

12  
2E3.



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

## EFFECTO DE LA HERBIVORIA DE PECES SOBRE LA DINAMICA DE MACROALGAS DE LA LAGUNA DE CHANKANAAB, COZUMEL.

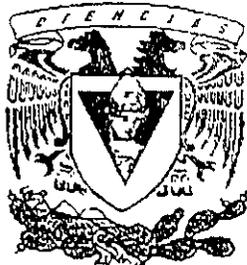
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G A  
P R E S E N T A

**LUZ MARIA ARGÜELLES GONZALEZ ANGULO**

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. BRIGITTA INE VAN TUSSENBROEK RIBBINK



MEXICO, D. F.

1999

IMPRESO CON  
PAPEL DE ORIGEN

270517



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Efecto de la herbivoría de peces sobre la dinámica de  
macroalgas de la Laguna de Chankanaab, Cozumel.  
realizado por Luz María Argüelles González Angulo

con número de cuenta 9040997-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. Brigitta Ine van Tussenbroek Ribbink. *[Signature]*

Propietario Dr. Eric Jordán Dahlgren. *[Signature]*

Propietario Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas. *[Signature]*

Suplente Biol. Sergio López Mendoza. *[Signature]*

Suplente Biol. Jorge Antonio Moreno Hernandez. *[Signature]*

*[Signature]*  
Consejo Departamental de Biología

Dra. Edna María Suárez Díaz.

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

## **Agradecimientos**

Con este escrito, completo una parte importante de mi vida, y durante el trayecto ha existido gente a la que tengo mucho que agradecer. A todas aquellas personas que de una u otra manera han estado junto a mí, GRACIAS!!!!!!

- Quiero agradecer a la UNAM, y a todos mis profesores por haberme formado.
- Gracias a la Estación Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, por todas las facilidades brindadas para la realización de este trabajo, tales como laboratorios, habitación y recursos humanos.
- Gracias al personal académico de la Estación por continuar mi formación académica, y al personal administrativo quienes me apoyaron en todo momento.
- Agradezco a Fundación UNAM por el apoyo económico brindado a través del programa para tesis en proyectos de investigación, así como al proyecto multidisciplinario "Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo" de la UNAM.
- Gracias al Dr. Anthony Chapman por sus comentarios y sugerencias sobre el método de este trabajo.
- Agradezco a la Dra. Brigitta van Tussenbroek por la dirección de esta tesis.
- Agradezco al comité evaluador por el tiempo que dedicaron a este trabajo. Gracias al Dr. Eric Jordán y al Biol. Jorge Moreno por sus comentarios. Gracias a la Dra. Dení Rodríguez y al Biol. Sergio López por sus aportaciones, apoyo e interés.
- Gracias al M en C. Fernando Negrete por sus acertados comentarios sobre este trabajo.
- Muchísimas gracias al Dr. Roberto Iglesias por su tiempo, por su apoyo y por sus valiosos comentarios.

- Un muy especial agradecimiento a la Dra. Ligia Collado por su valiosa amistad, por su apoyo, y por todo el tiempo y paciencia que me dedicó para poder concluir esta etapa de mi vida.
- Muchas gracias a todos mis compañeros de la estación Surya, Daniella, Marissa, Vero, Natalia, Karla, Pilar y Karina, con quienes compartí tantos y tantos momentos, a Tito y su divertida ayuda en estadística, a Ale H. con quien tejí muchísimas redes, y a Aimeé, mi compañera de cuarto con quien tanto platicué, reí y he compartido.
- Muchísimas gracias a Kor, por toda su ayuda en el trabajo de campo, por las infinitas horas compartidas bajo el agua *helada* y por rescatar siempre mis tablillas.
- A Nancy, muchísimas gracias por tantas historias juntas, por el divertidísimo manglar en la bici, por todos y cada unos de los maravillosos momentos contruidos.
- A Puerto Morelos, el maravilloso pueblo en donde pasé los momentos mas felices, a sus mágicos cielo, luna y mar, y a mis queridos amigos Shade y George con quienes tanto me divertí, gracias!!
- Gracias a Ale P por todos los fabulosos momentos compartidos, y por haberme invitado a este trópico mortal.
- Gracias a mis queridas Orquídeas Susurrantes por haber estado siempre y por todas nuestras divertidísimas historias.
- Gracias a Mayra por todo su cariño.
- Y a Yerye, por todos estos años juntos, por su ayuda, su apoyo, por todos los maravillosos momentos compartidos, por su gran amor, muchísimas **gracias!!!**

# Índice

<b>Resumen</b> .....	<i>iii</i>
<b>Introducción</b> .....	<b>1</b>
<b>Objetivos</b> .....	<b>6</b>
objetivo general .....	<b>6</b>
objetivos particulares .....	<b>6</b>
<b>Área de estudio</b> .....	<b>7</b>
<b>Material y método</b> .....	<b>13</b>
I.- Actividad herbívora de los peces .....	<b>13</b>
Colecta de datos .....	<b>13</b>
Especies herbívoras .....	<b>13</b>
Actividad herbívora .....	<b>13</b>
Análisis de datos .....	<b>15</b>
II.- Herbivoría y macroalgas .....	<b>15</b>
a)Áreas específicas de pastoreo .....	<b>17</b>
b)Efecto de las matas filamentosas con relación a los peces herbívoros .....	<b>20</b>
Colecta de datos .....	<b>22</b>
Análisis de datos .....	<b>26</b>

<b>Resultados</b> .....	<b>28</b>
I.- Actividad herbívora de los peces .....	<b>28</b>
Especies herbívoras .....	<b>28</b>
Actividad herbívora .....	<b>28</b>
II.- Herbivoría y macroalgas .....	<b>32</b>
a)Áreas específicas de pastoreo .....	<b>32</b>
b)Efecto de las matas filamentosas con relación a los peces herbívoros .....	<b>32</b>
Eliminación de la interacción del herbívoro .....	<b>32</b>
Controles de procedimiento .....	<b>33</b>
Áreas con herbivoría previa .....	<b>35</b>
Cobertura de macroalgas .....	<b>35</b>
<b>Discusión</b> .....	<b>42</b>
<b>Conclusiones</b> .....	<b>51</b>
<b>Literatura citada</b> .....	<b>53</b>

## **Resumen**

El presente estudio se realizó con la finalidad de evaluar el efecto de la herbivoría de los peces sobre la comunidad de algas presentes en la laguna Chankanaab en Cozumel, durante el periodo comprendido entre el 9 de mayo y el 9 de diciembre de 1997. La laguna Chankanaab presenta un ambiente muy particular y la vegetación se caracteriza por la dominancia de matas de macroalgas filamentosas en donde se observan parches de sustrato descubierto que se atribuyen a la herbivoría.

El estudio se llevó a cabo en dos partes, una observacional y una experimental. Durante la parte observacional se identificaron, visualmente, 19 especies de peces herbívoros. Asimismo se cuantificó la frecuencia de mordidas por especie de pez. La mayor frecuencia herbívora se registró para *Thalassoma bifasciatum* (Bloch) de la familia Labridae, seguido de los peces loro (familia Scaridae) *Sparisoma viride* (Bonnaterre) y *Scarus vetula* (Bloch y Schneider).

La parte experimental consistió en: a) determinar si los peces eliminan las algas filamentosas manteniendo áreas específicas de pastoreo y en b) evaluar el efecto de las matas de macroalgas filamentosas sobre las demás macroalgas en presencia y ausencia de peces herbívoros. Tanto para a) como para b) se manipuló la actividad de los peces herbívoros por medio de jaulas de exclusión, se establecieron los controles correspondientes, y durante tres meses se monitoreó la cobertura de macroalgas bajo los distintos tratamientos. Para b) además se manipularon las matas filamentosas eliminándolas manualmente después de cada muestreo. Los datos obtenidos se analizaron por medio de pruebas no paramétricas.

Los resultados fueron los siguientes: a) No se encontró diferencia significativa entre zonas de aparente baja y alta actividad herbívora previa, por lo que no puede concluirse si los peces mantienen áreas de pastoreo específicas. b) El porcentaje de cobertura de las algas bajo los distintos tratamientos, en general, no presentó diferencias significativas durante el tiempo de muestreo, lo que sugiere que bajo las condiciones particulares del presente estudio no hay efecto de los tratamientos: eliminación de matas filamentosas y eliminación de peces herbívoros, sobre la cobertura de las otras macroalgas. En el presente estudio no se logró distinguir si la ausencia de efecto es real o puede deberse a factores de azar en el muestreo.

## **Introducción**

Herbívoro, en términos generales, se considera al animal que consume, como dieta principal, productores primarios tales como las algas y las plantas. La herbivoría, por lo tanto, es esencial en la transferencia de energía dentro de los ecosistemas, particularmente en el ambiente arrecifal (Hay 1997). En los arrecifes tropicales, la herbivoría es muy importante en la organización de las comunidades arrecifales; se considera un factor estructurador que influye en la determinación de la abundancia y distribución de las algas (Hay 1985, Hay 1997). La herbivoría en arrecifes de coral es más intensa que en ningún otro hábitat estudiado y la diversidad en los tipos de herbívoros es alta (Hay *et al.* 1987).

Cuando los herbívoros son abundantes y diversos, la composición específica y la acumulación de biomasa de algas se ven afectadas directamente (Hay *et al.* 1988) y el efecto de la herbivoría depende en parte del herbívoro dominante. Carpenter (1990c) encontró en los arrecifes de Tague Bay, St. Croix, Islas Vírgenes, y Mc Clanahan *et al.* (1994) en los arrecifes de Kenia, que la composición y estructura béntica difería cuando el herbívoro dominante eran los erizos, de cuando lo eran los peces. Así mismo, los patrones bénticos dependen de la variación espacial de los herbívoros; por ejemplo Lewis (1986) muestra en un estudio en Carrie Bow Cay, Belice, que la heterogeneidad espacial en la intensidad del forrajeo puede ser de fundamental importancia en mantener distintos ensamblajes específicos en diferentes hábitats arrecifales.

Debido a que las algas son de rápido crecimiento y son fácilmente manipulables, han provisto una gran cantidad de información acerca de cómo afectan los consumidores, directa o indirectamente, a la organización de la comunidad arrecifal (Hay 1997). Comúnmente la morfología, estructura química, habilidad competitiva y biomasa de las algas se establecen en función de la herbivoría de peces

o invertebrados superiores (Coen y Tanner 1989, Hay 1997 y Littler *et al.* 1995), aunque también pueden establecerse en función de la competencia; por ejemplo, Machado *et al.* (1996) encontraron en una comunidad intermareal de Brasil, que el principal factor determinante para la estructuración de la comunidad era la competencia entre las algas y la herbivoría no era significativa. En tal caso, tanto la herbivoría como la competencia son, entre otros, factores estructuradores de la comunidad algal.

La gran presión herbívora parece haber propiciado una fuerte selección sobre las algas y diversas estrategias han aparecido (Dawes 1981). Los herbívoros y las algas arrecifales han coevolucionado en el sistema de defensa y contradefensa, y para la coexistencia alga-herbívoro las diferentes especies de algas han desarrollado mecanismos tales como: defensa química.- que sería cuando las algas sintetizan metabolitos secundarios tóxicos específicos o de mal sabor como serían los taninos, los compuestos halogenados, la caulerpina y los terpenoides (Hay 1985, Hay *et al.* 1987, Norris y Fenical 1982); defensa estructural.- por ejemplo, tejidos de gran dureza, o con presencia de  $\text{CaCO}_3$  (Hackney *et al.* 1989, Steneck *et al.* 1991), tejidos de poco valor nutritivo (Littler *et al.* 1983a), morfologías específicas (Littler *et al.* 1983b) y variación morfológica dependiente de la presión herbívora (Coen y Tanner 1989, Lewis *et al.* 1987); escape en espacio.- las algas crecen inmersas en camas de pastos, o tienen formas de crecimiento poco evidentes, es decir, especies crípticas; escape en tiempo.- como serían las algas con crecimiento nocturno (Hay *et al.* 1988) y los organismos anuales o de corto tiempo de vida; y asociaciones.- que se refiere a los organismos que crecen cerca de animales sésiles, grandes y resistentes a la depredación (Littler *et al.* 1987). Estos patrones de defensa no son exclusivos de las algas, de hecho, son comunes en numerosas especies de diatomeas y de dinoflagelados (Hay *et al.* 1988).

Entre los principales organismos que presentan actividad herbívora se encuentran los erizos, los crustáceos y los peces (Goreau *et al.* 1979). Los peces en

particular, se han adaptado a la dieta herbívora empleando estrategias conductuales, anatómicas y fisiológicas. La herbivoría como hábito alimenticio, se considera una estrategia evolutiva avanzada y relativamente reciente. Los herbívoros deben tener un aparato digestivo largo que les permita realizar un aprovechamiento adecuado de las plantas, especialmente aquellos que ingieren algas con grandes cantidades de carbonatos de calcio (Kaplan 1982). Todas aquellas especializaciones morfológicas, fisiológicas o conductuales son lo que les ha permitido repartirse el nicho y los recursos (Moyle 1988).

Salvo algunas excepciones, la especialización alimenticia no es estricta, puesto que la gran mayoría de los peces puede alimentarse de lo que se encuentre disponible cuando el principal componente de su dieta no lo esté. En el caso de los herbívoros por ejemplo, puesto que al ingerir las algas no puede evitarse consumir todos aquellos organismos que habitan en ellas, en mayor o menor grado, los herbívoros son omnívoros (Kaplan 1982).

No existe una lista exacta de los hábitos alimenticios o dietas de los peces, pero en términos generales, podemos mencionar entre los principales peces herbívoros de comunidades arrecifales en el Atlántico occidental tropical a las familias Scaridae (peces loro) (Choat y Bellwood 1985), Pomacanthidae (ángeles), Blennidae ("blenis"), Pomacentridae (damiselas), Aluteridae y Balistidae (ballestas), Gobiidae (gobios), Kyphosidae (chubs), Acanthuridae (cirujanos), Chaetodonidae (mariposas), y Labridae (lábridos) (Choat y Bellwood 1991). Las especies herbívoras, comparadas con las carnívoras, son muy pocas, sin embargo son las más conspicuas debido sus hábitos diurnos y gran colorido (Moyle 1988). Estudios en el Caribe sugieren que el patrón diurno de actividad herbívora diaria está positivamente correlacionado con los cambios diurnos en la calidad del alimento (Bruggemann *et al.* 1994b) y que las preferencias de forrajeo, en general, se relacionan con la calidad nutricional del tipo de alimento y su aporte en biomasa, proteínas o energía que puedan ingerirse por mordida. (Bruggemann *et al.* 1994a).

Los peces herbívoros modifican la comunidad algal de distintas maneras. El ramoneo que efectúan estos y otros organismos sobre los tejidos de las algas y los corales tienen, entre otros, dos efectos importantes: por una parte el pastoreo selectivo puede evitar que unas cuantas especies dominantes de algas se multipliquen y excluyan a las especies más marginales, de modo que favorece la diversidad específica; y por otro lado, los ramoneadores que arrancan tejidos de los sustratos duros crean, así mismo, superficies nuevas sobre las que pueden crecer nuevas algas e instalarse las larvas de organismos sésiles (Goreau *et al.* 1979).

Existen especies herbívoras muy territoriales y especies, que por el contrario, se asocian para alimentarse. Respecto a las primeras, está el caso de las damiselas (Pomacentridae), quienes defienden secciones del arrecife de organismos “intrusos” sean coespecíficos o no (Choat y Bellwood 1985), dando como resultado que las algas incrementen su biomasa (Brawley y Adey 1977, Moyle 1988). Los territorios de las damiselas son importantes en la trofodinámica del arrecife y en el proceso de regeneración de nutrientes, puesto que estos territorios tienen una cobertura amplia y la producción de la comunidad algal es alta, además de que los desechos de los herbívoros se mantienen y reciclan en el mismo lugar (Klumpp y Polunin 1989). Cuando las especies territoriales agresivas son numerosas suelen crear discontinuidades conspicuas en la distribución local de otros herbívoros, además de influir en el ensamblaje de los organismos sésiles de los cuales se alimentan (Choat y Bellwood 1985). Respecto a las especies que no son territoriales y que por el contrario, se asocian, se conocen algunas especies de las familias Acanthuridae, Siganidae y Scaridae que forman escuelas multiespecíficas y se alimentan sobre áreas relativamente grandes (Choat y Bellwood 1985). Mientras ramonean, los peces scaridos convierten grandes cantidades de roca coralina en sedimento, lo cual es de gran importancia para la comunidad arrecifal (Randall 1974), puesto que, entre otras, este sedimento tiene una función cementante para los pólipos coralinos

Dada la importancia de la herbivoría en la estructuración de las comunidades bénticas arrecifales, el presente estudio examina la cobertura de las macroalgas en función de la actividad herbívora dentro de la laguna de Chankanaab. Esta laguna se encuentra en la isla de Cozumel, en el Caribe mexicano y ha sido estudiada bajo múltiples perspectivas, en su mayoría descripciones de ambiente biótico con el fin de dar opciones de manejo para su recuperación (de la Torre *et al.* 1982a y b, Garduño 1984, Jordán 1986, Jordán 1998). El ambiente de la laguna de Chankanaab (figura 1) es poco común en comparación con otros sistemas arrecifales resultando en una flora con estructura atípica arrecifal. La comunidad algal está caracterizada por la dominancia de matas de macroalgas filamentosas (algas que consisten en una hilera de células) y van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) sugieren que tal estructura puede deberse, entre otros factores, a una presión herbívora baja y a que no existan fuertes movimientos de agua que desprendan las algas. Asimismo, han propuesto que los peces herbívoros mantienen áreas libres de algas filamentosas durante largos periodos ( $\approx 3$  años). Esto resulta en una vegetación dominada por filamentos con parches de sustrato descubierto en donde se encuentran algas endolíticas embebidas. Estas observaciones suscitaron la interrogante sobre el papel de los peces herbívoros en la estructura de la comunidad de macroalgas en la laguna. El presente estudio forma parte del proyecto multidisciplinario “Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo” de la UNAM.

## **Objetivos:**

### **objetivo general**

Conocer el efecto de la herbivoría de los peces sobre la comunidad de macroalgas localizada dentro de la laguna de Chankanaab en Cozumel.

### **objetivos particulares**

#### **(I) PARTE OBSERVACIONAL.**

- ◆ Conocer las especies de peces herbívoros presentes en la laguna.
- ◆ Evaluar la actividad herbívora de cada una de estas especies.

#### **(II) PARTE EXPERIMENTAL.**

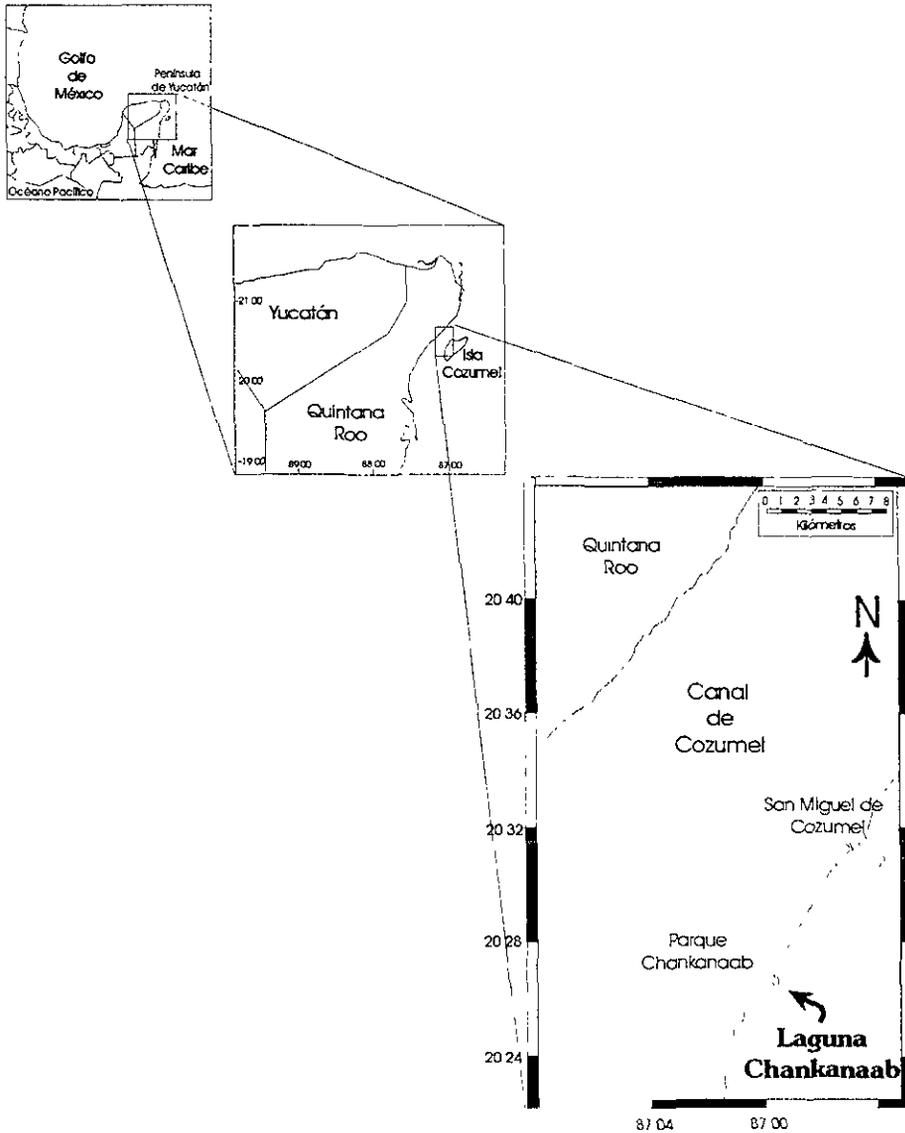
- ◆ Determinar si los peces eliminan las matas de macroalgas filamentosas manteniendo áreas específicas de pastoreo.
- ◆ Evaluar el efecto de las matas de macroalgas filamentosas sobre la cobertura de otras especies de macroalgas, en presencia y ausencia de peces herbívoros.

## Área de estudio

La laguna de Chankanaab, (nombre maya que significa *chan* = pequeño y *kanaab* = mar) se encuentra dentro del Parque Chankanaab (figura 1), el cual está ubicado hacia la parte central del litoral de la isla de Cozumel, aproximadamente a los 20° 26.3' latitud norte y los 86° 59.8' longitud oeste en el mar Caribe mexicano (Ruíz-Rentería y Jordán-Dahlgren 1998). De acuerdo con la clasificación de Köpen, modificada por García (1973), el clima regional es Am (j) (i), cálido húmedo con lluvias en verano.

La Isla de Cozumel es una plataforma con topografía cárstica en donde el agua de la superficie percola rápidamente hacia el manto friático (Rodríguez-Martínez y Jordán-Dahlgren 1996). El sustrato litoral en el área del Parque está constituido por una formación arrecifal de origen Pleistocénico dominado por colonias fósiles de *Montastrea annularis*. La matriz arrecifal fósil fue perforada por el flujo de aguas dulces del interior hacia el mar formando túneles y cavernas (Ruíz-Rentería y Jordán-Dahlgren 1998).

Las características geomorfológicas de la laguna de Chankanaab corresponden con las de una dolina o cenote formado por el desplome del techo de una amplia caverna subterránea, típico de zonas cársticas y muy común en los sustratos calcáreos de la península de Yucatán. Presenta un litoral calcáreo elevado que limita en buena medida la interacción directa con el medio terrestre circundante; esta masa calcárea que rodea a la laguna presenta un complejo sistema de fisuras y hendiduras que se encuentran inundadas por debajo del nivel medio del mar, tanto por agua de mar, como por aguas de la zona de mezcla del manto friático. El origen de estas fisuras y hendiduras resulta de la disolución diferencial de las capas sedimentarias en el medio



**figura 1.-** Mapa de localización del área de estudio, Laguna de Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo, México.

subaéreo a raíz de los cambios de nivel de mar. Existen varios túneles claramente discernibles que parten de la laguna; solamente uno comunica directamente con el mar (figura 2), el resto se dirigen tierra adentro, hacia el oeste-suroeste y al nor-noroeste (Jordán 1986). El túnel, que establece una comunicación permanente con el mar, tiene poco más de 40 m de longitud y permite un intercambio de agua de la laguna con las aguas del canal de Cozumel, las cuales son aguas oceánicas típicas del Caribe.

La marea es mixta, semidiurna, con dos pleamares desiguales cada 24 horas. La circulación del agua en el interior de la laguna es sumamente lenta, se estima una tasa de renovación de 3.3 a 10 días calculando el intercambio volumétricamente por variaciones de marea (Ruíz-Rentería y Jordán-Dahlgren 1998).

La laguna de Chankanaab tiene en su interior pequeñas formaciones coralinas (cabezos) relativamente bien desarrolladas aunque en proceso de degradación por biohoradación ya que los corales que formaron estas estructuras han muerto. Estas formaciones están limitadas a las áreas anexas a las bocas de los túneles de mar y del mirador, y al área intermedia entre ellos. Los corales que dieron origen a estas estructuras correspondían a especies de crecimiento rápido y ramificado, típicas de zonas someras pero que requieren un constante y efectivo movimiento de agua (Jordán 1986).

La temperatura media del agua de mar frente a la laguna fluctúa entre los 26 y 29.4°C. En la laguna hay un descenso adicional de hasta 1°C que se debe a la relativamente pequeña porción de masa/superficie de la laguna y a que el volumen es mucho menor que en el mar adyacente. En promedio, la laguna y el mar tienen una salinidad similar alrededor de 36.1 ppm. A pesar de las pequeñas variaciones que se presentan en la laguna por ser un cuerpo de agua pequeño que se afecta rápidamente por precipitaciones y derrames, el agua que contiene es básicamente agua marina. El pH de la zona marina del parque varía entre 8.00 y 8.25, valores de pH para aguas

oceánicas y el pH promedio en la laguna se mantiene cerca de los valores marinos. Las concentraciones de fosfatos y nitrógeno en el agua se consideran bajo los niveles que implican contaminación en aguas tropicales oligotróficas. El oxígeno disuelto en el mar tiene valores entre 6.27 y 6.73 mg/l por lo que se consideran aguas ricas en oxígeno. En la laguna, el promedio de oxígeno disuelto es menor que en el mar, lo que indica menor agitación y un probable mayor consumo por la biota, además, sigue las variaciones que acontecen en el mar indicando que la dinámica de la laguna es determinada básicamente por el mar (Ruíz-Rentería y Jordán-Dahlgren 1998).

Si bien físicoquímicamente la laguna es similar al mar, en su dinámica no lo es, por lo tanto el ambiente de la laguna se considera muy particular. Las especies que habitan en ella son consideradas integrantes de comunidades coralinas (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 1998, Lozano-Alvarez 1998, Segura-Puertas 1998, y van Tussenbroek y Collado-Vides 1998), pero la composición específica y la abundancia de estas especies no corresponden con las de un arrecife coralino propiamente dicho, por ejemplo los corales que si bien son numerosos, tienen una baja importancia relativa en términos de cobertura (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 1998).

El hecho de que el ambiente de la laguna sea poco común en comparación con otros sistemas arrecifales se debe principalmente a la poca heterogeneidad que presenta en diversos factores ambientales como son la exposición al oleaje entre otros. Esto resulta en una flora con un bajo grado de diversidad específica y estructural (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998). La vegetación de la laguna se caracteriza por la dominancia de macroalgas filamentosas y no existen fuertes movimientos de agua que desprendan las algas del sustrato (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998). En parte del sustrato rocoso que se encuentra en la entrada de los túneles con escasa luz dominan las algas costosas. Van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) encontraron un patrón estacional en la variabilidad de la abundancia de las matas filamentosas de

la laguna con una cobertura mínima en invierno tardío y una máxima en otoño temprano.

La laguna de Chankanaab es un sitio ampliamente visitado por turistas nacionales e internacionales, por lo que actualmente su valor como sitio turístico es muy alto, y se sabe que desde los años cincuenta, la población de la isla ha utilizado la laguna como área de recreo. Al final de la década de los setenta se construyó una carretera que unía el poblado de San Miguel con la zona hotelera sur. La carretera pasaba entre la laguna y el mar sobre la franja de aproximadamente 40 m de ancho que separa la laguna del litoral. La accesibilidad incrementó la frecuencia de las visitas a la laguna dando por resultado el pronto deterioro estético y biológico de la laguna (Jordán 1986).

En 1981 se propuso crear un parque ecológico basado en el valor estético y potencial educativo de la laguna, ofreciendo al visitante la posibilidad de observar y apreciar desde la superficie la variedad de forma y color que es típica de la biota arrecifal (Jordán 1986). Se decretó la constitución del parque Chankanaab y se iniciaron las obras de conservación y recuperación de la laguna y el área asociada. En septiembre de 1983 se funda el Parque Natural Laguna de Chankanaab. A partir de entonces, la carretera pasa por el límite Este del Parque.

Durante la construcción de los jardines del parque se utilizó maquinaria pesada que derramó aceites a la laguna; se empleó dinamita en las áreas aledañas y hubo acarreo de tierra y arena por lluvias. En los espacios junto al mar, por donde antes pasaba el camino, existe ahora una extensa playa arenosa artificial que cubre desde el borde del mar hasta el borde Oeste de la laguna con palapas y áreas para tomar el sol. Parte de esta arena escurrió durante un tiempo hacia la cuenca lagunar como resultado del transporte eólico y contribuyó a disminuir el volumen de agua de la

laguna. La creación de todas estas áreas y algunas de las acciones de restablecimiento constituyeron impactos muy serios para la laguna (Jordán 1986).

Por otra parte, fenómenos meteorológicos intensos también han afectado a la laguna de Chankanaab entre los que se pueden mencionar los huracanes Janet en 1955, Beulah en 1967, Gilberto en 1988 y Roxanne en 1995, además de la depresión tropical Opal, también en 1995. Reconocimientos realizados en la laguna sugieren la posibilidad de una modificación natural de las condiciones ambientales en la medida que esta evoluciona a partir de su inundación por el incremento del nivel del mar (Jordán 1986).

## **Material y método**

Para conocer el efecto de la herbivoría sobre las macroalgas, el presente estudio consta de dos partes: (I) una parte observacional en la que se identificaron las especies de peces herbívoros y se cuantificó su actividad herbívora; y (II) una parte experimental en la que se manipularon los peces herbívoros y las macroalgas filamentosas.

### **- I.- Actividad herbívora de los peces (PARTE OBSERVACIONAL).**

#### **- Colecta de datos**

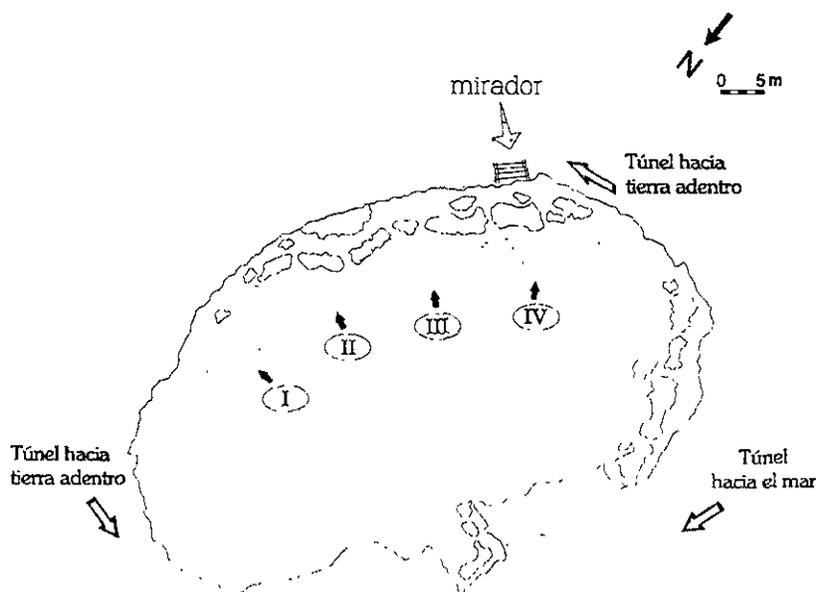
##### *Especies herbívoras*

Para conocer las especies de peces herbívoros presentes en la laguna de Chankanaab se establecieron cuatro estaciones de observación en el lado Este de dicha laguna (figura 2). En cada estación se identificaron visualmente las especies de peces y sus etapas de desarrollo con base en las descripciones de Humann (1996).

##### *Actividad herbívora*

Para evaluar la actividad herbívora de estas especies de peces, se registró, en las mismas estaciones mencionadas (figura 2), el número de mordidas que daba cada especie de pez en zonas de pared y de cabezo sin importar si ingerían las algas. "Morder" fue definido como el contacto directo de la boca del pez con el substrato. Puesto que la especie de pez fue considerada la unidad de muestreo, no se tomó en cuenta el número de individuos que mordían, por lo tanto, no se consideró la abundancia relativa de las especies, pero sí la actividad herbívora de cada especie por unidad de tiempo.

Para establecer el horario de observación se realizó un muestreo preliminar en el que se anotó el número de peces que mordían; estos registros se realizaron cada hora durante diez minutos de las 07 a las 19 hrs del 6 al 8 de mayo de 1997. Los registros del número de mordidas por especie de pez se realizaron entre las 11 y 15 hrs puesto que fue el horario en el que se observó mayor actividad herbívora. Cada muestreo consistió en 15 minutos de observación por estación. Se realizaron 17 registros entre el 9 de mayo y el 9 de diciembre de 1997 sumando un total de 33 horas de observación de la conducta de los peces. Todos los registros de la parte observacional se realizaron utilizando equipo de buceo libre.



**figura 2.-** Área de estudio, laguna de Chankanaab. Estaciones establecidas para la observación de peces herbívoros (I a IV), tanto para su identificación, como para el registro del número de mordidas. Las flechas con líneas en cada estación indican aproximadamente el área de observación.

## - Análisis de datos

El número total de mordidas obtenido por especie se dividió entre el número total de horas de registro para así obtener la frecuencia de mordidas (no. de mordidas por especie por hora), la cual se determinó como una medida de la intensidad de la presión herbívora a la que esta sujeta la comunidad de macroalgas.

## II.- Herbivoría y macroalgas (PARTE EXPERIMENTAL).

Para determinar si los peces mantienen áreas específicas de pastoreo, así como para conocer el efecto de las matas de macroalgas filamentosas (algas que consisten en una hilera de células) sobre la cobertura de las otras especies de macroalgas con relación a la presión herbívora, se establecieron cinco estaciones de muestreo dentro de la laguna (tabla 1, figura 4).

**tabla 1.-** Características de las estaciones de muestreo establecidas en la laguna de Chankanaab para el análisis de la cobertura de las macroalgas.

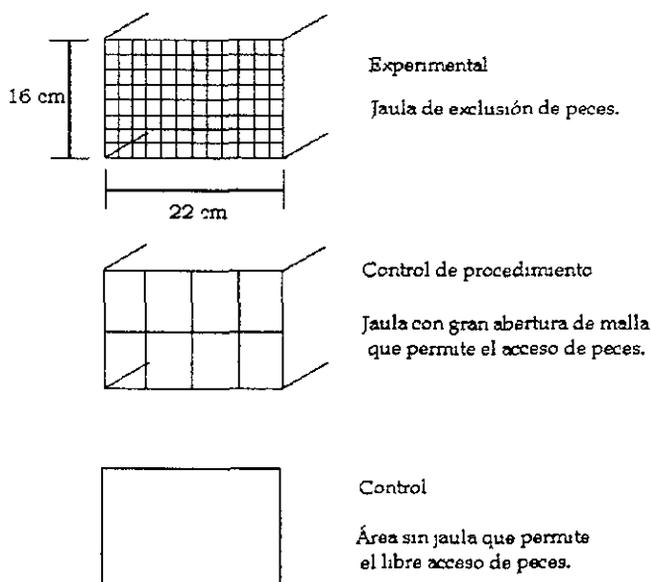
estación	localidad	características	manipulación
1	Pared	Zona con marcas de aparente alta actividad herbívora previa (mordidas). Matas filamentosas escasas en apariencia.	Eliminación del herbívoro.
2	Pared	Zonas con marcas de aparente baja actividad herbívora previa (mordidas escasas). Matas filamentosas abundantes en apariencia.	Eliminación del herbívoro.
3	Pared	Matas filamentosas abundantes en apariencia.	Eliminación del herbívoro y de las matas filamentosas.
4	Cabezo	Matas filamentosas abundantes en apariencia.	Eliminación del herbívoro.
5	Cabezo	Matas filamentosas abundantes en apariencia.	Eliminación del herbívoro y de las matas filamentosas.

En cada una de las cinco estaciones se eliminó la interacción de los peces herbívoros con la cobertura de macroalgas por medio de jaulas de exclusión (figura 3), las cuales consisten en un rectángulo de 22 cm x 16 cm hecho de alambón de ¼" preparado con acondicionador y pintura anticorrosiva. Las jaulas utilizadas en zonas de pared tenían en cada vértice una pata de 5 cm y para las zonas de cabezo las patas midieron 10 cm debido a la irregularidad de las superficies. Sobre cada rectángulo se tejió una red de nylon transparente en forma de cuadrícula.

Para poder considerar los efectos del marco de la jaula de exclusión *per sé* sobre la cobertura de las algas y poder separarlos del efecto debido al pez, se colocó un control de procedimiento; el cual consiste en una segunda jaula de exclusión pero con la red de nylon muy abierta, de tal manera que permitiera el acceso de los peces herbívoros. (Debido a que no fueron eficientes puesto que sí eliminaron al pez, como se discute mas adelante, no aparecen en los diseños de las figuras 5 y 6).

El área control (para el factor experimental pez, figuras 5 y 6) se consideró en áreas con la misma dimensión que los marcos de las jaulas de exclusión (figura 3)

En cada una de estas cinco estaciones de muestreo (figura 4), se colocaron cuatro réplicas por tratamiento, es decir: cuatro jaulas de exclusión (sin pez), cuatro controles de procedimiento (con pez) y cuatro controles (con pez), trabajando entonces, con un total de 60 cuadrantes. Estos cuadrantes eran fijos por lo que las áreas de muestreo siempre fueron las mismas, por lo tanto, se consideraron como cuadrantes permanentes.

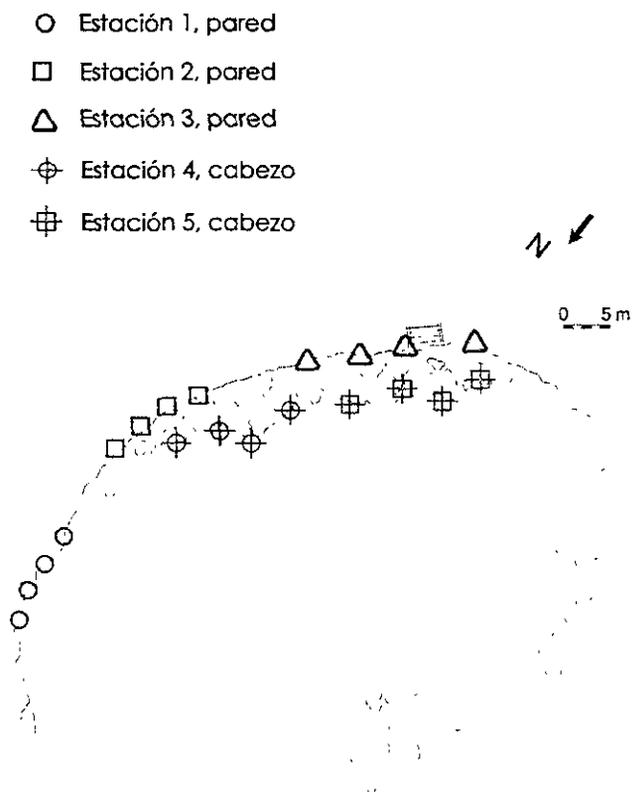


**figura 3.-** Jaulas de exclusión, controles de procedimiento y áreas control utilizadas para el análisis de la cobertura de macroalgas bajo los distintos tratamientos en la laguna de Chankanaab. Cada una de estas fue replicada por cuatro en cada una de las estaciones de trabajo (tabla 1). Las características de las jaulas están referidas en el texto de esta sección (material y método).

#### a) Áreas específicas de pastoreo

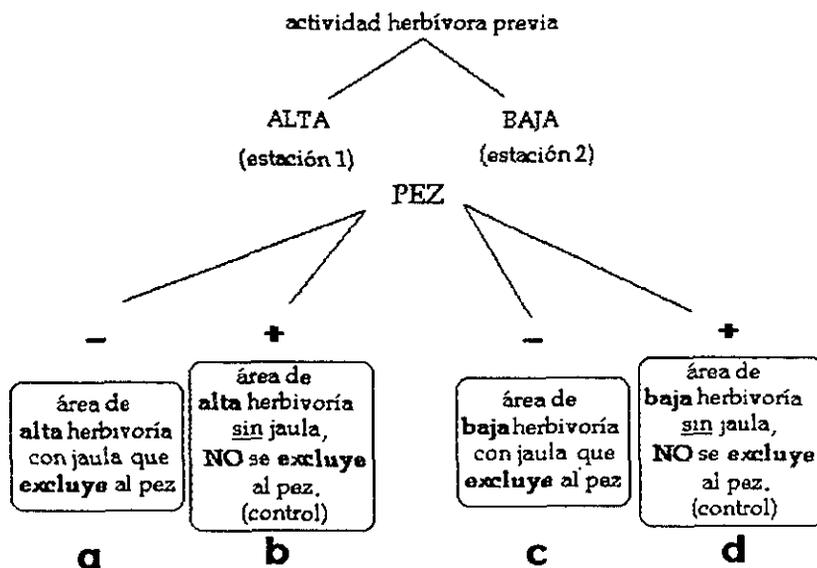
Para determinar si los peces mantienen áreas específicas de pastoreo como sugirieron van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) en las cuales eliminan las macroalgas filamentosas (algas que consisten en una hilera de células), se utilizaron las dos primeras estaciones de muestreo. La primera estación (tabla 1) se estableció sobre

áreas de pared que mostraban evidentes marcas de *alta* actividad herbívora previa: debido a que los peces “loro” tienen los dientes fusionados, las marcas de sus mordidas son fácilmente reconocibles (estación 1, figura 4). La segunda estación se estableció en una zona donde no eran tan evidentes las marcas de mordidas, lo que sugería una zona de *baja* herbivoría (estación 2, figura 4).



**figura 4.-** Área de estudio, laguna de Chankanaab. Estaciones de muestreo establecidas para el análisis de la cobertura de las macroalgas bajo los distintos tratamientos

En cada estación se eliminó la interacción herbívora por medio de jaulas de exclusión y se colocaron los controles correspondientes (figura 5).



**figura 5.** - Descripción de los tratamientos empleados para conocer si los peces eliminan los filamentos y mantienen áreas específicas de pastoreo. Las estaciones 1 y 2 se localizaron en la pared de la laguna de Chankanaab (se describen en la tabla 1). Las jaulas de exclusión eliminan (-) al pez, mientras las áreas control permiten su presencia (+). Las letras en minúsculas indican cada tratamiento en particular (ejemplo: a = área de alta actividad herbívora donde se excluye (-) al pez por medio de la jaula).

Si los herbívoros fueran especialistas de algas filamentosas y pastorearan en sitios específicos, se esperaría que, al cabo del experimento:

- 1) el porcentaje de cobertura de las macroalgas *filamentosas*\* fuera *menor* en **b** que en **d** ( $b < d$ ); y que el del sustrato desnudo (algas endolíticas) fuera mayor en **b** que en **d** ( $b > d$ ).
- 2) el porcentaje de coberturas de las macroalgas *filamentosas*\* y del sustrato desnudo en **a** fuera *similar* al de las coberturas en **c** ( $a \cong c$ ).
- 3) el porcentaje de cobertura de las macroalgas *filamentosas*\* fuera *mayor* en **a** que en **b**, ( $a > b$ ); y que el del sustrato desnudo fuera menor en **a** que en **b** ( $a < b$ ).
- 4) el porcentaje de cobertura de las macroalgas *filamentosas*\* y del sustrato desnudo permaneciera prácticamente *similar* en **c** que en **d**, ( $c \cong d$ ).

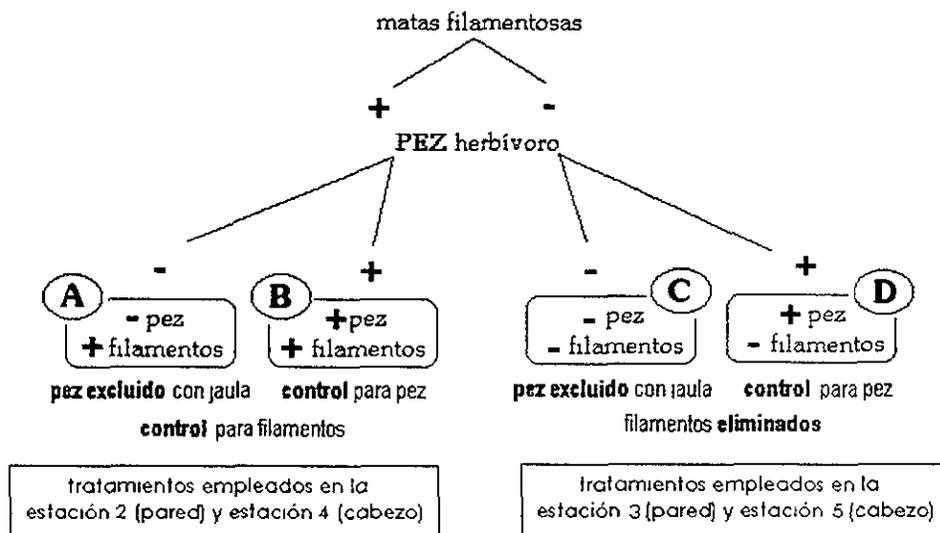
**nota:**\* las macroalgas *filamentosas* son la categoría de muestreo *filamentos delicados* la cual se define mas adelante.

La manera en que se realizó el muestreo de las coberturas se explica más adelante.

### *b) Efecto de las matas filamentosas con relación a los peces herbívoros*

Para conocer el efecto de las matas de macroalgas filamentosas (algas que consisten en una hilera de células) sobre la cobertura de las otras macroalgas con relación a la presión herbívora se utilizó la misma estación 2 (descrita anteriormente) y las estaciones 3, 4 y 5 (figura 4). Dado que el ambiente de pared es distinto del ambiente de cabezo en composición específica y estructura (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998) las estaciones 2 y 3 se establecieron sobre la pared y las estaciones 4 y 5 sobre los cabezos de la laguna (figura 4). En cada una de estas cuatro estaciones, la interacción del herbívoro fue eliminada, como se mencionó anteriormente, por medio de las jaulas de exclusión y se colocaron sus controles correspondientes. En una estación de pared y en una de cabezo, se eliminaron

manualmente las matas filamentosas al final de cada muestreo (quedando entonces: estación 2, pared **con** filamentos y estación 3, pared **sin** filamentos; estación 4, cabezo **con** filamentos y estación 5, cabezo **sin** filamentos, figuras 4 y 6).



**figura 6.-** Descripción de los tratamientos empleados en el análisis de la cobertura de macroalgas en presencia (+) y ausencia (-) de matas filamentosas, con relación a la presencia (+) y ausencia (-) de los peces herbívoros. Las matas filamentosas fueron eliminadas (-) manualmente al final de cada muestreo. Los peces herbívoros se eliminaron (-) por medio de jaulas de exclusión. La presencia (+) tanto de filamentos como de peces significa que no fueron manipulados (controles). Dentro de la laguna de Chankanaab se establecieron las estaciones 2 y 3 sobre la pared y las estaciones 4 y 5 se establecieron sobre los cabezos (figura 4).

Para reconocer el efecto de la presencia/ausencia, tanto de macroalgas filamentosas, como de peces, en relación con las otras especies de macroalgas, se esperaba que:

- 1) bajo el tratamiento **A**, las macroalgas filamentosas\* cubrieran por completo el área y por lo tanto, la cobertura de las *otras especies de macroalgas* disminuyera (**A**↓↓).
- 2) las coberturas en **B** se mantuvieran similares al cabo del tiempo (**B** ≈).
- 3) bajo el tratamiento **C**, al eliminar las filamentosas, la cobertura de las *otras especies de macroalgas* aumentara (**C** ↑).
- 4) la cobertura de las *otras especies de macroalgas* en **D**, aumentara considerablemente (**D**↑↑) por la ausencia de las filamentosas y la presencia de los peces, quienes favorecen la diversidad.
- 5) la cobertura de las *otras especies de macroalgas* en **A** fuera menor que en **B**, (**A** < **B**) y que en **C** fuera menor respecto a **D** (**C** < **D**).
- 6) la cobertura de las *otras especies de macroalgas* en **A** fuera menor que en **C**, (**A** < **C**) y que en **B** fuera menor respecto a **D** (**B** < **D**).

**nota:** las *otras especies de macroalgas* son la categoría de muestreo *otras macroalgas* la cual se define mas adelante.

### - Colecta de datos

El experimento se instaló en septiembre de 1997 y los datos se colectaron durante tres meses. Los muestreos se realizaron con ayuda de equipo de buceo autónomo.

Para monitorear la cobertura de macroalgas adheridas al sustrato en el área debajo de cada tratamiento (jaula de exclusión y controles), las algas se agruparon con base en semejanzas morfológicas, ya que la identificación a nivel de especie no fue posible en el campo. Además se definieron tipos de sustrato y algunas características particulares. A los grupos morfológicos y tipos de sustratos se les denominó categorías de muestreo.

Se consideraron dos niveles: el primero incluye aquellos organismos que crecen directamente sobre el sustrato o incluso lo forman. Las categorías de este nivel describen el 100% de la cobertura del sustrato.

**costra calcárea.**- Costras de algas calcáreas con crecimiento regular (y las mordidas que se observen sobre estas algas).

**sustrato desnudo.**- Sustrato calcáreo con algas endolíticas, se distinguen por un tono verdáceo (también incluye el sustrato desnudo mordido).

**sustratos varios.**- Incluye esponjas y corales vivos. Debido a que las algas costrosas no calcáreas con crecimiento regular eran muy escasas se incluyen en esta categoría.

El segundo nivel incluye los organismos que se desarrollan sobre el primer nivel. Estas categorías pueden tener una cobertura mayor o menor del 100%, puesto que pueden no estar presentes cuando solo hay sustrato, o en un mismo punto haber más de una categoría.

**alfombra roja.**- Pequeños filamentos de algas rojas y cianofitas con apariencia aterciopelada que crecen inmediatamente sobre el sustrato o sobre otras algas.

**nata de cianofitas.**- Agregaciones de cianofitas que forman capas de tonos café; su crecimiento cubre como una telaraña el sustrato y/o a los organismos.

**filamentos delicados** (macroalgas filamentosas).- Algas que consisten en una hilera de células. Se observan como peluche largo en distintos tonos de verde-café

creciendo sobre el sustrato y los organismos. Pueden formar matas filamentosas con grosores hasta  $\approx$  10-15 cm o pueden crecer solos.

**otras macroalgas.**- Macroalgas de distintas morfologías tales como formas ramificadas calcificadas y con crecimiento foliar, de parénquima o cenocítico que no depositan carbonatos de calcio (formas foliosas; formas cilíndricas, gruesas o aplanadas, ramificadas; formas de esfera, etc.).

Además de las anteriores categorías que describen la cobertura se consideró el porcentaje que, de esta cobertura, presentara marcas de actividad o presión herbívora como:

**áreas mordidas.**- Costra calcárea o sustrato desnudo con marcas características de mordida.

La cobertura de algas localizada en las áreas de muestreo y sus tipos de sustrato fueron medidos por el método de "Puntos y Cuadrantes". Este método consiste en registrar la presencia/ausencia de grupos morfológicos (categorías) que se encuentren verticalmente sobre cierto número de puntos en la comunidad que está siendo descrita. Cada punto de muestreo por sí mismo no tiene superficie. De esta manera se obtiene una frecuencia de aparición de las distintas categorías, la cual fue considerada como el estimador de la cobertura. El porcentaje del número total de puntos por categoría se considera el porcentaje de cobertura de tal categoría (Greig-Smith 1983). El porcentaje de cobertura del área total puede ser más del 100% debido a que en un mismo punto de registro se encuentra más de una categoría.

Para determinar el tamaño mínimo de muestra, es decir, el número mínimo de puntos necesarios que representaran el área total de la cobertura a medir, se realizó lo siguiente: se tomaron cinco fotografías dentro de la laguna que tuvieran la misma área que las jaulas de exclusión. Sobre cada fotografía se colocó una hoja de acetato transparente con 150 puntos. Cada fotografía se describió en estos 150 puntos (con las categorías descritas) como el 100% del área a registrar. Se tomaron al azar 75, 35, 25

y 20 de estos puntos y se compararon con la distribución obtenida con 150. Se empleó una prueba de independencia, obteniendo que, para 35 puntos, la distribución no presentó diferencia significativa respecto a los 150 puntos según los valores de  $p$  para las pruebas de  $X^2$  y G (tabla 2). Por lo tanto, se tomó 35 como un número adecuado de puntos para representar la cobertura de las macroalgas en las áreas de muestreo en el campo.

**tabla 2.-** Comparación de la distribución de categorías en 150 puntos como área total respecto a 35 puntos como área de muestreo para la cobertura de macroalgas de la laguna de Chankanaab.

fotografía	$X^2$	$p$	G	$p$
1	0.680	0.878	0.625	0.890
2	5.474	0.513	4.540	0.606
3	2.251	0.943	2.248	0.944
4	2.452	0.873	2.810	0.830
5	0.352	0.948	0.343	0.950

En una tablilla de acrílico transparente se perforaron 150 puntos y para cada muestreo se tomaron **35** puntos de manera aleatoria. En el campo se colocó la tablilla de acrílico transparente sobre cada área de muestreo y en cada uno de los 35 puntos elegidos se introdujo una aguja en forma perpendicular a la tablilla. Se registró la o las categorías localizadas debajo de la punta de la aguja. Los datos obtenidos se escribieron en una tablilla de acrílico blanco.

## - Análisis de datos

Para determinar si la interacción del herbívoro fue eliminada efectivamente en las áreas experimentales (áreas bajo las jaulas de exclusión) se contrastaron los valores de la categoría *áreas mordidas* de los tratamientos experimentales (es decir, con jaula y por lo tanto sin pez) respecto a sus controles correspondientes (es decir, sin jaula) por medio de una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon (Zar 1996).

La finalidad de los controles de procedimiento es evaluar el efecto de la jaula de exclusión sobre la vegetación, de tal manera que pudiera ser eliminado del resultado del tratamiento experimental y el efecto observado pueda atribuirse a la interacción herbívora. Para poder evaluar si la jaula no afectó la interacción herbívora se contrastaron la cobertura de las *áreas mordidas* en las áreas control respecto a las áreas de control de procedimiento por medio de una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon (Zar 1996). Si las jaulas *per sé* eliminaran al herbívoro no puede considerarse un control de procedimiento adecuado.

Para analizar los cambios en la cobertura de las categorías se promediaron, por estación, los valores de las cuatro réplicas de cada tratamiento para cada categoría. Los datos obtenidos se vaciaron en matrices dentro del programa de STATISTICA. Debido a que los datos no se ajustaron a una distribución normal, se realizaron análisis no paramétricos. Para graficar los cambios en la cobertura se calculó el porcentaje promedio de cada categoría para cada día de muestreo; con el fin de obtener el cambio por día de muestreo en el porcentaje promedio de las coberturas, cada valor se hizo relativo a su porcentaje promedio inicial.

Respecto al análisis de las coberturas bajo los distintos tratamientos, se aplicó la prueba no paramétrica de Análisis de Varianza para Medidas Repetidas,  $X^2$  de Friedman ( $X^2_r$ ). Esta prueba se utilizó como un análisis preliminar para identificar

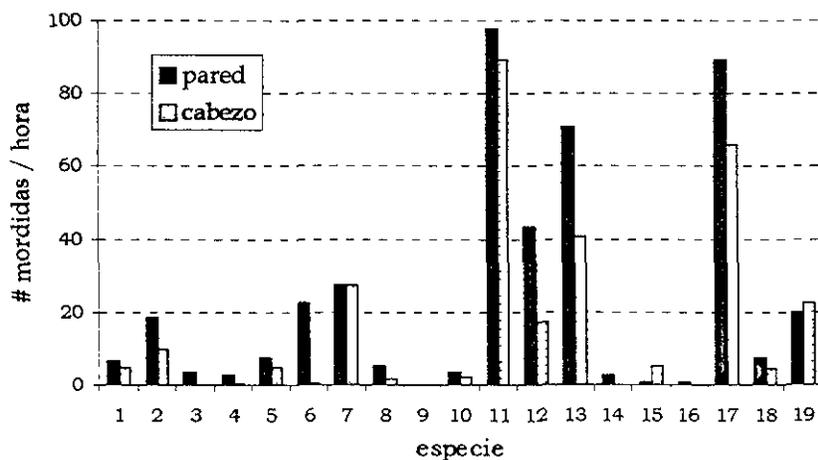
variaciones en el tiempo en los porcentajes de cobertura de cada categoría. Los cuadrantes permanentes se definen como bloques según Zar (1996). Iman y Davenport, en Zar (1996) sugieren que el valor de  $X^2_F$  sea corregido a un valor de  $F_F$  que se compara con la distribución F, puesto que la distribución de  $X^2$ , en este caso, resulta demasiado conservadora.

En aquellas coberturas en las que se obtuvo una diferencia significativa entre los tiempos, se aplicó un Análisis de Comparación Múltiple (ACM) para datos en rango y así determinar en qué forma varió la cobertura en el tiempo, es decir, cuáles tiempos fueron distintos. El ACM consiste en una prueba similar a la Comparación Múltiple de Tukey, pero en este caso en particular, para calcular el valor de  $q$  se utilizan las diferencias entre la suma de los rangos y no de las medias. Para el denominador se calcula un error estándar particular para el número de variables utilizadas y se compara con el valor crítico de  $q_{\alpha, \infty, k}$ , donde  $k$ , según la Prueba de Comparación Múltiple de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar 1996), es igual al número de tratamientos (suma de rangos) que están siendo probados.

Dado que con estos análisis preliminares no se registraron variaciones significativas en el tiempo bajo ningún tratamiento, no se continuaron los análisis estadísticos que señalaran el efecto del herbívoro sobre las distintas categorías.

Con el fin de obtener indicios de posibles cambios en las coberturas debido a los tratamientos, se restaron los valores de las coberturas obtenidos en el muestreo final a los valores iniciales. Se contrastaron las diferencias en las coberturas con actividad herbívora respecto a aquellas en las que el herbívoro fue eliminado, únicamente para las categorías que resultaron con diferencia significativa según la  $X^2$  de Friedman ( $X^2_F$ ), con una prueba de rangos de dos muestras (U) de Mann-Whitney (Zar 1996).

como lo son las paredes. Se observó que los scaridos particularmente, preferían para ramonear, áreas donde el sustrato calcáreo con algas endolíticas fuera abundante.



**figura 7.-** Frecuencia de mordidas por especie de pez en zonas de pared y de cabezo dentro de la laguna de Chankanaab. El número de especie corresponde con los números de la tabla 3.

**tabla 3.-** Listado de especies y etapa de desarrollo de los peces observados dentro de la laguna de Chankanaab con actividad herbívora.

Nelson (1984), Weichert (1981), Humann (1996).

Phylum.- Chordata  
 Subphylum.- Vertebrata  
 Superclase.- Gnathostomata  
 Grado.- Pisces  
 Clase.- Osteichthyes  
 Subclase.- Actinopterygii  
 Infraclasse.- Neopterygii  
 División.- Halecostomi  
 Subdivisión.- Teleostei  
 Infradivisión.- Euteleostei  
 Superorden.- Acanthopterygii

número de especie	etapa de desarrollo
Orden.- Perciformes	
Suborden.- Acanthuroidei	
Familia.- Acanthuridae	
Subfamilia.- Acanthurinae	
1.- <i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau	juvenil, adulto
2.- <i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch y Schneider	juvenil, intermedio,
adulto	
Suborden.- Percoidei	
Superfamilia.- Percoidea	
Familia.- Chaetodontidae	
3.- <i>Chaetodon capistratus</i> (Linnaeus)	adulto
Familia.- Pomacanthidae	
4.- <i>Holacanthus ciliaris</i> (Linnaeus)	juvenil, adulto
5.- <i>Holacanthus tricolor</i> (Bloch)	intermedio, adulto
6.- <i>Pomacanthus paru</i> (Bloch)	juvenil, adulto
Familia.- Pomacentridae	
Subfamilia.- Pomacentrinae	
7.- <i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus)	juvenil, adulto
8.- <i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier)	intermedio, adulto
9.- <i>Stegastes leucostictus</i> (Muller y Troschel)	adulto joven
Suborden.- Labroidei	
Familia.- Labridae	
10.- <i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus)	fase inicial, intermedio,
fase terminal	
11.- <i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch)	juvenil, fase inicial, fase terminal

**tabla 3.-** (continuación...) Listado de especies y etapa de desarrollo de los peces observados dentro de la laguna de Chankanaab con actividad herbívora.

Nelson (1984), Weichert (1981), Humann (1996).

número de especie	etapa de desarrollo
Familia.- Scaridae	
Subfamilia.- Scarinae	
12.- <i>Scarus croicensis</i> Bloch	juvenil, fase inicial, fase terminal
13.- <i>Scarus vetula</i> Bloch y Schneider	fase inicial, fase terminal
Subfamilia.- Sparisomatinae	
14.- <i>Sparisoma chrysopterum</i> (Bloch y Schneider)	fase inicial
15.- <i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes)	fase inicial
16.- <i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes)	fase inicial, fase terminal
17.- <i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre)	juvenil, fase inicial, fase terminal
Orden.- Tetraodontiformes (Plectognathi)	
Suborden.- Balistoidei	
Superfamilia.- Ostracioidea (Ostracodermi)	
Familia.- Ostraciidae	
Subfamilia.- Ostraciinae	
18.- <i>Lactophrys triqueter</i> (Linnaeus)	adulto
Suborden.- Tetraodontoidei (Gymnodontes)	
Superfamilia.- Tetraodontoidea	
Familia.- Tetraodontidae	
Subfamilia.- Canthigastrinae	
19.- <i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch)	adulto

- nota : El nombre de quien ha descrito la especie se encuentra entre paréntesis, por convención, cuando la especie inicialmente ocupaba un genero distinto al actual. (Böhlke, 1970)

Etapas de desarrollo para Labridae y Scaridae (lábridos y loros) (Humann, 1996).

juvenil  
fase inicial  
intermedio  
fase terminal

Etapas de desarrollo para el resto de los peces. (Humann, 1996)

juvenil  
adulto joven  
adulto

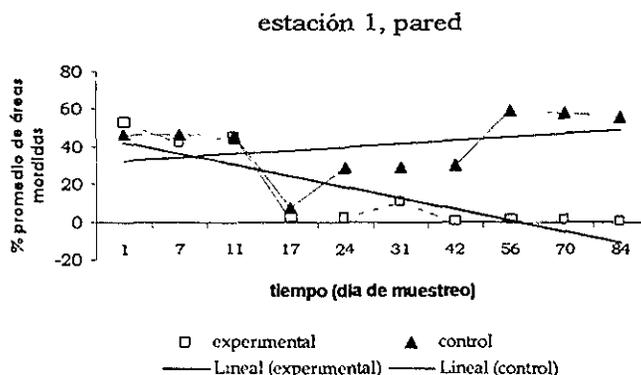
## II.- Herbivoría y macroalgas

### a) Áreas específicas de pastoreo

### b) Efecto de las matas filamentosas con relación a los peces herbívoros

Dado que el método utilizado para el análisis de la cobertura de las categorías de muestreo tanto para a) como para b) es similar, los resultados para ambos se presentan a continuación.

**Eliminación de la interacción del herbívoro.-** Al comparar el porcentaje promedio de cobertura de las *áreas mordidas* bajo las jaulas de exclusión y controles (tabla 4 y figura 8), la prueba de muestras pareadas de Wilcoxon indica que el herbívoro fue eliminado en las estaciones: **1; 2, 3 y 4**. Aunque en la estación **5** las *áreas mordidas* no difieren significativamente respecto al control según esta prueba, es debido a que las zonas mordidas del área bajo la jaula de exclusión son cero, mientras las del área control se mantienen en aumento.

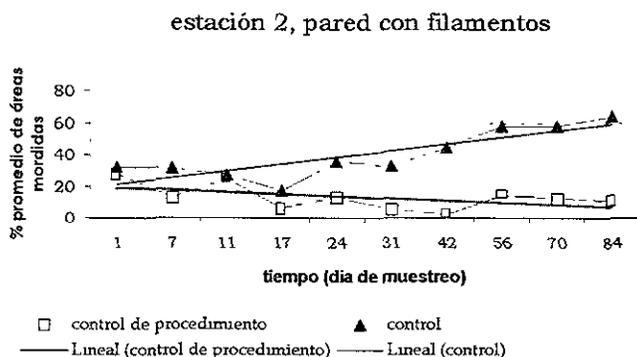


**figura 8.-** Ejemplo (estación 1) del cambio en el tiempo del porcentaje promedio de las cuatro replicas de las *áreas mordidas* bajo las áreas con jaulas de exclusión de peces (**experimentales**) contrastadas respecto a su **control** correspondiente. Los valores de las otras estaciones se encuentran en la tabla 4. Se muestran también las líneas de tendencia para cada tratamiento.

**tabla 4.** - Comparación del porcentaje de cobertura de las áreas mordidas bajo las jaulas de exclusión de peces (**experimentales**) respecto a sus respectivos **controles**, por medio de una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon. (\*) valores significativos estadísticamente  $\alpha = 0.05$ . Se presentan además, los valores promedio de las coberturas bajo cada tratamiento con sus respectivas desviaciones estándar.

estación	localidad y tratamiento	$\bar{x}$ control	S	$\bar{x}$ experiment.	S	N	T	
1	pared	40.50	16.61	15.36	21.66	10	4	0.0166*
2	pared con filamentos	39.93	15.31	6.36	8.78	10	0	0.0051*
3	pared sin filamentos	37.93	16.32	1.00	1.82	10	0	0.0051*
4	cabezo con filamentos	4.57	2.36	0.00	0.00	10	0	0.0051*
5	cabezo sin filamentos	12.07	14.23	3.36	5.88	10	11	0.1731

**Controles de procedimiento.-** Las áreas mordidas bajo las jaulas de exclusión utilizadas como control de procedimiento fueron distintas respecto a las áreas control (tabla 5 y figura 9). Por lo tanto no puede considerarse o evaluarse el efecto de la jaula *per sé* sobre la cobertura de algas, puesto que la jaula en sí, elimina el factor herbívoro (pez).



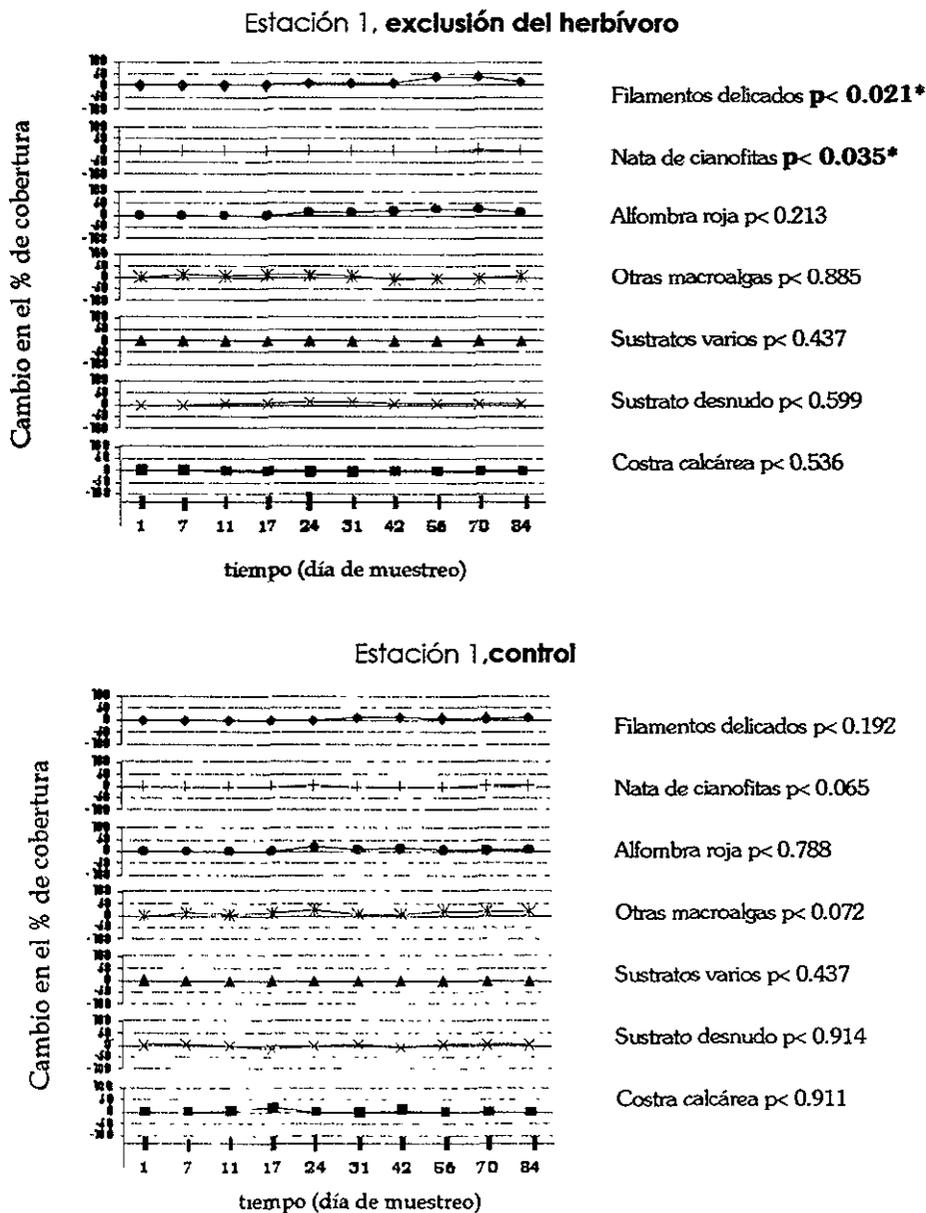
**figura 9.** - Ejemplo (estación 2) del cambio en el tiempo, del porcentaje promedio de las cuatro replicas de las áreas mordidas, bajo las áreas con jaulas **controles de procedimiento** contrastadas respecto a su **control** correspondiente. Los valores de las otras estaciones se encuentran en la tabla 5. Se presentan también las líneas de tendencia para cada tratamiento.

**tabla 5.** - Comparación del porcentaje de cobertura de las áreas mordidas bajo las jaulas **controles de procedimiento** respecto a sus respectivos **controles**, por medio de una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon. (\*) valores significativos estadísticamente  $\alpha = 0.05$ . Se presentan además, los valores promedio ( $\bar{x}$ ) de las coberturas bajo cada tratamiento con sus respectivas desviaciones estándar (S).

estación	localidad y tratamiento	$\bar{x}$ control	S	$\bar{x}$ experiment.	S	N	T	
1	pared	40.50	16.61	21.93	17.59	10	3.5	0.0144*
2	pared con filamentos	39.93	15.31	12.93	7.96	10	0	0.005*
3	pared sin filamentos	37.93	16.32	6.64	4.47	10	0	0.005*
4	cabezo con filamentos	4.57	2.36	0.57	0.74	10	0	0.005*
5	cabezo sin filamentos	12.07	14.23	4.29	7.18	10	8	0.0468*

**Áreas con herbivoría previa.**- Van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) sugieren que los herbívoros pastorean en un mismo sitio durante mucho tiempo (> dos años). Al contrastar el porcentaje inicial de las *áreas mordidas* en áreas con marcas de aparente alta actividad herbívora previa (estación 1) respecto a las áreas en donde estas marcas se observaban poco (estación 2), no se encontraron diferencias significativas con la prueba U de Mann-Witney ( $p = 0.11$ ). Dado que no existía una diferencia inicial significativa entre las estaciones, no puede concluirse si los peces mantienen áreas específicas de pastoreo.

**Cobertura de macroalgas.**- En general, la prueba de Análisis de Varianza para Medidas Repetidas,  $X^2$  de Friedman ( $X^2_F$ ) no registró que los cambios en el tiempo fueran significativos con excepción de algunos casos (figuras 10 - 14); sin embargo, en ninguna estación se logró separar algún tiempo de muestreo de otro según el Análisis de Comparación Múltiple de Student-Newman-Keuls (SNK). Es decir, que bajo ningún tratamiento, las coberturas de las categorías fueron distintas significativamente entre los diferentes tiempos de muestreo. Para todas las estaciones, solo aquellos valores de las coberturas que presentaron variaciones significativas según  $X^2_F$  se contrastó la diferencia en el tiempo (es decir, tiempo final menos tiempo inicial) de las coberturas de los tratamientos con herbívoro (control) contra aquellas en donde este se eliminó, es decir, experimental (tabla 6). Únicamente la categoría *sustrato desnudo* de la estación 2, pared con filamentos es distinta entre ambos tratamientos de forma significativa. El *sustrato desnudo* presenta cierta tendencia a disminuir bajo el tratamiento donde se ha eliminado al herbívoro. Mientras que, con una diferencia menos significativa ( $p \approx 0.06$ ), la *costra calcárea* tiende a aumentar. Bajo el tratamiento control (es decir, con pez) con filamentos, el *sustrato desnudo* tiende a aumentar mientras la *costra calcárea* disminuye (figura 11). En la estación 3 pared sin filamentos, las *otras macroalgas* muestran una tendencia poco significativa ( $p \approx 0.06$ ) a aumentar bajo el tratamiento en el que se eliminó la interacción herbívora respecto a su control (figura 12).



**figura 10.** - Cambio en el tiempo, del porcentaje de cobertura de las categorías de muestreo bajo los distintos tratamientos en la estación 1 (experimental y control). Día 1 = septiembre 17; día 84 = diciembre 9. En las leyendas de cada figura se muestran los valores de  $p$  con significancia estadística (\*) de  $\alpha = 0.05$  según la  $\chi^2$ .

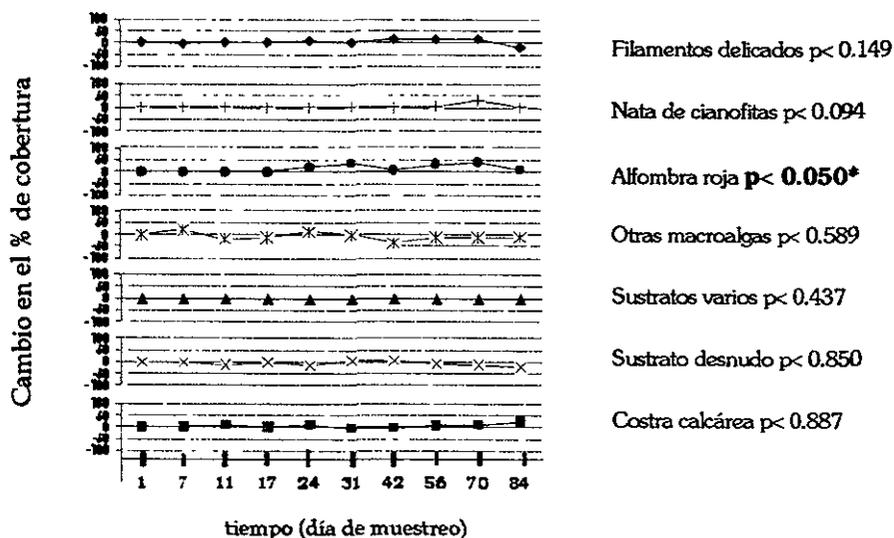
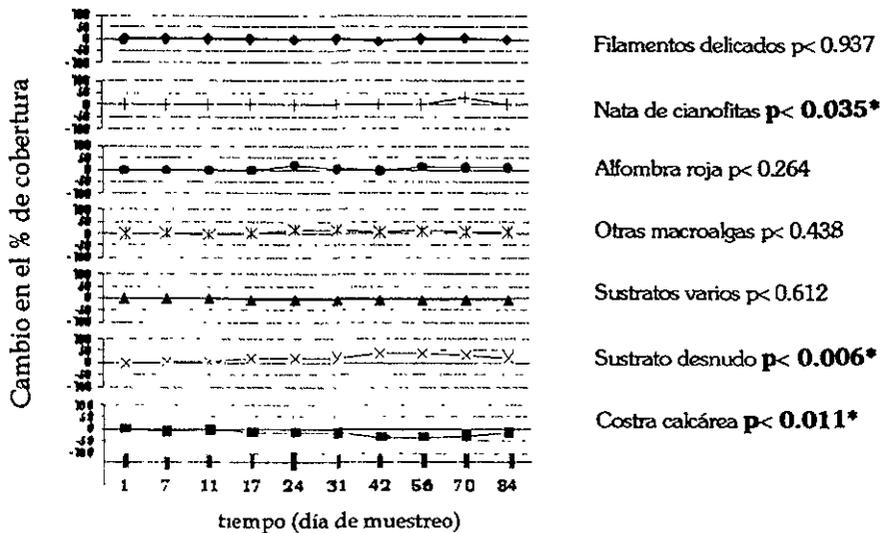
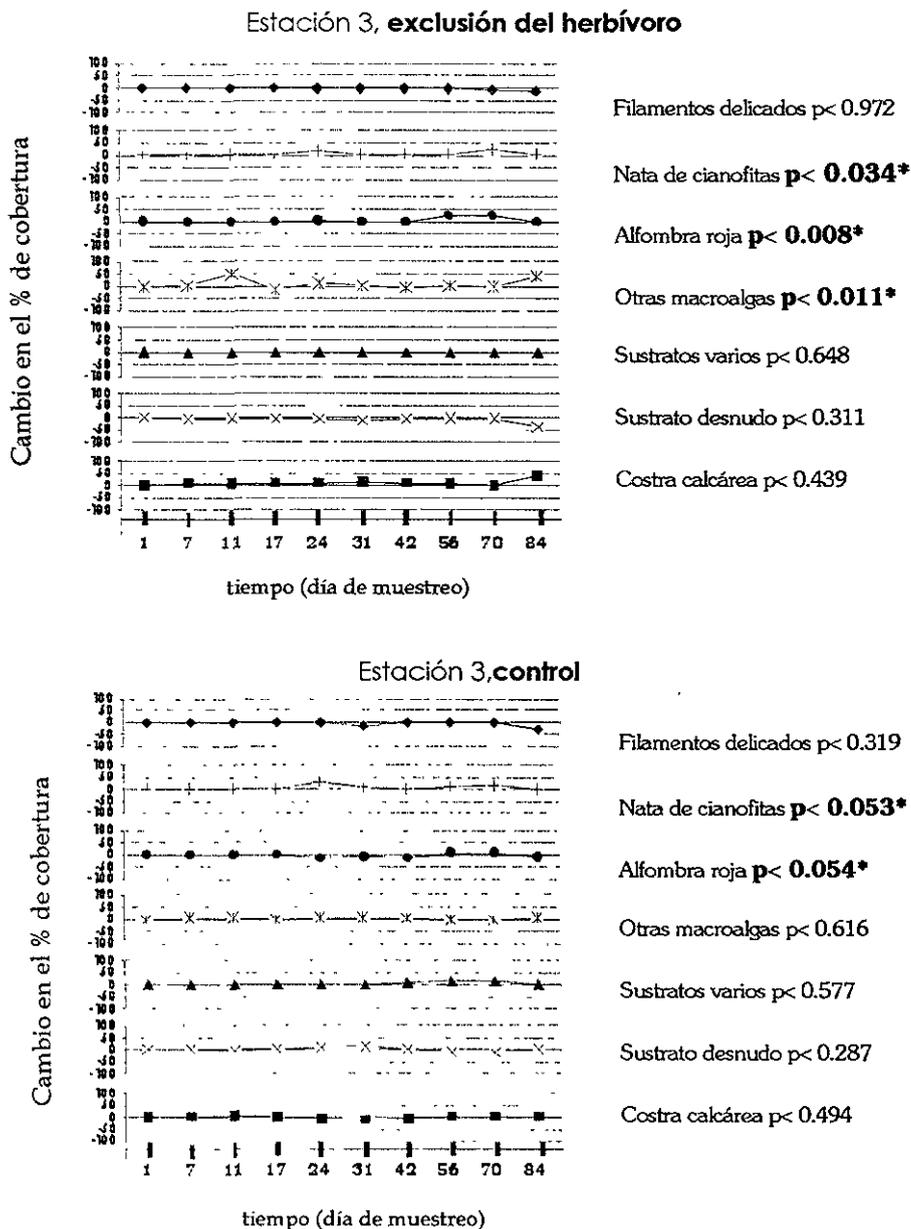
Estación 2, **exclusión del herbívoro**Estación 2, **control**

figura 11. - Cambio en el tiempo, del porcentaje de cobertura de las categorías de muestreo bajo los distintos tratamientos en la estación 2 (experimental y control). Día 1 = septiembre 17; día 84 = diciembre 9. En las leyendas de cada figura se muestran los valores de  $p$  con significancia estadística (\*) de  $\alpha = 0.05$  según la  $X^2$ .



**figura 12.** - Cambio en el tiempo, del porcentaje de cobertura de las categorías de muestreo bajo los distintos tratamientos en la estación 3 (experimental y control). Día 1 = septiembre 17; día 84 = diciembre 9. En las leyendas de cada figura se muestran los valores de  $p$  con significancia estadística (\*) de  $\alpha = 0.05$  según la  $\chi^2$ .

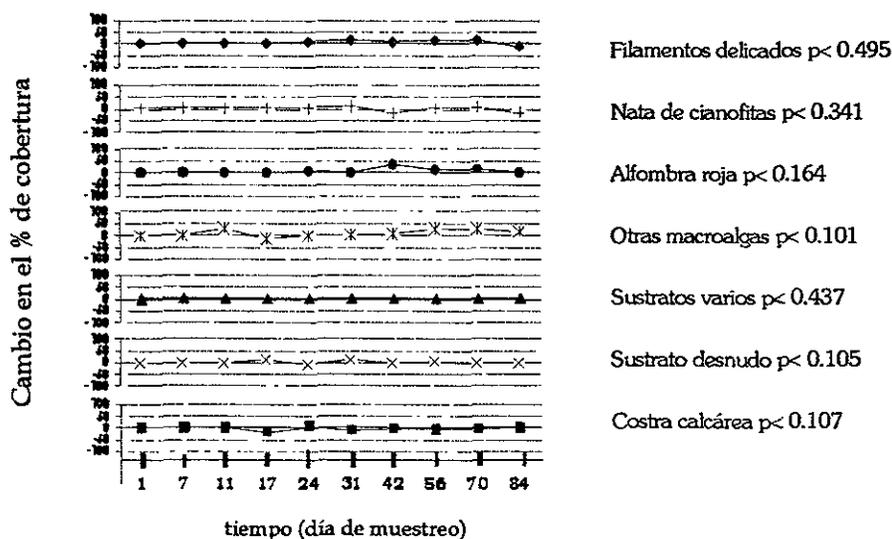
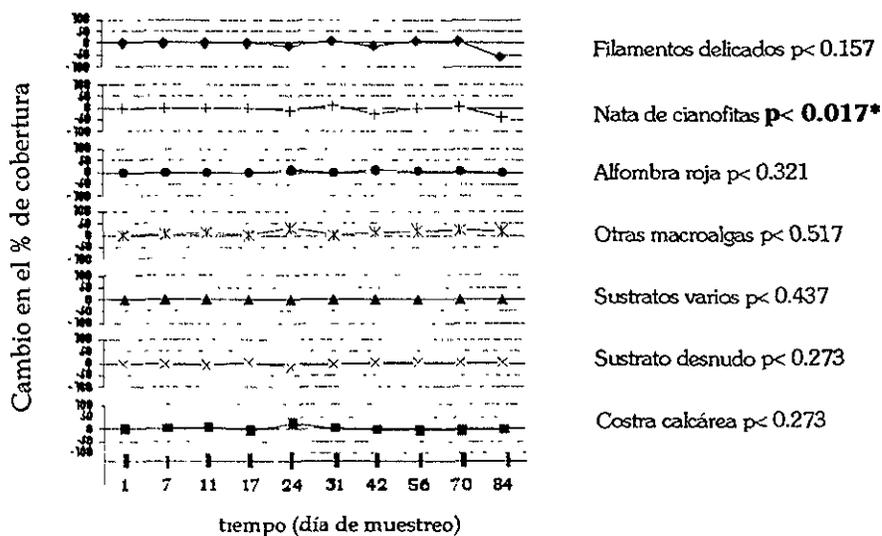
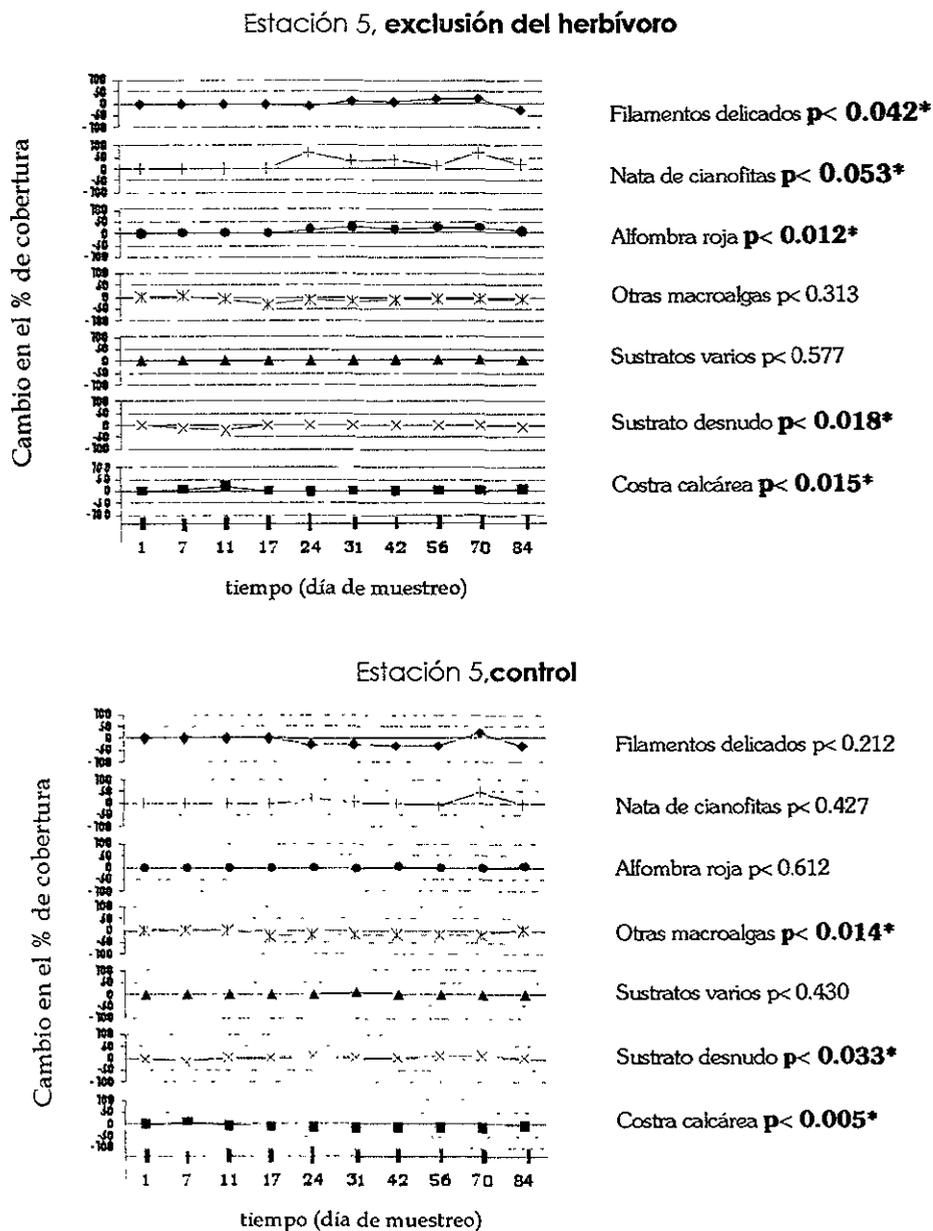
Estación 4, **exclusión del herbívoro**Estación 4, **control**

figura 13. - Cambio en el tiempo, del porcentaje de cobertura de las categorías de muestreo bajo los distintos tratamientos en la estación 4 (experimental y control). Día 1 = septiembre 17; día 84 = diciembre 9. En las leyendas de cada figura se muestran los valores de  $p$  con significancia estadística (\*) de  $\alpha = 0.05$  según la  $\chi^2$ .



**figura 14** - Cambio en el tiempo, del porcentaje de cobertura de las categorías de muestreo bajo los distintos tratamientos en la estación 5 (experimental y control). Día 1 = septiembre 17; día 84 = diciembre 9. En las leyendas de cada figura se muestran los valores de  $p$  con significancia estadística (\*) de  $\alpha = 0.05$  según la  $X^2$ .

**tabla 6.** - Contraste de los tratamientos **experimentales** respecto a su **control** correspondiente, solo en aquellas categorías que presentaron variaciones significativas según la  $X^2$  de Friedman ( $X^2F$ ), por medio de una prueba **U** de Man-Whitney; (\*) diferencia significativa para  $\alpha = 0.05$ .

<u>estación 1 pared</u>		
	U	p
nata de cianofitas	4	0.24822
filamentos delicados	7.5	0.88523

<u>estación 2 pared con filamentos</u>		
	U	p
costra calcárea	1.5	0.0606
sustrato desnudo	1	0.0433*
alfombra roja	7	0.77283
nata de cianofitas	8	1

<u>estación 3 pared sin filamentos</u>		
	U	p
otras macroalgas	1.5	0.0606
alfombra roja	7.5	0.88523
nata de cianofitas	6	0.56371

<u>estación 4 cabezo con filamentos</u>		
	U	p
nata de cianofitas	5	0.38648

<u>estación 5 cabezo sin filamentos</u>		
	U	p
costra calcárea	5	0.38648
sustrato desnudo	4.5	0.31233
otras macroalgas	7	0.77283
alfombra roja	6	0.56371
nata de cianofitas	4.5	0.31233

## **Discusión**

Dentro de la laguna de Chankanaab se han identificado 41 especies de peces (Lozano-Alvarez 1998). Dentro del presente estudio se observó que la gran mayoría de los individuos se encontraban en etapas tempranas de su desarrollo, casi todos juveniles o intermedios. Según Lozano-Alvarez (1998) esto sugiere que la laguna es un área de crecimiento; puesto que al ser un cuerpo de agua confinado, los juveniles encuentran protección y alimento disponible dentro de la laguna.

Durante el presente estudio, el horario de mayor actividad herbívora se observó entre las 11 y las 14 hrs. y dentro de este periodo se realizaron los registros de herbivoría, al igual que en estudios como los de Choat y Bellwood (1985) y Carpenter (1990a) quienes han realizado los muestreos de la actividad herbívora alrededor del medio día. Estos particulares horarios se atribuyen a que, como sugieren Bruggemann *et al.* (1994b) el patrón diario de actividad herbívora está positivamente relacionado con los cambios diurnos en la calidad del alimento, es decir que, la hora de máxima actividad herbívora podría relacionarse con el incremento de la fotosíntesis a ciertas horas del día, lo que en consecuencia aumenta la producción de biomasa, y por lo tanto los tejidos están recién sintetizados. Estos tejidos son altamente nutritivos y en algunas especies aún no contienen defensas morfológicas como la calcificación ni metabolitos secundarios tóxicos (Hay *et al.* 1988) que pudieran disminuir la herbivoría. Por todo lo anterior, se considera que, el horario de muestreo utilizado en este estudio, fue el adecuado.

Se sabe que la actividad de los peces herbívoros puede ser un factor importante en la determinación de la estructura de una comunidad béntica (Brock 1979 y Carpenter 1990c), y en el presente estudio se encontró que de las 41 especies

identificadas para la laguna, 19 presentaban actividad herbívora. El mayor número de mordidas por hora se registró para *Thalassoma bifasciatum* (Bloch) de la familia Labridae, sin embargo las marcas de sus mordidas son muy pequeñas y no fueron evidentes sobre los sustratos de la laguna. Las marcas de mordidas que se observaron sobre las paredes y los cabezos se atribuyen a peces loro (familia Scaridae), peces que se caracterizan por sus poderosas mandíbulas y dientes fusionados en forma de pico, que es lo que les da el nombre común de peces lora o perico. Estos peces (Scaridae) han sido ampliamente reconocidos como un componente principal de la comunidad de peces herbívoros (Choat y Bellwood 1985) y cuando los peces lora muerden o roen el sustrato, dejan marcas en forma de dos líneas paralelas muy características, mismas que fueron fácilmente reconocibles en los sustratos de la laguna. Los scaridos que presentaron mayor frecuencia herbívora dentro de la laguna de Chankanaab fueron *Sparisoma viride* (Bonnaterre) y *Scarus vetula* (Bloch y Schneider). Mientras ramonean, los peces scaridos convierten grandes cantidades de roca coralina en sedimento, y esto es de gran importancia para la comunidad arrecifal puesto que el incesante ramoneo diurno contribuye a la reducción de la estructura arrecifal. Además, la comunidad bentónica está sujeta a una lluvia continua de sedimento debido a la defecación de estos peces con lo que también se obtiene un importante transporte de material calcáreo (Randall 1974).

Es frecuente que numerosas especies de la familia Scaridae se alimenten de las algas en pequeños grupos, cada uno dominado por un macho soltero (Snyderman 1989) y también es común que formen escuelas mixtas o multiespecíficas con algunas especies de las familias Acanthuridae y Siganidae, hacia las que en muy raras ocasiones muestran agresión (Choat y Bellwood 1985). Dentro de la laguna se observaron grupos multiespecíficos de la familia Scaridae compuestos en su mayoría por juveniles y fases iniciales del pez loro *Sparisoma viride*. Estos grupos recorrieron la laguna por todas sus paredes y los peces iban mordiendo en los distintos sitios durante los recorridos sin que el grupo se detuviera. A pesar de que las especies herbívoras territoriales son comunes dentro de la comunidad arrecifal, dentro de la laguna se

observaron solo algunos individuos territoriales como las damiselas, quienes nadaban en la columna de agua pero no defendían algún territorio, es más, tampoco se observó que se alimentaran de los cabezos o paredes.

Se observó que la mayoría de los peces de la laguna que presentaron actividad herbívora, mordían preferentemente en sustratos que sostuvieran una cobertura ficológica aparentemente diversa y que además, se encontraran en superficies verticales (pared). Se observó también que los scaridos en particular, preferían áreas donde el sustrato calcáreo con algas endolíticas fuera abundante. Esto se atribuye a que las algas endolíticas constituyen una fuente importante de alimento puesto que, según Bruggemann *et al.* (1994a), tienen un valor y aporte energético relativamente alto. En general, las preferencias de forrajeo se relacionan con la calidad nutricional del tipo de alimento y su aporte en biomasa, proteínas o energía que puedan ingerirse por mordida (Bruggemann *et al.* 1994a.). Entre los peces loro, *Sparisoma viride* en particular, tiene como dieta preferida aquellos tapetes que crecen en los sustratos de carbonato habitados por algas endolíticas, de hecho, se alimenta casi exclusivamente de las algas asociadas a sustratos de corales muertos, en cambio las costras coralinas con o sin tapetes no están dentro de sus preferidas (Bruggemann *et al.* 1994a).

Con base en la frecuencia de mordidas registrada, se sugiere que las zonas de pared de la laguna Chankanaab, están sujetas a una presión herbívora de mayor intensidad que las zonas de cabezo. La diferencia en la frecuencia de herbivoría puede relacionarse, o incluso deberse a la composición específica de las paredes y los cabezos. El ambiente de pared es distinto del ambiente de cabezo en composición específica y estructura (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998). Las zonas de pared tienen más algas calcáreas que las zonas de cabezo y las matas filamentosas están menos desarrolladas en las zonas de pared que en los cabezos. En estos últimos, los filamentos tienen un grosor de  $\approx 10$  a 15 cm. Existen pocos registros de dominancia de algas filamentosas en ambientes tropicales como es el caso de la laguna de Chankanaab (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998) y aunque es común la

presencia de estas algas en los ambientes arrecifales, generalmente no dominan como sucede en la laguna. Se ha observado que en aguas oligotróficas y condiciones de herbivoría baja o moderada las formas microfilamentosas predominan (Littler y Littler 1988). Por ejemplo, Brawley y Adey (1977) estudiaron en Jamaica el crecimiento algal y los territorios de damiselas. Estos peces defienden secciones del arrecife de cualquier pez intruso, incluyendo a un gran número de herbívoros. En el área defendida, donde la presión herbívora fue disminuida, la biomasa de las algas se incrementó y en consecuencia los territorios se caracterizaban por tapetes de algas en donde abundaban las formas filamentosas y las algas café. En contraste, las áreas circundantes a estos territorios en donde la presión herbívora seguía siendo muy intensa, solamente observaron pequeñas cantidades de algas no costosas. Otro estudio que indica las condiciones bajo las cuales dominan las algas filamentosas fue el de Brock (1979). Él observó en un microcosmos marino que a densidades bajas de peces loro y en ausencia de otros herbívoros la estructura de la comunidad béntica estaba dominada por algas filamentosas; cuando la densidad de los herbívoros fue intermedia, se desarrollaban comunidades diversas; y finalmente, con altas densidades de herbívoros la comunidad que se desarrollaba era de muy baja diversidad y muy poca biomasa. Comúnmente en los sistemas arrecifales, los herbívoros remueven la mayor parte de la biomasa de algas dejando únicamente las algas costosas coralinas resistentes y pocas formas filamentosas, las cuales toleran esta perturbación herbívora debido a su alta producción con relación a su biomasa, reponiendo rápidamente el tejido perdido (Steneck 1988), por lo tanto un ramoneo intenso previene el crecimiento de algas frondosas sobre las coralinas (Hay 1981).

Es probable que las gruesas matas filamentosas de la laguna Chankanaab hicieran desistir a los pocos peces herbívoros. Las agregaciones de algas filamentosas de la laguna están acompañadas de cianofitas (van Tussenbroek y Collado-Vides 1998) las cuales producen una gran cantidad de metabolitos secundarios que pueden funcionar como compuestos de protección (Carmichael 1992). Es común que en las especies de cianofitas y macroalgas coexistan defensas químicas, estructurales,

morfológicas y nutritivas y que en conjunto actúen mucho mejor que la suma de cada estrategia por separado. Por ejemplo, en el caso de carbonatos aunados a toxinas; se propone que los carbonatos modifican el pH del tracto digestivo aumentando la efectividad de las toxinas (Hay *et al.* 1994). Thacker *et al.* (1997) han observado que los peces aprenden a rechazar la comida con estas defensas.

Además de la herbivoría, como se había mencionado la competencia también es un importante agente estructurador de las comunidades bénticas (Cebrián *et al.* 1996, Machado *et al.* 1996), pero, la herbivoría puede influir en la competencia y definir quién es el competidor más exitoso (Connell 1978, Paine 1990, Steneck *et al.* 1991), aunado, a las condiciones ambientales en las que tales interacciones ocurran. Van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) sugieren que el marco ambiental de la laguna de Chankanaab pudiera ser responsable de la dominancia de las matas filamentosas. Uno de los principales requerimientos para las algas es la luz, y la cantidad que llegue depende de la profundidad, turbidez, orientación del sustrato y de la proximidad a organismos que puedan hacer sombra. En términos de recolección de luz, los filamentos simples tienen la ventaja de una gran superficie radial (área/volumen) que minimiza el ensombrecimiento. Al ser estructuralmente simples, todos sus tejidos son fotosintéticos. Estructuras más complejas implican una reducción en la capacidad de captar luz. En la competencia por carbón y nutrientes, especies de gran superficie radial tienen mayor tejido en contacto con la columna de agua y pueden explotarlos mejor (Carpenter 1990a, Littler y Littler 1980). El marco ambiental de la laguna y las mencionadas ventajas de las algas filamentosas, aunado a una presión herbívora baja y un escaso flujo de agua que evita su desprendimiento, pueden ser, entre otras, las causas de la dominancia de las matas filamentosas dentro de la laguna de Chankanaab.

Las diferencias que se registraron con el Análisis de Varianza para Medidas Repetidas,  $X^2$  de Friedman ( $X^2_1$ ) en la cobertura de las macroalgas (bajo todos los tratamientos), pueden deberse únicamente a variaciones irregulares y no a un patrón

establecido, ya que en el Análisis de Comparación Múltiple (SNK), ningún tiempo resultó significativamente distinto de otro. La ausencia de variaciones en el tiempo puede ser real o puede atribuirse a factores de azar en el muestreo o diseño experimental. Las posibles fuentes de error a las que se atribuye el que no se obtuvieran los resultados esperados en este estudio, se discuten a continuación.

Para monitorear las variaciones en el tiempo de la cobertura bajo los distintos tratamientos, las macroalgas se agruparon con base en semejanzas morfológicas. Diversas especies comparten morfologías, estructuras y fisiologías que pueden relacionarse con sus estrategias evolutivas o papeles ecológicos. Distintos autores se refieren a este tipo de asociaciones como grupos morfofuncionales. Steneck y Dethier (1994) presentan un modelo gráfico que provee la manera de predecir la estructura de la comunidad algal en dos ejes ambientales, productividad y herbivoría. Littler *et al.* (1983a) agrupan en unidades resistentes a la herbivoría aunado a defensas químicas y Littler *et al.* (1983b) con base a los gradientes de producción. Los criterios de agrupación entonces, pueden ser muy diversos, pero cualesquiera que estos sean, deben cubrir las necesidades particulares de cada estudio. Dado que no fue posible identificar las algas en el campo, y debido a que no era objetivo del presente trabajo identificarlas en el laboratorio, durante este estudio las algas se agruparon únicamente con el criterio de semejanza morfológica incluyéndose características del sustrato. Con base en esto se consideraron ocho categorías. Van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) encontraron que la cobertura de macroalgas descrita con categorías similares a las de este estudio reflejaban adecuadamente la dinámica de la ficoflora de la laguna. Sin embargo, en el presente estudio, a diferencia del de van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) la categoría *filamentos delicados* no diferenciaba a los filamentos aislados (algas de una sola hilera de células que crecen en forma solitaria sobre el sustrato) de las matas filamentosas (asociaciones de algas filamentosas y cianofitas que cubren el sustrato y el resto de las macroalgas en forma de peluche largo). El grosor de las matas filamentosas puede tener implicaciones en cuanto a la disponibilidad de nutrientes, la cantidad de la luz y el intercambio de gases para las macroalgas que se

desarrollen bajo estas matas y como consecuencia implicaciones ecológicas importantes. La omisión de una división entre matas filamentosas y filamentos aislados pudo también, en parte, haber ocasionado el que no se lograra evidenciar el cambio en el tiempo (bajo los distintos tratamientos) del grupo de los *filamentos delicados*, puesto que, a pesar de que estos grupos de algas tienen morfologías similares, pudieron haber tenido un papel ecológico distinto.

Podría considerarse que el tamaño del área de muestreo no fuera el adecuado, sin embargo van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) encontraron que con este tamaño de muestra se refleja de forma adecuada la dinámica algal. Incluso áreas más pequeñas se han utilizado para estudios similares, por ejemplo, Machado *et al.* (1996) encontraron que en un cuadrante de 10 x 10 cm, el porcentaje de la cobertura de reclutamiento de las algas era estimado de forma adecuada.

Una de las posibles causas por las cuales los cambios en la cobertura de las macroalgas no fueron discernibles unos de otros, fue probablemente el corto periodo de tiempo en el que se realizó el estudio. El presente trabajo se llevó a cabo durante tres meses. Van Tussenbroek y Collado-Vides (1998) encontraron una dinámica estacional en la abundancia de las matas filamentosas de la laguna. Justamente de septiembre a diciembre (tiempo de muestreo de este estudio) se presenta la disminución de las coberturas de las matas de filamentos para alcanzar la cobertura mínima en invierno tardío. Además observaron que el tiempo de recuperación de las matas filamentosas fue de  $\approx 11$  meses a partir del huracán Roxanne. Por lo tanto, el tiempo de muestreo posiblemente no fue suficiente si se considera la dinámica poblacional de los filamentos. Sin embargo, por otra parte, el tiempo en que las algas costrosas pueden "responder" a las condiciones ambientales puede ser relativamente corto. Van Tussenbroek (*com. pers.*) encontró cambios considerables en la cobertura de las costras calcáreas de los túneles de la laguna de Chankanaab entre dos y tres meses. En este estudio no se registraron cambios significativos en la cobertura de

algas incrustantes posiblemente debido a que, en su ambiente, no se presentaron los cambios necesarios para que reaccionaran. Se han realizado varios trabajos en los que se manipula la intensidad de forrajeo para examinar el papel de los herbívoros en determinar la composición y abundancia de especies bénticas y cada uno de ellos ha obtenido resultados significativos a distintos tiempos de muestreo, por ejemplo: Lewis (1986) observó en Carrie Bow Cay, Belice que la exclusión experimental de los herbívoros alteraba rápida y dramáticamente los patrones de composición y abundancia específica. La abundancia total de macroalgas se incrementó significativamente en 10 semanas. En cambio, para Machado *et al.* (1996) que estudiaron en Praia Rasa, Búzios, Brasil el efecto de los consumidores sobre la cobertura fueron necesarios cuatro meses. Hay estudios que requirieron de más tiempo, por ejemplo el de Carpenter (1990 b, c) quien estudió los efectos de la muerte masiva de *Diadema antillarum* en St. Croix, U.S. Islas Vírgenes. Él observó que en 16 meses la biomasa algal se incrementó en forma considerable; y 25 meses después, cuando el herbívoro dominante era los peces, la abundancia y composición específica eran significativamente distintas. Tiempos muy similares fueron los que requirieron Hackney *et al.* (1989) quienes proponen un modelo para: por una parte explicar la distribución de las especies bénticas en un arrecife de St. Croix, U.S. Islas Vírgenes, (antes de la muerte masiva de *Diadema sp.*) y por otra, predecir las transiciones que ocurren entre los componentes algales conforme la presión herbívora se modifica en tiempo y espacio. Ellos analizaron los porcentajes de la abundancia relativa de los taxa algales en 15, 18, 22 y 24 meses. El hecho de que cada estudio difiera en el periodo de tiempo utilizado para el registro de las coberturas, sugiere por lo tanto que no hay intervalos ni periodos estandarizados para este tipo de estudios, por lo tanto el tiempo óptimo de muestreo dependerá de la dinámica de las macroalgas y de las condiciones particulares de cada ambiente que se estudie.

En lo que se refiere a las jaulas de exclusión que se utilizaron durante el presente estudio, estas si eliminaron de forma eficaz la actividad herbívora aproximadamente a los 16 días de haberse colocado. Las jaulas controles de

procedimiento, en cambio, no fueron eficientes puesto que prácticamente también eliminaron la actividad herbívora de los peces, por lo tanto, no fue posible evaluar los efectos del marco de la jaula *per sé* sobre la cobertura de macroalgas. Esto ocasiona que los efectos observados en el tratamiento experimental se atribuyan por completo a la ausencia del pez y no puedan separarse de los efectos debidos a la jaula. Para estudios posteriores se propone que el material que se utilice sea poco conspicuo y así evitar que los herbívoros se ahuyenten. Es probable que la presión herbívora de los peces en la laguna, no sea suficiente para ocasionar cambios en la cobertura de las macroalgas debido a que son juveniles en su mayoría, o quizá esta ausencia de cambios se deba a que en el presente estudio no se eliminaron otros importantes herbívoros como crustáceos o erizos.

En las estaciones de pared y cabezo en las cuales se eliminaban manualmente los filamentos, (estaciones 3 y 5) no se registró efecto alguno de esta eliminación sobre las demás macroalgas. Las matas de macroalgas filamentosas tienen una tasa de crecimiento muy alta; en solo seis días (aproximadamente) recubrían, prácticamente en su totalidad, las áreas que se habían limpiado de filamentos. Este crecimiento tan rápido pudo no haber permitido que las otras macroalgas alcanzaran a desarrollarse o modificaran su cobertura. Para estudios posteriores se sugeriría eliminar los filamentos con tal frecuencia, que no alcanzaran a cubrir las demás macroalgas.

Con base en lo discutido anteriormente, se concluye que bajo las condiciones particulares del presente estudio no se registra algún efecto de los tratamientos: eliminación de matas filamentosas y eliminación de peces herbívoros, sobre la cobertura de las otras macroalgas en la laguna Chankanaab. En el presente trabajo no puede concluirse si la ausencia de efecto es real o se atribuye a factores de azar en el muestreo.

## Conclusiones

- ✓ Se observaron un total de 19 especies que registraron actividad herbívora. De estas 19 especies, 17 están contenidas dentro del orden Perciformes y 2 dentro del orden Tetraodontiformes. La mayoría de los individuos se encontraban en etapas tempranas de su desarrollo
- ✓ El mayor número de mordidas por hora se registró para *Thalassoma bifasciatum* (Bloch) de la familia Labridae, sin embargo las marcas de sus mordidas son muy pequeñas y no fueron evidentes en la laguna.
- ✓ Las marcas de mordidas que se observaron sobre las paredes y los cabezos de la laguna se atribuyen a peces loro (familia Scaridae).
- ✓ Los scaridos que presentaron mayor frecuencia herbívora en la laguna de Chankanaab fueron *Sparisoma viride* (Bonnaterre) y *Scarus vetula* (Bloch y Schneider). Estos peces forman grupos multiespecíficos y recorren la laguna ramoneando las paredes.
- ✓ Con base en la frecuencia de mordidas registrada, se sugiere que las zonas de pared están sujetas a una presión herbívora de mayor intensidad que las zonas de cabezo.

- ✓ Las jaulas de exclusión que se utilizaron durante el presente estudio eliminaron de forma eficaz la actividad herbívora aproximadamente a los 16 días de haberse colocado.
- ✓ La cobertura de macroalgas sobre una pared con marcas de actividad herbívora previa (mordidas) no presentó variaciones significativas en el tiempo aún con la actividad herbívora eliminada, lo que sugiere que la presión herbívora que se ejerce sobre estas macroalgas no es suficiente para ocasionar un cambio en su cobertura.
- ✓ No se encontró diferencia significativa entre zonas de aparente baja y alta actividad herbívora previa, por lo que no puede concluirse si los peces mantienen áreas de pastoreo específicas.
- ✓ En las estaciones de pared y cabezo, en las cuales se eliminó la interacción del herbívoro y las matas de macroalgas filamentosas, las coberturas no registraron cambios significativos en el tiempo, por lo que se sugiere que bajo las condiciones particulares de este trabajo y en el tiempo de muestreo de este estudio no existe efecto alguno de los tratamientos: eliminación de matas filamentosas y eliminación de peces herbívoros, sobre la cobertura de las otras macroalgas en la laguna Chankanaab
- ✓ La ausencia de efecto alguno sobre la cobertura de macroalgas puede ser real o puede deberse a algún artefacto de muestreo.

## ***Literatura citada***

**Brawley S. H. y Adey W. 1977.** Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. Env. Biol. Fish. 2 (1): 45-51.

**Böhlke J. E. y Ch. C. G. 1970.** Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters. Livingston Publishing Company. U.S.A.

**Brock R. E. 1979.** An experimental study of the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. Marine Biology 51: 381-388.

**Bruggemann J. H., M. J. H. van Oppen, A. M. Breeman. 1994a.** Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. Marine Ecology Progress Series. 106: 41-55.

**Bruggemann J. H., J. Begeman, E. M. Bosma, P. Verburg, A. M. Breeman. 1994b.** Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. II. Intake and assimilation of food, protein and energy. Marine Ecology Progress Series. 106: 57-71.

**Carmichael W. W. 1992.** Cyanobacteria secondary metabolites - the cyanotoxins. Journal of Applied Bacteriology. 72 : 445 - 459.

**Carpenter R. C. 1990a.** Competition among algae : a physiological perspective. Journal of Phycology. 26 : 6 - 12.

**Carpenter R. C. 1990b.** Mass mortality of *Diadema antillarum* .I. Long-term effects on sea urchin population - dynamics and coral reef algal communities. Marine Biology 104 : 67 - 77.

**Carpenter R. C. 1990c.** Mass mortality of *Diadema antillarum* .II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. Marine Biology 104 : 79-86.

**Cebrián J., C. M. Duarte, N.Marba, S. Enríquez, M. Gallegos, B. Olesen. 1996.** Herbivory on *Posidonia oceanica* : magnitude and variability in the Spanish Mediterranean. Marine Ecology Progress Series. 130 : 147 - 155.

**Choat J. H., y D. R. Bellwood. 1985.** Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. Marine Biology. 89, 221-234.

**Choat J. H., y D. R. Bellwood. 1991.** Reef fishes: Their history and evolution. in : Sale P.F. (ed) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press. USA. 745pp.

**Coen L. D. and C. E. Tanner. 1989.** Morphological variation and differential susceptibility to herbivory in the tropical brown alga *Lobophora variegata*. Marine Ecology Progress Series. 54: 287-298.

**Connell J. H. 1978.** Diversity in tropical rain forests and corals reefs. Science 199 :1302 - 1310.

**Dawes C J. 1981.** Botánica Marina. Limusa. México. 673pp.

**de la Torre R, J. Zurita, D. Mildare. 1982a.** Estudio ecológico de la laguna de Chankanaab. Isla de Cozumel, Q. Roo, Mexico. Investigación pesquera en Isla Mujeres, Q. Roo. Secretaria de Pesca. Mexico.

**de la Torre R.**, S. Suarez, H.Vilchis. **1982b.** Rehabilitación de la laguna de Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo, México. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa.

**García E.** **1973.** Modificaciones al sistema de Köpen. Instituto de Geografía. UNAM. 246 pp.

**Garduño M.** **1984.** Informe sobre la restauración de la laguna de Chankanaab. Informe inédito.

**Goreau T. F.,** N. Y. Goreau y T.J. Goreau. **1979.** Corals and coral reefs. Scientific American 241 (2) : 110 - 120.

**Greig-Smith P.****1983.**Quantitative Plant Ecology. University of California Press. Great Britain.

**Hackney J. M.,** R.C. Carpenter y W.H.Adey. **1989.** Characteristic adaptations to grazing among algal turfs on a Caribbean coral reef. Phycologia 28 (1) : 109-119.

**Hay M.E.** **1981.** Herbivory, algal distribution, and maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. The American Naturalist 4 (118) : 520 - 540.

**Hay M. E.** **1985.** Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. Proceedings of the 5th international Coral reef Symposium. Tahiti,4 : 29-34

**Hay M. E.** y W. Fenical y K. Gustafson. **1987.** Chemical defense against diverse coral-reef herbivores. Ecology. 68 (6) : 1581-1591.

- Hay M. E., V. J. Paul, S. M. Lewis, K. Gustafson, J. Tucker y R. N. Trindell. 1988.** Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night?. Diel patterns of growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses. Oecologia 75 : 233 - 245.
- Hay M. E., Q. E. Kappel, W. Fenical. 1994.** Synergisms in plant defenses against herbivores : interactions of chemistry, calcification, and plant quality. Ecology 75 (6) : 1714 - 1726.
- Hay M. E. 1997.** The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. Proceedings of the 5th international Coral reef Symposium 1 : 23 - 32.
- Humann P. 1996.** Reef fish. identification. New World Publications, Inc. USA. 270 pp.
- Jordán E. 1986.** Repoblamiento artificial de una comunidad coralina en la laguna de Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe Final del Convenio PCECBNA-023415. establecido entre el Conacyt y la UNAM a través del ICMyL.
- Jordán E. 1998.** Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.
- Jordán-Dahlgren E. y R. E. Rodríguez-Martínez. 1998.** Caracterización de la comunidad coralina del Parque Chankanaab. Capitulo 4 in : Jordán E. (ed). Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.
- Kaplan E.H. 1982.** A Field Guide to Coral Reefs. Caribbean and Florida. Houghton Mifflin Company. USA.

**Klumpp** D. W., N. V. C. Polunin. **1989**. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 125 : 145 - 169.

**Lewis** S. M. **1986**. The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. Ecological Monographs 56 (3) : 183 - 200.

**Lewis** S. M., J. N. Norris and R. B. Searles. **1987**. The regulation of morfological plasticity in tropical reef algae by herbivory. Ecology, 68 (3). 636-641.

**Littler** M. M. y D. S. Littler. **1980**. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae : field and laboratory tests of a functional form model. The American Naturalist. 116 : 25 - 44.

**Littler** M. M., P. R. Taylor y D.S. Littler. **1983a**. Algal Resistance to Herbivory on a Caribbean Barrier Reef. Coral Reefs 2 : 111 - 118.

**Littler** M. M., D. S. Littler y P. R. Taylor. **1983b**. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system : functional-form groups of marine macroalgae. Journal of Phycology. 19 : 229 - 237.

**Littler** M. M., D. S. Littler y P. R. Taylor. **1987**. Animal-plant defense associations : effects on the distribution and abundance of tropical reef macrophytes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 105 : 107 - 121.

**Littler** M. M. y D. S. Littler. **1988**. 2. Structure and role of algae in tropical reef communities. in : Lembi C. A. y J.R. Waaland. (eds). Algae and human affairs. Cambridge University Press. pp.29-56.

**Little M. M., D. S. Little y P. R. Taylor. 1995.** Selective herbivore increases biomass of its prey : a chiton-coraline reef-building association. Ecology 76 (5) : 1666 - 1681.

**Lozano-Alvarez E. 1998.** Peces del Parque Chankanaab. Capítulo 7 in : Jordán E. (ed). Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.

**Machado K. R. S. S., A. R. O. Chapman and R. Coutinho. 1996.** Consumer species have limited and variable roles in community organization on a tropical intertidal shore. Marine Ecology Progress Series. 134 : 73 - 983.

**McClanahan T. R., M. Nuges, S. Mwachireya. 1994.** Fish and sea urchin herbivory and competition in Kenyan coral reef lagoons : the role of reef management. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 184 : 237 - 254.

**Moyle P. 1988.** Tropical reefs. in : Fishes. An introduction to Ichthyology. Prentice Hall. USA.

**Norris J. N y W. Fenical. 1982.** Chemical defense in tropical marine algae. in Rützler, K. and I. G. Macintyre (eds.) The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize 1: Structure and Communities. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, 12 : xiv.

**Nelson J.S. 1984.** Fishes of the World. John Wiley & Sons. USA.

**Paine R. T. 1990.** Benthic Macroalgal Competition: Complications and Consequences. Journal of Phycology. 26 : 12 - 17.

**Randall J. E., 1974.** The effect of fishes on coral reefs. Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium 1. Great Barrier Reef Committee, Brisbane, October 1974.

**Rodríguez-Martínez R y E. Jordan-Dahlgren. 1996.** Short-term effects of hurricane Roxanne on a litoral coral community in Cozumel, Mexico. Inédito.

**Ruiz-Rentería F. y E. Jordán-Dahlgren. 1998.** Hidrología e Hidrodinámica en el Sistema Marino-Lagunar del Parque Chankanaab. Capítulo 1 in : Jordán E. (ed). Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.

**Segura-Puertas L. 1998.** Fauna Pláncica del ecosistema Marino del Parque Chankanaab. Capítulo 2 in : Jordán E. (ed). Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.

**Snyderman M. 1989.** The Living Oceans. Portland House. USA.

**Steneck R. S. 1988.** Herbivory on coral reefs: a synthesis Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium., Australia 1 : 37 - 49.

**Steneck R. S., S. D. Hacker y M.N. Dethier. 1991.** Mechanisms of competitive dominance between crustose coralline algae : an herbivore - mediated competitive reversal. Ecology. 72 (3) : 938 - 950.

**Steneck R. S. y M.N. Dethier. 1994.** A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. Oikos. 69 : 476 - 498.

**Thacker R. W., D. G. Nagle y V. J. Paul. 1997.** Effects of repeated exposures to marine cyanobacterial secondary metabolites on feeding by juvenile rabbitfish and parrotfish. Marine Ecology Progress Series. 147 : 21 - 29.

**van Tussenbroek** B. y L. Collado-Vides. **1998**. Análisis de la comunidad de Macroalgas en la Laguna del Parque Chankanaab. Capitulo 3 in : Jordán E. (ed). Ecología y manejo del ambiente marino del Parque Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Informe inédito.

**Weichert** H.K. y W. Presh. **1981**. Elementos de Anatomía de los cordados. McGraw Hill. Mexico.

**Zar** J.H. **1996**. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. USA.