

LAS RAÍCES DE MANGLAR COMO AMBIENTE GUARDERÍA PARA LA ICTIOFAUNA ARRECIFAL EN EL PARQUE NACIONAL MORROCOY, VENEZUELA

Adriana López-Ordaz^{1*}, José Gregorio Rodríguez-Quintal²,
Ana Teresa Herrera-Reveles³

¹Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar;
²Laboratorio de Biología Marino Costera (BioMaC-UC), Departamento de
Biología-FACYT, Universidad de Carabobo. ³Instituto de Zoología y Ecología
Tropical IZET, Universidad Central de Venezuela. *adrilopez@usb.ve

RESUMEN

Los manglares son ambientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de muchas especies de peces, especialmente en el Caribe donde son considerados guarderías. En el Parque Nacional Morrocoy existen zonas de manglar que, a pesar de presentar un alto grado de afectación, ocupan grandes extensiones, resaltando su importancia como ambiente marino-costero. Para evaluar su importancia para la ictiofauna, se identificaron las especies de peces presentes en estos ambientes, sus variaciones espaciotemporales y la relación con variables ambientales y ubicación dentro del parque. Se realizaron censos visuales en 5 sitios de manglar durante 4 muestreos, identificando las especies y su estadio (juveniles/adultos). Se estimó la densidad de raíces, profundidad, área y distancia a los pasos de corrientes. Se cuantificó un total de 2.729 individuos en 49 especies. Se observaron variaciones espaciotemporales en la densidad de juveniles, mientras que las densidades de adultos fueron bajas en todos los sitios y muestreos. Las densidades de juveniles fueron mayores en playa Mero y Pescadores (495,83±140,24 ind/100 m² en jul/2013 y 253,33±96,24 ind/100 m² en octubre/12 respectivamente); las altas densidades se debieron a la presencia de *Haemulon flavolineatum* y *Lutjanus griseus*. Las variables que explicaron mejor esta variación fueron: la distancia al paso de corrientes y la densidad de raíces. Las raíces de manglar constituyen un hábitat importante para la ictiofauna arrecifal, particularmente los manglares ubicados en las zonas más externas del parque ya que presentaron una mayor diversidad y funcionan como un refugio de juveniles, especialmente para especies de importancia comercial.

Palabras clave: manglares, ambientes guardería, peces de arrecife, estadios juveniles, Haemulidae.

Abstract

Mangrove roots as nursery habitat for coral reef fishes in Morrocoy National Park, Venezuela

Mangroves are essential habitats for the growth and development of many fish species, especially through their role as a nursery habitat in the Caribbean. At Morrocoy national park, mangroves cover extensive areas and are very important marine coastal habitats, despite their degradation. To evaluate the importance of

mangrove roots to reef fishes at Morrocoy, reef fish species were identified, and their density were estimated. Spatial and temporal variations and the relationships with habitat variables and their location within the park were evaluated. Visual censuses were carried out at five mangrove sites during four sampling events, identifying the species and their stage (juvenile/adults). Root density, depth, area and distance to principal water currents were quantified. A total of 2729 individuals, belonging to 49 species were identified. Spatio-temporal variations were observed in the density of juveniles, while adult's densities were low in all sites and samplings. Juvenile densities were higher at two localities, Mero and Pescadores ($495,83 \pm 140,24$ ind/100 m² in jul/2013 and $253,33 \pm 96,24$ ind/100 m² in oct/12 respectively). The high densities were due to the presence of *Haemulon flavolineatum* and *Lutjanus griseus*. The variables that best explained these variations were: the distance to the principal currents and root densities. The mangrove roots constitute an important habitat for the reef fish species, particularly the mangroves located in the outermost areas of the park, which presented greater diversity and function as a juvenile refuge, especially for species of commercial importance.

Keywords: Mangroves, nursery habitats, reef fishes, juvenile stage, Haemulidae.

INTRODUCCIÓN

Los manglares proporcionan una gran variedad de servicios ecosistémicos de relevancia que incluyen protección de la línea de costa, regulación de la calidad de agua, sumideros de carbono, y contribuyen significativamente al establecimiento y supervivencia de muchas especies de peces, algunas de importancia comercial (UNEP-WCMC, 2005; Luo *y col.*, 2009; Ermgasse *y col.*, 2019). Con respecto a esta última función, se ha evaluado el papel que tienen los manglares como ambientes guarderías, especialmente en el Caribe, proporcionando protección de la depredación y alimento a los juveniles de muchas especies, especialmente de arrecife (Beck *y col.*, 2001; Heck y Hays, 2003; Frías-Torres, 2006; Verweij *y col.*, 2006a; Huijbers *y col.*, 2008; Nagelkerken, 2009).

Numerosas investigaciones han demostrado la importancia de estos ambientes para la ictiofauna arrecifal, evidenciándose, en algunos casos, una dependencia de los mismos, especialmente por parte de los estadios juveniles (Nagelkerken *y col.*, 2000^a; Nagelkerken *y col.*, 2001 y Dorembosh *y col.*, 2005). Muchas familias de peces arrecifales, como Lutjanidae, Serranidae y Haemulidae, entre los más importantes, tienen ciclos de vida que incluyen a las praderas de fanerógamas y manglares como ambientes guardería (Nagelkerken *y col.*, 2000b, Beck *y col.*, 2001; Unsworth *y col.*, 2008), y por lo tanto, dependen de la presencia e integridad de estos ambientes para su supervivencia, al punto que la ausencia o pérdida de los mismos podría alterar la dinámica de algunas de estas especies. Muchas poblaciones de peces arrecifales se han visto negativamente afectadas por la pérdida de hábitats costeros que funcionan como ambientes guardería (Nagelkerken *y col.*, 2000a), siendo los bosques de manglar uno de los

ecosistemas notablemente afectados, contabilizándose altas tasas de degradación a escala global, al igual que ocurre con los arrecifes de coral y praderas de fanerógamas (Seemann *y col.*, 2018; Ermgasse *y col.*, 2019).

Además de la importancia de conocer la diversidad y las especies y/o los estadios de desarrollo que dependen de estos sistemas, es necesario comprender cuáles factores podrían estar modulando sus interacciones con el hábitat. Para el caso de ambientes de manglar, se han tomado en consideración desde parámetros fisicoquímicos, como temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y turbidez, entre los más importantes, hasta aspectos relacionados con la estructura de las raíces -como su densidad, la cual proporciona una medida de la complejidad estructural- la disponibilidad de alimento, la profundidad y el grado de sombreo (Laedsgard y Johnson, 2001; Cocheret de la Moriniere *y col.*, 2004; Verweij *y col.*, 2006; Faunce *y col.*, 2004; Vaslet *y col.*, 2010). Sin embargo, la medición de estas variables permite describir sólo el entorno local. En ese sentido, es necesario considerar tanto la influencia de otros ambientes como de aquellos factores a mayor escala que igualmente podrían afectar a estas comunidades. Esto debido a las características de la historia de vida de estos organismos, los cuales no se ubican en un solo ambiente de forma exclusiva.

El Parque Nacional Morrocoy (PNM) comprende una gran extensión de ecosistemas marino-costeros que han sido altamente impactados en las últimas décadas (Bone *y col.*, 2005), por lo que la comprensión de la funcionalidad de los mismos resulta importante, especialmente para un componente relevante de la fauna como lo son los peces de arrecife. Un paso inicial lo constituye la determinación de los patrones de distribución de estos organismos dentro del parque, tomando en consideración manglares ubicados tanto en zonas internas, con una mayor influencia continental y zona de humedales, como en zonas externas, con una mayor influencia de aguas oceánicas. En este estudio se planteó evaluar la relación de la ictiofauna arrecifal con los ambientes de manglar en el PNM, con los siguientes objetivos: (i) describir las variaciones espacio-temporales de la comunidad de peces asociada a las raíces de *Rhizophora mangle*, y (ii) determinar la relación de la comunidad de peces con factores locales (área del manglar, densidad de raíces y profundidad de la columna de agua) y regionales (ubicación relativa dentro del PNM y al paso principal de corrientes) de estos ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El Parque Nacional Morrocoy se encuentra ubicado en la zona costera centro-occidental de Venezuela, conocida como Golfo Triste (10° 52'N y 68° 16'O)(Figura 1). Comprende unos 320 km² de ecosistemas continentales, insulares y marinos entre los que destacan los bosques de manglar, dominados por *Rizophora mangle*, praderas de pastos marinos, dominadas por *Thalassia testudinum*, fondos arenosos desprovistos de

vegetación y arrecifes coralinos costeros (Bone *y col.*, 2001). La temperatura superficial del agua oscila entre 27 °C y 32 °C, mientras que la salinidad puede variar entre 30 y 38 ‰, aunque se han reportado disminuciones considerables luego de precipitaciones de gran intensidad (Bone *y col.*, 1998; Chollet y Bone, 2007). Según Bone *y col.* (1998) dentro del parque pueden distinguirse dos zonas principalmente: una externa, ubicada hacia el este, de mayor influencia oceánica, caracterizada por presentar comunidades coralinas, una baja turbidez y profundidades que alcanzan los 20 m, y una zona interna, ubicada hacia el oeste, que se caracteriza por tener una mayor influencia continental, presentar poco oleaje, alta turbidez, y zonas someras donde predominan bosques de manglar y praderas de fanerógamas.

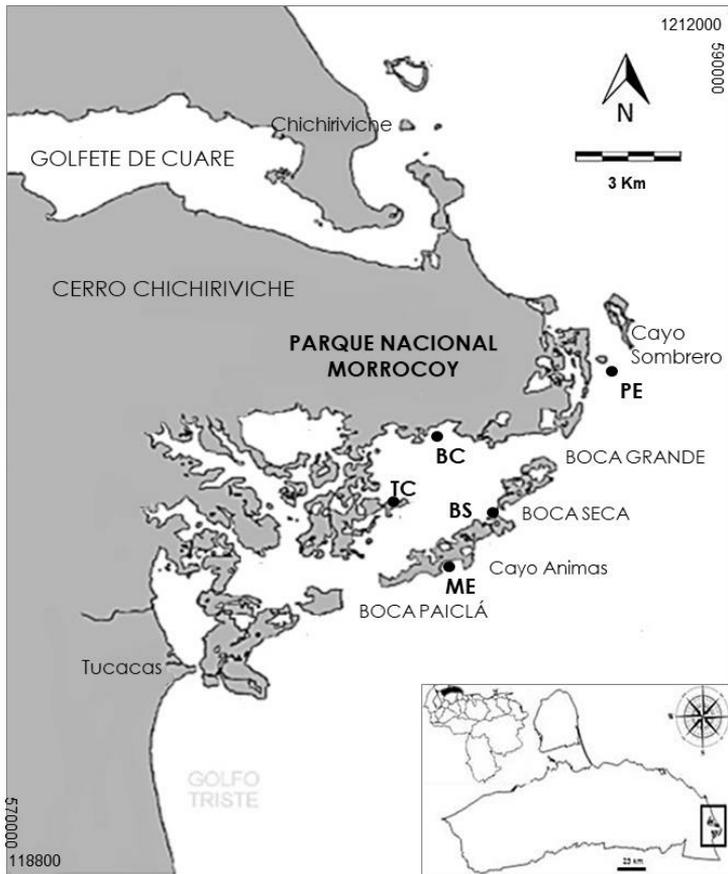


Figura 1. Mapa del Parque Nacional Morrocoy mostrando las localidades de estudio; TC: Tumba Cuatro, BC: Bajo Caimán, BS: Boca Seca, ME: Playa Mero, PE: Pescadores.

Se seleccionaron 5 localidades ubicadas a lo largo de un gradiente oeste-este que va desde zonas con una mayor influencia continental y características de humedales hasta zonas con una mayor influencia oceánica, siguiendo este orden: Tumba Cuatro (TC), Bajo Caimán (BC), Boca Seca (BS), Playa Mero (ME) y Cayo Pescadores (PE) (Figura 1). En cada una de estas localidades se realizaron 4 muestreos: octubre 2012, enero-febrero 2013, julio 2013 y junio 2014.

Estructura de la comunidad de peces. Para evaluar la comunidad íctica se ubicaron en cada localidad tres banda-transecto de 30 m de longitud por 2 m de ancho, paralelos a las raíces de manglar, a lo largo de los cuales se realizaron censos visuales identificando y cuantificando las especies presentes. Las especies fueron clasificadas en estadios juveniles y adultos con base en la información reportada en la bibliografía (patrones de coloración, presencia o ausencia de algunas características, rangos de tamaño, entre otros). En el caso de aquellas especies que conforman grandes cardúmenes y no permanecen constantemente en las raíces de mangle, se registró su presencia mas no su abundancia (ejemplo: Clupeidae y Atherinidae). Para la identificación de las especies presentes se utilizaron claves de campo (Humann, 1996; Cervigón y Ramírez, 2012).

Variables descriptoras del hábitat. Se evaluaron variables a escala local que dan una estimación de la complejidad estructural como la profundidad, empleando una vara calibrada, y la densidad de raíces, para la cual se cuantificó el número de raíces de mangle ubicando 10 cuadratas de 1 m² a lo largo de los transectos empleados para realizar los censos de peces, de acuerdo con protocolos estándar (Verweij, 2007). Se estimó el área de los parches de manglar evaluados en cada localidad considerando sólo el área ocupada por las raíces sumergidas; los cálculos fueron realizados con Google Earth Pro.

Se consideró adicionalmente una variable a escala de paisaje: distancia a la boca, entendida como la distancia más corta desde los puntos donde se ubicaron los transectos hasta el punto de entrada o paso principal de corrientes de agua. Para el caso de las localidades ubicadas en la zona interna se tomó como referencia Boca Grande, siendo considerada como la entrada principal de corrientes a esta zona, de acuerdo con lo reportado por Solana *y col.* (2004). Para el caso de las localidades ubicadas en la zona externa, se calculó la distancia más corta al paso de corriente más cercano. Esta variable se utilizó como un indicador de la distancia a la fuente de larvas, y se estimó mediante el análisis de imágenes satelitales y con Google Earth Pro.

Análisis de datos. Se construyeron dos matrices. La primera incluyó la información relacionada con la comunidad de peces, obtenida con los datos de densidad de juveniles por especie de los censos visuales, y con la cual se realizó un análisis de varianza multivariado con base en

permutaciones (PERMANOVA) para someter a prueba las hipótesis nulas de no diferencias entre localidades y entre meses. Estos análisis fueron realizados a partir de matrices de disimilitud Bray-Curtis, en las que los datos fueron transformados con la raíz cuarta para darle peso al ensamblaje completo de todos los grupos registrados y no sólo a los grupos dominantes (Clarke y Green, 1998). La segunda matriz incluyó todas las variables ambientales previamente estandarizadas debido a sus diferencias en las unidades de medición. Con esta matriz se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) tomando en consideración el factor localidad.

Para determinar la importancia de las variables ambientales sobre algunos aspectos de la estructura comunitaria de peces se empleó un modelo de regresión lineal multivariado basado en distancias (DISTLM; por sus siglas en inglés: Distance-based linear models). El DISTLM es una rutina que se utiliza para analizar y modelar la relación entre una matriz de datos multivariados, descritos por una matriz de similitud, y una o más variables predictivas (Clarke y Gorley, 2006). Se empleó el criterio de Información de Akaike AIC (por sus siglas en inglés: Akaike Information Criterion) como criterio de selección y BEST como procedimiento de selección. Se realizaron las pruebas marginales para cada variable por separado y posteriormente, mediante los criterios y procedimientos de selección, se escogieron la o las variables que mejor se ajustaron al modelo y explicaron el mayor porcentaje de variación de la variable respuesta. Para aquellas variables que presentaron una mayor correlación se realizó un análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA, por sus siglas en inglés) como una herramienta de visualización, definida como una ordenación restringida, que muestra las variables predictivas que explican el mayor porcentaje de variación de la variable respuesta, acompañado con gráficos de burbujas que muestran la abundancia de las especies más importantes. Todos los análisis fueron realizados con el programa Primer 6 (Versión 6.1.16) & PERMANOVA+ (Versión 1.0.6) (Clarke y Gorley, 2006; Anderson *y col.*, 2008).

RESULTADOS

Comunidad de peces. Se censaron un total de 2.729 individuos y se identificaron 49 especies. El 76,5% de los individuos censados correspondieron a estadios juveniles, identificándose 38 especies en estas fases. Se observó un dominio de Haemulidae (55%), tanto en sus fases juveniles (57,5%) como de adultos (46,8%), representada principalmente por *Haemulon flavolineatum* y *H. chrysargyreum*. Sin embargo, se observó una proporción importante de Lutjanidae adultos, especialmente *Lutjanus apodus* y *L. griseus* (29,3%) (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia (Ab) (total N y relativa %) y densidad (ind/100 m²) por estadio para las especies identificadas. TC: Tumba Cuatro, BC: Bajo Caimán, BS: Boca Seca, ME: Playa Mero, PE: Pescadores.

Familia	Especies	Ab. Juv (N)	Ab. Adult (N)	Dens. Juv. (ind/100 m ²)	Dens. Adult. (ind/100 m ²)	Ab. total (N)	Ab. relativa (%)	Localidad
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	54	7	2,82±4,52	0,41±1,45	61	2,24	BS, M, PE
	<i>Acanthurus chirurgus</i>	2		0,09±0,56		2	0,07	ME
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	13	1	0,74±2,86	0,07±0,42	14	0,51	ME
Atherinidae	<i>Atherinomorus stipes</i>			1,85±11,11	6,81±40,83			PE
Belonidae	<i>Belonidae</i> sp. A		2		0,09±0,39	2	0,07	PE
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>	13	10	0,63±1,36	0,49±1,55	23	0,84	BC, BS, ME, PE, TC
	<i>Chaetodon striatus</i>	6		0,28±1,02		6	0,22	BS, ME
Clupeidae	<i>Clupeidae</i> sp. A			9,03±34,47	23,38±82,59			BS, ME, PE
Diodontidae	<i>Diodon holocanthus</i>		1		0,07±0,42	1	0,04	ME
Guerridae	<i>Eucinostomus argenteus</i>	3	6	0,14±0,61	0,12±0,49	9	0,33	BS, ME, TC
	<i>Eucinostomus melanopterus</i>	1		0,05±0,28		1	0,04	BS
	<i>Guerrus cinereus</i>	6	11	0,30±0,98	0,54±1,01	17	0,62	BS, ME, PE, TC
Haemulidae	<i>Haemulon aurolineatum</i>	9	19	0,42±2,50	0,93±4,19	28	1,03	ME, PE
	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	272	81	12,84±38,08	4,31±13,20	353	12,94	BC, M, PE, TC
	<i>Haemulon flavolineatum</i>	867	143	45,19±102,37	7,82±16,26	1010	37,01	BS, ME, PE, TC
	<i>Haemulon melanurum</i>	1		0,07±0,42		1	0,04	ME
Haemulidae	<i>Haemulon parra</i>		11		0,71±3,38	11	0,4	ME, PE
	<i>Haemulon sciurus</i>	38	46	1,98±4,93	3,44±13,81	84	3,08	BC, BS, ME, PE
	<i>Haemulon</i> sp.	14		0,79±2,63		14	0,51	BS, ME
Kyphosidae	<i>Kyphosus sectatrix</i>		1		0,05±0,28	1	0,04	TC
Labridae	<i>Halichoeres biuttatus</i>	176	21	10,43±14,99	1,30±3,25	197	7,22	BC, BS, ME, PE
	<i>Halichoeres maculipinna</i>	1	26	0,07±0,42	1,44±8,67	27	0,99	ME
	<i>Halichoeres radiatus</i>	3	1	0,14±0,61	0,05±0,28	4	0,15	PE
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i>	2	9	0,09±0,56	0,42±2,01	11	0,4	PE, TC
	<i>Lutjanus apodus</i>	41	59	2,07±3,02	3,45±10,82	100	3,66	BC, BS, ME, PE
	<i>Lutjanus griseus</i>	47	69	2,19±4,55	3,74±8,08	116	4,25	BS, ME, PE, TC
	<i>Lutjanus mahogoni</i>	6		0,28±1,67		6	0,22	PE
	<i>Lutjanus synagris</i>	17	43	0,96±3,12	2,01±7,81	60	2,2	BC, ME, PE
	<i>Ocyurus chrysurus</i>	8	8	0,37±1,13	0,42±1,15	16	0,59	ME, PE, TC

Mullidae	<i>Mulloidichthys martinicus</i>	13	9	0,74±2,44	0,49±1,72	22	0,81	ME, PE
	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	3	1	0,14±0,83	0,05±0,28	4	0,15	PE
Ophichthidae	<i>Myrichthys ocellatus</i>		1		0,05±0,28	1	0,04	ME
	<i>Abudefduf saxatilis</i>	35	3	1,95±4,02	0,19±0,66	38	1,39	BS, ME,
Pomacentridae	<i>Stegastes adustus</i>		1		0,05±0,28	1	0,04	ME
	<i>Stegastes leucostictus</i>	26	17	1,44±2,37	0,94±3,08	43	1,58	BS, ME, PE, TC
	<i>Stegastes partitus</i>	1	1	0,06±0,33	0,05±0,28	2	0,07	BS, PE
	<i>Scarus guacamaia</i>	1	7	0,05±0,28	0,32±1,48	8	0,29	TC
Scaridae	<i>Scarus iserü</i>	200		11,13±30,18		200	7,33	BS, PE, TC
	<i>Scarus taeniopterus</i>	162	1	9,79±33,09	0,07±0,42	163	5,97	BC, BS, ME, PE,
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	21	2	1,02±5,32	0,12±0,49	23	0,84	ME, PE
	<i>Sparisoma chrysopterygum</i>	2	7	0,09±0,39	0,41±0,99	9	0,33	BC, BS, ME, PE
	<i>Sparisoma radians</i>	5		0,23±1,14		5	0,18	ME, PE
	<i>Sparisoma rubripinne</i>		2		0,09±0,56	2	0,07	BS
Serranidae	<i>Hypoplectrus puella</i>		1		0,05±0,28	1	0,04	BS
	<i>Archosargus rhomboidalis</i>		2		0,09±0,56	2	0,07	PE
Sphyraenidae	<i>Sphyraena picudilla</i>	1		0,05±0,28		1	0,04	PE
Synodontidae	<i>Synodus</i> sp.		1		0,07±0,42	1	0,04	ME
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides spengleri</i>		1		0,07±0,42	1	0,04	ME
	<i>Sphoeroides testudineus</i>	1	8	0,05±0,28	0,39±1,10	9	0,33	BS
Total		49	2089	640	121,53	65,53	2729	100

Se observaron variaciones espaciales y temporales en la estructura de la comunidad (PERMANOVA, $p = 0,004$), presentando el componente espacial la mayor proporción de la variabilidad (CV: 18,5%) (Tabla 2). Las localidades que presentaron una mayor riqueza y densidad fueron aquellas ubicadas en la parte más externa del gradiente: Playa Mero y Pescadores (33 especies), mientras que en Tumba Cuatro sólo se reportaron 15 especies. La mayor densidad promedio de juveniles se observó en Playa Mero durante el mes de julio/13 ($495,83 \pm 140,24$ ind/100 m²) mientras que en Pescadores el valor más alto se reportó en octubre/12 ($253,33 \pm 96,24$ ind/100 m²) (Figura 2 y Figura 3). Para el resto de los sitios las densidades se mantuvieron bajas en todos los muestreos, con valores por debajo de los 50 ind/100 m². Por el contrario, las densidades de adultos no presentaron variaciones significativas y en general los valores fueron bastante bajos en todos los sitios durante los diferentes meses de muestreo, especialmente para el caso de Tumba Cuatro (Figura 2). Cabe mencionar que el manglar de Bajo Caimán sólo pudo ser muestreado en junio/13 debido a la alta turbidez que hizo imposible la realización de los censos; debido a esto los datos correspondientes solo se muestran para fines de complementar la información, pero no fueron incluidos en algunos análisis (Figura 3).

Tabla 2. PERMANOVA bajo un modelo lineal de dos factores fijos (mes y localidad), con base en la matriz de similitud de Bray-Curtis para evaluar diferencias en la densidad de juveniles (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, CM: cuadrados medios, p: nivel de significancia, N perm: número de permutaciones, CV: componentes de variación).

Fuente	GL	SC	CM	F	p	CV (%)
Mes	4	16121	4030,2	1,521	0,0267	5,14
Localidad	4	30837	7709,3	2,9094	0,0001	18,55
MesxLoc	8	33902	4237,7	1,5993	0,0039	17,02
Residuos	19	50345	2649,8			59,29
Total	35	1,30E+05				

Variables descriptoras del hábitat. Los manglares evaluados presentaron diferencias en cuanto a sus características estructurales. En el análisis de ordenación ACP se observó una separación evidente de los sitios de manglar ubicados en las zonas internas con respecto a las zonas externas, cuyas características estructurales fueron bastante similares. Las variables más representativas y que explicaron el mayor porcentaje de variación en los dos componentes (83,5%) fueron: la distancia a la boca y la profundidad para el primer componente principal, y el área para el segundo componente. Los manglares ubicados en la zona interna se separaron en dos grupos bien diferenciados: las muestras provenientes de Tumba Cuatro se caracterizaron por presentar una mayor profundidad y distancia a la boca o zona externa del parque, mientras que las de Bajo Caimán se caracterizaron por presentar un área más extensa (Figura 4).

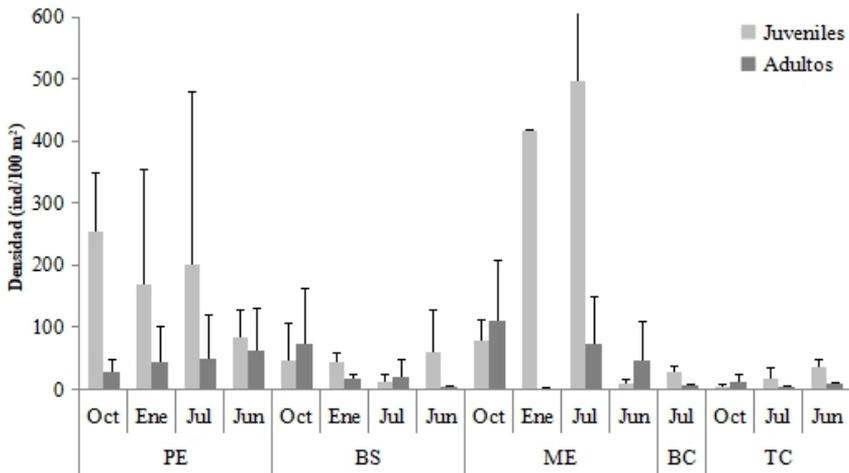


Figura 2. Variación espaciotemporal en la densidad promedio de juveniles y adultos en sitios de manglar dentro del PNM. TC: Tumba Cuatro, BC: Bajo Caimán,

BS: Boca Seca, ME: Playa Mero, PE: Pescadores.

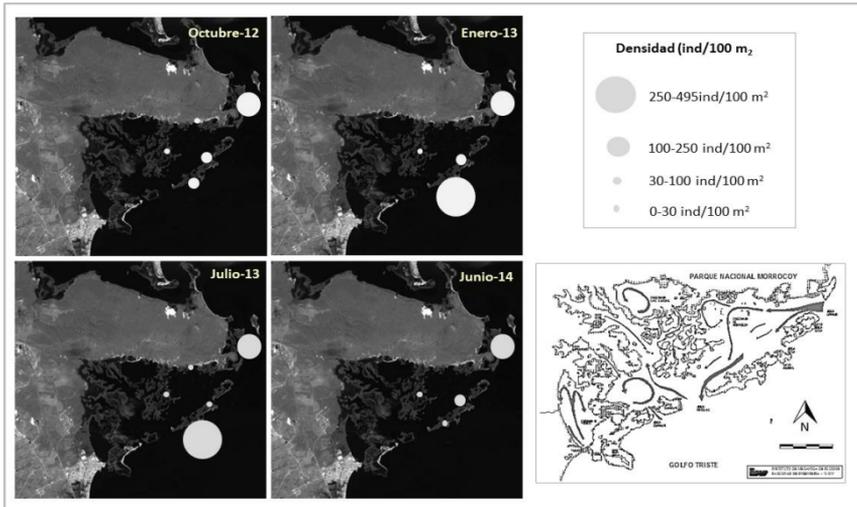


Figura 3. Patrones de distribución de los estadios juveniles de peces en sitios de Manglar en el PN Morrocoy en los meses de muestreo. Mapa de dirección de las corrientes principales (Tomado de Solana *y col.* 2004).

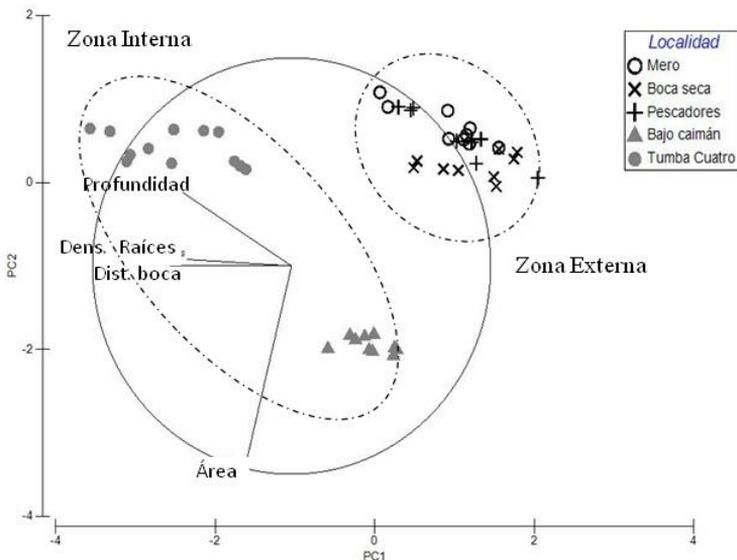


Figura 4. Análisis de componentes principales (ACP) basado en la matriz de variables principales (ACP) basado en la matriz de variables ambientales estimadas para los sitios de manglar.

En la Tabla 3 se muestran detalladamente los valores promedios de las variables consideradas. Los manglares de Tumba Cuatro presentaron la mayor profundidad promedio ($1,23 \pm 0,22$ m), la mayor densidad de raíces (32 ± 14 , 6 raíces/m²) y la mayor distancia con respecto a la boca o entrada principal de corrientes marinas a la zona interna (4.530 m). Por el contrario, los manglares más externos fueron más someros ($< 0,7$ m), la densidad de raíces osciló entre 16 y 18 raíces/m² y particularmente el manglar de Mero presentó poca extensión (55,42 m²).

Tabla 3. Variables ambientales estimadas en los sitios de manglar (promedio±desviación estándar).

Localidad/Variabes	Pescadores	Mero	Boca seca	Bajo Caimár	Tumba Cuatro
a) Escala local					
Profundidad (m)	0,62±0,34	0,57±0,23	0,37±0,09	0,49±0,10	1,23±0,22
Dens. raíces (n/m ²)	18,44±8,80	16,21±5,86	27,24±15,88	18±6	32±14,6
Área (m ²)	117,93	55,42	219,98	1431,58	551,50
Perímetro (m)	58,96	36,95	106,64	715,79	275,67
b) Escala de Paisaje					
Dist boca (m)	92,38	332,93	245,72	1301,90	4529,94

Relación entre variables ambientales y la comunidad de peces. Al realizar el DISTLM (Tabla 4), las variables que explicaron en mayor proporción la densidad de juveniles fueron la distancia a la boca (8,2%) y la densidad de raíces (7,7%). Para el caso de la riqueza de especies, la densidad de raíces fue la única variable significativa, explicando el 10% de la variabilidad. Al realizar el análisis con las familias más abundantes, la distancia a la boca fue la única variable que se ajustó mejor al modelo, explicando entre el 6 y 10% de la variación en la densidad de Haemulidae y Lutjanidae. Se observó una disminución en la densidad de estos grupos con el aumento de la distancia a la boca, es decir, a la entrada principal de las corrientes (Figura 5), particularmente en *H. flavolineatum*, una de las especies más importantes en los sitios de manglar.

DISCUSIÓN

Poco se conoce sobre las comunidades de peces asociadas a manglar en zonas costeras en Venezuela, y específicamente, dentro del PN Morrocoy, no existen reportes previos de la estructura comunitaria y su relación con variables ambientales, siendo los peces de pradera y arrecife los más estudiados (Díaz, 1997; Rebolledo, 1988; Alvarado, 2000; Rodríguez y Villamizar, 2000; Rodríguez, 2002; Rodríguez, 2003; Rodríguez y Villamizar, 2008; López y Rodríguez, 2010; Rodríguez y col., 2011). Los manglares evaluados presentaron una alta proporción de especies de peces arrecifales, y un dominio de las fases juveniles de la mayoría de estas especies, coincidiendo con lo reportado en la literatura. Según Nagelkerken

(2009), aproximadamente un 66% de los estudios realizados en el Caribe reportan que estos ambientes presentan la mayor densidad de especies “guardería”. Estos ecosistemas han sido considerados como ambientes esenciales para el crecimiento y desarrollo de muchas especies de peces y se ha reportado una alta dependencia de los juveniles (Nagelkerken *y col.*, 2000b; Mumby *y col.*, 2004; Frias-Torres *y col.*, 2007; Newman *y col.*, 2007; Nagelkerken *y col.*, 2010).

Tabla 4. Resultados del DISTLM de las variables predictivas estimadas en hábitat de manglar para cada variable respuesta (a-d). Pruebas marginales con cada variable predictiva (SC: suma de cuadrados, F, p (basado en permutaciones), Prop: proporción de la varianza explicada por cada variable). Modelos que mejor explican la variabilidad según los índices: AIC, R2, N var: número de variables seleccionadas en el modelo (N. var) y el % de variación explicado por el modelo seleccionado).

Variables		SC	F	p	Prop. (%)	AIC	R ²	N var.	Selección
a) Densidad de juveniles	1) Den. Raíces	10036	28,386	0,002	7,71	295,89	8.20E-02	1	4 (8,2%)
	2) Prof (m)	3443,3	0,9232	0,667	2,64	296,08	7.71E-02	1	1
	3) Área	5158,8	14,023	0,122	3,96	296,24	0,12316	2	3;4
	4) Dist boca	10674	30,353	0,002	8,2	296,62	0,11396	2	1;4
b) Riqueza de especies	1) Den. Raíces	4442,8	37,343	0,029	9,9	256,88	0,09896	1	1 (10%)
	2) Prof (m)	467,28	0,35762	0,637	1,04	258,26	0,11436	2	1;3
	3) Área	1104,8	0,85783	0,371	2,46	259,86	0,12409	3	1,3
	4) Dist boca	3404,1	27,896	0,084	7,58	261,53	0,13198	4	Todas
c) Haemulidae	1) Den. Raíces	6575,7	21,027	0,064	5,82	291,54	6.14E-02	1	4 (6,14%)
	2) Prof (m)	2666,8	0,82252	0,556	2,36	291,67	5.82E-02	1	1
	3) Área	5464,5	17,293	0,112	4,84	292,04	4,84E-02	1	3
	4) Dist boca	6937,8	2,226	0,044	6,14				
d) Lutjanidae	1) Den. Raíces	3579,9	16,913	0,16	4,74	275,43	0,10363	1	4 (10,36%)
	2) Prof (m)	723,23	0,32864	0,991	9,57	276,24	0,13267	2	3;4
	3) Área	262,85	0,11871	0,972	3,47	276,39	0,129	2	1;2;4
	4) Dist boca	7829,1	39,309	0,009	10,36				

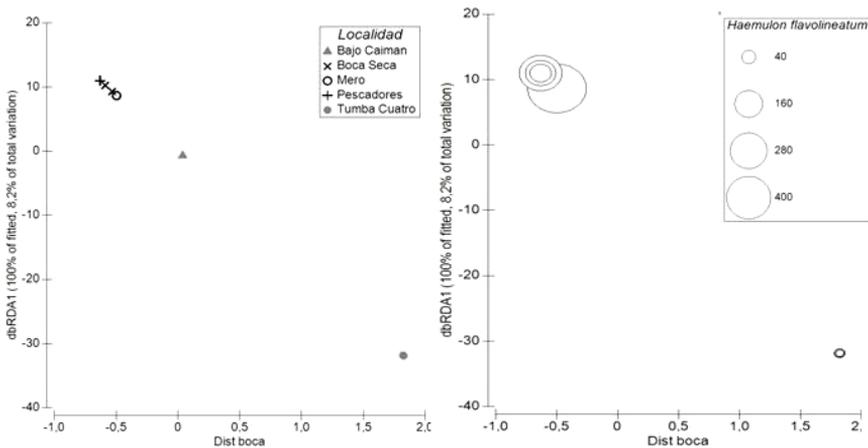


Figura 5. dbRDA basado en la matriz de densidad de juveniles (A), y gráfico de burbujas mostrando la densidad de *H. flavolineatum* (B).

Se han considerado varios factores para explicar por qué las raíces de manglar pueden resultar atractivas para algunas especies de peces, todos ellos relacionados con la disponibilidad de alimento y disminución de la intensidad de depredación. Entre los más importantes se encuentran el alimento, la complejidad estructural y el sombreado. Verweij *y col.* (2006) realizaron manipulaciones experimentales para determinar cuál de estos tres factores representa el más influyente sobre los juveniles. Encontraron que si bien los tres son importantes, la preponderancia de uno sobre otro depende de la especie o grupo trófico. Los herbívoros y zoobentófagos, activos durante el día, utilizan estos ambientes principalmente como sitios de alimentación, mientras que algunos depredadores nocturnos los utilizan como sitios de descanso y protección durante el día. Otros experimentos han considerado factores como la longitud, la complejidad y la orientación de las raíces, siendo importante esta última variable (Nagelkerken *y col.*, 2011). Según Igulu *y col.* (2014), los análisis con isótopos estables sugieren que los manglares son usados principalmente como sitios de resguardo o protección, mientras que las praderas parecen tener mayor importancia como sitios de alimentación.

Los sitios de manglar presentaron diferencias con respecto a sus características estructurales medidas localmente y según su ubicación, por lo que era de esperarse diferencias en los ensamblajes de peces asociados a sus raíces. Los manglares más desarrollados, con mayor densidad de raíces, mayor área y con mayor profundidad presentaron menor densidad y riqueza de especies de peces de arrecife, contrario a lo esperado si consideramos la mayor complejidad estructural de estos sitios. En las comunidades de peces evaluadas asociadas a manglar, tuvo mayor peso la ubicación de estos ambientes con respecto a las principales entradas de agua o pasos de corriente.

Los sitios de manglar ubicados en las zonas más externas, especialmente Pescadores y Playa Mero, a pesar de ser estructuralmente menos desarrollados, presentaron una mayor densidad y riqueza de especies. La variable que explicó un mayor porcentaje de variación, tanto de la densidad total de juveniles como de la densidad de Haemulidae y Lutjanidae, fue la distancia a la boca, mientras que la riqueza de especies estuvo inversamente correlacionada con la densidad de raíces. Sin embargo, con respecto a este último resultado, cabe destacar que los manglares con mayor densidad de raíces se encontraron en las zonas más internas y alejadas de la boca, por lo tanto, sigue implícita la influencia de la ubicación del hábitat. Estos resultados sugieren la importancia de la ubicación de estos ambientes y su cercanía a zonas de entradas de corrientes, las cuales constituyen probablemente una fuente importante de larvas dentro del PN Morrocoy.

Faunce y Serafy (2007) evaluaron los patrones de uso de hábitat de dos especies, *Lutjanus griseus* y *Haemulon sciurus*, en ambientes con vegetación en los cayos de Florida, encontrando en el caso de los manglares que la distancia a la entrada de aguas oceánicas y la profundidad eran los factores más importantes en predecir los patrones de distribución de estas especies, sugiriendo que la función de guardería para estos ambientes probablemente está limitada al área inmediata de accesibilidad a los mismos. Según Halpern (2004) el reclutamiento en parches de manglar puede variar significativamente, dependiendo de su ubicación con respecto a las vías principales de entrada de larvas a un sistema costero. Asimismo, sugiere que la calidad de estos manglares podría afectar los tamaños poblacionales de algunas especies en particular.

Adicionalmente, hay que considerar que las zonas internas tienen una influencia de aportes continentales importante que puede alterar las condiciones del agua y afectar a la comunidad de peces, incluso a nivel de reclutamiento de larvas. Este aporte continental es evidente en algunas épocas del año e incluso dificultó e impidió la realización de los censos en las localidades más internas.

Drew y Eggleston (2008) examinaron la relación entre la densidad y diversidad de juveniles con características de sitios de manglar a escala local y de paisaje, en diversas localidades de los cayos de Florida, y encuentran que las características a escala de paisaje tenían mayor peso que las características a nivel de microhábitat en cada sitio. Sólo algunas especies como *Anisostremus virginicus* y *Lutjanus griseus* estuvieron correlacionadas, aunque con baja magnitud, con la profundidad o distancia visible entre las raíces. La mayoría de las especies presentaron una fuerte correlación con características a escala regional o de paisaje, como la distancia al Golfo de México y a canales principales, siendo dos de las variables más importantes incluidas en el modelo y que a su vez fueron seleccionadas como una estimación de la distancia a fuentes de larvas o a corredores de dispersión, coincidiendo parcialmente con lo reportado en la presente evaluación. A partir de sus resultados destacan la importancia de realizar estudios de ambientes guardería con énfasis en los estadios juveniles y en conjunto con investigaciones en ecología del paisaje, lo cual contribuiría a mejorar la caracterización de la calidad de estos ambientes guardería.

En este estudio los adultos estuvieron presentes especialmente en los manglares más externos, pero no se detectaron relaciones significativas de sus abundancias con las variables consideradas. Para el caso de los adultos el escenario puede tener mayor complejidad, pues es sobre esta etapa de vida que existe una mayor presión de pesca y explotación. Llegar a la fase adulta o alcanzar una gran talla puede resultar difícil en una zona sometida a una intensa actividad turística y de explotación como lo es el PN Morrocoy (Bone, 2005).

Una de las razones de la importancia de evaluar las relaciones peces-hábitat es que en la actualidad, dada la acelerada degradación de los ecosistemas marinos costeros, resulta imprescindible comprender la asociación de estos organismos con su ambiente. Barreto (2008) realizó un diagnóstico del estado de los bosques de manglar en el Refugio de Fauna Silvestre de Cuare y en el PN Morrocoy, encontrando que ocho años después de una mortandad masiva en estas zonas, no se detectó ninguna recuperación o colonización natural de estos bosques de manglar. Los ambientes del parque en la actualidad, particularmente los ubicados en la zona externa, están sometidos a un grado importante de intervención de origen antrópico, especialmente por el desarrollo de actividades turísticas y de recreación, lo cual implica una posible afectación de zonas importantes para las comunidades de peces residentes.

La presencia en el PN Morrocoy de un mosaico de ambientes ubicados diferencialmente y sometidos a diversas influencias, tanto de aguas oceánicas como continentales, ofrece un panorama complejo; sin embargo, lo obtenido en esta investigación permite una visión general de posibles escenarios que posteriormente pueden ser evaluados en detalle. Las raíces de manglar constituyen un hábitat importante para la ictiofauna arrecifal, especialmente para los estadios juveniles de algunas especies. En particular los manglares de las zonas más externas del parque presentan una mayor diversidad y funcionan como un refugio de juveniles, especialmente para especies de importancia comercial. Los resultados sugieren que el componente larval y las dinámicas de reclutamiento, si bien no fueron evaluados explícitamente, pueden estar jugando un papel importante, aunado a la presencia de ambientes con características estructurales y/o ubicaciones estratégicas que permiten el asentamiento y supervivencia de algunas especies arrecifales de importancia.

AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos agradecer de manera especial a la Lic. Kimberly Martínez por su gran ayuda en los muestreos, al Laboratorio de Biología Marino Costera (BioMac-UC) por el apoyo en la logística y desarrollo del proyecto, al Sr. Antonio Herrera por su colaboración en el traslado y durante los muestreos, a la Fundación por la Defensa de la Naturaleza (Fudena), especialmente al Sr. Samuel Narciso, y al Laboratorio de Bentos Marino de la USB. RECONOCIMIENTO: El artículo expone parte de los resultados de la Tesis Doctoral elaborada por Adriana López Ordaz en el Postgrado en Ecología de la Universidad Central de Venezuela.

LITERATURA CITADA

- Alvarado, D. 2000. Variabilidad espacial de la estructura de la comunidad de peces de arrecifes del P.N. Morrocoy. Tesis de Licenciatura. Universidad Simón Bolívar. 81 pp.
- Barreto, M.B. 2008. Diagnostic about the state of mangroves in Venezuela: Case studies from the National Park Morrocoy and Wildlife Refuge Cuare. En: Mangroves and Halophytes: Restoration and Utilization. (Lieth H., Sucre M.G., Herzog B. Ed.), Springer Science. 43; 51-64.
- Beck, M.W., K.L. Heck, K.W. Able, D.L. Childers, D.B. Eggleston, B.M. Gillanders, B. Halpern, C.G. Hays, K. Hoshino, T.J. Minello, R.J. Orth, P.F. Sheridan, M.R. Weinstein, 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51: 633-641.
- Bone, D., D. Pérez, A. Villamizar, P. Penchaszadeh y E. Klein. 1998. Parque Nacional Morrocoy, 151-159. En: B. Kjerfve (Ed.) Caribbean coral reef, seagrass and mangrove sites. UNESCO, Paris, pp. 347.
- Bone, D., A. Cróquer, E. Klein, D. Pérez, F. Losada, A. Martín, C. Bastidas, M. Rada, L. Galindo y P. Penchaszadeh. 2001. Programa CARICOMP: Monitoreo a largo plazo de los ecosistemas marinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Interciencia* 26(10): 457-462.
- Bone D., P. Spiniello, P. Solana, A. Martín, E. García, J. L. Pérez, A. La Barbera, S. Gómez, D. Pérez, B. Vera, M. B. Barreto, E. Zoppi, P. Miloslavich, R. Bitter, E. Klein, E. Villamizar, F. Losada y J. Posada. 2005. Estudio Integral del Sistema Parque Nacional Morrocoy con vías al desarrollo de planes de uso y gestión para su conservación. Informe Final. USB-UCV-UNEFM-INIA-FONACIT. Caracas, Venezuela, 938 pp.
- Cervigón, F y H. Ramírez. 2012. Peces marinos de las costas de Venezuela. Editorial Arte. Caracas, Venezuela. 296 pp.
- Chollet, I. y D. Bone. 2007. Effects of rainfall on polychaetes: differential spatial patterns generated by a large-scale disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340: 113-125.
- Clarke, K.R y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth UK. 192pp.
- Cocheret de la Moriniere, E., I. Nagelkerken, H. Van der Meij y G. Van der Velde. 2004. What attracts juvenile coral reef fish to mangroves: hábitat complexity or shade? *Mar. Biol.* 144: 139-145.
- Díaz, Y. 1997. Relaciones tróficas en la ictiofauna asociada a praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Morrocoy. Tesis de licenciatura, Universidad Simón Bolívar, Caracas. 120 pp.
- Dorenbosch, M, G. Grol, M.J. Christiansen, I. Nagelkerken y G. Van der Velde. 2005. Indo-Pacific seagrass beds and mangroves contribute to fish density and diversity on adjacent coral reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 302: 63-76.
- Drew, A. y D. Eggleston. 2008. Juvenile fish densities in Florida Keys mangroves correlate with landscape characteristics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 362: 233-243.
- Ermgassen, P., T. Grove y I. Nagelkerken, 2020. Global affiliation of juvenile fishes and invertebrates with mangrove habitats. *Bull Mar Sci.* 96(3):000-000.
- Faunce, C., J. E. Serafy y J. J. Lorenz. 2004. Density-habitat relationships of mangrove creek fishes within the southeastern saline Everglades (USA), with reference to managed freshwater releases. *Wetl. Ecol. Mgt.* 12: 377-394.
- Faunce, C. y J. Serafy. 2007. Nearshore hábitat use by gray snapper (*Lutjanus griseus*) and bluestriped grunt (*Haemulon sciurus*): Environmental gradients and ontogenetic shifts. *Bull. Mar. Sci.* 80(3): 473-495.

- Frias-Torres, S. 2006. Habitat use of juvenile goliath grouper *Epinephelus itajara* in the Florida Keys, USA. *Mar Ecol Prog Ser* .2: 1-6.
- Halpern, B. S. 2004. Are mangroves a limiting resource for two coral reef fishes? *Marine Ecology Progress Series* 272: 93–98.
- Heck K. L. G. y R. Hays. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Mar Ecol Prog Ser*.253: 123–136.
- Huijbers, C.M., E.M. Mollee y I. Nagelkerken. 2008. Post-larval French 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.
- Humann P. 1996. Reef fish identification, Florida Caribbean Bahamas. N. Deloash (Ed.) New World Publication, INC. 2ª edición. 424 pp.
- Igulu, M.M., I. Nagelkerken, M. Dorenbosch, M.G.G. Grol, A.R. Harborne, I. Kimirei, P. Mumby, A. Olds y D. Mgaya. 2014. Mangrove Habitat Use by Juvenile Reef Fish: Meta-Analysis Reveals that Tidal Regime Matters More than Biogeographic Region. *PLoS ONE* 9(12): 1-20.
- Laedsgard, P y C. Johnson. 2001. Why do juveniles fish utilize mangrove habitats? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257: 229-253.
- López, A. y J.G. Rodríguez. 2010. Ictiofauna asociada a un arrecife somero en el Parque Nacional Morrocoy. *Rev. Biol. Trop.* 58:163-174.
- Luo, J., J. Serafy, S. Sponaugle, P. Teare y D. Kieckbusch. 2009. Movement of gray snapper *Lutjanus griseus* among subtropical seagrass, mangrove, and coral reef habitats. *Mar Ecol Prog Ser.* 380: 255–269.
- Mumby, P., A. Edwards, J. Arias-González, K. Lindeman, P. Blackwell, A. Gall, M. Górczyska, A. Harborne, C. 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.
- Nagelkerken, I., G. Van der Velde, M. Gorissen, G. Meijer, T. Van Hof y C. Den Hartog. 2000a. Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuar. Coast. Shelf. Scien.* 51: 31-44.
- Nagelkerken I, Dorenbosch, M, Verberk, WCEP, Cocheret de la Morinière E y Van der Velde G. 2000b. Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Mar Ecol Prog Ser* 202: 175-192 85.
- Nagelkerken, I., S. Kleijnen, T. Klop, R. A. Van den Brand, E. Cocheret de la Morinière y G. van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Mar Ecol Prog Ser* s 214: 225–235.
- Nagelkerken, I. 2009. Evaluation of nursery function of mangroves and seagrass beds for tropical decapods and reef fishes: patterns and underlying mechanisms. In I. Nagelkerken (Ed.), *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems* (p. 357-399). Dordrecht: Springer.
- Nagelkerken I, A.M. De Schryver, M.C. Verweij, F. Dahdouh-Guebas, G. Van der Velde y N. Koedam. 2010. Differences in root architecture influence attraction of fishes to mangroves: A field experiment mimicking roots of different length, orientation, and complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 396: 27–34.
- Newman, S., R. Handy y S. Gruber. 2007. Spatial and temporal variations in mangrove and seagrass faunal communities at Bimini, Bahama. *Bulletin of Marine Science* 80(3): 529-553.

- Rebolledo, N. 1988. Caracterización ecológica de la fauna asociada a una pradera de *Thalassia testudinum* Banks en el Cayo Paiclá, frente a Boca Seca, en el Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón, Venezuela. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 52 pp.
- Rodríguez, J.G. 2002. Estatus de la familia pomacentridae en dos localidades con diferente grado de impacto en el Parque Nacional Morrocoy, con énfasis en el estudio del territorialismo de *Stegastes planifrons* (pisces: pomacentridae). Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela.
- Rodríguez, C.T. 2003. Depredación por peces y crustáceos como factor regulador de la macrofauna béntica asociada a praderas de fanerógamas. Tesis Doctoral. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 165 pp.
- Rodríguez, C.T, J.G. Rodríguez y D. Bone. 2011. Dieta de las principales especies de peces asociadas a una pradera de *Thalassia testudinum* del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Faraute*. 8(1): 5-10.
- Rodríguez, J.G. y E. Villamizar. 2000. Estructura de la comunidad de peces arrecifales de Playa Mero, Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48: 107-113.
- Rodríguez, J.G. y E. Villamizar. 2008. Estructura de la comunidad íctica en dos arrecifes con diferente grado de afectación en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 28(2): 61-69.
- Seemann, J., A. Yingst, R. Stuart-Smith, E. Graham y A. Altieri. 2018. The importance of sponges and mangroves in supporting fish communities on degraded coral reefs in Caribbean Panama.
- Solana, P., B. Castellanos y M. Nalesso. 2004. Measurement of hydrodynamics and environmental variables in Morrocoy, Venezuela. *Rev. Ing. Univ. Zulia.* 27: 100-113.
- UNEP-WCMC. 2005. In the front line: shoreline protection and other ecosystem services from mangroves and coral reefs. UNWP-WCMC.
- Unsworth, R., P. Salinas, S.L. De León, J. Garrard, D. Jompa, J. Smith y J. Bell. 2008. High connectivity of Indo-Pacific seagrass fish assemblages with mangrove and coral reef habitats. *Mar Ecol Prog Ser*, 353: 213-224.
- Vaslet A., Y. Bouchon-Navaro, G. Charrier, M. Louis y C. Bouchon. 2010. Spatial patterns of mangrove shoreline fish communities in relation with environmental variables in Caribbean lagoons. *Estuar. Coasts* 33: 195-210.
- Verweij, M., I. nagelkerken, S. Wastenbergh, I. Pen y G. Van der Velde. 2006a. Caribbean mangroves and seagrass beds as daytime feeding habitats for juvenile french grunt *Haemulon flavolineatum*. *Mar. Biol.* 149: 1291
- Verweij, M., I. Nagelkerken, D. Graaff, M. Peeters, E. Bakker y G. Van der Velde. 2006b. Structure, food and shade attract juvenile coral reef fish to mangrove and seagrass habitats: a field experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 306: 257-268.
- Verweij, M. 2007. Habitat linkages in a tropical seascape: The use of mangrove and seagrass habitat by juvenile reef fishes and their migration to the coral reef. Tesis doctoral, Universidad de Radboud. Holanda. 1295.