

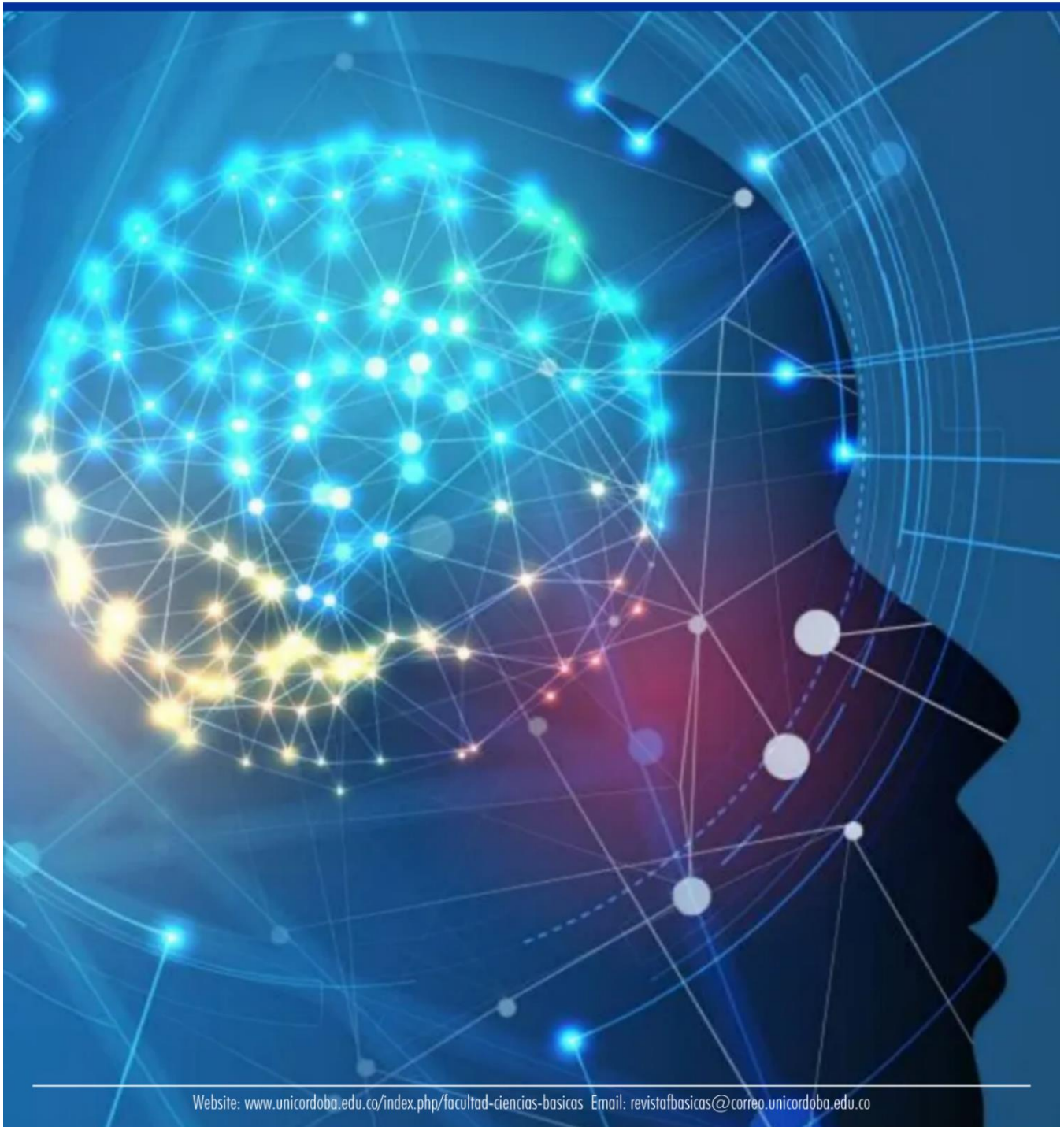


UNIVERSIDAD DE
CÓRDOBA



RFCB Revista Facultad de Ciencias Básicas

Volumen 1- Edición digital N°001 ISSN: 2805-7821



Estructura poblacional y otros aspectos biológicos de peces cirujanos (Acanthuridae) en un ambiente insular del caribe colombiano

Population structure and other biological aspects of surgeon fishes (Acanthuridae) in an island environment of the Colombian caribeña

John A. CARVAJAL G.1

¹Universidad Nacional de Colombia- Colombia, Sede caribe, E-mail: jocarvajalg@unal.edu.co

Recibido: octubre 4 de 2021

Aceptado: octubre 25 de 2021

Publicado: noviembre 19 de 2021

Abstract:

Coral reefs are one of the most productive and biodiverse ecosystems on the planet. In coral communities, herbivorous fishes play the most important role in the maintenance and control of algae, which are the basis of the food chain in coral reefs and participate in the construction of those ecosystems. Among different groups of herbivorous fishes present in coral reefs, Acanthuridae family are the most abundant with highest biomass. The effects of the Acanthuridae family on reef habitats can vary depending on their densities, the stability of the ecosystem and their ecological interactions, for this reason determining the current status of their populations is significant. There is an information gap how the abundances and densities of this group are found in the archipelago of San Andrés, Providencia and Santa Catalina (ASAP). Using visual censuses of fishes of the genus *Acanthurus*, this work aimed to estimate the current state of the densities and biomass of these species in the coral communities in ASAP, as well as the differences in the population number in San Andrés, Bolívar, Serrana and Providencia. 6075 individuals were found for all the areas evaluated in the archipelago, also a positive relationship of abundances in the islands of San Andrés and Providencia in comparison to the Bolívar and Serrana. Regarding the habitat preference of juveniles, a high degree of specialization and habitat preference was found for *A. coeruleus* in reef areas, while *A. tractus* showed a preference for mangroves.

Keywords: *Acanthurus*, abundance, Archipelago of San Andres, herbivorous, reef.

Resumen

Los arrecifes de coral son uno de los ecosistemas más productivos y biodiversos del planeta. En las comunidades coralinas los peces herbívoros ocupan un rol principal en el mantenimiento y control de las algas, las que a su vez son la base de la cadena trófica en los arrecifes coralinos y participan en la construcción de estos ecosistemas. Entre los diferentes grupos de peces herbívoros con presencia en los arrecifes de coral la familia Acanthuridae es uno de los más abundantes y con mayor biomasa. Los efectos en los hábitats arrecifales de los peces de la familia Acanthuridae pueden variar en función de sus densidades y de la estabilidad del ecosistema y sus interacciones ecológicas, por lo que determinar el estado actual de sus poblaciones en términos de juveniles y adultos resulta de gran interés. En el caso específico del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (ASAP) existe un vacío de información de cómo se encuentran las abundancias y densidades de este grupo. Mediante censos visuales de peces del género *Acanthurus* este trabajo pretendió estimar el estado actual de las densidades y biomasa de esas especies en las comunidades coralinas en el ASAP, así como las diferencias en el número poblacional en los sitios evaluados de San Andrés, Cayo Bolívar, Cayo Serrana y Providencia. Evidenciándose una abundancia total de 6075 individuos para la totalidad de las áreas evaluadas en el archipiélago, así como una relación positiva de abundancias en las islas de San Andrés y Providencia con respecto a los cayos Bolívar y Serrana. En lo que respecta a la preferencia de hábitat de juveniles se encontró un alto grado de especialización y preferencia de hábitat de *A. coeruleus* por las zonas arrecifales, mientras que *A. tractus* mostró preferencia por los manglares.

Palabras clave: *Acanthurus*, abundancia, Archipiélago de San Andrés, herbívoros, arrecife.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son uno de los ecosistemas más productivos y biodiversos del planeta (Wilkinson, 2002). Además de su importancia biológica, los arrecifes y comunidades coralinas suplen las necesidades vitales a un considerable número de personas alrededor del mundo con bienes y servicios derivados de la alimentación, el turismo y la protección de las costas ante la erosión del oleaje (Done et al., 1996). Por ello el conocimiento de los factores que mantienen y controlan la estabilidad de estos ecosistemas es relevante. Las comunidades coralinas poseen una alta diversificación de nichos y complejas interacciones ecológicas, entre las cuales los herbívoros tienen un papel clave en el flujo de energía y materia y, en especial, median en las interacciones de competencia por espacio entre los corales y las algas, controlando el crecimiento excesivo de estas últimas, contribuyendo así a la estabilidad del ecosistema (Marshall y Mumby, 2015). Entre los herbívoros presentes en las comunidades coralinas los peces ocupan un rol principal en el mantenimiento y control de las algas (Bellwood, 2003; Marshall y Mumby, 2015).

Entre los diferentes grupos de herbívoros con presencia en los arrecifes de coral los peces cirujanos (familia Acanthuridae) son uno de los más abundantes y con mayor biomasa (Bellwood, 2003). Los efectos de los peces herbívoros en los hábitats arrecifales, en particular de los acanthúridos, pueden variar en función de sus densidades y de la estabilidad del ecosistema y sus interacciones ecológicas. Se ha determinado que grupos de peces herbívoros pastoreadores como los loros y cirujanos desempeñan un rol fundamental en el mantenimiento de los arrecifes de coral al ser consumidores primarios de algas, las cuales son competidoras de los corales constructores de arrecifes (Duarte y Acero, 1988; Bellwood et al., 2004). De esta manera los peces herbívoros al tener ese papel ecológico son organismos de gran importancia para modular la presencia de las algas en las comunidades coralinas. Correlacionar sus densidades con el estado de las comunidades coralinas en función de su control

sobre las algas es otro factor para el entendimiento de las dinámicas ecológicas en los arrecifes (Lewis, 1985).

En particular, tres especies de la familia Acanthuridae (*Acanthurus chirurgus*, *Acanthurus coeruleus* y *Acanthurus tractus*) tienen un papel decisivo en el control algal de las comunidades coralinas del Caribe y el Atlántico occidental (Robertson et al., 2005). También se ha planteado que los acanthúridos son un grupo con un grado de explotación considerablemente menor en relación a los otros peces herbívoros en el gran Caribe, por lo que sus estados poblacionales en términos de biomasa y abundancia serán de gran importancia en el balance ecosistémico de los arrecifes coralinos (Shantz et al., 2020). Entonces, determinar el estado de sus poblaciones en cuanto a juveniles y adultos es información base para la conservación de este grupo de peces arrecifales y también de las comunidades de arrecifes a las que pertenecen.

Adicionalmente, se han realizado aproximaciones experimentales en la Gran Barrera de Coral australiana de las abundancias y distribución de peces herbívoros en diferentes atolones, encontrándose diferencias significativas entre estos, pese a la homogeneidad de las comunidades coralinas (Russ, 1984a). Las diferencias entre abundancias y biomasa de peces herbívoros a lo largo de diferentes comunidades coralinas de un conjunto de islas y localidades aparentemente homogéneas se pueden relacionar con la salud coralina y estabilidad ecosistémica; las áreas con un mejor estado de conservación se asocian con altas abundancias y biomasa (Heenan y Williams, 2013).

Dado este panorama, se plantea dar una aproximación de la estructura poblacional actual en términos de densidades y biomasa de las tres especies del género *Acanthurus* presentes en el Caribe y sus diferencias entre cuatro islas del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (ASAP) y a partir de estos parámetros hacer inferencias acerca de la conservación y estado de las comunidades coralinas de esas localidades. En cuanto a la estructura poblacional y distribución de los individuos juveniles de las especies de *Acanthurus*, se ha registrado ampliamente

que los ecosistemas de manglar y praderas de pastos marinos son utilizados como hábitats de asentamiento (Nagelkerken et al., 2000; Dorenbosch et al., 2007). Pero no se ha documentado si existe algún patrón de preferencia o especificidad de hábitat por parte de los juveniles; este estudio plantea contrastar las abundancias de los juveniles de peces cirujanos en los hábitats de manglar, pradera de pastos marinos y arrecife de coral, para establecer si hay preferencias o especificidad para su asentamiento en estos ecosistemas.

METODOLOGÍA

Aspectos generales del área de estudio

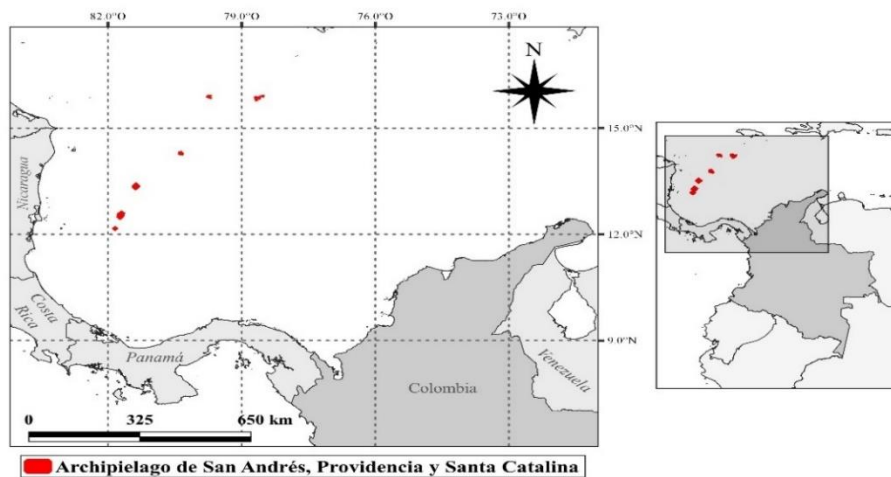


Figura 1. Ubicación del archipiélago en el área del Caribe insular colombiano. Imagen generada por ArcGis, 2019.

La isla de San Andrés tiene una longitud de 12.6 km y un ancho máximo de 3.17 km (Barriga et al., 1969). Está conformada por una plataforma arrecifal de origen Pleistoceno y Mioceno, al igual que por una terraza de submarina de 200-500 m de ancho que se extiende por el lado occidental de manera contigua a la barrera arrecifal de la isla (Geister, 1973). Al ser una isla oceánica, San Andrés se caracteriza por tener aguas claras y poca influencia continental pues se localiza a 240 km de la costa continental centroamericana (Barriga et al., 1969).

El ASAP (12°28' - 36' N y 81°40' - 44' W) está formado por un conjunto de atolones (Figura 1), islas de origen volcánico y bancos coralinos que se originaron a partir de volcanes dispuestos en las fracturas tectónicas de la corteza oceánica (Geister, 1973). El archipiélago en su conjunto tiene la mayor extensión arrecifal de Colombia y también es uno de los sistemas arrecifales más grandes del Caribe (Díaz y Pulido, 1997). Desde 2000 la UNESCO catalogó al archipiélago como la Reserva de Biosfera “Seaflower” dada la importancia estratégica para la conservación de los recursos marinos del gran Caribe (Coralina, 2003). Los atolones e islas evaluados en esta investigación fueron Bolívar, Serrana, San Andrés y Providencia.

La isla de Providencia es de origen volcánico, con sectores formados también por caliza coralina con un área de 17 km², con una barrera arrecifal de 32 km de largo, así como también una vasta cobertura de praderas de pastos y zonas de manglar (Díaz Pulido y Pulido, 1997; Coralina, 2003). Cayo Bolívar, por su parte, se caracteriza por presentar una barrera que bordea periféricamente la zona de barlovento del atolón y se extiende por todo el margen N, E y SE. En la zona de la laguna arrecifal se presentan numerosos parches coralinos de gran diversidad a profundidad variable, entre 3 y 18 m de profundidad (Barriga et al., 1969).

Serrana, por su parte, es un banco de forma triangular originado a partir de un atolón, con una porción emergida de apenas 0.3 km², con un arrecife irregular en su zona periférica y con formaciones coralinas que constituyen un área de 50 km². Este atolón presenta la particularidad de que sus unidades ecológicas más frecuentes y abundantes son los escombros coralinos y escombros sobre algas, también un alto porcentaje está constituido por arena con parches dispersos de coral y escombros (Díaz et al., 2000).

Muestreo. Abundancia, densidad y biomasa de peces cirujano adultos en las cuatro islas

Para estimar las densidades de las tres especies presentes en el área de estudio (*A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus*) se realizaron censos visuales en formaciones coralinas en cada uno de los cuatro atolones e islas descritos (Figura 2), mediante el método de transectos de banda de 50 m de largo por 2 m de ancho (100 m²). Se empleó este método por ser considerado una de las aproximaciones prácticas más usadas en la estimación de abundancias y densidades de peces arrecifales (Samoilys y Carlos, 2000; Almany, 2004).

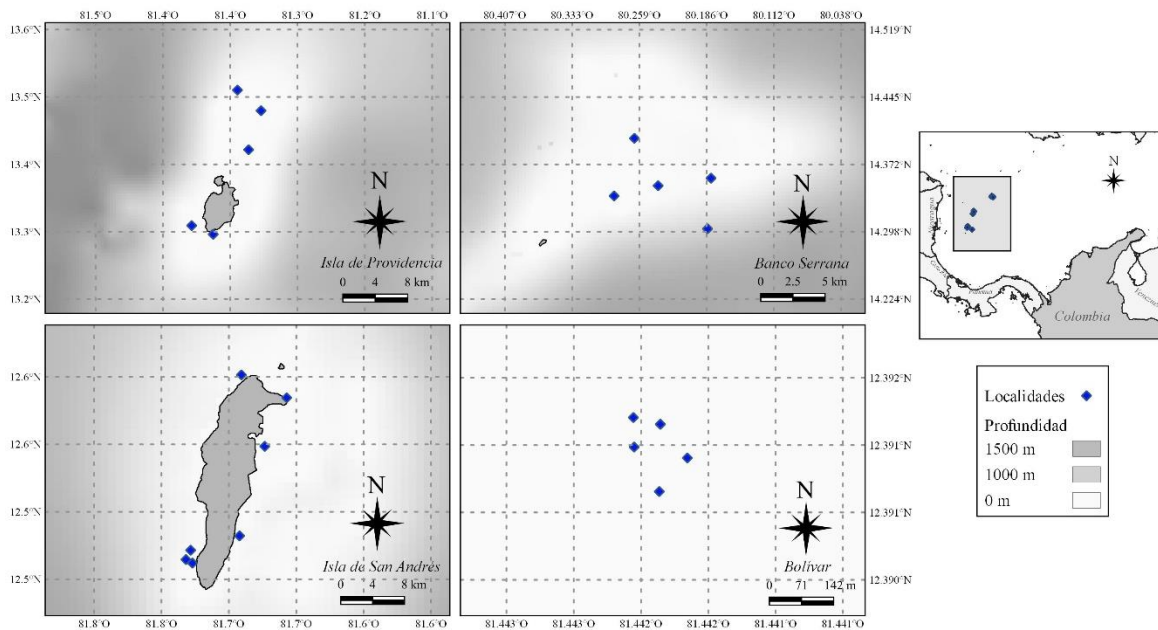


Figura 2. Mapa de la localización de los transectos en Providencia, Serrana, San Andrés y Bolívar. Imágenes generadas por ArcGis 2019.

En la isla de San Andrés se seleccionaron cinco estaciones de muestreo con cobertura coralina, profundidades y condiciones abióticas similares entre sí. En cada una de las estaciones se realizaron cinco transectos, cada uno fue considerado una réplica. Es decir, que para la isla de San Andrés se realizaron 25 transectos (réplicas) de modo que se muestreó un área total de 2500 m². El mismo procedimiento metodológico se realizó en la isla de Providencia y en cayo Bolívar en las que también se abarcó un área total

de muestreo de 2500 m². En Cayo Serrana se tomaron datos de cuatro estaciones con cinco transectos en cada una; por lo que se hicieron en total 20 transectos abarcándose un área de 2000 m². En síntesis, para el ASAP se completaron 95 transectos que equivalen a un área total muestreada de 9500 m².

En la isla de San Andrés los muestreos se realizaron en noviembre de 2018 y se repitió el procedimiento para octubre de 2019 para determinar así si existieron

fluctuaciones poblacionales en términos de densidades en estos dos períodos. Los muestreos de Bolívar se realizaron en octubre de 2018, en Serrana en septiembre de 2018 y para Providencia en septiembre de 2019.

Los peces cirujanos se registraron teniendo en cuenta las categorías de tallas establecidas (0-10, 10-20 y 20-30 cm) por FishBase World Wide Web (Froese y Pauly, 2019) para, a partir de estas tallas, calcular valores de biomasa con la base de datos de la WWF para mejores prácticas de pesca en arrecifes coralinos por cada unidad de réplica (transecto equivalente a un área de 100 m², según lo estipulado para el cálculo de biomasa de peces por cada unidad muestral (Bouchon-Navaro et al., 2006; WWF, 2006). La talla y categoría de tamaño de los individuos registrados para los juveniles fue de 0-10 cm y los adultos se categorizaron como los individuos con un tamaño superior a 10 cm. No se hicieron análisis en cuanto a distribución de tallas por la característica de este grupo de peces de oscilar en su gran mayoría entre el rango de 10 a 30 cm de longitud en los individuos adultos.

Abundancia y preferencia de hábitat de peces cirujano juveniles.

Se realizaron censos visuales en la isla de San Andrés (Figura 3) en los hábitats de pradera de pastos marinos, manglar y arrecife coralino para estimar abundancias y densidades de juveniles (tallas inferiores a los 10 cm) de las tres especies de cirujanos. En cada uno de los hábitats se tomaron datos en cinco transectos de 50 m de largo por 2 m de ancho en septiembre y octubre de 2018, noviembre y diciembre de 2019. Se consideró el transecto como réplica y los muestreos diferenciales en cada mes se usaron para comparación temporal de las densidades y abundancias. Estos análisis fueron procesados mediante el software de uso libre R Studio.

Abundancia y biomasa de peces cirujano adultos en las cuatro islas

Se exploraron los datos de abundancia estandarizados en densidades de 100 m² de las tres especies de peces cirujano para las cuatro localidades, al igual que los

datos calculados de biomasa en 100 m². Se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para contrastar diferencias significativas para cada una de las especies entre las cuatro islas muestreadas en el archipiélago.

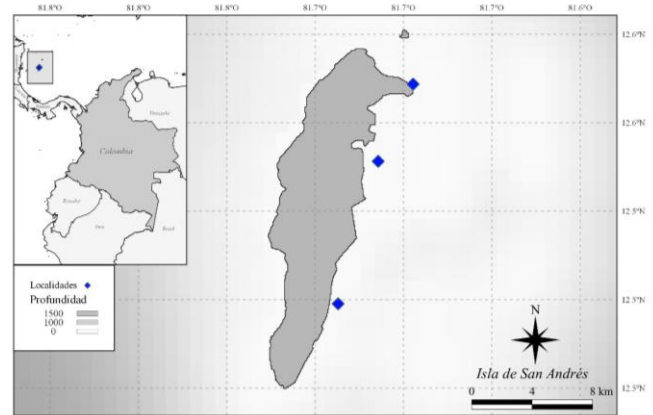


Figura 3. Localización de las estaciones de muestreo para censos de juveniles de peces cirujano en los hábitats praderas de pastos, manglar y comunidades coralinas en la isla de San Andrés. Imagen generada por ArcGis, 2019. 2.3 Análisis de datos

Posteriormente, para identificar en específico cuales islas diferían entre sí, se implementó el análisis de comparaciones por pares usando la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (pruebas POST-HOC). Para el contraste entre la abundancia y la biomasa entre la primera y segunda toma de datos también se usó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Estos análisis se procesaron utilizando el software de uso libre R Studio.

Se realizó también un análisis NMDS para determinar la agrupación de las densidades entre las islas y similitudes entre estas. Estos análisis se procesaron utilizando el software de uso libre R Studio. Finalmente, se efectuó una prueba de Mann-Whitney para evaluar diferencias en las densidades de las tres especies entre septiembre y octubre de 2018, noviembre y diciembre de 2019.

Abundancia y preferencia de hábitat de peces cirujano juveniles.

Se empleó la prueba Kruskal-Wallis para determinar las diferencias estadísticas en las densidades de

individuos juveniles de cada una de las tres especies de peces cirujanos en cuanto a presencia en los hábitats de manglar, pradera de pastos marinos y arrecife de coral.

RESULTADOS

Abundancia de peces cirujano en Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

En Cayo Bolívar se registró una abundancia total de 120 individuos de *A. chirurgus*, 906 de *A. coeruleus* y de 518 de *A. tractus*. Las abundancias totales para Providencia fueron de 65 individuos de *A. chirurgus*,

1395 de *A. coeruleus* y de 671 de *A. tractus*. En San Andrés fueron de 42 individuos de *A. chirurgus*, 930 de *A. coeruleus* y de 366 de *A. tractus*. Por último, para Cayo Serrana se registraron 350 individuos de *A. chirurgus*, 332 de *A. coeruleus* y 380 de *A. tractus*. En tres de las cuatro islas la especie más abundante fue *A. coeruleus*, seguida de *A. tractus* y después de *A. chirurgus*; la excepción fue Serrana en la que la abundancia registrada para las tres especies fue similar, pero en el caso específico de *A. coeruleus* se registraron menos individuos en contraste con las otras dos (Figura 4).

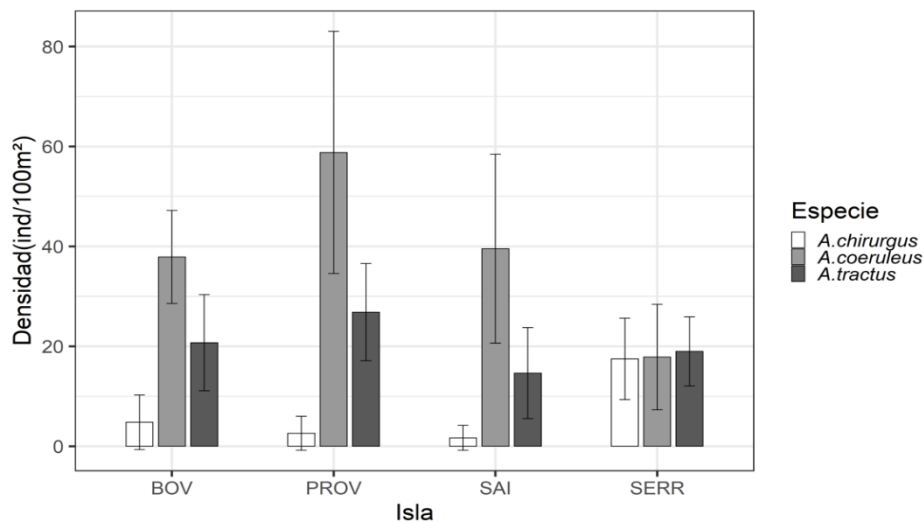


Figura 4. Diagrama de barras de las densidades de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* para las islas Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

La mayor densidad de *A. coeruleus* se presentó en la isla de Providencia siendo de 58.8 ± 24.25 ind/100 m² (media \pm error estándar), seguida por la densidad registrada en San Andrés (39.52 ± 18.9), luego Cayo Bolívar (37.88 ± 9.3) y por último en Cayo Serrana (17.85 ± 10.55). Las densidades de *A. tractus* fueron de 26.84 ± 9.7 ind/100 m² en Providencia, de 20.72 ± 9.61 en Cayo Bolívar, de 19.0 ± 6.91 en Cayo Serrana

y de 14.64 ± 9.61 en San Andrés. Y las densidades de *A. chirurgus* en Cayo Serrana fueron de 17.5 ± 8.16 ind/100 m², en Cayo Bolívar de 4.8 ± 5.45 , en Providencia de 2.6 ± 3.39 y las densidades más bajas para la especie fueron en San Andrés con 1.68 ± 2.48 ind/100m² (Figura 5)

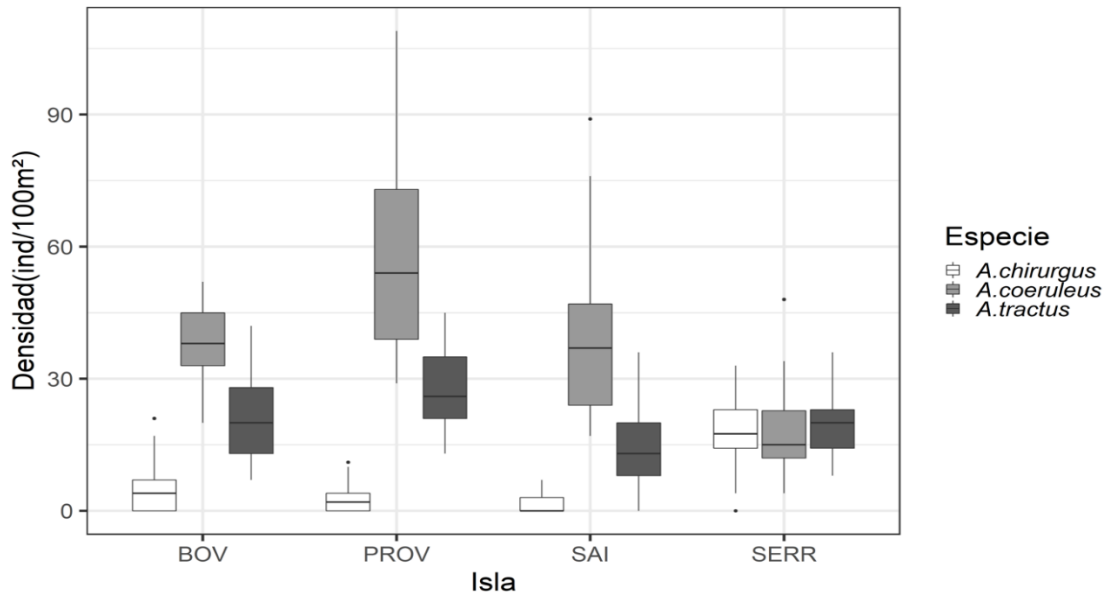


Figura 5. Boxplot de las diferencias en densidades de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* para las islas de Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

La prueba de Kruskal-Wallis con el valor- $p = 0.000$ (valor- $p \ 0.000 < 005$) mostró que en al menos una de las islas hubo diferencias estadísticamente significativas en las densidades de *A. chirurgus*. Posteriormente se implementó el análisis de comparaciones por pares usando la prueba de suma de rangos de Wilcoxon para diferenciar en qué islas se presentaron las diferencias.

Tabla 1. Diferencias de densidad por pares de islas para *A. chirurgus* con sus valores correspondientes de p .

Isla	p-valor	Decisión
PROV – BOV	0.077892507	No significativo
SAI – BOV	0.009752403	Significativo
SERR – BOV	7.46679E-06	Significativo
SAI – PROV	0.40741189	No significativo
SERR – PROV	1.42119E-08	Significativo
SERR – SAI	6.04567E-09	Significativo

Se observa que las densidades *A. chirurgus* en Serrana con respecto a las otras tres localidades presentaron diferencias estadísticas, al igual que se presentaron

diferencias entre San Andrés y Bolívar (Tabla 1). Además, hubo diferencias significativas en las abundancias de la especie *A. coeruleus* en al menos una de las cuatro islas, a un nivel de significancia de 0.05 (valor- $p \ 0.000 < 005$). Las densidades de *A. coeruleus* presentaron diferencias para todas las islas entre sí, excepto entre San Andrés y Bolívar (Tabla 2).

Tabla 2. Diferencias de densidades por pares de islas para *A. coeruleus* con sus valores correspondientes de p .

Isla	p-valor	Decisión
PROV – BOV	0.00418	Significativo
SAI – BOV	0.686245	No significativo
SERR – BOV	7.77E-07	Significativo
SAI – PROV	0.008486	Significativo
SERR – PROV	6.05E-09	Significativo
SERR – SAI	1.17E-05	Significativo

En lo que respecta a *A. tractus*, la prueba Kruskal-Wallis también mostró diferencias significativas en sus densidades en al menos una de las cuatro islas, a un nivel de significancia de 0.05 (valor- $p \ 0.000 < 005$).

Tabla 3. Diferencias de densidades por pares de islas para *A. tractus* con sus valores correspondientes de p.

Isla	p- valor	Decisión
PROV – BOV	0.10975	No Significativo
SAI – BOV	0.10975	No Significativo
SERR – BOV	0.69223	No Significativo
SAI – PROV	0.00017	Significativo
SERR – PROV	0.0147	Significativo
SERR – SAI	0.10975	No Significativo

Las comparaciones por pares mediante la prueba de Wilcoxon evidenciaron diferencias de las densidades de *A. tractus* entre San Andrés y Providencia y entre Serrana y Providencia. No hubo diferencias significativas en las densidades de la especie entre las otras localidades del archipiélago

La prueba de Kruskal-Wallis no arrojó diferencias significativas al contrastarse las densidades de cada especie entre los dos periodos de muestreo. Se presentaron densidades similares para las tres especies entre el primer y segundo año, mostrándose así que no hubo fluctuaciones poblacionales entre los dos periodos evaluados (Figura 6).

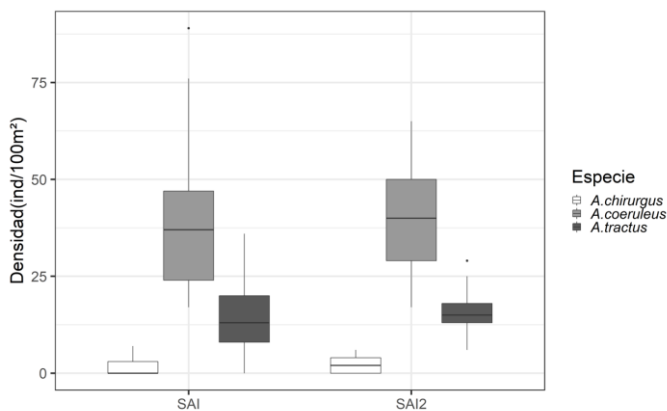


Figura 6. Boxplot de las densidades en 2018 (SAI) y 2019 (SAI2) de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* para la isla de San Andrés.

Finalmente, el NMDS mostró agrupación entre las abundancias totales de Serrana y distanciamiento con respecto a las otras islas, así como también se evidenció un claro distanciamiento entre las abundancias de Providencia y el resto de islas muestreadas. Por último, San Andrés y Bolívar mostraron agrupación en sus abundancias, resaltando de esta manera el hecho de la cercanía geográfica entre estas dos islas a diferencia de la distancia de Providencia y Serrana (Figura 7).

Biomasa de peces cirujano en Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

El mayor registro de biomasa de *A. coeruleus* fue en Providencia siendo de 9439.07 ± 4336.82 g/100 m² (media \pm error estándar), seguido por la biomasa registrada en San Andrés (8433.33 ± 5659.7 g/100 m²), luego Cayo Bolívar (5960.77 ± 2224.77 g/100 m²) y por último Cayo Serrana (3041.1 ± 1554.67 g/100 m²).

La biomasa de *A. tractus* fue de 3960.12 ± 1703.37 g/100 m² en Providencia, de 2863.26 ± 1905.27 g/100 m² en Bolívar, de 2694.61 ± 1534.66 g/100 m² en Serrana y de 2457.67 ± 1656.77 en San Andrés. La biomasa de *A. chirurgus* en Serrana fue de 2530.74 ± 1464.43 g/100m², en Bolívar de 802.18 ± 903.38 , en Providencia de 612.38 ± 840.11 g/100 m² y para San Andrés de 255.97 ± 377.71 g/100 m². Siendo así la cifra más elevada de biomasa para esta especie en Serrana y la menor en San Andrés (Figura 8)

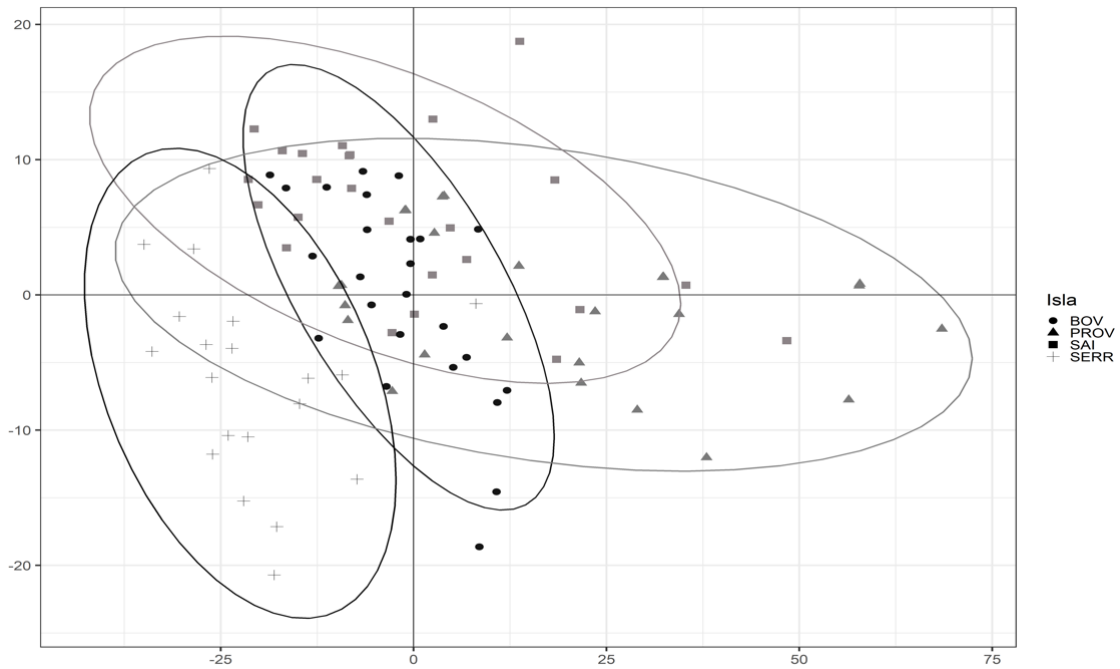


Figura 7. NMDS para las abundancias totales de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* con respecto a las islas de Bolívar, San Andrés, Providencia y Serrana.

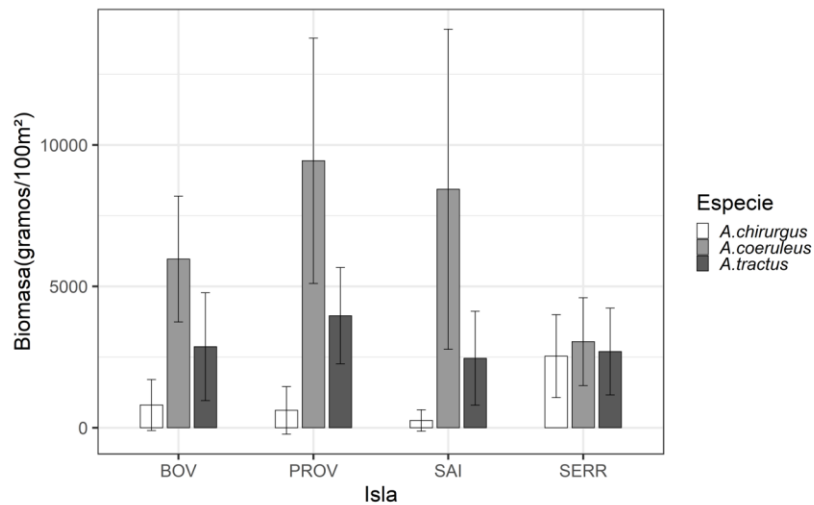


Figura 8. Diagrama de barras de biomasa de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* para las islas Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

También se encontraron diferencias significativas de la biomasa de *A. chirurgus* entre las localidades (Tabla 4),

a un nivel de significancia de 0.05 (valor-p 0.000 < 005). Se estableció que existen diferencias en cuanto a

la biomasa de *A. chirurgus* en Serrana con respecto a las otras islas, adicionalmente hubo diferencias entre las islas de San Andrés y Bolívar. Se resalta que la

biomasa para esta especie fue mayor en Serrana en contraste con las demás islas evaluadas (Figura 9)

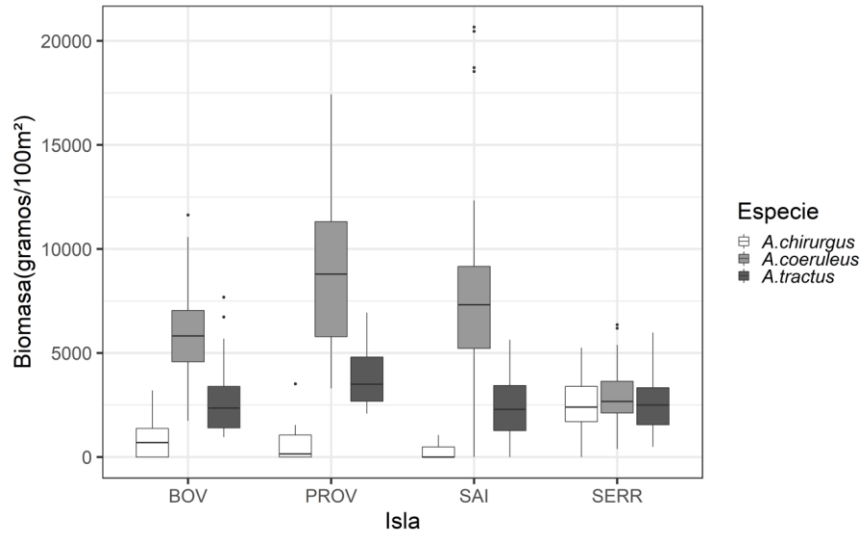


Figura 9. Boxplot de las biomazas de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* para las islas de Bolívar, Providencia, San Andrés y Serrana.

Tabla 4. Diferencias de biomasa por pares de islas para *A. chirurgus* con sus valores correspondientes de *p*.

Isla	p. valor	Decisión
PROV – BOV	0.396545836	No Significativo
SAI – BOV	0.038451838	Significativo
SERR – BOV	0.000114891	Significativo
SAI – PROV	0.207009861	No Significativo
SERR – PROV	6.86967E-06	Significativo
SERR – SAI	1.02742E-08	Significativo

Las densidades *A. coeruleus* presentaron diferencias significativas en al menos una de las cuatro islas, a un nivel de significancia de 0.05 (valor-*p* 0.000 < 005). Para *A. coeruleus* las comparaciones por pares mediante la prueba de Wilcoxon evidenciaron diferencias en las biomazas entre Providencia y Bolívar, Serrana y Bolívar, Serrana y Providencia y Serrana y San Andrés. La prueba de Kruskal-Wallis muestra que hay diferencias significativas en las biomazas de la especie *A. tractus* en al menos una de

las cuatro islas, a un nivel de significancia de 0.05 (valor-*p* 0.0083 < 005).

Tabla 5. Diferencias de biomasa por pares de islas para *A. coeruleus* con sus valores correspondientes de *p*.

Isla	p. valor	Decisión
PROV - BOV	0.010431523	Significativo
SAI - BOV	0.154686221	No Significativo
SERR - BOV	4.49658E-05	Significativo
SAI - PROV	0.335030566	No Significativo
SERR - PROV	6.94022E-08	Significativo
SERR - SAI	4.49658E-05	Significativo

La prueba de Wilcoxon mostró diferencias significativas para las biomazas para *A. tractus* entre Providencia y Bolívar, San Andrés y Providencia y también entre Serrana y San Andrés. No hubo diferencia en las biomazas de *A. tractus* entre San Andrés y Bolívar, Serrana y Bolívar y Serrana y San Andrés (Tabla 6).

Tabla 6. Diferencias de biomasa por pares de islas para juveniles *A. tractus* con sus valores correspondientes de p.

Isla	p. valor	Decision
PROV – BOV	0.03993	Significativo
SAI – BOV	1	No Significativo
SERR – BOV	1	No Significativo
SAI – PROV	0.0195	Significativo
SERR – PROV	0.04238	Significativo
SERR – SAI	1	No Significativo

Abundancia y preferencia de hábitat de peces cirujanos juveniles.

Se encontró mediante la prueba de Mann-Whitney que no existieron diferencias significativas entre las abundancias de individuos juveniles de peces cirujanos en los meses de septiembre de 2018, octubre de 2018, noviembre de 2019 y diciembre de 2019 (valor $p > 0.05$) (Figura 10)

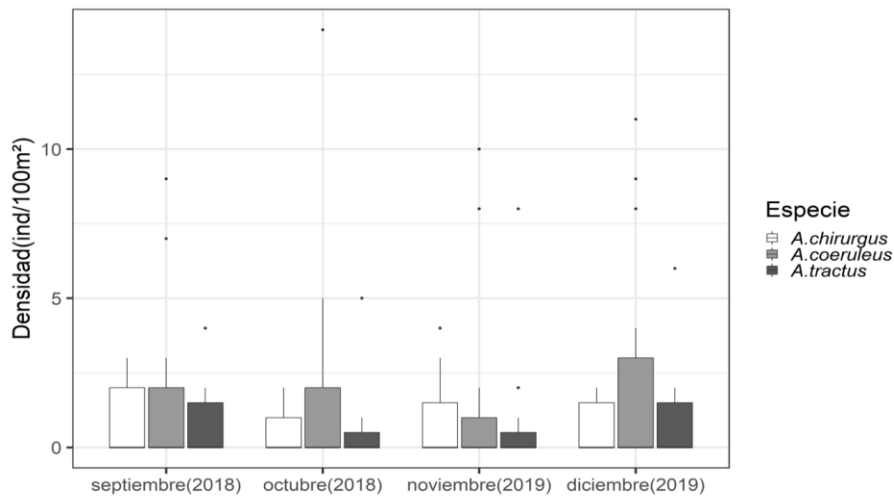


Figura 10. Boxplot de las abundancias totales de juveniles de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* durante cuatro meses de muestreo.

En la figura 11 se observa la marcada tendencia de *A. coeruleus* a presentar muy altas densidades de juveniles en el arrecife coralino, *A. chirurgus* presenta densidades importantes de juveniles en manglar y en praderas de pastos marinos y también se registraron densidades altas de juveniles de *A. tractus* en el arrecife y manglar. En el arrecife la densidad de *A. coeruleus* fue de 5.3 ± 3.92 ind/100 m², de *A. tractus* de 0.6 ± 0.82 y en este hábitat no se registraron individuos de *A. chirurgus*.

En el manglar la densidad de *A. tractus* fue de 1.65 ± 2.32 ind/100 m², de *A. chirurgus* 0.95 ± 1.05 y en este hábitat no se registraron individuos de *A. coeruleus*. La pradera de pastos marinos presentó 1.13 ± 1.17 ind/100 m² para la especie *A. chirurgus* y no se registraron individuos juveniles de *A. coeruleus* y *A. tractus*.

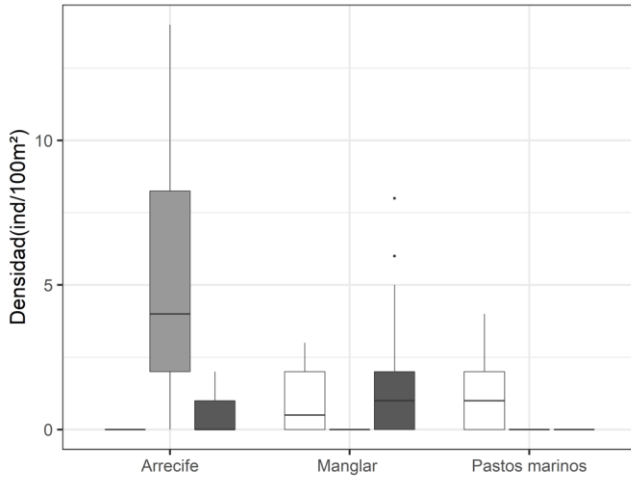


Figura 11. Boxplot de las densidades de juveniles de *A. chirurgus*, *A. coeruleus* y *A. tractus* con respecto a los tres hábitats evaluados. La prueba de Kruskal-Wallis mostró que hay diferencias significativas en las densidades de la especie *A. chirurgus* en al menos uno de los tres hábitats, a un nivel de significancia de 0.05 (valor-p 0.0001 < 005).

Tabla 7. Diferencias de densidades por pares de hábitats para *A. chirurgus* con sus valores correspondientes de *p*.

Hábitat	p. valor	Decisión
Manglar – Arrecife	0.001494816	Significativo
Pastos marinos - Arrecife	0.000273144	Significativo
Pastos marinos - Manglar	0.398302323	No Significativo

Mediante la prueba de suma de rangos de Wilcoxon se encontraron diferencias significativas para las densidades de *A. chirurgus* entre los hábitats de manglar y arrecife, así como también entre los hábitats de pastos marinos y arrecife (Tabla 7). Estas diferencias se pueden denotar en la figura 11 pues se observa que la especie presenta densidades similares para los hábitats de pastos marinos y manglar, mientras que no se registraron individuos para el arrecife. Siendo esto una clara señal de la preferencia de la especie por los dos hábitats en los que fue registrada.

La prueba de Kruskal-Wallis muestra que hay diferencias significativas en las densidades de la

especie *A. coeruleus* en al menos uno de los tres hábitats, a un nivel de significancia de 0.05 (valor-p 0.0000 < 005). Lo que se hace evidente ya que solo se registraron individuos de la especie para el arrecife coralino (Figura 11). La prueba de Kruskal-Wallis mostró que hay diferencias significativas en las densidades de *A. tractus* en al menos uno de los tres hábitats con una significancia de 0.05 (valor-p 0.0006 < 005).

Tabla 8. Diferencias de densidades por pares de hábitats para *A. chirurgus* con sus valores correspondientes de *p*.

Hábitat	p. valor	Decisión
Manglar – Arrecife	0.26884	No Significativo
Pastos marinos – Arrecife	0.26884	No Significativo
Pastos Marinos - Manglar	0.02199	Significativo

La prueba de suma de rangos de Wilcoxon evidenció diferencias significativas para las densidades de *A. tractus* entre los ecosistemas de pastos marinos y manglar (Tabla 8). Se pudo determinar la tendencia de mayores densidades de los juveniles de *A. tractus* en el hábitat de manglar (Figura 11).

DISCUSIÓN

Abundancia y biomasa de peces cirujanos adultos en las cuatro islas.

La mayor abundancia de *A. coeruleus* para tres de las cuatro islas con respecto a las otras dos especies concuerda con lo registrado por Mejía y Garzón-Ferreira (2000) para algunas localidades del archipiélago como Roncador y Albuquerque (Figura 5). En el Atlántico occidental tropical también se ha documentado ampliamente a esta especie con mayores densidades en contraste con sus dos congéneres y también con mayor abundancia con relación a otros grupos de peces herbívoros (Hernández-Landa et al., 2015). Estos mismos estudios registran a *A. tractus* y *A. chirurgus* como especies que de manera constante

presentan abundancias menores a *A. coeruleus*. Las abundancias de los peces cirujanos registradas en todos los sectores del archipiélago fueron superiores a las mencionadas en un área de conservación arrecifal y con alta densidad de peces herbívoros como en el arrecife Alacranes en el sur de México, con abundancias de *A. coeruleus* de 9.2 ± 0.9 ind/100 m², de *A. tractus* 3.9 ± 1.0 ind/100 m² y de *A. chirurgus* de 3.4 ± 0.7 ind/100 m² (Hernández-Landa y Aguilar, 2019). Esas abundancias son considerablemente menores a las registradas en cada una de las islas del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (Figura 5). En Providencia, que presentó la mayor abundancia de *A. coeruleus* y de *A. tractus*, los registros fueron de 58.8 ± 24.25 ind/100 m² y de 26.84 ± 9.7 ind/100 m² respectivamente. En Serrana, donde se registró la mayor abundancia de *A. chirurgus*, la densidad fue de 17.5 ± 8.16 ind/100 m². Hernández-Landa y Aguilar (2019) clasificaron el área del arrecife Alacranes como un punto importante de conservación de peces loros, pues se registraron abundancias superiores de esas especies en contraste con otras localidades con mayor impacto e intervención antropogénica.

De ese modo, las altas densidades de peces cirujanos en este estudio en contraste con las de áreas de alto grado de conservación (como por ejemplo en el arrecife Alacranes) podrían explicarse como un recambio y ocupación de nicho de los cirujanos al estar los peces loros con una mayor explotación pesquera y menor nivel de conservación ya que en el ASAP se ha documentado la sobreexplotación y alto consumo de peces loros, mientras que los cirujanos son un grupo poco explotado (Martínez et al., 2009; Abril-Howard et al., 2012). La ocupación de nicho se puede basar en que se ha establecido que los peces cirujanos presentan similitudes en el consumo y aprovechamiento de macroalgas con los peces loros del género *Sparisoma*, específicamente *A. coeruleus*, el herbívoro más abundante del Caribe presenta un claro solapamiento de nicho con *S. viride*, una de las especies de *Scaridos* más abundante en la región (Dromard et al., 2015).

Los peces cirujanos del Caribe en conjunto con los otros grupos de herbívoros ejercen el principal medio

de control sobre las comunidades algales. Los herbívoros al controlar a las algas indirectamente regulan la competencia alga-coral, siendo esta una de las principales interacciones simbióticas en el bienestar y estabilidad ecológica de las comunidades coralinas. En específico, las tres especies de peces cirujanos con distribución en el Caribe, son consideradas moduladoras tróficas de la abundancia de macroalgas y se ha establecido que regulan la aparición del tapete de algas mediante su consumo, por ejemplo, en sucesiones iniciales en entornos con perturbación y disminución de la cobertura coralina (Durán et al., 2019). Por esta razón, en ambientes con un alto grado de perturbación antropogénica, por la pesca de herbívoros, este grupo podría considerarse como el principal modulador de algas ante la eventual reducción de las abundancias de otros herbívoros, pues se ha observado el patrón de que si bien los cirujanos declinan en abundancia y biomasa lo hacen en menor grado en comparación con otros grupos de peces herbívoros (Hawkins y Roberts, 2004). Sin embargo, para el área del Caribe la carencia de investigaciones que contrasten las poblaciones de este grupo de peces entre localidades o islas con diferentes grados de perturbación natural o antropogénica hacen difícil establecer paralelismos.

La biomasa en las islas del ASAP (Figura 9) en general fue mayor también a la de peces cirujanos de otras áreas protegidas como la de Alacranes en el sur de México (Hernández-Landa y Aguilar, 2019). Este patrón de igual forma se puede explicar ante la disminución de otros grupos de herbívoros, ya que previamente se pudo determinar que los cirujanos del Caribe aumentaron de manera exponencial en términos de biomasa ante el declive poblacional del herbívoro *Diadema antillarum* (Robertson, 1991).

La diferencia estadísticamente significativa presentada en la abundancia y biomasa de *A. chirurgus* en Cayo Serrana con respecto a las otras tres localidades de estudio puede deberse a que las condiciones abióticas y bióticas del área pueden modular este marcado patrón diferencial de abundancias, pues se ha determinado que en Serrana las unidades ecológicas más frecuentes son los escombros coralinos y los escombros colonizados

por algas calcáreas (Díaz et al., 2000). *Acanthurus chirurgus* se caracteriza por ser principalmente un consumidor de macroalgas calcáreas a diferencia de sus dos congéneres (Ferreira et al., 2006).

Acanthurus coeruleus presentó diferencias estadísticas en abundancia y biomasa entre todas las localidades de estudio, exceptuando San Andrés y Bolívar. Estas islas son cercanas geográficamente, además se caracterizan por presentar una estructura coralina y de cobertura algal relativamente similar (Díaz et al., 2000). La similitud en los ambientes coralinos de San Andrés y Bolívar puede explicar que no existieran diferencias de abundancia y biomasa de *A. coeruleus* en estas dos islas, pues se ha encontrado que la distribución y abundancia de peces herbívoros es homogénea entre comunidades coralinas con coberturas parecidas (Bellwood, 2003; Burkepille y Hay, 2008). *Acanthurus coeruleus* es una especie consumidora de algas carnosas y en Serrana se ha registrado una leve disminución en el porcentaje de cobertura de este grupo, así como el aumento de escombros y cascajo de origen coralino, lo que puede asociarse a la baja abundancia de la especie en esta isla en comparación con las de las otras localidades del ASAP (Dromard et al., 2015; Sánchez et al., 2019).

Acanthurus tractus mostró diferencias en su abundancia y biomasa entre San Andrés y Providencia, al igual que entre Serrana y Providencia. Esta especie es catalogada tróficamente como un consumidor principal de tapetes algales y de la feofíceo *Dyctiota*, habiéndose determinado que su abundancia y distribución está correlacionada con la presencia de esos grupos de algas (Dromard et al., 2015; Duran et al., 2019). La baja abundancia en San Andrés y Serrana de *A. tractus* se puede relacionar con las bajas coberturas de este grupo de algas en esas localidades, opuesto a lo registrado en Providencia y Cayo Bolívar existiendo el antecedente reciente en la reducción de coberturas algales en el caso específico de Serrana, aunque en esta isla ha sido menor este proceso que en otros lugares como Roncador (Sánchez et al., 2019).

Los diferentes patrones de abundancia y distribución de peces herbívoros a lo largo de un gradiente de islas y cayos han sido registrados en otras zonas como la gran barrera de coral australiana (Russ, 1984a). En los cirujanos, en particular, se ha demostrado que hay diferencias entre las abundancias de islas dadas por factores como la extensión de la comunidad coralina, la distancia a la costa de las islas y la abundancia de otros grupos de herbívoros (Russ, 1984b). Las agrupaciones claras entre la abundancia y biomasa en las pruebas NMDS, donde se mostró un claro distanciamiento de Cayo Serrana con respecto a las islas restantes y asociación entre las islas con cercanía geográfica como Cayo Bolívar y San Andrés también puede estar relacionados con lo expuesto para los peces cirujanos en la gran barrera de coral.

La comparación temporal de las abundancias de los peces cirujanos entre dos años en San Andrés que no arrojó diferencias estadísticas se puede explicar ya que en estudios previos de variación temporal de peces herbívoros se ha demostrado que no existen fluctuaciones notorias en los peces con poca explotación pesquera como los mismos cirujanos y los de la familia *Kyphosidae*, al igual que tampoco hay variaciones temporales en las abundancias registradas en la misma temporada climática (Kopp et al., 2012). En este estudio las abundancias fueron tomadas en la segunda mitad del año en la misma estación climática.

Abundancia y preferencia de hábitat de peces cirujanos juveniles.

No hubo diferencias en la abundancia de los juveniles de cirujanos con respecto a los cuatro meses de estudio (Figura 10). La estabilidad en el número de individuos juveniles también se fundamenta en el registro de datos durante la misma estación climática, habiéndose realizado en la segunda mitad del año (Kopp et al., 2012).

La notoria preferencia por el arrecife coralino de los juveniles de *A. coeruleus* es un patrón ya documentado con anterioridad pues se ha observado la exclusiva presencia de individuos de la especie en comunidades coralinas. Llegan, incluso, a presentar comportamientos

de territorialidad similares a los de los peces damisela de la familia Pomacentridae, los cuales mantienen un área de forrajeo determinada en torno a una comunidad de macroalgas (Morgan et al., 2005). En otras áreas del Caribe también se han registrado individuos de *A. coeruleus* en praderas de pastos marinos y manglar, pero en bajas densidades en contraste con las comunidades coralinas (Nagelkerken et al., 2000, 2002).

Acanthurus chirurgus presentó abundancias similares en las praderas de pastos marinos y manglares, con la mayor abundancia de juveniles en las praderas de pastos. En otros estudios del Caribe los hallazgos han sido diversos en cuanto a la distribución de juveniles en zonas de guardería de peces arrecifales. En Curaçao, *A. chirurgus* presentó afinidad por el manglar, mientras que en Bonaire por las praderas de pastos marinos (Nagelkerken et al., 2002); en San Andrés no hubo un patrón de especificidad por alguno de estos ambientes, aunque en contraste con los estudios de otras áreas cabe resaltar que en esta isla no se encontraron individuos juveniles en las comunidades coralinas.

Los juveniles de *A. tractus* en localidades del Caribe se caracterizan por permanecer en cardúmenes numerosos en los arrecifes de coral, y en menor medida en las praderas de pastos marinos y manglar (Dorenbosch, 2007; Nagelkerken, 2009). En San Andrés, si bien se registraron abundancias tanto para manglar como para arrecife de coral, la mayor abundancia de juveniles se observó en el manglar, siendo este un patrón no mencionado en estudios previos de reclutamiento y escogencia de hábitat de peces con desarrollo ontogénico inicial en las guarderías de peces arrecifales como manglares y pastos marinos.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados de este trabajo muestran que hay diferencias en términos de abundancia y biomasa de las tres especies de peces cirujano entre las localidades evaluadas del ASAP. Las diferencias poblacionales de peces cirujano entre cada una de estas localidades (San

Andrés, Bolívar, Serrana y Providencia), pese a su cercanía geográfica y características ecológicas similares, es evidencia de que las abundancias de este grupo pueden fluctuar por diferentes factores antrópicos o naturales en las comunidades coralinas. También fue notorio que las abundancias en el ASAP de este grupo de peces herbívoros son considerablemente mayores a las registradas en otras áreas del Caribe con un menor grado de intervención antropogénica. Aunque en este estudio se siguió presentando el patrón observado en todo el Caribe de que *A. coeruleus* es más abundante que sus dos especies congéneres.

En cuanto a la preferencia de hábitat de juveniles se encontró un alto grado en *A. coeruleus* por las zonas arrecifales y *A. tractus* mostró preferencia por los manglares, mientras que *A. chirurgus* reclutó tanto en manglares como praderas de pastos de forma similar. Estos resultados muestran la importancia de otros ecosistemas marinos como los manglares y las praderas de pastos en el desarrollo ontogénico de este grupo de peces herbívoros que en su etapa adulta residen en las comunidades coralinas, así como también se observan diferentes patrones de preferencia en el asentamiento de los juveniles en estos ecosistemas.

Ante la carencia de otros estudios acerca de la estructura poblacional de peces cirujano en el Caribe colombiano, sumado a que esta familia es uno de los grupos de peces herbívoros arrecifales menos explotado en términos de pesca, es relevante y necesario realizar monitoreos del grupo para entender sus dinámicas poblacionales no solo en el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, sino también en el resto de comunidades coralinas del Caribe continental. Focalizar esfuerzos en estudios de los patrones de abundancia y distribución de este grupo de peces permitirán vislumbrar cuales son los factores ecológicos que modulan sus poblaciones y también entender y predecir como responden estas ante las presiones antrópicas que sí sufren otros grupos de peces herbívoros en las comunidades coralinas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abril-Howard, A., Bolaños, N., Machacón, I., Lasso, J., Gómez, D. I., & Ward, V. (2012). Actualización del conocimiento de los ecosistemas marinos en la Reserva de Biósfera Seaflower, con énfasis en las islas de San Andrés y Providencia. Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, 129-157.
- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Oecologia*, 141(1), 105-113.
- Barriga, E., Hernández, J., Jaramillo, I., Jaramillo, R., Mora, L. E., Pinto, P., & Ruiz, P. M. (1969). La isla de San Andrés. Contribución al conocimiento de su ecología, flora, fauna y pesca. Inst. Cienc. Nat., Univ. Nac. Col., Bogotá.
- Bellwood, D. R. (2003). Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective. *Paleobiology*, 29(1), 71-83.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827-833.
- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16201-16206.
- Choat, J. H., & Robertson, D. R. (2002). Age-based studies. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, 57-80.
- CORALINA. 2003. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, una Reserva de la Biosfera en el Caribe colombiano. Corporación Ambiental Regional para el Desarrollo Sostenible, San Andrés. 58 p.
- Díaz, J. M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., ... & Zea, S. (2000). Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie publicaciones especiales, 5, 176.
- Díaz Pulido, G., & Pulido, G. D. (1997). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia: ecosistemas marinos y costeros. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "INVEMAR", Santa Marta. 32 p.
- Done, T. T., Ogden, J. J., Wiebe, W., & Rosen, B. (1996). Biodiversity and ecosystem function of coral reefs. In *Global biodiversity assessment*-pages: 393-429. John Wiley & Sons.
- Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. P., Nagelkerken, I., & Van der Velde, G. (2007). Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 334, 103-116.
- Dromard, C. R., Bouchon-Navaro, Y., Harmelin-Vivien, M., & Bouchon, C. (2015). Diversity of trophic niches among herbivorous fishes on a Caribbean reef (Guadeloupe, Lesser Antilles), evidenced by stable isotope and gut content analyses. *Journal of Sea Research*, 95, 124-131.
- Duarte, S. A., & Acero P., A. (1988). Hábitos alimentarios de los peces del género *Acanthurus* (Perciformes: Acanthuridae) en la región de Santa Marta (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical*, 36(2B), 399-405.
- Duran, A., Adam, T. C., Palma, L., Moreno, S., Collado-Vides, L., & Burkepile, D. E. (2019). Feeding behavior in Caribbean surgeonfishes varies across fish size, algal abundance, and habitat characteristics. *Marine Ecology*, 40(4), e12561.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., & Joyeux, J. C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31(7), 1093-1106.
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). 2019. FishBase. World wide web electronic publication. <http://www.fishbase.org>. 30/07/10.
- Geister, J. (1973). Los arrecifes de la Isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia). *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.* No. 7: p. 211-228.
- Hawkins, J. P., & Roberts, C. M. (2004). Effects of artisanal fishing on Caribbean coral reefs. *Conservation Biology*, 18(1), 215-226.
- Heenan, A., & Williams, I. D. (2013). Monitoring herbivorous fishes as indicators of coral reef resilience in American Samoa. *PloS One*, 8(11).
- Hernández-Landa, R. C., & Aguilar-Perera, A. (2019). Structure and composition of surgeonfish (Acanthuridae) and parrotfish (Labridae: Scarinae) assemblages in the south of the Parque Nacional Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. *Marine Biodiversity*, 49(2), 647-662.
- Hernández-Landa, R. C., Acosta-González, G., Núñez-Lara, E., & Arias-González, J. E. (2015). Spatial distribution of surgeonfish and parrotfish in the north sector of the Mesoamerican Barrier Reef System. *Marine Ecology*, 36(3), 432-446.
- Kopp, D., Bouchon-Navaro, Y., Louis, M., Legendre, P., & Bouchon, C. (2012). Spatial and temporal variation in a Caribbean herbivorous fish assemblage. *Journal of Coastal Research*, 28(1A), 63-72.
- Lewis, S. M. (1985). Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia*, 65(3), 370-375.
- Marshall, A., & Mumby, P. J. (2015). The role of surgeonfish (Acanthuridae) in maintaining algal turf biomass on coral

reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 473, 152-160.

Martínez, A. S., Hinojosa, S., & Sierra Roza, O. (2009). Proceso y avance hacia la sostenibilidad ambiental: la reserva de biosfera Seaflower, en el Caribe colombiano. *Cuadernos del Caribe*, 7(13), 7-23.

Mejía, L. S., & Garzón-Ferreira, J. (2000). Estructura de comunidades de peces arrecifales en cuatro atolones del archipiélago de San Andrés y Providencia (Caribe sur occidental). *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 883-896.

Morgan, I. E., & Kramer, D. L. (2005). Determinants of social organization in a coral reef fish, the blue tang, *Acanthurus coeruleus*. *Environmental Biology of Fishes*, 72(4), 443-453.

Nagelkerken, I. (2009). Evaluation of nursery function of mangroves and seagrass beds for tropical decapods and reef fishes: patterns and underlying mechanisms. In *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems* (pp. 357-399). Springer, Dordrecht.

Nagelkerken, I., Van der Velde, G., Gorissen, M. W., Meijer, G. J., Van't Hof, T., & Den Hartog, C. (2000). Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(1), 31-44.

Nagelkerken, I., Roberts, C. V., Van Der Velde, G., Dorenbosch, M., Van Riel, M. C., De La Moriniere, E. C., & Nienhuis, P. H. (2002). How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine ecology progress series*, 244, 299-305.

Rincón-Díaz, M. N., Sierra-Rozo, O., & Santos-Martínez, A. (2012). Patrones ontogénicos y estacionales de peces cirujano (*Acanthuridae*) según el uso de hábitat en un paisaje insular: Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe colombiano. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 365-369.

Robertson, D. R. (1991). Increases in surgeonfish populations after mass mortality of the sea urchin *Diadema antillarum* in Panama indicate food limitation. *Marine Biology*, 111(3), 437-444.

Robertson, D. R., Ackerman, J. L., Choat, J. H., Posada, J. M., & Pitt, J. (2005). Ocean surgeonfish *Acanthurus bahianus*. I. The geography of demography. *Marine Ecology Progress Series*, 295, 229-244.

Russ, G. (1984a). Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. I. Levels of variability across the entire continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 20(1), 23-34.

Russ, G. (1984b). Distribution and abundance of herbivorous grazing fishes in the central Great Barrier Reef. II. Patterns of

zonation of mid-shelf and outer shelf reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 20(1), 35-44.

Samoilys, M. A., & Carlos, G. (2000). Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 57(3), 289-304.

Sánchez, J. A., Gómez-Corrales, M., Gutiérrez-Cala, L., Vergara, D. C., Roa, P., González-Zapata, F. L., & Sarmiento, A. (2019). Steady decline of corals and other benthic organisms in the SeaFlower Biosphere Reserve (Southwestern Caribbean). *Frontiers in Marine Science*, 6, 73.

Shantz, A. A., Ladd, M. C., & Burkepile, D. E. (2020). Overfishing and the ecological impacts of extirpating large parrotfish from Caribbean coral reefs. *Ecological Monographs*, 90(2), e01403.

Wilkinson, C. (2002). Status of coral reefs of the world: 2002. Australian Institute of Marine Science.