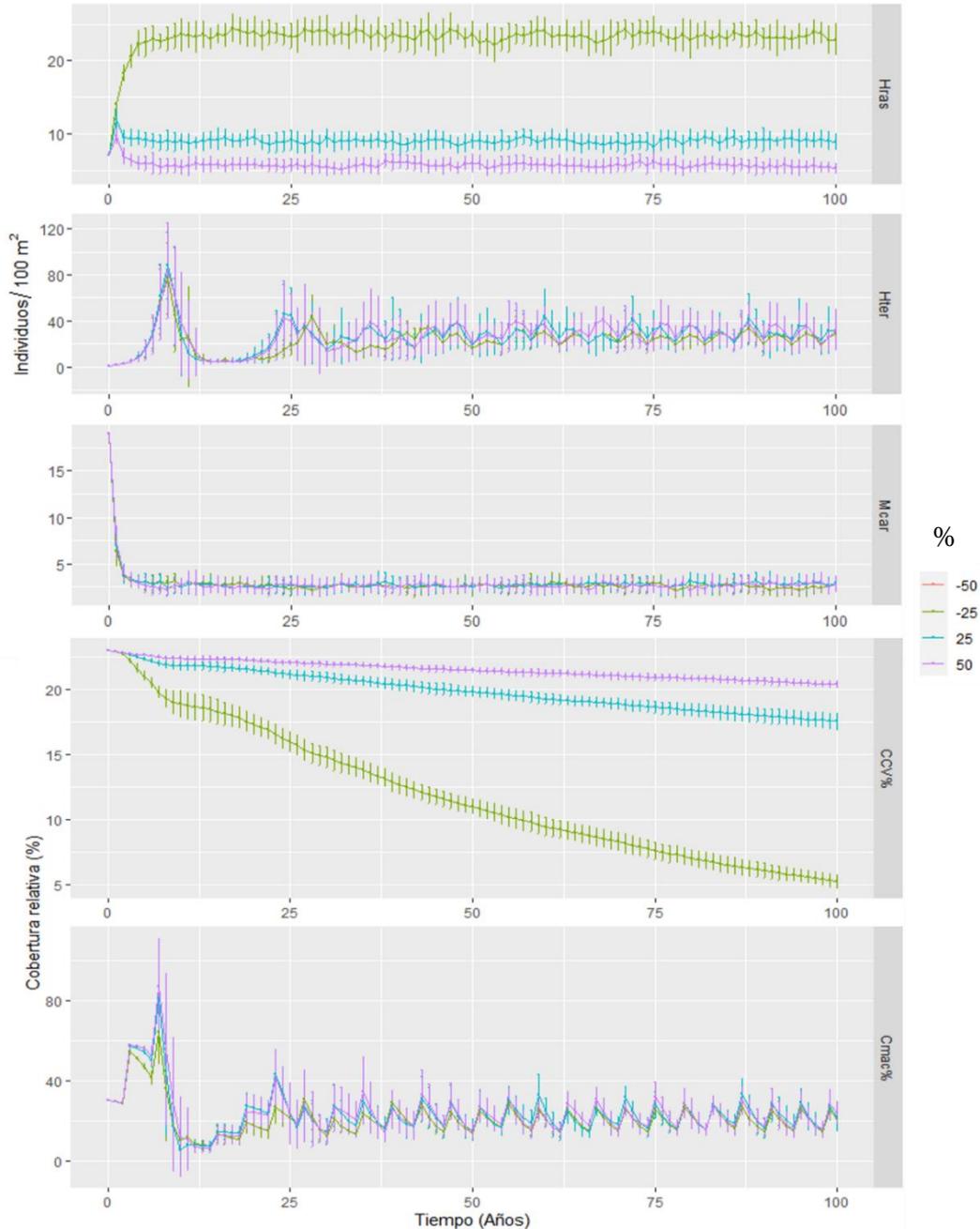


**Figura VII. 13. Análisis de sensibilidad del parámetro de energía de reproducción para peces carnívoros para la Zona Restringida.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoro territoriales, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

### VII.5.3.3. Distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (Pasoraspadores)

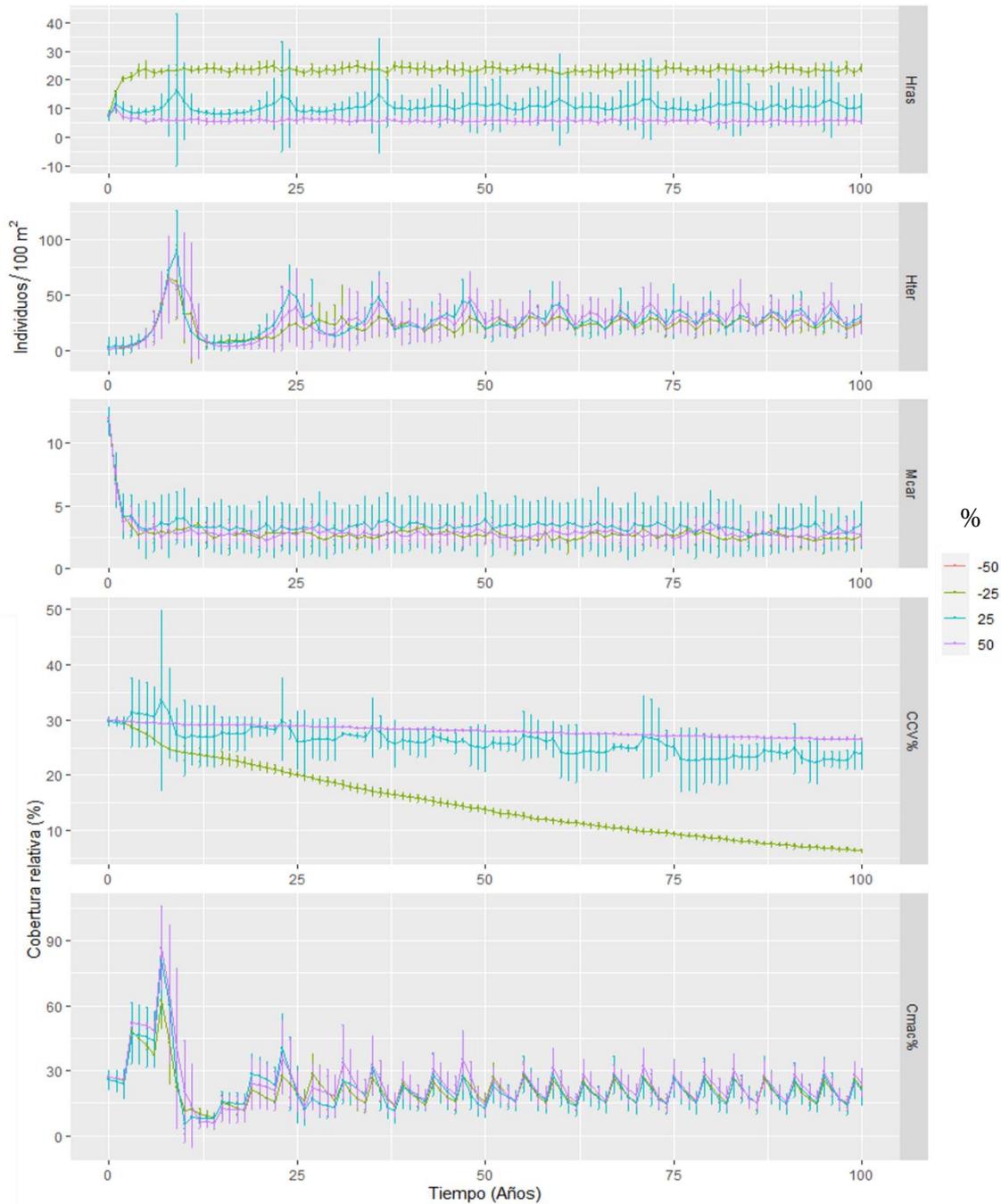
Para este parámetro, es relevante el hecho de que el rango -50% no fue posible simular, ya que proyectó el colapso del sistema por sobredensidad de peces raspadores en los escenarios analizados. Este parámetro tuvo efecto en los mismos herbívoros raspadores y por ende en el porcentaje de cobertura coralina. Se observó una divergencia en los rangos analizados en los tres escenarios. A menor distancia (-25%) recorrida por los peces raspadores se observó un aumento en el número de estos peces, y una disminución en la densidad de peces herbívoros territoriales y en la cobertura de coral vivo, y viceversa.



**Figura VII. 14. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona Intensiva.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnivores, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

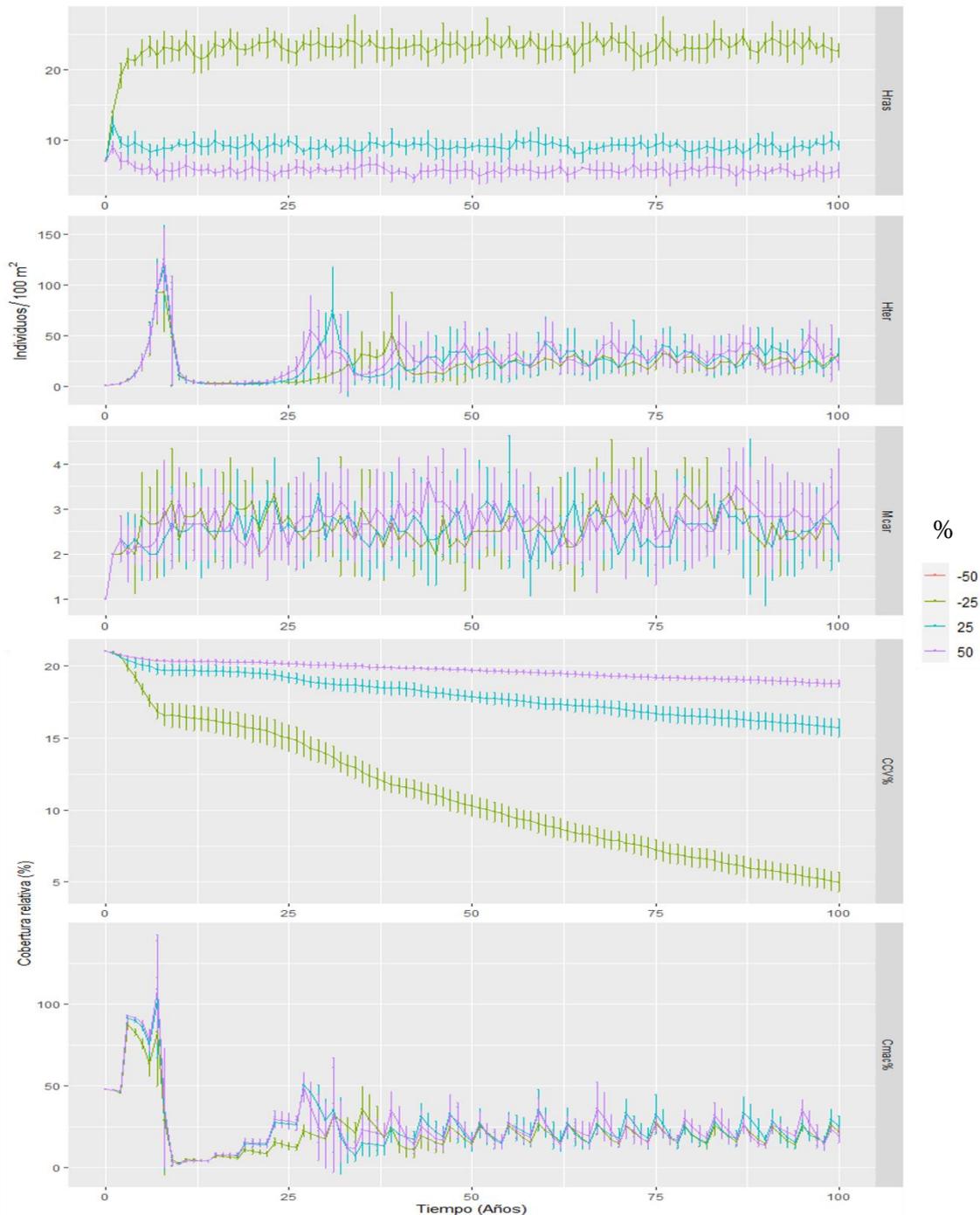
Para el agente de macroalgas se observó, que este parámetro (pasos raspadores), arrojó una estabilidad entre los tres rangos simulados. Se exceptuó un período, del año 12 al 37 aproximadamente, en el que la divergencia en las macroalgas fue marcada por los rangos positivos 25% y 50% simulados. Esto mostró que, a mayor distancia recorrida por los herbívoros raspadores, mayor cobertura de macroalgas se presenta. Posterior a dicho período de tiempo, los datos convergieron de nuevo en una estabilidad hasta el final de los 100 pasos de tiempo de la simulación. Estos resultados se observaron en los tres escenarios analizados (**Figura VII. 14, Figura VII. 15 y Figura VII. 16**).



**Figura VII. 15. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona de Baja Intensidad.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mear = Macrocarnívoros, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

Respecto al agente de peces macrocarnívoros, se obtuvo mayor convergencia en la trayectoria de los tres rangos en mención, en el primer escenario (zona intensiva). Mientras que en el tercero (zona restringida), se observó ligera divergencia entre los rangos, siendo que en la mayoría de los pasos de tiempo prevalece una mayor densidad de estos peces a una mayor distancia (50%) recorrida por los peces herbívoros raspadores. Para el segundo escenario (zona de baja intensidad), el rango intermedio positivo (25%) es el que marca una mayor densidad de peces macrocarnívoros.

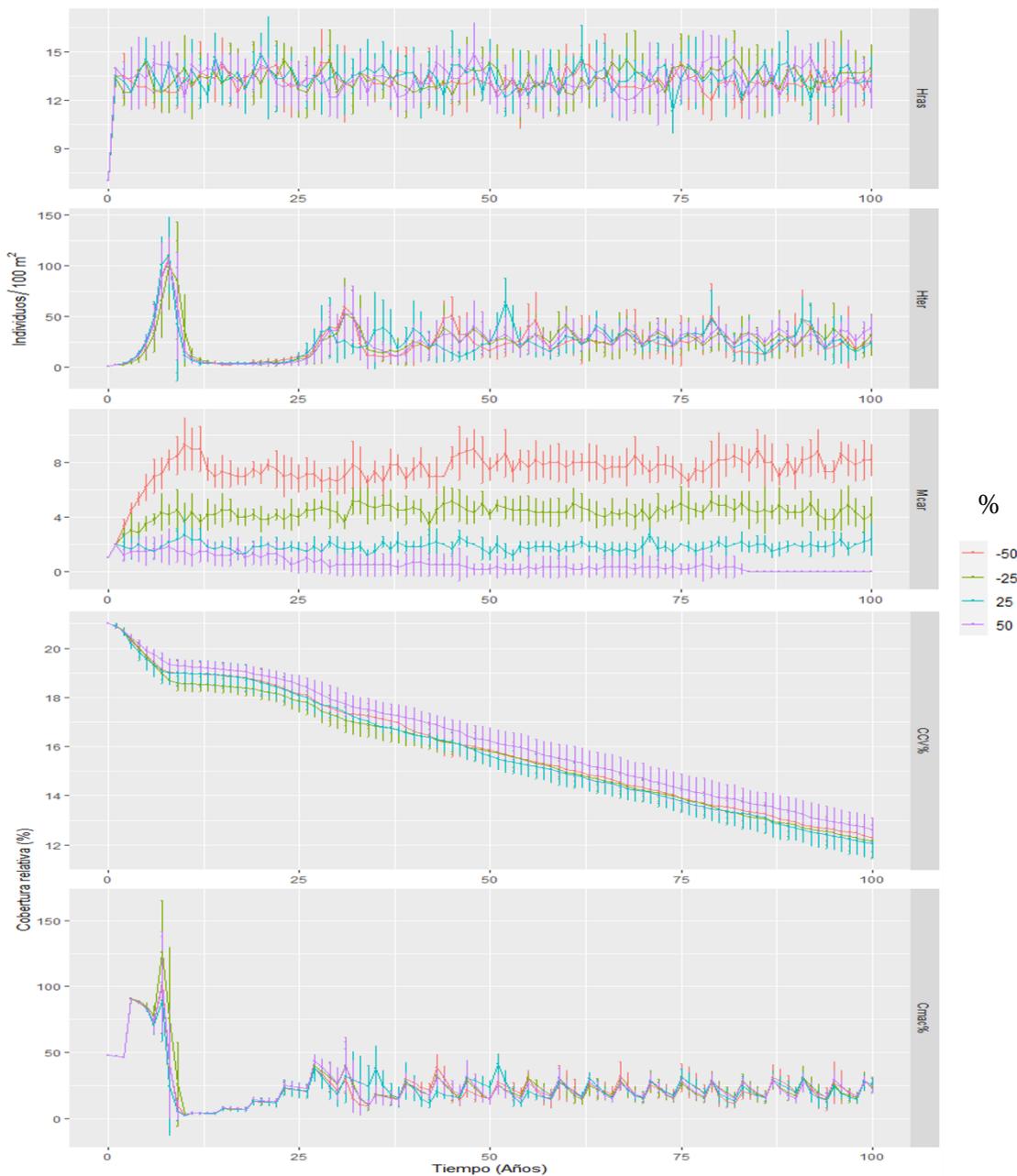


**Figura VII. 16. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces herbívoros raspadores (pasos raspadores) para la Zona Restringida.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarnívoros, Hter = Herbívoros territoriales, Hras = Herbívoros raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

### VII.5.3.4. Distancia recorrida por peces macrocarnívoros (pasos-macrocarnívoros)

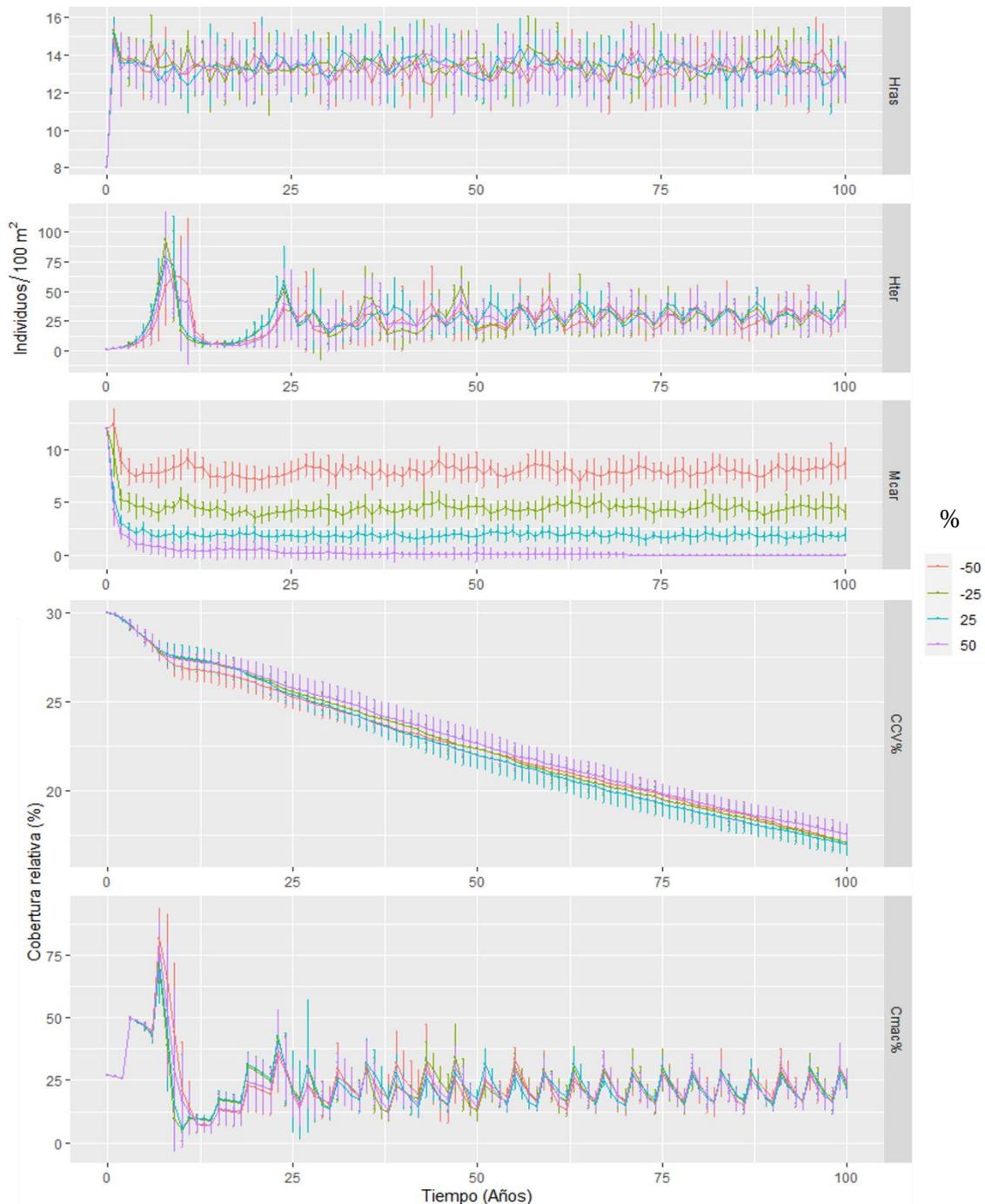
Tomando en cuenta los rangos simulados para la distancia recorrida por los peces macrocarnívoros, se observó una mayor estabilidad en los datos para los peces herbívoros raspadores y la cobertura de macroalgas. Esto significa que los cuatro rangos simulados en el tiempo convergieron en su trayectoria. Esto se observó en los tres escenarios y mayormente para los últimos dos agentes. Los peces raspadores mostraron una ligera divergencia entre los rangos con un grado ascendente de manera geográfica (de menor a mayor divergencia de norte a sur), sin embargo, no suficiente como para determinar el efecto de la distancia recorrida de los macrocarnívoros en la densidad de los raspadores.



**Figura VII. 17. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona Intensiva.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoro territorial, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

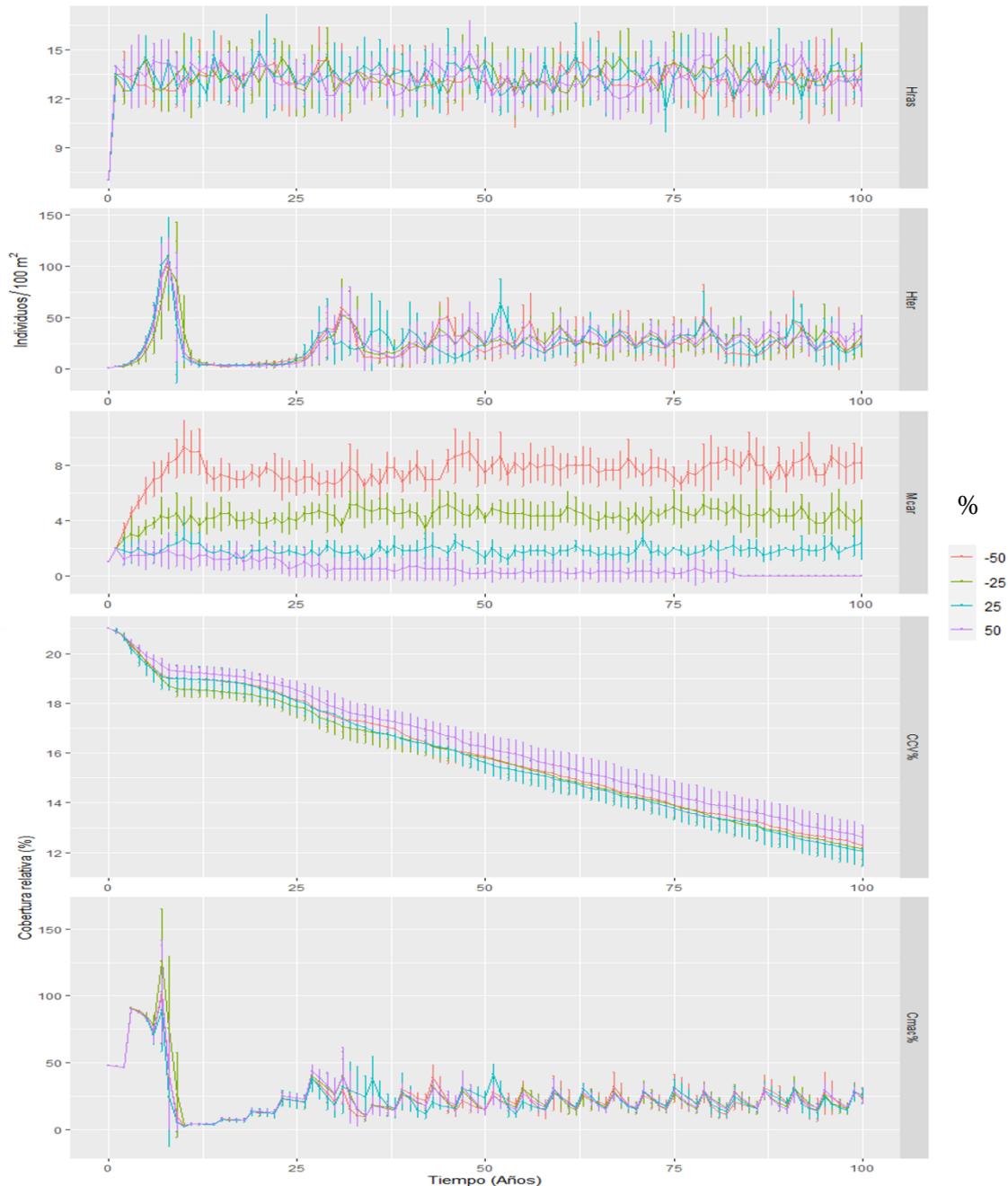
Para el agente de porcentaje de cobertura coralina viva, se observó en los tres escenarios, una convergencia alta entre los cuatro rangos simulados. Sin embargo, se observó que en el segundo y tercer escenario (zonas de baja intensidad y restringida; **Figura VII. 18** y **Figura VII. 19**, respectivamente), son marcadas por el rango con mayor porcentaje de distancia recorrida por los peces macrocarnívoros. Esto significa que a mayor distancia (50%) recorrida por los macrocarnívoros, mayor cobertura coralina viva.



**Figura VII. 18. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona de baja Intensidad.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoro territorial, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

El agente de los peces macrocarnívoros mostró divergencia marcada en los rangos modelados, esto denotó una relación indirecta. Para estos peces, a menor distancia recorrida (-50%) mayor número de peces macrocarnívoros. Con mayor distancia recorrida (50%) estos tienden a desaparecer después del paso de tiempo (año) 70. El escenario que muestra una pérdida tardía en este grupo es el de la zona restringida (al año 84, **Figura VII. 19**), seguido por el primer escenario (al año 80, **Figura VII. 17**) y el segundo (año 71, **Figura VII. 18**). Esto denotó la relación directa de este parámetro de los macrocarnívoros con los herbívoros territoriales, siendo que a mayor distancia recorrida por los macrocarnívoros (50%), mayor densidad de herbívoros territoriales.



**Figura VII. 19. Análisis de sensibilidad del parámetro de distancia recorrida por peces macrocarnívoros para la Zona de baja Intensidad.**

CCV = Cobertura coralina viva, Cmac = Cobertura de macroalgas, Mcar = Macrocarneívoros, Hter = Herbívoro territoriales, Hras = Herbívoro raspadores. Los bigotes representan la desviación estándar.

#### **VII.5.4. Validación del modelo**

El análisis de los resultados, tanto del comportamiento del sistema en los escenarios simulados como en el análisis de sensibilidad reveló trayectorias, independientes a los que se modelaron, que fueron congruentes con la ecología documentada para este sistema. Una de estas trayectorias fue la observación en la simulación de los escenarios, los cambios de fase, así como los cambios de fase inversos.

Adicionalmente, tomando en cuenta el análisis de sensibilidad y la comparación del comportamiento entre agentes y sus interacciones, se encontraron dependencias secundarias. Por ejemplo, el análisis del parámetro “Energía requerida para la reproducción de peces macrocarnívoros”, se observó congruente con lo obtenido en otros agentes en su comportamiento: una mayor energía requerida para la reproducción de peces macrocarnívoros, resultó con el tiempo en una menor densidad de estos peces, lo cual desembocó en menor porcentaje de coral vivo.

Lo descrito con anterioridad, fue reforzado con el análisis del parámetro “distancia recorrida por los macrocarnívoros”. A mayor distancia recorrida se observó menor densidad de peces macrocarnívoros. Consecuentemente se obtuvo en el tiempo mayor densidad de peces herbívoros territoriales, así como mayor cobertura de macroalgas en el sistema. Estos son procesos secundarios e independientes a los procesos e interacciones objetivos del modelo CoReef-Cozumel, los cuales a su vez fueron comparados con la ecología de ecosistema de arrecifes coralino respecto al comportamiento predador-presa, así como al cambio de fase registrado en la zona de estudio (Barranco et al. 2016; Darling and D’agata 2017; Graham et al. 2006, 2017; Paddack et al. 2009).

### **VII.6. Discusión**

#### **VII.6.1. Dinámica ecológica del MBA CoReef-Cozumel: su validación cualitativa**

La modelación basada en agentes ha sido utilizada en gran amplitud en diversos campos de investigación científica enfocados en ecosistemas costeros y su dinámica. Tal es el caso en dinámica de poblaciones de peces de importancia pesquera, así como sus disturbios e impactos (McClanahan, 1995), perturbaciones en la dinámica de comunidades de coral (Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011; Melbourne-Thomas, Johnson, Perez, et al. 2011; Perez et al. 2009; Shafer 2007), crecimiento y morfología de macroalgas en arrecifes coralinos (Yñiguez, McManus, and DeAngelis 2008).

El presente capítulo desarrolló dicho tipo de modelación enfocado a representar la dinámica ecológica de los gremios y grupos bentónicos considerados de importancia. Se observó por cada gremio en las tres zonas de manejo, en los primeros años, un aumento en sus densidades. Con excepción de los peces macrocarnívoros en los primeros dos

escenarios (zona intensiva y baja intensidad), donde se observó su disminución. Sin embargo, posteriormente se desarrolló una estabilidad y constancia en las densidades de todos los gremios en todos los escenarios.

Para los grupos de bentos (macroalgas y corales), se observaron en las tres zonas con interacciones tanto de cambios de fase como cambios de fase inversos. Estos cambios de fase han sido ampliamente documentados en el Caribe (Hughes, 1994; Mumby, et al., 2007; Côté, et al., 2013; Idjadi, et al., 2006); así como en el Caribe Mexicano (Arias-González et al., 2017; Martínez-Rendis et al., 2016; Rioja-Nieto & Álvarez-Filip, 2018).

Diversos autores han documentado en Cozumel la recuperación de la cobertura de coral vivo, así como los cambios de fase inversos observados en la simulación de escenarios. Barranco, et al., (2016), observó dicha recuperación en la cobertura de coral vivo en el PNAC en un período del 2006 al 2012 al interior de los seis arrecifes estudiados en el presente. Adicionalmente, en una escala de análisis a nivel zona de uso del PNAC, esta autora documentó dicho fenómeno del cambio de un sistema dominado por coral a otro dominado por macroalgas y su recuperación (cambio de fase inverso), en un período del 2004 al 2014 (Martínez-Rendis et al., 2020).

De la misma forma, la modelación obtenida en los 100 pasos de tiempo mostró distintos tiempos por cada gremio trófico en alcanzar una estabilidad en sus densidades. Por ejemplo, la estabilidad en la densidad de herbívoros territorial se dio más rápido en la zona de baja intensidad (año 18), mientras que para los macrocarnívoros se dio en la restringida (año 2). Tomando en cuenta a los componentes bentónicos, la cobertura de macroalgas alcanzó estabilidad con mayor rapidez en la zona intensiva. Esto puede estar apuntando a la importancia de la diversidad de la estructura física de los ecosistemas por cada tipo de agente analizado, y más en específico en la resiliencia del PNAC. Diversos estudios han calificado al PNAC como un área natural protegida resiliente (Cruz-Vázquez et al., 2019; Martínez-Rendis et al.; 2020).

A pesar de lo anterior, Martínez-Rendis y colaboradores (2020) reportaron en la zona de manejo restringida menor densidad en el gremio de peces macrocarnívoros que en las otras dos zonas de uso. Esto puede ser relacionado a una pobre dinámica y estructura trófica en dicho ecosistema (Darling & Dágata, 2017). Sin embargo, el MBA CoReef-Cozumel tomó en cuenta la modelación de 100 pasos de tiempo en los cuales, a pesar de su poca densidad, el gremio de macrocarnívoros fue constante inclusive en dicha zona restringida, reforzando así la resiliencia del sitio.

Los resultados obtenidos por cada escenario del modelo (cada zona de manejo) por los 100 pasos de tiempo, mostraron con claridad las interacciones entre los agentes modelados. Dichas interacciones apuntaron a los distintos procesos de retroalimentación existentes en un ecosistema: positivos o amplificadores y los negativos o de control

(Berkes et al., 2003; Mumby & Steneck, 2008). Esto se observó al comparar los resultados del análisis de sensibilidad.

Las interacciones que se observaron en los tres escenarios del MBA CoReef-Cozumel, se multiplicaron por 4 sub-escenarios tomando en cuenta los rangos parametrales (cuatro rangos) del análisis de sensibilidad. A través del análisis de las interacciones de los agentes por cada rango, destacaron ciertas interacciones y tipos de retroalimentaciones. Las interacciones de interés para este trabajo fueron: herbívoro raspador-coral, herbívoro territorial-alga, macrocarnívoro-herbívoro territorial y alga-coral (Mumby et al., 2004; Mumby & Steneck 2008; Suchley et al., 2016; Arias-González et al., 2017; Cobian et al., 2018; Randazzo Eisseman et al., 2019). Cada interacción fue evaluada a través de dos parámetros intrínsecos de cada agente pez del modelo: distancia recorrida y energía requerida para su reproducción. Sin embargo, fue evidente que a partir de estos se observó un efecto en la trayectoria (disminución o aumento de densidad o cobertura), debido a la interacción entre agentes.

Las interacciones herbívoro raspador-coral y macrocarnívoro-herbívoro territorial se observaron con efectos acorde a la literatura (Hernández-Landa et al., 2015; Randazzo Eisseman et al., 2019). Es decir, al requerir mayor energía para la reproducción de los herbívoros raspadores (por ejemplo), su densidad es menor y por ende la cobertura de coral vivo es mayor a otros escenarios (tomando en cuenta los rangos parametrales). Esto se da de manera contraria si se requiere menor energía de reproducción de estos peces. De igual forma y con el mismo parámetro ejemplificado, ocurre con la interacción macrocarnívoro-herbívoro territorial.

Ahora bien, no se analizó la sensibilidad de parámetros intrínsecos para los herbívoros territoriales, sin embargo, los resultados mostraron la interacción herbívoro territorial-alga esperada inclusive analizando parámetros de gremios ajenos a este. Esto podría parecer contradictorio, pero es congruente con el comportamiento estudiado de dichos peces los cuales suelen ser los cultivadores y cuidadores de jardines de algas que utilizan como su provisión de alimento. Por ende, su presencia determina el aumento o disminución de la cobertura de algas (Dromard et al., 2018; Randazzo Eisseman et al., 2019). De esta forma, esta retroalimentación describe la amplificación de un efecto, por lo cual se clasificaría como positiva.

Debido a que no se incluyeron parámetros que sean intrínsecos de los agentes bentónicos, la interacción alga-coral a través del análisis de sensibilidad no fue evaluada. A pesar de esto, los tres escenarios con la proyección a 100 pasos de tiempo ilustran dicha interacción de manera normal, es decir, a mayor cantidad de macroalgas menor cobertura coralina viva. Esta interacción tiene característica amplificadora de un efecto, por lo cual se observa como una retroalimentación positiva (Mumby & Steneck, 2008; Arias-González et al., 2017; Randazzo Eisseman et al., 2019).

Adicionalmente a lo anterior, se identificaron interacciones secundarias congruentes a lo observado en la literatura, en la simulación de los escenarios, así como en la comparación de la dinámica de comportamiento de los agentes a través del análisis de sensibilidad. Los parámetros de los peces macrocarnívoros, la densidad de herbívoros territoriales la cobertura de coral vivo y de macroalgas mostraron dicha congruencia en la dinámica. Esto fue evidente al encontrarse una menor densidad de peces macrocarnívoros en el sistema, que da oportunidad a la reproducción y por ende multiplicación de los que son sus presas. Esto conlleva a una densidad mayor de herbívoros territoriales y por ende a la cobertura de macroalgas, desembocando una disminución de cobertura coralina viva. Paddock, et al., (2009) menciona una disminución histórica en la de densidad de peces en el Caribe, siendo la presión pesquera el conductor de la pérdida de poblaciones de predadores tope.

Darling & D'agata (2017), Graham, et al., (2006) y Graham, et al., (2017), mencionan que dicha presión ha transformado en el tiempo a las poblaciones de peces. Así mismo, mencionan que frecuentemente se observa una mayor biomasa de peces de bajo nivel trófico, es decir, de herbívoros e invertívoros. Done, (1992), McCook, et al., (2001) reportaron una disminución de coral vivo por competencia por espacio con macroalgas en sistemas coralinos.

Todo lo descrito en el presente apartado, evidencia que lo encontrado a través de la simulación de escenarios basados en agentes del sistema complejo del PNAC, es congruente con la realidad. Debido a esto se puede decir que el modelo es válido y proyecta lo esperado, tomando en cuenta los cinco agentes modelados.

### **VII.6.2. El MBA CoReef-Cozumel como descriptor de un SCA**

El desarrollo de patrones de agregación y su organización jerárquica es consecuencia natural de la auto-organización de cualquier sistema complejo (Levin, 1998). Un pólipo de coral en específico no proveería de los servicios ecosistémicos que naturalmente proporcionan los corales. Sin embargo, los pólipos en sí son individuos que se agregan o agrupan en colonias, cuya diferencia radica en la especie. Gracias a la construcción de carbonato de calcio que se da debido a su naturaleza de agregación y la diferencia de especies existentes en corales pétreos, es que se puede considerar arrecife coralino y se les confiere de otras características de importancia para el hombre (Alvarez-Filip et al., 2013; Berkelmans & van Oppen, 2006; Chabanet et al., 1997).

La remoción de especies clave en el sistema puede desembocar respuestas no lineales que conllevan a cascadas de extinción local y por ende a un cambio en la funcionalidad del ecosistema. Procesos ecosistémicos críticos se encuentran bajo el control de un conjunto de especies que forman un grupo funcional clave del sistema (Levin, 1998). En el presente estudio, los resultados de la modelación no arrojaron la pérdida o extinción de alguno de los grupos en los tres escenarios modelado, sin embargo, el análisis de sensibilidad sí lo

presentó para el gremio de los peces macrocarnívoros en los tres escenarios para ciertos rangos en sus parámetros intrínsecos.

Acorde a Darling & D'agata (2017); Paddack et al., (2009); Schmitter-Soto et al., (2018), aquellos peces que pertenecen a niveles tróficos altos (piscívoros y macrocarnívoros) son los más vulnerables a la disminución de sus densidades o su extinción. Tomando en cuenta los análisis de sensibilidad por cada zona de manejo, los peces macrocarnívoros tienden a aumentar en la zona restringida mientras que es lo contrario en las otras dos. Analizando la distancia recorrida por estos, tienden a desaparecer primeramente en la zona de baja intensidad, luego en la intensiva y por último en la restringida. Este gremio es el único que mostró algún patrón de extinción en comparación de los otros peces herbívoros analizados, siendo evidente su vulnerabilidad.

La redundancia describe la replicación de componentes o especies que tiene un sistema. Es determinada por el número de especies (variedad) que realizan una función particular similarmente, lo que provee una “garantía” en el sistema de compensar la pérdida o extinción de alguna especie de un grupo funcional clave (Biggs et al., 2015). Intrínsecamente, el modelo está representando la redundancia en el sistema ya que los gremios de peces modelados representan a varias especies dentro de cada gremio. En este estudio el gremio de peces herbívoros territoriales representa un total de 9 especies, mientras que el gremio de herbívoros raspadores representa 11 especies y el de macrocarnívoros a 20 especies. Mouillot et al., (2014) en su estudio con respecto a la diversidad funcional de peces arrecifales en seis regiones (Indo-occidental, Indo-Pacífico central, el Pacífico central, Pacífico Este tropical, Atlántico Oeste y Atlántico Este), concluyen que inclusive en ecosistemas con alta biodiversidad, como los arrecifes coralinos, la diversidad funcional es vulnerable a la pérdida de especies.

Arias-González et al., (2004), es un ejemplo que describe el flujo de energía entre grupos de organismos en tres arrecifes del Caribe Mexicano: Tampalam, Boca Paila (ANPs) y Mahahual (no protegido). Observaron qué grupo de organismos son los que aportaban mayor productividad, consumo, exportación de energía, flujo de respiración, flujo de detritus, etc. Encontraron que los arrecifes que poseen cadenas tróficas más robustas con mayor flujo son las de los arrecifes protegidos. Así mismo, hacen incapié en la importancia en la sensibilidad de los modelos a los pequeños cambios que se dan en el flujo de parámetros intrínsecos de las redes tróficas que analizaron, tal como la producción de biomasa. Un cambio mínimo en dicho parámetro para ciertos grupos de peces (piscívoros y carnívoros), produjo efectos significativos en la estructura de la red trófica. Esto se pudo observar en el análisis de sensibilidad del MBA CoReef-Cozumel para este estudio en los gremios tróficos de macrocarnívoros y herbívoros territoriales. Al momento en que sus parámetros (energía para su reproducción y distancia recorrida) era mayor, provocaron su extinción o el colapso del sistema por sobredensidad.

El aumento o picos de exceso de algas, así como el de peces herbívoros territoriales podrían denotar un comportamiento emergente en el cual los agentes llegaron a una adaptación. Este tipo de comportamiento también se observó en los herbívoros territoriales al analizar sus densidades en el capítulo anterior. Melbourne-Thomas et al., (2011) analizaron dos escenarios en su estudio en el SAM a través de la modelación basada en agentes: arrecifes saludables y arrecifes con perturbaciones naturales (huracanes) e impactos antropogénicos.

En el escenario de arrecifes saludables pudieron observar cómo las diferencias de autoreclutamiento de larvas de coral y erizos emergen en una variabilidad espacial marcada. En el segundo caso, pudieron capturar en su modelo la disminución de cobertura coralina y el incremento de algas en el SAM en los últimos 30 años como emergencia en la dinámica del modelo. De esta misma forma, en el MBA CoReef-Cozumel se pudo observar el comportamiento tanto de herbívoros, algas y corales; en donde el aumento de macroalgas se ve disminuido por la interacción de los herbívoros, así como también la disminución de cobertura coralina. Esto emergió en cambios en las coberturas del paisaje bentónico marino por cada zona de manejo modelada.

Pendleton et al., (2016), señala que el estudio de los arrecifes coralinos debe enfocarse en distintas escalas dada la complejidad del ecosistema. Estos autores desarrollaron un enfoque conceptual de estudio a escala de mesocosmo en la Gran Barrera Arrecifal en Australia. En este describen jerarquías en escalas: a) especie-comunidad, b) propiedades, funciones y servicios del ecosistema, c) calcificación y decalcificación de corales en tiempo pre-antropoceno, y d) factores o estresores globales y locales que afectan a estos sistemas (socio-ecológico, interacción humano-naturaleza).

Este tipo de escalas o niveles de estudios pueden ser enfocados a escalas espaciales distintas (localidad, región, ect.), aumentando la variedad de combinaciones de posibles de escalas en estudios y con ello la emergencia y resultados de cada proyección. Melbourne-Thomas y colaboradores (2011), en el estudio mencionado con anterioridad, modelaron de manera espacial y a una escala regional, la dinámica que se da en el Sistema Arrecifal Mesoamericano, (SAM, México, Honduras y Belice) de nueve grupos arrecifales abarcando dos de corales, tres de algas, peces herbívoros, dos grupos de peces piscívoros y erizos de mar. Con esto, los autores definieron procesos ecológicos a una escala local o de microescala simulando dos escenarios de estados de semi-equilibrio (arrecifes saludables y perturbados).

En el presente estudio, se tomó en cuenta el primer nivel o escala de un mesocosmo descrito por Pendleton et al., (2016): especie-comunidad; así como a escala geográfica local se tomaron en cuenta tres zonas arrecifales con distinto manejo. Dichas combinaciones de escala arrojaron proyecciones congruentes con la dinámica arrecifal analizada en el capítulo anterior. Tomando en cuenta el estudio de Melbourne-Thomas et al., (2011), el MBA CoReef-Cozumel simula desde una microescala la dinámica de la

comunidad de peces y bentos del PNAC con tres gremios tróficos de peces y dos coberturas bentónicas, así como a nivel local simula dicha microescala en tres zonas de manejo.

En el MBA CoReef-Cozumel, las diversas condiciones que se tomaron en cuenta para modelar distintos escenarios son la extensión geográfica e intrínsecamente, la diferencia en el manejo de cada una de las zonas del PNAC. Se pudo observar en cada uno de ellos las diferencias en los trayectos tomados por cada agente en los 100 pasos de tiempo en sus estados de equilibrio modelados, tanto de los resultados como en el análisis de sensibilidad. Tomando en cuenta el estudio de Mumby et al., (2007), en donde modelaron dos estados de equilibrio presentes en arrecifes coralinos: equilibrio en dominancia de corales y equilibrio en dominancia de algas fue evidente el comportamiento no lineal en dichos estados de equilibrio. Acorde a Levin et al., (1998); Mumby et al., (2007); todos estos estados de equilibrio se dan por los procesos de retroalimentación ecológicos, lo que conlleva a la auto-organización del sistema.

Dicho proceso de auto-organización es atribuido a los procesos de retroalimentación en el SCA. Por ejemplo, Mumby et al., (2007), explica la auto-organización en el arrecife. El trabajo describe múltiples estados de equilibrio obtenidos debido a los procesos de retroalimentación. La disminución de cobertura coralina libera espacio para la colonización de algas tapete e intensifica la herbivoría. Una vez que la herbivoría alcance su máximo nivel, el incremento del área disponible para este proceso reduce la intensidad promedio de herbivoría e incrementa la probabilidad de establecimiento de macroalgas en el área con presencia de algas tapete sin herbivoría. El aumento resultante en la cobertura de macroalgas reduce la disponibilidad de espacio de asentamiento de coral y aumenta la frecuencia e intensidad de las interacciones coral-algas, lo que reduce el reclutamiento de coral y su tasa de crecimiento desembocando una mortalidad limitada.

Estos mismos tipos de retroalimentaciones es dado por los agentes modelados a través del MBA-CoReef-Cozumel. Los procesos de herbivoría son dados en primer lugar por los herbívoros territoriales y en segundo por los herbívoros raspadores. A través de las interacciones alga-herbívoro es que se observa la disminución del primero. De la misma forma si el segundo reduce su densidad en el sistema, las algas tienden a sobre abundar. De esta forma, el herbívoro funciona como un agente de control en el SCA, desarrollando entonces una retroalimentación negativa (Dromard et al., 2018; Randazzo Eisseman et al., 2019). Mientras que este modelo, con respecto a la interacción coral-alga, al no ejemplificar el crecimiento de coral, deja en cierta forma campo abierto para la colonización de algas y por ende su sobreabundancia, desarrollando así un efecto amplificador y por ende una retroalimentación positiva.

### VII.6.3. La Modelación Basada en Agentes como herramienta de gestión

Los resultados y observaciones obtenidas a través de las simulaciones por MBA en la dinámica ecológica del CoReef-Cozumel, fortalecen la evidencia de dicha técnica como una herramienta para la creación y análisis de escenarios para la toma de decisiones y, en consecuencia, la implementación de estrategias para el manejo y conservación de dichos ecosistemas. Dicha técnica puede representar la dinámica ecológica compleja de un sistema ecológico como el PNAC, siendo factible el probar en la plataforma utilizada diversos escenarios que incluyan fuerzas biofísicas, tales como el paso de huracanes y tormentas, así como sociales, por ejemplo, la carga turística en cruceros que arriban al puerto de Cozumel.

Se han creado a través de la MBA, modelos orientados hacia un objetivo en específico en diversos ámbitos ecológicos concernientes a la toma de decisiones y conservación de la biodiversidad. Grosman y colaboradores. (2011), desarrollaron un MBA para evaluar el comportamiento y la memoria de los alces al acercarse y regresar a las carreteras en busca de reservas de sal en charcos por deshielo en la Reserva de Vida Silvestre de Laurentides (Quebec, Canadá). Esto con el fin de reducir el número de colisiones de los autos con los alces. Estudiaron diversas medidas de mitigación (estrategias) como la construcción de charcos de sal lejos de las carreteras, así como la memoria espacial de los alces para regresar al mismo lugar y la frecuencia con que evitan las carreteras.

En ecosistemas de arrecifes coralinos, Gao & Hailu (2018), desarrollaron un MBA que integra el comportamiento pesquero y un sistema de arrecifes coralinos en el Parque Marino Nigaloo, Australia. El trabajo tuvo el objetivo de evaluar los resultados de las estrategias de manejo (cierre de sitios) para gestionar los efectos de retroalimentación entre la pesca recreativa y la dinámica del sistema en entornos complejos, así como el reparto del esfuerzo de pesca al cerrar ciertos sitios. Estos autores encontraron en sus resultados importancia directa tanto para la mejora de la gestión como para garantizar el suministro de servicios de los ecosistemas marinos. El MBA anterior, se basó en la dinámica arrecifal desarrollada por Melbourne-Thomas y colaboradores (2011), el cual ha sido probado para evaluación de escenarios socio-ecológicos en el Caribe Mexicano.

De esta forma, el modelo CoReef-Cozumel tiene el potencial para evaluar en escenarios ecológicos con fuerzas motoras biofísicas, así como sociales, las posibles trayectorias y comportamientos de diversos agentes. Entre los ecológicos se pueden tomar en cuenta otro tipo de agentes como peces omnívoros, coralívoros, otros tipos de coberturas bentónicas (algas calcáreas, foliosas, entre otros). Entre los escenarios biofísicos están el paso de tormentas y huracanes, aumento de la temperatura del mar; en los escenarios sociales se puede considerar a los prestadores de servicios turísticos y las actividades que desarrollan en el Parque así como la afectación física que puede tener en el sistema, el cierre de ciertas actividades por ciertos períodos de tiempo, entre otros.

### **VII.7. Conclusión**

Los resultados obtenidos en el presente capítulo evidencian la capacidad del ecosistema arrecifal del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel a mantener la densidad de sus gremios tróficos de peces a pesar de los distintos disturbios ecológicos y antropogénicos, así como las diferencias estructurales y físicas del sitio. Estos pueden ser los cambios de fase identificados en la dinámica del sistema, así como tormentas, huracanes y el desarrollo costero, entre otros.

Las interacciones observadas en los cinco agentes modelados evidencian una dinámica aparentemente estable del PNAC. Sin embargo, el análisis de sensibilidad mostró una amplitud de comportamientos acorde a la variación de los parámetros con que cada agente depende. A pesar de esto, fueron muy pocos los rangos simulados que denotan un cambio emergente que lleve a una dinámica completamente distinta en el sistema, tales como el colapso de peces herbívoros raspadores.

Este tipo de modelación puede ajustarse al escenario ideal: densidades estables de peces, bajas coberturas de algas (menor al 20%) y altas coberturas de coral escleractíneo (mayor al 20 %). En el MBA CoReef-Cozumel, se puede observar densidades estables de peces en el tiempo. Contrariamente, los peces con mayor abundancia son los del género *Stegastes*, lo cual no es lo ideal para dicho ecosistema (Dromard et al., 2018; Randazzo-Eisseman et al., 2019). Este modelo modeló en primera instancia el comportamiento de las densidades de peces a detalle, mientras que el crecimiento de coral y algas fue modelado por consecuencia del comportamiento e interacciones de los distintos peces modelados. Debido a esto es de importancia ajustar dichos agentes para tener un panorama completo del sistema, sus agentes y sus parámetros.

A través de la implementación de herramientas como la modelación basada en agentes en complemento con análisis estadísticos y de sensibilidad de dicha modelación, se puede llegar a dilucidar sobre el comportamiento y dinámica de los sistemas complejos adaptativos como es el caso de los arrecifes coralinos del PNAC.

---

## VIII. DISCUSIÓN GENERAL

Una gran variedad de técnicas de modelación es utilizada en la investigación científica en ecología (Alva-Basurto et al., 2014; Arias-González et al., 2004, 2017; Shafer 2007, Pérez et al., 2009;), socio-ecología (Hughes et al., 2017; Melbourne-Thomas et al., 2011, Norström et al., 2016), pesquerías de arrecifes coralinos (Edwards et al., 2011; Little et al., 2007; McClanahan, 1995), entre otros. En el presente documento se desarrollaron dos tipos de modelación que se considera son integradores entre ambos: modelación conceptual FPEIR y la modelación basada en agentes.

A través del análisis conceptual se pudo contemplar un panorama amplio de las fuerzas conductoras, presiones, el estado de condición, sus impactos y resultados que se toman en cuenta por la literatura, y personas locales, como las más conspicuas inmersos en un sistema socio-ecológico del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. Se observó primeramente a una escala general y durante el desarrollo del presente documento se evaluó en una escala particular al punto de modelar el comportamiento específico de ciertos gremios tróficos de peces y comunidades de bentos de importancia para el sistema.

Al observarse a través de la modelación conceptual las interacciones tanto entre componentes de la naturaleza como entre diversos componentes sociales que afectan a los arrecifes del PNAC, se discernió entre los componentes a analizar para el desarrollo del presente documento. Se tomó en cuenta el análisis detallado de distintos tipos de peces y de manera general los corales escleractíneos y cierto grupo de algas.

Esto llevó a analizar el comportamiento a largo plazo de los componentes mencionados y poder inferir sobre la resiliencia del sistema arrecifal PNAC. Ciertos autores, así como el análisis realizado en este documento sugirió que el PNAC posee la capacidad de mitigar cambios en la biodiversidad y el mantenimiento en la estructura de su hábitat bentónico en una escala de paisaje marino bajo eventos climáticos extremos (Cruz-Vázquez et al., 2019, Martínez-Rendis et al., 2020). Esto apoyó la evidencia de resiliencia en el PNAC así como sugiere que se lleva a cabo en dicho parque interacciones entre sus componentes que desembocan en una re-estructuración funcional del sistema para adaptarse a las perturbaciones (Biggs et al. 2015; Norberg and Cumming 2008).

Lo anterior define al PNAC como un sistema complejo adaptativo (Biggs et al., 2015; Norberg & Cumming, 2008). Tomando en cuenta las características de estos sistemas (agregación, diversidad, flujo, no linealidad, emergencia, escala de estudio y la auto-organización), se considera a la modelación basada en agentes una técnica útil para la modelación, y por ende, para el estudio y comprensión de sistemas complejos adaptativos (Izquierdo et al., 2008; Filatova et al., 2013). Por lo anterior, se analizó con dicha técnica ciertos componentes del sistema del PNAC. A través de estos, de la modelación de componentes clave del sistema se puede observar en espacio y tiempo los cambios que llevan a la adaptación del sistema y diferenciar los ciclos que estos cambios desarrollan.

Las siete propiedades de un SCA forman parte del ciclo denominado renovación adaptativa. Holling (1998) argumentó que los ecosistemas pasan por ciclos regulares de organización, colapso y renovación. El modelo del ciclo de renovación adaptativo se derivó del estudio comparativo de la dinámica de los ecosistemas. Centra la atención en los procesos de destrucción y reorganización, que a menudo se omiten a favor de los procesos de crecimiento y la conservación.

La inclusión de estos procesos proporciona una visión más completa de la dinámica del sistema que vincula la organización del sistema y la resiliencia. Se han identificado cuatro fases distintas en el modelo del ciclo de renovación adaptativo: crecimiento o explotación (r), conservación (K), colapso o liberación (omega) y reorganización (alfa).

El ciclo exhibe dos transiciones principales. El primero se desplaza de r a K (foreloop, explotación-conservación), es la fase lenta y gradual de crecimiento y acumulación. La ecología se centra generalmente en el concepto de sucesión que describe la transición desde un momento en que se enfatiza la explotación, es decir, la rápida colonización por especies pioneras (r); hasta la conservación, refiriéndose a la lenta acumulación y almacenamiento de energía (consolidación de nutrientes) y material (biomasa). En esta transición la conectividad y la estabilidad aumentan.

Sin embargo, la comprensión actual de la dinámica ecológica indica que se necesitan dos funciones adicionales, liberación y reorganización; conformando la segunda transición, de Omega a Alpha (backloop). Esta es una fase rápida que conduce a la renovación. Cuando un disturbio ocurre, el capital acumulado es liberado repentinamente, produciendo otros tipos de oportunidades para la reorganización, dando cabida a la destrucción creativa. La liberación es seguida por un proceso de reorganización en donde ocurre la innovación o novedad. La novedad o la habilidad de innovar, es un elemento esencial para adaptabilidad y por ende de la resiliencia.

Los ciclos adaptativos se anidan en una jerarquía a lo largo del tiempo y el espacio, lo que ayuda a explicar cómo los sistemas adaptativos pueden, por breves instantes, generar nuevas recombinaciones que se prueban durante períodos más largos de acumulación y almacenamiento de capital.

Estas ventanas de experimentación se abren brevemente, pero los resultados no desencadenan inestabilidades en cascada del conjunto debido a la naturaleza estabilizadora de las jerarquías anidadas. En esencia, los componentes más grandes y más lentos de la jerarquía proporcionan la memoria del pasado y de la distancia para permitir la recuperación de ciclos de adaptación más pequeños y más rápidos. Una jerarquía anidada de ciclos adaptativos representa una panarquía.

Todos los sistemas existen y funcionan a múltiples escalas de espacio, tiempo y organización social. Las interacciones entre escalas son fundamentalmente importantes para determinar la dinámica del sistema. Este conjunto interactivo de escalas estructuradas jerárquicamente se ha denominado panarquía (Allen et al., 2014; Levin et al., 2012). Este amplía el concepto de escalas interactivas múltiples en un modelo de ciclos adaptativos jerárquicamente vinculados que representan interacciones a escala cruzada.

La panarquía conecta varios ciclos adaptativos en una jerarquía anidada. Existen potencialmente múltiples conexiones entre las fases del ciclo adaptativo en un nivel y las fases en otro nivel. Dos conexiones importantes se etiquetan como 'revuelta' y 'memoria' (recordar). Esta última es una conexión entre escala importante en tiempos de cambio, renovación y reorganización. La reorganización y renovación están apegadas a la memoria del sistema (Berkes et al., 2003). Ésta proporciona al sistema la habilidad para poder reorganizarse después de un disturbio, es la experiencia e historia acumulada del sistema y provee de los recursos para la auto-organización y resiliencia.

Cada paso en la cascada de eventos mueve la transformación de un nivel alto a un nivel inferior. Los niveles más pequeños, más rápidos y anidados se inventan, experimentan y prueban, mientras que los niveles más grandes y más lentos se estabilizan y conservan la memoria acumulada de la dinámica del sistema. De esta forma, los niveles más lentos y más grandes establecen las condiciones dentro de las cuales funcionan las más rápidas y las más pequeñas. Como consecuencia de las fases periódicas pero transitorias de liberación-destrucción (etapa omega) y reorganización-innovación (etapa alfa), la estructura y los procesos de un sistema se pueden reorganizar. Esta reorganización permite el establecimiento de nuevas configuraciones de sistema y oportunidades para la incorporación de participantes exóticos y completamente nuevos en el sistema (Allen et al., 2014; Berkes et al., 2003).

El ciclo adaptativo introduce explícitamente mutaciones y reordenamientos como un proceso periódico dentro de cada nivel jerárquico de una manera que aísla parcialmente los experimentos resultantes, reduciendo el riesgo a la integridad de toda la estructura. Todo sistema vivo, sea social o ecológico, exhibe propiedades de un ciclo adaptativo siendo anidados entre escalas (Berkes et al., 2003).

Tomando en cuenta las propiedades y teoría de los SCA en la dinámica socio-ecológica de los ecosistemas de arrecifes de coral junto con los disturbios que esta misma posee, su comprensión y modelación a través de herramientas como los MBA, pueden llevar al reconocimiento de ciclos adaptativos y a su vez de panarquías a través del tiempo y espacio. Sin embargo, no se debe perder de vista que la generación y mantenimiento de diversidad es fundamental para la evolución adaptativa, sea a través del proceso de selección natural o procesos análogos que operan en cualquier sistema complejo adaptativo (Levin, 1998). A pesar de que en los análisis realizados en este estudio se

observa la recuperación de densidades de peces, tanto en el análisis estadístico-descriptivo PERMANOVA como a través del MBA CoReef-Cozumel, los índices e indicadores ecológicos no muestran dicha recuperación para todos los gremios.

Este documento en su totalidad evidencia la vulnerabilidad del sistema socio-ecológico tomando en cuenta los servicios ecosistémicos que son impactados y que son de gran importancia para el funcionamiento del SSE de Cozumel y no solo del PNAC en sí. Así mismo, se evidencia la vulnerabilidad de ciertos gremios de peces, desde aquellos cinco gremios que no fueron tomados en cuenta para los análisis (tales como los piscívoros), hasta los de mayor importancia económica y comercial para el hombre: que fueron analizados en este estudio como los macrocarnívoros y ciertos invertívoros.

De la misma forma, se evidencia la utilidad de la modelación basada en agentes para el análisis del comportamiento de dichos individuos y sus interacciones. Esta herramienta ha demostrado ser de empoderamiento al momento de la toma de decisiones en distintas áreas, tanto en sistemas terrestres (Iwamura et al. 2014; Zellner et al. 2012) como en sistemas marinos de arrecifes de coral (Melbourne-Thomas, Johnson, Fung, et al. 2011; Melbourne-Thomas, Johnson, Perez, et al. 2011). La comprensión de estos sistemas de manera detallada a través de la modelación basada en agentes facilita la toma de decisiones y su aplicación.

---

## IX. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES

Los esfuerzos en el estudio y comprensión de la dinámica del sistema arrecifal del PNAC deben de incluir tanto el comportamiento de sus componentes (agentes) principales, así como el impacto que el hombre tiene sobre los mismos. A través del presente documento fueron descritas las interacciones de retroalimentación del Sistema Socio-Ecológico a través de los componentes FPEIR del PNAC, esto conlleva a su sistema societal y las respuestas gubernamentales implementadas para su manejo y conservación.

Así mismo, se evaluaron las tendencias tanto espacial como temporal a largo plazo (2004-2014) de diez indicadores de las comunidades arrecifales por cada una de las zonas de manejo del PNAC. Con ello se pudo inferir sobre la resiliencia del Parque y su conformación como un sistema complejo adaptativo. Sin embargo, la dinámica ecológica en las zonas de manejo dio indicios, a través de índices ecológicos, que pueden considerarse de advertencia para su funcionamiento. Posteriormente, a través del modelo basado en agentes CoReef-Cozumel, dicha resiliencia fue evidenciada en mayor medida en sus agentes referentes a los peces.

Estos objetivos desarrollados y alcanzados, arrojaron en gran manera información a tomar en cuenta por lo cual se considera abordar las siguientes recomendaciones en estudios posteriores y complementarios al presente:

1. Divulgar los esfuerzos realizados por la población, así como los resultados obtenidos para concientizar a la población sobre la conservación de los recursos de los que dependen. De la misma forma, es necesario compartir dichos esfuerzos societales y las efectivas estrategias de manejo implementadas a otras ANP's para su replicación o mejora.
2. Dar a conocer e implementar estrategias de manejo contundentes para la protección especial de la zona de manejo intensiva. Toda vez que, a pesar de ser la zona con un gran número de presiones antropogénicas, se manifestó su capacidad de recuperación y conservación de grupos de peces y bentos de importancia para el arrecife a comparación de las otras dos zonas de manejo.
3. Dar a conocer a los tomadores de decisiones, así como a los pobladores usuarios del PNAC la sobre abundancia de peces cuyo tamaño es menor al de los peces que normalmente deberían de abundar en un arrecife. Así como explicar los motivos del porqué de la sobre abundancia de este tipo de peces.
4. Desarrollar análisis espacio-temporales de largo plazo, como los acá descritos, con las densidades de peces cuyos gremios no fueron tomados en cuenta en el presente documento debido a su poca abundancia en el ecosistema en los 11 años de estudio.

5. Trabajar en comunicación con los tomadores de decisiones y usuarios del arrecife para la sugerencia, desarrollo e implementación de medidas para el funcionamiento y mantenimiento de la dinámica ecológica arrecifal.
6. Utilizar como base o laboratorio la modelación basada en agentes para desarrollar e implementar las medidas de manejo discutidas en el punto inmediato anterior. Esto toda vez que se ha observado a la MBA como una herramienta útil para representar la dinámica ecológica del arrecife. Así mismo, otros autores han utilizado dicha herramienta como laboratorio para simular lo que en este punto se refiere.
7. Una vez que dichas medidas sean analizadas e implementadas bajo una plataforma MBA, se recomienda realizar distintos escenarios en donde se tomen en cuenta disturbios tanto naturales (tormentas y huracanes) como antropogénicos (desarrollos costeros).

## X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-González, Gilberto, Fabián A. Rodríguez-Zaragoza, Roberto C. Hernández-Landa, and Jesús E. Arias-González. 2013. "Additive Diversity Partitioning of Fish in a Caribbean Coral Reef Undergoing Shift Transition." *PLoS ONE* 8(6). doi: 10.1371/journal.pone.0065665.
- Aerts, L. A. M., and R. W. M. Van Soest. 1997. "Quantification of Sponge/Coral Interactions in a Physically Stressed Reef Community, NE Colombia." *Marine Ecology Progress Series* 148:125–34.
- Aguilar-Perera, Alfonso. 2012. "Eating Lionfish: An Effective Solution to Control Its Invasion?" *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute* (December 2013):5–9.
- Aguilar, Consuelo, Gaspar González-Sanson, Isabel Faloh, and R. Allen Curry. 2008. "Spatial Variation in Stable Isotopes ( $\Delta^{13}\text{C}$  and  $\Delta^{15}\text{N}$ ) in Marine Fish along the Coast of Havana City: Evidence of Human Impacts from Harbor and River Waters." *Journal of Coastal Research* 24(5 (245)):1281–88.
- Aguilar, Consuelo, Gaspar Gonzalez-Sanson, Kelly R. Munkittrick, and Deborah L. MacLachy. 2004. "Fish Assemblages on Fringe Coral Reefs of the Northern Coast of Cuba near Havana Harbor." *Ecotoxicology and Environmental Safety* 58(1):126–38.
- Aguirre-Macedo, M. Leopoldina, Victor M. Vidal-Martinez, Jorge A.Herrera-Silveira, David S. Valdés-Lozano, Miguel Herrera-Rodríguez, and Miguel A. Olvera-Novoa. 2008. "Ballast Water as a Vector of Coral Pathogens in the Gulf of Mexico: The Case of the Cayo Arcas Coral Reef." *Marine Pollution Bulletin* 56(9):1570–77. doi: 10.1016/j.marpolbul.2008.05.022.
- Allen, Austin S., Alexander C. Seymour, and Daniel Rittschof. 2017. "Chemoreception Drives Plastic Consumption in a Hard Coral." *Marine Pollution Bulletin* 124(1):198–205. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.07.030.
- Allen, Craig R., David G. Angeler, Ahjond S. Garmestani, Lance H. Gunderson, and C. S. Holling. 2014. "Panarchy: Theory and Application." *Ecosystems* 17(4):578–89. doi: 10.1007/s10021-013-9744-2.
- Almada-Villela, P. C., P. F. Sale, G. Gold-Bouchot, and B. Kjerfve. 2003. *Manual de Métodos Para El Programa de Monitoreo Sinóptico Del SAM. Métodos Seleccionados Para El Monitoreo de Parámetros Físicos y Biológicos Para Utilizarse En La Región Mesoamericana*. Vol. 4.
- Alva-Basurto, Jorge Christian, and Jesús Ernesto Arias-González. 2014. "Modelling the Effects of Climate Change on a Caribbean Coral Reef Food Web." *Ecological Modelling* 289:1–14. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2014.06.014.
- Alvarez-Filip, L. N. Dulvy, Isabelle M. Côté, and A. Watkinson. 2011. "Coral Identity Underpins Reef Complexity on Caribbean Reefs." *Ecological Applications* 21(6):2223–31.
- Alvarez-Filip, Lorenzo, Juan P. Carricart-Ganivet, Guillermo Horta-Puga, and Roberto Iglesias-Prieto. 2013. "Shifts in Coral-Assemblage Composition Do Not Ensure Persistence of Reef Functionality." *Scientific Reports* 3. doi: 10.1038/srep03486.
- Alvarez-Filip, Lorenzo, Jennifer A. Gill, and Nicholas K. Dulvy. 2011. "Complex Reef Architecture Supports More Small-Bodied Fishes and Longer Food Chains on Caribbean Reefs." *Ecosphere* 2(10):art118. doi: 10.1890/ES11-00185.1.
- Álvarez-Filip, Lorenzo, Marinés Millet-Encalada, and Hector Reyes-Bonilla. 2009. "Impact of Hurricanes Emily and Wilma on the Coral Community of Cozumel Island, Mexico." *Bulletin of Marine Science* 84(3):295–306.

- Álvarez-Filip, Lorenzo, and Héctor Reyes-Bonilla. 2006. "Comparison of Community Structure and Functional Diversity of Fishes at Cabo Pulmo Coral Reef, Western Mexico between 1987 and 2003." *10th International Coral Reef Symposium* 225(June 2016):216–25.
- Álvarez del Castillo-Cárdenas, P., H. Reyes-Bonilla, L. Álvarez-Filip, M. Millet-Encalada, and L. E. Escobosa-González. 2008. "Cozumel Island, México: A Disturbance History." *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11 July 2008* 8(18):701–5.
- Alzugaray, Rommina, Rafael Puga, Roberto Piñeiro, María Estela de León, L. Susana Cobas, and Ofelia Morales. 2018. "The Caribbean Spiny Lobster (*Panulirus Argus*) Fishery in Cuba: Current Status, Illegal Fishing, and Environmental Variability." *Bulletin of Marine Science* 94(2):1–16.
- Amirnejad, Hamid, Sadegh Khalilian, Mohammad H. Assareh, and Majid Ahmadian. 2006. "Estimating the Existence Value of North Forests of Iran by Using a Contingent Valuation Method." *Ecological Economics*. doi: 10.1016/j.ecolecon.2005.08.015.
- Anderson, M. J., R. N. Gorley, and K. R. Clarke. 2008. "PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods." Pp. 1–214 in *Plymouth, UK*.
- Anthony, Kenneth R. N., Paul A. Marshall, Ameer Abdulla, Roger Beeden, Chris Bergh, Ryan Black, C. Mark Eakin, Edward T. Game, Margaret Gooch, Nicholas A. J. Graham, Alison Green, Scott F. Heron, Ruben van Hooidonk, Cheryl Knowland, Sangeeta Mangubhai, Nadine Marshall, Jeffrey A. Maynard, Peter McGinnity, Elizabeth Mcleod, Peter J. Mumby, Magnus Nyström, David Obura, Jamie Oliver, Hugh P. Possingham, Robert L. Pressey, Gwilym P. Rowlands, Jerker Tamelander, David Wachenfeld, and Stephanie Wear. 2015. "Operationalizing Resilience for Adaptive Coral Reef Management under Global Environmental Change." *Global Change Biology* 21(1):48–61.
- Arias-González, J. Ernest., Enrique Nuñez-Lara, Carlos González-Salas, and René Galzin. 2004. "Trophic Models for Investigation of Fishing Effect on Coral Reef Ecosystems." *Ecological Modelling* 172(2–4):197–212. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2003.09.007.
- Arias-González, JE, TJ Done, CA Page, A. Cheal, S. Kininmonth, and JR Garza-Pérez. 2006. "Towards a Reefscape Ecology: Relating Biomass and Trophic Structure of Fish Assemblages to Habitat at Davies Reef, Australia." *Marine Ecology Progress Series* 320:29–41. doi: 10.3354/meps320029.
- Arias-González, Jesús E., Tak Fung, Robert M. Seymour, Joaquín Rodrigo Garza-Pérez, Gilberto Acosta-González, Yves Marie Bozec, and Craig R. Johnson. 2017. "A Coral-Algal Phase Shift in Mesoamerica Not Driven by Changes in Herbivorous Fish Abundance." *PLoS ONE* 12(4). doi: 10.1371/journal.pone.0174855.
- Arias-González, Jesus Ernesto. 1998. "Trophic Models of Protected and Unprotected Coral Reef Ecosystems in the South of the Mexican Caribbean." *Journal of Fish Biology* 53(SUPPL. A):236–55. doi: 10.1006/jfbi.1998.0814.
- Arias-González, Jesús Ernesto, Gilberto Acosta-González, Néstor Membrillo, Joaquín Rodrigo Garza-Pérez, and J. Manuel Castro-Pérez. 2012. "Predicting Spatially Explicit Coral Reef Fish Abundance, Richness and Shannon-Weaver Index from Habitat Characteristics." *Biodiversity and Conservation* 21(1):115–30. doi: 10.1007/s10531-011-0169-y.

- Arias-González, Jesús Ernesto, Pierre Legendre, and Fabián Alejandro Rodríguez-Zaragoza. 2008. "Scaling up Beta Diversity on Caribbean Coral Reefs." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366(1–2):28–36. doi: 10.1016/j.jembe.2008.07.035.
- Arias-González, Jesús Ernesto, Andrea Rivera-Sosa, Jaime Zaldívar-Rae, Christian Alva-Basurto, and Camilo Cortés-Useche. 2017. "The Animal Forest and Its Socio-Ecological Connections to Land and Coastal Ecosystems." in *Marine Animal Forests*.
- Aronson, Richard B., and William F. Precht. 2006. "Conservation, Precaution, and Caribbean Reefs." *Coral Reefs* 25(3):441–50. doi: 10.1007/s00338-006-0122-9.
- Atkins, Jonathan P., Daryl Burdon, Mike Elliott, and Amanda J. Gregory. 2011. "Management of the Marine Environment: Integrating Ecosystem Services and Societal Benefits with the DPSIR Framework in a Systems Approach." *Marine Pollution Bulletin* 62(2):215–26. doi: 10.1016/j.marpolbul.2010.12.012.
- Ault, Jerald S. 2004. "Why Have No-Take Marine Protected Areas?" Pp. 185–93 in *American Fisheries Society Symposium*. Vol. 42.
- Axelrod, Robert. 1997. "The Complexity of Cooperation Princeton University Press."
- Axtell, Robert. 2000. "Why Agents?: On the Varied Motivations for Agent Computing in the Social Sciences." *Center on Social and Economics Dynamics - The Brookings Institution* (17):1–23. doi: 10.1016/j.cep.2007.02.029.
- Babcock, R. C., N. T. Shears, A. C. Alcala, N. S. Barrett, G. J. Edgar, K. D. Lafferty, T. R. McClanahan, and G. R. Russ. 2010. "Decadal Trends in Marine Reserves Reveal Differential Rates of Change in Direct and Indirect Effects." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(43):18256–61. doi: 10.1073/pnas.0908012107.
- Bainbridge, Z., S. Lewis, R. Bartley, K. Fabricius, C. Collier, J. Waterhouse, A. Garzongarcía, B. Robson, J. Burton, A. Wenger, and J. Brodie. 2018. "Fine Sediment and Particulate Organic Matter : A Review and Case Study on Ridge-to-Reef Transport , Transformations , Fates , and Impacts on Marine Ecosystems." *Marine Pollution Bulletin* 135(June):1205–20. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.08.002.
- Barranco, Linda M., José D. Carriquiry, Fabián A. Rodríguez-Zaragoza, Amílcar L. Cupul-Magaña, Julio A. Villaescusa, and Luis E. Calderón-Aguilera. 2016. "Spatiotemporal Variations of Live Coral Cover in the Northern Mesoamerican Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico." *Scientia Marina* 80(2):143–50. doi: 10.3989/scimar.04294.23A.
- Bart, Jonathan. 1995. "Acceptance Criteria for Using Individual-based Models to Make Management Decisions." *Ecological Applications* 5(2):411–20.
- Batram, Arthur. 2001. *Navegar Por La Complejidad: Guía Básica Sobre La Teoría de La Complejidad En La Empresa y La Gestión*. Ediciones Granica S.A.
- Bell, James J., Simon K. Davy, Timothy Jones, Michael W. Taylor, and Nicole S. Webster. 2013. "Could Some Coral Reefs Become Sponge Reefs as Our Climate Changes?" *Global Change Biology* 19(9):2613–24.
- Bell, Peter R. F. 1993. "Review of the Effects of Non-Point Nutrient Loading on Coastal Ecosystems." *Marine and Freshwater Research* 44(2):261–83. doi: 10.1071/MF9930261.
- Bellwood, D. R., T. P. Hughes, C. Folke, and M. Nyström. 2004. "Confronting the Coral Reef Crisis." *Nature* 429(6994):827–33.
- Bellwood, David R., Andrew S. Hoey, and J. Howard Choat. 2003. "Limited Functional Redundancy in High Diversity Systems: Resilience and Ecosystem Function on Coral Reefs." *Ecology Letters* 6(4):281–85. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x.

- Bergamini, N., W. Dunbar, Pablo B. Eyzaguirre, K. Ichikawa, I. Matsumoto, D. Mijatovic, Y. Morimoto, N. Remple, D. Salvemini, and W. Suzuki. 2014. "Toolkit for the Indicators of Resilience in Socio-Ecological Production Landscapes and Seascapes."
- Berkelmans, R., and M. J. .. van Oppen. 2006. "The Role of Zooxanthellae in the Thermal Tolerance of Corals: A 'nugget of Hope' for Coral Reefs in an Era of Climate Change." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1599):2305–12. doi: 10.1098/rspb.2006.3567.
- Berkes, Fikret., Johan. Colding, and Carl. Folke. 2003. "Navigating Social - Ecological Systems - Building Resilience for Complexity and Change." *Cambridge University Press* 393. doi: 10.1017/CBO9780511541957.
- Biggs, Reinette, Maja Schlüter, and Michael L. Schoon. 2015. *Principles for Building Resilience: Sustaining Ecosystem Services in Social-Ecological Systems*.
- Birrell, Chico L., Laurence J. McCook, and Bette L. Willis. 2005. "Effects of Algal Turfs and Sediment on Coral Settlement." Pp. 408–14 in *Marine Pollution Bulletin*. Vol. 51.
- Birrell, Chico L., Laurence J. McCook, Bette L. Willis, and Guillermo A. Diaz-Pulido. 2008. "Effects of Benthic Algae on the Replenishment of Corals and the Implications for the Resilience of Coral Reefs." *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 46:25–63.
- Borja, Ángel, Ibon Galparsoro, Oihana Solaun, Iñigo Muxika, Eva María Tello, Ainhize Uriarte, and Victoriano Valencia. 2006. "The European Water Framework Directive and the DPSIR, a Methodological Approach to Assess the Risk of Failing to Achieve Good Ecological Status." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66(1–2):84–96. doi: 10.1016/j.ecss.2005.07.021.
- Box, Steve J., and Peter J. Mumby. 2007. "Effect of Macroalgal Competition on Growth and Survival of Juvenile Caribbean Corals." *Marine Ecology Progress Series* 342:139–49.
- Boyd, Heather, and Anthony Charles. 2006. "Creating Community-Based Indicators to Monitor Sustainability of Local Fisheries." *Ocean and Coastal Management*. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2006.03.006.
- Bozec, Y. M., G. Acosta-González, E. Núñez-Lara, and J. E. Arias-González. 2008. "Impacts of Coastal Development on Ecosystem Structure and Function of Yucatan Coral Reefs, Mexico." *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* 18:691–95.
- Bradley, Patricia, and Susan Yee. 2015. "Using the DPSIR Framework to Develop a Conceptual Model: Technical Support Document." *Epa/600/R-15/154* (August). doi: EPA/600/R-15/154.
- Bruggemann, J. Henrich, Jaap Begeman, Els M. Bosma, Piet Verburg, and Anneke M. Breeman. 1994. "Foraging by the Stoplight Parrotfish *Sparisoma Viride*. II. Intake and Assimilation of Food, Protein and Energy." *Marine Ecology-Progress Series* 106:57.
- Burke, L., and J. Maidens. 2004. *Reefs at Risk in the Caribbean*.
- Burke, Laretta, Kathleen Reytar, Mark Spalding, and Allison Perry. 2011. *Reefs at Risk: Revisted*.
- Camacho, V., and A. Ruíz-Luna. 2012. "Marco Conceptual y Clasificación de Los Servicios Ecosistémicos." *Revista Bio Ciencias* 1(4):3–15. doi: 10.15741/rev bio ciencias.v1i4.19.
- Campbell, Stuart J., Graham J. Edgar, Rick D. Stuart-Smith, German Soler, and Amanda E. Bates. 2018. "Fishing-Gear Restrictions and Biomass Gains for Coral Reef Fishes

- in Marine Protected Areas.” *Conservation Biology* 32(2):401–10. doi: 10.1111/cobi.12996.
- Cañas, Alberto J., Greg Hill, Roger Carff, Niranjani Suri, James Lott, Gloria Gómez, Thomas C. Eskridge, Mario Arroyo, and Rodrigo Carvajal. 2004. “CmapTools: A Knowledge Modeling and Sharing Environment.” *Concept Maps: Theory, Methodology, Technology. Proc. of the First Int. Conference on Concept Mapping* 1(1984):125–35. doi: 10.1.1.132.6645.
- Capote, J., D. Alvear, M. Lázaro, and P. Espina. 2006. “Algunos Conceptos y Definiciones Del Modelado y Simulación Computacional de Incendios.” *Revista Cuadernos de Seguridad* 201:29–38.
- Caron, Alexandra G. M., Colette R. Thomas, Kathryn L. E. Berry, Cherie A. Motti, Ellen Ariel, and Jon E. Brodie. 2018. “Ingestion of Microplastic Debris by Green Sea Turtles (*Chelonia Mydas*) in the Great Barrier Reef: Validation of a Sequential Extraction Protocol.” *Marine Pollution Bulletin* 127(January):743–51. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.12.062.
- Carpenter, Steve, Brian Walker, J. Marty Anderies, and Nick Abel. 2001. “From Metaphor to Measurement: Resilience of What to What?” *Ecosystems* 4(8):765–81.
- Carrillo-Flota, Evelyn del Carmen, and Alfonso Aguilar-Perera. 2017. “Stakeholder Perceptions of Red Lionfish (*Pterois Volitans*) as a Threat to the Ecosystem and Its Potential for Human Consumption in Quintana Roo, Mexico.” *Ocean and Coastal Management* 136:113–19. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2016.11.027.
- Castellanos Iglesias, Susel, Alexander Lopeztegui Castillo, and Elena de la Guardia Llansó. 2004. “MONITOREO REEF CHECK EN EL ARRECIFE CORALINO ‘RINCÓN DE GUANABO’, CUBA.” *Rev. Invest. Mar* 25(3):219–30.
- Chabanet, P., H. Ralambondrainy, M. Amanieu, G. Faure, and R. Galzin. 1997. “Relationships between Coral Reef Substrata and Fish.” *Coral Reefs* 16(2):93–102. doi: 10.1007/s003380050063.
- Chapman, Matthew R., and Donald L. Kramer. 2000. “Movements of Fishes within and among Fringing Coral Reefs in Barbados.” *Environmental Biology of Fishes* 57:11–24.
- Chávez Hidalgo, Alejandra. 2009. “Conectividad de Los Arrecifes Coralinos Del Golfo de México y Caribe Mexicano.”
- Cheal, Alistair J., Shaun K. Wilson, Michael J. Emslie, Andrew M. Dolman, and Hugh Sweatman. 2008. “Responses of Reef Fish Communities to Coral Declines on the Great Barrier Reef.” *Marine Ecology Progress Series* 372:211–23. doi: 10.3354/meps07708.
- Cinner, J. E., T. R. McClanahan, N. A. J. Graham, T. M. Daw, J. Maina, S. M. Stead, A. Wamukota, K. Brown, and O. Bodin. 2012. “Vulnerability of Coastal Communities to Key Impacts of Climate Change on Coral Reef Fisheries.” *Global Environmental Change* 22(1):12–20. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2011.09.018.
- Cinner, Joshua E., Cindy Huchery, Emily S. Darling, Austin T. Humphries, Nicholas A. J. Graham, Christina C. Hicks, Nadine Marshall, and Tim R. McClanahan. 2013. “Evaluating Social and Ecological Vulnerability of Coral Reef Fisheries to Climate Change.” *PLoS ONE* 8(9):e74321. doi: 10.1371/journal.pone.0074321.
- Clarke, K. Robert, and Richard M. Warwick. 2001. “Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd Edition.” *PRIMER-E, Plymouth UK* 172 p. doi: 1.
- Cobián-Rojas, Dorka, Juan J. Schmitter-Soto, Consuelo M. Aguilar Betancourt, Alfonso Aguilar-Perera, Miguel Ruiz-Zárate, Gaspar González-Sansón, Pedro P. Chevalier Monteagudo, Roberto Herrera Pavón, Alain García Rodríguez, Raúl I. Corrada

- Wong, Delmis Cabrera Guerra, Héctor Salvat Torres, and Susana Perera Valderrama. 2018. "The Community Diversity of Two Caribbean MPAs Invaded by Lionfish Does Not Support the Biotic Resistance Hypothesis." *Journal of Sea Research* 134(November 2016):26–33. doi: 10.1016/j.seares.2018.01.004.
- Cobián Rojas, Dorka, Juan J. Schmitter-Soto, Alfonso Aguilar-Perera, Consuelo M. Aguilar Betancourt, Miguel Ruiz-Zárata, Gaspar González Sansón, Pedro P. Chevalier Monteagudo, Alain García Rodríguez, Roberto Herrera Pavón, Susana Perera Valderrama, Hansel Caballero Aragón, and Elena de la Guardia. 2018. "Diversidad de Las Comunidades de Peces En Dos Áreas Marinas Protegidas Del Caribe y Su Relación Con El Pez León." *Revista de Biología Tropical* 66(1):189–203. doi: 10.15517/rbt.v66i1.28197.
- Cole, Andrew J., Morgan S. Pratchett, and Geoffrey P. Jones. 2008. "Diversity and Functional Importance of Coral-Feeding Fishes on Tropical Coral Reefs." *Fish and Fisheries* 9(3):286–307.
- CONANP, and GIZ. 2017. *Valoración de Los Servicios Ecosistémicos Del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel y Área de Protección de Flora y Fauna Isla Cozumel*. Ciudad de México.
- Coronado, Michael, Hector De Haro, Xin Deng, Mary Ann Rempel, Ramon Lavado, and Daniel Schlenk. 2008. "Estrogenic Activity and Reproductive Effects of the UV-Filter Oxybenzone (2-Hydroxy-4-Methoxyphenyl-Methanone) in Fish." *Aquatic Toxicology* 90(3):182–87. doi: 10.1016/j.aquatox.2008.08.018.
- Corsi, Ilaria, Michela Mariottini, Cristiana Sensini, Lucia Lancini, and Silvano Focardi. 2003. "Fish as Bioindicators of Brackish Ecosystem Health: Integrating Biomarker Responses and Target Pollutant Concentrations." *Oceanologica Acta* 26(1):129–38.
- Costanza, Robert, Ralph D'Arge, Rudolf De Groot, Stephen Farber, Monica Grasso, Bruce Hannon, Karin Limburg, Shahid Naeem, Robert V. O'Neill, Jose Paruelo, Robert G. Raskin, Paul Sutton, and Marjan Van Den Belt. 1997. "The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital." *Nature* 387(6630):253–60. doi: 10.1038/387253a0.
- Costanza, Robert, Rudolf de Groot, Leon Braat, Ida Kubiszewski, Lorenzo Fioramonti, Paul Sutton, Steve Farber, and Monica Grasso. 2017. "Twenty Years of Ecosystem Services: How Far Have We Come and How Far Do We Still Need to Go?" *Ecosystem Services* 28:1–16. doi: 10.1016/j.ecoser.2017.09.008.
- Costanza, Robert, Rudolf de Groot, Paul Sutton, Sander van der Ploeg, Sharolyn J. Anderson, Ida Kubiszewski, Stephen Farber, and R. Kerry Turner. 2014. "Changes in the Global Value of Ecosystem Services." *Global Environmental Change* 26(1):152–58. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002.
- Coté, Isabelle M., William F. Precht, Richard B. Aronson, and Toby A. Gardner. 2013. "Is Jamaica a Good Model for Understanding Caribbean Coral Reef Dynamics?" *Marine Pollution Bulletin* 76(1–2):28–31. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.08.021.
- Cruz-Vázquez, Carlos, Rodolfo Rioja-Nieto, and Cecilia Enriquez. 2019. "Spatial and Temporal Effects of Management on the Reef Seascape of a Marine Protected Area in the Mexican Caribbean." *Ocean & Coastal Management* 169:50–57. doi: 10.1016/J.OCECOAMAN.2018.12.005.
- Darling, Emily S., and Stephanie D'agata. 2017. "Coral Reefs: Fishing for Sustainability." *Current Biology* 27(2):R65–68.
- Darling, Emily S., Nicholas A. J. Graham, Fraser A. Januchowski-Hartley, Kirsty L. Nash, Morgan S. Pratchett, and Shaun K. Wilson. 2017. "Relationships between Structural Complexity, Coral Traits, and Reef Fish Assemblages." *Coral Reefs* 36(2):561–75. doi: 10.1007/s00338-017-1539-z.

- Davenport, John, and Julia L. Davenport. 2006. "The Impact of Tourism and Personal Leisure Transport on Coastal Environments: A Review." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67(1–2):280–92. doi: 10.1016/j.ecss.2005.11.026.
- Deloach, N. 1999. *Reef Fish Behavior: Florida, Caribbean, Bahamas*.
- Diaz-Pulido, G. 2008. "Macroalgae."
- Diaz-Pulido, Guillermo, and Laurence J. McCook. 2004. "Effects of Live Coral, Epilithic Algal Communities and Substrate Type on Algal Recruitment." *Coral Reefs* 23(2):225–33.
- Díaz-Ruiz, S., A. Aguirre-León, and J. E. Arias-González. 1998. "Habitat Interdependence in Coral Reef Ecosystems: A Case Study in a Mexican Caribbean Reef." *Aquatic Ecosystem Health & Management* 1(3–4):387–97. doi: 10.1080/14634989808656932.
- Done, T. J. 1992. "Phase Shifts in Coral Reef Communities and Their Ecological Significance." *Hydrobiologia* 247(1–3):121–32. doi: 10.1007/BF00008211.
- Downs, C. A., Esti Kramarsky-Winter, John E. Fauth, Roe Segal, Omri Bronstein, Rina Jeger, Yona Lichtenfeld, Cheryl M. Woodley, Paul Pennington, Ariel Kushmaro, and Yossi Loya. 2014. "Toxicological Effects of the Sunscreen UV Filter, Benzophenone-2, on Planulae and in Vitro Cells of the Coral, *Stylophora Pistillata*." *Ecotoxicology* 23(2):175–91. doi: 10.1007/s10646-013-1161-y.
- Downs, C. A., Esti Kramarsky-Winter, Roe Segal, John Fauth, Sean Knutson, Omri Bronstein, Frederic R. Ciner, Rina Jeger, Yona Lichtenfeld, Cheryl M. Woodley, Paul Pennington, Kelli Cadenas, Ariel Kushmaro, and Yossi Loya. 2016. "Toxicopathological Effects of the Sunscreen UV Filter, Oxybenzone (Benzophenone-3), on Coral Planulae and Cultured Primary Cells and Its Environmental Contamination in Hawaii and the U.S. Virgin Islands." *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 70(2):265–88. doi: 10.1007/s00244-015-0227-7.
- Dromard, Charlotte R., Yolande Bouchon-Navaro, Sébastien Cordonnier, Marie France Fontaine, Marc Verlaque, Mireille Harmelin-Vivien, and Claude Bouchon. 2013. "Resource Use of Two Damselfishes, *Stegastes Planifrons* and *Stegastes Adustus*, on Guadeloupean Reefs (Lesser Antilles): Inference from Stomach Content and Stable Isotope Analysis." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 440:116–25. doi: 10.1016/j.jembe.2012.12.011.
- Dromard, Charlotte R., Yolande Bouchon-Navaro, Sébastien Cordonnier, Mireille Harmelin-Vivien, and Claude Bouchon. 2018. "Microhabitat Characteristics of *Stegastes Planifrons* and *S. Adustus* Territories." *Environmental Biology of Fishes* 101(3):441–48. doi: 10.1007/s10641-017-0709-8.
- Dulvy, Nicholas K., Robert P. Freckleton, and Nicholas V. C. Polunin. 2004. "Coral Reef Cascades and the Indirect Effects of Predator Removal by Exploitation." *Ecology Letters* 7(5):410–16.
- Dunning, Kelly Heber. 2015. "Ecosystem Services and Community Based Coral Reef Management Institutions in Post Blast-Fishing Indonesia." *Ecosystem Services* 16:319–32. doi: 10.1016/j.ecoser.2014.11.010.
- Durán, Alain, and Rodolfo Claro. 2009. "Actividad Alimentaria de Los Peces Herbívoros y Su Impacto En Arrecifes Con Diferente Nivel de Degradación Antrópica." *Revista de Biología Tropical* 57(3):687–97. doi: 10.15517/rbt.v57i3.5484.
- Edmunds, Peter J., Georgios Tsounis, and Howard R. Lasker. 2016. "Differential Distribution of Octocorals and Scleractinians around St. John and St. Thomas, US Virgin Islands." *Hydrobiologia* 767(1):347–60. doi: 10.1007/s10750-015-2555-z.
- Edwards, Helen J., Ian A. Elliott, C. Mark Eakin, Akiyuki Irikawa, Joshua S. Madin,

- Melanie McField, Jessica A. Morgan, Robert Van Woesik, and Peter J. Mumby. 2011. "How Much Time Can Herbivore Protection Buy for Coral Reefs under Realistic Regimes of Hurricanes and Coral Bleaching?" *Global Change Biology* 17(6):2033–48.
- El-Shenody, Rania A., Mohamed Ashour, and Mohamed Mahmoud Essam Ghobara. 2019. "Evaluating the Chemical Composition and Antioxidant Activity of Three Egyptian Seaweeds: *Dictyota Dichotoma*, *Turbinaria Decurrens*, and *Laurencia Obtusa*." *Brazilian Journal of Food Technology* 22:1–15. doi: 10.1590/1981-6723.20318.
- Elliff, Carla I., and Iracema R. Silva. 2017. "Coral Reefs as the First Line of Defense: Shoreline Protection in Face of Climate Change." *Marine Environmental Research* 127:148–54. doi: 10.1016/j.marenvres.2017.03.007.
- Engle, Nathan L. 2011. "Adaptive Capacity and Its Assessment." *Global Environmental Change* 21(2):647–56. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2011.01.019.
- Erfteimeijer, Paul L. A., Bernhard Riegl, Bert W. Hoeksema, and Peter A. Todd. 2012. "Environmental Impacts of Dredging and Other Sediment Disturbances on Corals: A Review." *Marine Pollution Bulletin* 64(9):1737–65. doi: 10.1016/j.marpolbul.2012.05.008.
- Fabricius, Katharina E. 2005. "Effects of Terrestrial Runoff on the Ecology of Corals and Coral Reefs: Review and Synthesis." *Marine Pollution Bulletin* 50(2):125–46. doi: 10.1016/j.marpolbul.2004.11.028.
- Farmer, Nicholas A., and Jerald S. Ault. 2011. "Grouper and Snapper Movements and Habitat Use in Dry Tortugas, Florida." *Marine Ecology Progress Series* 433:169–84. doi: 10.3354/meps09198.
- Fenner, D. P. 1988. "Some Leeward Reefs and Corals of Cozumel, Mexico." *Bulletin of Marine Science* 42(1):133–44.
- Fenner, D. P. 1991. "Effects of Hurricane Gilbert on Coral Reefs, Fishes and Sponges at Cozumel, Mexico." *Bulletin of Marine Science* 48(3):719–30.
- Fenner, Douglas. 1999. "New Observations on the Stony Coral (Scleractinia, Milleporidae, and Stylasteridae) Species of Belize (Central America) and Cozumel (Mexico)." *Bulletin of Marine Science* 64(1):143–54.
- Fent, Karl, Petra Y. Kunz, and Elena Gomez. 2008. "UV Filters in the Aquatic Environment Induce Hormonal Effects and Affect Fertility and Reproduction in Fish." *CHIMIA International Journal for Chemistry* 62(5):368–75. doi: 10.2533/chimia.2008.368.
- Ferrigno, F., C. N. Bianchi, R. Lasagna, C. Morri, G. F. Russo, and R. Sandulli. 2016. "Corals in High Diversity Reefs Resist Human Impact." *Ecological Indicators* 70:106–13. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.05.050.
- Filatova, Tatiana, Peter H. Verburg, Dawn Cassandra Parker, and Carol Ann Stannard. 2013. "Spatial Agent-Based Models for Socio-Ecological Systems: Challenges and Prospects." *Environmental Modelling and Software* 45:1–7. doi: 10.1016/j.envsoft.2013.03.017.
- Folke, Carl. 2006. "Resilience: The Emergence of a Perspective for Social–Ecological Systems Analyses." *Global Environmental Change* 16(3):253–67. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2006.04.002.
- Folke, Carl, Steve Carpenter, Brian Walker, Marten Scheffer, Thomas Elmqvist, Lance Gunderson, and C. S. Holling. 2004. "Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1):557–81. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711.
- Fontana, Veronika, Anna Radtke, Valérie Bossi Fedrigotti, Ulrike Tappeiner, Erich

- Tasser, Stefan Zerbe, and Thomas Buchholz. 2013. "Comparing Land-Use Alternatives: Using the Ecosystem Services Concept to Define a Multi-Criteria Decision Analysis." *Ecological Economics* 93:128–36. doi: 10.1016/j.ecolecon.2013.05.007.
- Freile-Pelegrín, Yolanda, Cresencia Chávez-Quintal, Edgar Caamal-Fuentes, Erika Vázquez-Delfín, Tomás Madera-Santana, and Daniel Robledo. 2020. "Valorization of the Filamentous Seaweed *Chaetomorpha Gracilis* (Cladophoraceae, Chlorophyta) from an IMTA System." *Journal of Applied Phycology* 32(4):2295–2306. doi: 10.1007/s10811-020-02066-8.
- Friedlander, Alan M., and Edward E. DeMartini. 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." *Marine Ecology Progress Series* 230:253–64.
- Gallopín, Gilberto C. 2006. "Linkages between Vulnerability, Resilience, and Adaptive Capacity." *Global Environmental Change* 16(3):293–303. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2006.02.004.
- Gao, Lei, and Atakelty Hailu. 2018. "Site Closure Management Strategies and the Responsiveness of Conservation Outcomes in Recreational Fishing." *Journal of Environmental Management* 207:10–22. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.11.003.
- Garcia, Jessica, Yann Rousseau, Hélène Legrand, Gilles Saragoni, and Philippe Lenfant. 2014. "Movement Patterns of Fish in a Martinique MPA: Implications for Marine Reserve Design." *Marine Ecology Progress Series* 513:171–85. doi: 10.3354/meps10940.
- Gardner, Toby A., Isabelle M. Coté, Jennifer A. Gill, Alastair Grant, and Andrew R. Watkinson. 2003. "Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals." 301:958–60. doi: 10.1126/science.1086050.
- Germanov, Elitza S., Andrea D. Marshall, Lars Bejder, Maria Cristina Fossi, and Neil R. Loneragan. 2018. "Microplastics: No Small Problem for Filter-Feeding Megafauna." *Trends in Ecology & Evolution* 33(4):227–32. doi: 10.1016/j.tree.2018.01.005.
- Gill, David A., Michael B. Mascia, Gabby N. Ahmadi, Louise Glew, Sarah E. Lester, Megan Barnes, Ian Craigie, Emily S. Darling, Christopher M. Free, and Jonas Geldmann. 2017. "Capacity Shortfalls Hinder the Performance of Marine Protected Areas Globally." *Nature* 543(7647):665–69.
- Glynn, Peter W., and Derek P. Manzello. 2015. "Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance." Pp. 67–97 in *Coral reefs in the Anthropocene*. Springer.
- González-Díaz, Patricia, Elena de la Guardia, and Gaspar González-Sansón. 2003. "Efecto de Efluentes Terrestres Sobre Las Comunidades Bentónicas de Arrecifes Coralinos de Ciudad de La Habana, Cuba." *Rev. Invest. Mar* 24(3):193–204.
- González-Sansón, Gaspar, and Consuelo Aguilar. 2010. "Reef Fish Diversity Components as Indicators of Cumulative Effects in a Highly Impacted Fringe Reef." *Ecological Indicators* 10(3):766–72.
- González-Sansón, G., C. Aguilar, I. Hernández, and Y. Cabrera. 2009. "Effects of Depth and Bottom Communities on the Distribution of Highly Territorial Reef Fish in the Northwestern Region of Cuba." *Journal of Applied Ichthyology* 25(6):652–60.
- González, José A., Carlos Montes, José Rodríguez, and Washington Tapia. 2008. "Rethinking the Galapagos Islands as a Complex Social-Ecological System: Implications for Conservation and Management." *Ecology and Society* 13(2). doi: 10.5751/ES-02557-130213.
- Graham, N. A. J., Tim R. McClanahan, M. Aaron MacNeil, Shaun K. Wilson, Joshua E.

- Cinner, Cindy Huchery, and Thomas H. Holmes. 2017. "Human Disruption of Coral Reef Trophic Structure." *Current Biology* 27(2):231–36. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.062.
- Graham, N. A. J., and K. L. Nash. 2013. "The Importance of Structural Complexity in Coral Reef Ecosystems." *Coral Reefs* 32(2):315–26. doi: 10.1007/s00338-012-0984-y.
- Graham, N. A. J., S. K. Wilson, S. Jennings, N. V. C. Polunin, J. P. Bijoux, and J. Robinson. 2006. "Dynamic Fragility of Oceanic Coral Reef Ecosystems." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(22):8425–29. doi: 10.1073/pnas.0600693103.
- Graham, Nicholas A. J., Simon Jennings, M. Aaron MacNeil, David Mouillot, and Shaun K. Wilson. 2015. "Predicting Climate-Driven Regime Shifts versus Rebound Potential in Coral Reefs." *Nature* 518(7537):94–97. doi: 10.1038/nature14140.
- Greca, Ileana María, and Marco Antonio Moreira. 1998. "Modelos Mentales, Modelos Conceptuales y Modelización." *Caderno Catarinense de Ensino de Física. Florianópolis. Vol. 15, No. 2 (Ago. 1998), p. 107-120.*
- Grosman, Paul D., Jochen A. G. Jaeger, Pascale M. Biron, Christian Dussault, and Jean-Pierre Ouellet. 2011. "Trade-off between Road Avoidance and Attraction by Roadside Salt Pools in Moose: An Agent-Based Model to Assess Measures for Reducing Moose-Vehicle Collisions." *Ecological Modelling* 222(8):1423–35. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.01.022>.
- Hagstrom, George I., and Simon A. Levin. 2017. "Marine Ecosystems as Complex Adaptive Systems: Emergent Patterns, Critical Transitions, and Public Goods." *Ecosystems* 20(3):458–76. doi: 10.1007/s10021-017-0114-3.
- Halffter, G. 1998. "A Strategy for Measuring Landscape Biodiversity." *Biology International* 36:3–17.
- Halford, A., A. J. Cheal, D. Ryan, and D. Mc B. Williams. 2004. "Resilience to Large-Scale Disturbance in Coral and Fish Assemblages on the Great Barrier Reef." *Ecology* 85(7):1892–1905. doi: 10.1890/03-4017.
- Halloun, Ibrahim. 1996. "Schematic Modeling for Meaningful Learning of Physics." *Journal of Research in Science Teaching: The Official Journal of the National Association for Research in Science Teaching* 33(9):1019–41.
- Halpern, BS, and SR Floeter. 2008. "Functional Diversity Responses to Changing Species Richness in Reef Fish Communities." *Marine Ecology Progress Series* 364:147–56. doi: 10.3354/meps07553.
- Harborne, Alastair R., Alice Rogers, Yves-Marie Bozec, and Peter J. Mumby. 2017. "Multiple Stressors and the Functioning of Coral Reefs." *Annual Review of Marine Science* 9(1). doi: 10.1146/annurev-marine-010816-060551.
- Hatcher, B. G. 1981. "The Interaction between Grazing Organisms and the Epilithic Algal Community of a Coral Reef: A Quantitative Assessment." Pp. 515–24 in *Proc. 4th int. Coral Reef Symp., 1981. Vol. 2.*
- Heenan, Adel, Andrew S. Hoey, Gareth J. Williams, and Ivor D. Williams. 2016. "Natural Bounds on Herbivorous Coral Reef Fishes." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1843):20161716. doi: 10.1098/rspb.2016.1716.
- Hernández-Landa, Roberto C., Gilberto Acosta-González, Enrique Núñez-Lara, and Jesús E. Arias-González. 2015. "Spatial Distribution of Surgeonfish and Parrotfish in the North Sector of the Mesoamerican Barrier Reef System." *Marine Ecology* 36(3):432–46.
- Herrera-Moreno, A., and P. M. Alcolado. 1985. "Monitoreo de La Contaminación Mediante El Análisis de La Estructura Comunitaria de Los Gorgonáceos." Pp. 253–

- 57 in *Ponencia presentada en el Simposio de Ciencias del Mar y VII Jornada Científica del Instituto de Oceanología XX Aniversario*. Vol. 2.
- Hitt, Steven, Simon J. Pittman, and Kerry A. Brown. 2011. "Tracking and Mapping Sun-Synchronous Migrations and Diel Space Use Patterns of *Haemulon Sciusurus* and *Lutjanus Apodus* in the U.S. Virgin Islands." *Environmental Biology of Fishes* 92(4):525–38. doi: 10.1007/s10641-011-9875-2.
- Hitt, Steven, Simon J. Pittman, and Richard S. Nemeth. 2011. "Diel Movements of Fishes Linked to Benthic Seascape Structure in a Caribbean Coral Reef Ecosystem." *Marine Ecology Progress Series* 427:275–91. doi: 10.3354/meps09093.
- Holbrook, Sally J., Russell J. Schmitt, Thomas C. Adam, and Andrew J. Brooks. 2016. "Coral Reef Resilience , Tipping Points and the Strength of Herbivory." *Nature Publishing Group* (November):1–11. doi: 10.1038/srep35817.
- Holbrook, Sally J., Russell J. Schmitt, and Andrew J. Brooks. 2008. "Resistance and Resilience of a Coral Reef Fish Community to Changes in Coral Cover." *Marine Ecology Progress Series* 371:263–71. doi: 10.3354/meps07690.
- Holland, John H. 2000. *Emergence: From Chaos to Order*. OUP Oxford.
- Holland, Kim N., Christopher G. Lowe, and Bradley M. Wetherbee. 1996. "Movements and Dispersal Patterns of Blue Trevally (*Caranx Melampygus*) in a Fisheries Conservation Zone." *Fisheries Research* 25(3–4):279–92.
- Holling, C. S. 2001. "Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems." *Ecosystems* 4(5):390–405.
- Holling, C. S., F. Berkes, and C. Folke. 1998. "Science, Sustainability and Resource Management." *Linking Social and Ecological Systems: Management Practices and Social Mechanisms for Building Resilience* 342–362.
- Holling, C. S., Lance H. Gunderson, and Garry D. Peterson. 2002. "Sustainability and Panarchies." Pp. 63–102 in *Panarchy : understanding transformations in human and natural systems*.
- Hughes, T. P. 1994. "Catastrophes, Phase Shifts, and Large-Scale Degradation of a Caribbean Coral Reef." *Science* 265(5178):1547–51. doi: 10.1126/science.265.5178.1547.
- Hughes, Terence P. 1989. "Community Structure and Diversity of Coral Reefs: The Role of History." *Ecology* 70(1):275–79.
- Hughes, Terence P., Maria J. Rodrigues, David R. Bellwood, Daniela Ceccarelli, Ove Hoegh-Guldberg, Laurence McCook, Natalie Moltschanivskyj, Morgan S. Pratchett, Robert S. Steneck, and Bette Willis. 2007. "Phase Shifts, Herbivory, and the Resilience of Coral Reefs to Climate Change." *Current Biology* 17(4):360–65. doi: 10.1016/j.cub.2006.12.049.
- Hughes, Terry P., Michele L. Barnes, David R. Bellwood, Joshua E. Cinner, Graeme S. Cumming, Jeremy B. C. Jackson, Joanie Kleypas, Ingrid A. Van De Leemput, Janice M. Lough, and Tiffany H. Morrison. 2017. "Coral Reefs in the Anthropocene." *Nature* 546(7656):82–90.
- Hughes, Terry P., Michele L. Barnes, David R. Bellwood, Joshua E. Cinner, Graeme S. Cumming, Jeremy B. C. Jackson, Joanie Kleypas, Ingrid A. Van De Leemput, Janice M. Lough, Tiffany H. Morrison, Stephen R. Palumbi, Egbert H. Van Nes, and Marten Scheffer. 2017. "Coral Reefs in the Anthropocene." *Nature* 546(7656):82–90.
- Hughes, Terry P., Nicholas A. J. Graham, Jeremy B. C. Jackson, Peter J. Mumby, and Robert S. Steneck. 2010. "Rising to the Challenge of Sustaining Coral Reef Resilience." *Trends in Ecology and Evolution* 25(11):633–42.
- Hurlbert, Stuart H. 1971. "The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and

- Alternative Parameters.” *Ecology* 52(4):577–86.
- Huston, M. A. 1985. “Patterns of Species Diversity on Coral Reefs.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 16(1):149–77.
- Idjadi, J. A., R. N. Haring, and W. F. Precht. 2010. “Recovery of the Sea Urchin *Diadema Antillarum* Promotes Scleractinian Coral Growth and Survivorship on Shallow Jamaican Reefs.” *Marine Ecology Progress Series* 403:91–100. doi: 10.3354/meps08463.
- Idjadi, Joshua A., Sarah C. Lee, John F. Bruno, William F. Precht, Laurie Allen-Requa, and Peter J. Edmunds. 2006. “Rapid Phase-Shift Reversal on a Jamaican Coral Reef.” *Coral Reefs* 25(2):209–11. doi: 10.1007/s00338-006-0088-7.
- Ingram, Rebecca J., Kirsten L. L. Oleson, and Jamison M. Gove. 2018. “Revealing Complex Social-Ecological Interactions through Participatory Modeling to Support Ecosystem-Based Management in Hawai‘I.” *Marine Policy* 94(April):180–88. doi: 10.1016/j.marpol.2018.05.002.
- Iwamura, Takuya, Eric F. Lambin, Kirsten M. Silvius, Jeffrey B. Luzar, and José M. V. Fragoso. 2014. “Agent-Based Modeling of Hunting and Subsistence Agriculture on Indigenous Lands: Understanding Interactions between Social and Ecological Systems.” *Environmental Modelling & Software* 58:109–27. doi: 10.1016/j.envsoft.2014.03.008.
- Izquierdo, Luis R., José Manuel Galán Ordax, José I. Santos, and Ricardo Del Olmo Martínez. 2008. “Modelado de Sistemas Complejos Mediante Simulación Basada En Agentes y Mediante Dinámica de Sistemas.” *Empiria. Revista de Metodología de Ciencias Sociales* 0(16):85. doi: 10.5944/empiria.16.2008.1391.
- Jackson, Jeremy B. C., Michael X. Kirby, Wolfgang H. Berger, Karen A. Bjorndal, Louis W. Botsford, Bruce J. Bourque, Roger H. Bradbury, Richard Cooke, Jon Erlandson, and James A. Estes. 2001. “Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems.” *Science* 293(5530):629–37.
- Johnson, Ayana Elizabeth, and Jeremy B. C. Jackson. 2015. “Fisher and Diver Perceptions of Coral Reef Degradation and Implications for Sustainable Management.” *Global Ecology and Conservation* 3:890–99. doi: 10.1016/j.gecco.2015.04.004.
- Jones, R., G. F. Ricardo, and A. P. Negri. 2015. “Effects of Sediments on the Reproductive Cycle of Corals.” *Marine Pollution Bulletin* 100(1):13–33. doi: 10.1016/j.marpolbul.2015.08.021.
- Jones, Ross, Pia Bessell-Browne, Rebecca Fisher, Wojciech Klonowski, and Matthew Slivkoff. 2016. “Assessing the Impacts of Sediments from Dredging on Corals.” *Marine Pollution Bulletin* 102(1):9–29. doi: 10.1016/j.marpolbul.2015.10.049.
- Jordán-Dahlgren, E. 1987. “Arrecifes Profundos En La Isla de Cozumel, México.” *Anales Del Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología* 1–21.
- Jouffray, Jean Baptiste, Magnus Nyström, Albert V. Norström, Ivor D. Williams, Lisa M. Wedding, John N. Kittinger, and Gareth J. Williams. 2015. “Identifying Multiple Coral Reef Regimes and Their Drivers across the Hawaiian Archipelago.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370(1659):1–8. doi: 10.1098/rstb.2013.0268.
- Karr, James R., and Ellen W. Chu. 1997. “Biological Monitoring: Essential Foundation for Ecological Risk Assessment.” *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal* 3(6):993–1004.
- Karr, Kendra A., Rod Fujita, Benjamin S. Halpern, Carrie V Kappel, Larry Crowder, Kimberly A. Selkoe, Pedro M. Alcolado, and Doug Rader. 2015. “Thresholds in Caribbean Coral Reefs: Implications for Ecosystem-based Fishery Management.”

- Journal of Applied Ecology* 52(2):402–12.
- Ladd, Mark C., and Ligia Collado-Vides. 2013. “Practical Applications of Monitoring Results to Improve Managing for Coral Reef Resilience: A Case Study in the Mexican Caribbean.” *Biodiversity and Conservation* 22(8):1591–1608. doi: 10.1007/s10531-013-0493-5.
- Lam, Vivian Y. Y., Christopher Doropoulos, and Peter J. Mumby. 2017. “The Influence of Resilience-Based Management on Coral Reef Monitoring: A Systematic Review.” *PloS One* 12(2):e0172064.
- Lamb, Eric G., Erin Bayne, Gillian Holloway, Jim Schieck, Stan Boutin, Jim Herbers, and Diane L. Haughland. 2009. “Indices for Monitoring Biodiversity Change: Are Some More Effective than Others?” *Ecological Indicators* 9(3):432–44.
- Lamb, J. B., B. L. Willis, E. A. Fiorenza, C. S. Couch, R. Howard, D. N. Rader, J. D. True, L. A. Kelly, A. Ahmad, J. Jompa, and C. D. Harvell. 2018. “Plastic Waste Associated with Disease on Coral Reefs.” *Science* 359(6374):26–29. doi: 10.1126/science.aar3320.
- Lamb, Joleah B., James D. True, Srisakul Piromvaragorn, and Bette L. Willis. 2014. “Scuba Diving Damage and Intensity of Tourist Activities Increases Coral Disease Prevalence.” *Biological Conservation* 178:88–96. doi: 10.1016/j.biocon.2014.06.027.
- Lambo, A. L., and R. F. G. Ormond. 2006. “Continued Post-Bleaching Decline and Changed Benthic Community of a Kenyan Coral Reef.” *Marine Pollution Bulletin* 52(12):1617–24. doi: 10.1016/j.marpolbul.2006.05.028.
- Lasut, Markus T., Miriam Weber, Fransisco Pangalila, Natalie D. C. Rumampuk, Joice R. T. S. L. Rimper, Veibe Warouw, Stella T. Kaunang, and Christian Lott. 2018. “Proceedings of the International Conference on Microplastic Pollution in the Mediterranean Sea.” 107–13. doi: 10.1007/978-3-319-71279-6.
- Leenhardt, Pierre, Vanessa Stelzenmüller, Nicolas Pascal, Wolfgang Nikolaus Probst, Annie Aubanel, Tamatoa Bambridge, Charles Mahé, Eric Clua, François Féral, Bran Quinquis, Bernard Salvat, and Joachim Claudet. 2017. “Exploring Social-Ecological Dynamics of a Coral Reef Resource System Using Participatory Modeling and Empirical Data.” *Marine Policy* 78(September 2016):90–97. doi: 10.1016/j.marpol.2017.01.014.
- Lester, Sarah E., Benjamin S. Halpern, Kirsten Grorud-Colvert, Jane Lubchenco, Benjamin I. Ruttenberg, Steven D. Gaines, Satie Airamé, and Robert R. Warner. 2009. “Biological Effects within No-Take Marine Reserves: A Global Synthesis.” *Marine Ecology Progress Series* 384:33–46. doi: 10.3354/meps08029.
- Lester, Sarah E., Crow White, Kevin Mayall, and Ryan K. Walter. 2016. “Environmental and Economic Implications of Alternative Cruise Ship Pathways in Bermuda.” *Ocean & Coastal Management* 132:70–79. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2016.08.015.
- Levin, Simon A. 1998. “Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptive Systems.” *Ecosystems* 1(5):431–36. doi: 10.1007/s100219900037.
- Levin, Simon, Tasos Xepapadeas, Anne-Sophie Crépin, Jon Norberg, Aart de Zeeuw, Carl Folke, Terry Hughes, Kenneth Arrow, Scott Barrett, Gretchen Daily, Paul Ehrlich, Nils Kautsky, Karl-Göran Mäler, Steve Polasky, Max Troell, Jeffrey R. Vincent, and Brian Walker. 2012. “Social-Ecological Systems as Complex Adaptive Systems: Modeling and Policy Implications.” *Environment and Development Economics* 18(02):111–32. doi: 10.1017/S1355770X12000460.
- Lirman, D., N. Formel, S. Schopmeyer, J. S. Ault, S. G. Smith, D. Gilliam, and Bernhard Riegl. 2014. “Percent Recent Mortality (PRM) of Stony Corals as an Ecological Indicator of Coral Reef Condition.” *Ecological Indicators* 44:120–27.

- Little, L. R., A. E. Punt, B. D. Mapstone, F. Pantus, A. D. M. Smith, C. R. Davies, and A. D. McDonald. 2007. “ELFSim—a Model for Evaluating Management Options for Spatially Structured Reef Fish Populations: An Illustration of the ‘Larval Subsidy’ Effect.” *Ecological Modelling* 205(3–4):381–96.
- Liu, Pi Jen, Pei Jie Meng, Li Lian Liu, Jih Terng Wang, and Ming Yih Leu. 2012. “Impacts of Human Activities on Coral Reef Ecosystems of Southern Taiwan: A Long-Term Study.” *Marine Pollution Bulletin* 64(6):1129–35. doi: 10.1016/j.marpolbul.2012.03.031.
- Lopes, P. F. M., L. Mendes, V. Fonseca, and S. Villasante. 2017. “Tourism as a Driver of Conflicts and Changes in Fisheries Value Chains in Marine Protected Areas.” *Journal of Environmental Management* 200:123–34. doi: 10.1016/j.jenvman.2017.05.080.
- Loreto-Viruel, Rosa María, Mario Lara, and Juan Jacobo Schmitter-Soto. 2003. “Coral Reef Fish Assemblages at Banco Chinchorro, Mexican Caribbean.” *Bulletin of Marine Science* 73(1):153–70.
- Magurran, Anne E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Mahan, L. Kathleen, Sylvia Escott-Stump, and others. 2004. *Krause’s Food, Nutrition, & Diet Therapy*. Vol. 11. Saunders Philadelphia.
- Mallela, J., C. Roberts, C. Harrod, and C. R. Goldspink. 2007. “Distributional Patterns and Community Structure of Caribbean Coral Reef Fishes within a River-Impacted Bay.” *Journal of Fish Biology* 70(2):523–37. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01323.x.
- Martínez-Rendis, Abigail, Gilberto Acosta González, José Luis Hernández-Stefanoni, and Jesús Ernesto Arias González. 2016. “Quantifying the Reefscape Transformation of a Coastal Caribbean Coral Reef during a Phase Shift and the Associated Coastal Landscape Change.” *Marine Ecology* 37(3):697–710. doi: 10.1111/maec.12334.
- Martínez-Rendis, Abigail, Gilberto Acosta-González, and Jesús Ernesto Arias-González. 2020. “A Spatio-temporal Long-term Assessment on the Ecological Response of Reef Communities in a Caribbean Marine Protected Area.” *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 30(2):273–89. doi: 10.1002/aqc.3263.
- Mata-Lara, Mariana, Joaquín Rodrigo Garza-Pérez, Adán Aranda-Fragoso, and Paulo Salles Afonso de Almeida. 2018. “Social Alienation and Environmental Decline in a Coral Reef: Challenges to Coastal Management in the Mexican Caribbean.” *Ocean & Coastal Management* 155(November 2017):30–39. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2018.01.032.
- Maynard, J. A., P. A. Marshall, J. E. Johnson, and S. Harman. 2010. “Building Resilience into Practical Conservation: Identifying Local Management Responses to Global Climate Change in the Southern Great Barrier Reef.” *Coral Reefs* 29(2):381–91. doi: 10.1007/s00338-010-0603-8.
- McClanahan, T. R. 1995. “A Coral Reef Ecosystem-Fisheries Model: Impacts of Fishing Intensity and Catch Selection on Reef Structure and Processes.” *Ecological Modelling* 80(1):1–19.
- McClanahan, Tim R., Simon D. Donner, Jeffrey A. Maynard, M. Aaron MacNeil, Nicholas A. J. Graham, Joseph Maina, Andrew C. Baker, Jahson B. Alemu I., Maria Beger, Stuart J. Campbell, Emily S. Darling, C. Mark Eakin, Scott F. Heron, Stacy D. Jupiter, Carolyn J. Lundquist, Elizabeth McLeod, Peter J. Mumby, Michelle J. Paddack, Elizabeth R. Selig, and Robert van Woesik. 2012. “Prioritizing Key Resilience Indicators to Support Coral Reef Management in a Changing Climate”

- edited by R. K. F. Unsworth. *PLoS ONE* 7(8):e42884. doi: 10.1371/journal.pone.0042884.
- McCook, L. J., J. Jompa, and G. Diaz-Pulido. 2001. "Competition between Corals and Algae on Coral Reefs: A Review of Evidence and Mechanisms." *Coral Reefs* 19(4):400–417.
- McCook, Laurence J. 1999. "Macroalgae, Nutrients and Phase Shifts on Coral Reefs: Scientific Issues and Management Consequences for the Great Barrier Reef." *Coral Reefs* 18(4):357–67.
- McField, Melanie, and Patricia Kramer. 2007. "Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-Being in the Mesoamerican Reef Region." *With Contributions by M Gorrez and M McPherson. Miami, FL: Healthy Reefs for Healthy People Initiative.*
- McGinnity, Peter, Louisy Luvette, Paul Marshall, and Jeffrey Allen Maynard. 2014. *Outlook for the Pitons and Soufriere Marine Management Areas.*
- Mehvar, Seyedabdolhossein, Tatiana Filatova, Ali Dastgheib, Erik de Ruyter van Steveninck, and Roshanka Ranasinghe. 2018. "Quantifying Economic Value of Coastal Ecosystem Services: A Review." *Journal of Marine Science and Engineering* 6(1):5. doi: 10.3390/jmse6010005.
- Melbourne-Thomas, Jessica, Craig R. Johnson, Tak Fung, Robert M. Seymour, Laurent M. Chérubin, J. Ernesto Arias-González, and Elizabeth A. Fulton. 2011. "Regional-Scale Scenario Modeling for Coral Reefs: A Decision Support Tool to Inform Management of a Complex System." *Ecological Applications* 21(4):1380–98. doi: 10.1890/09-1564.1.
- Melbourne-Thomas, Jessica, Craig R. Johnson, Pascal Perez, Jeremy Eustache, Elizabeth A. Fulton, and Deborah Cleland. 2011. "Coupling Biophysical and Socioeconomic Models for Coral Reef Systems in Quintana Roo, Mexican Caribbean." *Ecology and Society* 16(3):09. doi: 10.5751/ES-04208-160323.
- Mellin, C., C. J. A. Bradshaw, M. G. Meekan, and M. J. Caley. 2010. "Environmental and Spatial Predictors of Species Richness and Abundance in Coral Reef Fishes." *Global Ecology and Biogeography* 19(2):212–22. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00513.x.
- Mellin, C, D. Mouillot, M. Kulbicki, T. R. McClanahan, L. Vigliola, C. J. A. Bradshaw, R. E. Brainard, P. Chabanet, G. J. Edgar, D. A. Fordham, A. M. Friedlander, V. Parravicini, A. M. M. Sequeira, L. Wantiez, and M. J. Caley. 2016. "Humans and Seasonal Climate Variability Threaten Large-Bodied Coral Reef Fish with Small Ranges." *Nature Communications* 7:1–9. doi: 10.1038/ncomms10491.
- Mellin, Camille, M. Aaron MacNeil, Alistair J. Cheal, Michael J. Emslie, and M. Julian Caley. 2016. "Marine Protected Areas Increase Resilience among Coral Reef Communities" edited by D. Bellwood. *Ecology Letters* 19(6):629–37. doi: 10.1111/ele.12598.
- Meyer, Carl G., Kim N. Holland, Bradley M. Wetherbee, and Christopher G. Lowe. 2001. "Diet, Resource Partitioning and Gear Vulnerability of Hawaiian Jacks Captured in Fishing Tournaments." *Fisheries Research* 53(2):105–13.
- Micheli, Fiorenza, Peter J. Mumby, Daniel R. Brumbaugh, Kenny Broad, Craig P. Dahlgren, Alastair R. Harborne, Katherine E. Holmes, Carrie V. Kappel, Steven Y. Litvin, and James N. Sanchirico. 2014. "High Vulnerability of Ecosystem Function and Services to Diversity Loss in Caribbean Coral Reefs." *Biological Conservation* 171:186–94. doi: 10.1016/j.biocon.2013.12.029.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2003. "Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment." *Island Press, Washington, DC.* 1–25. doi: Cited By

- (since 1996) \rExport Date 12 August 2012.
- Miller, John H., and Scott E. Page. 2007. *Complex Adaptive Systems: An Introduction to Computational Models of Social Life*. Vol. 27.
- Moberg, Fredrik, and Carl Folke. 1999. "Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems." *Ecological Economics* 29(2):215–33. doi: 10.1016/S0921-8009(99)00009-9.
- Mohammadi, M., H. Tajik, and P. Hajeb. 2013. "Nutritional Composition of Seaweeds from the Northern Persian Gulf." *Iranian Journal of Fisheries Sciences* 12(1):232–40.
- Molina-Hernández, Ana L., Joaquín R. Garza-Pérez, and Adán Aranda-Fragoso. 2018. "Identifying Management Challenges and Implementation Shortcomings of a New Fishing Refuge: Akumal Reef, Mexico." *Ocean and Coastal Management* 161(May):127–40. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2018.04.030.
- Mora, C. 2008. "A Clear Human Footprint in the Coral Reefs of the Caribbean." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1636):767–73. doi: 10.1098/rspb.2007.1472.
- Mora, Camilo, Nicholas A. J. Graham, and Magnus Nyström. 2016. "Ecological Limitations to the Resilience of Coral Reefs." *Coral Reefs* 35(4):1271–80.
- Moreno, Claudia E. 2001. "Métodos Para Medir La Biodiversidad." *M&T - Manuales y Tesis SEA*. doi: 10.1371/journal.pone.0103709.
- Moreno, Claudia E., Felipe Barragán, and Eduardo Pineda. 2011. "Reanalyzing Alpha Diversity: Alternatives to Understand and Compare Information about Ecological Communities." *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249–61.
- Morrissey, J. 1985. "Primary Productivity of Coral Reef Benthic Macroalgae." Pp. 77–82 in *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Papeete, Tahiti*. Vol. 5.
- Mouillot, D., S. Villegier, V. Parravicini, M. Kulbicki, J. E. Arias-Gonzalez, M. Bender, P. Chabanet, S. R. Floeter, A. Friedlander, L. Vigliola, and D. R. Bellwood. 2014. "Functional Over-Redundancy and High Functional Vulnerability in Global Fish Faunas on Tropical Reefs." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38):13757–62. doi: 10.1073/pnas.1317625111.
- Mumby, Peter J. 2006. "The Impact of Exploiting Grazers (Scaridae) on the Dynamics of Caribbean Coral Reefs." *Ecological Applications* 16(2):747–69. doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[0747:TIOEGS]2.0.CO;2.
- Mumby, Peter J., Iliana Chollett, Yves Marie Bozec, and Nicholas H. Wolff. 2014. "Ecological Resilience, Robustness and Vulnerability: How Do These Concepts Benefit Ecosystem Management?" *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7.
- Mumby, Peter J., Alasdair J. Edwards, J. Ernesto Arias-González, Kenyon C. Lindeman, Paul G. Blackwell, Angela Gall, Malgosia I. Gorczyńska, Alastair R. Harborne, Claire L. Pescod, and Henk Renken. 2004. "Mangroves Enhance the Biomass of Coral Reef Fish Communities in the Caribbean." *Nature* 427(6974):533–36.
- Mumby, Peter J., Alan Hastings, and Helen J. Edwards. 2007. "Thresholds and the Resilience of Caribbean Coral Reefs." *Nature* 450(7166):98–101. doi: 10.1038/nature06252.
- Mumby, Peter J., John D. Hedley, Kamila Zychaluk, Alastair R. Harborne, and Paul G. Blackwell. 2006. "Revisiting the Catastrophic Die-off of the Urchin *Diadema Antillarum* on Caribbean Coral Reefs: Fresh Insights on Resilience from a Simulation Model." *Ecological Modelling* 196(1–2):131–48. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.11.035.

- Mumby, Peter J., and Robert S. Steneck. 2008. "Coral Reef Management and Conservation in Light of Rapidly Evolving Ecological Paradigms." *Trends in Ecology and Evolution* 23(10):555–63. doi: 10.1016/j.tree.2008.06.011.
- Munkittrick, Kelly R. 2000. *Development of Methods for Effects-Driven Cumulative Effects Assessment Using Fish Populations: Moose River Project*. SETAC Foundation for.
- Murphy, Fionn, Marie Russell, Ciaran Ewins, and Brian Quinn. 2017. "The Uptake of Macroplastic & Microplastic by Demersal & Pelagic Fish in the Northeast Atlantic around Scotland." *Marine Pollution Bulletin* 122(1–2):353–59. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.06.073.
- Myers, Ransom A., and Boris Worm. 2003. "Rapid Worldwide Depletion of Predatory Fish Communities." *Nature* 423(6937):280–83.
- Nagelkerken, I., and G. Van der Velde. 2004. "Relative Importance of Interlinked Mangroves and Seagrass Beds as Feeding Habitats for Juvenile Reef Fish on a Caribbean Island." *Marine Ecology Progress Series* 274:153–59.
- Nash, Kirsty L., and Nicholas A. J. Graham. 2016. "Ecological Indicators for Coral Reef Fisheries Management." *Fish and Fisheries* 17(4):1029–54.
- Ness, Barry, Stefan Anderberg, and Lennart Olsson. 2010. "Structuring Problems in Sustainability Science: The Multi-Level DPSIR Framework." *Geoforum* 41(3):479–88. doi: 10.1016/j.geoforum.2009.12.005.
- Nicastro, Katy R., Roberto Lo Savio, Christopher D. McQuaid, Pedro Madeira, Ugo Valbusa, Fábila Azevedo, Maria Casero, Carla Lourenço, and Gerardo I. Zardi. 2018. "Plastic Ingestion in Aquatic-Associated Bird Species in Southern Portugal." *Marine Pollution Bulletin* 126(December 2017):413–18. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.11.050.
- Norberg, Jon, and Graeme S. Cumming. 2008. *Complexity Theory for a Sustainable Future*.
- Norström, Albert V., Magnus Nyström, Jean Baptiste Jouffray, Carl Folke, Nicholas A. J. Graham, Fredrik Moberg, Per Olsson, and Gareth J. Williams. 2016. "Guiding Coral Reef Futures in the Anthropocene." *Frontiers in Ecology and the Environment* 14(9):490–98. doi: 10.1002/fee.1427.
- Norström, Albert V., Magnus Nyström, Jerker Lokrantz, and Carl Folke. 2009. "Alternative States on Coral Reefs: Beyond Coral-Macroalgal Phase Shifts." *Marine Ecology Progress Series* 376:293–306.
- Núñez-Lara, Enrique, and Jesús E. Arias-González. 1998. "The Relationship between Reef Fish Community Structure and Environmental Variables in the Southern Mexican Caribbean." *Journal of Fish Biology* 53(sa):209–21. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01028.x.
- O'Leary, Jennifer K., Donald Potts, Kathryn M. Schoenrock, and Timothy R. McClahan. 2013. "Fish and Sea Urchin Grazing Opens Settlement Space Equally but Urchins Reduce Survival of Coral Recruits." *Marine Ecology Progress Series* 493:165–77.
- Oliver, L. M., W. S. Fisher, L. Fore, A. Smith, and P. Bradley. 2018. "Assessing Land Use, Sedimentation, and Water Quality Stressors as Predictors of Coral Reef Condition in St. Thomas, U.S. Virgin Islands." *Environmental Monitoring and Assessment* 190(4):213. doi: 10.1007/s10661-018-6562-1.
- Oliver, Tom H., Nick J. B. Isaac, Tom A. August, Ben A. Woodcock, David B. Roy, and James M. Bullock. 2015. "Declining Resilience of Ecosystem Functions under Biodiversity Loss." *Nature Communications*. doi: 10.1038/ncomms10122.
- Olsson, Per, Carl Folke, and Fikret Berkes. 2004. "Adaptive Comanagement for Building

- Resilience in Social?Ecological Systems.” *Environmental Management* 34(1):75–90. doi: 10.1007/s00267-003-0101-7.
- Ostrom, Elinor, Roy Gardner, James Walker, James M. Walker, and Jimmy Walker. 1994. *Rules, Games, and Common-Pool Resources*. University of Michigan Press.
- Paddack, Michelle J., John D. Reynolds, Consuelo Aguilar, Richard S. Appeldoorn, Jim Beets, Edward W. Burkett, Paul M. Chittaro, Kristen Clarke, Rene Esteves, Ana C. Fonseca, Graham E. Forrester, Alan M. Friedlander, Jorge García-Sais, Gaspar González-Sansón, Lance K. B. Jordan, David B. McClellan, Margaret W. Miller, Philip P. Molloy, Peter J. Mumby, Ivan Nagelkerken, Michael Nemeth, Raúl Navas-Camacho, Joanna Pitt, Nicholas V. C. Polunin, Maria Catalina Reyes-Nivia, D. Ross Robertson, Alberto Rodríguez-Ramírez, Eva Salas, Struan R. Smith, Richard E. Spieler, Mark A. Steele, Ivor D. Williams, Clare L. Wormald, Andrew R. Watkinson, and Isabelle M. Côté. 2009. “Recent Region-Wide Declines in Caribbean Reef Fish Abundance.” *Current Biology* 19(7):590–95. doi: 10.1016/j.cub.2009.02.041.
- Pahl-Wostl, Claudia. 2009. “A Conceptual Framework for Analysing Adaptive Capacity and Multi-Level Learning Processes in Resource Governance Regimes.” *Global Environmental Change* 19(3):354–65. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2009.06.001.
- Palafox-Muñoz, Alejandro, Arturo Aguilar-Aguilar, and Alejandro Escalera-Briceño. 2014. “Turismo de Cruceros En La Región de El Caribe.” *Revista Iberoamericana de Turismo* 4(2):40–53.
- Palafox, Alejandro, and Lilia Zizumbo. 2009. “Distribución Territorial y Turismo En Cozumel, Estado de Quintana Roo, México.” *Gestión Turística* (11):69–88. doi: 10.4206/gest.tur.2009.n11-04.
- Palafox Muñoz, Alejandro, Arturo Aguilar Aguilar, and Julia Sderis Anaya Ortiz. 2015. “COZUMEL ’ ISLAND TRANSFORMATION BY TOURISM CRUISE SHIP.” *Rev. Ciencias Sociales* 149:103–15.
- Palkovacs, Eric P., Monica M. Moritsch, Gina M. Contolini, and Fanie Pelletier. 2018. “Ecology of Harvest-Driven Trait Changes and Implications for Ecosystem Management.” *Frontiers in Ecology and the Environment* 16(1):20–28. doi: 10.1002/fee.1743.
- Pandolfi, John M., Sean R. Connolly, Dustin J. Marshall, and Anne L. Cohen. 2011. “Projecting Coral Reef Futures under Global Warming and Ocean Acidification.” *Science* 333(6041):418–22. doi: 10.1126/science.1204794.
- Patrício, Joana, Michael Elliott, Krysia Mazik, Konstantia-Nadia Papadopoulou, and Christopher J. Smith. 2016. “DPSIR—Two Decades of Trying to Develop a Unifying Framework for Marine Environmental Management?” *Frontiers in Marine Science* 3. doi: 10.3389/fmars.2016.00177.
- Pauly, Daniel, Jackie Alder, Elena Bennett, Villy Christensen, Peter Tyedmers, and Reg Watson. 2003. “The Future for Fisheries.” *Science* 302(5649):1359–61.
- Pauly, Daniel, Villy Christensen, Johanne Dalsgaard, Rainer Froese, and Francisco Torres. 1998. “Fishing down Marine Food Webs.” *Science* 279(5352):860–63.
- Pendleton, Linwood H., Ove Hoegh-Guldberg, Chris Langdon, and Adrien Comte. 2016. “Multiple Stressors and Ecological Complexity Require a New Approach to Coral Reef Research.” *Frontiers in Marine Science* 3. doi: 10.3389/fmars.2016.00036.
- Perez, Pascal, Anne Dray, D. Cheland, and J. E. Ariaz-Gonzalez. 2009. “An Agent-Based Model to Address Coastal Management Issues in the Yucatan Peninsula, Mexico.” MSSANZ; IMACS.
- Perry, Chris T., Gary N. Murphy, Paul S. Kench, Evan N. Edinger, Scott G. Smithers, Robert S. Steneck, and Peter J. Mumby. 2014. “Changing Dynamics of Caribbean

- Reef Carbonate Budgets: Emergence of Reef Bioeroders as Critical Controls on Present and Future Reef Growth Potential.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1796):20142018.
- Pinnegar, John K., and Nicholas V. C. Polunin. 2006. “Planktivorous Damselfish Support Significant Nitrogen and Phosphorus Fluxes to Mediterranean Reefs.” *Marine Biology* 148(5):1089–99. doi: 10.1007/s00227-005-0141-z.
- Pittman, Simon J., Mark E. Monaco, Alan M. Friedlander, Bryan Legare, Richard S. Nemeth, Matthew S. Kendall, Matthew Poti, Randall D. Clark, Lisa M. Wedding, and Chris Caldwell. 2014. “Fish with Chips: Tracking Reef Fish Movements to Evaluate Size and Connectivity of Caribbean Marine Protected Areas.” *PLoS ONE* 9(5). doi: 10.1371/journal.pone.0096028.
- Polunin, N. V. C., M. Harmelin-Vivien, and R. Galzin. 1995. “Contrasts in Algal Food Processing among Five Herbivorous Coral-Reef Fishes.” *Journal of Fish Biology* 47:455–65.
- Popple, I. D., and W. Hunte. 2005. “Movement Patterns of *Cephalopholis Cruentata* in a Marine Reserve in St Lucia, W.I., Obtained from Ultrasonic Telemetry.” *Journal of Fish Biology* 67(4):981–92. doi: 10.1111/j.0022-1112.2005.00797.x.
- Potts, Geoffrey W. 1981. “Behavioural Interactions between the Carangidae (Pisces) and Their Prey on the Fore-reef Slope of Aldabra, with Notes on Other Predators.” *Journal of Zoology* 195(3):385–404.
- Pratchett, Morgan S., Andrew S. Hoey, and Shaun K. Wilson. 2014. “Reef Degradation and the Loss of Critical Ecosystem Goods and Services Provided by Coral Reef Fishes.” *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7:37–43.
- Quinn, Claire, Lindsay Stringer, Rachel Berman, Hue Le, Flower Msuya, Juarez Pezzuti, and Steven Orchard. 2017. “Unpacking Changes in Mangrove Social-Ecological Systems: Lessons from Brazil, Zanzibar, and Vietnam.” *Resources* 6(1):14. doi: 10.3390/resources6010014.
- Quinn, Norman J., and Barbara L. Kojis. 2005. “Patterns of Sexual Recruitment of Acroporid Coral Populations on the West Fore Reef at Discovery Bay, Jamaica.” *Revista de Biología Tropical* 53:83–90.
- Railsback, Steven F., and Volker Grimm. 2011. *Agent-Based and Individual-Based Modeling: A Practical Introduction*.
- Randazzo Eisemann, Ángela, Jorge Luis Montero Muñoz, Melanie McField, Jenny Myton, and Jesús Ernesto Arias-González. 2019. “The Effect of Algal-Gardening Damselfish on the Resilience of the Mesoamerican Reef.” *Frontiers in Marine Science* 6(JUL). doi: 10.3389/fmars.2019.00414.
- Raymundo, Laurie J., Andrew R. Halford, Aileen P. Maypa, and Alexander M. Kerr. 2009. “Functionally Diverse Reef-Fish Communities Ameliorate Coral Disease.” *October* 106(40).
- Renfro, Bobbie, and Nanette E. Chadwick. 2017. “Benthic Community Structure on Coral Reefs Exposed to Intensive Recreational Snorkeling.” *PLoS ONE* 12(9):1–22.
- Reyna-González, Pedro C., Javier Bello-Pineda, Leonardo Ortíz-Lozano, Horacio Pérez-España, Patricia Arceo, and Jorge Brenner. 2014. “Incorporating Expert Knowledge for Development Spatial Modeling in Assessing Ecosystem Services Provided by Coral Reefs: A Tool for Decision-Making.” *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49(2):279–92. doi: 10.4067/S0718-19572014000200008.
- Ricart, Aurora M., María García, Boris Weitzmann, Cristina Linares, Bernat Hereu, and Enric Ballesteros. 2018. “Long-Term Shifts in the North Western Mediterranean Coastal Seascape: The Habitat-Forming Seaweed *Codium Vermilara*.” *Marine Pollution Bulletin* 127(October 2017):334–41. doi:

- 10.1016/j.marpolbul.2017.12.019.
- Ricart, Aurora M., Fabián A. Rodríguez-Zaragoza, Carlos González-Salas, Marco Ortiz, Amílcar L. Cupul-Magaña, and Mehdi Adjeroud. 2016. "Coral Reef Fish Assemblages at Clipperton Atoll (Eastern Tropical Pacific) and Their Relationship with Coral Cover." *Scientia Marina* 80(4):479. doi: 10.3989/scimar.04301.12B.
- Rioja-Nieto, Rodolfo, and Lorenzo Álvarez-Filip. 2018. "Coral Reef Systems of the Mexican Caribbean: Status, Recent Trends and Conservation." *Marine Pollution Bulletin* (July):0–1. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.07.005.
- Rioja-Nieto, Rodolfo, and Charles Sheppard. 2008. "Effects of Management Strategies on the Landscape Ecology of a Marine Protected Area." *Ocean & Coastal Management* 51(5):397–404. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2008.01.009.
- Risk, Michael J. 2014. "Assessing the Effects of Sediments and Nutrients on Coral Reefs." *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7:108–17. doi: 10.1016/j.cosust.2014.01.003.
- Roberts, Callum M. 1995. "Effects of Fishing on the Ecosystem Structure of Coral Reefs." *Conservation Biology* 9(5):988–95.
- Roberts, Michaela, Nick Hanley, Sam Williams, and Will Cresswell. 2017. "Terrestrial Degradation Impacts on Coral Reef Health : Evidence from the Caribbean." *Ocean and Coastal Management* 149:52–68. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2017.09.005.
- Rodríguez-Zaragoza, Fabián A., and Jesús E. Arias-González. 2008. "Additive Diversity Partitioning of Reef Fishes across Multiple Spatial Scales." *Caribbean Journal of Science* 44(1):90–101.
- Roff, George, and Peter J. Mumby. 2012. "Global Disparity in the Resilience of Coral Reefs." *Trends in Ecology & Evolution* 1–10. doi: 10.1016/j.tree.2012.04.007.
- Rounsevell, M. D. A., T. P. Dawson, and P. A. Harrison. 2010. "A Conceptual Framework to Assess the Effects of Environmental Change on Ecosystem Services." *Biodiversity and Conservation* 19(10):2823–42. doi: 10.1007/s10531-010-9838-5.
- Sale, Peter F. 2008. "Management of Coral Reefs: Where We Have Gone Wrong and What We Can Do about It." *Marine Pollution Bulletin* 56(5):805–9. doi: 10.1016/j.marpolbul.2008.04.009.
- Sansores, Candelaria, and Juan Pavón. 2005. "Simulación Social Basada En Agentes." *Inteligencia Artificial* 9(25):71–78. doi: ISSN: 1137-3601.
- Santos-Martín, Fernando, Berta Martín-López, Marina García-Llorente, Mateo Aguado, Javier Benayas, and Carlos Montes. 2013. "Unraveling the Relationships between Ecosystems and Human Wellbeing in Spain." *PLoS ONE* 8(9). doi: 10.1371/journal.pone.0073249.
- Santos, Gleice S., Douglas C. Burgos, Simone M. A. Lira, and Ralf Schwamborn. 2015. "The Impact of Trampling on Reef Macrobenthos in Northeastern Brazil : How Effective Are Current Conservation Strategies ?" *Environmental Management* 56(4):847–58. doi: 10.1007/s00267-015-0552-7.
- Schmidt, Natascha, Javier Castro-jim, and Vincent Fauvelle. 2018. "Proceedings of the International Conference on Microplastic Pollution in the Mediterranean Sea." doi: 10.1007/978-3-319-71279-6.
- Schmitter-Soto, Juan J., Alfonso Aguilar-Perera, Alicia Cruz-Martínez, Roberto L. Herrera-Pavón, Aura A. Morales-Aranda, and Dorka Cobián-Rojas. 2018. "Interdecadal Trends in Composition, Density, Size, and Mean Trophic Level of Fish Species and Guilds before and after Coastal Development in the Mexican Caribbean." *Biodiversity and Conservation* 27(2):459–74. doi: 10.1007/s10531-017-1446-1.
- SEMARNAP. 1998. "Programa de Manejo Parque Marino Nacional Arrecifes de

- Cozumel , Quintana Roo.” *Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca* 164. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004.
- Shafer, Jennifer L. 2007. “Agent-Based Simulation of a Recreational Coral Reef Fishery: Linking Ecological and Social Dynamics.”
- Shin, Yunne-Jai, Alida Bundy, Lynne J. Shannon, Monique Simier, Marta Coll, Elizabeth A. Fulton, Jason S. Link, Didier Jouffre, Henn Ojaveer, and Steven Mackinson. 2010. “Can Simple Be Useful and Reliable? Using Ecological Indicators to Represent and Compare the States of Marine Ecosystems.” *ICES Journal of Marine Science* 67(4):717–31.
- Spalding, Mark, Laretta Burke, Spencer A. Wood, Joscelyne Ashpole, and James Hutchison. 2017. “Mapping the Global Value and Distribution of Coral Reef Tourism.” *Marine Policy* 82(January):104–13. doi: 10.1016/j.marpol.2017.05.014.
- Spellerberg, Ian F. 2005. *Monitoring Ecological Change*. Cambridge University Press.
- Steed, Marlo. 1992. “Stella, a Simulation Construction Kit: Cognitive Process and Educational Implications.” *Journal of Computers in Mathematics and Science Teaching* 11(1):39–52.
- Storlazzi, Curt D., Michael E. Field, James D. Dykes, Paul L. Jokiel, and Eric Brown. 2002. “Wave Control on Reef Morphology and Coral Distribution: Molokai, Hawaii.” Pp. 784–93 in *Ocean Wave Measurement and Analysis (2001)*.
- Suchley, Adam, Melanie D. McField, and Lorenzo Alvarez-Filip. 2016. “Rapidly Increasing Macroalgal Cover Not Related to Herbivorous Fishes on Mesoamerican Reefs.” *PeerJ* 4:e2084. doi: 10.7717/peerj.2084.
- Tisue, Seth, and Uri Wilensky. 2004. “Netlogo: A Simple Environment for Modeling Complexity.” Pp. 16–21 in *International conference on complex systems*. Vol. 21. Boston, MA.
- Tsai, Hsien-tang, Shian-yang Tzeng, Hwai-hui Fu, and Jerry Chun-teh Wu. 2009. “Managing Multinational Sustainable Development in the European Union Based on the DPSIR Framework.” *African Journal of Business Management* 3(11):727–35. doi: 10.5897/AJBM09.240.
- Tsui, M. M. P., J. C. W. Lam, T. Y. Ng, P. O. Ang, M. B. Murphy, and P. K. S. Lam. 2017. “Occurrence, Distribution, and Fate of Organic UV Filters in Coral Communities.” *Environmental Science and Technology* 51(8). doi: 10.1021/acs.est.6b05211.
- Vidal-Abarca, M. R., M. L. Suárez-Alonso, F. Santos-Martín, B. Martín-López, J. Benayas, and C. Montes. 2014. “Understanding Complex Links between Fluvial Ecosystems and Social Indicators in Spain: An Ecosystem Services Approach.” *Ecological Complexity* 20:1–10. doi: 10.1016/j.ecocom.2014.07.002.
- Vincent, Katharine. 2007. “Uncertainty in Adaptive Capacity and the Importance of Scale.” *Global Environmental Change* 17(1):12–24. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2006.11.009.
- Vinet, Luc, and Alexei Zhedanov. 2010. “A ‘Missing’ Family of Classical Orthogonal Polynomials.” *M&T - Manuales y Tesis SEA* 1:84. doi: 10.1088/1751-8113/44/8/085201.
- Voulvoulis, Nikolaos, Karl Dominic Arpon, and Theodoros Giakoumis. 2017. “The EU Water Framework Directive: From Great Expectations to Problems with Implementation.” *Science of the Total Environment* 575:358–66. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.09.228.
- Walker, Tony Robert, Stuart Edwards, Tony R Walker, Olubukola Adebambo, Monica C. Del, Aguila Feijoo, Elias Elhaimer, Tahazzud Hossain, Stuart Johnston Edwards, Courtney E. Morrison, Jessica Romo, Nameeta Sharma, and Stephanie Taylor. 2018.

- “Environmental Effects of Marine.” Pp. 0–27 in *World Seas: An Environmental Evaluation*.
- Ward-Paige, Christine A., Michael J. Risk, Owen A. Sherwood, and Walter C. Jaap. 2005. “Clionid Sponge Surveys on the Florida Reef Tract Suggest Land-Based Nutrient Inputs.” *Marine Pollution Bulletin* 51(5–7):570–79.
- Weber, F., J. Stettler, J. Priskin, B. Rosenberg-Taufer, S. Ponnappureddy, S. Fux, M. A. Camp, and M. Barth. 2017. “Tourism Destinations under Pressure. Challenges and Innovative Solutions.” 213.
- Webler, Thomas, and Karin Jakubowski. 2016. “Mitigating Damaging Behaviors of Snorkelers to Coral Reefs in Puerto Rico through a Pre-Trip Media-Based Intervention.” *Biological Conservation* 197:223–28. doi: 10.1016/j.biocon.2016.03.012.
- Wenger, Amelia S., Katharina E. Fabricius, Geoffrey P. Jones, and Jon E. Brodie. 2015. “Effects of Sedimentation, Eutrophication, and Chemical Pollution on Coral Reef Fishes.” *Ecology of Fishes on Coral Reefs* (May 2017):145–53. doi: 10.1017/CBO9781316105412.017.
- Whittaker, Robert H. 1972. “Evolution and Measurement of Species Diversity.” *Taxon* 21(2–3):213–51.
- Wilensky, U. 1999. “NetLogo Centre for Connected Learning and Computer-Based Modelling, Northwestern University, Evanston, IL.” See [Http://Ccl.Northwestern.Edu/Netlogo](http://Ccl.Northwestern.Edu/Netlogo).
- Wilkinson, Clive R., and Anthony C. Cheshire. 1990. “Comparisons of Sponge Populations across the Barrier Reefs of Australia and Belize: Evidence for Higher Productivity in the Caribbean.” *Marine Ecology Progress Series. Oldendorf* 67(3):285–94.
- Williams, Ivor D., Julia K. Baum, Adel Heenan, Katharine M. Hanson, Marc O. Nadon, and Russell E. Brainard. 2015. “Human, Oceanographic and Habitat Drivers of Central and Western Pacific Coral Reef Fish Assemblages.” *PLoS ONE* 10(4):1–19. doi: 10.1371/journal.pone.0120516.
- Williamson, Jane E., Evan E. Byrnes, Jennalee A. Clark, David M. Connolly, Sabine E. Schiller, Jessica A. Thompson, Louise Tosetto, Julieta C. Martinelli, and Vincent Raoult. 2017. “Ecological Impacts and Management Implications of Reef Walking on a Tropical Reef Fl at Community.” *Marine Pollution Bulletin* 114(2):742–50. doi: 10.1016/j.marpolbul.2016.10.069.
- Wilson, Shaun K., Martial Depczynski, Rebecca Fisher, Thomas H. Holmes, Rebecca A. O’Leary, and Paul Tinkler. 2010. “Habitat Associations of Juvenile Fish at Ningaloo Reef, Western Australia: The Importance of Coral and Algae.” *PLOS One* 5(12):e15185.
- Wilson, Shaun K., N. A. J. Graham, Morgan S. Pratchett, Geoffrey P. Jones, and Nicholas V. C. Polunin. 2006. “Multiple Disturbances and the Global Degradation of Coral Reefs: Are Reef Fishes at Risk or Resilient?” *Global Change Biology* 12(11):2220–34. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01252.x.
- Wongthong, Panwad, and Nick Harvey. 2014. “Integrated Coastal Management and Sustainable Tourism: A Case Study of the Reef-Based SCUBA Dive Industry from Thailand.” *Ocean and Coastal Management* 95:138–46. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2014.04.004.
- Yñiguez, Aletta T., John W. McManus, and Donald L. DeAngelis. 2008. “Allowing Macroalgae Growth Forms to Emerge: Use of an Agent-Based Model to Understand the Growth and Spread of Macroalgae in Florida Coral Reefs, with Emphasis on Halimeda Tuna.” *Ecological Modelling*. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2008.04.016.

- Yu, Yi Na, and Shao Lin Peng. 2009. "Ecological Restoration Economics." *Shengtai Xuebao/ Acta Ecologica Sinica* 29(8):4441–47. doi: 10.1016/j.ecolecon.2009.01.003.
- Zellner, Moira L., Leilah B. Lyons, Charles J. Hoch, Jennifer Weizeorick, Carl Kunda, and Daniel C. Milz. 2012. "Modeling, Learning, and Planning Together: An Application of Participatory Agent-Based Modeling to Environmental Planning." *Journal of the Urban & Regional Information Systems Association* 24(1).
- Zhang, Li-Ye, Shan-shan Chung, and Jian-wen Qiu. 2016. "Ecological Carrying Capacity Assessment of Diving Site: A Case Study of Mabul Island, Malaysia." *Journal of Environmental Management* 183:253–59.

## XI. ANEXOS

### Anexo 1

**Anexo 1. Principales leyes, decretos y reglamentos de México para reducir al mínimo los impactos de algunas fuerzas motrices en el estado del medio ambiente.**

<b>Ley/Decreto/Norma</b>	<b>Objetivo</b>	<b>Publicación en Diario Oficial de la Federación (DOF)</b>
NOM-006-SAG/PESC-2016	Veda de Langosta	07-Septiembre-2016
NOM-008-SAG/PESC-2015	Veda de Pulpo	13-Abril-2016
NOM-009-SAG/PESC-2015	Determina las épocas y zonas de veda para la captura de las diferentes especies de la flora y fauna acuáticas	12-Febrero-2016
NOM-013-SAG/PESC-2016	Veda de Caracol	19-Agosto-2016
NOM-016-SAG/PESC-2014	Veda de Lisa, liseta y lebrancha	29-Julio-2015
NOM-017-PESC-1994	Actividades de pesca deportivo-recreativa permitidas	25-Noviembre-2013
NOM-022-SAG/PESC-2015	Especies de túnidos con embarcaciones vareras	12-Junio-2015
NOM-023-SAG/PESC-2014	Especies de túnidos con embarcaciones palangreras	16-Abril-2014
NOM-029-PESC-2006	Veda de Tiburones y rayas	14-Febrero-2007
NOM-059-SEMARNAT-2010	Listado de especies con categoría especial de protección	30-Diciembre-2010
NOM-065-SAG/PESC-2014	Veda de Mero y especies asociadas	03-Julio-2015
Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente (LGEEPA)	Protección al ambiente	28-Enero-1988
Ley de Puertos	Regular los puertos, terminales, marinas e instalaciones portuarias, su construcción, uso, aprovechamiento, explotación, operación, protección y formas de administración, así como la prestación de los servicios portuarios.	19-Julio-1993
Ley General de Turismo	Ley de orden público e interés social, de observancia general en toda la República en materia turística	17-Junio-2009

<b>Ley/Decreto/Norma</b>	<b>Objetivo</b>	<b>Publicación en Diario Oficial de la Federación (DOF)</b>
Decreto de creación del Parque Marino Nacional “Arrecifes de Cozumel”	Se declara área natural protegida, con el carácter de Parque Marino Nacional.	02-October-1998
NOM-06-TUR-2009	Requisitos mínimos de información, higiene y seguridad que deben cumplir los prestadores de servicios turísticos de campamentos	6-Septiembre-2009
NOM-07-TUR-2002	Elementos normativos del seguro de responsabilidad civil que deben contratar los prestadores de servicios turísticos de hospedaje para la protección y seguridad de los turistas o usuarios.	26-Febrero-2003
NOM-08-TUR-2002	Establece los elementos a que deben sujetarse los guías generales y especializados en temas o localidades específicas de carácter cultural.	5-Marzo-2003
NOM-09-TUR-2002	Que establece los elementos a que deben sujetarse los guías especializados en actividades específicas	26-Septiembre-2003
NOM-010-TUR-2001	De los requisitos que deben contener los contratos que celebren los prestadores de servicios turísticos con los usuarios-Turistas	02-Enero-2002
NOM-011-TUR-2001	Requisitos de seguridad, información y operación que deben cumplir los prestadores de servicios turísticos de Turismo de Aventura.	22-Julio-2002
NOM-012-TUR-2016	Requisitos mínimos de seguridad a que deben sujetarse las operadoras de buceo para garantizar la prestación del servicio	2-Septiembre-2016

Anexo 2

**Anexo 2. Abundancia de especies de peces observada para cada zona de gestión en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel de los ocho grupos tróficos principales (GT) de este estudio. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRPA: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete. I: zona intensiva; BI: zona de baja intensidad; R: zona restringida.**

GT	FAMILIA	ESPECIES	I	BI	R	
DPLA	BALISTIDAE	<i>X. ringens</i>	7	0	0	
	GOBIIDAE	<i>C. personatus/hyalinus</i>	1150	125	47	
	LABRIDAE	<i>C. parrae</i>	4370	1008	183	
		<i>T. bifasciatum</i>	1762	989	335	
	OPISTOGNATHIDAE	<i>O. aurifrons</i>	38	13	10	
	POMACENTRIDAE	<i>C. cyanea</i>	9420	4878	1350	
		<i>C. insolata</i>	0	3	0	
		<i>C. multilineata</i>	1374	274	81	
	MCAR	LUTJANIDAE	<i>L. analis</i>	13	13	1
			<i>L. apodus</i>	160	613	32
<i>L. campechanus</i>			1	0	0	
<i>L. cyanopterus</i>			5	3	0	
<i>L. griseus</i>			1059	0	27	
<i>L. jocu</i>			2	2	1	
<i>L. mahogoni</i>			375	22	22	
<i>L. synagris</i>			19	0	0	
<i>O. chrysurus</i>			104	24	10	
MALACANTHIDAE			<i>M. plumieri</i>	0	0	1
MURAENIDAE		<i>G. funebris</i>	0	0	0	
		<i>G. miliaris</i>	1	0	0	
SERRANIDAE		<i>C. cruentata</i>	110	74	19	
		<i>C. fulva</i>	78	37	25	
		<i>E. adscensionis</i>	2	1	2	
		<i>E. guttatus</i>	8	5	6	
		<i>E. itajara</i>	1	0	0	
		<i>E. morio</i>	0	0	0	
		<i>E. striatus</i>	3	0	1	
		<i>H. mystacinus</i>	1	0	0	
MINV	BALISTIDAE	<i>B. vetula</i>	3	2	0	
	CARANGIDAE	<i>T. falcatus</i>	0	2	1	
	CIRRHITIDAE	<i>A. pinos</i>	4	13	0	
	GOBIIDAE	<i>E. oceanops</i>	3	0	0	
		<i>G. illecebrosus</i>	1	0	0	
	HAEMULIDAE	<i>A. surinamensis</i>	28	21	1	
		<i>A. virginicus</i>	26	244	17	
		<i>H. album</i>	82	11	8	

GT	FAMILIA	ESPECIES	I	BI	R
		<i>H. aurolineatum</i>	11	9	1
		<i>H. carbonarium</i>	91	820	5
		<i>H. chrysargyreum</i>	6	0	1
		<i>H. flavolineatum</i>	1095	987	417
		<i>H. macrostomum</i>	4	4	4
		<i>H. melanurum</i>	108	10	19
		<i>H. parra</i>	321	95	35
		<i>H. plumieri</i>	318	428	17
		<i>H. sciurus</i>	749	1071	345
		<i>H. striatum</i>	0	2	4
		<i>H. vittata</i>	150	0	0
	HOLOCENTRIDAE	<i>H. adscensionis</i>	17	4	3
		<i>H. rufus</i>	19	3	0
	LABRIDAE	<i>B. rufus</i>	24	19	8
		<i>H. bivittatus</i>	29	4	2
		<i>H. garnoti</i>	1181	698	224
		<i>H. maculipinna</i>	41	33	30
		<i>H. pictus</i>	137	32	6
		<i>H. radiatus</i>	6	3	0
		<i>L. maximus</i>	1	0	0
	MYLIOBATIDAE	<i>A. narinari</i>	0	0	1
	PRIACANTHIDAE	<i>H. cruentatus</i>	5	0	0
	SCORPAENIDAE	<i>P. miles</i>	0	0	1
	SERRANIDAE	<i>H. puella</i>	8	7	3
		<i>L. rubre</i>	1	0	0
		<i>S. tabacarius</i>	0	0	1
		<i>S. tigrinus</i>	14	13	7
OMNI	BALISTIDAE	<i>C. sufflamen</i>	3	1	3
		<i>M. niger</i>	295	122	81
	GOBIIDAE	<i>C. glaucofraenum</i>	5	0	0
	MONACANTHIDAE	<i>A. scriptus</i>	10	5	1
		<i>C. macrocerus</i>	13	20	12
		<i>C. pullus</i>	4	1	2
	OSTRACIIDAE	<i>A. polygonius</i>	12	4	0
		<i>A. quadricornis</i>	1	0	1
		<i>R. triqueter</i>	27	12	7
	POMACENTRIDAE	<i>A. saxatilis</i>	389	255	214
SCRIP	ACANTHURIDAE	<i>A. tractus</i>	209	165	75
		<i>A. chirurgus</i>	198	73	48
	POMACENTRIDAE	<i>S. bicolor</i>	0	25	33
	SCARIDAE	<i>C. roseus</i>	89	51	15
		<i>S. atomarium</i>	0	27	4
		<i>S. aurofrenatum</i>	262	254	113

<b>GT</b>	<b>FAMILIA</b>	<b>ESPECIES</b>	<b>I</b>	<b>BI</b>	<b>R</b>
		<i>S. chrysopterum</i>	94	61	20
		<i>S. iserti</i>	50	18	68
		<i>S. rubripinne</i>	12	6	4
		<i>S. taeniopterus</i>	78	50	37
		<i>S. vetula</i>	62	26	28
<b>SINV</b>	<b>CHAETODONTIDAE</b>	<i>C. aculeatus</i>	0	1	1
		<i>C. capistratus</i>	173	136	58
		<i>C. ocellatus</i>	27	20	3
		<i>C. sedentarius</i>	6	0	0
		<i>C. striatus</i>	18	30	6
	<b>DIODONTIDAE</b>	<i>D. holocanthus</i>	1	0	0
		<i>D. hystrix</i>	0	1	0
	<b>TETRAODONTIDAE</b>	<i>C. rostrata</i>	707	301	141
<b>THER</b>	<b>BLENNIIDAE</b>	<i>O. atlanticus</i>	0	1	0
	<b>POMACENTRIDAE</b>	<i>M. chrysurus</i>	110	50	48
		<i>S. adustus</i>	209	112	107
		<i>S. diencaeus</i>	400	208	133
		<i>S. fuscus</i>	77	1	25
		<i>S. leucostictus</i>	112	77	43
		<i>S. partitus</i>	2465	2176	470
		<i>S. planifrons</i>	438	143	118
		<i>S. variabilis</i>	28	15	5
<b>TURF</b>	<b>ACANTHURIDAE</b>	<i>A. coeruleus</i>	863	816	270
	<b>POMACANTHIDAE</b>	<i>C. argi</i>	0	20	0

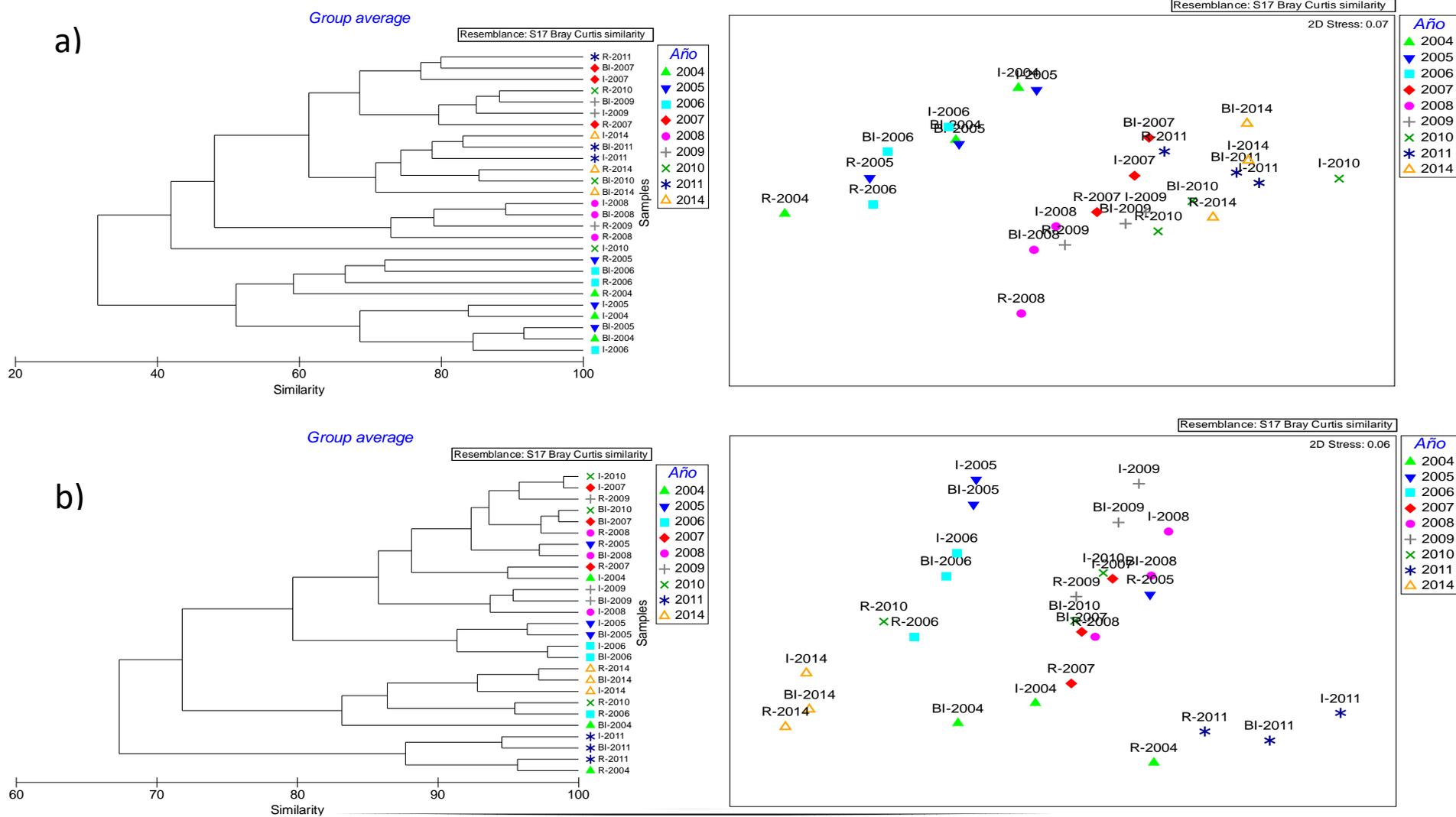
Anexo 3

**Anexo 3. Especies de peces que representan el 90% de la abundancia (# de individuos/100 m<sup>2</sup>) en los once años de estudio (2004-2014) para cada zona de manejo en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel y los índices de riqueza de especies y tres de diversidad. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRP: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete. I: zona intensiva; BI: zona de baja intensidad; R: zona restringida.**

Specie	Trophic group	I	BI	R	General Total	% general
<i>Chromis cyanea</i>	DPLA	5135.0	2973.3	1200.0	9308.3	16.0
<i>Clepticus parrae</i>	DPLA	6951.7	1240.0	263.3	8455.0	14.5
<i>Stegastes partitus</i>	THER	2430.0	2186.7	545.0	5161.7	8.9
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	DPLA	1696.7	850.0	373.3	2920.0	5.0
<i>Haemulon flavolineatum</i>	MINV	1415.0	1186.7	270.0	2871.7	4.9
<i>Haemulon sciurus</i>	MINV	1058.3	1213.3	260.0	2531.7	4.3
<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>	DPLA	1916.7	208.3	78.3	2203.3	3.8
<i>Acanthurus coeruleus</i>	TURF	890.0	880.0	375.0	2145.0	3.7
<i>Halichoeres garnoti</i>	MINV	1041.7	795.0	221.7	2058.3	3.5
<i>Chromis multilineata</i>	DPLA	1456.7	301.7	90.0	1848.3	3.2
<i>Lutjanus griseus</i>	MCAR	1765.0	0.0	45.0	1810.0	3.1
<i>Lutjanus apodus</i>	MCAR	266.7	1021.7	53.3	1341.7	2.3
<i>Haemulon carbonarium</i>	MINV	126.7	913.3	8.3	1048.3	1.8
<i>Haemulon plumieri</i>	MINV	481.7	518.3	20.0	1020.0	1.7
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	SCRP	403.3	416.7	185.0	1005.0	1.7
<i>Canthigaster rostrata</i>	SINV	415.0	218.3	191.7	825.0	1.4
<i>Stegastes planifrons</i>	THER	513.3	140.0	133.3	786.7	1.3
<i>Sparisoma viride</i>	EXCV	355.0	235.0	143.3	733.3	1.3
<i>Lutjanus mahogoni</i>	MCAR	625.0	36.7	36.7	698.3	1.2
<i>Acanthurus tractus</i>	SCRP	308.3	251.7	111.7	671.7	1.2
<i>Stegastes diencaeus</i>	THER	308.3	218.3	80.0	606.7	1.0
<i>Haemulon parra</i>	MINV	450.0	28.3	58.3	536.7	0.9
<i>Stegastes adustus</i>	THER	253.3	138.3	131.7	523.3	0.9
<i>Chaetodon capistratus</i>	SINV	208.3	176.7	90.0	475.0	0.8
<i>Abudefduf saxatilis</i>	OMNI	241.7	143.3	80.0	465.0	0.8
<i>Melichthys niger</i>	OMNI	170.0	105.0	116.7	391.7	0.7
<i>Acanthurus chirurgus</i>	SCRP	218.3	93.3	41.7	353.3	0.6
<b>Specie richness</b>	<b>S</b>	85	75	72		
<b>Shannon-Wiener Index</b>	<b>H'</b>	2.987	3.016	3.171		
<b>Pielouj Index</b>	<b>J'</b>	0.672	0.698	0.741		
<b>Simpson Index</b>	$\lambda$	9.042E-2	7.55E-2	7.53E-2		

Anexo 4

Anexo 4. Análisis CLUSTER y de escalamiento de ordenación multidimensional no métrico de las densidades de peces (a) y cobertura de corales escleractíneos y algas (b).



Anexo 5

**Anexo 5. Resultados por parejas de PERMANOVA anidado, Zona de manejo (Año), para las densidades de peces, cobertura de coral escleractínico y la cobertura de algas. I: zona intensiva; BI: zona de baja intensidad; R: zona restringida. Las pruebas significativas (P > 0,05) se encuentran en negrita.**

	Factor Zone(Year)	2004		2005		2006		2007		2008	
		t	P(perm)								
Fishes densities	LI-I	1.7459	<b>0.018</b>	1.9675	<b>0.0063</b>	2.093	<b>0.0011</b>	1.094	0.2999	0.66537	0.8192
	LI-R	1.4489	0.0672	1.2481	0.1661	1.4623	0.0523	1.3175	0.1322	1.0986	0.3143
	I-R	2.2593	<b>0.0006</b>	2.7131	<b>0.0002</b>	1.6152	<b>0.0309</b>	1.0522	0.3496	1.7642	<b>0.0066</b>
Scleractinian coral cover	LI-I	1.6858	0.0571	1.0567	0.3022	1.016	0.3112	2.263	<b>0.023</b>	2.6685	<b>0.008</b>
	LI-R	2.2454	<b>0.035</b>	0.47741	0.7711	1.2324	0.2264	0.74424	0.499	2.9282	<b>0.0082</b>
	I-R	0.69812	0.6684	1.2426	0.2174	1.4057	0.153	3.4028	<b>0.0032</b>	3.9834	<b>0.0001</b>
Algae cover	LI-I	0.65795	0.6087	0.31683	0.8836	0.19029	0.9561	0.42708	0.7875	0.78851	0.4701
	LI-R	2.4613	<b>0.0083</b>	3.4648	<b>0.003</b>	0.96018	0.3617	0.90057	0.3924	0.59407	0.645
	I-R	2.2212	<b>0.0293</b>	3.5378	<b>0.0014</b>	0.83745	0.4334	1.6705	0.0903	1.5007	0.1327

Continued S5...

	Factor Zone(Year)	2009		2010		2011		2014	
		t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)
Fishes densities	LI-I	0.87137	0.5646	1.3744	0.0758	1.9486	<b>0.002</b>	1.7434	<b>0.0205</b>
	LI-R	1.1268	0.2743	1.4266	0.084	2.3878	<b>0.0005</b>	2.0613	<b>0.0005</b>
	I-R	1.5198	0.0511	1.4894	0.0601	2.521	<b>0.0001</b>	1.4233	0.1114
Scleractinian coral cover	LI-I	2.3452	<b>0.0168</b>	2.6924	<b>0.0028</b>	2.3221	<b>0.0164</b>	1.279	0.1988
	LI-R	2.8874	<b>0.0075</b>	1.7941	0.0807	0.38977	0.7645	0.1337	0.9908
	I-R	4.4117	<b>0.0001</b>	3.1884	<b>0.0002</b>	2.0732	<b>0.0373</b>	1.0232	0.3511
Algae cover	LI-I	0.24261	0.9348	2.4949	<b>0.005</b>	1.1951	0.24	2.0812	<b>0.0259</b>
	LI-R	0.41501	0.7772	2.5251	<b>0.0069</b>	2.1305	0.0515	1.078	0.2996
	I-R	0.73638	0.5345	2.0223	<b>0.0246</b>	3.3314	<b>0.0029</b>	0.916	0.4187

Anexo 6

**Anexo 6. Resultados del análisis SIMPER de los grupos tróficos que contribuyen a la estructura de los peces del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRP: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete. I: zona intensiva; BI: zona de baja intensidad; R: zona restringida.**

<b>I</b>			<b>LI</b>			<b>R</b>		
<b>Species</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<b>Species</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>	<b>Species</b>	<b>Contrib%</b>	<b>Cum.%</b>
<b>MINV</b>	27.34	27.34	<b>MINV</b>	30.1	30.1	<b>DPLA</b>	21.28	21.28
<b>DPLA</b>	21.08	48.42	<b>DPLA</b>	19.13	49.23	<b>SCRP</b>	17.31	38.59
<b>MCAR</b>	21	69.42	<b>SCRP</b>	11	60.22	<b>MINV</b>	15.3	53.89
<b>THER</b>	8.34	77.76	<b>THER</b>	10.16	70.38	<b>THER</b>	11.87	65.76
<b>SCRP</b>	7.75	85.52	<b>TURF</b>	8.76	79.14	<b>OMNI</b>	8.02	73.78
<b>TURF</b>	4.62	90.13	<b>MCAR</b>	8.09	87.23	<b>TURF</b>	6.92	80.69
			<b>SINV</b>	4.36	91.59	<b>MCAR</b>	5.77	86.47
						<b>SINV</b>	5.47	91.94

Anexo 7

**Anexo 7. Resultados de la comparación por pares de las pruebas PERMANOVA anidadas, Zona de gestión (Año), para las densidades significativas de grupos tróficos de peces de las principales pruebas PERMANOVA. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRP: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, and TURF: herbívoros de algas tapete. I: zona intensiva; BI: zona de baja intensidad; R: zona restringida. Las pruebas significativas ( $P > 0,05$ ) se encuentran en negrita.**

Factor	Zona (Año)	2004		2005		2006		2007		2008	
		t	P(perm)								
<b>MCAR</b>	BI-I	0.76571	0.7429	0.76733	0.7553	2.4406	<b>0.0001</b>	0.72116	0.8899	0.66452	0.915
	BI-R	1.414	0.0583	1.0601	0.3181	1.6208	<b>0.0292</b>	1.2045	0.2081	1.0926	0.2522
	I-R	1.2306	0.1392	1.5786	<b>0.0284</b>	1.4165	0.1375	1.0778	0.3004	1.2815	0.1122
<b>MINV</b>	BI-I	2.0194	<b>0.0018</b>	1.5761	<b>0.0396</b>	1.7013	<b>0.0215</b>	1.305	0.1037	1.2065	0.2222
	BI-R	1.4139	0.0553	1.4716	0.0732	1.1684	0.1982	1.4744	0.0565	1.2982	0.1972
	I-R	2.5219	<b>0.0002</b>	3.2406	<b>0.0003</b>	1.3324	0.1802	1.2355	0.1929	2.4796	<b>0.0066</b>
<b>SINV</b>	BI-I	1.0255	0.3	1.8536	<b>0.0062</b>	0.93557	0.4899	1.0254	0.3	0.81535	0.6981
	BI-R	0.93018	0.5242	0.94188	0.4982	1.0499	0.2881	0.89629	0.56	0.72282	0.8524
	I-R	0.86258	0.8338	2.08	<b>0.0024</b>	0.85572	0.6421	1.2707	0.1187	0.77911	0.7304
<b>DPLA</b>	BI-I	1.1248	0.1061	1	0.569	1	0.5687	1	0.5687	0.97359	0.3637
	BI-R	1	0.6272	1	0.6246	1	0.6261	1	0.6261	0.7754	0.5353
	I-R	1.1674	0.0736	1	0.5846	1	0.5849	1	0.5849	1.4111	0.1453
<b>THER</b>	BI-I	1.1329	0.1455	1.0482	0.2837	1.0552	0.2092	0.88491	0.4588	0.4893	0.834
	BI-R	1.1562	0.1867	0.82501	0.9315	1.039	0.3584	0.45006	0.8104	0.42279	0.7833
	I-R	0.92848	0.7411	0.99142	0.3795	1.291	<b>0.0093</b>	0.79439	0.545	0.72384	0.6315
<b>TURF</b>	BI-I	1.4384	0.0786	1.3487	0.1056	1.2673	0.1602	2.3377	<b>0.0169</b>	0.852	0.6534
	BI-R	1.5908	<b>0.0363</b>	0.44321	0.8479	1.3865	0.0744	1.5549	0.0548	0.94367	0.4758
	I-R	1.1101	0.2787	0.73851	0.77	1.4433	0.0721	1.6907	<b>0.0402</b>	0.78919	0.7608

Continuación Anexo 7

Factor	2009		2010		2011		2014		
	Zona (Año)	t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(perm)
<b>MCAR</b>	BI-I	0.94771	0.5052	1.2257	0.1528	1.8116	<b>0.0023</b>	0.72104	0.7764
	BI-R	0.96379	0.4771	1.1453	0.2165	1.2286	0.1902	1.4939	0.0867
	I-R	0.94037	0.5	1.5112	0.0898	1.463	<b>0.0478</b>	1.0784	0.3165
<b>MINV</b>	BI-I	0.76028	0.5838	0.71054	0.6245	2.5738	<b>0.0048</b>	1.3151	0.1619
	BI-R	0.51464	0.8216	0.84218	0.4755	1.0808	0.3211	2.3273	<b>0.0031</b>
	I-R	0.59569	0.718	1.6962	0.0623	2.1139	<b>0.0272</b>	1.3286	0.1719
<b>SINV</b>	BI-I	0.93301	0.4936	0.99554	0.3729	1.1904	0.2109	0.8152	0.6134
	BI-R	0.74537	0.8728	0.87331	0.616	1.0706	0.2898	1.9377	<b>0.0108</b>
	I-R	0.74349	0.7774	0.94161	0.4558	1.4086	0.0881	1.8682	<b>0.0311</b>
<b>DPLA</b>	BI-I	0.73867	0.509	0.77311	0.6281	1.7964	<b>0.0417</b>	1.6663	0.0762
	BI-R	1.5122	0.0947	0.63058	0.676	3.9677	<b>0.0006</b>	1.0148	0.3323
	I-R	1.7263	0.0585	1.0951	0.3126	3.4499	<b>0.0001</b>	1.1972	0.2363
<b>THER</b>	BI-I	0.88821	0.4948	1.8636	0.0564	2.4972	<b>0.0046</b>	1.0824	0.3079
	BI-R	1.2537	0.1865	2.3495	<b>0.0234</b>	0.91326	0.3981	1.7585	0.0929
	I-R	2.1135	<b>0.0208</b>	0.98628	0.3543	1.0435	0.3282	1.0598	0.3133
<b>TURF</b>	BI-I	1.0447	0.3001	1.2091	0.1778	1.1324	0.2653	1.6744	<b>0.0414</b>
	BI-R	0.8815	0.5124	1.7687	<b>0.0092</b>	1.1168	0.246	0.87745	0.5484
	I-R	0.83765	0.7359	1.1526	0.2123	0.78337	0.6722	0.49409	0.7617

Anexo 8

**Anexo 8. Riqueza de especies e índices de diversidad de los ocho grupos tróficos obtenidos para la Zona Intensiva en cada año (2004-2014) del estudio en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. S: Riqueza de especies, H': Índice Shannon-Weaver, J': Índice de Pielouj, y λ: Índice de Simpson. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRП: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete.**

	2004				2005				2006				2007				2008			
	S	J'	H'	λ																
<b>MCAR</b>	4	0.61	0.76	0.58	3	0.61	1.01	0.50	3	0.76	1.22	0.37	4	0.68	1.09	0.46	4	0.67	1.07	0.45
<b>OMNI</b>	4	0.61	0.67	0.60	3	0.63	0.44	0.69	3	0.22	0.24	0.86	4	0.58	0.63	0.66	4	0.88	0.94	0.43
<b>MINV</b>	8	0.46	0.72	0.64	11	0.66	1.29	0.37	8	0.80	1.32	0.31	13	0.73	1.55	0.26	12	0.83	1.74	0.22
<b>SINV</b>	1	0.00	0.00	1.00	3	0.63	0.69	0.61	3	0.87	0.73	0.53	4	0.31	0.42	0.77	2	0.83	0.58	0.61
<b>DPLA</b>	1	0.00	0.00	0.67	0	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0.00	6	0.80	1.32	0.33	5	0.70	0.97	0.47
<b>SCRП</b>	7	0.80	1.32	0.33	7	0.90	1.36	0.29	7	0.71	1.14	0.45	7	0.92	1.31	0.30	6	0.76	1.05	0.44
<b>THER</b>	1	0.00	0.00	0.67	1	0.00	0.00	1.00	1	0.00	0.00	0.67	7	0.70	1.16	0.41	6	0.55	0.71	0.63

	2009				2010				2011				2014			
	S	J'	H'	λ												
<b>MCAR</b>	5	0.56	0.60	0.67	3	0.62	0.91	0.53	6	0.42	0.65	0.69	6	0.56	0.70	0.64
<b>OMNI</b>	5	0.63	0.64	0.61	3	0.86	0.60	0.59	6	0.70	0.93	0.49	6	0.42	0.70	0.66
<b>MINV</b>	9	0.61	1.13	0.45	14	0.60	1.37	0.43	15	0.53	1.18	0.47	15	0.61	1.29	0.38
<b>SINV</b>	4	0.75	0.63	0.60	4	0.89	0.75	0.52	3	0.52	0.36	0.79	5	0.53	0.62	0.67
<b>DPLA</b>	4	0.66	0.78	0.55	4	0.60	0.84	0.54	5	0.84	1.36	0.31	4	0.60	0.83	0.53
<b>SCRП</b>	8	0.84	1.44	0.28	8	0.77	1.27	0.38	8	0.86	1.28	0.32	4	0.91	1.17	0.35
<b>THER</b>	6	0.53	0.93	0.54	6	0.68	1.18	0.40	7	0.61	1.07	0.47	6	0.61	0.92	0.50

Anexo 9

**Anexo 9. Riqueza de especies e índices de diversidad de los ocho grupos tróficos obtenidos para la Zona de Baja Intensidad en cada año (2004-2014) del estudio en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. S: Riqueza de especies, H': Índice Shannon-Weaver, J': Índice de Pielouj, y  $\lambda$ : Índice de Simpson. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRIP: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete.**

	2004				2005				2006				2007				2008			
	S	J'	H'	$\lambda$																
<b>MCAR</b>	3	0.67	1.07	0.44	3	0.49	0.75	0.62	2	0.46	0.32	0.78	2	0.56	0.68	0.63	3	0.60	0.46	0.71
<b>OMNI</b>	3	0.36	0.25	0.84	3	0.33	0.37	0.80	2	0.86	0.60	0.59	2	0.80	0.55	0.63	3	0.43	0.48	0.71
<b>MINV</b>	9	0.80	1.41	0.31	8	0.85	1.21	0.35	7	0.70	1.13	0.39	12	0.75	1.46	0.27	8	0.88	1.24	0.33
<b>SINV</b>	2	0.27	0.19	0.89	2	0.43	0.30	0.80	3	0.90	0.79	0.48	2	0.64	0.44	0.72	4	0.69	0.75	0.57
<b>DPLA</b>	1	0.00	0.00	0.50	0	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0.00	5	0.74	1.19	0.38	4	0.69	0.95	0.49
<b>SCRIP</b>	6	0.86	1.46	0.27	7	0.66	1.14	0.45	8	0.48	0.91	0.60	7	0.89	1.58	0.24	5	0.90	1.23	0.34
<b>THER</b>	1	0.00	0.00	1.00	1	0.00	0.00	1.00	1	0.00	0.00	0.50	5	0.74	1.11	0.40	7	0.62	0.98	0.50

	2009				2010				2011				2014			
	S	J'	H'	$\lambda$												
<b>MCAR</b>	5	0.17	0.12	0.94	4	0.89	0.77	0.49	3	0.86	1.07	0.38	6	0.40	0.56	0.71
<b>OMNI</b>	5	0.94	0.98	0.42	4	0.77	0.96	0.44	3	0.60	0.66	0.63	6	0.81	1.12	0.40
<b>MINV</b>	8	0.66	1.11	0.48	11	0.58	1.26	0.44	10	0.57	1.11	0.50	14	0.54	1.19	0.43
<b>SINV</b>	4	0.95	1.04	0.37	4	0.97	1.00	0.39	2	0.64	0.44	0.73	4	0.77	0.75	0.52
<b>DPLA</b>	4	0.87	1.21	0.33	4	0.82	1.01	0.42	6	0.85	1.45	0.27	5	0.45	0.68	0.62
<b>SCRIP</b>	5	0.55	0.68	0.65	6	0.66	1.06	0.46	5	0.85	1.18	0.35	6	0.79	1.26	0.34
<b>THER</b>	5	0.38	0.53	0.75	6	0.55	0.87	0.57	6	0.47	0.76	0.64	8	0.25	0.45	0.81

Anexo 10

**Anexo 10. Riqueza de especies e índices de diversidad de los ocho grupos tróficos obtenidos para la Zona Restringida en cada año (2004-2014) del estudio en el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. S: Riqueza de especies, H': Índice Shannon-Weaver, J': Índice de Pielouj, y λ: Índice de Simpson. MCAR: macrocarnívoros, OMNI: omnívoros, MINV: Invertívoros de organismos bentónicos móviles, SINV: Invertívoros de organismos sésiles, DPLA: planktívoros diurnos, SCRП: herbívoros raspadores, THER: herbívoros territoriales, y TURF: herbívoros de algas tapete.**

	2004				2005				2006				2007				2008			
	S	J'	H'	λ																
<b>MCAR</b>	1	0.96	1.06	0.36	3	0.89	0.97	0.41	2	0.82	1.47	0.30	2	0.91	1.47	0.25	3	0.87	0.95	0.44
<b>OMNI</b>	1	0.00	0.00	1.00	3	0.59	0.65	0.65	2	0.92	0.64	0.56	2	0.95	0.66	0.54	3	0.82	0.90	0.44
<b>MINV</b>	5	0.96	1.55	0.22	5	0.92	1.49	0.26	4	0.75	1.04	0.41	9	0.76	1.67	0.26	7	0.95	1.84	0.17
<b>SINV</b>	2	1.00	0.69	0.50	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0.86	0.60	0.59	2	0.89	0.62	0.57
<b>DPLA</b>	0	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0.00	0	0.00	0.00	0.00	5	0.66	1.06	0.45	3	0.62	0.68	0.62
<b>SCRП</b>	6	0.91	1.63	0.22	6	0.80	1.44	0.28	5	0.91	1.47	0.25	7	0.90	1.76	0.20	5	0.84	1.36	0.32
<b>THER</b>	1	0.00	0.00	1.00	1	0.00	0.00	1.00	0	0.00	0.00	0.00	4	0.74	1.03	0.40	5	0.83	1.34	0.31

	2009				2010				2011				2014			
	S	J'	H'	λ												
<b>MCAR</b>	3	0.95	1.04	0.38	5	0.96	1.55	0.22	2	0.75	1.34	0.32	5	0.92	1.80	0.18
<b>OMNI</b>	3	0.82	0.90	0.47	5	0.83	1.33	0.33	2	0.49	0.34	0.81	5	0.80	1.28	0.33
<b>MINV</b>	5	0.69	1.12	0.38	9	0.57	1.24	0.46	10	0.46	1.07	0.43	11	0.50	1.21	0.49
<b>SINV</b>	4	0.68	0.94	0.47	3	0.97	1.06	0.36	1	0.00	0.00	1.00	4	0.45	0.62	0.68
<b>DPLA</b>	2	0.82	0.57	0.62	4	0.96	1.33	0.28	4	0.93	1.29	0.30	5	0.42	0.68	0.66
<b>SCRП</b>	5	0.77	1.24	0.35	5	0.81	1.31	0.33	6	0.78	1.40	0.28	7	0.68	1.32	0.31
<b>THER</b>	5	0.62	1.00	0.51	4	0.53	0.74	0.60	6	0.86	1.54	0.24	6	0.37	0.67	0.67

