

Reefscape proxies for the conservation of Caribbean coral reef biodiversity

Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe

JE Arias-González^{1*}, E Núñez-Lara², FA Rodríguez-Zaragoza³, P Legendre⁴

¹ Laboratorio de Ecología de Ecosistemas de Arrecifes Coralinos, Departamento de Recursos del Mar, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Mérida, Antigua Carretera a Progreso Km 6, AP 73 CORDEMEX, Mérida 97310, Yucatán, México.

² Universidad Autónoma del Carmen, Col. Aviación, Ciudad del Carmen 24180, Campeche, México.

³ Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura (LEMA), Departamento de Ecología, CUCBA, Universidad de Guadalajara, Carretera Guadalajara-Nogales Km 15.5, AP 52-114, Zapopan 45110, Jalisco, México.

⁴ Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada.

* Corresponding author. E-mail: earias@mda.cinvestav.mx

ABSTRACT. The explanatory value of four hypotheses for geographic variation in total species richness and species richness was evaluated per family in coral and fish communities in the North Sector of the Mesoamerican Barrier Reef System (NS-MBRS). The four hypotheses emphasize different reefscape attributes that are important for coral and fish: reef area (RA), live coral cover (LCC), habitat complexity (HC), and coral richness itself and for fish. For both coral and fish communities, we estimated the total number of species and number of species per family on 11 coral reefs along a 400-km section of NS-MBRS. Hard coral cover and HC were quantified using line and chain transects, respectively, and RA was estimated using Landsat TM images and a geographic information system. We used multiple regression and canonical redundancy analysis to study the fish-environment and coral-environment relationships. The three reefscape features (RA, LCC, and HC) in combination were much stronger explanatory variables for the observed biogeographic patterns of fish and coral biodiversity than they were singly. Coral and fish species richness were strongly correlated. Indicators of functional diversity (fish trophic groups and coral morpho-functional groups) followed the same biogeographic patterns as species richness. Reefscape attributes (RA, LCC, and HC) were shown to be good proxies for critical coral reef biodiversity values. This means that simple reefscape attributes can be used to predict more complex biodiversity values of different reef areas. Such predictions can provide an invaluable guide for regional biodiversity assessments, the extrapolation of these results to unsurveyed areas, and guidance for ecoregionalization within large reef tracts where data are sparse.

Key words: biodiversity, coral reefs, habitat complexity, live coral cover, Mesoamerican Barrier Reef System.

RESUMEN. Se evaluó el valor explicativo de cuatro hipótesis en la variación geográfica de la riqueza total de especies y la riqueza de especies por familia en comunidades de corales y peces en el Sector Norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (NS-MBRS). Las cuatro hipótesis ponderan diferentes atributos de paisaje que son importantes para las especies de corales y peces: área de arrecife (RA), cobertura de coral vivo (LCC), complejidad de hábitat (HC), y riqueza de coral para los peces y los corales mismos. Tanto para las comunidades de coral como para las de peces, se estimó el número total de especies y el número de especies por familia en 11 arrecifes coralinos a lo largo de una sección de 400 km del NS-MBRS. La cobertura de corales duros y HC fueron cuantificadas usando videotransectos de línea y cadena, respectivamente; RA se estimó usando imágenes de satélite TM Landsat y un sistema de información geográfica. Se utilizó el análisis de regresión múltiple y el análisis de redundancia canónica para estudiar las relaciones de las especies de coral y de peces con las variables estudiadas. Los tres atributos de paisaje (RA, LCC y HC) en combinación fueron variables explicativas mucho más importantes para los patrones biogeográficos observados de la biodiversidad de peces y corales que la explicación individual de cada una de las variables. La riqueza de especies de coral y de peces estuvieron también fuertemente correlacionadas. Los indicadores de la diversidad funcional (grupos tróficos de peces y los grupos morfofuncionales de corales) siguieron los mismos patrones biogeográficos que la riqueza de especies. Los atributos de paisaje (RA, LCC y HC) mostraron ser excelentes indicadores de valores críticos de biodiversidad coralina. Esto significa que los simples atributos de paisaje pueden ser usados para predecir valores de biodiversidad más complejos en diferentes áreas de arrecifes coralinos. Tales predicciones pueden proporcionar una guía inestimable para las evaluaciones de biodiversidad regional, la extrapolación de estos resultados a áreas no muestreadas y una guía para la ecoregionalización dentro de grandes extensiones de áreas de arrecifes coralinos donde los datos son escasos.

Palabras clave: biodiversidad, arrecifes de coral, complejidad de hábitat, cobertura viva de coral, Sistema Arrecifal Mesoamericano.

INTRODUCTION

One of the principal goals of ecology and biogeography has traditionally been to identify the causes of variation in species richness. The interest of scientists and conservation and resource managers in the causes of biogeographic patterns of species richness has considerably increased during the last two decades (e.g., Ormond and Roberts 1997, Hubbell 2001, Pimm and Brown 2004). For scientists, there is intrinsic interest in describing and explaining patterns of nature. For managers, the interest lies in the extent to which understanding the causes of biogeographic patterns may have implications for conservation of biodiversity.

We performed a study to describe and seek to explain coral-reef fish and coral biodiversity patterns in the North Sector of the Mesoamerican Barrier Reef System (NS-MBRS). Using coral and fish data collected over a 400-km tract of this system, we evaluated four hypotheses that have been proposed to explain variation in fish and coral species richness and taxonomic composition over similar spatial scales. These hypotheses emphasize a strong role for the following factors in setting local species composition and diversity in corals and fishes: (a) habitat area for corals and fishes (Ormond and Roberts 1997, Bellwood and Hughes 2001, Bellwood *et al.* 2005), (b) live coral cover for fish diversity and abundance (Bell and Galzin 1984, Ormond and Roberts 1997, Jones *et al.* 2004), (c) habitat complexity for coral and fish diversity and abundance (Ormond and Roberts 1997, Núñez-Lara and Arias-González 1998, Almany 2004), and (d) regional diversity of corals for the local diversity of corals (Miller *et al.* 2000) and fishes (Harmelin-Vivien 1989). We examined both structural patterns (species richness and taxonomic composition) and functional diversity patterns (fish trophic groups, coral morpho-functional groups), and their relationships with the reef area, live coral cover, and habitat complexity. We also tested the relationship between coral and fish species richness on reefs at local scale.

Overall, NS-MBRS provides a good testing ground for the above hypotheses. Here, we show that reefscape characteristics differ substantially and systematically along the reef tract: from north to south there is a marked increase in reef area, live coral cover, and habitat complexity, and the reef platform gradually widens.

MATERIAL AND METHODS

Study area

We surveyed 11 coral reefs distributed along the eastern coast of the Yucatán Peninsula (fig. 1a). These reefs form part of a semi-continuous fringing reef running close and parallel to the coast, beginning in Punta Nizuc, Quintana Roo, and connecting in the south with the fringing reef of Belize. This area is part of the MBRS, one of the major biodiversity

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la ecología y biogeografía ha sido, tradicionalmente, identificar las causas de la variación de la riqueza de especies. El interés en las causas de los patrones biogeográficos de la riqueza de especies por parte de los científicos y los administradores de los recursos y la conservación ha aumentado considerablemente en las últimas dos décadas (e.g., Ormond y Roberts 1997, Hubbell 2001, Pimm y Brown 2004). Para los científicos, hay un interés intrínseco en describir y explicar los patrones de la naturaleza. Para los administradores, el interés se asocia con que el conocimiento de las causas que producen los patrones biogeográficos puede tener implicaciones para la conservación de la biodiversidad.

Se realizó un estudio para describir y tratar de explicar los patrones de biodiversidad de peces de arrecifes coralinos y de corales en el Sector Norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (NS-MBRS, por sus siglas en inglés). Con base en datos de peces y corales recolectados a lo largo de una extensión de 400 km en este sistema, se evaluaron cuatro hipótesis que han sido propuestas para explicar la variación de la riqueza de especies de peces y corales, y la composición taxonómica en escalas espaciales similares. Estas hipótesis enfatizan un fuerte papel de los siguientes factores en influir sobre la composición local de las especies y la diversidad en peces y corales: (a) el área del hábitat para corales y peces (Ormond y Roberts 1997, Bellwood y Hughes 2001, Bellwood *et al.* 2005), (b) la cobertura de coral vivo para la diversidad y abundancia de peces (Bell y Galzin 1984, Ormond y Roberts 1997, Jones *et al.* 2004), (c) la complejidad del hábitat para la diversidad y abundancia de corales y peces (Ormond y Roberts 1997, Núñez-Lara y Arias González 1998, Almany 2004) y (d) la diversidad regional de corales para la diversidad local de corales (Miller *et al.* 2000) y peces (Harmelin-Vivien 1989). Se examinaron tanto los patrones estructurales (riqueza de especies y composición taxonómica) como los patrones funcionales de la diversidad (grupos tróficos de peces, grupos morfofuncionales de corales), y su relación con el área del arrecife, cobertura de coral vivo y complejidad del hábitat. También se probó la relación entre las especies de corales y las especies de peces en arrecifes a escala local.

En general, el NS-MBRS es un excelente lugar para probar las hipótesis mencionadas. En este estudio se demuestra que las características del paisaje difieren sustancial y sistemáticamente a lo largo del sitio de estudio: del norte hacia el sur hay un claro incremento en el área del arrecife, la cobertura de coral y la complejidad del hábitat, y la plataforma del arrecife gradualmente se amplía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se muestrearon 11 arrecifes de coral distribuidos a lo largo de la costa este de la Península de Yucatán (fig. 1a).

hotspots of the Caribbean Sea. Reefs in NS-MBRS have a clear zonation of five main geomorphologic zones (Arias-González 1998, Núñez-Lara *et al.* 2005): lagoon, crest, front, slope, and terrace (fig. 1b). In this study, we only used data from the geomorphologic zones with significant coral structures: the reef front to about 6 m depth, the slope to about 10 m depth, and the terrace at about 20 m depth.

Sampling design and data collection

The 11 reefs were sampled between June and September in 1999 and 2000 (Ruiz-Zárte and Arias-González 2004, Núñez-Lara *et al.* 2005, Arias-González *et al.* 2008). We estimated the following attributes: fish species richness, coral species richness, taxonomic composition of fish and coral, fish trophic groups, morpho-functional coral groups, live coral cover, and habitat complexity.

Fish

Reef fishes were surveyed by visual census in belt transects (50 m long, 2 m wide) set parallel to the coast (Núñez-Lara *et al.* 2005). Eighteen transects were surveyed on the reef fronts and slopes, and 12 on the reef terraces at each location (for a total of 448 transects). All transects within a geomorphologic zone were approximately at the same depth; the distance between transects was about 50 m. All fish individuals were censused and the species name and length were registered. Fishes were grouped into seven major trophic functional categories following Randall (1967): (1) fish feeders, (2) ectoparasite feeders, (3) generalized carnivores, (4) "shelled" invertebrate feeders, (5) sessile animal feeders, (6) zooplankton feeders, and (7) plant and detritus feeders.

Coral cover and richness

Over most of the belt transects, a video transect was recorded, 50 m long and about 0.4 m wide (total number of video transects: 349). The videotapes were examined using a high-resolution monitor. Forty frames spread evenly along each video transect were paused and the coral species found in each frame were recorded. The proportion of live coral was estimated at 13 points marked systematically on each frame (520 points in total per video transect).

Habitat complexity

Along each belt transect, habitat complexity was estimated by laying an 18-m-long chain following the rugosity of the bottom, after Risk (1972). Habitat complexity was calculated as $1 - (d_m/L_r)$, where d_m is the straight-line distance from beginning to end of the chain and L_r is the length of the chain (18 m). The means over all transects at a site were computed and used to generate a single habitat-complexity value per site.

Estos arrecifes forman parte de un arrecife frontal semicontinuo que se desarrolla cerca y paralelamente a la costa, comenzando en Punta Nizuc, Quintana Roo, conectándose al sur con el arrecife de Belice. Esta zona es parte del MBRS, uno de los mayores lugares de biodiversidad del Mar Caribe. Los arrecifes del NS-MBRS tienen una clara zonación de cinco zonas geomorfológicas (Arias-González 1998, Núñez-Lara *et al.* 2005): laguna, cresta, frente, pendiente y terraza (fig. 1b). En este estudio se utilizaron únicamente datos de las zonas geomorfológicas con significativa estructura de coral: el frente con 6 m de profundidad, la pendiente con 10 m de profundidad y la terraza con 20 m de profundidad.

Diseño de muestreo y obtención de datos

Los 11 arrecifes se muestrearon entre junio y septiembre de 1999 y 2000 (Ruiz-Zárte y Arias-González 2004, Núñez-Lara *et al.* 2005, Arias-González *et al.* 2008). Se estimaron los siguientes atributos: riqueza de especies de peces, riqueza

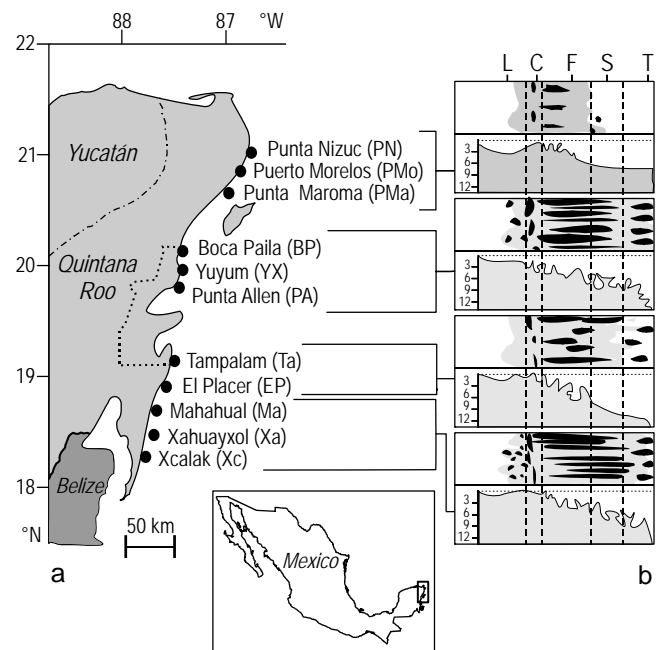


Figure 1. (a) Map of the study area location in the North Sector of the Mesoamerican Barrier Reef System, showing the 11 reefs studied. (b) Top and lateral views of the geomorphology of the reefs: L, reef lagoon; C, reef crest; F, reef front; S, reef slope; T, reef terrace; numbers indicate depth. Redrawn from Núñez-Lara *et al.* (2005).

Figure 1. (a) Localización del área de estudio en el sector norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano; se muestran los 11 arrecifes estudiados. (b) Área de la geomorfología y vista superior y lateral de los arrecifes: L, laguna arrecifal; C, cresta arrecifal; F, frente arrecifal; S, pendiente arrecifal; T, terraza arrecifal; los números indican la profundidad. Rediseñando de Núñez-Lara *et al.* (2005).

Estimation of reef area

We analyzed Landsat TM remote-sensing images of a 1.8-km section centered on each reef to estimate reef area in the approximate depth range of 3 to 20 m. To do this, we used the ERDAS program (ERDAS, Inc.) in a supervised classification.

Data analysis

Fish and coral biodiversity was quantified at reef level, as both species richness and the number of species in each family, following Gaston (1996) and Bellwood and Hughes (2001). The numbers of species per family were Hellinger-transformed following Legendre and Gallagher (2001). This transformation has been found to improve the interpretability of multivariate analyses of such data. We used multiple regressions with the fish and coral species richness data to study the fish-environment and coral-environment relationships, and canonical redundancy analysis for the taxonomic composition tables. The P values were computed for the regressions and canonical analyses using permutation tests (Anderson and Legendre 1999). We assumed that spatial autocorrelation among reefs was not a problem in the present study because the 11 reefs are located far apart (75 km on average, range 40–350 km).

RESULTS

For both corals and fishes, total richness and richness within families increased from north to south. Reefs in the central and southern portions of the study area (Boca Paila and Yuyum in the center, Mahahual in the south) had the most fish species (99–101) and coral species (25–28), as well as the largest reef area and hard coral cover (fig. 2a–c). This overall increase was correlated with increasing habitat complexity (figs. 1, 2). Within this overall trend, there were smaller rises and falls of total richness and within-family richness that followed rises and falls in reef area, live coral cover, and habitat complexity in different and interesting ways.

Reef area and live coral cover were the major habitat predictors of species richness (total and taxonomic composition within families; table 1). Habitat complexity accounted for less variability in these measures of species richness. The three reefscape features combined accounted better for the variation in fish and coral taxonomic composition than singly (table 1, adjusted R-squares). Coral richness was strongly correlated with fish richness ($r = 0.9192$, $P < 0.001$).

The contributions of the different fish families differed among locations, implying that there may be functional differences in trophic relationships among the reefs (fig. 3a). Labridae, Scaridae, Pomacentridae, and Haemulidae were the most diverse fish families. In the more depauperate reefs in the north, they collectively contributed 47–60% of total

de especies de corales, composición taxonómica de peces y corales, grupos tróficos de peces, grupos morfofuncionales de corales, cobertura de coral vivo y complejidad de habitat.

Peces

Los peces de arrecifes fueron muestreados a partir de censos visuales usando transectos de banda (50 m de largo, 2 m de ancho) ubicados paralelos a la costa (Núñez-Lara *et al.* 2005). Se muestrearon 18 transectos en los frentes y pendientes, y 12 en las terrazas de arrecifes en cada localización (un total de 418 transectos). Todos los transectos dentro de una zona geomorfológica se realizaron aproximadamente a la misma profundidad; la distancia entre transectos fue de aproximadamente 50 m. Todos los individuos de peces se censaron y se registraron las especies y tallas respectivas. Los peces se agruparon en siete categorías funcionales siguiendo los criterios de Randall (1967): (1) piscívoros, (2) peces que se alimentan de parásitos, (3) carnívoros generalistas, (4) peces que se alimentan de invertebrados con concha, (5) peces que se alimentan de invertebrados sésiles, (6) peces que se alimentan de zooplancton y (7) peces que se alimentan de plantas y detritus.

Cobertura y riqueza de coral

En la mayoría de los transectos de banda se grabó un videotransecto de 50 m de largo y aproximadamente 0.4 m de ancho (número total de videotransectos: 349). Los videos se examinaron utilizando un monitor de alta resolución. Se hizo una pauta cada 40 cuadros esparcidos homogéneamente a lo largo de cada videotransecto y se registraron las especies de coral encontradas en cada cuadro. La proporción de coral vivo se estimó en 13 puntos marcados sistemáticamente por cada cuadro (520 puntos en total por videotransecto).

Complejidad del hábitat

A lo largo de cada transecto de línea, la complejidad del hábitat se estimó extendiendo una cadena de 18 m siguiendo la rugosidad del fondo, de acuerdo con Risk (1972). La complejidad del hábitat fue calculada como $1 - (d_m/L_r)$, donde d_m es la distancia en el transecto de línea de la cadena, desde su comienzo hasta su final, y L_r es el largo de la cadena (18 m). La media de todos los transectos en cada sitio fueron computadas y usadas para generar un solo valor de complejidad del hábitat por sitio.

Estimación del área del arrecife

Se analizaron imágenes del sensor remoto Landsat TM de una sección centrada en 1.8 km en cada arrecife para estimar el área del arrecife en un intervalo de profundidad de 3 a 20 m. Para hacer esto, se utilizó el programa ERDAS (ERDAS, Inc.) en una clasificación supervisada.

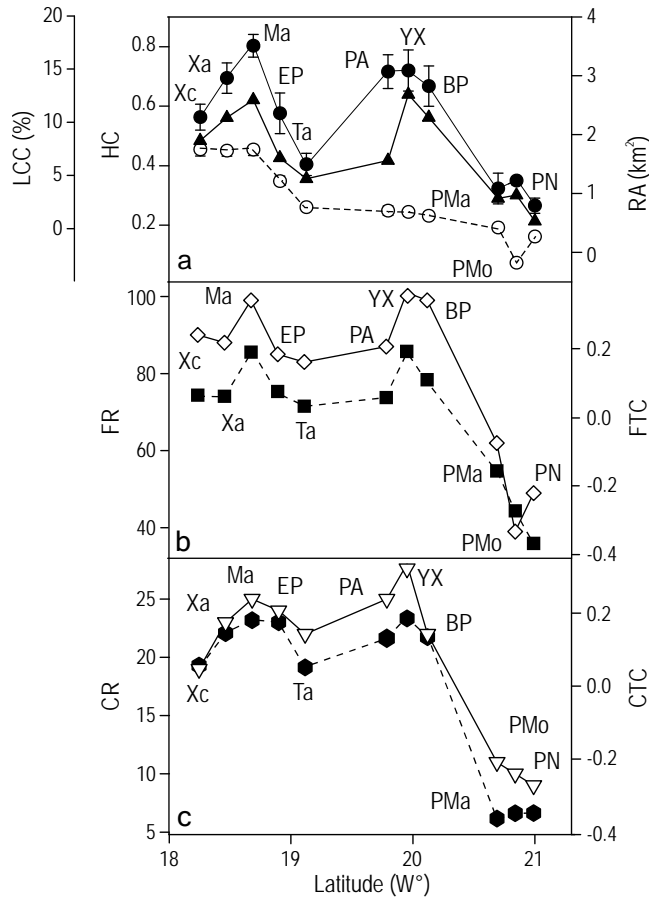


Figure 2. Variability of fish and coral biodiversity in the North Sector of the Mesoamerican Barrier Reef System. Variables analyzed by reef (see fig. 1a for reef codes). **(a)** Reef area (RA, black triangles), live coral cover (LCC, black circles), and habitat complexity (HC, white circles). **(b)** Fish species richness (FR, white diamonds) and fish taxonomic composition (FTC, black squares), represented as the score of the first axis of a PCA computed from the Hellinger-transformed fish data. **(c)** Coral richness (CR, inverted triangles) and coral taxonomic composition (CTC, black hexagons), represented as the score of the first axis of a PCA computed from the Hellinger-transformed coral data.

Figura 2. Variabilidad de la biodiversidad de peces y corales en el Sector Norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Variables analizadas por arrecife (ver fig. 1a para los códigos de los arrecifes). **(a)** Área del arrecife (RA, triángulos negros), cobertura de coral vivo (LCC, círculos negros) y complejidad del hábitat (HC, círculos blancos). **(b)** Riqueza de especies de peces (FR, diamantes blancos) y composición taxonómica de peces (FTC, cuadrados negros), representados como el valor del primer eje de un PCA computado a partir de la transformación de Hellinger en los datos de peces. **(c)** Riqueza de especies de corales (CR, triángulos invertidos) y composición taxonómica de corales (CTC, hexágonos negros), representados como el valor del primer eje de un PCA computado a partir de la transformación de Hellinger en los datos de corales.

Análisis de datos

La diversidad de peces y corales fue cuantificada a nivel de arrecife, tanto para la riqueza de especies como para el número de especies por familia, siguiendo los criterios de Gaston (1996) y Bellwood y Hughes (2001). El número de especies por familia fue transformado usando el criterio de Hellinger, de acuerdo con Legendre y Gallagher (2001). Esta transformación mejora la interpretación del análisis multivariado de este tipo de datos. Se utilizaron regresiones múltiples con los datos de la riqueza de especies de peces y corales con el fin de estudiar las relaciones peces-ambiente y corales-ambiente, y el análisis de redundancia canónica para las tablas de composición taxonómica. Se computaron los valores P para las regresiones y el análisis canónico usando pruebas de permutación (Anderson y Legendre 1999). Se supuso que la autocorrelación espacial entre arrecifes no fue un problema en el presente estudio debido a que los 11 arrecifes están separados por una larga distancia entre ellos (en promedio 75 km, intervalo 40–350 km).

RESULTADOS

Para los corales y peces, la riqueza total y la riqueza dentro de las familias incrementó de norte a sur. Los arrecifes en las porciones centro y sur del área de estudio (Boca Paila y Yuyum en el centro, Mahahual en el sur) tuvieron el mayor número de especies de peces (99–101) y de corales (25–28), así como la mayor área de arrecife y cobertura de corales duros (fig. 2a–c). Este incremento general estuvo correlacionado con el incremento en la complejidad del hábitat (figs. 1, 2). Dentro de esta tendencia, hubo pequeños aumentos y disminuciones de la riqueza total y la riqueza dentro de las familias que siguieron los aumentos y disminuciones del área de arrecife, cobertura de coral vivo y complejidad del hábitat en diferentes e interesantes sentidos.

El área de arrecife y la cobertura de coral vivo fueron los principales predictores de la riqueza de especies (total y de la composición dentro de familias; tabla 1). La complejidad del hábitat explicó menos la variabilidad en las medidas de la riqueza de especies. En combinación, las tres características de paisaje explicaron mejor la variación de la composición taxonómica de los peces y corales que por sí solas (tabla 1, R-cuadrada ajustada). La riqueza de corales se correlacionó fuertemente con la riqueza de peces ($r = 0.9192$, $P < 0.001$).

La contribución de las diferentes familias de peces fue diferente entre localizaciones, lo que implica que pueden haber diferencias funcionales en las relaciones tróficas entre los arrecifes (fig. 3a). Las familias Labridae, Scaridae, Pomacentridae y Haemulidae fueron las familias de peces con mayor riqueza de especies. En los arrecifes más depauperados en el norte, estas familias contribuyeron entre 47% y 60% del total de especies, mientras que en los arrecifes del sur, contribuyeron entre 38% y 41% del total de especies. En el mismo sentido, entre las familias de corales con mayor riqueza de especies (Faviidae, Agariciidae, Poritidae y

Table 1. Multiple regression and canonical redundancy analysis (RDA) results obtained using a multiple regression and a RDA program, both with permutation tests, written in the R statistical language, following the permutation procedures described in Anderson and Legendre (1999); 9999 permutations were used in all analyses. Codes for the explanatory variables: RA, reef area; LCC, live coral cover; and HC, habitat complexity. These variables were used singly and in combination in the analyses (columns).

Tabla 1. Resultados obtenidos de la regresión múltiple y del análisis de redundancia canónica (RDA) usando un programa de regresión múltiple y de RDA, los dos escritos en el lenguaje estadístico R, siguiendo los criterios de permutación descritos en Anderson y Legendre (1999); se utilizaron 9999 permutaciones en todos los análisis. Códigos de las variables explicatorias: RA, área del arrecife; LCC, cobertura de coral vivo y HC, complejidad del hábitat. Estas variables fueron usadas solas y en combinación en los análisis (columnas).

	RA	LCC	HC	RA, HC	LCC, HC	RA, LCC	RA, LCC, HC
Fish richness							
R-square	0.77028	0.74876	0.541845	0.79889	0.79981	0.78407	0.81423
Adjusted R-square	0.74475	0.72084	0.46494	0.74861	0.74976	0.73009	0.73461
P value	0.0004	0.0003	0.0119	0.0020	0.0020	0.0014	0.0068
Fish taxonomic composition							
R-square	0.26719	0.26082	0.20316	0.36300	0.35687	0.35347	0.45011
Adjusted R-square	0.18576	0.17869	0.11463	0.20375	0.19609	0.19184	0.21444
P value	0.0001	0.0002	0.0119	0.0012	0.0003	0.0019	0.0034
Coral richness							
R-square	0.68852	0.80638	0.40009	0.69740	0.81393	0.80826	0.81975
Adjusted R-square	0.65391	0.78487	0.33343	0.62175	0.76742	0.76035	0.74250
P value	0.0015	0.0002	0.0362	0.0121	0.0020	0.0010	0.0060
Coral taxonomic composition							
R-square	0.44361	0.48586	0.37008	0.55394	0.58666	0.51191	0.62575
Adjusted R-square	0.38178	0.42874	0.30009	0.44242	0.48332	0.38988	0.46536
P value	0.0008	0.0002	0.0105	0.0039	0.0006	0.0035	0.0055

species, whereas in the richer southern reefs, they contributed only 38–41% of total species. Likewise, among the most diverse coral (Faviidae, Agariciidae, Poritidae, and Acroporidae; fig. 4a), their joint contribution to coral richness per reef was 89–91% in the low-diversity reefs and only 71–72% in the high-diversity reefs. In other words, the north to south increase in species richness, in both fishes and corals, occurs more because of increased species richness in the lesser families than in the already speciose families.

Other results suggest a strong relationship among functional biodiversity, structural biodiversity, and physical and biological variables. Rises and falls in reef fish functional groups and coral morpho-functional groups also follow changes in reef area, live coral cover, habitat complexity, and total diversity (figs. 3b, 4b). These results suggest that there may be some ordered assembly rules linking corals and fish (both structurally and functionally).

DISCUSSION

Our results are consistent with the ecological principle that more types of habitats are likely to exist when the habitat area is larger (MacArthur and Wilson 1969, Rosenzweig

Acroporidae; fig. 4a), su contribución conjunta por arrecife fue de 89% a 91% en los arrecifes del norte y sólo de 71% a 72% en los arrecifes del sur. En otras palabras, el incremento en la riqueza de especies de norte a sur, tanto en peces como en corales, fue acompañado principalmente por el incremento de riqueza de especies en familias con pocas especies que en las familias con muchas especies.

Otros resultados sugieren una fuerte relación entre la biodiversidad funcional y estructural, y las variables físicas y biológicas. Los incrementos y decrementos de la riqueza de grupos funcionales de peces y morfofuncionales de corales siguen también los cambios en el área del arrecife, la cobertura de coral vivo, la complejidad del hábitat y la diversidad total (figs. 3b, 4b). Estos resultados sugieren que probablemente existe alguna regla de ensamblaje ordenado relacionando a los corales y peces (tanto estructural como funcionalmente).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados son consistentes con el principio ecológico que entre más grande es el área del hábitat más probable es que existan diferentes tipos de hábitat (MacArthur y

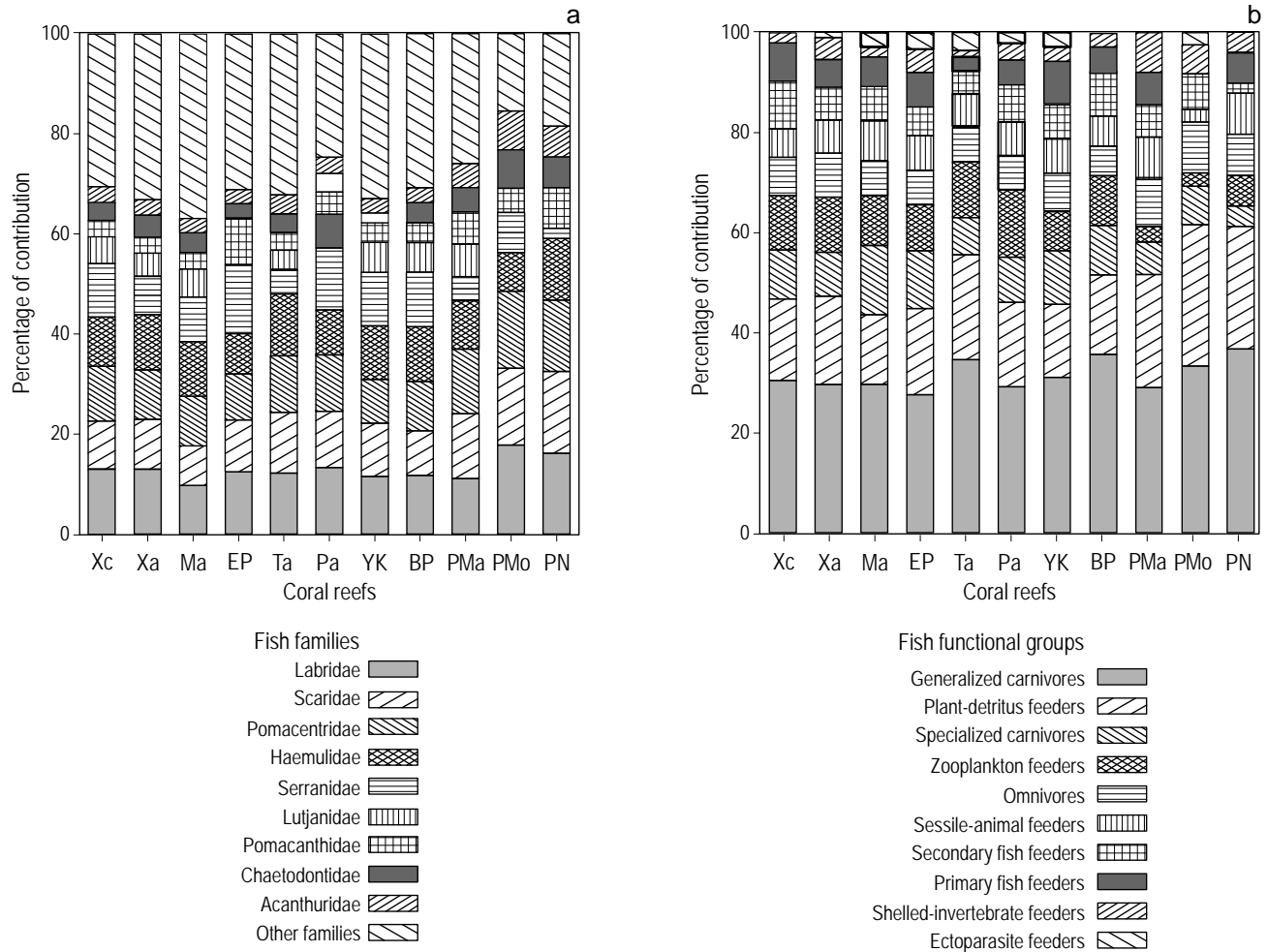


Figure 3. Percentage of contribution (a) per fish family and (b) per functional group in the species pool of each reef (see fig. 1a for reef codes).

Figura 3. Porcentaje de contribución (a) por familia de peces y (b) por grupos funcionales del total de especies por arrecife (ver fig. 1a para los códigos de los arrecifes).

1999). Hence, these areas can support a greater number of species, progeny, and populations (Palumbi 1997), and greater genetic, structural, and functional diversity.

Within the coral habitat, the strong correlation between live coral cover and richness of both fish and coral is suggestive of a potential cause-and-effect relationship (Bell and Galzin 1984, Nzali *et al.* 1998, Jones *et al.* 2004). Most reef fish species seem to recruit and establish themselves among live coral (Munday *et al.* 1997, Nzali *et al.* 1998, Booth and Beretta 2002, Jones *et al.* 2004). Some studies, for example, suggest that more than 60% of the total reef fish species prefer to inhabit zones with some level of live coral (Ormond and Roberts 1997, Bell and Galzin 1984, Jones *et al.* 2004). The presence of abundant live coral also influences the species composition of reef-associated fishes (Bell and Galzin 1984). Some species, for example, are strict corallivores (Hixon 1997) or permanent inhabitants of coral structures (Munday *et al.* 1997); others depend on prey whose occurrence and abundance are related to live coral cover

Wilson 1969, Rosenzweig 1999). Como consecuencia, estas áreas pueden albergar un mayor número de especies, proge- nie y poblaciones (Palumbi 1997), y una mayor diversidad genética, estructural y funcional.

Dentro del hábitat de coral, la fuerte relación entre la cobertura de coral vivo y la riqueza tanto de peces como de corales sugiere una relación potencial de causa y efecto (Bell y Galzin 1984, Nzali *et al.* 1998, Jones *et al.* 2004). Muchas especies de peces reclutan y se desarrollan en el coral vivo (Munday *et al.* 1997, Nzali *et al.* 1998, Booth y Beretta 2002, Jones *et al.* 2004). Algunos estudios, por ejemplo, sugieren que más del 60% del total de las especies de peces de arrecifes prefieren habitar zonas con algún nivel de coral vivo (Ormond y Roberts 1997, Bell y Galzin 1984, Jones *et al.* 2004). La presencia de coral vivo abundante influye también en la composición de las especies asociadas al arrecife de coral (Bell y Galzin 1984). Algunas especies, por ejemplo, son coralívoras estrictas (Hixon 1997) o habitantes perma- nentes de la estructura de coral (Munday *et al.* 1997), y otras

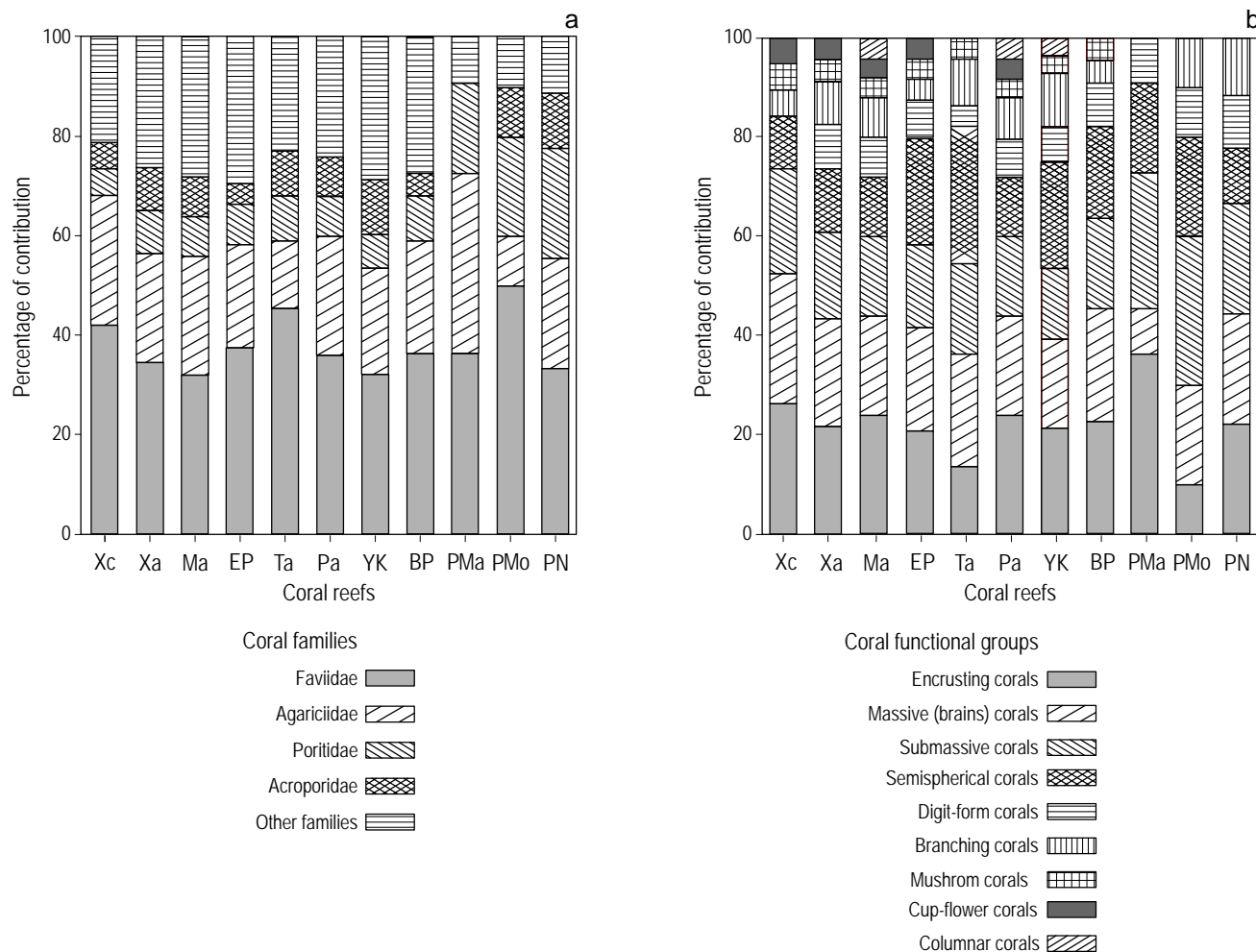


Figure 4. Percentage of contribution (a) per coral family and (b) per morpho-functional group in the species pool of each reef (see fig. 1a for reef codes).

Figura 4. Porcentaje de contribución (a) por familia de corales y (b) por grupos morfofuncionales del total de especies por arrecife (ver fig. 1a para los códigos de los arrecifes).

(Bell and Galzin 1984, Munday *et al.* 1997, Booth and Beretta 2002).

Reefs with high coral cover over a sufficiently large area host, in general, more individuals per unit area and in total than the same-sized area lacking live coral cover and attendant habitat complexity. Our study only demonstrates correlation, however. There could be a strong causative relationship between fish and corals, or alternatively, each may be responding independently to the local environment, disturbance regime, and disturbance history. With phase shifts (Done 1992, Hughes 1994: replacement of corals by seaweed), reef area is not reduced, but live coral cover and associated habitat complexities are. This can apparently have a direct impact on fish and coral biological and functional diversity (Hughes 1994, Gardner *et al.* 2003). Our results suggest that the food, shelter, and habitat complexity provided by some reefs with a high live coral cover and living corals over large areas are key drivers for coral reef biodiversity patterns at reefscape scale. Other important

especies dependen de la presa cuya ocurrencia y abundancia está relacionada con la cobertura de coral vivo (Bell y Galzin 1984, Munday *et al.* 1997, Booth y Beretta 2002).

Los arrecifes con alta cobertura de coral en áreas suficientemente grandes hospedan, en general, más individuos por unidad de área y en total que el mismo tamaño de área sin cobertura de coral y la complejidad alcanzada. No obstante, nuestro estudio sólo demuestra correlación. Debe de haber una fuerte relación causal entre los peces y corales, o alternatively, cada uno puede estar respondiendo independientemente al ambiente local, y al régimen y la historia de disturbio. Con cambios de fase (Done 1992, Hughes 1994: reemplazo de corales por macroalgas), el área del arrecife no se reduce, pero la cobertura de coral y la complejidad del hábitat asociada sí se reducen. Esto puede tener, aparentemente, un impacto directo en la diversidad biológica y funcional de los peces y corales (Hughes 1994, Gardner *et al.* 2003). Nuestros resultados sugieren que el alimento, el refugio y la complejidad del hábitat provisto por algunos

recent studies that have lacked such comprehensive and complementary coral, area, habitat, and fish data have reached similar conclusions (e.g., Bellwood and Hughes 2001, Jones *et al.* 2004, Bellwood *et al.* 2005).

The existence of a “bottom-up” causative link from reefscape to fish is an important message for conservation planners and managers (Jones *et al.* 2004). In addition to top-down actions such as the use of area restrictions or the temporary closure of fisheries for protecting overexploited species, management strategies for coral reefs should also take into account reefscape characteristics such as reef area, live coral cover, and habitat complexity. Such a management strategy will ensure that the biodiversity associated with complex habitats is not overlooked (for further details, see Garza-Pérez *et al.* 2004, Arias-González *et al.* 2008).

We believe that the partitioning of descriptions of reefscape into the components reef area, live coral cover, and habitat complexity provides a clearer focus for practical coral reef conservation. Reefscape degradation (loss of coral cover and complexity) and phase shift (from coral to macroalgal dominance) may have a significant and slow-to-reverse effect on local biodiversity. Hence, by protecting locations that present high, healthy covers and large areas of corals, managers should be able to better conserve the associated biological diversity and potential to improve the resilience of the reef community. In the Caribbean, the possibility exists of generating regional coral reef corridors that enable the movement of species between reefs of different local species composition and diversity and, therefore, help maintain or improve regional biodiversity and interconnectivity.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was funded by SEP-CONACYT. The reef area values were obtained by GIS analysis conducted by G Acosta-González. Reviewed by T Done and G Franklin.

REFERENCES

- Almany GR. 2004. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia* 141: 105–113.
- Anderson MJ, Legendre P. 1999. An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *J. Stat. Comput. Simul.* 62: 271–303.
- Arias-González JE. 1998. Trophic models of semi-protected and unprotected coral reef ecosystems in the south of the Mexican Caribbean. *J. Fish Biol.* 53 (Suppl. A): 236–255.
- Arias-González JE, Legendre P, Rodríguez-Zaragoza FA. 2008. Scaling up beta diversity in Caribbean Coral Reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 366: 28–36.
- Bell JD, Galzin R. 1984. Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 265–274.
- Bellwood DR, Hughes TP. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292: 1532–1534.
- Bellwood DR, Hughes TP, Connolly SR, Tanner J. 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecol. Lett.* 8: 643–651.

arrecifes con una amplia cobertura de coral vivo y los corales vivos en grandes áreas de arrecife son factores clave para los patrones de biodiversidad a la escala de paisaje. Otros estudios importantes que han carecido de análisis complementarios de datos de coral, área, hábitat y peces han llegado a las mismas conclusiones (e.g., Bellwood y Hughes 2001, Jones *et al.* 2004, Bellwood *et al.* 2005).

La existencia de una relación causal de abajo hacia arriba entre el paisaje del arrecife y los peces es un mensaje importante para los planificadores y administradores conservacionistas (Jones *et al.* 2004). En adición a las acciones de arriba hacia abajo, como la restricción de áreas o el cierre temporal de las pesquerías para la protección de especies sobreexplotadas, las estrategias de manejo deberían también tomar en cuenta las características del paisaje como el área de arrecife, cobertura de coral y complejidad del hábitat. Tal estrategia de manejo asegurará que la biodiversidad asociada con un hábitat complejo no sea pasado por alto (para mayores detalles, ver Garza-Pérez *et al.* 2004, Arias-González *et al.* 2008).

Creemos que la partición de las descripciones del paisaje en los componentes de área del arrecife, cobertura de coral vivo y complejidad del hábitat provee una mayor claridad para las prácticas en la conservación de arrecifes coralinos. La degradación del paisaje de arrecifes coralinos (pérdida de cobertura de coral y complejidad) y cambios de fase (de coberturas dominadas por coral a coberturas dominadas por macroalgas) puede tener un significativo efecto de lento a reverso en la biodiversidad local. En consecuencia, protegiendo localidades que presentan altas y saludables coberturas de coral y amplias áreas de arrecifes, los administradores podrán conservar la biodiversidad asociada, y el potencial de mejorar la resiliencia de la comunidad de los arrecifes coralinos. En el Caribe, existe la posibilidad de generar corredores de arrecifes coralinos que permitan el movimiento de especies entre arrecifes locales de diferente diversidad y composición de especies, y por lo tanto mantener o mejorar la biodiversidad regional y su interconectividad.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por SEP-CONACYT. Los valores del área del arrecife fueron obtenidos por el análisis de sistemas de información geográfico hecho por G Acosta-González. Este artículo fue revisado por T Done y G Franklin.

- Booth DJ, Beretta GA. 2002. Changes in a fish assemblage after a coral bleaching event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245: 205–212.
- Done TJ. 1992. Phase changes in coral reefs and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247: 121–132.
- Gardner TA, Côté MI, Gill JA, Grant A, Watkinson AR. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958–960.

- Garza-Pérez JR, Lehmann A, Arias-González, JE. 2004. Spatial prediction of coral reef habitats: Integrating ecology with spatial modeling and remote sensing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 269: 241–252.
- Gaston KJ. 1996. What is diversity? In: Gaston KJ (ed.), *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford, pp. 1–9.
- Harmelin-Vivien M. 1989. Reef fish community structure. In: Harmelin-Vivien M, Bourliere F (eds.), *Vertebrates in Complex Tropical Systems*. Springer-Verlag, New York, pp. 21–60.
- Hixon MA. 1997. Effects of reef fishes on corals and algae. In: Birkeland C (ed.), *Life and Death of Coral Reefs*. Chapman & Hall, New York, pp. 230–248.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 375 pp.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV. 2004. Coral decline threatens biodiversity in marine reserves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 8251–8253.
- Legendre P, Gallagher ED. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1969. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, 203 pp.
- Miller MW, Weil E, Szmant AM. 2000. Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. *Coral Reefs* 19: 115–123.
- Munday PL, Jones GP, Caley MJ. 1997. Habitat specialisation and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 227–239.
- Núñez-Lara E, Arias-González JE. 1998. The relationships between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *J. Fish Biol.* 53: 209–221.
- Núñez-Lara E, Arias-González JE, Legendre P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 324: 157–169.
- Nzali LM, Jhonstone RW, Mgaya YD. 1998. Factors affecting scleractinian coral recruitment on nearshore reef in Tanzania. *Ambio* 27: 717–722.
- Ormond RFG, Roberts C. 1997. The biodiversity of coral reef fishes. In: Ormond RFG, Gage JD, Angel MV (eds.), *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, pp. 216–257.
- Palumbi SR. 1997. Molecular biogeography of the Pacific. *Coral Reefs* 16: S47–S52.
- Pimm SL, Brown JH. 2004. Domains of Diversity. *Science* 304: 831–833.
- Randall JE. 1967. Food habits of the reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Oceanogr.* 5: 665–847.
- Risk MJ. 1972. Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.* 193: 1–6.
- Rosenzweig ML. 1999. Ecology: Heeding the warning in biodiversity's basic law. *Science* 284: 276–277.
- Ruiz-Zárata MA, Arias-González JE. 2004. Spatial scale study of juvenile corals in the northern region of the Mesoamerican Barrier Reef System (MBRS). *Coral Reefs* 23: 584–594.

*Received April 2010;
accepted October 2010.*