



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA**



Seminario de Grado de Doctorado

**DINÁMICA DE PECES ARRECIFALES CON ÉNFASIS
EN SUS ESTADIOS TEMPRANOS Y ASPECTOS
ESPACIALES**

**Elaborado por:
Lic. Ana Teresa Herrera-Reveles**

**Tutores:
Dra María Josefina Hernández (UCV)
Dr. Baumar Marín (UDO)**

**Jurado evaluador:
Dr. Diego Rodríguez (UCV)
Dra. Estrella Villamizar (UCV)**

CARACAS 2009

RESUMEN

Una metapoblación está referida a un conjunto de poblaciones locales en un área relativamente grande, en donde a través de procesos migratorios se origina un balance entre extinciones locales y recolonizaciones recurrentes de parches desocupados. Sin embargo, los sistemas naturales se desvían de la estructura clásica extinción-colonización, y el desarrollo de modelos metapoblacionales más complejos han permitido que estos conceptos comiencen a incluirse con gran auge dentro de los estudios de los sistemas marinos, a pesar de que han sido ampliamente expuestas las limitaciones del concepto de metapoblación en la ecología marina. Dentro de los sistemas marinos, los arrecifes coralinos se encuentran en deterioros críticos, debido a la degradación del hábitat local, la sobrepesca y las entradas de contaminantes. Por esta razón, estudios teóricos en el modelaje de las dinámicas poblacionales de peces arrecifales, permitirán realizar aportes al desarrollo ecológico conceptual y al establecimiento de estrategias de manejo y conservación, ya que a través de estos se podrán establecer y evaluar los factores que dirigen las fluctuaciones poblacionales y determinan la persistencia o extinción de las especies y establecer la interacción de las dinámicas poblacionales a diferentes escalas espaciales (locales y regionales). Considerando el ciclo de vida general de los peces arrecifales y de los factores intrínsecos en su historia, es importante hacer énfasis en sus estadios larvales, principalmente porque durante éstos ocurren procesos ontogénicos drásticos. Igualmente, los procesos que ocurren durante estos períodos son importantes en la dinámica y distribución espacial de los peces arrecifales, específicamente los procesos de dispersión larval y reclutamiento. En el presente seminario se realizó una revisión de las posibles formaciones de estructuras metapoblacionales de los peces arrecifales en el tiempo y espacio, con especial énfasis en la importancia e implicaciones ecológicas de los estadios larvales en sus dinámicas poblacionales. Posteriormente, se realizaron exploraciones de la dinámica poblacional del mero tofia (*Epinephelus guttatus*) a diferentes escalas espaciales a través de posibles estructuras espaciales locales y regionales. Las exploraciones se realizaron a través de modelos matriciales poblacionales, los cuales por medio de las variaciones de la tasa de crecimiento de poblaciones hipotéticas permitieron explorar posibles procesos de dispersión larval de la especie entre diferentes ambientes y poblaciones locales. Los resultados sugieren que la presencia de ambientes que permitan un aumento en las tasas de sobrevivencia y crecimiento de los estadios larvales de *E. guttatus* son esenciales en la viabilidad de sus poblaciones en el tiempo, igualmente, procesos migratorios durante los estadios iniciales de vida de la especie entre poblaciones locales puede establecer efectos rescate y con ello la persistencia de la especie en un área determinada.

INDICE

I. Introducción.....	4
II. Revisión Teórica General.....	5
1. Conceptos Generales: Población Local Vs. Población Regional.....	5
2. Ciclo de vida de los peces arrecifales.....	9
2.1. Definiciones de estadios ontogénicos.....	9
2.2. Mortalidad de los estadios tempranos de peces arrecifales....	14
2.3. Crecimiento de los estadios tempranos de peces arrecifales...18	
2.4. Dispersión larval.....	19
2.5. Reclutamiento.....	22
III. Exploración de dinámicas poblacionales del mero Tofia (<i>Epinephelus guttatus</i>) a través de un modelo matricial.....	24
1. Dinámica Local de <i>Epinephelus guttatus</i>	26
1.1. Análisis de una primera estructura espacial.....	26
1.2. Análisis de una segunda estructura espacial.....	30
2. Dinámica regional de <i>Epinephelus guttatus</i>	35
IV. Conclusiones.....	38
V. Referencias citadas.....	39

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1. Clasificación de estructuras metapoblacionales.....	6
Figura 2. Ciclo de vida generalizado de los peces tomando a <i>Sebastes marinus</i> como ejemplo.....	9
Figura 3. Estadios de desarrollo larvarios de <i>Diplodus sargus</i>	10
Figura 4. Ilustración conceptual de las tasas de mortalidad de diferentes estadios durante el ciclo de vida de los peces marinos.....	14
Figura 5. Curva conceptual de sobrevivencia de los diferentes estadios tempranos de peces marinos, mostrando los factores que afectan la mortalidad y crecimiento de los individuos.....	15
Figura 6. Mapa del Caribe señalando las eco-regiones propuestas por Bustamante y París (2008).....	21
Figura 7. Grafo representativo de la historia de vida de <i>E. guttatus</i>	26
Figura 8. Grafo representativo de los movimientos entre dos ambientes espaciales de los diferentes estadios de una población de <i>E. guttatus</i>	28
Figura 9. Grafo representativo de los movimientos entre tres ambientes espaciales de los diferentes estadios de una población de <i>E. guttatus</i>	31
Figura 10. Grafo representativo de la historia de vida de <i>E. guttatus</i> en diferentes ambientes.....	32
Figura 11. . Grafo representativo de los movimientos de diferentes estadios de los peces en dos poblaciones locales con diferentes estructuras espaciales.....	35
Figura 12 Grafo representativo de la historia de vida de <i>E. guttatus</i> entre dos poblaciones locales con diferentes estructuras espaciales.....	35
Tabla 1. Períodos de duración de los estadios de ciclo de vida de diferentes especies de peces arrecifales.....	11
Tabla 2. Valores de fecundidad de hembras de <i>E. guttatus</i>	25
Tabla 3. Probabilidades de crecimiento, mortalidad y duración de los diferentes estadios de <i>E. guttatus</i>	26
Tabla 4. Valores de las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento de los juveniles en ambientes guarderías y sistemas arrecifales.....	32
Tabla 5. Valores estimados de la tasa de crecimiento de una población de <i>E. guttatus</i> al variar los valores de proporción de larvas asentadas en arrecifes (a) y ambientes guarderías (1 - a).....	33
Tabla 6. Valores estimados de la tasa de crecimiento de una metapoblación de <i>E. guttatus</i> al variar los valores de los juveniles que migran desde la guardería hacia los arrecifes fuente (c) y sumidero (1 - c), manteniendo el resto de las proporciones y/o migraciones.....	35

I. INTRODUCCIÓN

La mayoría de las especies marinas presentan historias de vida caracterizadas por un período larval planctónico y posteriormente de un período bentónico, sésil o sedentario. Este es el caso de los peces arrecifales, en donde la distribución espacial de las poblaciones de adultos podría ser establecida por sus estadios tempranos de vida, específicamente con los procesos de dispersión larval y reclutamiento (Cowen *et al.*, 2006; Houde, 2009).

El potencial dispersivo de las especies durante su fase larvaria se encuentra determinada por una serie de factores físicos que influyen en el esparcimiento de los individuos (patrones de circulación de las masas de agua y estructuras de retención), así como también por un conjunto de habilidades de los organismos que les permite cierta interacción con el ambiente (capacidades locomotoras y sensoriales) (Werner *et al.*, 2007).

Al mismo tiempo, una serie de factores de mortalidad, tanto físico-químicos (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno) como biológicos (depredación, competencia, disponibilidad de alimento), originan una gran variabilidad en la tasa de reclutamiento y retención de los individuos (Houde, 2002; 2009). A su vez, las magnitudes de estas tasas de reclutamiento y auto-reclutamiento permitirán establecer cuán abiertas o cerradas son las poblaciones, es decir, cuán conectadas se encuentran las poblaciones locales de los peces arrecifales (Mora y Sale, 2002; Sale, 2004).

En los últimos años se ha hecho evidente que se precisa con urgencia aumentar los estudios que permitan comprender y determinar los patrones de conectividad entre poblaciones de peces arrecifales, convirtiéndose así el estudio de las dispersiones larvales y los procesos de reclutamiento uno de los objetivos centrales en las investigaciones de sistemas coralinos y de las dinámicas espaciales de las poblaciones de peces arrecifales.

El desarrollo de modelos metapoblacionales ha permitido nuevos enfoques en las investigaciones de los sistemas marinos, a pesar de las limitaciones de este concepto en la ecología marina (Kritzer y Sale, 2004; 2006). Estudios teóricos en el modelado de dinámicas poblacionales de peces arrecifales pueden contribuir al conocimiento de la ecología teórica conceptual y en el desarrollo de estrategias adecuadas en el manejo y conservación de los recursos marinos. Al mismo tiempo, estos estudios permiten evaluar y entender los procesos que determinan la persistencia o extinción de las poblaciones locales, así como también los factores que dirigen las fluctuaciones de los tamaños poblacionales y las interacciones de los procesos locales y regionales que definen las poblaciones de peces de arrecifes coralinos (Figueira 2006; 2009).

De esta forma, se planteó como objetivo general del presente seminario realizar una revisión de las posibles formaciones de estructuras metapoblacionales de los peces arrecifales en el tiempo y espacio, enfatizando la importancia e implicaciones ecológicas de los estadios larvales de los peces arrecifales en sus dinámicas poblacionales.

II. REVISIÓN TEÓRICA GENERAL

1. Conceptos Generales: Población Local Vs. Población Regional

El concepto de una población ampliamente aceptado en la ecología moderna es definido como un grupo de individuos de una misma especie que habitan e interactúan en un área determinada (Dodson *et al.*, 1999; Begon *et al.*, 2006; Forrester *et al.*, 2006). No obstante, varios investigadores han notado que esta definición tiende a ser un poco ambigua en lo que se refiere a la escala espacial (Berryman, 2002; Camus, 2002).

Algunos autores han separado una “población natural” de una “población local”, en donde esta última tiene como característica principal que los procesos migratorios son imperceptibles o sencillamente no existen. Por su parte, una población local estaría basada en que sus individuos interactúan principalmente con sus co-específicos, respondiendo a un ambiente particular, y a su vez se encuentran ampliamente influenciados por procesos migratorios entre diversas poblaciones locales, teniendo altas probabilidades de procesos de extinción y re-colonización (Hairston *et al.*, 1960)

Los conceptos mencionados anteriormente, son la base de la teoría de la dinámica de metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997). El concepto de metapoblación fue propuesto inicialmente por Richard Levins (Levins, 1969), y literalmente se refiere a una población de poblaciones. En general, una metapoblación describe ensamblajes de poblaciones cuya dinámica es independiente del resto, por lo tanto dichas poblaciones locales se encuentran sometidas a diversos procesos de colonización y extinción, son balanceados a través de procesos migratorios, originándose un mantenimiento constante de una especie determinada dentro del área total (Hanski y Simberloff, 1997).

Es importante destacar, que los modelos iniciales sugieren que una estructura metapoblacional se formará dependiendo de la conexión o flujo demográfico entre parches, de forma tal que si se presentan movimientos frecuentes e intensos de la especie entre parches o poblaciones locales se presentarán bajas probabilidades de encontrar a las poblaciones estructuradas bajo una metapoblación, ya que más bien se estaría en presencia de una única población homogénea. Por otra parte, si la tasa migratoria es muy baja se estaría en presencia de poblaciones locales cerradas con un intercambio nulo de individuos y sin la posibilidad de la formación de una estructura metapoblacional.

Las metapoblaciones y los diferentes modelos que la representan pueden presentar una variedad de estructuras, con implicaciones variadas en la persistencia y coexistencia de las especies. Según Harrison y Taylor (1997), las estructuras metapoblacionales pueden ser clasificadas de la siguiente forma:

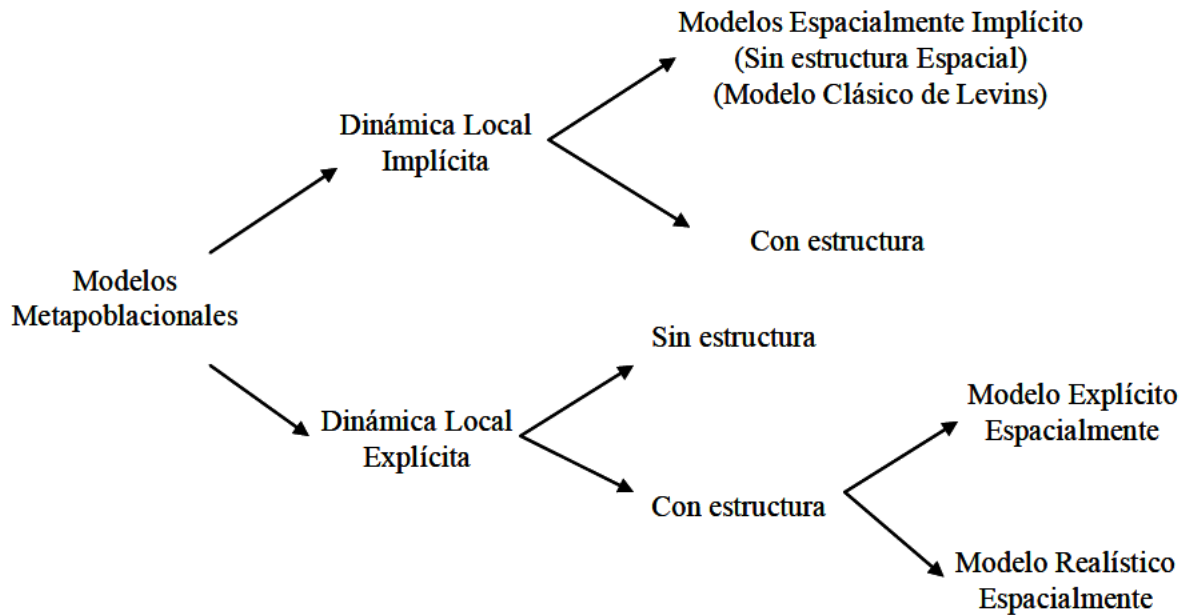


Figura 1. Clasificación de estructuras metapoblacionales

Un modelo con dinámica local implícita no considera las dinámicas de las poblaciones locales, sino más bien sólo toma en cuenta el número de parches o espacios ocupados y desocupados por individuos de la especie en estudio. A su vez este tipo de modelos puede considerarse como supuesto principal que todas las poblaciones locales se encuentran conectadas por igual, ignorándose el tamaño de las poblaciones locales (Modelo Clásico de Levins). En caso contrario de que se considere tanto el tamaño de los parches ocupados y desocupados, así como la distancia entre ellos, se estaría en presencia de un modelo de dinámica implícita con estructura espacial.

Considerando que las metapoblaciones clásicas (extinción-recolonización) son representadas por un conjunto minoritario en la naturaleza (Kritzer y Sale, 2004), se han elaborado modelos metapoblacionales con estructuras más complejas, las cuales consideran las dinámicas de las poblaciones locales (Dinámica local explícita). Este tipo de modelos pueden considerar la estructura espacial cuando se toman los supuestos de que las poblaciones locales se encuentran ordenadas como celdas en una gradilla regular, con tamaños poblacionales modelados como variables discretas o continuas (Modelo espacialmente explícito); o más bien, al realizar predicciones cuantitativas acerca de las dinámicas reales metapoblacionales, en cuanto al número de parches existentes dentro de la red de parches, el tamaño de éstos y la localización exacta de cada parche (Hanski y Simberloff, 1997).

Considerando lo descrito anteriormente, varios autores han sugerido que el arreglo espacial de los arrecifes coralinos concuerda potencialmente con una estructura metapoblacional, cumpliéndose una de las características básicas del modelo clásico propuesto por Levins, el cual es la base de todos los modelos metapoblacionales (Hanski y Gilpin, 1997). Los arrecifes coralinos proveen una amplia diversidad de hábitat distribuidos generalmente en forma de parches a

distintas escalas espaciales, permitiendo que los invertebrados y vertebrados que se encuentran asociados a los sistemas coralinos respondan a este mosaico espacial (Nybakken, 2001). De esta forma, en principio, este tipo de arreglos espaciales permitiría que las dinámicas poblacionales de los peces arrecifales puedan ser estudiadas bajo una estructura metapoblacional.

Hasta el momento, varios investigadores han tratado de evaluar la viabilidad de modelar ciertas poblaciones arrecifales bajo teorías metapoblacionales, específicamente por la importancia de estudiar los organismos marinos a diferentes escalas espaciales (Local Vs. Regional) y sus implicaciones en los estudios de conservación. Entre estos estudios, son destacables los realizados sobre colonias coralinas, poliquetos, algunos decápodos, erizos de mar, peces arrecifales y tortugas marinas (Mumby, 1999; Jolly *et al.*, 2003; Kritzer y Sale, 2004; Crowder y Figueira, 2006; Fogarty y Botsford, 2006).

Específicamente, el caso de estudios de peces arrecifales bajo un enfoque metapoblacional ha sido cuestionable (Smebdol *et al.*, 2002; Grimm *et al.*, 2002), principalmente debido a que estos organismos móviles pueden presentar migraciones inter-poblacionales cuya intensidad tiende ser alta aunque dependiente de la especie y de sus estadios de vida (Mora y Sale, 2002). No obstante, estudios actuales han demostrado que hasta los adultos de las especies más móviles, tales como los pertenecientes a las familias Lutjanidae, Serranidae, Mullidae, Scaridae, Acanthuridae, entre otros, no se movilizan más de 500 metros (Kritzer y Davies, 2005; Kritzer y Sale, 2006; Amargós *et al.*, 2008).

Se ha demostrado a través de una serie de investigaciones que durante los períodos tempranos de los peces arrecifales es cuando ocurren los principales procesos migratorios entre poblaciones, siendo la dispersión durante el período larval de las especies y sus posteriores procesos de reclutamiento los mecanismos que establecen los diferentes niveles de conectividad demográfica entre poblaciones locales (Dofour y Galzin, 1993; Munro, 2003; Sale, 2004; Leis, 2006; Pineda *et al.*, 2007; Gaines *et al.*, 2007), y dependiendo del valor de esta medida se formará o no una estructura metapoblacional en una zona determinada; entendiéndose como conectividad demográfica una medida del flujo de propágulos exitosos desde una población local a otra, contribuyendo al reclutamiento local de la población.

Los estudios de peces arrecifales bajo un enfoque metapoblacional han incrementado exponencialmente durante los últimos diez años, y han logrado realizar aportes interesantes tanto en el entendimiento teórico de las dinámicas espaciales de las especies, así como también en la conservación, manejo de áreas protegidas y explotación de recursos pesqueros. A través de este tipo de estudios, se ha recurrido al término de Metapoblaciones funcionales para los casos de peces arrecifales, el cual resta importancia a los procesos de extinciones locales y permite reconocer pequeños *set* de localidades adyacentes de un área extensa donde se pueden separar poblaciones locales, independientemente de tener o no una clara delimitación de los ambientes en forma de parches, (Harrison, 1991; Kritzer y Sale, 2006).

De esta forma, en áreas como la Gran Barrera Arrecifal, la Barrera Mesoamericana del Caribe, y algunas zonas de Indonesia y Filipinas, las cuales son localidades arrecifales relativamente continuos, se han llevado con mayor intensidad este tipo de estudios, y a través de estudios genéticos se ha demostrado que la dinámica espacial de ciertas especies pueden ser modeladas a través de una estructura metapoblacional (Planes *et al.*, 1996; Jones *et al.*, 2005; Hedgecock, *et al.*, 2008; Bay *et al.*, 2008; Planes *et al.*, 2009).

Por otra parte, el establecimiento de áreas protegidas y su manejo puede ser guiado por estos estudios a través del esclarecimiento de algunas dudas en cuanto a presión pesquera, extinciones locales, y lugares donde se deberían establecer este tipo de zonas protegidas (Man *et al.*, 1995; Crowder *et al.*, 2000; Fogarty y Botsford, 2007; Jones *et al.*, 2007). Específicamente, se han realizado una serie de conclusiones en cuanto a la dinámica espacial de peces arrecifales después de realizar estudios empíricos y aplicados dentro y alrededor de áreas marinas protegidas con severas restricciones de pescas.

Existen también dinámicas metapoblacionales del tipo fuente-sumidero en zonas donde existe un área marina protegida. Una localidad fuente es aquella donde las tasas de natalidad son mayores que las tasas de mortalidad, y donde las tasas de emigración son mayores a las tasas de inmigración; mientras que las localidades del tipo sumidero son aquellas donde las tasas de mortalidad son mayores a las de natalidad, y las tasas de inmigración mayores a las de emigración (Pulliam, 1988; 1996). Esto ha sido explicado a través de dos hipótesis establecidas anteriormente, tales como la hipótesis del flujo de biomasa, la cual plantea que la relajación de la pesca en zonas protegidas permite que en estas áreas aumentan la densidad y talla promedio de los individuos de las reservas, resultando en una emigración denso-dependiente de peces adultos desde las zonas protegidas hacia localidades aledañas (Russ y Alcalá, 1996). Una segunda hipótesis sugiere que en aquellas zonas protegidas de la pesca intensa se producen una gran cantidad de huevos y larvas, que podrían transportarse hacia zonas externas del área (Roberts, 1997).

No obstante, existen evidencias de que una población que se encuentra dentro de un área protegida no es necesariamente una población fuente y por ende alrededor de esta no se encontrará una dinámica del tipo fuente-sumidero. Muchas áreas marinas protegidas no presentan estudios de dispersión larval ni de los procesos de reclutamiento, y debido a esto es probable que una localidad del tipo sumidero sea dirigida como área marina protegida, lo cual a pesar de traer altos beneficios del tipo ecológicos no se encontrarían beneficios sobre las pesquerías fuera de la localidad (Crowder *et al.*, 2000; Little, 2007).

Por estas razones, entre las recomendaciones propuestas con más frecuencia se encuentra la de hacer un mayor esfuerzo en el estudio de las dispersiones demográficas de los individuos de las diferentes especies de peces arrecifales, principalmente durante sus estadios tempranos, ya que este tipo de patrones pueden traer implicaciones importantes en el manejo de las poblaciones, particularmente de aquellos explotados como recursos económicos (Lo-Yat *et al.*, 2005; Bode *et al.*, 2006; Ezoé y Nakamura, 2006; Little *et al.*, 2007; Zheng, 2009).

2. Ciclo de vida de los peces arrecifales

2.1. Definiciones de estadios ontogénicos

En general, los peces arrecifales, al igual que el resto de los peces marinos, presentan un ciclo de vida con diferentes estadios de duración variable dependiendo de la especie, en donde actúan diferentes agentes de mortalidad (Houde, 1987). No obstante, estos peces presentan una historia de vida bipartita dividida entre una fase pelágica larval inicial, en donde los individuos pueden encontrarse libres en la columna de agua, incluso a cientos de kilómetros de un sistema arrecifal, y posteriormente una fase bentónica en donde los juveniles y adultos se encuentran asociados al fondo coralino (Werner, 2002).

A pesar de que aún no existe un perfecto acuerdo entre los investigadores en cuanto a las etapas de desarrollo durante el ciclo de vida de los peces se puede decir que existe una secuencia generalizada de embrión (huevos), larvas, juveniles, adultos y senescentes. Cada uno de estos períodos se encuentran caracterizados por uno o dos procesos fisiológicos dominantes que determinan los cambios en sus estructuras morfológicas, capacidades fisiológicas, etológicas, y role ecológico (Figuras 2 y 3) (Fuiman, 2002).

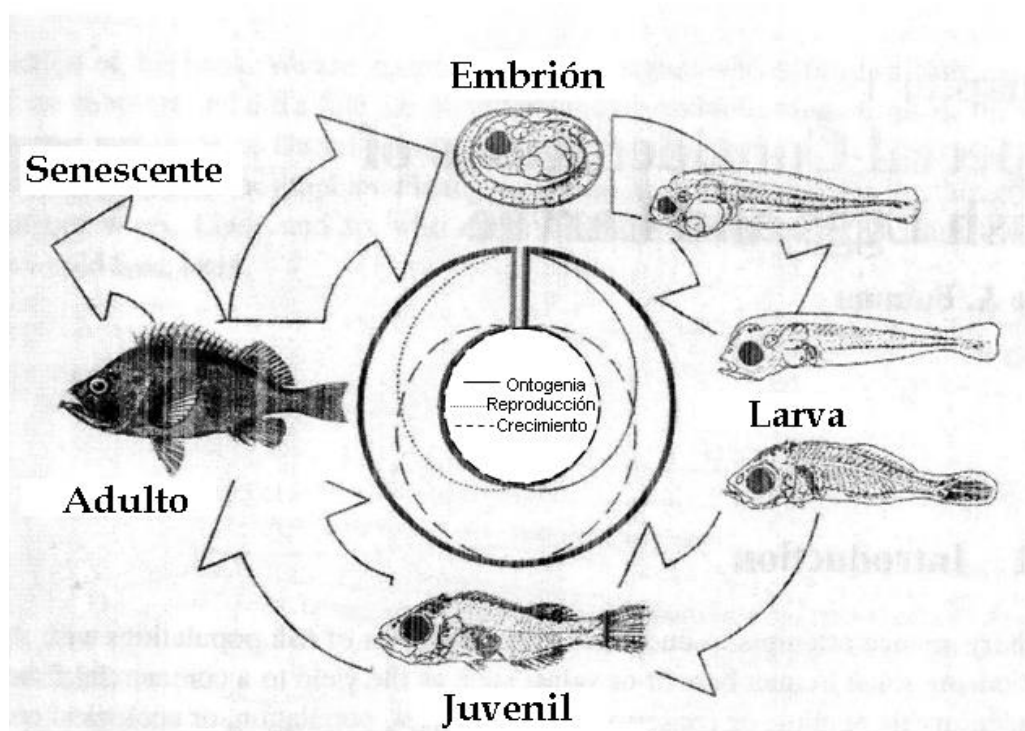


Figura 2. Ciclo de vida generalizado de los peces tomando a *Sebastes marinus* como ejemplo (Imagen tomada de Fuiman, 2002)

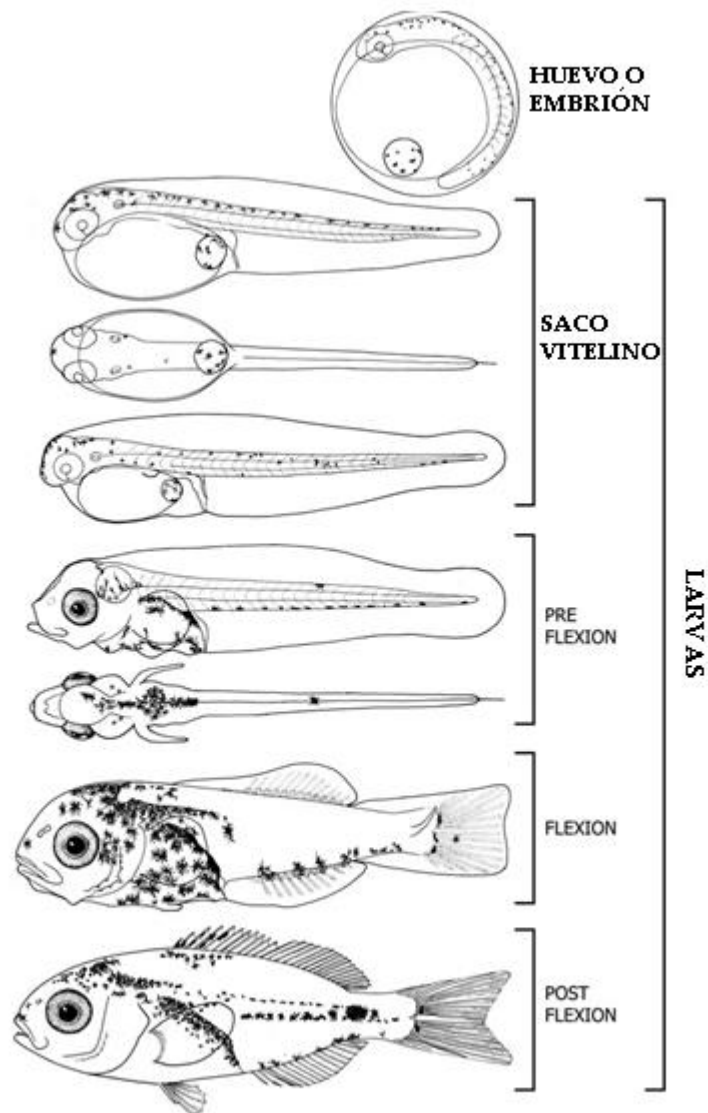


Figura 3. Estadios de desarrollo larvarios de *Diplodus sargus* (Tomado de Ré y Meneses, 2008)

Los huevos o embriones, y las larvas recién eclosionadas (larvas con saco vitelino y en estado de pre-flexión) son consideradas partículas pasivas. Posteriormente, aquellas larvas que llegan al período de flexión, en el cual la aleta caudal muestra sus primeros signos de diferenciación, específicamente cuando el último segmento de la columna vertebral (urostilo) desarrolla un giro hacia la zona dorsal, comienzan a desarrollar un conjunto de estructuras que les confieren ciertas habilidades y las convierte en organismos activos.

De esta forma, durante los estadios pelágicos de los peces arrecifales ocurren procesos de dispersión tanto pasivos como activos, y sus períodos de tiempo dependen específicamente de la especie (Tabla 1).

Tabla 1. Períodos de duración de los estadios de ciclo de vida de diferentes especies de peces arrecifales

Especie	Duración					Tipo de desove	Bibliografía
	Huevos	Pro-larva	Larvas	Juvenil	Adulto		
Especie marina promedio	horas a 7 días	50 días	150 días	165 días	3 años		Houde, 2002
Larvas Leptocephalas (Anguilliformes)							
<i>Conger conger</i>		150 - 200 días			> 12 años	Pelágico	Correia <i>et al.</i> , 2003
<i>Conger oceanicus</i>		150 - 183 días			> 12 años	Pelágico	Correia <i>et al.</i> , 2004
Gobiidae							
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>		23 a 34 días				Bentónico	Sponaugle y Cowen, 1994
<i>Gnatholepis thompsoni</i>		46 a 112 días				Bentónico	
Pomacentridae							
<i>Abudefduf saxatilis</i>	4-5 días	17 a 20 días				Bentónico	Wellington y Victor, 1989
<i>Abudefduf taurus</i>	4-5 días	20 a 23 días				Bentónico	
<i>Chromys cyanea</i>	4-5 días	27 a 34 días				Bentónico	
<i>Chromys multilineata</i>	4-5 días	24 a 34 días				Bentónico	
<i>Microspathodon chrysurus</i>	4-5 días	21 a 27 días				Bentónico	
<i>Stegastes dorsopunicans</i>	4-5 días	20 a 23 días				Bentónico	
<i>Stegastes diancaeus</i>	4-5 días	19 a 24 días				Bentónico	
<i>Stegastes leucostictus</i>	4-5 días	19 a 21 días				Bentónico	
<i>Stegastes partitus</i>	4-5 días	27 a 31 días				Bentónico	
<i>Stegastes planifrons</i>	4-5 días	17 a 25 días				Bentónico	
<i>Stegastes variabilis</i>	4-5 días	22 a 25 días				Bentónico	Wellington y Victor, 1989; París y Cowen, 2004
Labridae							
<i>Halichoeres bivittatus</i>		20 a 32 días				Pelágico	Spounagle y Cowen 1997
<i>Halichoeres radiatus</i>		20 a 28 días				Pelágico	
<i>Halichoeres poeyi</i>		22 a 29 días				Pelágico	
<i>Halichoeres garnoti</i>		20 a 31 días				Pelágico	
<i>Halichoeres pictus</i>		23 a 31 días				Pelágico	
<i>Halichoeres maculipinna</i>		23 a 37 días				Pelágico	
<i>Bodianus rufus</i>		31 a 52 días				Pelágico	
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Barbados)		38 a 94 días				Pelágico	
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (St. Croix)		7 a 14 días				Pelágico	Swearer <i>et al.</i> , 1999

Continuación Tabla 1. Períodos de duración de los estadios de ciclo de vida de diferentes especies de peces arrecifales

Especie	Duración					Tipo de desove	Bibliografía
	Huevos	Pro-larva	Larvas	Juvenil	Adulto		
Lutjanidae							
<i>Lutjanus analis</i>		30 días				Pelágico	París <i>et al</i> , 2005; Claro y Lyndeman, 2003
<i>Lutjanus griseus</i>		32 días				Pelágico	París <i>et al</i> , 2005; Claro y Lyndeman, 2003
<i>Lutjanus apodus</i>		32 días				Pelágico	París <i>et al</i> , 2005; Claro y Lyndeman, 2003
<i>Lutjanus synagris</i>		34 días			4 a 19 años	Pelágico	Luckhurst <i>et al.</i> , 2000; París <i>et al</i> , 2005; Claro y Lyndeman, 2003
Haemulidae							
<i>Haemulon flavolineatum</i>		14 a 30 días	175 a 450 días			Pelágico	Claro y Lyndeman, 2003
<i>Haemulon parra</i>		16 días	175 a 450 días			Pelágico	
<i>Anisotremus virginicus</i>		18 días	175 a 450 días			Pelágico	
<i>Anisotremus surinamensis</i>		18 días	175 a 450 días			Pelágico	
Serranidae							
<i>Mycteroperca microlepis</i>		44 días	4 - 7 años	30 - 37 años		Pelágico	Thompson y Munro, 1983
<i>Mycteroperca bonaci</i>		42 días	4 - 7 años	30 - 37 años		Pelágico	Thompson y Munro, 1983
<i>Epinephelus striatus</i>		42 días	4 - 7 años	30 - 37 años		Pelágico	Thompson y Munro, 1983
<i>Epinephelus guttatus</i>		42 días	4 - 7 años	30 - 37 años		Pelágico	Alvarez, 2004
<i>Cephalopholis fulva</i>		44 días	4 - 7 años	30 - 37 años		Pelágico	Thompson y Munro, 1983
Acanthuridae							
<i>Acanthurus chirurgus</i>		6 a 25 días				Pelágico	Bergenius <i>et al.</i> , 2002

Anteriormente se creía que existía una relación positiva entre la duración larval planctónica y la distancia potencial de dispersión, de forma tal que aquellas especies con períodos larvales pelágicos cortos (pocos días) tendrían un proceso de dispersión corto, mientras que aquellas especies con períodos larvales pelágicos largos (meses) tendrían un potencial dispersivo mucho mayor (Caley *et al.*, 1996; Dixon *et al.*, 1999). No obstante, aunque esto puede cumplirse para ciertas especies (Aoki y Miyashita, 2000), no es una regla entre especies de peces arrecifales (Swearer *et al.*, 2002; Hickford y Schiel, 2003), ya que se ha evidenciado que durante el período final de las fases planctónicas de los peces arrecifales (larvas en flexión y postflexión), los individuos desarrollan capacidades natatorias y sensoriales que les permite ser partículas activas en la columna de agua (Leis, 1991).

De esta forma, el patrón dispersivo de los huevos y la fase inicial de las larvas tiende a ocurrir de una forma pasiva, en donde influyen tanto los patrones físicos de la zona como del hábitat y del patrón reproductivo y/o desove de los adultos. Los parámetros físicos de las zonas marinas responden a una combinación de patrones de circulación de las masas de agua formada por vientos dominantes, orientación de las costas y topografía del fondo marino; estos tienden a formar estructuras de retención o de dispersión tales como giros eddies, contracorrientes, turbulencias, estratificaciones, entre otros procesos (Roberts, 1997).

Por otra parte, los individuos progenitores al presentar diferentes patrones reproductivos (territoriales, grupos migratorios formadores de agregaciones reproductivas) y diversas estrategias reproductivas (dispersadores de huevos en sustratos abiertos pelágicos o demersales, ocultadores de progenie, cuidadores y criadores) (Balon, 1984), presentarán diferencias de movimientos interpoblacionales durante los períodos pasivos. Esto implicaría que aquellos huevos que son expulsados hacia la columna de agua (huevos pelágicos), presentan desde períodos muy tempranos un mayor potencial dispersivo en comparación con los huevos bentónicos. Por su parte aquellas especies que presentan desove de huevos bentónicos, y con desarrollos larvales planctónicos de períodos cortos presentan mayores probabilidades de ingresar exitosamente a la misma población local (auto-reclutamiento) (Grantham *et al.*, 2003, Leis y McCormick, 2006).

Posteriormente, cuando las larvas se encuentran en su período pelágico final (flexión y post-flexión), desarrollan un conjunto de habilidades que les permite controlar sus distribuciones tanto horizontal como verticalmente (Cowen *et al.*, 2000), mantener patrones espaciales segregados entre estadios ontogénicos y especies (Leis y Carson-Ewart, 2001), y realizar una búsqueda activa de hábitat a reclutar a través de respuestas etológicas y fisiológicas a ciertos estímulos químicos, pudiendo llegar a detectar olores, sonidos e intensidad de luz (Leis, 2007).

Este tipo de conductas permite que las especies seleccionen el hábitat en el cual reclutan (Fisher *et al.*, 2000; Leis y Carson-Ewart, 2003), llegando incluso a no asentarse directamente en un sistema arrecifal, sino más bien sobre hábitat denominados guarderías, tales como praderas de hierbas marinas y/o raíces

sumergidas de mangles y posteriormente, durante sus estadios pre-adultos o juveniles migrar hacia zonas arrecifales.

2.2. Mortalidad de los estadios tempranos de peces arrecifales

Las tasas de mortalidad natural y de crecimiento de los peces arrecifales se encuentran fuertemente acoplados durante los estadios tempranos de las especies, llegando a tener valores bastante altos durante sus primeras fases y tienden a declinar gradualmente con su tamaño y edad, hasta llegar a ser relativamente estables en la madurez (Houde, 2002) (Fig. 4). La elevada fecundidad de la mayoría de peces marinos y las bajas densidades de adultos, sugiere una tasa de mortalidad extremadamente alta para cada clase de edad, siendo durante los estadios tempranos cuando ocurre la mayor parte de esta mortalidad (Houde, 1987; Leis, 1991). Es por esta razón, que las características de la mortalidad larval se encuentran íntimamente relacionadas a procesos básicos en la dinámica poblacional de los peces, incluyendo los mecanismos regulatorios denso-dependientes, la relación entre el stock y el reclutamiento y la determinación del vigor de las clases etarias (May, 1974).

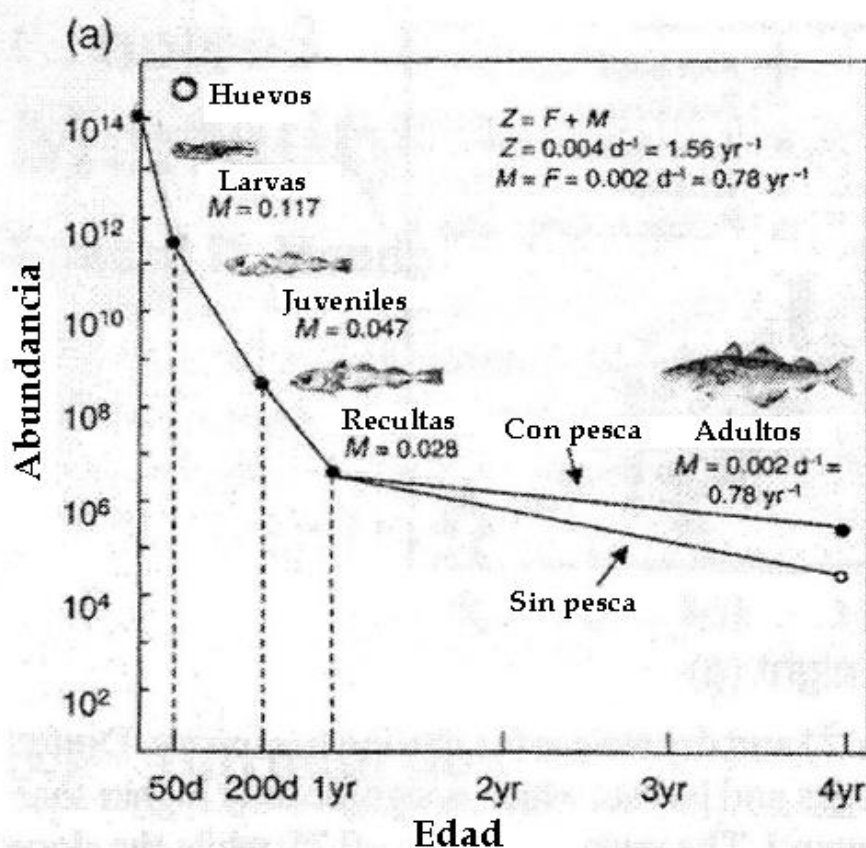


Figura 4. Ilustración conceptual de las tasas de mortalidad de diferentes estadios durante el ciclo de vida de los peces marinos. M= mortalidad natural, F= mortalidad por pesquerías, Z= mortalidad total (Imagen tomada de Houde, 2002).

En promedio se ha estimado que los huevos pelágicos marinos tienen una tasa de mortalidad entre el 2 y 10% diariamente, mientras que las larvas presentan 21,3% de mortalidad diaria (Houde y Zastrow, 1993; Houde, 2002), de esta forma se debería esperar que especies con períodos larvales altos presenten menos probabilidades de convertirse en reclutas. En general, es posible que el 99,9% de los individuos mueran antes de llegar a la edad recluta (Houde, 1987), lo cual, considerando una fecundidad entre 28.750 y 595.700 huevos fertilizados por hembra madura de algunas especies de peces arrecifales (Manickchand-Dass, 1987), se esperaría que solamente entre 28 y 595 individuos por hembra desovada, tengan probabilidades de reclutar exitosamente. Adicionalmente, se ha estimado que en general 9% de los reclutas sobrevivirán y llegarán a un estadio adulto (Acosta y Appeldoorn, 1992)

Sin embargo, estas probabilidades varían dependiendo de un conjunto de parámetros bióticos y abióticos que se inter-relacionan entre sí (Fig. 5). Tal es el caso en el cual los individuos no reclutan directamente sobre sistemas arrecifales sino que lo hacen en ambientes guarderías (Bell y Westoby, 1986; Olney y Boehler, 1988).

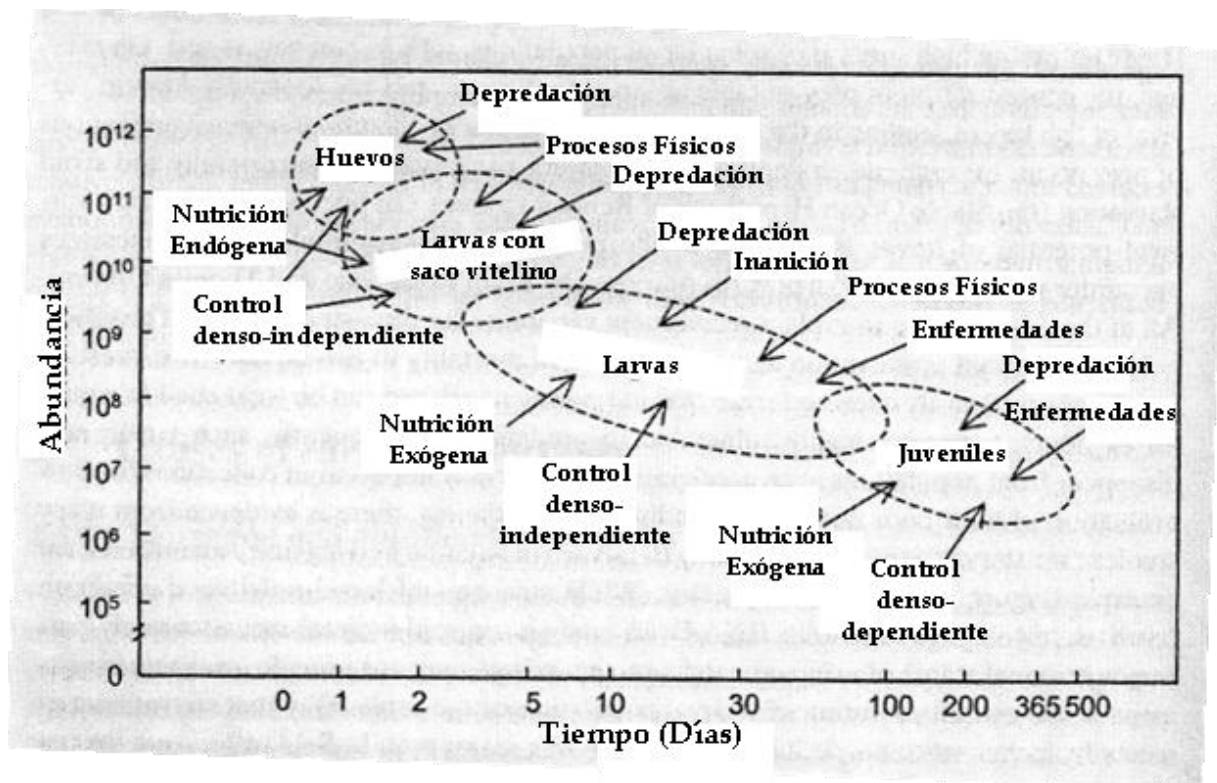


Figura 5. Curva conceptual de sobrevivencia de los diferentes estadios tempranos de peces marinos, mostrando los factores que afectan la mortalidad y crecimiento de los individuos (Tomado de Houde, 1987).

En general, la depredación es la principal causa de mortalidad de los peces arrecifales (Hunter, 1984; Hixon, 1991; Bunn y Webb, 2000); sin embargo, en los primeros estadios larvales se puede incluir a los procesos de inanición y deficiencias nutricionales como una de las causas de mayor importancia, las cuales a su vez hacen a las larvas más vulnerables a la depredación (Smith, 1984; Houde, 2002).

Una de las primeras hipótesis relacionadas con la disponibilidad de alimento y las tasas de mortalidad durante la transición de las larvas de peces con una alimentación endógena (larvas con saco vitelino) a larvas con alimentación planctófaga es la titulada *Hipótesis del Período Crítico*, la cual fue citada por Hjort en 1914 (Hempel, 1984). Esta hipótesis propone que existen altas probabilidades de mortalidad por inanición si las larvas en transición alimenticia se encuentran en un ambiente con altas limitaciones de alimento, mientras que si las concentraciones de alimento son abundantes las probabilidades de sobrevivir son mayores.

Esta hipótesis ha sido confirmada en diversos estudios en campo y laboratorio (Lasker, 1987; Houde, 2002); no obstante, esto llevó a otras incógnitas puesto que en promedio, las concentraciones de alimento en los ecosistemas marinos son bastante bajos en comparación a la demanda de las larvas de peces. Por esta razón, se han realizado extensiones a la hipótesis de Hjort entre las cuales las más debatidas son:

a. Hipótesis *Match-Mismatch* de Cushing formulada en 1974. Propone que el desove de los peces deberían encontrarse sincronizados a los *blooms* fitoplanctónicos del área, y de esta forma existiría las concentraciones de presas requeridas por las larvas tempranas (Houde, 2002).

b. Hipótesis de la estabilidad oceánica de Lasker formulada en 1975. El autor de ésta hipótesis se basó en experimentos de campo y laboratorio que indicaban la existencia de un umbral mínimo de concentración de presas diarias por larva; y que la rápida detección por parte de la larva de un área donde se satisface éste mínimo es vital en sus sobrevivencias. Lasker propuso que si las condiciones ambientales son de calma y estabilidad, sin grandes eventos de mezcla horizontal y/o vertical de la columna de agua, las larvas pueden encontrar áreas donde las concentraciones de presas sean las idóneas para la satisfacción de sus necesidad fisiológicas aumentando sus tasas de sobrevivencia (Lasker, 1984).

c. Hipótesis del contacto larva de pez - plancton de Rothshild y Osborn. Esta hipótesis propone que las larvas de peces pueden tener una mayor tasa de encuentro de presas, aún en áreas de baja concentración de alimentos, si en la columna de agua se forman turbulencias a pequeñas escalas. De otra forma, el encuentro depredador-presa dependería de las habilidades de la larva en localizar a su presa (Miller, 2002).

d. Hipótesis de retención de larvas o miembro-vagabundo de Sinclair propuesta en 1988. La hipótesis formulada propone que el desove de ciertas especies ocurre

en períodos específicos de ciertas características circulatorias y en localidades prefijadas por los adultos o “miembros” de la población. A través de esta vía se aumentaría el tiempo de retención de los huevos y larvas con sacos vitalitos (partículas pasivas) hasta que éstas sean capaces de desarrollar sus habilidades y el control propio de sus distribuciones, y se conviertan en “miembros” (reclutas) de una determinada población. Aquellos individuos denominados como “vagabundos” son los que fallan en encontrar un lugar adecuado de asentamiento y no completan exitosamente su ciclo de vida (Werner, 2002).

e. Hipótesis del triángulo migratorio de Hardy Jones formulada en 1968. A través de esta hipótesis se propone que los peces adultos desovan en zonas determinadas y que a su vez estas áreas de desove se encuentran en los límites cercanos de áreas denominadas guarderías (estuarios, raíces de mangle sumergidas, praderas de fanerógamas), en donde a través de procesos físicos los huevos y larvas puedan ser transportadas hasta estos lugares donde existen mayores probabilidades de sobrevivencia y crecimiento de los estadios tempranos, de forma tal que posteriormente los juveniles pueden ingresar exitosamente a una población de adultos maduros (Secor, 2002).

Varias investigaciones han indicado que especies pertenecientes a las familias Haemulidae (*Haemulon flavolineatum*, *H. parrai*, *H. sciurus*); Lutjanidae (*Lutjanus apodus*, *L. mahogoni*, *Ocyurus chrysurus*), Scaridae (*Scarus iseri*, *Sparisoma chrysopterum*), Sparidae y Syngnathidae, son dependientes de sistemas de guarderías en su sobrevivencia durante sus estadios pre y post-reclutamiento (Nagelkerken *et al.*, 2001; Huojbers *et al.*, 2008a,b) ya que estos sistemas ofrecen ciertas ventajas, tales como calidad de refugio y mayor eficiencia en obtención de recursos alimenticios. De esta forma, las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento tienden a incrementarse en un período que es altamente crítico en cuanto a mortalidad se refiere (Houde, 2002).

Una mayor heterogeneidad espacial puede influir en la tasa de depredación y de escape-refugio de las especies de peces arrecifales. La complejidad estructural de algunos ambientes cercanos a los arrecifes coralinos (praderas de hierbas marinas y raíces sumergidas de mangle) influyen en las tasas de reclutamiento de juveniles, así como también en las probabilidades de sobrevivencia y de crecimiento de éstos. Igualmente, otros aspectos en la calidad ambiental de los arrecifes influyen en las tasas de crecimiento de los estadios juveniles, tales como altos porcentajes de cobertura de coral vivo y valores diversidad de colonias coralinas (Ebeling y Hixon, 1991; Jones, 2002). Es importante destacar, que a diferencia de los huevos y larvas tempranas, los juveniles presentan controles denso-dependientes, específicamente regulaciones por procesos de competencia por alimento y refugio (Keniyen *et al.*, 1999; Houde, 2002; Mumby *et al.*, 2004).

Actualmente, en el área del Caribe se han llevado a cabo estudios que identifican la utilización e importancia de hábitat específicos en las migraciones ontogénicas de los peces arrecifales. Sin embargo, hasta los momentos se ha evaluado únicamente la estructura comunitaria de peces arrecifales juveniles y adultos (Wolanski y Sarsenski, 1997; Nagelkerken *et al.*, 2000, 2001); pero se han realizado pocos esfuerzos para evaluar la influencia de los ambientes guarderías

en los ensamblajes larvarios de los peces de los sistemas arrecifales (Olney y Boehler, 1988; Laegdsgaard y Jonson, 1995; Rooker *et al.*, 1996; Tolan *et al.*, 1997; Herrera *et al.*, en preparación).

2.3. Crecimiento de los estadios tempranos de peces arrecifales

La importancia del crecimiento durante el período larval se ha demostrado en investigaciones de campo y laboratorio de peces arrecifales bajo las hipótesis “crecimientos más rápidos son mejores” y “cuanto más grande mejor” (Houde, 1987; Searcy y Spounagle, 2001; Shima y Findlay, 2002; Bergenius *et al.*, 2002, Vigliola y Meekan, 2002).

Una tasa de crecimiento rápida, minimizaría la duración de los primeros estadios y reduciría el tiempo de exposición a los grandes depredadores, específicamente a aquellos que son selectivos con sus presas y remueven a las larvas más pequeñas y lentas (Houde, 2009). Al mismo tiempo, se ha evidenciado que en algunas especies, las fracciones de larvas que presentan una tasa de crecimiento lento de una misma cohorte son más vulnerables al canibalismo y a pequeños depredadores, incluso cuando todas las larvas presenten el mismo tamaño (Takasuka *et al.*, 2003, 2004).

La tasa de crecimiento durante el período larval se encuentra influenciada tanto por factores exógenos y endógenos. Entre los factores exógenos se encuentran la calidad y cantidad de alimento, temperatura, oxígeno, salinidad y las interacciones con otros organismos; los factores endógenos incluyen el aporte genético, la contribución maternal y la historia de crecimiento previa del individuo (Jones, 2002).

Entre los factores exógenos mencionados, se ha determinado que la disponibilidad de alimento y la temperatura son aquellos que presentan una mayor determinación en la tasa de crecimiento de los estadios tempranos de los peces. En general, la temperatura controla directa (fisiológicamente) e indirectamente (ecológicamente) los procesos en los estadios tempranos de los peces. La disponibilidad de alimento se encuentra íntimamente relacionada con la temperatura ambiental controlando no solo las tasas de alimentación y crecimiento de las larvas y juveniles de los peces arrecifales, sino también las tasas de consumo y crecimiento de sus depredadores, presas y competidores (Houde, 2009).

Esta alta dependencia de la temperatura se debe a que las tasas de desarrollo, metabolismo, consumo y crecimiento de los estadios temprano s incrementan proporcionalmente con la temperatura, y decaen precipitadamente al sobrepasar los valores de tolerancia a las altas temperaturas (McCormick y Molony, 1995; Jordaan y Kling, 2003).

Con respecto a los factores endógenos, se han realizado varios estudios que han demostrado la gran influencia que presentan las características maternas sobre la calidad de los huevos y larvas. Las condiciones nutricionales de la madre en el momento de la gametogénesis puede influir en la calidad de los huevos, y esto influirá directamente en la tasa de crecimiento durante los primeros estadios larvales y sus tasas de mortalidad (Leis y McCormick, 2006).

El tamaño de la larva que eclosiona de los huevos, así como el tamaño del saco vitelino de las larvas tempranas y la morfología inicial entre individuos de

una misma especie de peces arrecifales pueden variar considerablemente dependiendo de la inversión energética de los progenitores durante el ciclo reproductivo. De esta forma, existe una tendencia a que hembras de gran tamaño producen huevos y larvas de mayor tamaño en comparación a otras hembras de menores tallas, originándose ventajas y desventajas de tamaño entre larvas de una misma población, y puede mantenerse por largo tiempo (McCormick, 1999).

2.4. Dispersión Larval

Anteriormente se percibían los procesos de dispersión de larvas como fenómenos dependientes, principalmente, de procesos físicos, en los que las larvas de invertebrados y vertebrados marinos se comportaban como partículas pasivas incapaces de definir sus patrones de distribución (Gaines *et al.*, 1985; Banse, 1986; Roberts, 1997) y al mismo tiempo se generalizaba a las dispersiones planctónicas como procesos de gran escala espacial (Dethier *et al.*, 2003). Los patrones de circulación de las masas de agua formada por vientos dominantes, orientación de las costas y topografía del fondo marino, tienden a formar giros, eddies, contracorrientes, entre otros procesos, que influyen en la vía en que las larvas son dispersados y/o retenidas desde las localidades donde son originados hasta el punto donde ocurrirá el reclutamiento. Sin embargo, también es de gran importancia la influencia de las interacciones biológicas de los individuos con el ambiente en el proceso de dispersión

Las primeras estimaciones de dispersión larval para sistemas marinos fueron simplificados a modelos de advección y difusión, o modelos de partículas pasivas, los cuales emplean el tipo y magnitud de las corrientes para definir el potencial de esparcimiento considerando en oportunidades la posible duración larval y la tasa de mortalidad de las larvas como únicas variables biológica (Schultz y Cowen, 1994; Clarke, 1995; Cowen *et al.*, 2000).

Los estudios fundamentados en este tipo de modelos se basaron en las estadísticas del campo de flujo oceanográfico, proporcionando conclusiones teóricas bastante acertadas en cuanto a la escala potencial dispersiva de diferentes tipos de larvas. Sin embargo, este tipo de estudios no proveen resultados lo bastante ajustados a la realidad, puesto que no consideran los factores biológicos asociados a cada tipo de larva, los cuales pueden mediar la dispersión dirigida por las condiciones oceánicas. Este tipo de estimaciones han predicho que en el área del Caribe, las larvas presentan una distancia de dispersión potencial desde una localidad fuente a una receptora de 140 Km., lo cual es un valor mucho mayor al estimado en estudios empíricos al igual que los predichos en otras regiones arrecifales del mundo (Pacífico) (Leis, 1984; Victor, 1987; Clarke, 1995).

La mayoría de las larvas de peces presentan habilidades natatorias y sentidos desarrollados, y se ha llegado a demostrar a través de estudios de comportamiento que una larva de pez presenta velocidades promedio de 20,6 cm/seg; incluso alcanzan velocidades máxima de 65 cm/seg; por tal sentido se ha considerado que las larvas de peces arrecifales pueden alcanzar una distribución horizontal hasta de 50 Km (Leis, 1991; Leis y McCormick, 2006). No obstante aun hay mucho que explorar en cuanto a sus habilidades en el control de su dispersión larval, y si estas son usadas para mantenerse cerca de su lugar de origen o más

bien son empleadas para trasladarse grandes distancias lejos de éste; ya que estudios genéticos indican que existe una variedad de procesos biofísicos que hacen mucho más lenta la pérdida larval desde una población local, lo cual favorece tanto la retención local como la supervivencia a grandes distancias (Planes *et al.*, 1996).

Por su parte, modelos teóricos probados empíricamente, donde se mezclan la física oceanográfica junto con la biología de las larvas, indican que el número de larvas retenidas en los sistemas arrecifales es mayor al número de larvas que se dispersan a grandes distancias, en donde es altamente probable que la mayoría de las especies que emplean estructuras sensoriales y locomotoras se encuentran capacitadas para minimizar su transporte hacia un arrecife de asentamiento desde su origen (Cowen *et al.*, 2000; Cowen, 2006; Jones *et al.*, 2005).

Durante los últimos años se han venido desarrollando modelos biofísicos empleando el flujo de trayectorias de los estadios planctónicos de los peces arrecifales a partir de un modelo de circulación oceánico de alta resolución bajo el esquema estocástico de Lagrangian, generando un modelo basado individualmente para la dispersión larval, el cual incluye como parámetros biológicos la duración pelágica de las larvas, comportamiento larval (capacidad de nado horizontal y vertical) y estrategias del desove de los adultos (frecuencia y estacionalidad) (Cowen *et al.*, 2006). Este tipo de modelos generan curvas de dispersión y redes de conectividad a través de matrices de probabilidades de transición, las cuales describen las probabilidades de movimiento de una larvas desde un estado inicial (huevos, estadio temprano larval) a otro (reclutas) en un sistema dinámico y han sido empleadas ampliamente en investigaciones similares (París *et al.*, 2005, 2007; Werner *et al.*, 2007).

Este tipo de matrices son de un considerable valor en estudios metapoblacionales y genéticos, así como también en evaluaciones de conservación. Al mismo tiempo, las matrices de transición proveen una herramienta ideal para el análisis de sensibilidad sobre las interacciones de los factores biofísicos que influyen durante el período pelágico de las larvas de peces arrecifales (desde el desove de los huevos hasta el asentamiento) (Caswell, 2001).

Bajo esta metodología, los investigadores han evaluado hipótesis de procesos determinantes en la dinámica espacial de los peces arrecifales tales como los son los procesos de retención y reclutamiento (Doherty y Fowler, 1994; Forrester *et al.*, 2006) y procesos reguladores y/o denso-dependientes durante los estadios tempranos de los peces arrecifales (Hughes, 1984, 1990; Sale y Tolimieri, 2000; Hixon y Webster, 2006). Igualmente, en este tipo de estudio otras variables pueden ser agregadas y evaluadas, tal como lo realizaron Siegel *et al.* (2008), quienes al agregar un coeficiente de variación espacial en un modelo de difusión obtuvieron una medida eficiente que relaciona la heterogeneidad espacial y la tasa de reclutamiento, demostrando que los procesos de conectividad son espacialmente heterogéneos, incluso en zonas uniformes, y que los procesos de reclutamiento en peces arrecifales pueden encontrarse estrechamente vinculados a procesos estocásticos.

Considerando los estudios realizados hasta ahora en el área del Caribe, se han llegado a conclusiones con respecto a un posible patrón biogeográfico

generado debido a la estructura geológica de la región, los patrones circulatorios de las masas de aguas y de la dispersión larval de diferentes organismos marinos dentro de los límites del Caribe (Cowen, 2006). De esta forma, actualmente, Bustamante y París (2008), propusieron dividir a toda la región en 15 eco-regiones (Fig. 6), lo que indicaría un número mayor a las nueve regiones propuestas anteriormente por Spalding *et al.* (2007).

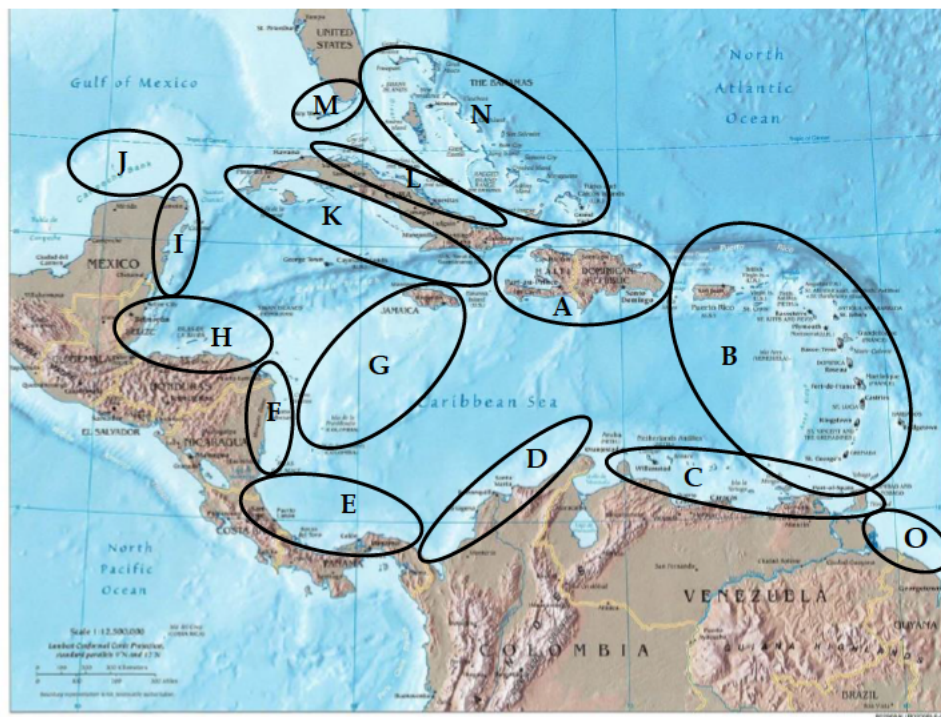


Figura 6. Mapa del Caribe señalando las eco-regiones propuestas por Bustamante y París (2008).

Cada una de las eco-regiones del Caribe están conformadas por un conjunto de poblaciones locales, y es muy probable que entre estas poblaciones se formen diversos patrones migratorios de peces arrecifales durante los estadios planctónicos, pudiéndose formar diversos tipos de estructuras metapoblacionales. Por esta entre otras razones, es que la división de la región del Caribe en eco-regiones, presenta intereses más allá de los académicos, ya que para que las medidas adecuadas de los planes de conservación se hagan efectivas y perdurables en el tiempo dentro de la región, es fundamental obtener toda aquella información que permita entender las dinámicas espaciales de los organismos que residen en el área y con ello las conexiones entre poblaciones y ecosistemas (Grober-Dunsmore y Keller, 2008).

Específicamente, una de las eco-regiones del Caribe corresponde al área del Caribe Sur, denominado como corredor del Caribe Sur, y comprende un número importante de las islas oceánicas de Venezuela, tales como el Archipiélago Las Aves, Archipiélago Los Roques y La Blanquilla. Debido al patrón de corrientes que prevalece en la región del Caribe Sur (este a oeste) y a la proximidad de todas estas islas entre sí, se deberían iniciar investigaciones que aporten la información necesaria para conocer el grado de conexión entre estos complejos arrecifales, que

sirvan de base para promover programas de manejo ambiental que tomen en cuenta que las causas que originen cualquier efecto negativo sobre un área determinada (disturbios antropogénicos, enfermedades sobre las comunidades bentónicas, entre otras) pueden esparcirse fácilmente entre localidades.

Hasta los momentos, aún es bastante limitada la información disponible de las dinámicas espaciales de los organismos marinos dentro de dicha unidad del Caribe Sur. Es destacable que estudios teóricos en el modelaje de las dinámicas poblacionales de peces arrecifales de la zona, permitirán realizar aportes al desarrollo ecológico conceptual y al establecimiento de estrategias de manejo y conservación, ya que a través de estos se podrán establecer y evaluar los factores que dirigen las fluctuaciones poblacionales y determinan la persistencia o extinción de las especies y establecer la interacción de las dinámicas poblacionales a diferentes escalas espaciales (locales y regionales).

2.5. *Reclutamiento*

El final del período pelágico larval, ocurre con el proceso de reclutamiento. Un recluta es un juvenil que se establece dentro de la población arrecifal, y este proceso se define como el número de sobrevivientes al final del estadio larval (Jones, 1991). El reclutamiento ha sido empleado como una estimación indirecta del asentamiento, el cual es el proceso de transición desde el estadio larval (pelágico) al estadio juvenil (demersal o bentónico). Esto involucra una interacción entre la densidad local de larvas de estadios tardíos competentes al asentamiento y la disponibilidad de ambientes bentónicos habitables (Hixon y Webster, 2006).

Los peces arrecifales muestran una gran variabilidad en la tasa de reclutamiento de sus especies, lo cual podría ser generado como una consecuencia de la variabilidad en las tasas de mortalidad durante sus estadios tempranos, aunque la supervivencia en cada estadio específico es fuertemente dependiente de las relaciones entre las tasas de crecimiento y mortalidad (Houde, 1987). De esta forma, se piensa que condiciones ambientales favorables promueven un crecimiento rápido y un período larval corto, reduciéndose así las probabilidades de muerte por inanición o depredación (Houde, 2009).

Werner y Gilliam (1984), discutieron la relación entre mortalidad y crecimiento (M/G) en el contexto de las estrategias de historias de vida de los peces como un indicador del fitness, y propusieron que el incremento de esta tasa durante sus cambios ontogenéticos incrementarían sus probabilidades de supervivencia. Houde en 1997, realizó una serie de aplicaciones a las fórmulas propuestas por Werner y Gilliam (1984) y demostró que en los estadios larvales la tasa M/G es mayor a 1, debido a las altas mortalidades y a la pérdida importante de biomasa durante este período. A medida que los individuos se van desarrollando las tasas de mortalidad y crecimiento disminuyen, de forma tal que la relación M/G tiende a disminuir. De esta forma, el autor determinó que la edad de la cohorte en la cual la relación M/G cambie de > 1 a < 1 podría tomarse como un indicador del potencial de reclutamiento de la población, considerando que se espera una mayor tasa de reclutamiento en cuanto más rápido los juveniles realicen dicho cambio (Houde, 2009).

Es de destacar que los procesos de reclutamiento son altamente complejos y por ende no se puede señalar un único estadio y/o proceso a lo largo de la fase temprana de los peces, como el agente causante de la variabilidad de la tasa de reclutamiento (Leis y McCormick, 2006). El reclutamiento puede ser controlado en los estadios más tempranos (huevos y larvas tempranas) a través de factores ambientales y denso-independientes (Houde, 2002, 2009), pero una regulación denso-dependiente durante los períodos de las larvas tardías y juveniles pueden ser decisivas en la determinación del número de reclutas por cohorte (Armsworth, 2002; James *et al.*, 2002; Houde, 2009). Por otra parte, ciertos estudios han evidenciado que la variabilidad en la tasa de reclutamiento en zonas arrecifales se encuentren relacionados con los procesos de dispersión larval en vez de los patrones de crecimiento y sobrevivencia en su período planctónico (Cowen y Spounagle, 1997).

En diferentes zonas arrecifales, se ha determinado que existe un alto nivel de auto-reclutamiento derivado de ciertos comportamientos de permanencia local de los individuos, a pesar de sus prolongados estadios planctónicos y su posible dispersión durante éste período pelágico (Jones *et al.*, 2005; Hedgecock, *et al.*, 2007; Bay *et al.*, 2008). Ciertas investigaciones han demostrado que una fracción substancial de reclutas (entre el 10 y poco más del 50%) provienen del mismo arrecife donde fueron desovados (Swearer *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 1999; París y Cowen, 2004) y estas han sido fuertes evidencias de que al menos ciertas especies de peces arrecifales pueden formar una estructura metapoblacional.

Una combinación de mecanismos físicos y biológicos, tal como los explicados anteriormente, soportan una alta tasa de auto-reclutamiento en varias especies de peces arrecifales. No obstante, una fracción importante de individuos pre-reclutas de dichas especies, frecuentemente tienden a esparcirse activa o pasivamente hacia otros sistemas arrecifales desde la localidad de desove, estableciéndose así una estructura metapoblacional a una escala geográfica variable entre especies y determinada por sus potenciales dispersivos (Cowen *et al.*, 2000; Doherty, 2006; Cowen *et al.*, 2006).

III. EXPLORACIÓN DE DINÁMICAS POBLACIONALES DEL MERO TOFIA (*Epinephelus guttatus*) A TRAVÉS DE UN MODELO MATRICIAL.

Entre los objetivos de la ecología de peces arrecifales se han postulado estudios del estatus de las poblaciones y su viabilidad en el tiempo. El concepto de viabilidad de las poblaciones ha sido formalmente definido como la probabilidad de persistencia de una población determinada a lo largo de un período de tiempo relativamente extenso (Ruggiero *et al.*, 1993), y entre los índices empleados para analizar esta viabilidad se encuentran estudios en tasas de mortalidad (natural y pesquera), tasas de reclutamiento y biomasa de los *stocks* pesqueros (Smith y Richardson, 1977; Gulland, 1983; Sparre y Venema, 1995).

El desarrollo de modelos poblacionales matriciales (Caswell, 1996, 2001) ha permitido analizar la contribución de los diferentes estadios de peces arrecifales a la viabilidad de la población en el tiempo (Rochet, 2000), y es uno de los métodos con mayor auge en la actualidad tanto para el estudio de dinámicas poblacionales de peces a escalas locales (González-Olivares, 2009; Hanson, 2009) como regionales (Armsworth, 2002; James *et al.*, 2002; Mantzouni *et al.*, 2007; Figueira *et al.*, 2006, 2009).

A continuación se mostrarán análisis realizados con un modelo desarrollado en este trabajo con el fin de explorar la dinámica poblacional de un pez arrecifal con diferentes estructuras espaciales posibles. Estos modelos se basaron en otras investigaciones teóricas y de campo, especialmente los trabajos realizados por Armsworth (2002); James *et al.*, (2002); y Forrester *et al.*, (2006). Los análisis fueron ejecutados con el programa matemático Maple (Versión 10). Los modelos suponen un ambiente hipotético en el cual no se considera la distancia entre hábitat ni factores denso-dependientes en ningún estadio. Sin embargo, permitirán comparar peces arrecifales con diferentes historias de vida, en donde el hábitat juega un papel fundamental dentro de cada uno de sus estadios. Estos modelos pueden establecer la base para futuros trabajos con modelos más realistas, y estructurados, que permitan responder otras preguntas biológicas fundamentales con respecto a la permanencia y extinción de grupos de poblaciones, en ambientes fragmentados.

La especie analizada es la denominada comúnmente como mero tofia (*E. guttatus*). Es una especie de la familia Serranidae, hermafrodita protogínico común en fondos someros rocosos o coralinos. Los adultos tienden a formar agregaciones reproductivas entre los 5 a 10 días posteriores a la luna llena en aquellos meses del año donde las temperaturas oscilan entre 22 y 25 °C (McFarlan *et al.*, 1985; Colin, 1992; Giménez *et al.*, 2003). Se han encontrado hembras maduras próximas a desovar durante los meses de enero y febrero en ciertas zonas arrecifales del país y del resto del Caribe (Thompson y Munro, 1983; Cervigón, 1991; Álvarez, 2004).

Al igual que otras especies pertenecientes a la familia Serranidae, los adultos de *E. guttatus* tienden a migrar una vez al año a zonas específicas, cercanas o lejanas de sus arrecifes residentes, con fines reproductivos (Thompson y Munro, 1983). Una vez que se produce el desove en el sitio de agregación, los adultos retornan a sus arrecifes residentes, mientras que los huevos y larvas pueden migrar hacia un arrecife cercano o un sistema de guarderías, convirtiéndose en

juveniles dentro del hábitat en el cual asentaron. Los juveniles que reclutaron en ambientes guarderías, pueden permanecer en ellos hasta su edad próxima a la madurez y posteriormente migrar hacia un sistema arrecifal (Sale, 1991; Nagelkerken, 2001). El resto de los estadios de su ciclo de vida se llevará a cabo dentro del sistema arrecifal, y sólo cuando sean adultos maduros, migraran una vez al año a los sitios de agregaciones reproductivas.

En general, cada hembra madura de esta especie desova una vez al año, siendo sus huevos pelágicos, esféricos y de pequeños tamaños (Cervigón, 1991; Richards, 2006). Las hembras pueden madurar a tallas de 26 cm y a medida que avancen en edad y/o tamaño tienen fecundidades mayores, de esta forma se tiene que hembras menores a 38 cm llegan a desovar hasta 526.358 huevos (293.231 ± 158.359), mientras que hembras mayores a 38 cm pueden llegar a desovar hasta 4.170.310 huevos ($1.470.803 \pm 176.356,81$) (Thompson y Munro, 1983; Álvarez, 2004). Para la evaluación del modelo se realizaron cálculos del número de huevos desovados anualmente empleando estos valores y las densidades reportadas de la especie en un arrecife del Parque Nacional Archipiélago Los Roques (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de fecundidad de hembras de *E. guttatus*

Parámetros	Valor	Referencia
Fecundidad H1 (Huevos/hembra)	293.231	Thompson y Munro, 1983
Fecundidad H2 (Huevos/hembra)	1.470.803	Alvarado, 2004
Relación Hembra:Macho	1:1	Thompson y Munro, 1983
Relación Hembra 1: Hembra 2	1:1	Supuesto

Hasta los momentos no se tienen datos de la duración de los huevos antes de eclosionar y del período pelágico larval; por esto, utilizaremos los estimados para otras especies de serránidos (*Cephalopholis fulva*, *Micropogonias undulatus* y *M. microlepis*), para los cuales se tienen estimaciones de duración de 4 - 7 días de sus huevos antes de eclosionar y una duración de 40 - 44 días como larvas pelágicas (Marrufo *et al.*, 2000; Renán *et al.*, 2001; Martínez *et al.*, 2006). Las mortalidades de estos primeros estadios aún no han sido evaluadas ni en campo ni en laboratorio, por ello para la evaluación del modelo se emplearon los valores generales estimados para peces marinos pelágicos (Houde, 2002), mientras que los valores para los adultos fueron tomados de los datos estimados por Thompson y Munro (1983) en diversas zonas de Jamaica (Tabla 3).

Tabla 3. Probabilidades de crecimiento, mortalidad y duración de los diferentes estadios de *E. guttatus*.

Estadios	Duración del estadio	Probabilidades de supervivencia (mismo estadio en un tiempo de un año)	Probabilidades de pasar al siguiente estadio en un tiempo de un año	Referencias
Huevos	5 días	-	0,903	Houde, 2002; Marrufo <i>et al.</i> , 2000; Renán <i>et al.</i> , 2001; Martínez <i>et al.</i> , 2006
Larvas	40 días	-	$1,70 \cdot 10^{-5}$	
Juveniles	3 años	$2,09 \cdot 10^{-5}$	$1,04 \cdot 10^{-5}$	
Hembra 1	1 año	-	0,32	Thompson y Munro, 1983
Hembra 2	4 años	0,21	0,106	
Machos	5 años	0,32	-	

1. Dinámica local de *Epinephelus guttatus*

1.1. Análisis de una primera estructura espacial

La dinámica poblacional de *E. guttatus* fue descrita a través de un modelo poblacional matricial estructurado por estadios y su ciclo de vida fue descrito a través de un grafo de ciclo de vida (Fig. 7).

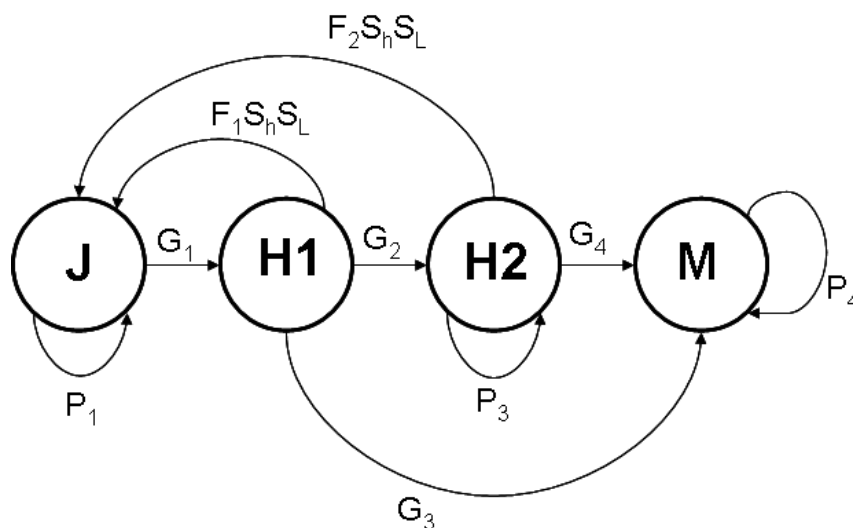


Figura 7. Grafo representativo de la historia de vida de *E. guttatus* (J: juvenil; H1: hembras menores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F1; H2: hembras mayores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F2; M: machos)

En el período de un año se tiene:

F_1 : número de huevos promedio producidos por una hembra madura de tamaño menor a 38 cm

F_2 : número de huevos promedio producidos por una hembra madura de tamaño mayor a 38 cm

S_h : probabilidad de que un huevo sobreviva y eclosione como larva en un año.

S_L : probabilidad de que una larva sobreviva y alcance el estadio juvenil en un año.

P_i : probabilidad de que un individuo del estadio i sobreviva y permanezca en el mismo estadio entre el tiempo t y $t+1$.

G_i : probabilidad de que un individuo del estadio i sobreviva y pase al siguiente estadio entre el tiempo t y $t+1$.

En el grafo de la figura 7, estadios de huevos y larvas no son representados como nodos separados, tal y como se realiza para los otros estadios de vida, debido a que el período de duración de estos primeros estadios son menores a un año. Sin embargo, estos estadios se ven representados a través de sus probabilidades de sobrevivencia y crecimiento al siguiente estadio (S_h y S_L).

Otro aspecto a ser destacado de este grafo, es la representación de la probabilidad de crecimiento del estadio Hembra 1 al estadio de macho, sin pasar por el estadio de hembra 2 (G_3). Este tipo de "saltos" entre estadios es posible en esta especie, especialmente en aquellas localidades donde existe una importante explotación pesquera y los machos por ser los de mayores tallas son extraídos comúnmente (Thompson y Munro, 1983). Sin embargo, para el análisis realizado se consideró G_3 igual a cero, puesto que la mayoría de los datos fueron obtenidos de estudios realizados en zonas con bajo impacto pesquero, en donde se encontraron importantes proporciones de hembras de tallas pequeñas y grandes (Álvarez, 2004).

En este tipo de zonas protegidas se espera que la relación hembra-macho sea 1:1, aproximadamente (Thompson y Munro, 1983). Por esta misma razón, para este modelo se consideró que la mortalidad natural es el único mecanismo que remueve a los individuos de su población

En principio, para una población local de *E. guttatus* se tomará el supuesto de que el movimiento de individuos de los diferentes estadios ocurre entre un sitio de agregación y un arrecife coralino. Estos movimientos pueden ser representados mediante un grafo (Fig. 8). En general, este grafo espacial representa un par de parches habitables como un set de nodos que se encuentran conectados o entrelazados, indicando un flujo entre ellos.

En este caso, el grafo representado es bastante simple, puesto que solo conecta dos localidades, en donde una de ellas sólo es habitada temporalmente por el breve período de reproducción. Sin embargo, es destacable que la teoría de grafos está siendo empleada actualmente en la ecología marina para explorar patrones en conexiones espaciales, así como también para determinar la importancia de cada localidad dentro de una escala local y regional (Cantwell y Forman, 1993; Keitt *et al.*, 1997; Taylor *et al.*, 1993; Urban y Keitt, 2001; Trembl *et al.*, 2008).

A través de la estructura de un grafo o red principal se pudieron analizar las dinámicas de *E.guttatus* explorando diferentes escenarios, ya que se puede indicar la relación de las poblaciones locales y su contribución relativa de larvas hacia otros parches

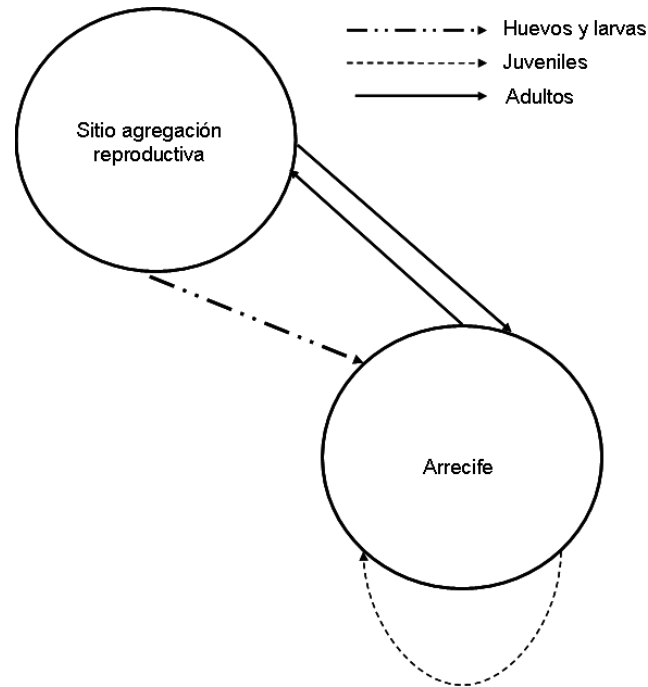


Figura 8. Grafo representativo de los movimientos entre dos ambientes espaciales de los diferentes estadios de una población de *E. guttatus*.

A partir del grafo del ciclo de vida de *E. guttatus* se obtuvo la matriz de proyección poblacional estructurada por estadios:

$$A1 := \begin{bmatrix} P1 & F1ShSl & F2ShSl & 0 \\ G1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G2 & P3 & 0 \\ 0 & G3 & G4 & P4 \end{bmatrix}$$

La matriz de transición incluye las tasas vitales de la especie en estudio y describe la tasa de crecimiento y la estructura de la población (van Groenendaeld *et al.*, 1988; Caswell, 2001). Esta matriz es constante, y describe uno de los modelos más simples: ambiente constante, mortalidad denso-independiente y tiempo discreto.

El autovalor dominante, λ , de la matriz, representa la tasa de crecimiento de la población bajo estos parámetros. La tasa de crecimiento poblacional, se encuentra relacionada a la tasa de crecimiento intrínseca propuesta por Lotka ($\lambda=e^r$), y ha sido un índice determinante en el estudio de la viabilidad de las poblaciones (Hutchings y Myers, 1994). Cuando $\lambda= 1$, el crecimiento poblacional es asintóticamente estable, mientras que si $\lambda <1$ el tamaño poblacional declina y ocurre lo inverso para $\lambda>1$.

La dinámica de la población viene dada por el producto iterativo de esta matriz con el vector de densidades por estadio en un tiempo t , es decir, $\mathbf{N}_{t+1}=\mathbf{A1.N}_t$.

Al incluir los datos de las diferentes referencias (Tablas 3 y 4), la matriz queda:

$$\mathbf{A1} := \begin{bmatrix} 0.0000209 & 59.78996516 & 722.5054993 & 0 \\ 0.0000104 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.32 & 0.21 & 0 \\ 0 & 0 & 0.106 & 0.32 \end{bmatrix}$$

De aquí se determinó que bajo los datos y condiciones supuestas se espera que la tasa de crecimiento (λ) de la población de *E. guttatus* corresponda a 0,320 (autovalor dominante de A1). Esto indica que bajo estas condiciones la tendencia de la población es a decrecer.

Posteriormente, se realizaron análisis de sensibilidad, los cuales indican los posibles cambios en la tasa del crecimiento poblacional causados por perturbaciones o alteraciones en los diferentes elementos de la matriz (Caswell, 2001; Morrison y Hik, 2007). Esto permite comparar la importancia de los diferentes parámetros poblacionales sobre la tasa de crecimiento (λ), medidos en forma absoluta.

Debido a que la matriz de proyección combina valores de fecundidad con valores de probabilidades de supervivencia y crecimiento, los cuales presentan escalas diferentes, es interesante examinar los efectos proporcionales de cambios proporcionales en las tasas vitales o elementos de la matriz. Tales cambios se observan a través del análisis de elasticidad calculados directamente sobre la matriz de transición (van Groenendaeld *et al.*, 1988; Buhle *et al.*, 2005).

Las matrices de sensibilidad y elasticidad obtenidas indican que la tasa de crecimiento λ presenta una alta dependencia a la supervivencia y crecimiento de las hembras pequeñas a hembras grandes (G_2) y a la supervivencia de éstas últimas (P_3).

$$S = \begin{pmatrix} 3 \cdot 10^{-10} & 1,2 \cdot 10^{-5} & 1,2 \cdot 10^{-5} & 0 \\ 1,2 \cdot 10^{-5} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,3759 & 0,3700 & 0 \\ 0 & 0 & 0,3040 & 0,24 \end{pmatrix}$$

$$E = \begin{pmatrix} 2,60 \cdot 10^{-14} & 1,29 \cdot 10^{-3} & 0,027 & 0 \\ 3,99 \cdot 10^{-10} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,3759 & 0,245 & 0 \\ 0 & 0 & 0,100 & 0,248 \end{pmatrix}$$

Estos últimos resultados son comparables con estudios realizados en otras especies de peces marinos (Rochet, 2000; González-Olivares *et al.*, 2009) e incluso en otros animales marinos, como las orcas (Brault y Caswell, 1993), quienes presentan tasas de crecimiento denso-dependiente de los estadios con mayor fecundidad y mayor contribución a los estadios juveniles.

1.2. Análisis de una segunda estructura espacial

A diferencia de la estructura establecida anteriormente (sitios de agregación-arrecifes), se puede establecer otro tipo de estructura espacial en donde se incluya un ambiente guardería (Fig. 9). Este tipo de ambientes también son denominados como hábitat nodriza o criaderos naturales, debido a que la complejidad estructural y alta productividad proveen zonas de refugio, crianza y alimentación a juveniles de diversas especies de peces y otros organismos (Nybakken, 2001).

Estudios etológicos, han demostrado que estos ambientes son importantes y esenciales para el desarrollo de ciertas especies de la familia Serranidae. En la región del Caribe es destacable el caso de ciertas especies del género *Epinephelus* donde un número importante de individuos habitan las zonas de raíces sumergidas de mangle durante todo su estadio juvenil (Frias-Torres, 2006).

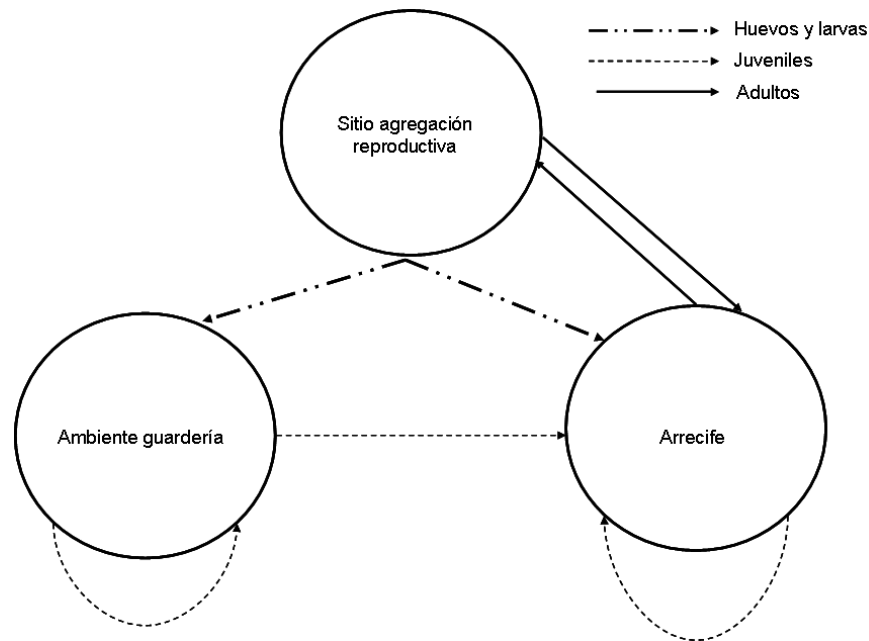


Figura 9. Grafo representativo de los movimientos entre tres ambientes espaciales de los diferentes estadios de una población de *E. guttatus*.

En este caso, las larvas provenientes de los sitios de agregación podrán asentarse en el ambiente guardería o en el sistema arrecifal. Por lo tanto en el grafo que representa la población se presentarán dos nodos del estadio juvenil: juveniles del arrecife y juveniles de la guardería (Fig. 10). Los juveniles que reclutan directamente en el arrecife son una fracción de los huevos producidos por hembras de tamaños pequeños (a_1) y grandes (a_2), los juveniles que reclutan en el ambiente guardería son las fracciones complementarias correspondientes: hembras pequeñas ($1 - a_1$) y grandes ($1 - a_2$).

Al igual que en el grafo de la representación poblacional anterior (Fig. 7), los adultos sólo se encuentran en el arrecife, puesto que éstos sólo pueden encontrarse en los sitios de agregación en los períodos reproductivos (períodos de tiempo menores al empleado en el modelo ($t = 1$ año)). A su vez se tomó el supuesto de que individuos de estadios maduros no se encuentran en los ambientes guarderías, por ende se observa que en el grafo poblacional los individuos maduros solamente son representado por un nodo para cada estadio maduro (H_1 , H_2 y M), a diferencia de los juveniles que pueden encontrarse tanto en el arrecife como en el ambiente guardería (J y J_g , respectivamente).

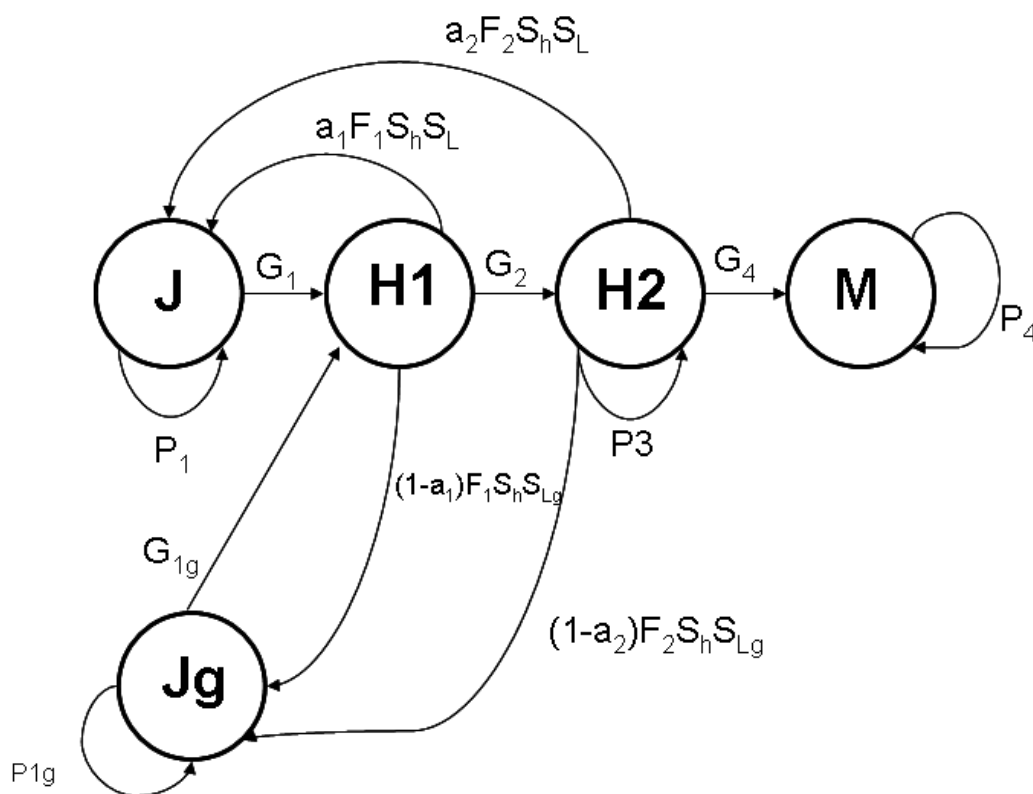


Figura 10. Grafo representativo de la historia de vida de *E. guttatus* en diferentes ambientes (J: juvenil en arrecife; Jg: juvenil en ambiente guardería; H1: hembras menores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F1; H2: hembras mayores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F2; M: machos)

Las larvas que arriban a un ambiente guardería presentan probabilidades de supervivencia y crecimiento mayores (S_{Lg}) a los valores presentados por aquellos que se asientan directamente sobre un sistema arrecifal (S_L). Igualmente, aquellos individuos que habitan ambientes guarderías durante su período juvenil, presentan mayores probabilidades de supervivencia (P_{1g}) y de alcanzar el siguiente estadio (G_{1g}) comparadas con los valores presentados para aquellos juveniles que crecen dentro del arrecife (P_1 y G_1) (Tabla 4)

Tabla 4. Valores de las probabilidades de supervivencia y crecimiento de los juveniles en ambientes guarderías y sistemas arrecifales

Elementos matriz	Arrecife	Guardería	Referencias
G_1 ó G_{1g}	$1,04 \cdot 10^{-5}$	0,06	Houde, 2002; París <i>et al.</i> , 2005, 2007
P_1 ó P_{1g}	$2,09 \cdot 10^{-5}$	0,03	

De esta forma se obtiene la siguiente matriz de transición:

$$A2 := \begin{bmatrix} P1 & 0 & a1F1ShSl & a2F2ShSl & 0 \\ 0 & P1g & (1 - a1) F1ShSlg & (1 - a2) F2ShSlg & 0 \\ G1 & G1g & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G2 & P3 & 0 \\ 0 & 0 & G3 & G4 & P4 \end{bmatrix}$$

Se exploraron diferentes escenarios calculando la tasa de crecimiento poblacional variando las proporciones de larvas que reclutan en los ambientes guarderías y en el arrecife. Para simplificar el análisis se consideró que a_1 es igual a a_2 .

Los resultados obtenidos (Tabla 5) muestran que la tasa de crecimiento poblacional λ de *E. guttatus* se hace > 1 cuando se incorpora un sistema de guardería dentro de la estructura espacial de la población.

Tabla 5. Valores estimados de la tasa de crecimiento de una población de *E. guttatus* al variar los valores de proporción de larvas asentadas en arrecifes (a) y ambientes guarderías (1-a)

a	(1 - a)	λ
0,5	0,5	8,73
0,75	0,25	6,22
0,95	0,05	2,87
0,99	0,01	1,38

Adicionalmente, los valores indican que cuanto mayor sea la proporción de larvas asentadas en un ambiente guardería y que migren posteriormente al arrecife, mayor será la tasa de crecimiento poblacional. Los valores de larvas asentadas en ambientes guarderías no tienen que ser muy altos (0,01 % del total de larvas eclosionadas) para observar un crecimiento positivo en la población.

En este caso, igual que en el anterior, los análisis de sensibilidad y elasticidad indican que la tasa de crecimiento λ presenta una alta dependencia a la probabilidad de supervivencia y crecimiento de las hembras pequeñas al estadio de hembras grandes (G_2) y a la sobrevivencia de éstas últimas (P_3). Al mismo tiempo, un análisis de elasticidad mostró que los parámetros que mas influyen en la determinación de λ son las contribuciones de larvas al ambiente de guardería de las hembras pequeñas ($(1-a_1)F_1S_hS_{lg}$) y de las hembras grandes ($(1-a_2)F_2S_hS_{lg}$).

$$S = \begin{pmatrix} 3,04 \cdot 10^{-11} & 0 & 4,04 \cdot 10^{-6} & 3,74 \cdot 10^{-6} & 0 \\ 0 & 0,001 & 0,023 & 0,022 & 0 \\ 4,04 \cdot 10^{-6} & 0,023 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,498 & 0,461 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,01 \cdot 10^{-16} & 0,01 \cdot 10^{-16} \end{pmatrix}$$

$$E = \begin{pmatrix} 4,61 \cdot 10^{-16} & 0 & 5,25 \cdot 10^{-6} & 1,57 \cdot 10^{-5} & 0 \\ 0 & 2,30 \cdot 10^{-5} & 0,422 & 0,391 & 0 \\ 3,04 \cdot 10^{-11} & 0,001 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,115 & 0,070 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,01 \cdot 10^{-16} & 0,01 \cdot 10^{-16} \end{pmatrix}$$

1.2. Dinámica regional de *Epinephelus guttatus*

Entre los diferentes arreglos espaciales que pueden encontrarse para *E. guttatus*, se exploró el comportamiento de la tasa de crecimiento de dos poblaciones locales conectadas que forman una estructura metapoblacional fuente-sumidero (Figs. 11 y 12).

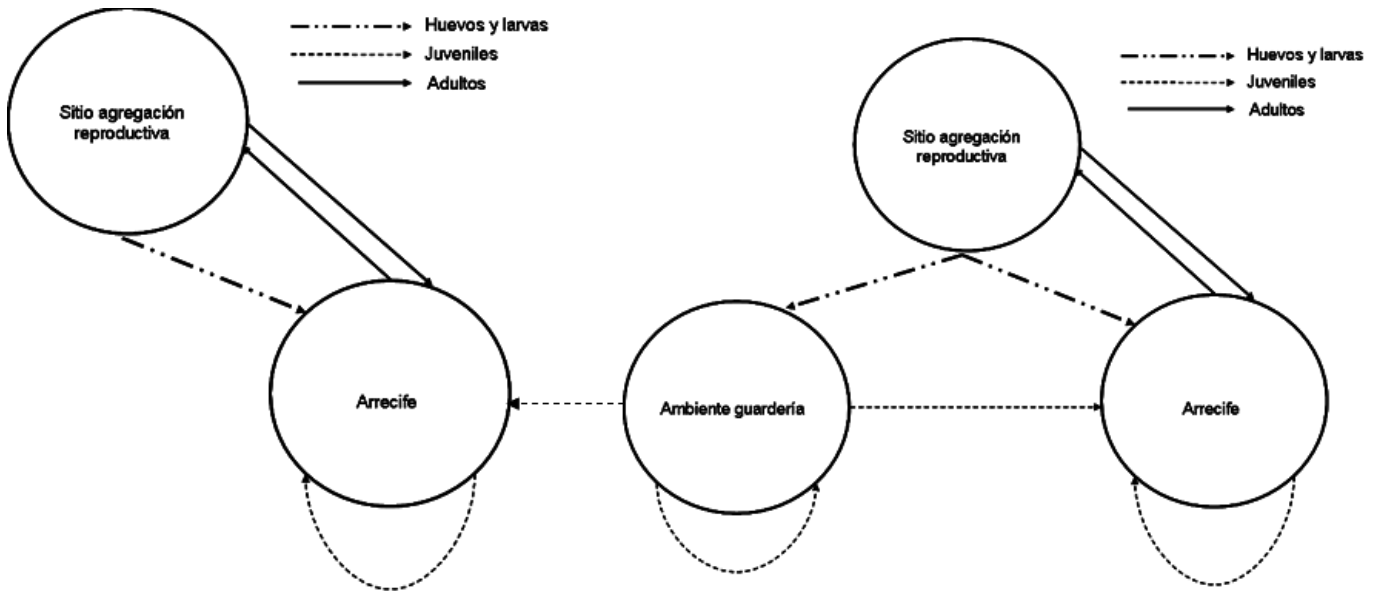


Figura 11. . Grafo representativo de los movimientos de diferentes estadios de los peces en dos poblaciones locales con diferentes estructuras espaciales

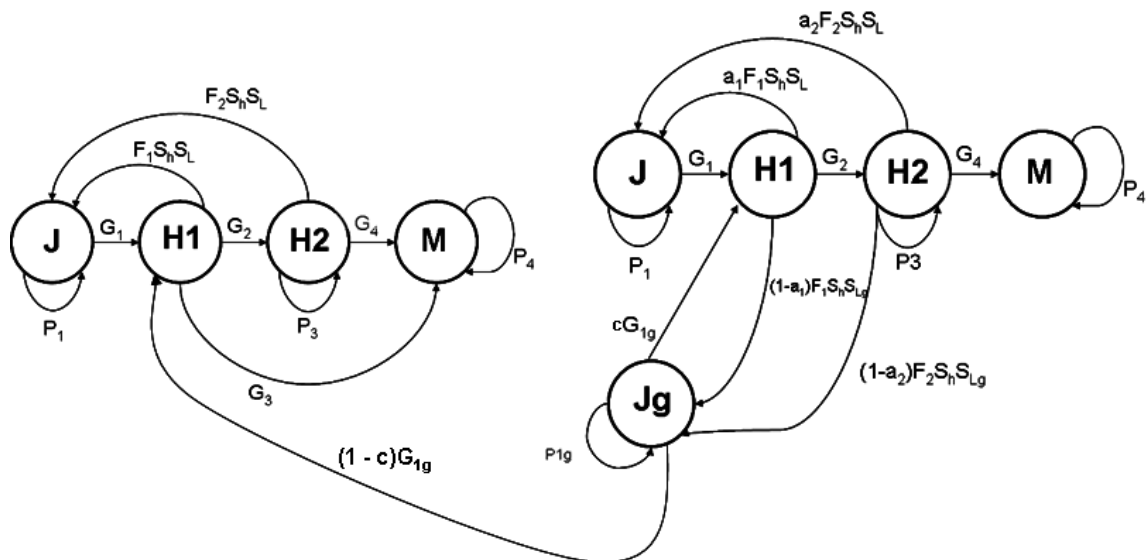


Figura 12 Grafo representativo de la historia de vida de *E. guttatus* en dos poblaciones locales con diferentes estructuras espaciales conectadas por migración (J: juvenil en arrecife; Jg: juvenil en ambiente guardería; H1: hembras menores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F1; H2: hembras mayores a 38 cm de longitud estándar con fecundidades F2; M: machos)

En este caso se denominó población fuente a aquella que presenta un ambiente guardería y tiene crecimiento poblacional positivo ($\lambda > 1$) con individuos auto-reclutas, es decir, la dinámica local incluye ambientes de guarderías de manera que el tamaño poblacional se mantiene o crece (localidad a la derecha en Fig. 11 y 12). La población sumidero es aquella en la cual todas sus larvas auto-reclutadas lo hacen directamente sobre un sistema arrecifal y no migran a ambientes guarderías, por lo cual, su crecimiento es negativo ($\lambda < 1$) (localidad a la izquierda en Fig. 11 y 12).

La conexión entre ambas poblaciones locales resulta de la migración de juveniles presentes en el ambiente guardería de la población fuente hacia el arrecife de la población sumidero. De esta forma, del total de individuos juveniles presentes en el ambiente guardería, una fracción se dirige hacia el arrecife de sus progenitores (c), mientras que el resto de los individuos juveniles se dirigen hacia un arrecife externo ($1 - c$).

La matriz de transición de la metapoblación es:

$$A3 = \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 & P1 & a1F1ShSI & a2F2ShSI & 0 \\ P1g & 0 & (1-a1)F1ShSIg & (1-a2)F2ShSIg & 0 \\ cG1g & G1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G2 & P3 & 0 \\ 0 & 0 & G3 & G4 & P4 \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \\ \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ (1-c)G1g & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} P1 & F1ShSI & F2ShSI & 0 \\ G1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G2 & P3 & 0 \\ 0 & G3 & G4 & P4 \end{pmatrix} \end{pmatrix}$$

A través de esta matriz, se exploraron diferentes escenarios calculando la tasa de crecimiento poblacional para diversos valores de la fracción de juveniles que migran desde la guardería hacia los arrecifes fuente (c) y sumidero ($1 - c$), y manteniendo el resto de los valores constantes (Tabla 6).

De esta forma se evidenció que la tasa de crecimiento metapoblacional de *E. guttatus* puede ser positiva manteniendo migraciones de los juveniles a los dos arrecifes (fuente y sumidero). Sin embargo, a medida que va disminuyendo la

migración de los juveniles desde la guardería hacia el arrecife denominado fuente, es decir, va disminuyendo c , la tasa de crecimiento poblacional va decreciendo hasta el punto en que si se elimina la conexión entre el ambiente guardería y el arrecife fuente, la población decrece, independientemente de que los individuos de la guardería continúen migrando hacia el arrecife denominado sumidero.

Tabla 6. Valores estimados de la tasa de crecimiento de una metapoblación de *E. guttatus* al variar los valores de los juveniles que migran desde la guardería hacia los arrecifes fuente (c) y sumidero ($1-c$), manteniendo el resto de las proporciones y/o migraciones

a	(1 - a)	c	(1 - c)	λ
0,95	0,05	0,95	0,05	3,09
		0,75	0,25	2,78
		0,5	0,5	2,34
		0,25	0,75	1,76
		0,05	0,95	0,95
		0	1	0,32

En este caso, se origina un efecto rescate entre una población local que presenta un ambiente guardería (población fuente) y una población sin éste tipo de ambientes (población sumidero), y se mantendrá en el tiempo siempre y cuando las frecuencias de juveniles que migren desde el ambiente guardería hacia su arrecife de origen no disminuya del 0,05% del total de juveniles reclutados en el ambiente guardería.

Considerando que los valores de fecundidad, tasas de mortalidad y sobrevivencia, períodos de los diferentes estadios del ciclo de vida, son próximos a la realidad de la especie, al igual que el ambiente hipotético tiende a ser una zona óptima, es posible que los valores de la tasa de crecimiento se deban a factores relacionados con el espacio. Los resultados de algunas investigaciones han indicado que la calidad del hábitat es fundamental en la permanencia de la poblacional, puesto que esto puede variar las tasas de mortalidad y sobrevivencia de los diferentes estadios de la población (Hanski y Gilpin, 1991; Houde, 2002; París *et al.*, 2005, 2007).

Igualmente, varias investigaciones han desarrollado la hipótesis de que existe un tamaño mínimo de área o número de parches habitados por una especie que permitirá una viabilidad de la población en el tiempo y un incremento de su tamaño poblacional (Darwen y Green, 1996; Li y Archer, 1997). De esta forma, a través de "procesos rescate" se puede formar una metapoblación con estructura del tipo fuente-sumidero, en donde este mecanismo permite que la especie se mantenga en el área a través del tiempo, tal y como se evidenció en el último modelo (Hanski y Gilpin, 1991; Pulliam, 1996).

IV. CONCLUSIONES

- Los estadios larvales de los peces arrecifales representan las fases más críticas de sus ciclos de vida, debido principalmente, a que durante estos períodos ocurren procesos ontogénicos drásticos, así como también se observan las mayores tasas de reclutamiento. Igualmente, los procesos que ocurren durante estos períodos son importantes en la distribución espacial de los peces arrecifales, específicamente los procesos de dispersión larval y reclutamiento.
- El proceso de dispersión larval de los peces arrecifales origina el proceso migratorio entre poblaciones, estableciendo junto con los procesos de reclutamiento los diferentes niveles de conectividad demográfica entre poblaciones locales.
- El proceso de reclutamiento es altamente complejo y su variabilidad depende de la especie y del ambiente en el cual se encuentra, ya que los controles sobre el reclutamiento pueden originarse en los estadios más tempranos a través de factores ambientales y denso-independientes, así como también durante los períodos pelágicos tardíos a través de regulaciones denso-dependientes.”
- Características en la historia de vida de los peces arrecifales permiten que un conjunto de poblaciones locales ubicadas en un espacio específico pueda ser identificado y estudiado bajo un enfoque metapoblacional. Sin embargo, es fundamental tener en cuenta aspectos como la duración de los estadios pelágicos de la especie a estudiar, dispersión del período larval, permanencia de juveniles en áreas fuera de los arrecifes como las denominadas guarderías y la formación de agregaciones reproductivas; ya que estos factores tienden a variar la escala espacial de una posible estructura metapoblacional en peces arrecifales.
- El empleo de la estructura metapoblacional como una hipótesis de trabajo en la ecología de poblaciones de peces arrecifales, en conjunto con una serie de herramientas tales como la teoría de grafos y los modelos matriciales, permiten un mejor entendimiento en los factores determinantes en la persistencia o extinción de poblaciones locales, fluctuaciones en los tamaños poblacionales y en la interacción de procesos locales y regionales.

V. Referencias citadas

Acosta, A. y R. Appeldoorn. 1992. Estimation of growth, mortality and yield per recruit for *Lutjanus synagris* (LINNAEUS) in Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 50(2): 282-291.

Álvarez, B. 2004. Fecundidad y frecuencia de desove del mero tofia (*Epinephelus guttatus*), en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. 86 pp.

Armsworth, P. 2002. Recruitment limitation, population regulation, and larval connectivity in reef fish metapopulations. *Ecology*, 83: 1092-1104.

Amargós, F., G. González, A. Jiménez, A. Zayas, F. Martín y W. Acosta. 2008. Movement of adult fish in the Jardines de la Reina Marine Reserve, Cuba. En: Grober-Dunsmore, R y B. Keller (Eds). *Caribbean Connectivity: Implications for marine protected area management. Proceedings of a Special Symposium, 9 - 11 November 2006, 59th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Belize City, Belize. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-08-07. U.S. Department of Commerce, NOAA, Office of National Marine Sanctuaries Silver Springs, MD.*

Aoki, I. y K. Miyashita. 2000. Dispersal of larvae and juveniles of Japanese anchova *Engraulis japonicus* in the Kuroshio Extension and Kuroshio-Oyashi transition regions, western North Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 49: 155 - 164.

Balon, E. 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113: 178 - 185.

Banse, K. 1986. Vertical distribution and horizontal transport of planktonic larvae of echinoderms and polychaetes in an open coastal area. *Bulletin of Marine Science*, 39: 162 - 175.

Bay, L., M. Julian y R. Croizer. 2008. Meta-population structure in a coral reef fish demonstrated by genetic data on patterns of migration, extinction and re-colonisation. *BMC Evolutionary Biology*, 8: 248 - 264.

Begon, M., C., Harper, y J., Townsend. 2006. *Ecology: Individuals, populations and communities*. 4th ED. Sinauer Associates Inc. Publishing, Massachusetts, 738 pp.

Bell, J. y M. Westoby. 1986. Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on common fish and decapods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 104: 275- 286.

Bergenius, M., M. Meekan, R. Robertson y M. McCormick. 2002. Larval growth predicts the recruitment success of a coral reef fish. *Oecologia*, 131: 521 - 525.

- Berryman, A. 2002. Populations systems: a central concept of ecology? *Oikos*, 97: 439 - 442.
- Bode, M., L. Bode y P. Armsworth. 2006. Larval dispersal reveals regional sources and sinks in the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 308: 17 - 25.
- Brault, S. y H. Caswell. 1993. Pod-specific demography of killer whale (*Orcinus orca*). *Ecology*, 74: 1444 - 1454.
- Buhle, E., M. Margolis y J. Ruesinik. 2005. Bang for back: cost-effective control of invasive species with different life histories. *Ecological Economics*, 52: 355 - 366.
- Bunn, N. y F. Webb. 2000. A literatura review of studies on fish egg mortality: Implications for the estimation of spawning stock biomasa by the annual egg production method. *Science Series Technical Report*, 111: 37 pp.
- Bustamante, G. y C. París. 2008. Marine population connectivity and its potencial use for the nomination of New World Heritage Sites in the Wider Caribbean. En: Grober-Dunsmore, R y B. Keller (Eds). *Caribbean Connectivity: Implications for marine protected area management. Proceedings of a Special Symposium, 9 - 11 November 2006, 59th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Belize City, Belize. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-08-07. U.S. Department of Commerce, NOAA, Office of National Marine Sanctuaries Silver Springs, MD.*
- Caley, M., M. Carr, M. Hixon, T. Hughes, G. Jones y B. Menge. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Ann Rev Ecol Syst*, 27: 477-500.
- Camus, P. 2002. Population, metapopulations, and the open-closed dilemma: the conflict between operational and natural population concepts. *Oikos*, 97: 433 - 438.
- Cantwell, M. y R. Forman. 1993. Landscape graphs: ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology*, 8: 239 - 255.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments. II. Alternative parameterizacions for size- and stage-structured models. *Ecological Modelling*, 88: 73 - 82.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2da Edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland - Massachusetts, 722 pp.
- Cervigón, F. 1991. *Los Peces Marinos de Venezuela*. Tomo I. Cromotip. 2^a edición. 425 pp.

Clarke, T. 1995. Larvae of near-shore fishes in oceanic waters of the central equatorial Pacific. *Pac. Sci.*, 49: 134 - 142.

Claro, R. y K. Lindeman. 2003. Spawning aggregation sites of snapper and grouper species (Lutjanidae and Serranidae) on the insular shelf of Cuba. *GCFI*, 14: 91 - 106

Colin, P. 1992. Reproduction of the Nassau grouper, *Epinephelus striatus* (Pisces: Serranidae) and its relationship to environmental conditions. *Environmental Biology Fish*, 34: 357 - 377.

Correia, A., C. Antunes, E. Isidro y J. Coimbra. 2003. Changes in otoliths microstructure and microchemistry during larval development of the European conger eel (*Conger conger*). *Marine Biology*, 142: 777 - 789.

Correia, A., K. Able, C. Antunes y J. Coimbra. 2004. Early life history of the American conger eel (*Conger oceanicus*) as revealed by otolith microstructure and microchemistry of metamorphosing leptocephali. *Marine Biology*, 145: 477 - 488.

Cowen R. y S. Sponaugle. 1997. Relationships between warly life history traits and recruitment among coral reff fishes. En: Chambers, R. y E. Trippel (Eds.). *Early life history and recruitment in fish populations*. Chapman and Hall, London 449 pp.

Cowen, R., K. Lwiza, S. Sponaugle, C. París y D. Olson. 2000. Connectivity of marine populations: Open or closed? *Science*, 287: 857 - 859.

Cowen, R., C. París y A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311: 522 - 527.

Cowen, R. 2006. Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity. En: Sale, P. (Ed.). *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Elsevier, 549 pp.

Crowder, L., S. Lyman, W. Figueira y J. Priddy. 2000. Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of marine science*, 66: 799 - 820.

Crowder, L. y W. Figueira. 2006. Metapopulation Ecology and Marine Conservation. En: Kritzer, J. y P. Sale (Eds.). *Marine Metapopulations*. Elsevier. 544 pp.

Darwen, P. y D. Green. 1996. Viability of populations in a landscape. *Ecological Modelling*, 85: 165 - 171.

Dethier, M., K. McDonald y R. Strathmann. 2003. Colonization and connectivity of habitat patches for coastal one species distant from source populations. *Conservation Biology*, 17: 1024 - 1035.

Dixon, P., M. Milicich y G. Sugihara. 1999. Episodic fluctuation in larval supply. *Science*, 283: 1528- 1530.

Dodson, S., T. Allen, S. Carpenter, K. Elliot, A. Ives, R. Jeanne, J. Kitchell, N. Langston y M. Turner. 1999. *Readings in ecology*. Oxford University Press, 461 pp.

Dofour, V. y R. Galzin. 1993. Colonization patterns in reef fish larvae to the lagoon of Moorea Island French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 102: 143 - 152.

Doherty, P. y T. Fowler. 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science*, 263: 935 - 939.

Doherty, P. 2006. Variable replenishment and the dynamics of reef fish populations. En: Sale, P. (Ed.). *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Elsevier, 549 pp.

Ebeling, A. y M. Hixon. 1991. Tropical and temperate reef fishes: Comparison of community structures. En: Sale, P. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, 754 pp.

Ezoe, H. y S. Nakamura. 2006. Size distribution and spatial autocorrelation of subpopulation in a size structured metapopulation model. *Ecological Modelling*, 198: 293 - 300.

Figueira, W. y L. Crowder. 2006. Defining patch contribution in source-sink metapopulations: the importance of including dispersal and its relevance to marine systems. *Population Ecology*, 48: 215 - 224.

Figueira, W. 2009. Connectivity or demography: Defining sources and sinks in coral reef fish metapopulations. *Ecological Modelling*, doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.01.021.

Fisher, R., D. Bellwood y S. Job. 2000. Development of swimming abilities in reef fish larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 163 - 173.

Fogarty, M. y L. Botsford. 2006. *Metapopulation Dynamics of Coastal Decapods*. En: Kritzer, J. y P. Sale (Eds.). *Marine Metapopulations*. Elsevier. 544 pp.

Fogarty, M. y L. Botsford. 2007. Population connectivity and spatial management of marine fisheries. *Oceanography*, 20: 112 - 123.

Forrester, G., R. Vance y M. Steele. 2006. Simulating large-scale population dynamics using small-scale data. En: Sale, P. (Ed.). Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. Academic Press, 549 pp.

Frias-Torres, S. 2006. Habitat use of juvenile goliath grouper *Epinephelus itajara* in the Florida Keys, USA. *Endangered Species Research*, 2: 1 - 6.

Fuiman, 2002. Special considerations of fish eggs and larvae. En: Fuiman, L. y R. Werner (Eds.) *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, 325 pp.

Gaines, S., S. Brown y J. Roughgarden. 1985. Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia*, 67: 267 - 272.

Gaines, S., B. Gaylord, L. Gerber, A. Hastings y B. Kinlan. 2007. Connecting places: The ecological consequences of dispersal in the sea. *Oceanography*, 20: 90 - 99.

Giménez, E., V. García, R. Burgos y S. Alfonso. 2003. Reproducción y fecundidad de la cherna americana (*Epinephelus morio*) en el banco de Campeche, México. *Océanides*: 18: 13 - 21.

González-Olivares, E., A. Aránguiz-Acuña, R. Ramos-Jiliberto y A. Rojas-Palma. Demographical analysis of the pink ling *Genypterus blacodes* (Schneider 1801) in the austral demersal fishery: A matrix approach evaluating harvest and non-harvest states. *Fisheries Research*, 96: 216 - 222.

Grantham, B., G. Eckert y A. Shanks. 2003. Dispersal potential of marine invertebrates in diverse habitats. *Ecological Applications*, 13: 8 - 16.

Grimm, V., K. Reise y M. Strasser. 2002. Marine metapopulations: a useful concept? *Helgol Mar. Res.*, 56:222-228.

Grober-Dunsmore, R. y B. Keller (Eds). 2008. Caribbean Connectivity: Implications for marine protected area management. Proceedings of a Special Symposium, 9 - 11 November 2006, 59th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Belize City, Belize. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-08-07. U.S. Department of Commerce, NOAA, Office of National Marine Sanctuaries Silver Springs, MD. 195 pp.

Gulland, J. 1983. Fish stock assesment: a manual of basic methods. Chichester, U.K., Wiley Interscience, FAO/Wiley series on food and agriculture, 1: 223 pp.

Hairston, N., F. Smith y L. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *The American Naturalist*, 879: 421 - 427.

Hanski, I. y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press. 512 pp.

Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. 1997 I. Hanski y M. Gilpin (Eds.). Academic Press. 512 pp.

Hanson, N. 2009. Population level effects of reduced fecundity in the fish species perch (*Perca fluviatilis*) and the implications for environmental monitoring. *Ecological Modelling*, 2051 - 2059.

Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 73 - 88.

Harrison, S. y A. Taylor. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. En: Hanski, I. y M. Gilpin (Eds.). *Metapopulation Biology: Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, 512 pp.

Hedgecock, D., P. Barber y S. Edmands. 2007. Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography*, 20: 70 - 79.

Hempel, G. 1984. *Early life history of marine fishes: The eggs stage*. Washington Sea Grant, 70 pp.

Hickford, M. y D. Schiel. 2003. Comparative dispersal of larvae from demersal versus pelagic spawning fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 255 - 271.

Hixon, M. 1991. Predation as a process structuring coral reef fish communities. En: Sale, P. (Ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, 754 pp.

Hixon, M. y M. Webster. 2006. Density Dependence in Reef Fishes. En: Sale, P. (Ed.). *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, 549 pp.

Houde, E. 1987. Fish early live dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Series*, 2: 17 - 29.

Houde, E. 1997. Patterns and trends in larval-stage growth and mortality of teleost fish. *Journal of Fish Biology*, 51: 52 - 83.

Houde, E. 2002. Mortality. En: Fuiman, L. y R. Werner (Eds.) *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, 325 pp.

Houde, E. 2009. Recruitment Variability. En: Jakobsen, T., M. Fogarty, B. Megrey y E. Mokness (Eds.). Fish reproductive biology and its implications for assessment and management. Blackwell Science Ltd, Oxford, U.K.,

Houde, E. y C. Zastrow. 1993. Ecosystem - and taxon - specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. Bulletin of Marine Science, 53: 290 - 335.

Hughes, T. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. American Naturalist, 123: 778-795.

Hughes, T. 1990. Recruitment limitation, mortality and population regulation in open systems: a case of study. Ecology, 71: 12 - 20.

Hunter, J. 1984. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. En: Lasker, R. (Ed.). Marine Fish Larvae: Morphology, ecology and relation to fisheries. College of Ocean and Fisheries Sciences University of Washington, 131 pp.

Huojbers, C., E. Mollee e I. Nagelkerken. 2008a. Post-larval grunts (*Haemulon flavolineatum*) distinguish between seagrass, mangrove and coral reef water: Implications for recognition of potential nursery habitats. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 357: 134 - 139.

Huojbers, C., M. Grol e I. Nagelkerken. 2008b. Shallow patch reef as alternative habitats for early juveniles of some mangrove/seagrass-associated fish species in Bermuda. Revista de Biología Tropical, 56(1): 161 - 169.

Hutchings, J. y A. Myers. 1994. What can be learned from collapse of a renewable resource? Atlantic cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. Canadian Journal Fishery Aquatic Science, 51: 2126 - 2146.

James, M., P. Armsworth, L. Mason y L. Bode. 2002. The structure of reef fish metapopulations: modeling larval dispersal and retention patterns. Proc. R. Soc. Lond. B., 269: 2079-2086.

Jolly, M., F. Viard, G. Weinmayr, F. Gentil, E. Thiebaut y D. Jollivet. 2003. Does the genetic structure of *Pectinaria koreni* (Polychaeta: Pectinariidae) conform to a source-sink metapopulation model at the scale of the Baie de Seine? Helgol Mar Res (2003) 56:238-246.

Jones, C. 2002. Age and growth. En: En: Fuiman, L. y R. Werner (Eds.) Fishery Science: The unique contributions of early life stages. Blackwell Science, 325 pp.

Jones, G. 1991. Postrecruitment Processes in the Ecology of Coral Reef Fish Populations: A Multifactorial Perspective. En: Sale, P. (Ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press, 754 pp.

Jones, G., M. Milicich, M. Emslie y C. Lunow. 1999. Self-recruitment in a coral-reef fish population. *Nature*, 402: 802 - 804.

Jones, G; P. Serge y S. Thorrold. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* 15: 1314 - 1318.

Jones, G., M. Srinivasan y G. Almany. 2007. Population connectivity and conservation of marine biodiversity. *Oceanography*, 20: 100 - 111.

Jordaan, A. y L. Kling. 2003. Determining the optimal temperature range for Atlantic cod (*Gadus morhua*) during early life. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference.

Keitt, T., D. Urban y T. Milne. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*, 1 (Disponible en <http://www.ecologyandsociety.org/vol1/iss1/art4/>).

Kenyin, R., M. Haywood, D. Heales, N. Loneragan, R. Pendrey y D. Vance. 1999. Abundance of fish and crustacean postlarvae on portable artificial seagrass units: daily sampling provides quantitative estimates of the settlement of new recruits *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 232: 197-216.

Kritzer, J. y P. Sale. 2004. Metapopulation ecology in the sea: from Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries*, 5:131-140.

Kritzer, J. y C. Davies. 2005. Demographic variation within spatially structured reef fish populations: When are larger bodied subpopulations more important? *Ecological Modelling*, 182: 49 - 65.

Kritzer, J. y P. Sale. 2006. The Metapopulation Ecology of Coral Reef Fishes. En: Kritzer, J. y P. Sale (Eds.). *Marine Metapopulations*. Elsevier. 544 pp.

Laegdsgaard, P. y C. Jonson. 1995. Mangrove habitats as nurseries: unique assemblages of juvenile fish in subtropical mangroves in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 126: 67-81.

Lasker, R. 1984. The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. En: Lasker, R. (Ed.). *Marine Fish Larvae: Morphology, ecology and relation to fisheries*. College of Ocean and Fisheries Sciences University of Washington, 131 pp.

Lasker, R. 1987. Use of fish eggs and larvae in probing some major problems in fisheries and aquaculture. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 1 - 16.

- Leis, J. 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Oceanogr. Trop.*, 19: 181 – 192.
- Leis, J. 1991. The pelagic stage of reef fishes: The larval biology of coral reef fishes. En: Sale, P. (Ed.). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academia Press, 754 pp.
- Leis, J. y B. Carson-Ewart. 2003. Orientation of pelagic larvae of coral-reef fishes in the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 239 – 253.
- Leis, J. y M. McCormick. 2006. Larval fish biology, behavior and ecology. En: Sale, P. (Eds). *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in complex ecosystems*. Elsevier, 549 pp.
- Leis, J. 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 185 – 193.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15: 237-240.
- Li, B. y S. Archer. 1997. Weighted mean patch size: a robust index for quantifying landscape structure. *Ecological Modelling*, 102: 353 – 361.
- Little, L., A. Punt, B. Mapstone, F. Pantus, A. Smith, C. Davies y A. McDonald. 2007. ELFSim – A model for evaluating management options for spatially structured reef fish populations: An illustration of the “larval subsidy” effect. *Ecological Modelling*, 205: 381 – 396.
- Lo-Yat, A., M. Meekan, N. Munksgaard, D. Parry, S. Planes, M. Wolter y J. Carleton. 2005. Small-scale spatial variation in the elemental composition of otoliths of *Stegastes nigricans* (Pomacentridae) in French Polynesia. *Coral Reefs*, 24: 646 – 653.
- Luckhurst, B., J. Dean y M. Reichert. 2000. Age, growth and reproduction of the lane snapper *Lutjanus synagris* (Pisces: Lutjanidae) at Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 255-261.
- Man, A., R. Law y N. Polunin. 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biological Conservation*, 197 – 204.
- Manickchand-Dass, S. 1987. Reproduction, age and growth of the lane snapper, *Lutjanus synagris* (LINNAEUS), in Trinidad, West Indies. *Bulletin of Marine Science*, 40(1): 22-28.
- Mantzouni, I., S. Somarakis, D. Moutopoulos, A. Kallianiotis y C. Koutsikopoulos. 2007. Periodic, spatially structured matrix model for the study of anchova

(*Engraulis encrasicolus*) population dynamics in N Aegean Sea (*E. Mediterraneun*). *Ecological Modelling*, 208: 367 – 377.

Marrufo, T. y T. Brulé. 2000. La reproducción de la Cuna Aguají, *Mycteroperca microlepis* en el Sur del Golfo de México: Primeros Resultados. *GCFI*, 51: 152 - 168.

Martínez, J., T. Brulé y T. Colás-Marrufo. 2006. Afecundity study of Gag, *Micteroperca microlepis* (Serranidae, Epinephelinae), from the Campeche Bank, Southern Gulf of Mexico. *GCFI*, 57: 401 – 421.

May, R. 1974. Larval mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. En: Blaxter, J. (Ed.) *The early life history of fish*. Springer-Verlag, N.Y. 765 pp.

McCormick, M. 1999. Experimental test of the effect of maternal hormones on larval quality of a coral reef fish. *Oecologia*, 118: 412 – 422.

McCormick, M. y B. Molony. 2003. Influence of water temperatura during the larval stage on size, age and body condition of a tropical reef fish at settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 118: 59 – 68.

Miller, T. 2002. Assemblages, communities, and species interactions. En: Fuiman, L. y R. Werner (Eds.) *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, 325 pp.

Mora, C. y P. Sale. 2002. Are populations of coral reef fish open or closed? *Trends in Ecology & Evolution* 17(9):422-428.

Morrison, S. y D. Hik. 2007. Demographic analysis of a declining pika *Ochotona collaris* population: linking survival to broad-scale climate patterns via spring snowmelt patterns. *Journal of Animal Ecology*, 76: 899 – 907.

Mumby, P. 1999. Can Caribbean coral populations be modelled at metapopulation scales? *Marine Ecology Progress Series*, 180:275-288.

Mumby, P.J., A.J. Edwards, J.E. Arias-Gonzalez, K.C. Lindeman, P.G. Blackwell, A. Gall, M.I. Gorczyńska, A.R. Harborne, C.L. Pescod, H. Renken, C.C.C. Wabnitz y G. Llewellyn. 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*, 427: 533-536.

Munro, J. 2003. Connectivity and the evolution of self-recruitment mechanisms in marine populations. *Proceedings of Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 54: 724 – 428.

Nagelkerken, I., M. Dorenbosh, W. Verberk, E. Cocheret de la Morinière y G. Van der Velde. 2000. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for

juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 202: 175-192.

Nagelkerken, I., S. Kleijnen, T. Klop, R. Van den Brand, E. Cocheret de la Morinière y G. Van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangrove and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 214: 225-235.

Nybakken, J. 2001. *Marine Biology: An ecological approach*. Fifth Edition. Benjamin Cummings, 516 pp.

Olney, J. y G. Boehler. 1988. Nearshore ichthyoplankton associated seagrass beds in the lower Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 45: 33 – 43.

París, C. y R. Cowen. 2004. Direct evidence of a biophysical retention mechanism for coral reef fish larvae. *Limnology and Oceanography*, 49: 1964 – 1979.

París, C., R. Cowen, R. Claro y K. Lindeman. 2005. Larval transport pathways from Cuban Snapper (*Lutjanidae*) spawning aggregations based biophysical modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 296: 93 – 106.

París, C., L. Chérubin, A. Srinivasan y R. Cowen. 2007. Surfing, spinning or diving from reef to reef: how does it change population connectivity? *Marine Ecology Progress Series*, 347: 285 – 300.

Pineda, J., J. Hare y S. Sponaugle. 2007. Larval transport and dispersal in the Coastal Ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20: 22 – 39.

Planes, S., R. Galzin y F. Bonhomme. 1996. A genetic metapopulation model for reef fishes in oceanic islands: The case of the surgeonfish, *Acanthurus triostegus*. *J. Evol. Biol.* 9:103-117.

Planes, S., G. Jones y S. Thorrold. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *PNAS*, 7: 5693 – 5697.

Pulliam, H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132: 652 – 661.

Pulliam, H. 1996. Sources and sinks: empirical evidences and population consequences. En: Rhodes, O., J. Chesser y H. Smith (Eds). *Dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press. 45 – 69 pp.

Ré, P. e I. Meneses. 2008. Early stages of marine fishes occurring in the Iberian Peninsula. IPIMARIMAR, 282pp.

Renán, X., T. Brulé, T. Colás-Marrufo, Y. Hauyon y C. Déniel. 2003. Preliminary results on the reproductive cycle of the Black Grouper, *Mycteroperca bonaci*, from the Southern Gulf of México. Proceedings of the 52nd Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 1 - 14.

Richards, W. 2006. Early Stages of Atlantic Fishes: An identification guide for the Western Central North Atlantic (Vol I - II). Taylor & Francis Group, 1335.

Roberts, C. 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science*, 278: 1454 - 1457.

Rochet, M. 2000. May life history traits be used as indices of population viability? *Journal of Sea Research*, 44: 145 - 157.

Rooker, J., G. Dennis y D. Goulet. 1996. Sampling larval fishes with a nightlight lift-net in tropical inshore waters. *Fisheries Research*, 26: 1 - 15.

Ruggiero, L., G. Hayward y J. Squires. 1993. Viability analysis in biological evaluations: concepts of population viability analysis, biological population, and ecological scales. *Conservation Biology*, 8: 364 - 372.

Russ, G. y A. Alcala. 1996. Marine reserves: rates and patterns of recovery and decline of large predatory fish. *Ecological Application*, 6: 947 - 961.

Sale, P. 1991. *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academia Press, 754 pp.

Sale, P. y N. Tolimieri. 2000. Density dependence at some time and place? *Oecologia*, 124: 166 - 171.

Sale, P. 2004. Connectivity, recruitment variation and the structure of reef fish communities. *Integrative and Comparative Biology*, 44:390-399.

Searcy, S. y S. Spoungle. 2001. Selective mortality during the larval-juvenile transition in two coral reef fishes. *Ecology*, 82: 2452-2470.

Secor, D. 2002. Historical roots of the migration triangle. *ICES Marine Science Symposia*, 215: 229 - 335.

Shima, J. y A. Findlay. 2002. Pelagic larval growth rate impacts benthic settlement and survival of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 235: 303 - 309.

Schultz, E. y R. Cowen. 1994. Recruitment of coral-reef fishes to Bermuda: local retention or long distance dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, 109: 15 - 28.

- Siegel, D., S. Mitarai, C. Costello, S. Gaines, B. Kendall, R. Warner y K. Winters. 2008. The stochastic nature of larval connectivity among nearshore marine populations. *PNAS*, 105: 8974 – 8979.
- Smebdol, R., A. McPherson, M. Hansen y E. Kenchington. 2002. Myths and moderation in marine metapopulations? *Fish and Fisheries*, 3:20-35.
- Smith, P. y S. Richardson. 1977. Standard techniques for pelagic fish eggs and larva surveys. *Manual FAO Fisheries Technical Paper*, N° 175: 100 pp.
- Smith, P. 1984. Fisheries on coastal pelagic schooling fish. En: Lasker, R. (Ed.). *Marine Fish Larvae: Morphology, ecology and relation to fisheries*. College of Ocean and Fisheries Sciences University of Washington, 131 pp.
- Spalding, M., H. Fox, G. Allen, N. Davidson, Z. Ferdaña, M. Finlayson, B. Halpern, M. Jorge, A. Lombana, S. Lourie, K. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia y J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57: 573-583.
- Sparre, P. y S. Venema. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales Parte I. *Manual FAO Fisheries Technical Paper*, N° 306/1: 420 pp.
- Spounagle, S. y R. Cowen. 1994. Larval durations and recruitment patterns of two Caribbean gobies (Gobiidae): contrasting early life history in demersal spawners. *Marine Biology*, 120: 133-143.
- Spounagle, S. y R. Cowen. 1997. Early life history traits and recruitment patterns of Caribbean wrasses (Labridae). *Ecological Monographs*, 67: 177 – 202.
- Swearer, S., J. Caselle, D. Lea y R. Warner. 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, 402: 799 – 802.
- Swearer, S., J. Shima, M. Hellberg, S. Thorrold, G. Jones, D. Robertson, S. Morgan, K. Selkoe, G. Ruiz y R. Warner. 2002. Evidence of self-recruitment in demersal marine populations. *Bulletin of Marine Science*, 70: 251 – 271.
- Takasuka, A., I. Aoki e I. Mitani. 2003. Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 252: 223 – 238.
- Takasuka, A., Y. Ooseki, R. Kimura, H. Kubota e I. Aoki. 2004. Growth-selective predation hypothesis revisited for larval anchovy in offshore waters: cannibalism by juveniles versus predation by skipjack tunas. *Marine Ecology Progress Series*, 278: 297 – 302.

Taylor, P., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 3: 571 – 573.

Thompson, R. y L. Munro. 1983. The biology, ecology and bionomics of the Hinds and Groupers, Serranidae. En: Munro (Ed.). *Caribbean coral reef fishery resources*. International Center for Living Aquatic Resources Management, 276 pp.

Tolan, J., Holt, S. y C. Onuf. 1997. Distribution and community structure of ichthyoplankton in Laguna Madre Seagrass meadows: Potential impact of seagrass species change. *Estuaries and Coasts*, 20: 450 – 464.

Treml, E., P. Halpin, D. Urban y L. Pratson. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology*, 23: 19 – 36.

Urban, D. y Keitt. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82: 1205 – 1218.

van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *TREE*, 3: 264 – 269.

Victor, B. 1987. Growth, dispersal, and identification of planktonic labrid and pomacentrid reef-fish larvae in the eastern Pacific. *Ocean. Mar. Biol.*, 95: 145 – 152

Vigliola, L. y M. Meekan. 2002. Size at hatching and planktonic growth determines post-settlement survivorship of a coral reef fish. *Oecologia*, 131: 89 – 93.

Wellington, G. y B. Victor. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology*, 101: 557-567.

Werner, E. y J. Gilliam. 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 393-425

Werner, F., R. Cowen y C. Paris. 2007. Coupled biological and physical models. *Oceanography*, 20(3): 54-69.

Werner, R. 2002. Habitat requirements. En: Fuiman, L. y R. Werner (Eds.) *Fishery Science: The unique contributions of early life stages*. Blackwell Science, 325 pp.

Wolanski, E. y J. Sarsenski. 1997. Larvae dispersion coral reefs and mangroves. *American Scientist*, 85: 235-243.

Zheng, C., J. Pennanen y O. Ovaskainen. 2009. Modelling dispersal with diffusion and habitat selection: Analytical results for highly fragmented landscapes. *Ecological Modelling*, 220: 1495 - 150.

