



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DESCRIPCIÓN FISIAGRÁFICA DE LOS
ARRECIFES DE SISAL Y HÁBITATS DEL
ARRECIFE MADAGASCAR, YUCATÁN,
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

SALVADOR ZARCO PERELLÓ

TUTORES:

DR. NUNO DIAS MARQUES SIMOES

DR. RODRIGO GARZA PÉREZ



2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Dr. Nuno Simoes y al Dr. Rodrigo Garza por brindarme la oportunidad de realizar mi tesis de licenciatura llevando a cabo este estudio y por todos los consejos y tips para los muestreos y los congresos. Gracias a los técnicos y no tan técnicos que colaboraron en la preparación de las salidas a altamar: Alfredo, Morris y en especial a Fernando Mex. A los buzos que me echaron la aleta en la hora de la acción: Alejandra, Pedro y en especial a Quetzalli Hernández que me acompañó en casi todas las salidas y aunque se les pagó por hacer lo que a todos nosotros nos gusta, sé que también lo hacían solidariamente.

También agradezco a la Dra. Dení Rodríguez por la ayuda con la clasificación de las macroalgas, a la Biol. Patricia Gómez con las esponjas y al Dr. Jorge Arturo Meave por su apoyo en los análisis de estadística multivariada.

Este estudio fue apoyado económicamente por los proyectos: PAPIME-PE204406 y PAPIIT-IN216506-3 sin los cuales no se hubiera realizado esta investigación, toda una reverencia para nuestra casa de estudios, que a pesar de todos sus males, funciona y nos brinda todo para la formación de algunos de los mejores científicos del país.

Hoja de Datos del Jurado

| |
|--|
| <p>1.- Datos del Alumno</p> <p>Zarco Perelló Salvador 54403273 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 300113275</p> |
| <p>2.- Datos del asesor</p> <p>Dr. Nuno Marques Dias Simoos</p> |
| <p>3.- Datos del co-asesor</p> <p>Dr. Rodrigo Garza Pérez</p> |
| <p>4.- Datos del Sinodal 1</p> <p>Dr. Jorge Arturo Meave Del castillo</p> |
| <p>5.- Datos del Sinodal 2</p> <p>Dra. Dení Rodríguez Vargas</p> |
| <p>6.- Datos del Sinodal 3</p> <p>M. en C. Carlos Candelaria Silva</p> |

ÍNDICE

| | |
|--|------------|
| I.- INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| II.- DESCRIPCIÓN FISIOGRÁFICA..... | 8 |
| OBJETIVOS..... | 8 |
| ÁREA DE ESTUDIO..... | 8 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 10 |
| RESULTADOS..... | 14 |
| <i>Área general</i> | 14 |
| <i>Arrecife Sisal</i> | 19 |
| <i>Arrecife Madagascar</i> | 26 |
| <i>Arrecife Serpiente</i> | 32 |
| DISCUSIÓN..... | 38 |
| <i>Interpolaciones batimétricas</i> | 38 |
| <i>Desarrollo arrecifal</i> | 41 |
| III.- HÁBITATS DEL ARRECIFE MADAGASCAR..... | 45 |
| OBJETIVOS..... | 45 |
| HIPÓTESIS..... | 45 |
| ÁREA DE ESTUDIO..... | 45 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 46 |
| <i>Metodología de campo</i> | 46 |
| <i>Trabajo de gabinete</i> | 48 |
| RESULTADOS..... | 51 |
| <i>Comunidad epibentónica</i> | 51 |
| <i>Hábitats</i> | 75 |
| DISCUSIÓN..... | 81 |
| <i>Hábitat profundo</i> | 81 |
| <i>Hábitat somero</i> | 82 |
| <i>Condición arrecifal</i> | 84 |
| IV. CONCLUSIONES..... | 91 |
| V. REFERENCIAS..... | 92 |
| VI. ANEXOS..... | 102 |

I. INTRODUCCIÓN

La definición de un arrecife ha sido una controversia aun hasta nuestros días, protagonizada principalmente por geólogos (Fagerstrom 1987; Hallock 1997; Wood 1998). Sin embargo, en el sentido más amplio y simple, aquí consideraremos que un arrecife de coral es una estructura marina compuesta por piedra caliza y sedimentos calcáreos biogénicos, que presenta resistencia al oleaje (Hubbard 1997). Más a detalle, un arrecife está constituido de base por una estructura porosa no consolidada de esqueletos calcáreos, suministrada por corales y algas coralinas, que es cementada por algas calcáreas, esponjas y briozoarios, y rellena por sedimentos derivados de otros organismos marinos como foraminíferos, moluscos o equinodermos (Masselink & Hughes 2003). Exceptuando a los arrecifes de coral de aguas frías recientemente descubiertos, las comunidades de arrecifes de coral de la actualidad se han especializado para desarrollarse en ambientes tropicales o subtropicales caracterizados por temperaturas cálidas con supersaturación de aragonita, oligotróficos e intensidad de luz alta con sustratos estables que puedan colonizarse (Wood 1998). Estas características ambientales son las óptimas para que los principales constructores de los arrecifes, los corales escleractíneos, puedan fotosintetizar, gracias a la endosimbiosis que mantienen con las micro-algas zooxantelas, y de esta manera precipitar aragonita (una de las formas cristalinas del carbonato de calcio, CaCO_3), compuesto que constituye su esqueleto, y sin el cual no pueden crecer ni reproducirse asexualmente.

Para la formación de las estructuras arrecifales que observamos hoy en día se ha requerido la producción y acumulación *in situ* de enormes cantidades de CaCO_3 durante miles de años (Masselink & Hughes 2003). Sin embargo, en el transcurso del crecimiento arrecifal no sólo ocurre la acumulación de CaCO_3 , ya que hay variables bióticas y abióticas que propician la destrucción o erosión del arrecife (Glynn 1997). El crecimiento arrecifal neto entonces depende en parte de las historias de vida (crecimiento, reproducción, longevidad, etc.) de las especies constructoras y de las erosionadoras, aunado a las variables ambientales (temperatura, salinidad, pH, nutrientes, oxígeno, sedimentación, etc.) que modulan esas historias (Hubbard 1988; Hallock 1997; Hubbard 1997).

Los arrecifes de coral presentan múltiples ambientes, gracias a su compleja estructura tridimensional (Birkeland 1997), los cuales han promovido una gran diversificación de formas de vida, razón por la que se presentan prácticamente todos los grupos de organismos marinos existentes (Paulay 1997). Aunque las estimaciones del número de especies arrecifales son altas (93,000), se presume que esas cifras son únicamente una fracción del total real (Reaka-kudla 1997). Esta gran diversidad se traduce en beneficios para el ser humano, tanto en servicios ambientales como en recursos naturales, es decir, servicios ecosistémicos.

Los servicios ecosistémicos que los arrecifes aportan son múltiples, Moberg y Folke (1999) hacen un buen recuento y clasificación de éstos: (a) *físicos/estructurales*: protección de la costa contra las corrientes y el oleaje, aminorando la erosión (Ogden 1997) y los daños que provocan huracanes o tifones en la zona costera; (b) *bióticos*: protección e interacción con otros ecosistemas costeros como el manglar y/o los pastizales marinos; (c) *biogeoquímicos*: fijación de nitrógeno, captura de calcio, CO₂ y desintoxicación ambiental de hidrocarburos; (d) *informáticos*: registros climáticos del pasado; y (e) *sociales/culturales*: recreación, inspiración (obras de arte) y estabilidad social. Dentro de este último apartado podríamos integrar a los recursos naturales que aportan estos ecosistemas; por ejemplo, la estimación del potencial pesquero de los arrecifes de coral oscila entre 9 y 12% ($\sim 9 \times 10^6$ tons año⁻¹) de la biomasa total a nivel mundial (Salvat 1992), una productividad enorme tomando en cuenta que los arrecifes de coral sólo abarcan alrededor de 0.1-0.5% del área oceánica (Spalding & Grenfell 1997), decenas de millones de personas dependen completa o parcialmente de los recursos alimenticios arrecifales (Salvat 1992). Otras industrias también se ven beneficiadas por los recursos arrecifales; la industria farmacéutica ha extraído múltiples compuestos: antibióticos, antiinflamatorios, anticoagulantes e incluso inhibidores de VIH y cáncer (Birkeland 1997). Así mismo, la producción de joyería, extracción de especies de ornato (Bruckner 2005) y la práctica de buceo autónomo (Brander *et al.* 2007) han producido una derrama económica de miles de millones de dólares anualmente.

Esta riqueza en recursos que presentan los arrecifes ha promovido el incremento de disturbios antropogénicos en las últimas décadas, precisamente porque son promotores del desarrollo y bienestar social, lo cual se ha traducido en una gran expansión de centros urbanos costeros que ocasionan altas tasas de sedimentación, contaminación y eutrofización de las aguas, afectando el funcionamiento natural de las comunidades arrecifales (Rogers 1990; Salvat 1992; Wilkinson 1993; Goreau *et al.* 1997; Porter *et al.* 1999; Wilkinson 2006). Además, la industria

pesquera ha sobrepasado los límites sustentables de captura en muchos arrecifes del mundo (Pauly *et al.* 2002), truncando la estructura trófica y desencadenando desequilibrios ecológicos devastadores (Jackson *et al.* 2001). Estos y otros disturbios antropogénicos directos, junto con disturbios naturales (*e.g.* huracanes) (Gardner *et al.* 2005) y disturbios globales (cambio climático) (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007) han contribuido sinérgicamente a la pérdida de 20% de estos ecosistemas en todo el planeta, junto con sus beneficios, durante las últimas décadas (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Durante los años cincuenta del siglo XX y unas décadas adelante, las comunidades epibentónicas de los arrecifes del Caribe, estuvieron dominadas por corales, algas coralinas y algas cespitosas, sin embargo a partir de los años setentas, muchos arrecifes de coral alrededor del mundo han sufrido una dramática transición, donde las coberturas de coral han ido en decremento y las coberturas de macroalgas (algas carnosas y filamentosas) se han incrementado (Done 1992; Wilkinson 1993; Cortés 1997). Esta transición ha sido particularmente acentuada en la región del Caribe (incluyendo a los arrecifes de Florida y las Bahamas) en comparación con las demás regiones del mundo (Rogers 1985; Porter & Meier 1992; Porter *et al.* 1993; Hughes 1994; Connell 1997).

Debido a esta problemática, se han ido desarrollando diferentes estrategias y políticas de conservación, con el propósito de mantener o recuperar los servicios ecosistémicos arrecifales a través del control de los disturbios antropogénicos indirectos (Moberg & Folke 1999). Hoy en día la creación de Áreas Marinas Protegidas (AMPs) (Allison *et al.* 1998; Mora *et al.* 2006) y el establecimiento del valor de los servicios ecosistémicos arrecifales en unidades monetarias (Costanza *et al.* 1999) son los puntos centrales de estas estrategias y políticas (Sale 2008). En las AMPs, entre otras cosas, se establecen restricciones sobre las actividades pesqueras, buscando aumentar la diversidad, la abundancia y el tamaño (madurez) de los peces, optimizando la reproducción de los mismos (Lubchenco *et al.* 2003; Halpern 2003). Así, al aumentar las poblaciones de peces se incrementa la tasa de herbivoría, reduciendo la cobertura de macroalgas y favoreciendo el reclutamiento de corales escleractíneos que a su vez proveen hábitat y refugio para los peces, lo que finalmente resulta en una retroalimentación positiva que mantiene al arrecife saludable (Mumby & Steneck 2008). Las AMPs tienen sus limitaciones, pues hay disturbios que están fuera de su control (Allison *et al.* 1998); sin embargo, con los disturbios antropogénicos indirectos reducidos o ausentes es posible incrementar la resiliencia (capacidad del ecosistema de reorganizarse y recuperarse después de ser perturbado), y de esta manera

amortiguar el impacto de los disturbios que no pueden ser controlados, elevando las posibilidades de recuperación de la comunidad arrecifal (Nyström *et al.* 2000). Esto se basa en que mientras más especies presente un ecosistema, más representantes tendrá cada grupo funcional del arrecife (*e.g.* herbívoros), por lo que si llegara a desaparecer alguna especie por algún disturbio, la función que desempeñara no desaparecería, pues esta sería llevada a cabo por otras especies y el ecosistema seguiría estable (Bellwood *et al.* 2004). En ese sentido, la región del Caribe en general debe tener menos resiliencia en comparación con el Indo-Pacífico dado que es menos diversa y tiene menos representantes en cada grupo funcional (Moberg & Folke 1999). Las AMPs, por otro lado, además de favorecer a las comunidades naturales, también pueden ser excelentes focos de investigación, educación, concientización ambiental, recreación y fuente de recursos económicos (Salm & Price 1995).

Para que una AMP cumpla efectivamente con sus objetivos se debe contar con información sobre la biología, la ecología, la oceanografía, la economía y los procesos sociales que actúan en, y sobre, el ecosistema (Allison *et al.* 1998). Debido a que esto supone la manipulación de una cantidad enorme de información, su integración en un Sistema de Información Geográfica (SIG) hoy en día es prácticamente indispensable para analizar el comportamiento y la interrelación de numerosos objetos y variables que actúan simultáneamente en espacio y tiempo (Caloz & Collet 1997). Además, los SIG permiten elaborar productos cartográficos digitales que presentan los resultados de los análisis espaciales de una manera sintética y entendible para cualquier persona, de tal forma que sea de utilidad para la elaboración de un adecuado plan de manejo sustentable (Valavanis 2002; Dahdouh-Guebas 2002).

En la actualidad se cuenta con múltiples técnicas de fácil empleo para adquirir y analizar información geo-referenciada que permiten caracterizar y monitorear los ecosistemas arrecifales. Entre ellas se encuentran la percepción remota, la hidroacústica y los análisis de predicción espacial. Para la caracterización de la fisiografía, la realización de prospecciones batimétricas utilizando ecosondas de pulso simple, junto con métodos de interpolación geoestadística, ha resultado una metodología útil, simple y barata en comparación con la adquisición y el mantenimiento de otros equipos más sofisticados (Herzfeld 1989; Kvernevik *et al.* 2002; Heyman *et al.* 2007; Basu & Saxena 2007; Bello-Pineda & Hernández-Stefanoni 2007). Para la caracterización de las comunidades epibentónicas, los muestreos mediante captura de imágenes (fotos/videos) han sido validados y cada vez son más utilizados (Osborne & Oxley 1997;

Aronson & Swanson 1997; Vogt *et al.* 1997; Liddell *et al.* 1997; Chávez 1997; Ninio *et al.* 2003; Smith & Rumohr 2005; Lam *et al.* 2006) junto con técnicas de estadística multivariada, útiles para definir los diferentes hábitats que un ecosistema puede presentar, y en su caso, comprender la relación que presentan algunas variables ambientales con la distribución y la abundancia de las especies (Jordán-Dahlgren 1989; Jordán-Dahlgren *et al.* 1994; Jongman *et al.* 1995; Aronson & Swanson 1997; Liddell *et al.* 1997; Jordán-Dahlgren 1997; McGarigal *et al.* 2000; McField *et al.* 2001; Jordán-Dahlgren 2002; Patiño 2004; Garza-Pérez 2004; Beger & Possingham 2008).

Dentro de las técnicas de predicción espacial, los análisis geostatísticos (*kriging*) han aportado buenos resultados para interpolar y representar cartográficamente numerosas variables de distintos intereses, incluyendo propiedades ecológicas, como la abundancia de distintos organismos pelágicos o bentónicos (Oliver & Webster 1990; Maynou *et al.* 1998; Nogueira *et al.* 2002; Built *et al.* 2003; Rueda & Defeo 2003; Machado *et al.* 2004; Rufino *et al.* 2005), sobre todo cuando no se cuenta con la posibilidad de utilizar o adquirir otras fuentes de información más sofisticadas y de mayor costo como las imágenes de percepción remota.

En el caso de México, se presentan zonas arrecifales tanto en las costas del Océano Pacífico como en las del Atlántico; sin embargo, es en este último donde se localizan los arrecifes mejor desarrollados, distribuidos en dos grandes regiones: (1) Golfo de México y (2) Caribe. El Golfo de México, a su vez, puede diferenciarse en dos áreas: (a) suroeste del Golfo de México (SGM) y (b) Banco de Campeche (BC); no obstante es en el Caribe donde se encuentran los arrecifes más extensos y diversos de la nación, conformando el extremo norte de la Barrera Arrecifal Mesoamericana (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003).

Aunque los estudios arrecifales en México han sido insuficientes, poco a poco ha ido creciendo el interés y las investigaciones en estos ecosistemas (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003). En el Atlántico mexicano se han realizado diversos estudios de caracterización fisiográfica y de comunidades epibentónicas arrecifales; sin embargo, éstos se han enfocado más en las regiones del SGM (Tunnell 1988; Horta-Puga 2003) y el Caribe (Muñoz-Chagín 1992; Jordán-Dahlgren *et al.* 1994; Aguilar-Ontiveros 1998; Patiño 2004), ya que son más accesibles y algunas zonas están clasificadas como Áreas Naturales Protegidas. En el Banco de Campeche, por el contrario, los estudios han sido esporádicos y se han concentrado en los arrecifes alejados de la costa y cercanos al talud continental, con la excepción del arrecife Alacrán, que es el más

estudiado y que está considerado como Parque Nacional (Logan 1969; Farrel *et al.* 1983; Ferre-D'Amare 1985; Chávez & Hidalgo 1988; Garza-Pérez 2004; Acosta-González 2005; Tunnell 2007), dejando de lado a múltiples pequeños arrecifes más cercanos a la costa del estado de Yucatán, cuya importancia ecológica y social puede ser de relevancia a nivel local y regional.

El presente estudio se enfoca en tres arrecifes denominados: Sisal, Madagascar y Serpiente. Los estudios llevados a cabo sobre estos arrecifes son extremadamente escasos (Cúcio 2007; Martínez-Portilla 2008), siendo hasta hace poco únicamente mencionados en algunas publicaciones (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003); sin embargo, aun con tan poca información, en todos los ámbitos, es posible vislumbrar una gran importancia a diferentes escalas.

En el aspecto cartográfico las contribuciones han sido pobres, a pesar de que la ubicación (muy inexacta) del arrecife Sisal se publicó desde 1776 (Sayer & Bennett 1776). Actualmente lo más detallado que se tiene es la carta de navegación S. M. 800 de la Secretaría de Marina Nacional (SEMAR 2006) que muestra la localización y los perímetros más aproximados de los tres arrecifes, así como algunos valores de profundidad (Fig. 1); sin embargo, su resolución es baja, pues su finalidad es únicamente que los navíos transiten con seguridad. Por lo tanto, las características fisiográficas exactas (área, morfología, profundidades, etc.) de estos arrecifes son desconocidas, lo cual supone una limitación para la planeación de investigaciones científicas y toma de decisiones para la conservación.

Por otro lado, estos arrecifes están sometidos a una constante presión de disturbio, ya que son fuente de diversos recursos pesqueros, como distintas especies pelágicas, equinodermos, moluscos y crustáceos (obs. pers). Estos recursos son principalmente explotados por los pobladores del puerto de Sisal, y secundariamente por otros pescadores de puertos cercanos como Celestún o Progreso (obs. pers). En Sisal residen alrededor de 430 personas involucradas en la pesca, con una flota menor constituida por alrededor de 100 embarcaciones de 25 pies de eslora con motores fuera de borda de 60 hp (Martínez-Portilla 2008), las cuales salen a pescar de manera cotidiana para el consumo personal o la comercialización con otros centros urbanos; adicionalmente se realizan cinco torneos de pesca durante el verano (lluvias) que involucran a toda la comunidad pescadora de Sisal, y se llevan a cabo servicios turísticos de pesca deportiva (Martínez-Portilla 2008). Esta frecuente actividad pesquera puede ser la causa de que la diversidad y la talla de diferentes especies arrecifales consumibles hayan ido en decremento,

según palabras de los propios habitantes de Sisal, y de que las coberturas de corales escleractíneos se encuentren tan reducidas (Cúcio 2007), caso contrario al de las macroalgas, lo que indica de primera mano un estado de deterioro de la comunidad arrecifal. Sin embargo, Cúcio (2007) también reportó índices de diversidad y valores de riqueza de especies de coral equiparables a los arrecifes del SGM y al resto de los arrecifes del BC, aunque sí inferiores a los del Caribe. No obstante, en este aspecto hay que considerar que el esfuerzo de muestreo que se llevó a cabo fue reducido, pues este abarcó a los tres arrecifes, aunado a que es el primer estudio de su tipo en éstos, por lo que muy probablemente varias especies más estén presentes aguardando a ser encontradas. Por otra parte, se ha descubierto que estos arrecifes son centros importantes de alimentación para las poblaciones de tortugas de carey en la Península de Yucatán (Cuevas *et al.* 2008), fungiendo como una pieza clave para la recuperación de esta especie que está catalogada como en peligro de extinción por la NOM-059-SEMARNAT-2001. De esta manera, la importancia de estos arrecifes puede resumirse en tres servicios ecosistémicos proporcionados por estos arrecifes:

- a) Centros de biodiversidad: proveedores de diversos nichos ecológicos, contrastantes con la uniforme fisiografía de la plataforma continental de Yucatán.
- b) Fuentes de recursos alimenticios: proveedores de diversos organismos para consumo humano.
- c) Fuentes de ingresos económicos: comercialización de productos pesqueros y promoción de actividades turísticas.

El presente estudio tuvo como objetivo en su primera etapa, la caracterización fisiográfica de tres arrecifes ubicados relativamente cerca del Puerto de Sisal, en el oeste del estado de Yucatán (Banco de Campeche). En la segunda etapa, ya con un modelo geomorfológico de la zona, se pretendió definir los diferentes hábitats que uno de los arrecifes presenta, con el objetivo de conocer el estado y la estructura de la comunidad sésil epibentónica, así como su relación con algunas variables ambientales como la iluminación y la corriente. Este fue el primer intento de entender el funcionamiento general de estos arrecifes, hasta hace poco ignorados por la ciencia.

II. DESCRIPCIÓN FISIAGRÁFICA

OBJETIVOS

- 1) Caracterizar la fisiografía de los arrecifes Sisal, Madagascar y Serpiente
 - a. Construir Modelos Digitales de Elevación (MDE) de cada uno de los arrecifes
 - b. Construir mapas batimétricos de cada uno de los arrecifes y de la zona general que los comprende.

ÁREA DE ESTUDIO

Los arrecifes Sisal, Madagascar y Serpiente están localizados en el oeste de la Península de Yucatán, frente al puerto de Sisal y sobre el Banco de Campeche (Fig. 1). La Península se caracteriza por la ausencia de drenaje superficial dada su composición carbonatada y los procesos kársticos asociados; su clima al norte es árido, aunque se pueden definir tres estaciones climáticas intra-anales; la estación de secas de marzo a junio, la de lluvias de junio a octubre y la estación de tormentas y frentes fríos provenientes del norte (“nortes”) de octubre a marzo. En promedio la temperatura atmosférica se mantiene entre 25 y 30 °C durante todo el año, disminuyendo un poco en invierno y pudiendo sobrepasar estos valores en verano, mientras que la precipitación anual no rebasa los 50 cm (Britton & Morton 1989) y la marea de tipo diurna no rebasa los 50 cm durante todo el año, de acuerdo con la estación mareográfica de Puerto Progreso (SEMAR 2007).

Las corrientes generales del Golfo de México se originan a partir del Mar Caribe; éstas entran por el canal de Yucatán, circulan por las costas o cruzan directamente el Golfo, y siguen su camino hacia el norte por el estrecho de Florida. Estas corrientes son importantes fuentes de nutrientes, ya que están asociadas a surgencias originadas en el talud oriental de la plataforma continental de la Península de Yucatán, lo que promueve la productividad de los ecosistemas costeros. Además, como las aguas provienen del fondo oceánico, éstas producen una marcada diferencia en las temperaturas del agua entre las estaciones de primavera y verano, enfriando la región oriental del Banco de Campeche por uno o dos grados en comparación con la región occidental. Este fenómeno puede influir en la distribución de ciertas especies pelágicas (Piñero *et al.* 2001). Adicionalmente, la Península de Yucatán y la región del Golfo de México en general,

es azotada constantemente por huracanes entre los meses de junio y octubre (Jáuregui 2003) y por los ya mencionados “nortes”; estos últimos reducen la temperatura, incrementan el oleaje y la turbidez, y pueden tener velocidades de hasta 120 km/h (Tunnell 1988), probablemente influyendo en la dinámica y la distribución actual de las poblaciones naturales del Golfo.

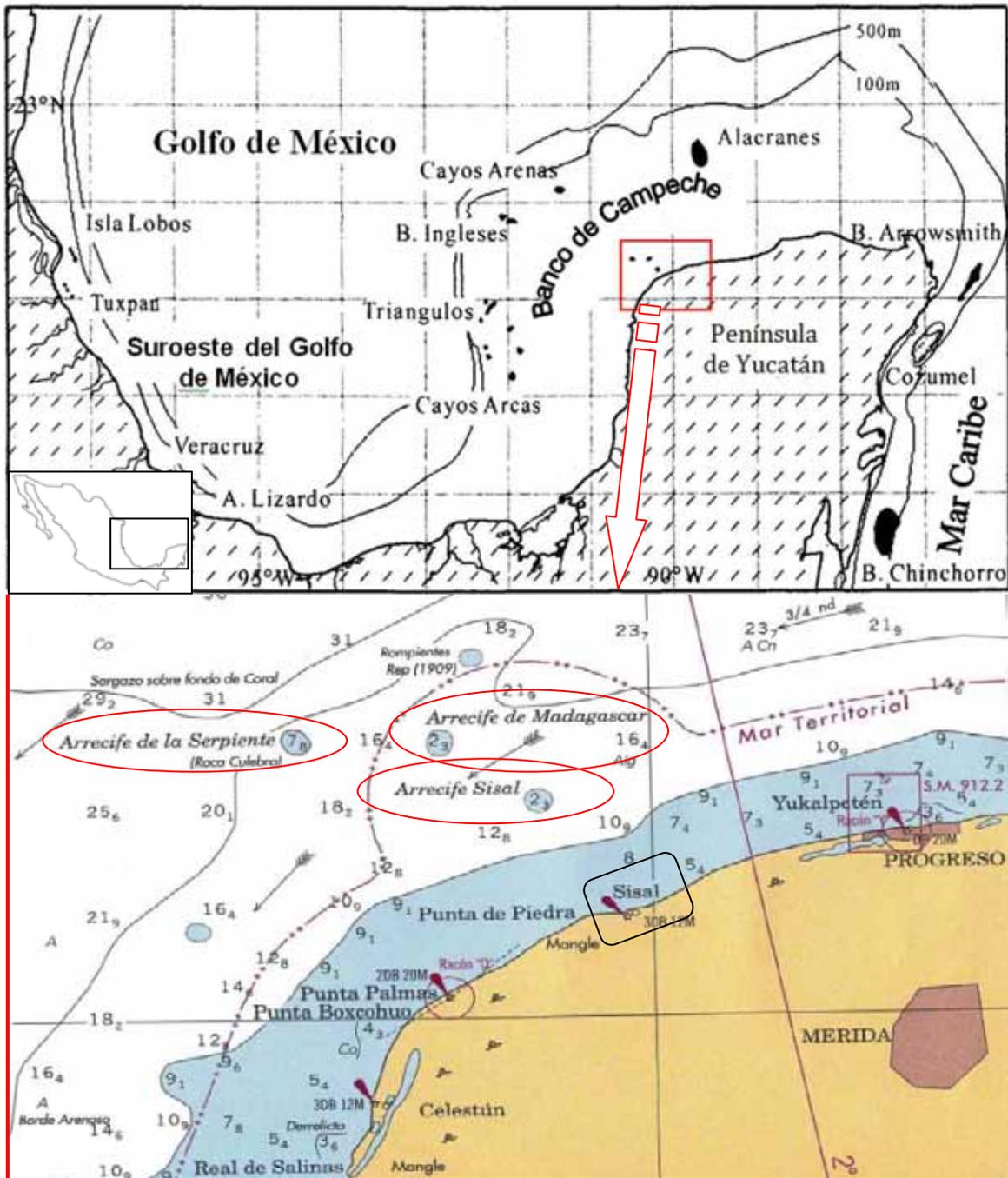


Figura 1. Costas mexicanas del Océano Atlántico y sus formaciones arrecifales (arriba) (Mod. de Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez, 2003). Se enmarca en rojo el área del presente estudio, resaltando a los arrecifes Sisal, Madagascar y Serpiente (abajo) (Modificado de la carta de navegación S. M. 800, SEMAR)

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la obtención de los datos batimétricos se utilizó una ecosonda modelo LCx111c HD de la marca Lowrance Electronics Inc. (Lowrance; <http://www.lowrance.com/Marine/>), la cual fue instalada en la embarcación “Kaak naab” de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México en Sisal. La ecosonda cuenta con un módulo GPS integrado y un transductor de frecuencia dual: 50 y 200 kHz, de las cuales se utilizó la segunda. Los datos de profundidad que el transductor manda y de posición geográfica que la antena de GPS recibe son relacionados automáticamente (profundidad-coordenadas) y guardados en el disco duro en la consola de la ecosonda. Los datos así obtenidos fueron exportados a una tarjeta de memoria portátil (SD) y después descargados en una computadora personal para su análisis (Fig. 2).

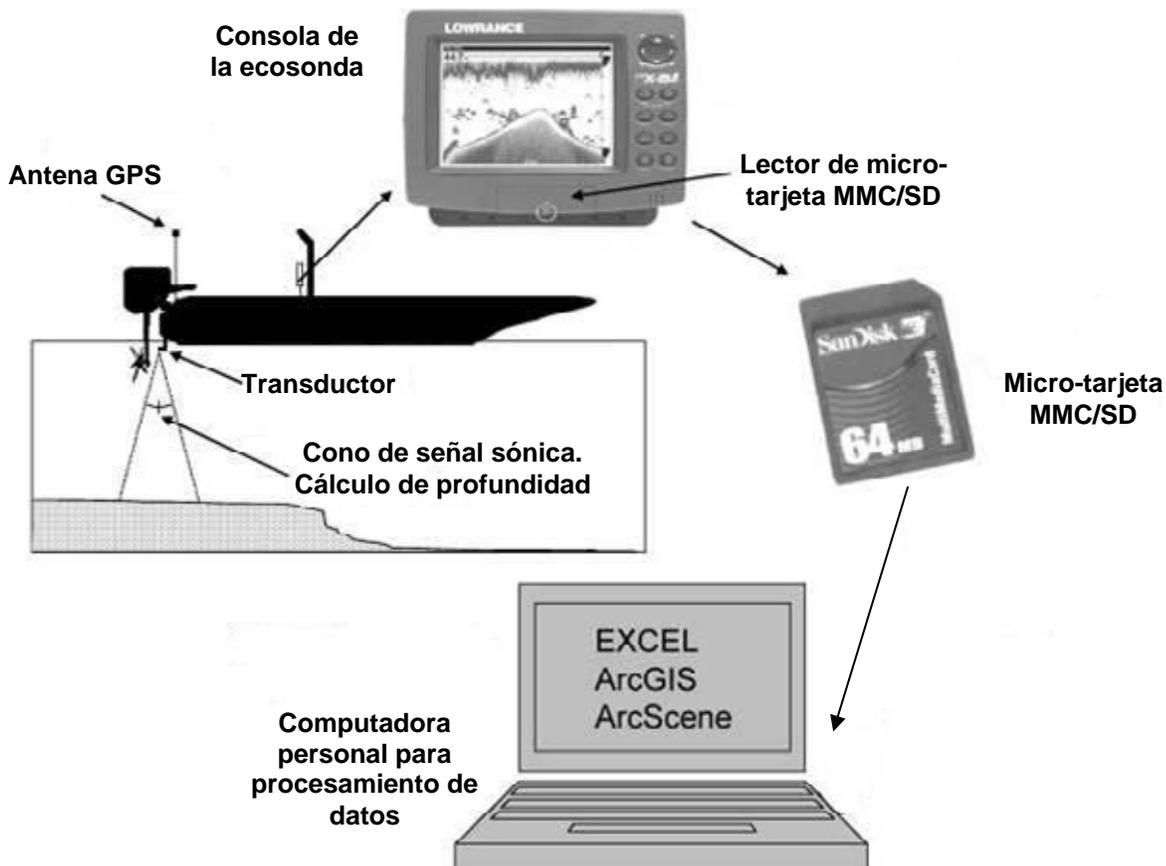


Figura 1. Diagrama de obtención y flujo de información en el muestreo batimétrico (Adaptado de Heyman *et al* 2007)

El muestreo batimétrico fue llevado a cabo del 23 de marzo al 6 de agosto. El diseño muestral para obtener los modelos digitales de los arrecifes en cuestión constó de tres fases: 1) Reconocimiento, 2) Enfoque y 3) Refinamiento, de tal forma que los resultados de cada fase sirvieran de base para la siguiente. En todos los muestreos la velocidad de la embarcación varió de 5 km/h en las zonas con mayor complejidad topográfica a 20 km/h en las zonas de nula o muy poca variabilidad para optimizar la obtención de datos.

Fase 1: Reconocimiento

Utilizando la carta general de navegación S. M. 800 de la Secretaría de Marina (Fig. 1), se obtuvieron las localizaciones aproximadas de los arrecifes trazando un rectángulo alrededor de cada uno y obteniendo las coordenadas de sus vértices directamente del mapa. De esta manera se definió un cuadrante de exploración para cada arrecife. Las coordenadas fueron ingresadas en la ecosonda para dar comienzo a los muestreos.

Los datos obtenidos fueron cargados con el programa SonarViewer (Lowrance Electronics Inc.) en una computadora personal y exportados a una hoja de cálculo (*.csv). Del total de datos que registró la ecosonda, solo se extrajeron los datos de posición geográfica y profundidad. A esos datos se les realizó un filtrado, eliminando aquellos renglones donde la relación coordenadas-profundidad estaba incompleta o era redundante, dado que en ocasiones la antena GPS perdía la señal o la embarcación reducía su velocidad, obteniendo más de un dato de profundidad para una coordenada. Dado que la ecosonda registra los datos de profundidad en pies, éstos fueron transformados a metros con la fórmula siguiente:

$$D_m = -D_p * 0.3048 \quad (1)$$

Donde “D_m” es la profundidad resultante en metros y “D_p” es la profundidad obtenida en pies.

Las coordenadas también fueron transformadas del sistema nativo de la ecosonda (Lowrance Mercator) a WGS84 en grados decimales usando las siguientes fórmulas (Heyman *et al*, 2007):

$$X = 180/\pi * LME/6356752.3142 \quad (2)$$

$$Y = 180/\pi * (2 * \text{ATAN}(\text{EXP}(\text{LMN}/6356752.3142)) - \text{Pi}/2) \quad (3)$$

Donde X es la coordenada geográfica paralela resultante y Y la meridiana. LME (Lowrance Mercator Eastings) son las coordenadas nativas de la ecosonda en los ejes paralelos y LMN (Lowrance Mercator Northings) de los ejes meridianos. ATAN es la función trigonométrica inversa de la tangente: “*arctan*”, y EXP es la constante matemática “*e*”.

Para los análisis espaciales y geoestadísticos se utilizó el programa ArcGIS 9.2 (ESRI Corp.). Con él los datos fueron transformados de formato de texto a formato “shape” (*.shp) y posteriormente proyectados al sistema de coordenadas Universal Transversal de Mercator o UTM zona 15 Norte.

Teniendo ya la información en las unidades deseadas se realizó una interpolación del tipo TIN (Triangular Irregular Network), una forma fácil y rápida de visualizar la información que, aunque burda, resultó útil en las primeras fases exploratorias para detectar errores visualmente y eliminarlos de la base de datos.

Fase 2: Enfoque

Obtenidos y visualizados los primeros datos en la fase anterior, se obtuvo una idea más precisa de la localización de los arrecifes, por lo que en esta segunda etapa se diseñó una ruta de muestreo con transectos amplios, separados por una distancia variable en cada arrecife, formando una cuadrícula sobre cada una de las zonas arrecifales. Los datos obtenidos en esta fase fueron procesados de la misma manera mencionada anteriormente y agregados a los obtenidos en la primera. Así, teniendo ya una imagen mucho más clara de las extensiones de cada arrecife, se pasó a la tercera y última etapa.

Fase 3: Refinamiento

Una vez localizadas las zonas de mayor variabilidad morfológica, se planearon las últimas salidas al campo para refinar el muestreo sobre ellas, reduciendo la distancia entre transectos a una distancia variable en cada arrecife. Los datos obtenidos en esta fase fueron sumados a los ya

obtenidos en las fases anteriores y procesados de la misma manera. Adicionalmente, en esta etapa se llevó a cabo el análisis geostatístico.

Una interpolación de toda la zona fue realizada para cotejar el avance que este estudio representa en comparación con la carta náutica de la Marina Nacional (Fig. 1). Para tal fin, se colectó información batimétrica en los tramos entre los arrecifes y el Puerto de Sisal durante algunos de los viajes de muestreo a cada uno de los tres arrecifes (Fig. 3). No obstante, del total de puntos recolectados en todos los muestreos únicamente se utilizó una parte (92,619 puntos) para esta interpolación general, los cuales fueron elegidos aleatoriamente para que la representatividad de todas las regiones muestreadas fuera homogénea en esta submuestra, dado que utilizando todos los datos los cálculos hubieran sido excesivos para la computadora encargada de realizarlos. Posteriormente se realizó un análisis geostatístico independientemente para cada arrecife. Antes de hacer las interpolaciones se realizó un análisis espacial exploratorio para observar las tendencias batimétricas (i.e. linear o cuadrática) en cada caso. En todos los casos se optó por *kriging* de tipo ordinario y a todas las interpolaciones les fue aplicada una validación cruzada (Tabla 12, en anexos). Las especificaciones paramétricas de cada interpolación están agrupadas en la Tabla 11 (en anexos).

Después de obtener las mejores interpolaciones para cada caso, se utilizó el programa Surfer 8 (Golden Software, Inc.) para crear los modelos en tres dimensiones de cada arrecife, ingresando los mismos parámetros de las interpolaciones hechas en ArcGIS 9.2 (ESRI corp). De los mapas creados se calcularon algunas características espaciales de los arrecifes: distancia a la costa, distancia entre arrecifes, intervalo batimétrico, área aproximada, orientación del frente arrecifal, así como la longitud de sus ejes principales.

RESULTADOS

Área General

El número de transectos de muestreo batimétrico interarrecifales y entre los arrecifes y el puerto de Sisal fue bajo en realidad en comparación con las cuadrículas de muestreo para cada arrecife en particular; sin embargo, fueron suficientes para arrojar una imagen cercana al patrón espacial de la morfología de la plataforma de Yucatán.

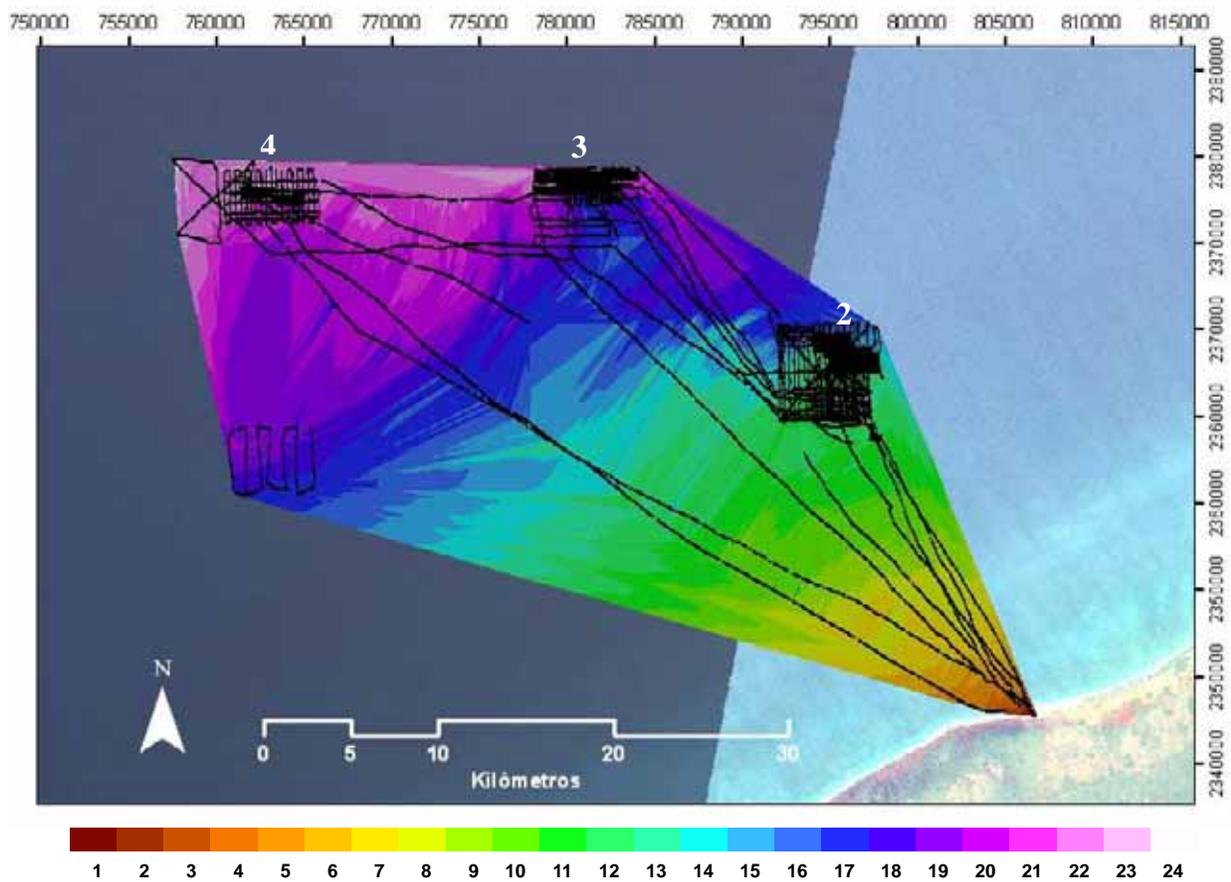


Figura 3. Interpolación batimétrica tipo TIN del área general de estudio y rutas de la embarcación en los muestreos (líneas negras). El punto de origen en tierra (1) es el puerto de Sisal y donde se aglomeran las rutas son los arrecifes Sisal (2), Madagascar (3) y Serpiente (4). La barra de colores inferior representa la escala de profundidad en metros.

Análisis Geoestadístico

El análisis del patrón espacial de la batimetría de la zona general arrojó una clara tendencia batimétrica lineal orientada hacia el noroeste (Fig. 4). Este comportamiento ya era esperado, pues el aumento de la profundidad naturalmente se da de manera perpendicular a la línea de costa.

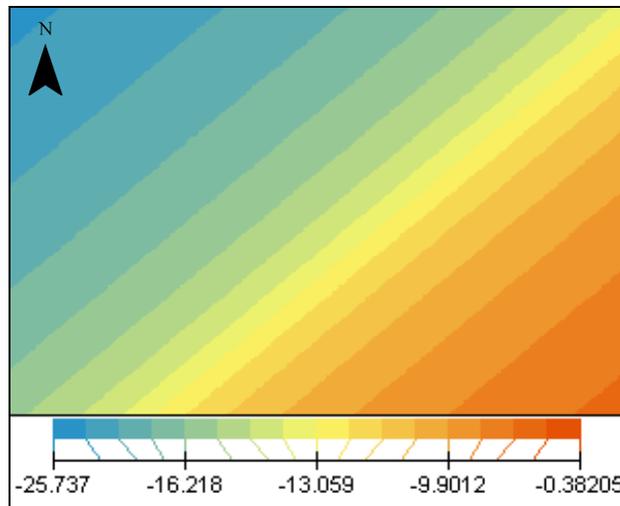


Figura 4. Tendencia batimétrica que presenta el área del estudio. La barra inferior muestra la relación de color-profundidad en metros. En la esquina inferior derecha, la zona más somera, se ubica el Puerto de Sisal, mientras que la superior izquierda, la más profunda, es la zona del arrecife Serpiente.

Variografía

Los variogramas mostraron una clara correlación espacial, en la que localidades cercanas presentan una semivarianza menor y las localidades alejadas una mayor; es decir, que mientras más cerca estuvieron los puntos a comparar más parecidos fueron sus valores de profundidad. También se observó una anisotropía apuntando hacia el eje de 56° - 236° (noreste-suroeste), siendo los cambios de profundidad más lentos, mientras que los cambios más rápidos se dan hacia el eje 146° - 326° (sureste-noroeste), tal como lo muestran los variogramas (Fig. 5).

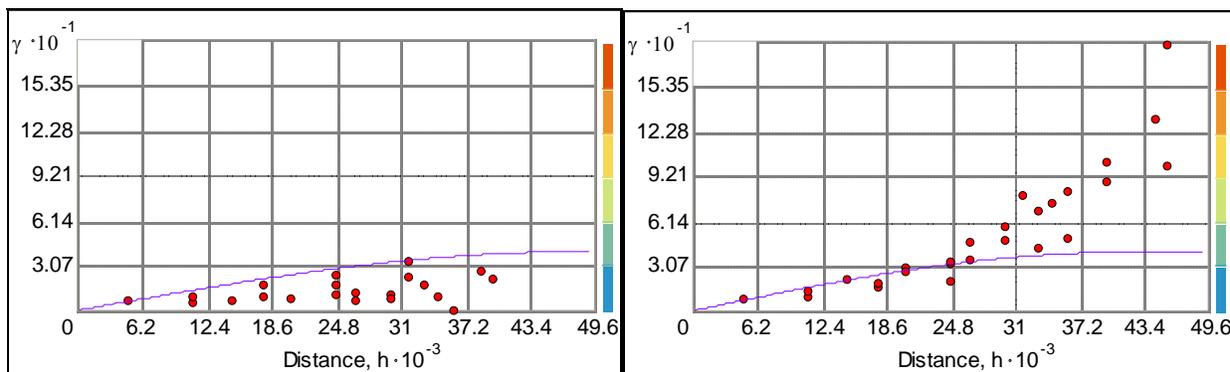


Figura 5. Variogramas de la interpolación del área general: Variograma en dirección 56° (izquierda) y variograma en dirección 146° (derecha). En el eje de las ordenadas se presentan los valores de semivarianza (γ) y en el de las abscisas la distancia entre puntos a comparar.

El ajuste del modelo al variograma empírico no resultó exacto dada la amplia dispersión de los puntos por la anisotropía antes mencionada. Sin embargo, entre los modelos disponibles el que mejor se ajustó fue el esférico. El modelo resultante con todos los parámetros ajustados fue el siguiente:

$$39.805 * \text{esférico}(47516, 41103, 56.2) + 0.10624 * \text{Nugget}$$

La validación cruzada fue positiva (Tabla 12, en anexos), y adicionalmente de los estadísticos de ésta, se calculó una regresión entre los datos de campo y los datos predichos por el modelo, obteniendo un coeficiente muy cercano a 1 (Figura 6)

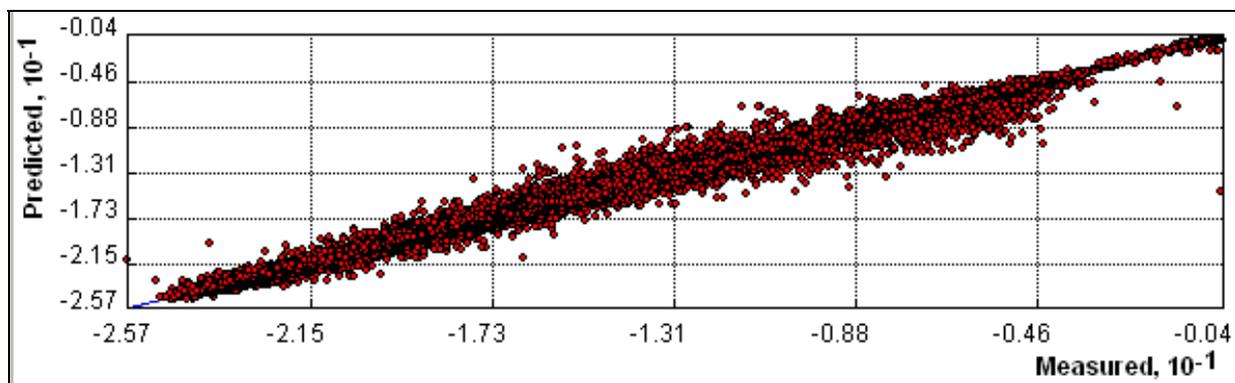


Figura 6. Gráfica de regresión lineal ($y = 0.995 * x - 0.077$) entre valores medidos en campo (abscisas) y valores predichos (ordenadas) por el modelo geostatístico del área general del estudio en la validación cruzada del mismo.

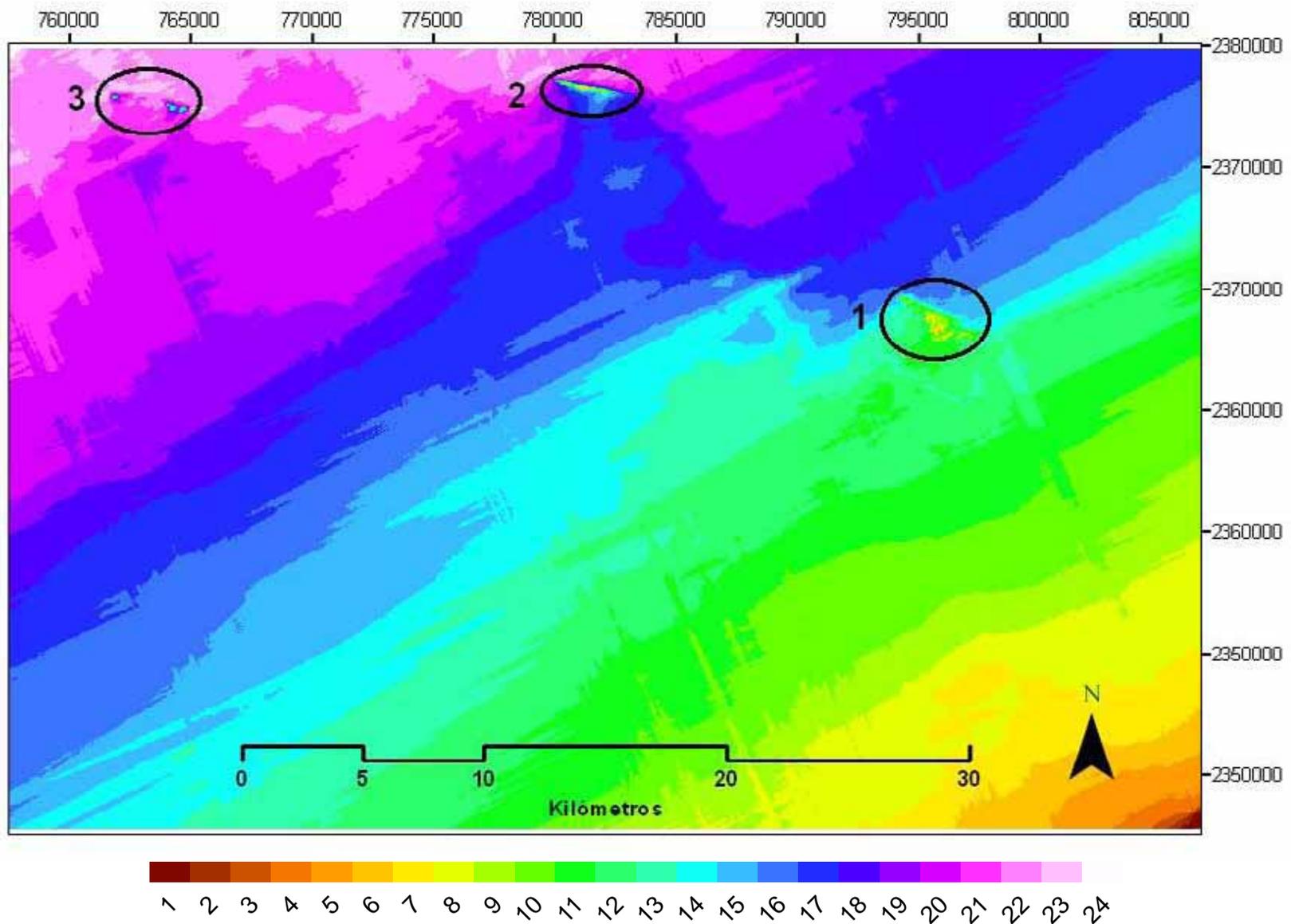


Figura 7. Mapa batimétrico del área total del estudio (resolución 50 m), mostrando una posible influencia en los patrones de sedimentación por parte de los arrecifes Sisal (1), Madagascar (2) y Serpiente (3). La barra de colores muestra las categorías de profundidad en metros.

El mapa batimétrico resultante (Fig. 7) muestra que esta zona tiene una pendiente muy suave y homogénea, a excepción de las porciones donde están presentes los arrecifes; donde en un espacio de 58.5 km, desde Sisal hacia el noroeste hasta el arrecife Serpiente, se da un incremento de únicamente 25 m de profundidad. También es notable que el tamaño de los arrecifes decrezca conforme aumentan la distancia a la costa y la profundidad. Esta interpolación también permite ver una posible influencia de los arrecifes en la sedimentación de sus alrededores, ya que en las zonas del sur de los arrecifes Sisal y Madagascar, no tanto así en el arrecife Serpiente, se presentan profundidades menores a las de sus zonas nortes, posiblemente por la protección que proporcionan estos arrecifes contra las corrientes, en concordancia con la definición de arrecife de Hallock (1997). Otro aspecto interesante es la cercanía que estos arrecifes tienen con el arrecife Alacrán; el arrecife de este estudio que se le aproxima más es el arrecife Madagascar, con una distancia de 128 km (Fig. 8).

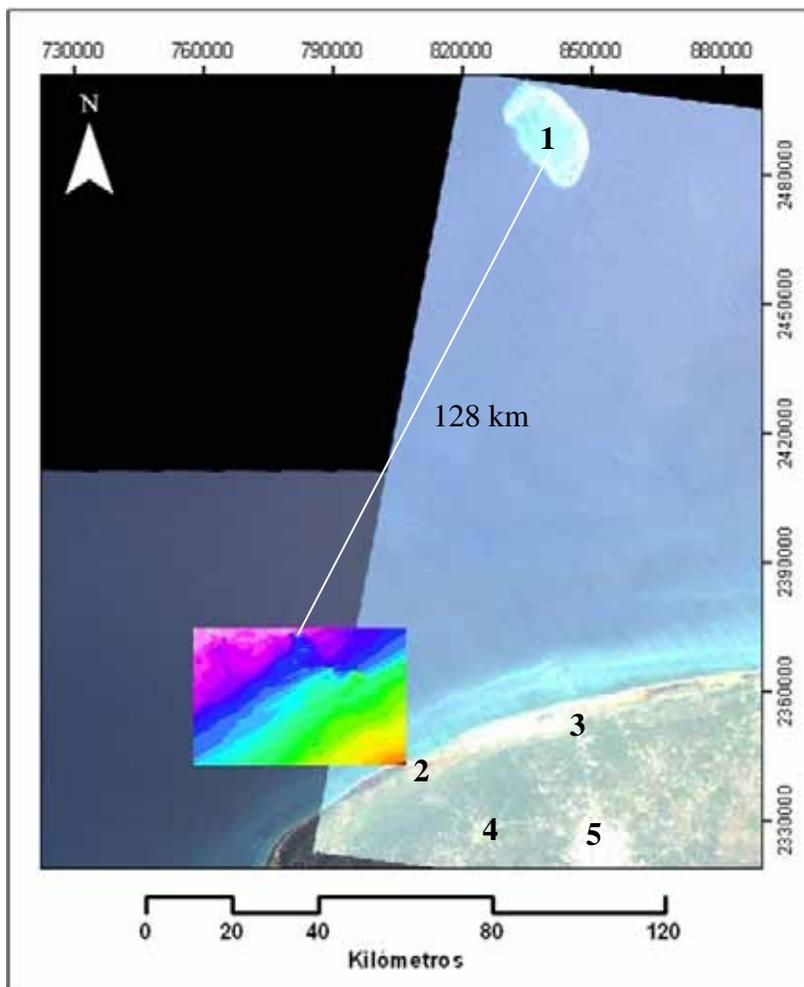
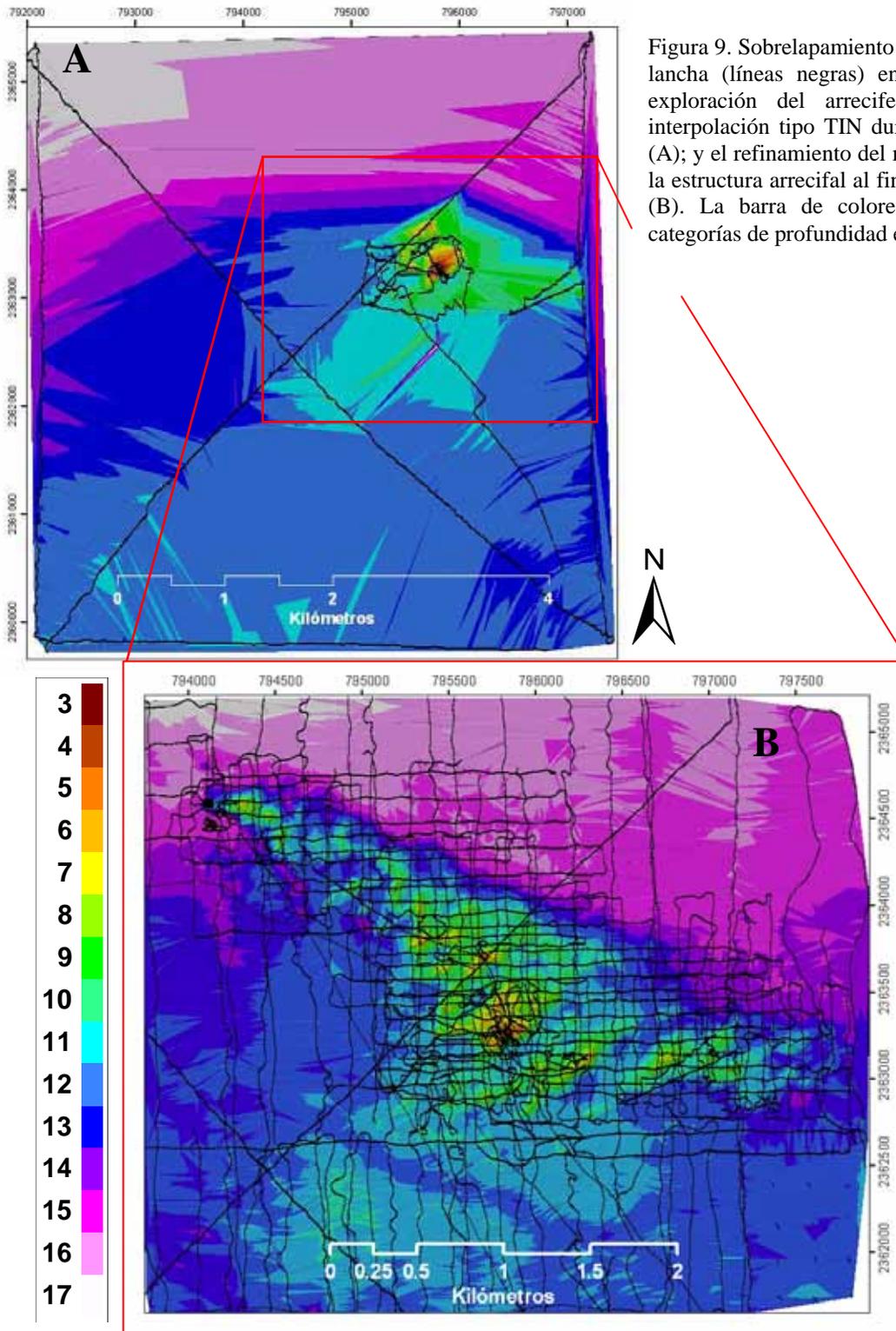


Figura 8. Ubicación de los arrecifes del estudio respecto al arrecife Alacrán (1) y ciudades y puertos del oeste de la Península de Yucatán: Puerto Sisal (2), Puerto Progreso (3), Hunucmá (4) y Mérida (5).

Arrecife Sisal

La primera fase del estudio para este arrecife constó de una salida, en la cual se localizó lo que a la postre sería su zona núcleo (Fig. 9A).



En la segunda fase, el muestreo en cuadrícula abarcó aún toda el área del sector de exploración inicial, esperando encontrar más bloques arrecifales; sin embargo, sólo se encontraron en la zona identificada en la fase 1. Por lo que al concluir esta fase, se hizo evidente la gran exageración de la magnitud del arrecife que la carta de navegación de la marina presenta, dado que el arrecife ocupó alrededor de un cuarto del área del sector de exploración.

En la tercera y última fase, ya con una clara noción de la localización y la distribución espacial del arrecife, la cuadrícula de muestreo se refinó buscando que la separación entre líneas de muestreo no fuera mayor a 50 m, únicamente en la zona arrecifal, es decir, en las zonas con una mayor variabilidad batimétrica, dejando de lado las áreas aledañas que presentan un comportamiento batimétrico más o menos continuo y bien orientado e incrementando lentamente su profundidad conforme la distancia a la costa aumenta. Sin embargo, por cuestiones ambientales como las corrientes y el oleaje, la dirección de la lancha no siempre fue constante, por lo que la reja no resultó del todo regular y su resolución tuvo variaciones de entre 90 y 30 m en la zona núcleo del arrecife, mientras que en las zonas circundantes varió de 400 a 150 m. Por lo tanto se puede decir que, en general, la resolución de la reja varió de 400 a 30 m, de zonas profundas y continuas en su batimetría, a zonas someras y con alta variación batimétrica (núcleo arrecifal), como se aprecia en la Figura 8. En total se recopilaron 65,887 puntos para la interpolación.

Análisis Geoestadísticos

Tendencias

En el análisis espacial exploratorio se obtuvo una tendencia cuadrática en la zona de este arrecife, aunque los datos de muestreo no presentan un comportamiento homogéneo, sino más bien irregular, debido a la dispersión de las estructuras arrecifales (Fig. 10). De cualquier forma, esta tendencia sugiere que los cambios de profundidad se están dando más bruscamente en dirección noreste-suroeste, hacia donde se orienta lo que podría denominarse como el frente arrecifal.

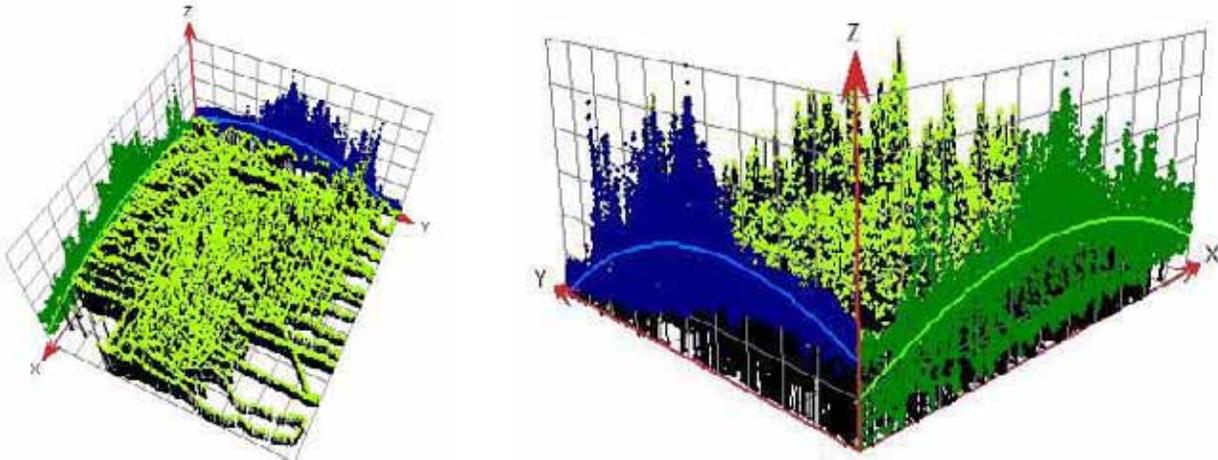


Figura 10. Tendencia batimétrica cuadrática del arrecife Sisal y sus alrededores que muestra la proyección de los puntos de muestreo. El eje y apunta hacia el norte, el x hacia el este y el z representa la profundidad.

Variografía

En el modelado del variograma se encontró una fuerte autocorrelación espacial en los datos, ya que mientras aumenta la distancia entre puntos también aumenta la semivarianza entre ellos. Así mismo, se presentó una anisotropía apuntando hacia 264° . Ambas cosas eran predecibles a partir de las tendencias batimétricas en la zona. La anisotropía se vislumbra fácilmente en los variogramas, los cuales muestran que los valores de semivarianza entre puntos a la misma distancia pero en diferentes direcciones no son iguales. Esto quiere decir que en el eje en dirección 354° - 174° (norte-sur) la profundidad cambia más rápido y el “Sill” (semivarianza de ~ 3.3) es alcanzado a la distancia entre puntos de ~ 315 m, mientras que en el eje 264° - 84° (oeste-este) el “Sill” es alcanzado hasta los ~ 460 m (Fig. 11).

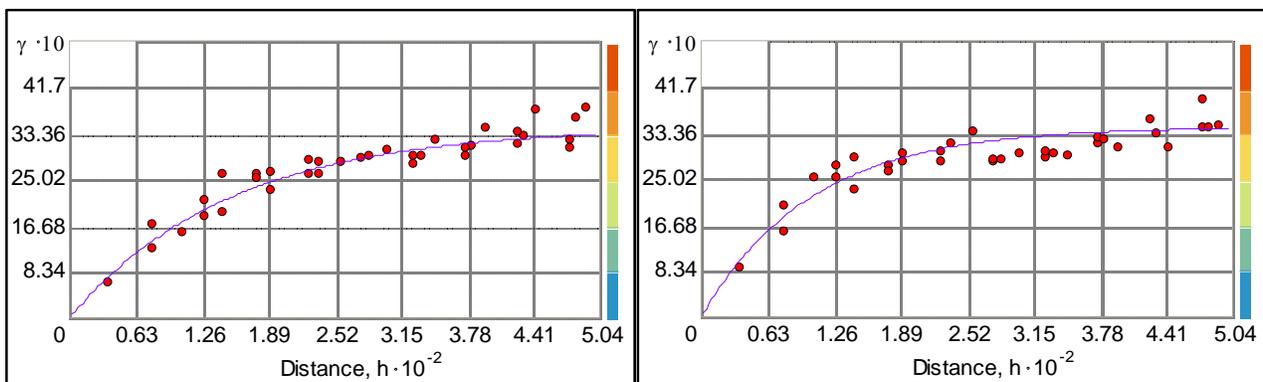


Figura 11. Variogramas de la interpolación del arrecife Sisal. Variograma en dirección 264° , este-oeste (izquierda) y variograma en dirección 354° , norte-sur (derecha). En el eje de las ordenadas se presentan los valores de semivarianza y en el de las abscisas la distancia entre puntos a comparar.

El modelo que mejor se comportó fue el modelo exponencial, ajustándose bien a la anisotropía al cambiar la dirección del análisis en el variograma empírico (Fig. 11). El modelo resultante con todos los parámetros ajustados fue el siguiente:

$$3.4406 * \text{Exponencial}(458.19, 314.91, 263.7) + 0 * \text{Nugget}$$

Como parte de la validación cruzada del modelo, los resultados de la regresión entre los valores predichos y los medidos en campo fueron positivos, con una “r” muy cercana a 1 (Fig. 12).

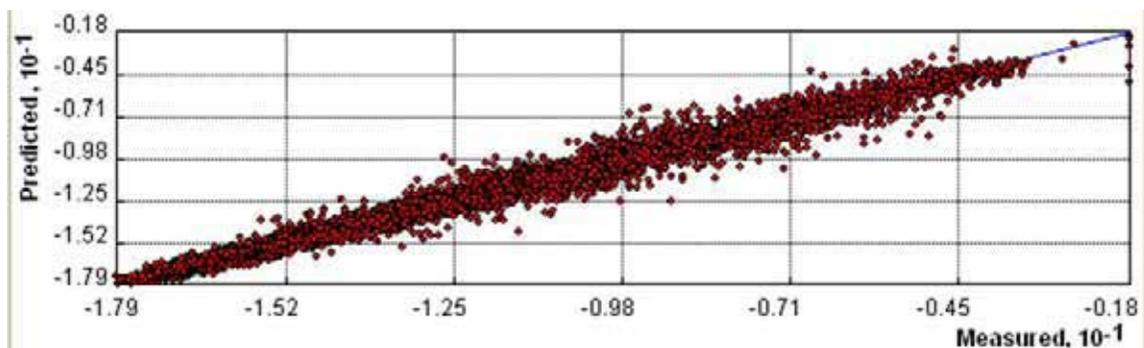


Figura 12. Regresión lineal ($y = 0.993 * x + -0.084$) entre valores medidos en campo (eje x) y valores predichos por el modelo geostatístico (eje y) del arrecife Sisal en la validación cruzada del mismo.

El arrecife Sisal es el más cercano a la costa con 23 km de distancia, desde el Puerto de Sisal hasta su zona núcleo (la más somera). Por esta razón también presenta los datos de batimetría más someros, su profundidad mínima alcanza los 2 m en una pequeña zona. Sin embargo, debido precisamente a la pequeña magnitud de esta zona comparada con todo el arrecife, sus valores se pierden en la interpolación (Fig. 14), ya que no ejerce la influencia suficiente en los cálculos. Por otro lado, la profundidad máxima de los bloques calcáreos cayó alrededor de los 10 m. El modelo creado en tres dimensiones (Fig. 15) y la experiencia personal de Cúcio (com. pers.) en este arrecife nos dan las bases para definir este intervalo batimétrico del arrecife.

Sisal es además el arrecife que presenta el área más grande (0.673876 km²). Su eje más largo, que abarca lo que podría llamarse el frente del arrecife, mide 3.33 km y su eje secundario, transversal al primario, es de 1.14 km. Adicionalmente, el frente arrecifal presenta una orientación hacia el noreste, con un giro en el sentido de las manecillas del reloj de 29° a partir de los 90° (Fig. 13 y Tabla 1).

Tabla 1. Características fisiográficas del arrecife Sisal

| Distancia a la costa (km) | Profundidad mínima (m) | Profundidad máxima (m) | Área (km ²) | Dirección del frente arrecifal | Eje principal (m) | Eje secundario (m) | Pendiente predominante |
|---------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------------|-------------------|--------------------|------------------------|
| 23 | 3 | 10 | 0.673876 | 29° | 3,330 | 1,140 | 6° |

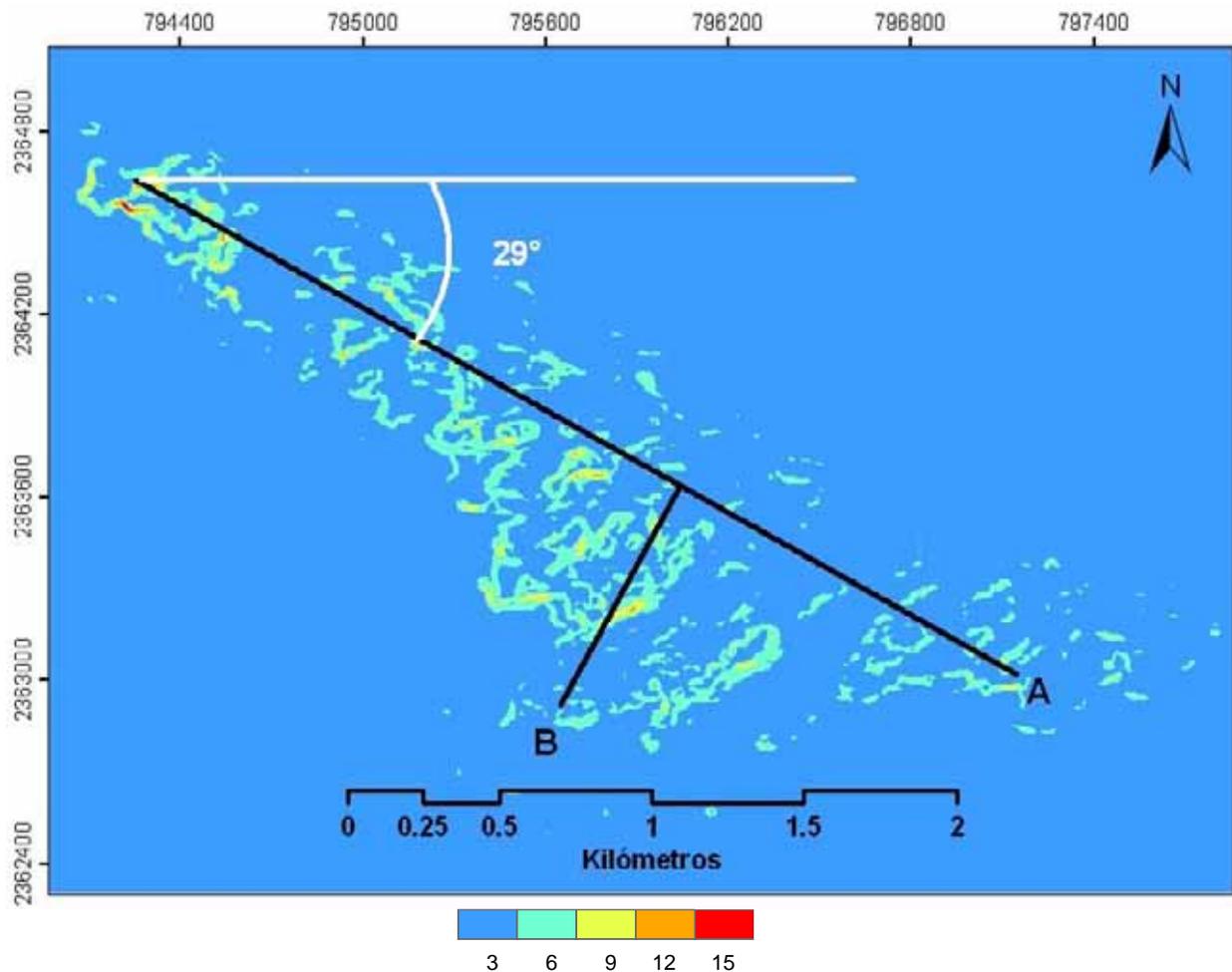


Figura 1. Características fisiográficas del arrecife Sisal. Los colores indican los grados de inclinación de las pendientes del arrecife. El eje principal presenta 3.33 km de longitud (A) y el eje secundario 1.14 km (B).

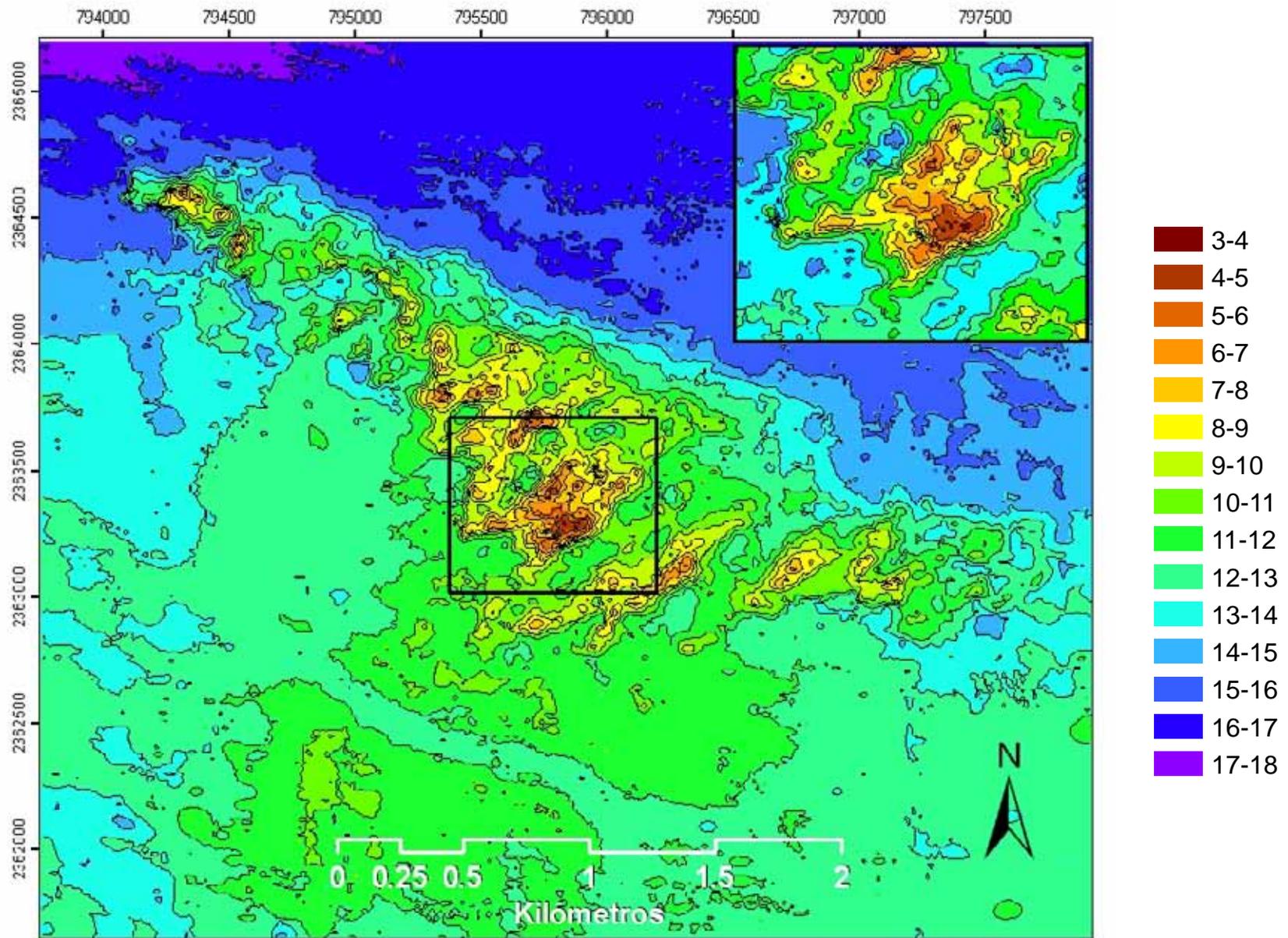
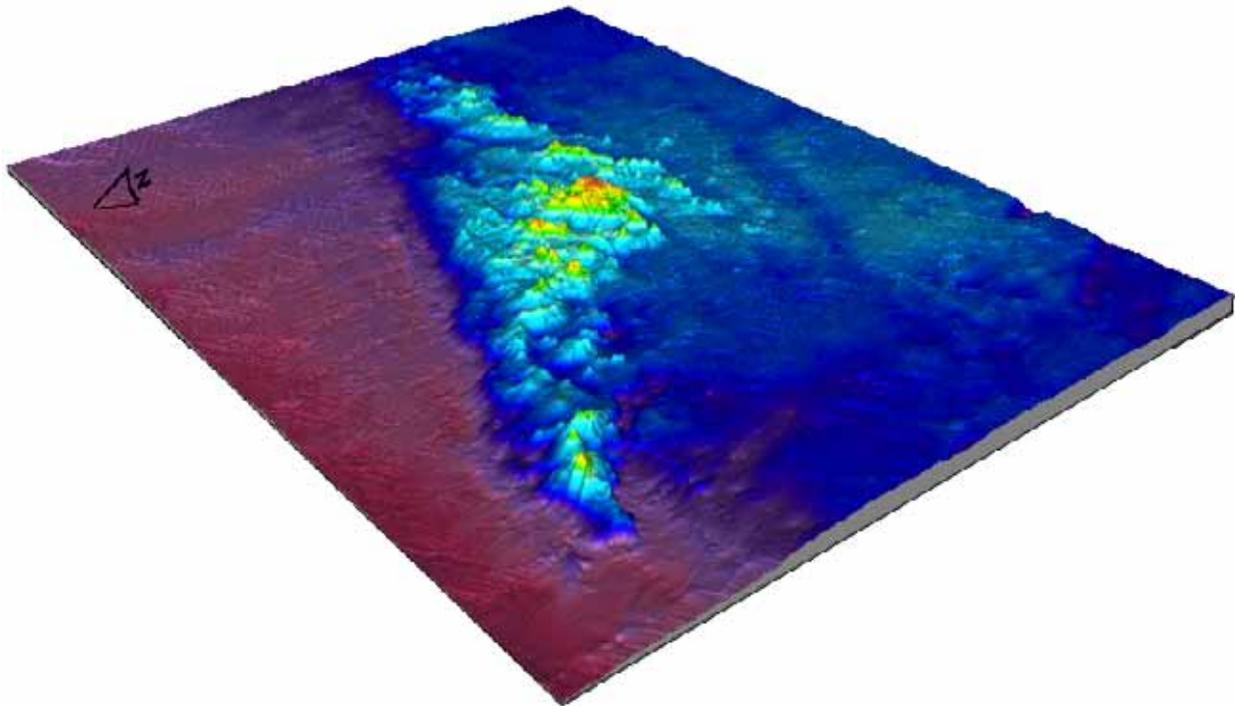


Figura 14. Mapa batimétrico del arrecife Sisal con resolución espacial de 15 m. La barra a la derecha muestra las categorías de profundidad en metros.

A



B

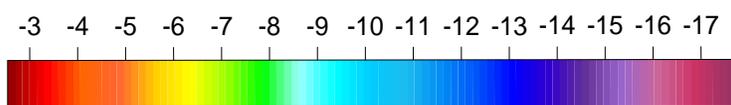
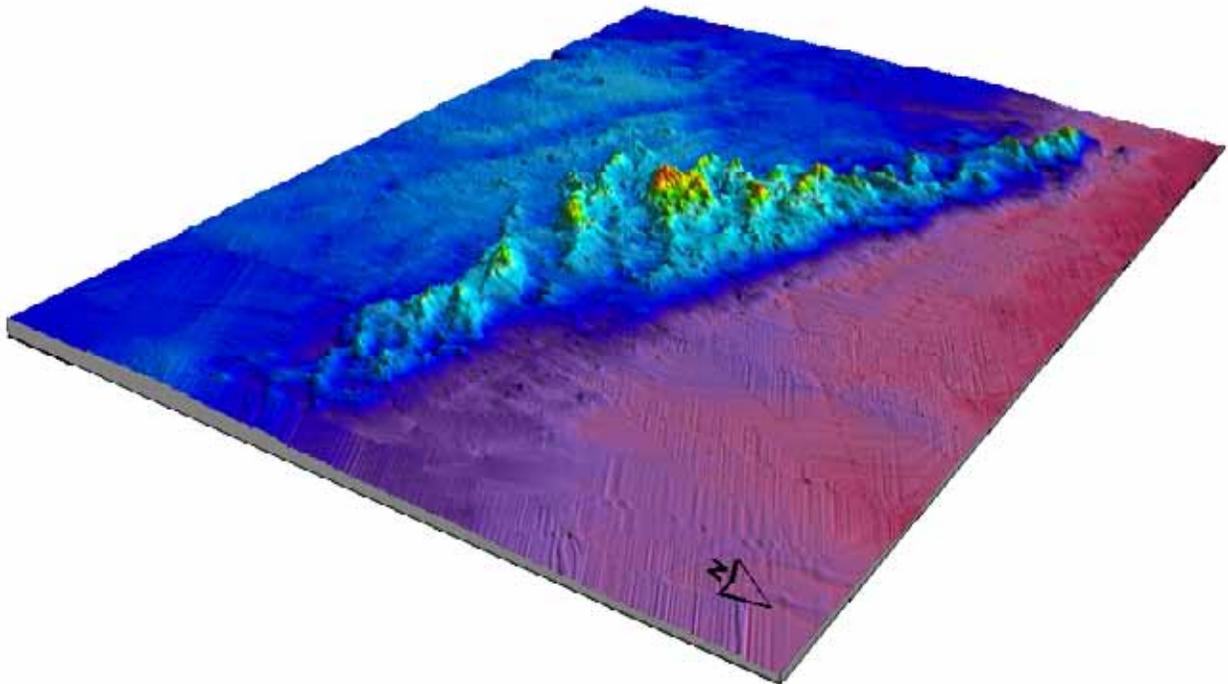


Figura 2. Representación tridimensional del arrecife Sisal visto desde el noreste (a) y noroeste (b). La barra de colores representa la escala de profundidad en metros. El modelo tiene una exageración vertical de 10.

Arrecife Madagascar

Una salida en la primera fase fue suficiente para ubicar a este arrecife y comenzar a planear las siguientes fases para formar la cuadrícula de muestreo (Fig. 16).

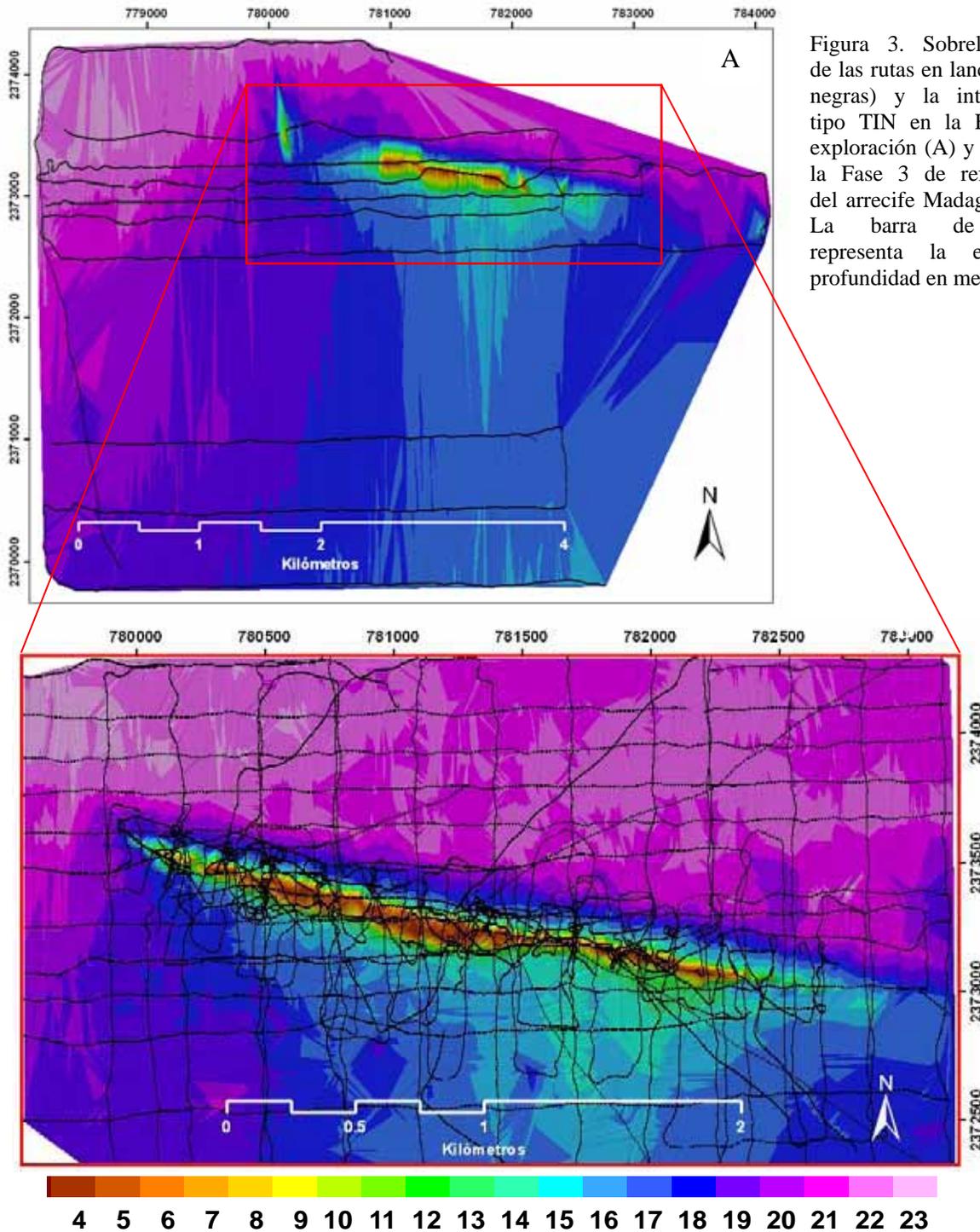


Figura 3. Sobreapamiento de las rutas en lancha (líneas negras) y la interpolación tipo TIN en la Fase 1 de exploración (A) y al final de la Fase 3 de refinamiento del arrecife Madagascar (B). La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Al final de las tres fases se obtuvieron 37,777 puntos de muestreo. La resolución de la cuadrícula de muestreo al final de la Fase 3 varió de 25 a 40 m en la zona arrecifal, aunque se presentaron algunas zonas con separaciones de 70 m. En la zona de baja resolución las líneas de transectos quedaron separadas de 100 a 300 m, por lo que en general la resolución varió de los 25 m en las zonas más someras, en la cresta del arrecife, a los 300 m conforme aumentan la profundidad y la distancia a la cresta y disminuye la variabilidad fisiográfica del sustrato.

Análisis Geoestadísticos

Tendencias

En el análisis espacial exploratorio se encontró una tendencia similar a la presentada por el arrecife Sisal, mostrando un comportamiento cuadrático (Fig. 17). En este caso la morfología del arrecife es más homogénea porque el desarrollo arrecifal se presenta en un bloque único como se verá más adelante.

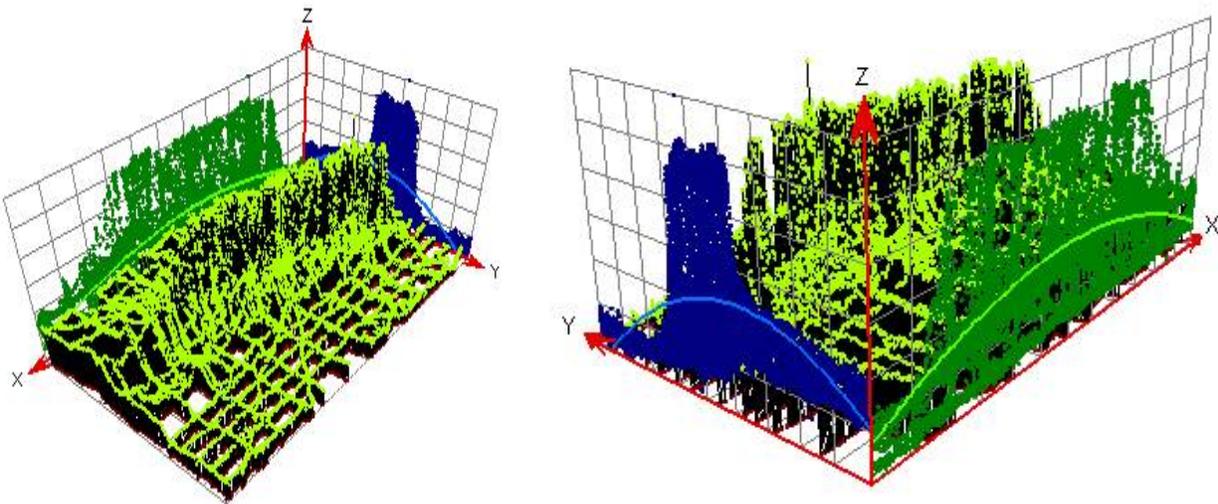


Figura 4. Tendencia batimétrica cuadrática del arrecife Madagascar y sus alrededores que muestra la proyección de los puntos de muestreo. El eje y apunta hacia el norte, el x hacia el este y el z representa la profundidad.

Variografía

Los datos presentaron autocorrelación, aunque en dirección 282° (este-oeste) se presentan pequeños valores de semivarianza, incluso en distancias grandes (Fig. 18). Esto es algo comprensible dado que no hay diferencias de profundidad es esa dirección, presentándose una

relativa homogeneidad batimétrica, por lo que aunque se comparen los valores de los puntos más separados éstos serán similares. Las diferencias en esa dirección se dieron cuando las comparaciones fueron hechas justo donde se presenta el arrecife, ya que los valores de profundidad son menores.

La anisotropía en este caso apuntó su eje menor, es decir, donde los cambios de profundidad son más bruscos o rápidos, hacia el norte y ligeramente hacia el este: 92° - 12° , y en su eje mayor, donde las profundidades cambian más paulatinamente, hacia el este y ligeramente hacia el sur: 282° - 102° . Esto es notorio en el mapa resultante de la interpolación (Fig. 21).

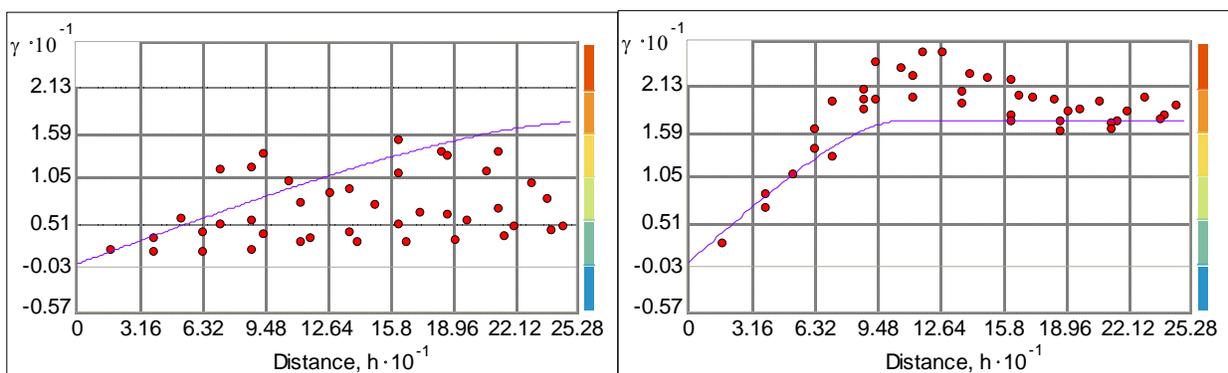


Figura 5. Variogramas de la interpolación del arrecife Madagascar: Variograma en dirección 282° (izquierda) y variograma en dirección 192° (derecha). En el eje de las ordenadas se presentan los valores de semivarianza y en el de las abscisas la distancia entre puntos a comparar.

El modelo que mejor se ajustó en este caso fue el circular, aunque debido a la gran anisotropía fue difícil que se ajustara en todas las direcciones. El modelo con todos los parámetros definidos resultó el siguiente:

$$16.999 * \text{circular}(248.12, 103.43, 281.7) + 0 * \text{Nugget}$$

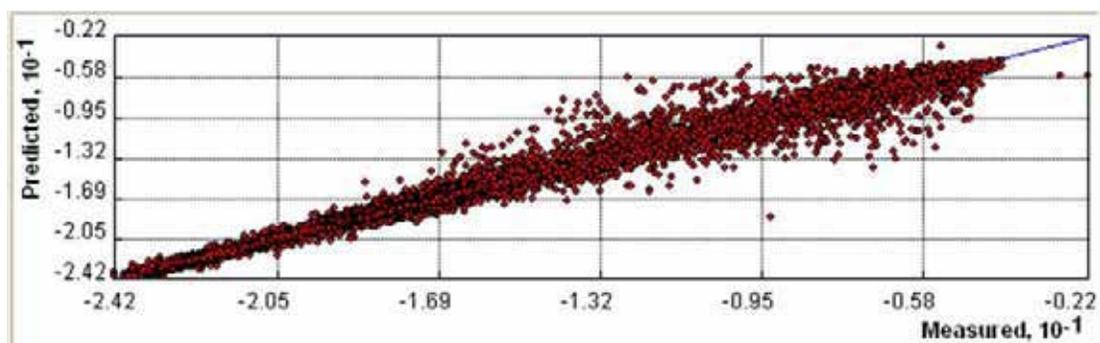


Figura 6. Gráfica de regresión lineal ($y = 0.995 * x + -0.098$) entre valores medidos en campo (eje x) y valores predichos por el modelo geostadístico (eje y) del arrecife Madagascar en la validación cruzada del mismo.

Por otra parte, la regresión, adicionalmente de los demás estadísticos de la validación cruzada (Tabla 12), resultó tener una “r” muy alta (Fig. 19).

El arrecife Madagascar se encuentra a 40 km de la costa. Su intervalo batimétrico es superior al del arrecife Sisal por su lejanía de la costa. La profundidad mínima registrada fue de 3 m; sin embargo, este valor se pierde en la interpolación pues el área es muy pequeña, mientras que su profundidad máxima se fijó en 13 m, basándose en el modelo tridimensional (Fig. 22) y en algunos buceos realizados en el área. El arrecife cuenta con un frente de 2.55 km de largo y mide 130 m de ancho en su parte central. Dada su peculiar fisiografía de manera elongada o en forma de muralla, presenta un área considerablemente pequeña, de tan sólo 0.2164 km². Su frente arrecifal, al igual que el arrecife Sisal, se orienta hacia el noreste, girando 9° en el sentido de las manecillas del reloj a partir de los 90° (Fig. 20 y Tabla 2)

Tabla 2. Características fisiográficas del arrecife Madagascar

| Distancia a la costa (km) | Profundidad mínima (m) | Profundidad máxima (m) | Área (km ²) | Dirección del frente arrecifal | Eje principal (m) | Eje secundario (m) | Pendiente norte | Pendiente sur |
|---------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------------|-------------------|--------------------|-----------------|---------------|
| 40 | 4 | 13 | 0.2164 | 8° | 2,550 | 130 | 10-35° | 10-25° |

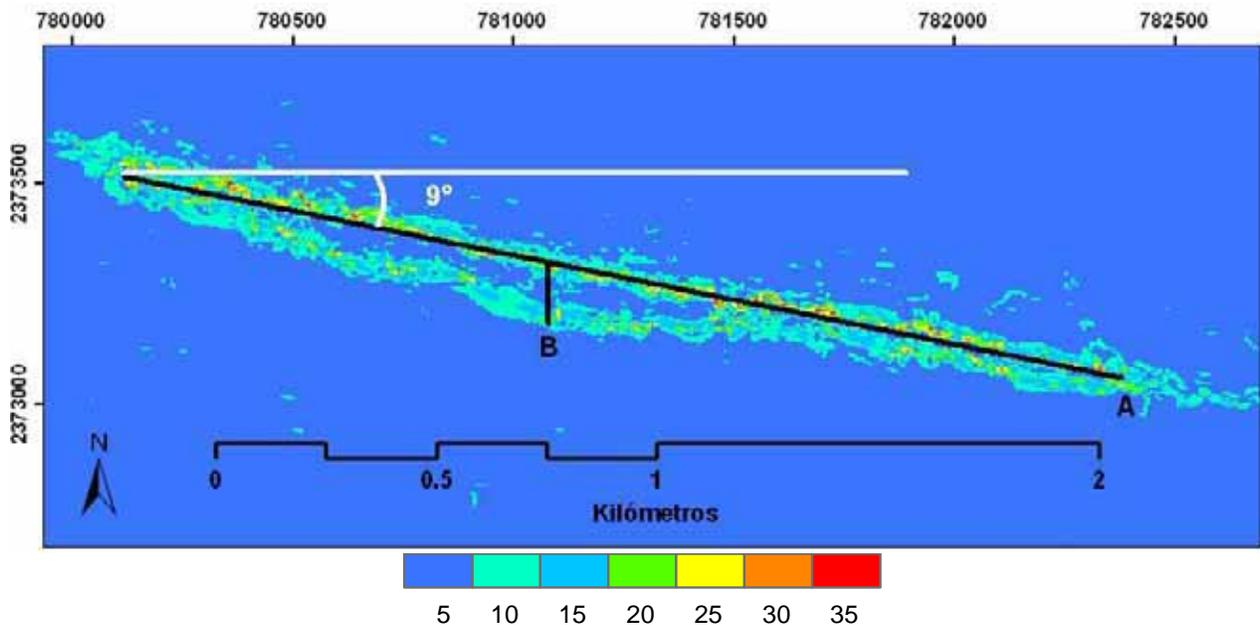


Figura 20. Características fisiográficas del arrecife Madagascar. La barra de colores indica los grados de inclinación de las pendientes del arrecife. Eje principal de 2.55 km de longitud (A), Eje secundario de 0.13 km (B) y la orientación del frente arrecifal (9°).

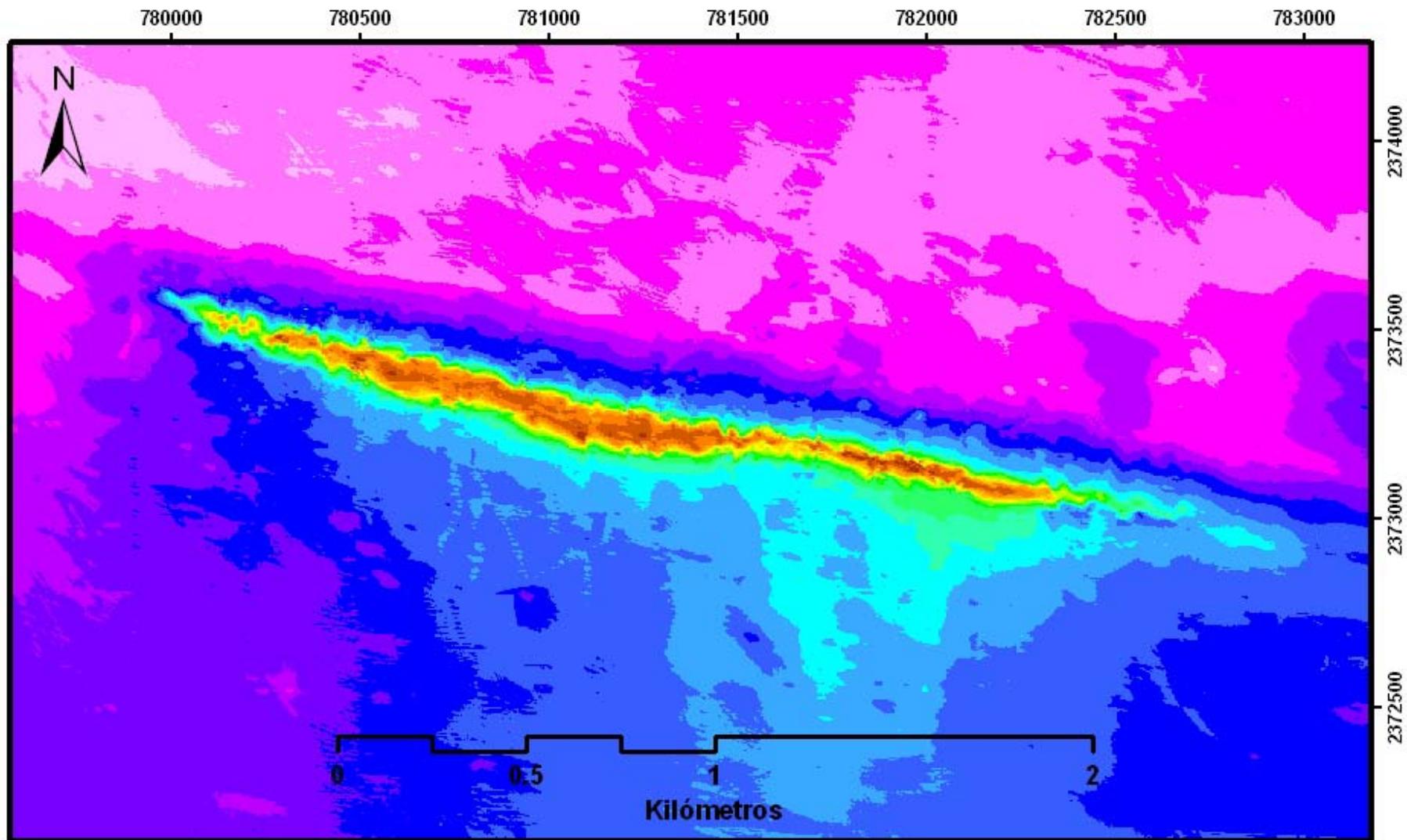


Figura 21. Mapa batimétrico del arrecife Madagascar (resolución espacial: 5 m). La barra de colores representa la escala de profundidad en metros

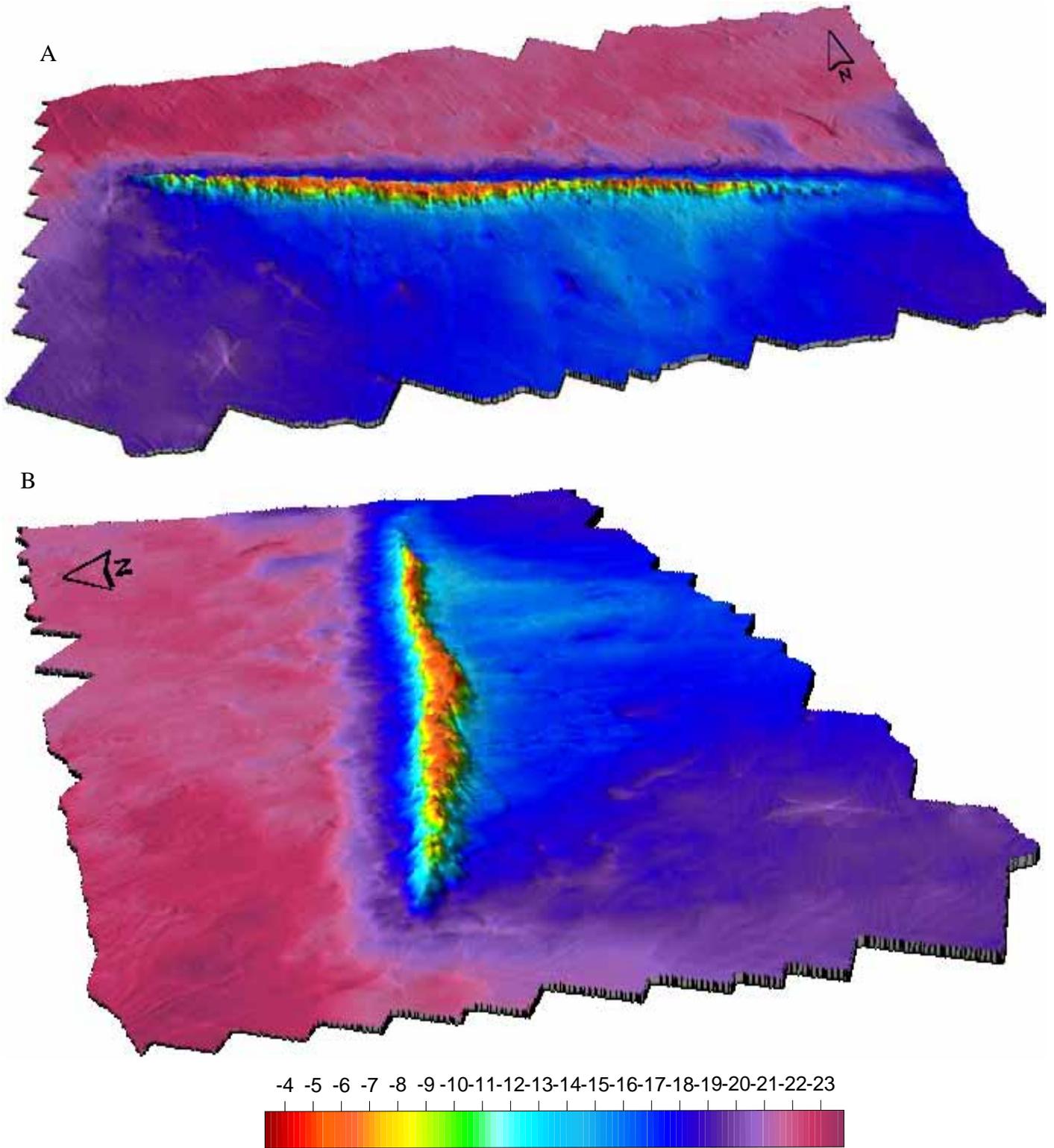
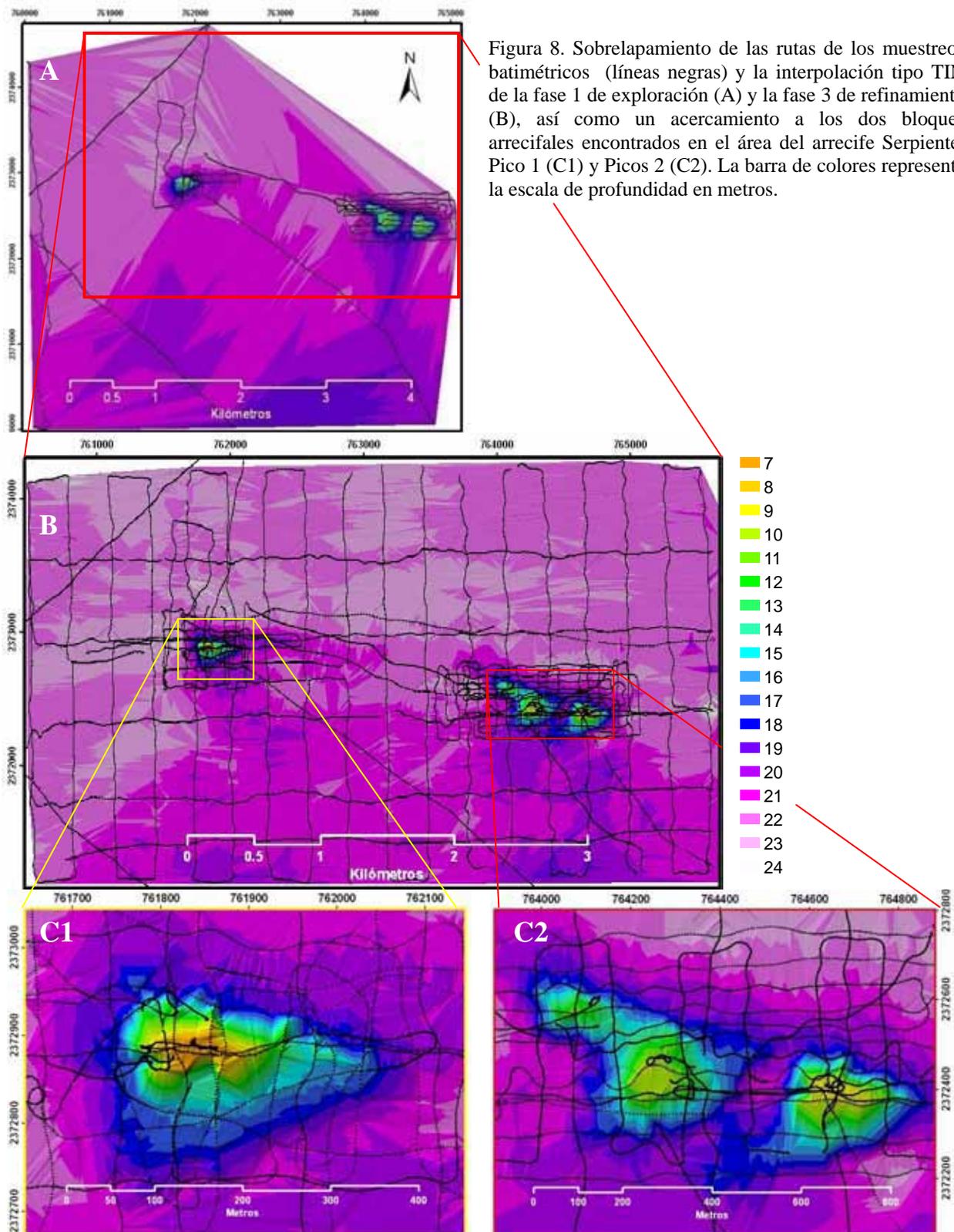


Figura 7. Representación tridimensional del arrecife Madagascar visto desde el noroeste (A) y desde el sur (B). El modelo presenta una exageración vertical de 10. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Arrecife Serpiente



A este arrecife se realizó el menor número de salidas en total, dado que resultó ser el más pequeño. En la fase 1 (dos salidas), se descubrió que en realidad este arrecife está constituido por dos bloques separados por 2.5 km, una distancia amplia que permite considerar a ambas formaciones como arrecifes distintos, por lo que de ahora en adelante en este texto serán denominados como Los Picos de Serpiente (PS) (Fig. 23). Para las otras dos fases de enfoque y refinación solamente se efectuaron 4 salidas más, suficientes dada la minúscula magnitud que los PS presentaron. Al final de las tres fases se obtuvieron 37,117 puntos de muestreo para realizar la interpolación con *kriging* (Fig. 28).

Análisis Geoestadístico

Tendencias

La tendencia batimétrica que se presenta aquí es más lineal que en los casos anteriores y con una variación muy gradual en dirección al noroeste, de la misma manera que la tendencia del área general, ya que la magnitud de estos arrecifes, comparada con el área que abarcó la interpolación, es muy pequeña (Fig. 23B). Sin embargo, sí se llega a observar cierta curvatura en las líneas de tendencias (Fig. 24).

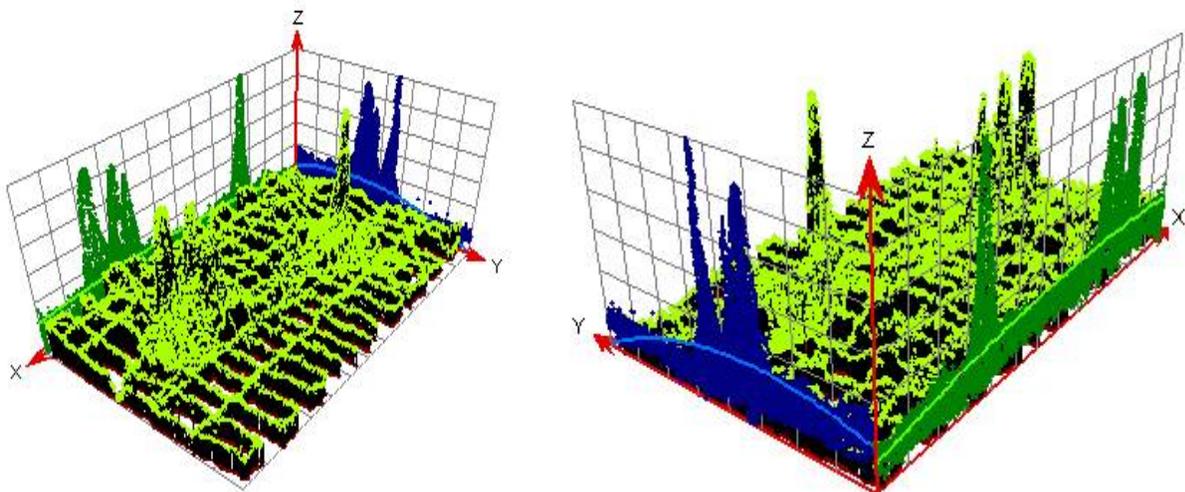


Figura 9. Tendencia batimétrica de los arrecifes Picos de Serpiente y sus alrededores que muestra la proyección de los puntos de muestreo. El eje y apunta hacia el norte, el x hacia el este y el z representa la profundidad

Variografía

Los variogramas de estos arrecifes muestran una autocorrelación muy clara, así como una anisotropía en el eje 309° - 139° (noroeste-sureste), que representa el cambio paulatino, y en el eje 219° - 39° (noreste-suroeste) que representa los cambios de profundidad más rápidos (Fig. 25).

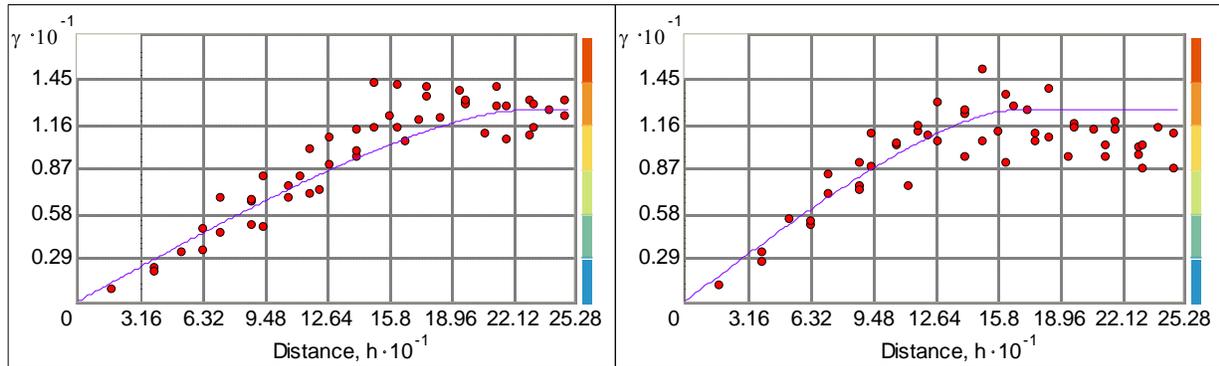


Figura 10. Variogramas de la interpolación del arrecife Madagascar: variograma en dirección 309° (izquierda) y variograma en dirección 39° (derecha). En el eje de las ordenadas se encuentran los valores de semivarianza y en el de las abscisas la distancia entre puntos.

En este caso el modelo elegido fue el circular por adaptarse mejor a la anisotropía, y junto con los parámetros finales el modelo quedó como se describe a continuación:

$$12.433 * \text{circular}(223.65, 164.23, 309.1) + 0 * \text{Nugget}$$

La regresión en la validación cruzada fue satisfactoria con un coeficiente cercano a 1 (Fig. 26).

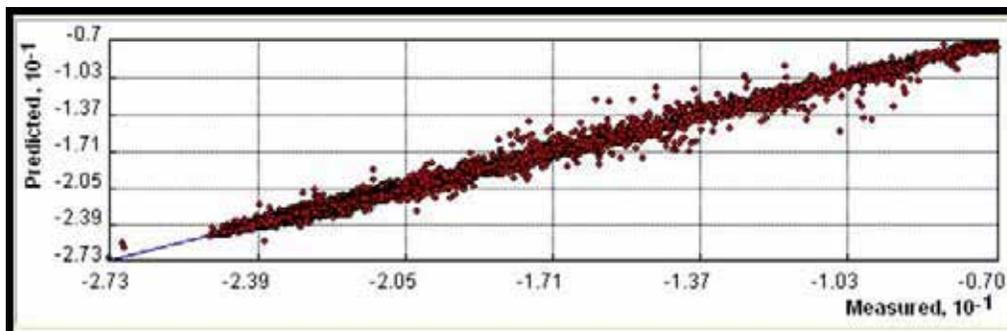


Figura 11. Gráfica de regresión lineal ($y = 0.996 * x + -0.091$) entre valores medidos en campo y valores predichos por el modelo geostatístico de los Arrecifes de Serpiente en la validación cruzada del mismo.

Los frentes de ambos arrecifes Picos de Serpiente están orientados mirando hacia el noreste de manera casi idéntica, y dado que el Pico 1 está un poco más al norte que el 2, éstos se encuentran relativamente alineados en paralelo a sus frentes (Fig. 28). Estos arrecifes son los más alejados dentro del estudio y los que presentan las dimensiones más pequeñas en extensión; sin embargo, presentan un buen desarrollo vertical (Fig. 29). El Pico 1 presenta un eje principal de 320 m y un secundario de 200 m, mientras que los Picos 2 presentan un eje principal de 900 m y dos secundarios de 280 m (Fig. 27). Todos los datos fisiográficos específicos de cada pico se muestran en la Tabla 3.

Tabla 3. Características fisiográficas de los arrecifes Picos de Serpiente

| Arrecife | Distancia a la Costa (km) | Profundidad Mínima (m) | Profundidad Máxima (m) | Área (km ²) | Inclinación del Frente | Eje Principal (m) | Eje Secundario (m) | Pendiente predominante |
|----------|---------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|--------------------|------------------------|
| Pico 1 | 55 | 7 | 18 | 0.045937 | 17° | 320 | 200 | 10-30° |
| Picos 2 | 53 | 8 | 18 | 0.171608 | 16° | 900 | 280 | 10-15° |

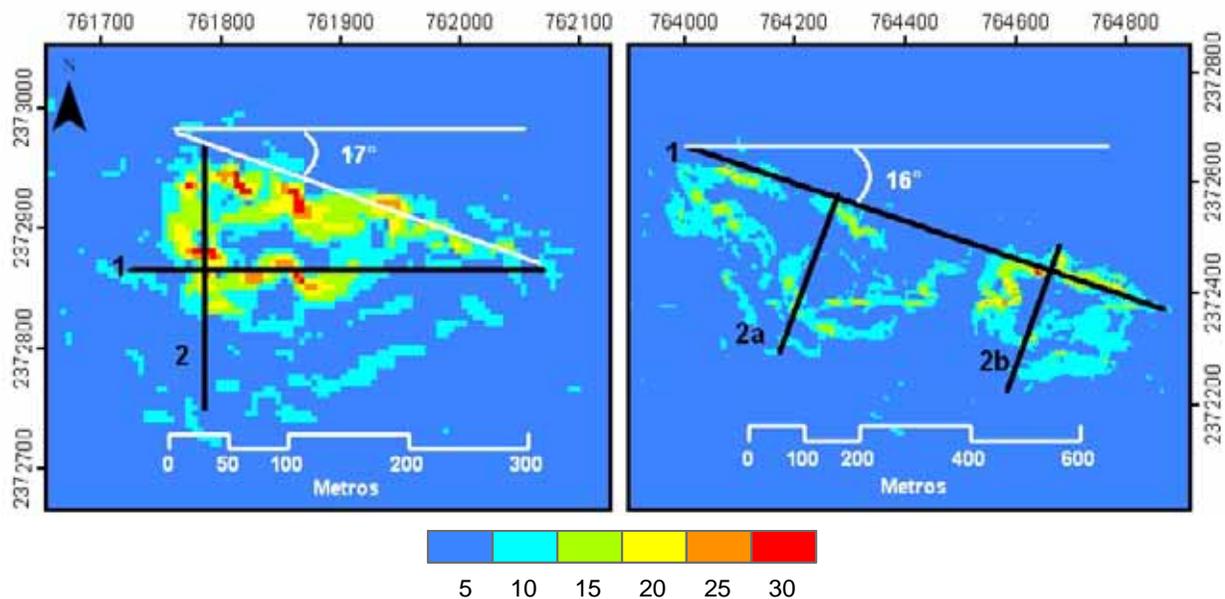


Figura 12. Características fisiográficas de los arrecifes Picos de Serpiente. Los colores indican los grados de inclinación de las pendientes de cada arrecife. Pico 1 (izquierda): Eje principal (1) de 320 m y secundario (2) de 200 m; Picos 2 (derecha): Eje principal (1) de 900 m y dos secundarios (2a y 2b) de 280 m.

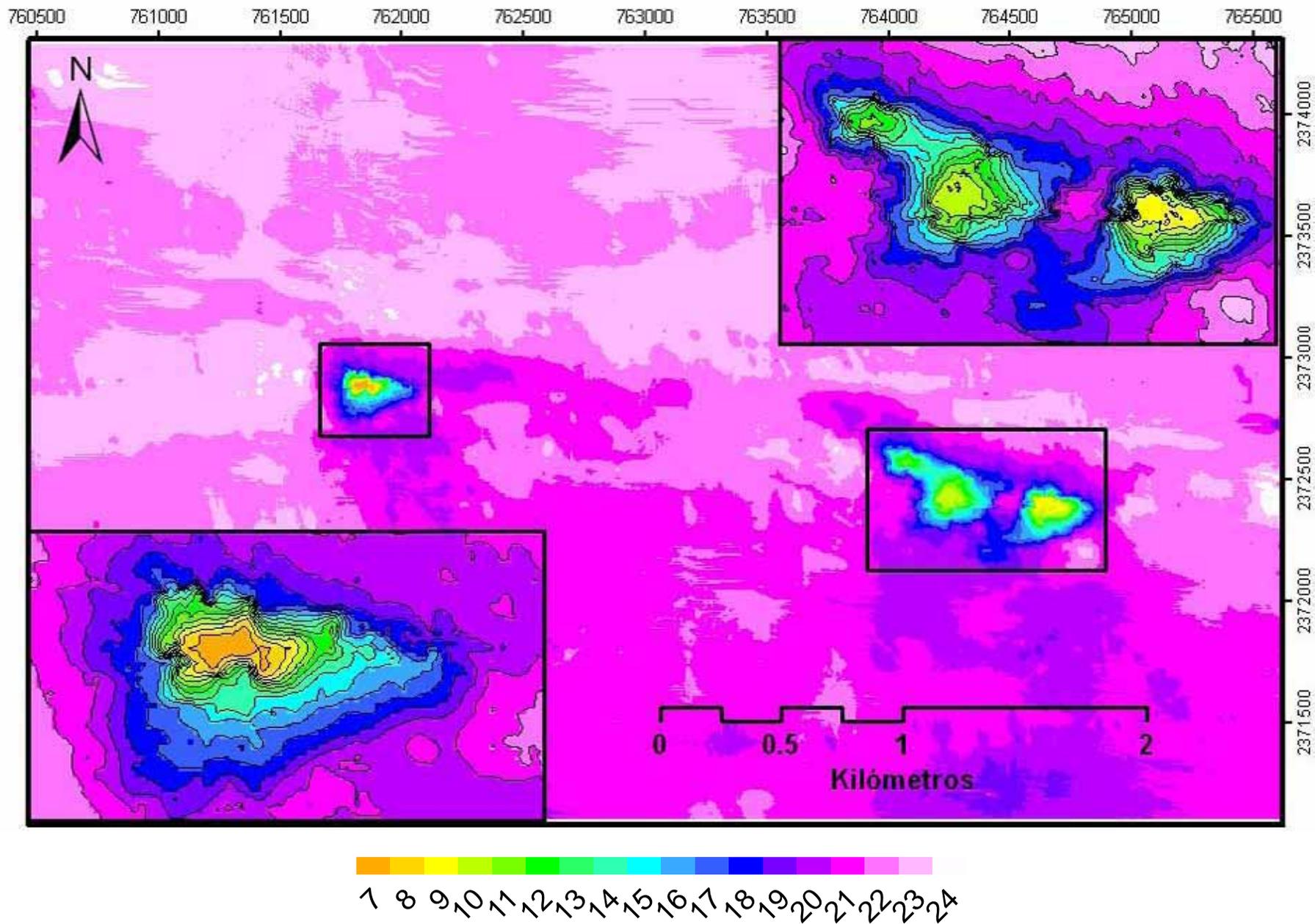
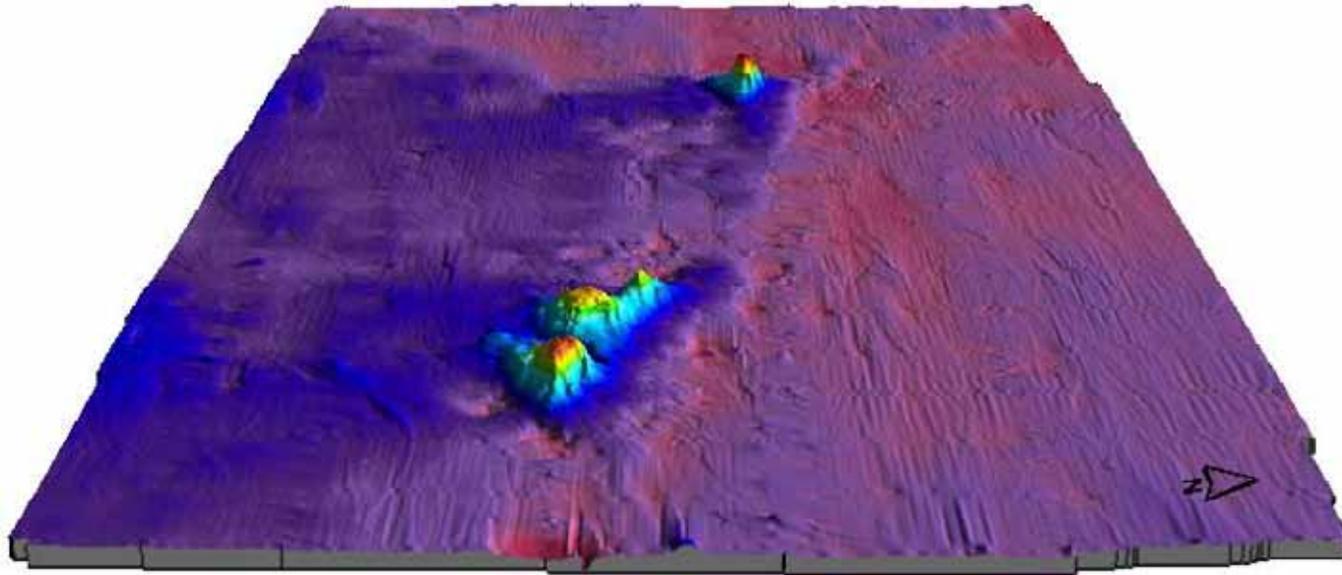


Figura 13. Mapa batimétrico de los Picos de Serpiente: Pico 1 (izquierda) y Pico 2 (derecha). La barra de colores muestra las categorías de profundidad en metros.

A



B

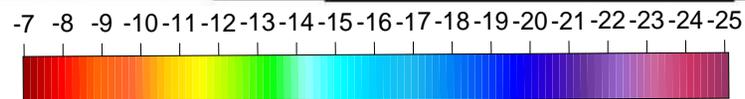
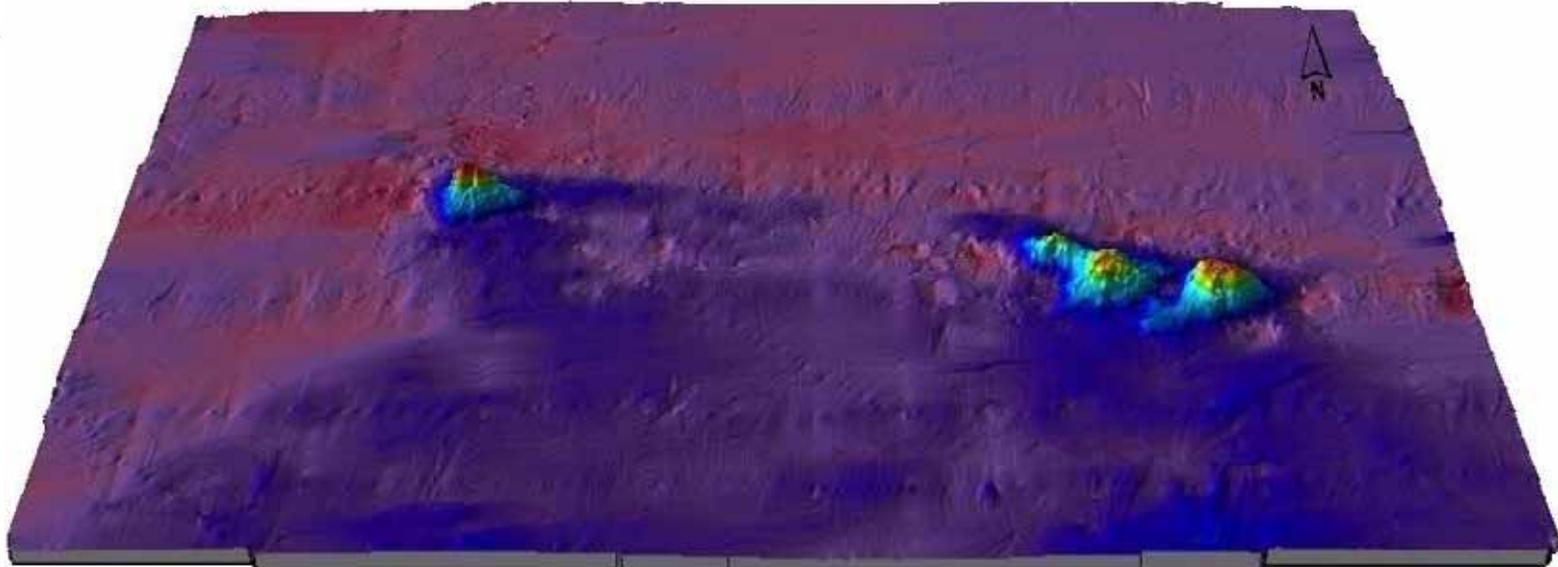


Figura 14. Representación tridimensional de los Picos de Serpiente vistos desde el este (A) y desde el sur (B). La barra de colores representa la escala de profundidad en metros. El modelo presenta una exageración vertical de 10.

DISCUSIÓN

Interpolaciones Batimétricas

Aunque las interpolaciones realizadas para los tres arrecifes y para toda la zona de estudio presentaron buenos estadísticos en sus validaciones cruzadas (Tabla 12 en anexos), se debe tener en cuenta que siempre hay un error y que este varía de una zona a otra. Únicamente en las zonas con puntos de muestreo en campo el error es prácticamente nulo. En general, hay dos factores que tienen una gran influencia en que las interpolaciones (con cualquier método) resulten buenas o malas:

- 1) Mediciones en campo. Los instrumentos que se utilicen para llevar a cabo mediciones en campo deben estar bien calibrados y perfectamente funcionales. Si los instrumentos no están dando las lecturas correctas, todo el trabajo que se haga después puede tener grandes equivocaciones. Así mismo, el personal que se esté encargando de las mediciones debe tener pleno conocimiento del funcionamiento y la operación de los instrumentos para asegurarse de que éste funcione adecuadamente.

En este caso, la ecosonda utilizada puede presentar, y sin nada que se pueda hacer, errores en sus mediciones en la vertical y en la horizontal. Dado que las mediciones batimétricas se basan en señales sónicas y en el tiempo que tardan éstas en regresar al rebotar en la primera superficie con la que se encuentran, si la superficie no es uniforme, la ecosonda proporcionará la profundidad de cualquier irregularidad que sobresalga del fondo (error vertical) y no del substrato en sí, por lo que la magnitud de este error puede variar mucho dependiendo de la fisiografía del lugar de estudio. Por otro lado, las señales de la ecosonda, por su naturaleza sónica, se expanden conforme aumenta la distancia que recorren, proyectándose en forma de cono, por lo que mientras más grande sea la profundidad a muestrear más grande será el radio del pulso sónico (RPS) y por lo tanto el error, en caso de presentarse, ya que esto puede provocar junto con lo explicado anteriormente que la lectura no sea de la superficie inmediatamente debajo de la embarcación, si no que sea de una protuberancia o una superficie más elevada que se encuentre dentro del perímetro del pulso sónico (error horizontal) (Heyman et al. 2007). Estos dos errores, vertical y horizontal, van de la mano en algunas ocasiones, comúnmente cuando se muestrean fondos con

pendiente (Fig. 31), por lo que en los estudios que utilicen esta metodología en ecosistemas arrecifales se tiene que tener presente a estos errores.

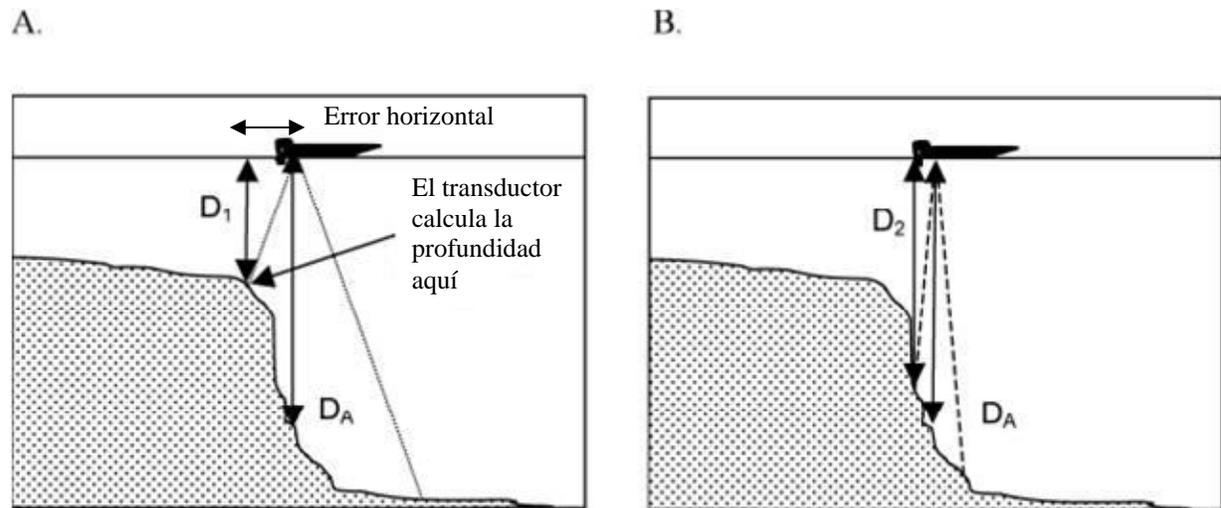


Figura 30. Error de cálculo de profundidad de la ecosonda en zonas con pendiente pronunciada. Las lecturas de profundidad son menores (D_1 y D_2) que la real (D_A) dependiendo de la frecuencia: 50kHz (A) y 200kHz (B). (Modificado de Heyman *et al* 2007)

El RPS de la ecosonda varía dependiendo de la frecuencia a la cual está configurado el transductor; en nuestro estudio se programó a 200 khz dado que nuestra área de estudio presenta valores muy someros, no rebasando los 30 m, profundidad a la cual el RPS es de 3 m (Heyman et al. 2007), por lo que en las zonas con poca heterogeneidad fisiográfica los errores no serían esperados. Nuestra área de estudio presentó zonas muy poco heterogéneas en general; la única fuente fisiográfica de error esperado son las pendientes que conjuntan los errores verticales y horizontales. En ese sentido, los arrecifes con mayor error esperado serían los Picos de Serpiente, los cuales presentan las pendientes más pronunciadas y las profundidades más grandes (19 m), donde el RPS es de 2 m. Esto quiere decir que posiblemente el arrecife presente una exageración horizontal máxima del mismo valor (Figura 30), un número sin mayores consecuencias, ya que ese valor es menor que la resolución de las interpolaciones (5 m). En los demás arrecifes que presentan profundidades menores al inicio de sus pendientes y por tanto también un RPS más pequeño, deben tener, en dado caso, errores aún más chicos.

Un punto importante que cabe aclarar es que desgraciadamente las mediciones de la ecosonda no fueron calibradas antes de comenzar los muestreos batimétricos y eso forzosamente acarrea una incertidumbre sobre la veracidad de la información que ésta proporciona. En este sentido, es necesario que en el futuro se realice una prueba estricta y específicamente planeada para ello, con

el fin de proporcionar una base más sólida a futuros estudios en los que se empleó el aparato. Sin embargo, más adelante se pondrán a prueba los mapas batimétricos durante el desarrollo de los muestreos de la comunidad epibentónica del arrecife Madagascar en la segunda parte del presente estudio, que aunque sólo sea en uno de los tres arrecifes, será un buen indicio de qué tan exactos resultaron los demás mapas.

- 2) Esfuerzo muestral. La cantidad de información de campo obtenida y su distribución en la zona de estudio influye mucho en los resultados. Mientras más puntos de muestreo se tengan y mientras más homogénea sea la distribución de éstos en toda la zona de muestreo será mejor; ya que mientras menos puntos y más separados se tengan éstos, más incertidumbre habrá en las zonas intermedias. La separación de éstos (resolución), dependerá de qué tan compleja o variable sea la superficie; se debe tener un conocimiento general del comportamiento del fenómeno de estudio y al realizar el diseño de muestreo se debe buscar que la probabilidad de que exista una variación que no está siendo detectada entre dos puntos de muestro sea reducida, para evitar una interpolación que muestre un resultado falso.

Podemos decir con toda seguridad que la resolución que alcanzaron las cuadrículas de muestreo de este estudio fueron lo suficientemente altas como para vislumbrar perfectamente las formas y dimensiones de los tres arrecifes. Sin embargo, la distribución de los puntos de muestreo pudo haber sido mejor, ya que en muchas ocasiones la embarcación perdía la ruta programada, llegándose a juntar transectos vecinos, lo que provoca una saturación de información en un punto y la carencia de ésta en otro. Este problema no es grave si no se repite con mucha frecuencia o si la región es homogénea, y por lo tanto esa información no es obligatoriamente necesaria, como en nuestro caso. Para los fines del presente trabajo, la resolución alcanzada es buena; sin embargo, puede ser necesario refinar la cuadrícula en las zonas de alta variabilidad para proyectos con otras necesidades, donde nuevos puntos de muestreo batimétrico en zonas carentes de ellos pueden hacer que la morfología a pequeña escala cambie, ajustándose más a la realidad.

Desarrollo Arrecifal

Una vez teniendo pleno conocimiento de las características fisiográficas de los arrecifes, cabe preguntarse si su origen es biogénico o no. Para responder a esta cuestión uno puede basarse principalmente en una característica compartida por los tres arrecifes: la orientación del frente arrecifal. Como se mostró en los resultados, todos ellos orientan su frente arrecifal hacia el noreste, con más o menos grados unos respecto a otros, de manera similar a otros arrecifes del Golfo de México (Ferre-D'Amare 1985; Ferre-D'Amare 1995; Blanchon & Perry 2004), ya que es precisamente en esa dirección de donde provienen las corrientes marinas predominantes de la zona (Fig. 31). Esto es una característica propia de un arrecife de coral, es decir, que las colonias crezcan afrontando la corriente, ya que ésta les proporciona alimento, mantiene niveles adecuados de oxígeno y previene una alta sedimentación (Masselink & Hughes 2003). Este hecho apunta a que sí son estructuras de calcitas biogénicas, aunque es posible que su basamento inicial sea inorgánico, como afirma Logan (1969) para otros arrecifes del Banco de Campeche.

Considerando que los arrecifes son de origen biogénico, cabe preguntarse además cómo ha sido el proceso de crecimiento por el cual han pasado estos arrecifes hasta llegar a su estado actual. Por lo que de manera similar a Logan (1969), trataré de inferir procesos del pasado considerando las características fisiográficas de los arrecifes, las propuestas de crecimiento arrecifal (Logan 1969; Pichon 1981; Neuman & Macintyre 1985; Hubbard 1988) y las variaciones del nivel del mar que han ocurrido en las últimas decenas de miles de años.

En principio, dado que la base de cada uno de los arrecifes se encuentra a diferentes niveles de profundidad, es razonable suponer que su desarrollo no debió comenzar al mismo tiempo, aunque esto sí es posible, ya que no siempre se necesita una profundidad muy baja para que colonias de coral se establezcan y prosperen; corales masivos pueden colonizar terrenos situados a profundidades de 10-15 metros si las condiciones ambientales son favorables (Logan 1969). Sin embargo, por debajo de esas profundidades el crecimiento arrecifal es muy limitado (Neuman & Macintyre 1985). En segundo lugar, dadas las dimensiones relativamente pequeñas que presentan estos arrecifes, es posible que su desarrollo haya podido ocurrir en tiempos recientes, es decir, durante el Holoceno, desde hace 10,000 años antes del presente (a. p.), cuando el nivel del mar (NM) ascendía rápidamente (Fleming *et al.* 1998; Toscano & Macintyre 2005; Milne *et al.* 2005); como se ha comprobado para otros arrecifes del Banco de Campeche (Macintyre *et al.* 1977; Blanchon & Perry 2004). Cabe aclarar que el área del presente estudio

carece de información sobre la última transgresión del mar; sin embargo, sí se han realizado estudios en otras regiones cercanas como Florida, Belice y el arrecife Alacrán (Macintyre *et al.* 1977; Macintyre *et al.* 1981; Lidz 2006), en cuyos resultados puedo basarme para crear las hipótesis que se desarrollan a continuación.

Con base en la morfología y en la profundidad máxima de los PS, éstos deben ser los más antiguos entre los arrecifes del presente estudio. Su morfología pseudo-cónica indica un crecimiento casi completamente vertical que bien puede estar relacionado con el periodo inicial del Holoceno y el rápido ascenso del nivel del mar en esa época: 1-2 m/100 años (Lidz 2006), ya que éste pudo impedir que las colonias de coral se desarrollaran en las partes laterales del “domo” e iniciaran una expansión horizontal. Además, la tasa de acumulación coralina nunca debió igualar la tasa de ascenso del NM provocando que el arrecife se “ahogara” y detuviera su crecimiento a 7 m de profundidad respecto al NM actual.

En lo que respecta al arrecife Madagascar, este debió ser el segundo en consolidarse, ya que su profundidad basal, al igual que su área, es la intermedia de los tres arrecifes. Madagascar presenta, a diferencia de los PS, una expansión horizontal, creando así lo que se puede llamar un frente y una plataforma arrecifal de dimensiones considerables y equiparables a las paredes de Cayos Obispos y Bancos Ingleses, los cuales no sobrepasan los 3 kilómetros de longitud (Ferre-D'Amare 1995), así como a la forma lineal de los Triángulos Oeste y Este (Logan 1969). Debido a esto, es probable que la comunidad coralina haya seguido desarrollándose después de los 7000 años a. p. hasta equiparar su tasa de acumulación coralina a la tasa de elevación del mar que en ese entonces ya estaba en decremento: 0.23 m/100 años (Lidz 2006); sin embargo, su crecimiento se detuvo a 5 metros de profundidad bajo el NM actual.

Por su parte, el arrecife Sisal, el más somero y extenso de los tres, podría ser el más joven. Dada su expansión horizontal mucho más desarrollada, las colonias de coral de este arrecife debieron haberse beneficiado un poco más que las de sus dos arrecifes vecinos. Esto puede explicarse considerando que la tasa de incremento del NM iba disminuyendo cada vez más, lo que posiblemente provocó la formación de una plataforma marina somera más duradera, que proporcionó múltiples zonas de colonización para los corales, así como tiempo para que éstas se desarrollaran en la horizontal y en la vertical, alcanzando una profundidad de 3 m, aunque esta profundidad sólo fue alcanzada en áreas pequeñas de algunos de los bloques dispersos de tamaño

variable que conforman este arrecife. Por otro lado, éste no fue capaz de formar un frente arrecifal bien definido, en su lugar, las colonias se extendieron en dirección de las corrientes, que debieron ser más fuertes por la menor profundidad; este tipo de alineación también lo presentan los arrecifes Triángulos (Logan 1969), así como las crestas y valles de otros arrecifes (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003).

Considerando estas hipótesis y el estudio realizado por Cúcio (2007), no está muy claro por qué dejaron de desarrollarse los corales (exceptuando *Millepora* sp.) y con ellos el crecimiento arrecifal, ya que las profundidades mínimas que presentan todos los arrecifes son lo suficientemente someras como para permitir su desarrollo en la actualidad, incluso de especies con altas tasas de crecimiento, como los corales del género *Acropora* sp. Muy probablemente otros factores ambientales como la sedimentación y el oleaje pueden ser los responsables. Hacer conjeturas sobre interacciones bióticas como la competencia es muy difícil, pues no se cuenta con un registro fósil ni de escleractíneos ni de otros grupos que no presentan estructuras calcáreas proclives para la fosilización, como muchas macroalgas, los principales competidores de hoy en día.

Existen otras posibilidades sobre el origen y desarrollo de estos arrecifes. Por ejemplo, puede ser que los arrecifes daten del último periodo interglaciar del Pleistoceno; entre ~80 y ~127 mil años a.p., cuando sucedieron tres variaciones del NM, pudiendo haber ocurrido un crecimiento arrecifal intercalado entre las transgresiones y las regresiones (Lidz 2006), hasta que dio inicio el último periodo glacial (~70 mil años a. p.) y el NM descendió enormemente (>100 m). Esto pudo haber provocado que los arrecifes quedaran expuestos al aire por decenas de miles de años y que no solamente se detuviera su desarrollo con la muerte de los corales y todos los demás organismos arrecifales, sino que además éstos se erosionaran, entre otras causas, por procesos kársticos, reduciendo drásticamente la complejidad topográfica, hasta que el NM subiera de nuevo y cubriera a los arrecifes al término de la glaciación (10,000 a.p.). A partir de aquí cabrían dos opciones:

La primera supondría que las variables ambientales ya no hayan sido favorables para la colonización de corales escleractíneos debido a la resuspensión del sedimento cuando se dio la inundación de la plataforma del Banco de Campeche (Macintyre et al. 1977), lo que explicaría su reducida abundancia de la actualidad.

La otra opción es que el crecimiento sí haya podido continuar, como otros arrecifes del Golfo de México, incrementando el desarrollo alcanzado por los arrecifes en el Pleistoceno, siguiendo los procesos que ya mencioné en la primera hipótesis de esta parte de la discusión.

Cabe reiterar que éstas son simples hipótesis y que para validarlas o refutarlas con solides científica es necesario realizar un estudio enfocado para eso, con extracción de núcleos estratigráficos y fechamientos radiocronológicos.

Finalmente, dadas las características fisiográficas de estos arrecifes, lo más adecuado sería denominarlos como arrecifes de plataforma, ya que éstos emergen del fondo marino de la plataforma continental y lejos de la costa, al igual que la mayoría de los demás arrecifes del Golfo de México (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003).

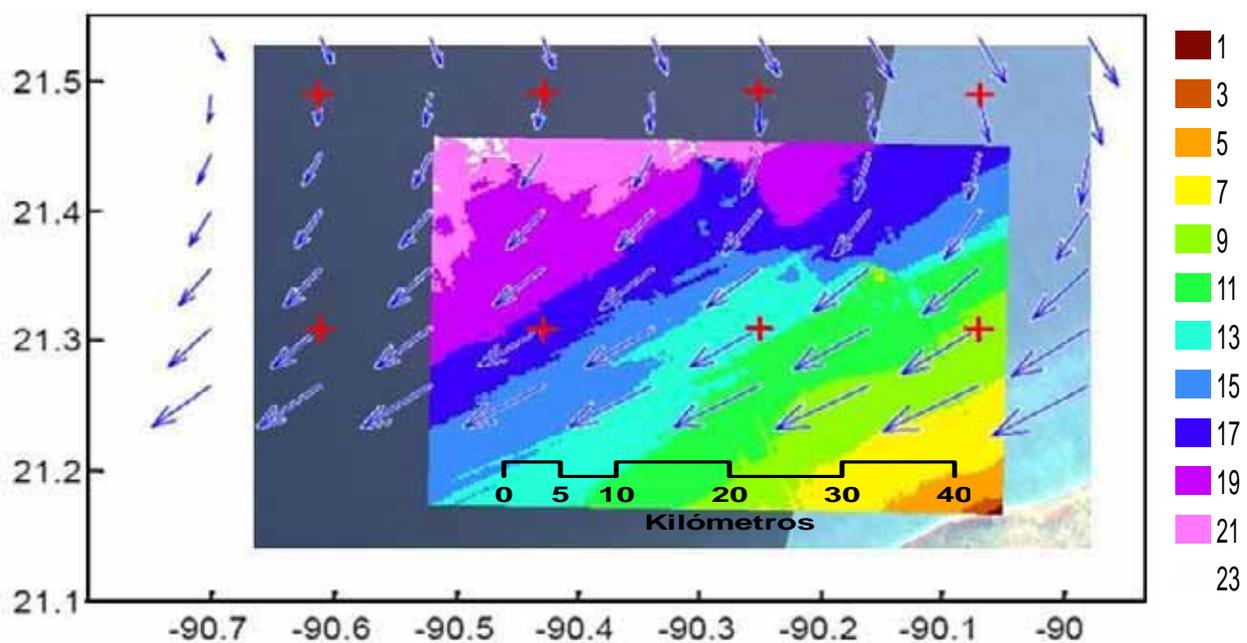


Figura 31. Interpolación de vectores promedio de corrientes (flechas) en el área de estudio a partir de datos de altimetría colectados cada 15 días durante 14 años: 1993-2007 (cruces rojas) (NOAA). Los números indican la ubicación de los arrecifes Sisal (1), Madagascar (2) y Picos de Serpiente (3) y la barra de colores la escala de profundidad en metros.

III. HÁBITATS DEL ARRECIFE MADAGASCAR

OBJETIVOS

- 1) Caracterizar a la comunidad epibentónica del arrecife Madagascar.
 - a. Describir la distribución y abundancia de los grandes grupos funcionales (GGF) presentes en el arrecife Madagascar.
 - b. Realizar una clasificación de los diferentes hábitats que se presentan en el arrecife Madagascar.

HIPÓTESIS

El arrecife Madagascar presenta una zonación de sus componentes bióticos, siendo los hábitats de sus regiones norte, centro y sur distintos entre sí.

ÁREA DE ESTUDIO

Con la base que brindó el estudio batimétrico, se eligió al arrecife Madagascar (Fig. 21) para realizar el primer estudio ecológico integral del epibentos de esta zona. Madagascar fue elegido sobre sus arrecifes vecinos por varias razones: (1) su distancia a la costa es más pequeña que los PS, y aunque está más lejos que el arrecife Sisal, (2) su área es más reducida, por lo que llevaría mucho menos esfuerzo realizar un muestreo que abarcara toda la extensión del arrecife. Esto es importante dadas las fechas de inicio de esta etapa del trabajo (Tabla 4), ya que los fenómenos meteorológicos, como los huracanes, se presentan con mayor frecuencia en esas épocas del año. Adicionalmente, (3) su fisiografía particular brinda una excelente oportunidad para comprobar la teoría ecológica de zonación.

MATERIALES Y MÉTODOS

En esta segunda parte del estudio se emplearon foto-transectos como método de muestreo, porque permite: (1) obtener un registro permanente de cada sitio, (2) reducir el tiempo de colecta y 3) no dañar a los organismos. Su desventaja es que si no se cuenta con un equipo fotográfico especializado y/o la claridad del agua no es alta, el trabajo de laboratorio para la identificación de especies puede ser difícil (Osborne & Oxley 1997).

Metodología de campo

Utilizando equipo de buceo autónomo (SCUBA) se realizaron 15 foto-transectos de 200 m de longitud en su mayoría (Tabla 4), separados alrededor de 200 m unos de otros. Los transectos se orientaron en dirección a los 190° (N-S), de forma transversal a la cresta arrecifal, atravesando el gradiente batimétrico, de forma paralela unos con otros (Fig. 33). Las fotos fueron tomadas cada 5 m funcionando cada una como una unidad muestral (fotocuadrante). Para obtener fotos de mayor calidad y un área constante en las fotografías se fabricó un armazón estabilizador de la cámara fotográfica (Olympus Stylus 600), que la mantuvo a 1.5 m sobre el sustrato, abarcando un área de 1 × 0.8 m. Adicionalmente, se llevó una tablilla de escritura subacuática donde se apuntó la profundidad proporcionada por una computadora de buceo (Suunto Mosquito) y el tipo de sustrato encontrado en los mismos puntos donde las fotografías fueron tomadas (Fig. 32).

El número de transectos, así como la separación entre ellos, se planearon de tal forma que las fotografías abarcaran todas las zonas del arrecife de una manera relativamente homogénea para optimizar los posteriores análisis geoestadísticos. Así mismo, su orientación se decidió con el propósito de vislumbrar y definir la posible zonación existente en el arrecife.

Todos los puntos iniciales (coordenadas) de cada foto-transecto fueron establecidos directamente en campo, utilizando la función de cálculo de distancias de la ecosonda, buscando que el centro de los transectos se encontrara aproximadamente en el punto medio de la plataforma arrecifal y de esa manera obtener la misma cantidad de unidades muestrales de ambos lados (norte y sur) del arrecife. Estando sobre el punto de inicio de cada transecto marcado en el mapa de navegación integrado en la ecosonda, se utilizó un lastre atado a una cuerda por un extremo y una boya por el otro para referenciarlos debajo del agua, a partir del cual comenzaban a tomarse las fotos, esto con la intención de que la geo-posición registrada fuese lo más precisa posible.

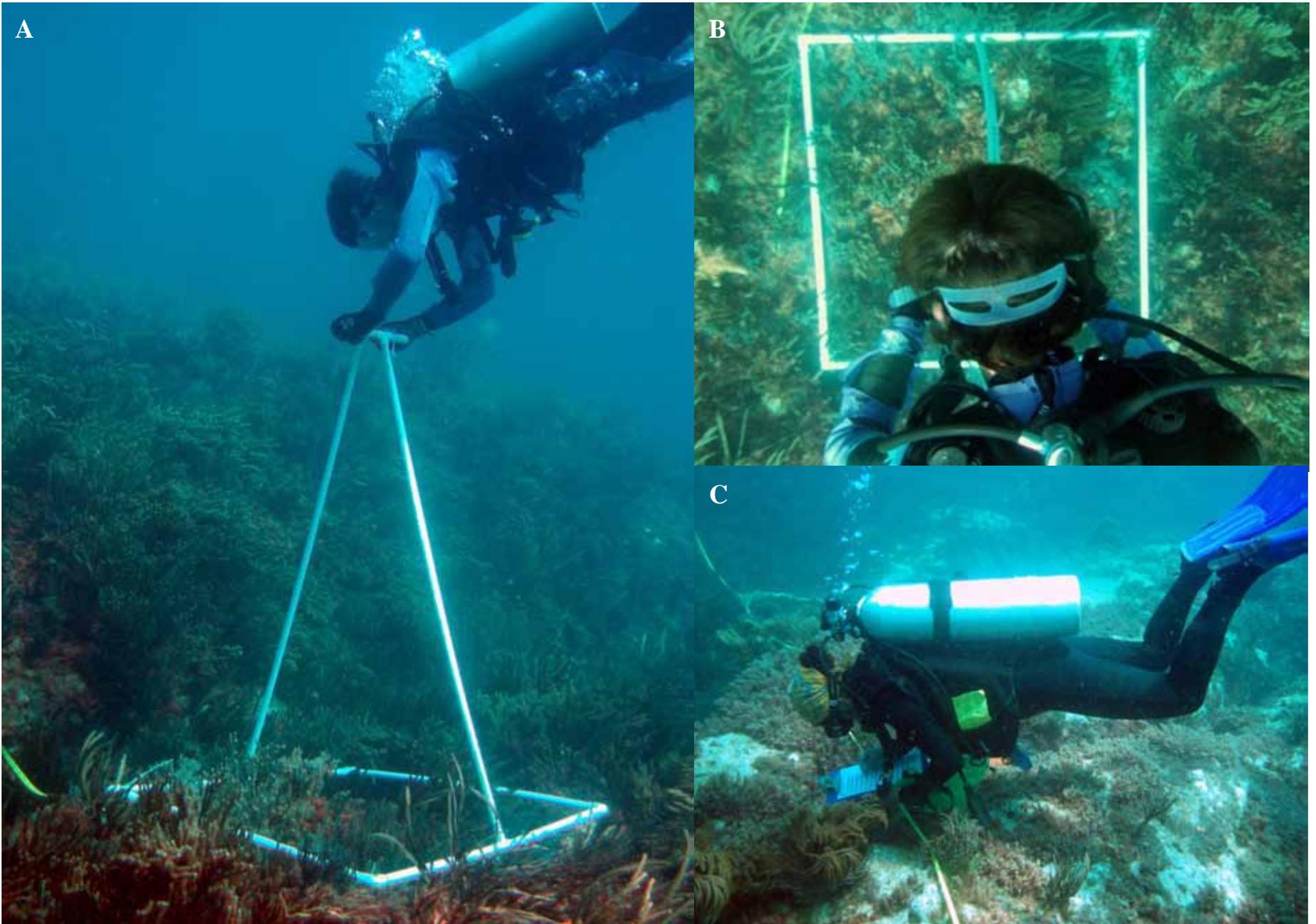


Figura 1. Estructura estabilizadora de la cámara fotográfica (A), cuadro de muestreo (B) y anotaciones de tipo de sustrato y profundidad en tablilla de buceo (C).

Trabajo de Gabinete

Mediante el método de conteo por puntos (Osborne & Oxley 1997; Aronson & Swanson 1997) se obtuvo la estimación de cobertura de los taxa presentes en el arrecife, así como también la de los tipos de sustrato (arena, cascajo y roca). Se colocó una hoja de acetato transparente con 13 puntos distribuidos sistemáticamente sobre la pantalla que mostraba las fotografías (Fig. 33). De esta manera, cada punto asignó una proporción (1/13) de cobertura al taxón o tipo de sustrato que se encontró bajo él en la pantalla, para obtener finalmente una matriz que contenía valores de cobertura de cada variable (taxones y sustratos) en cada unidad muestral (fotos).

Los taxa encontrados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible utilizando las fotografías y las guías prácticas de identificación de especies de la región (Littler *et al.* 1989; Kaplan 1999; Littler & Littler 2000; Humman & Deloach 2002a; Humman & Deloach 2002b). Para el caso de los corales se colaboró con Cúcio, dado su reciente estudio de la comunidad de corales de este arrecife (Cúcio 2007), así como con el experto Dr. Rodrigo Garza¹. Para las macroalgas la Dra. Dení Rodríguez² brindó su apoyo, mientras que para las esponjas la Biol. Patricia Gómez³ ayudó en la identificación. En los casos donde no fue posible llegar a nivel de especie se asignó una clasificación propia (i. e. sp1, sp2, etc.); posteriormente los octocorales, las macroalgas y las esponjas se clasificaron en grupos morfofuncionales (GMF) para simplificar los análisis numéricos y sus interpretaciones ecológicas, y finalmente todos los organismos fueron agrupados en grandes grupos funcionales (GGF) útiles para hacer la clasificación de hábitats arrecifales (Garza-Pérez 2004; Acosta-González 2005). Los tipos de sustrato se clasificaron en arena, cascajo (esqueletos calcáreos) y roca (calcárea).

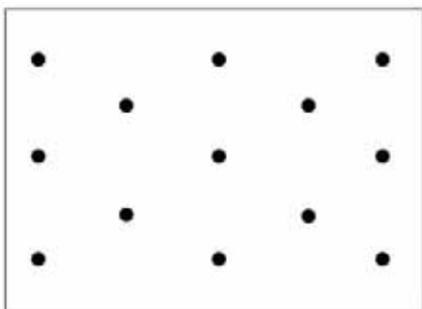


Figura 2. Distribución de los puntos sobre las fotos del muestreo para calcular las coberturas de los taxa encontrados.

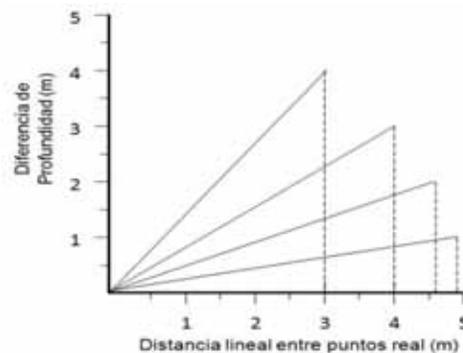


Figura 3. Cálculo de la distancia planimétrica real entre puntos de muestreo con base en sus diferencias de profundidad.

¹ Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación-Sisal (U. N. A. M.).

² Facultad de Ciencias (U. N. A. M.).

³ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (U. N. A. M.).

Mapas de Distribución

Para la realización de los mapas de distribución de las diferentes unidades taxonómicas encontradas, así como de los hábitats a definir, fue necesario asignar una posición geográfica a cada una de las fotografías (Fig. 35). Esto se hizo de la siguiente manera:

- 1) En campo se registraron las posiciones geográficas del inicio de cada transecto, para utilizarlas como referencias (Tabla 4).
- 2) Sabiendo cuantas fotografías se tomaron en cada transecto, la separación entre cada una de ellas (5 m) y la dirección en la que el transecto fue extendido (190°), se utilizó el programa Arcmap 9.2 (ESRI corp.) para asignar posiciones geográficas a cada una de las fotos. Aquí se tomó en cuenta que la distancia recorrida en los buceos no fue planimétrica, por lo que se realizó un cálculo geométrico de la distancia lineal que las fotografías deberían de tener unas de otras de acuerdo con sus diferencias en profundidad (Fig. 34).

Una vez teniendo las geo-posiciones de las unidades muestrales se prosiguió a realizar los análisis geoestadísticos para cada uno de los GGF con el programa Arcmap 9.2 (ESRI corp). En todos los casos se utilizó *kriging* tipo ordinario (Tabla 13 en anexos) y se aplicó su respectiva validación cruzada (Tabla 14 en anexos). Las interpolaciones fueron transformadas a formato raster con una resolución espacial de 5 m. Los rasters fueron importados en el programa ArcScene 9.2 (ESRI corp.) y sobrepuestos al modelo batimétrico del arrecife Madagascar para obtener la visualización tridimensional de la cobertura y la distribución de los GGF.

Análisis Multivariados

Para definir espacialmente a los hábitats del arrecife Madagascar se hicieron dos análisis de aglomeración, uno utilizando solamente las variables ambientales y otro únicamente con las variables bióticas; para esto se utilizó el programa Statistica 6.1, eligiendo la distancia euclidiana como índice de disimilitud y al Método de Ward como estrategia de ligación. Para el caso de la aglomeración de los grupos bióticos se eliminaron aquellas variables que cumplieran con alguna de las siguientes dos condiciones: (a) variables con <1% de cobertura, o (b) variables cuya frecuencia relativa fuera muy grande o muy pequeña en el muestreo (>90% o <10%). Además se realizó un análisis canónico de correspondencias para ver la relación entre los grupos bióticos y las variables ambientales utilizando el programa MVSP 3.13q.

Tabla 4. Características de los foto-transectos del muestreo del epibentos del arrecife Madagascar. Las coordenadas se refieren al inicio de los foto-transectos.

| Transecto | Fecha | Coord. X | Coord. Y | Fotografías tomadas | Distancia recorrida (m) |
|-----------|---------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------------|
| 1 | agosto 9 | 781879.209895 | 2373232.34712 | 30 | 145 |
| 2 | agosto 14 | 781115.262745 | 2373327.07271 | 41 | 200 |
| 3 | agosto 16 | 780738.862188 | 2373437.91554 | 41 | 200 |
| 4 | agosto 27 | 781527.974796 | 2373295.05348 | 36 | 175 |
| 5 | agosto 28 | 780351.591594 | 2373547.69636 | 38 | 185 |
| 6 | septiembre 3 | 782664.807184 | 2373101.03019 | 41 | 200 |
| 7 | septiembre 4 | 780923.807384 | 2373405.50103 | 43 | 210 |
| 8 | septiembre 6 | 779949.79058 | 2373618.85462 | 11 | 50 |
| 9 | septiembre 11 | 781731.820967 | 2373257.22376 | 44 | 215 |
| 10 | septiembre 13 | 782461.025319 | 2373175.35196 | 44 | 215 |
| 11 | septiembre 17 | 782084.362325 | 2373216.89806 | 43 | 210 |
| 12 | septiembre 20 | 780535.103072 | 2373508.16789 | 42 | 205 |
| 13 | septiembre 24 | 780143.766831 | 2373610.0708 | 37 | 180 |
| 14 | septiembre 28 | 781272.611854 | 2373343.69326 | 44 | 215 |
| 15 | octubre 8 | 782271.440297 | 2373168.56034 | 44 | 215 |

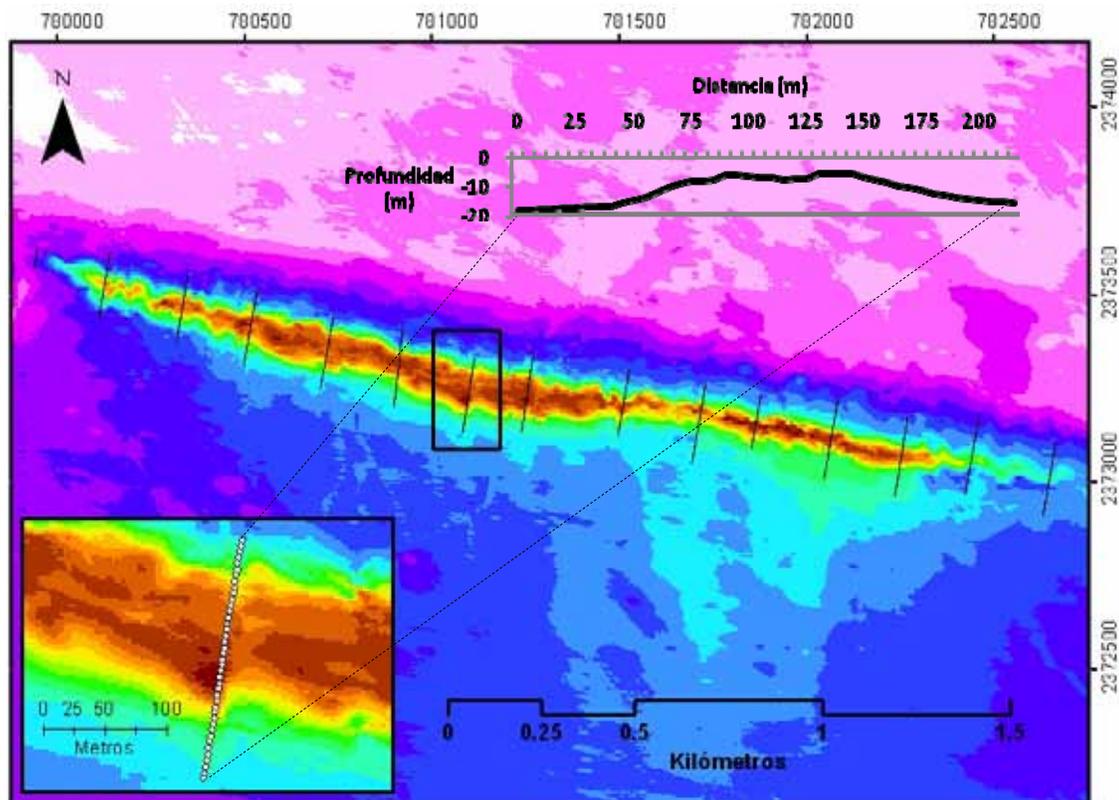


Figura 4. Distribución y orientación de los foto-transectos sobre el arrecife Madagascar. El recuadro muestra un acercamiento a un foto-transecto, donde cada punto es la localización de una fotografía. Arriba a la derecha se muestra el relieve del arrecife recorrido por el mismo foto-transecto. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

RESULTADOS

Comunidad Epibentónica

Composición

En total se tomaron 579 fotografías en los 15 foto-transectos del muestreo (Tabla 4), cubriendo un área total de 463.2 m². En el análisis de las imágenes, se identificaron diferentes organismos bentónicos pertenecientes a cinco GMF: macroalgas, octocorales, esponjas, zoantideos y corales pétreos. En todos los grupos se consiguió identificar algunas especies, pero la mayoría únicamente se determinó a nivel de género dadas las características de las imágenes (poca iluminación y distancia al sustrato); las macroalgas y las esponjas fueron los más difíciles de identificar. En la Tabla 5 se enlistan los géneros y especies identificados.

Tabla 5. Composición de la comunidad epibentónica del arrecife Madagascar. Las especies no necesariamente fueron registradas mediante el conteo por puntos, bastó con que aparecieran en la fotografías.

| Octocorales | Corales Pétreos | Macroalgas | Esponjas | Zoantideos |
|--------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| - <i>cf Leptogorgia</i> sp. | - <i>Stephanochoenia michellini</i> | <u>Chlorophyta</u> | - <i>Cliona delitrix</i> | - <i>Palythoa</i> |
| - <i>Pseudopterogorgia</i> sp. | - <i>Scolymia</i> sp. | - <i>Caulerpa</i> sp. | - <i>Aiolochoiria crassa</i> | - <i>caribbaeorum</i> |
| - <i>Pterogorgia</i> sp. | - <i>Agaricia agaricites</i> | - <i>Codium</i> sp. | - <i>Callyspongia vaginalis</i> | - <i>Zoanthus</i> sp. |
| - <i>Eunicea</i> sp. | - <i>Dichocoenia stokesi</i> | - <i>Halimeda</i> sp. | - <i>Aplysina fistularis</i> | |
| - <i>Muricea</i> sp. | - <i>Madracis decatis</i> | - <i>Neomeris</i> sp. | - <i>Niphates amorpha</i> | |
| - <i>Plexaurella</i> sp. | - <i>Diploria strigosa</i> | | | |
| - <i>Plexaura</i> sp. | - <i>Manicina</i> sp. | <u>Phaeophyta</u> | | |
| - <i>Pseudoplexaura</i> sp. | - <i>Oculina diffusa</i> | - <i>Dyctiota</i> sp. | | |
| - <i>Briareum asbestum</i> . | - <i>Porites astreoides</i> | - <i>Dyctiopteris</i> sp. | | |
| - <i>Erythropodium caribaeorum</i> . | - <i>Phyllangia americana</i> | - <i>Padina</i> sp. | | |
| - <i>cf Carijoa riisei</i> . | - <i>Millepora alvicornis</i> | | | |
| | | <u>Rhodophyta</u> | | |
| | | - <i>Gracilaria</i> sp. | | |
| | | - <i>Halymenia</i> sp. | | |
| | | - <i>Asparagopsis</i> | | |
| | | - <i>taxiformis</i> | | |

Se encontraron cuatro especies que no habían sido registradas para este arrecife (Cúcio 2007): un octocoral posiblemente del género *Leptogorgia* y tres corales escleractíneos: *Manicina* sp., *Scolymia* sp. y *Stephanochoenia michellini*. Estas últimas dos especies sí fueron registradas por Cúcio (2007), pero no para este arrecife; la primera se encontró en los PS y la segunda para el arrecife Sisal. Por el contrario, tanto *Manicina* sp. como *cf. Leptogorgia* sp. son registros nuevos para la zona en general.

Distribución y abundancias

Los datos de todo el muestreo mostraron una clara dominancia por parte de las macroalgas en el arrecife, seguidas por los octocorales y después, con valores muy similares, las esponjas, los corales pétreos y los zoantideos. Por su parte, entre los sustratos inertes la arena predominó en el área que abarcó el muestreo (Fig. 36). Más adelante se describe con más detalle a cada uno de los GGF.

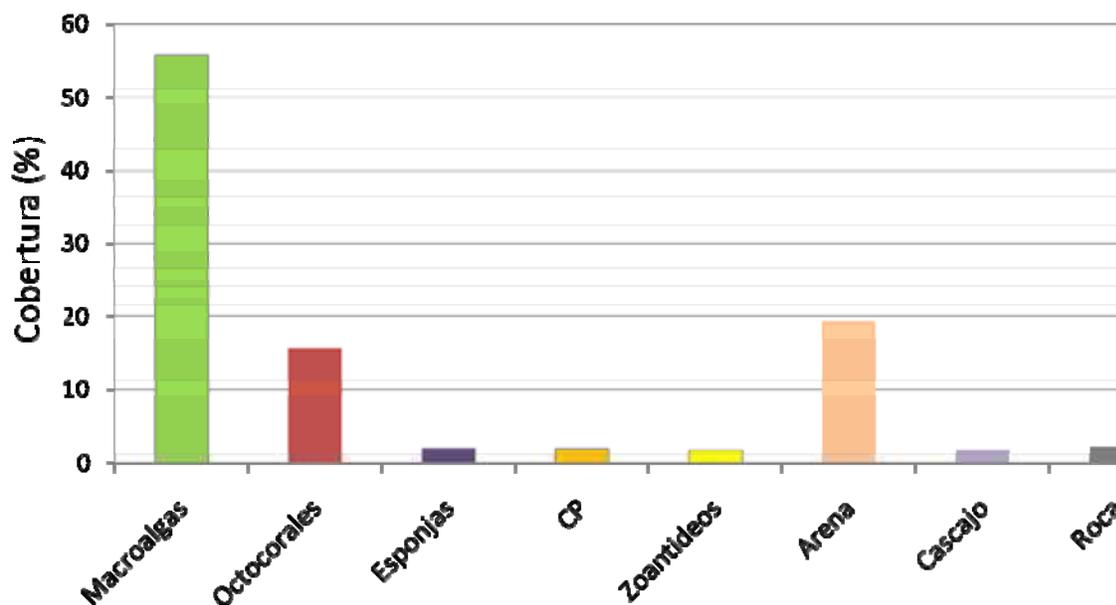


Figura 36. Coberturas (%) de cada GGMF y sustratos inertes en toda el área abarcada en el muestreo. CP: Corales Pétreos.

Macroalgas

Las macroalgas abarcaron 55.72 % de la cobertura total del muestreo (Fig. 36), y con eso son, por mucho, el GGMF de organismos dominante en el arrecife Madagascar y sus inmediaciones en el periodo de tiempo que abarcó el presente estudio. Su distribución abarcó tanto zonas profundas como someras, ya que se presentaron en 558 de las 579 fotografías del muestreo, lo que facilitó su interpolación geoestadística (Fig. 37). Los datos presentaron una clara autocorrelación y el modelo mejor ajustado fue el exponencial (Fig. 38). Así mismo, su validación cruzada muestra buenos resultados (Tabla 13 en anexos)

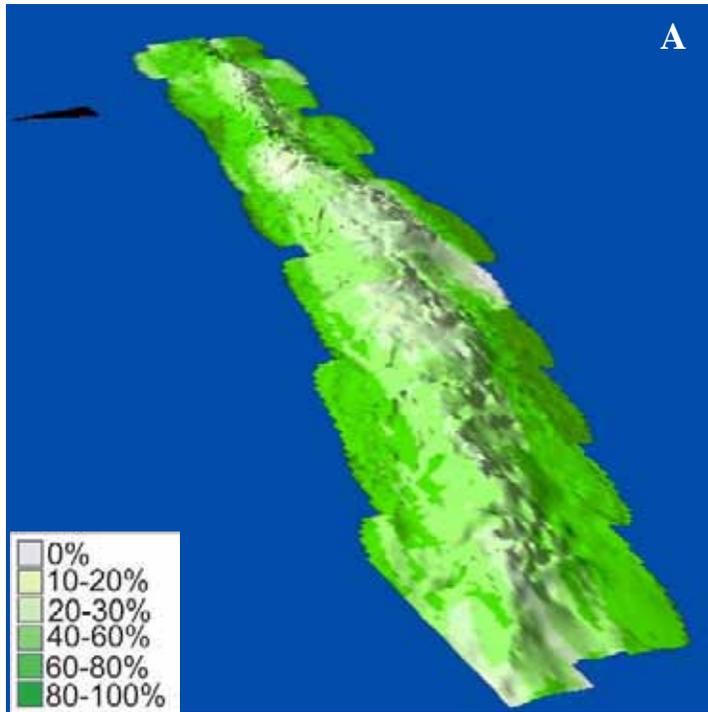


Figura 37. Modelo tridimensional con vista desde el oeste (A) y desde arriba (B) de la distribución y abundancia (% de cobertura) de macroalgas en el arrecife Madagascar.

El modelo final de la interpolación resultó el siguiente:

$$0.054604 * \text{exponencial}(58.693, 20.994, 356.2) + 0.0063508 * \text{Nugget}$$

Puede notarse que los valores más grandes de abundancia se encuentran en zonas profundas, tanto en el sur como en el norte, al igual que en el este y el oeste.



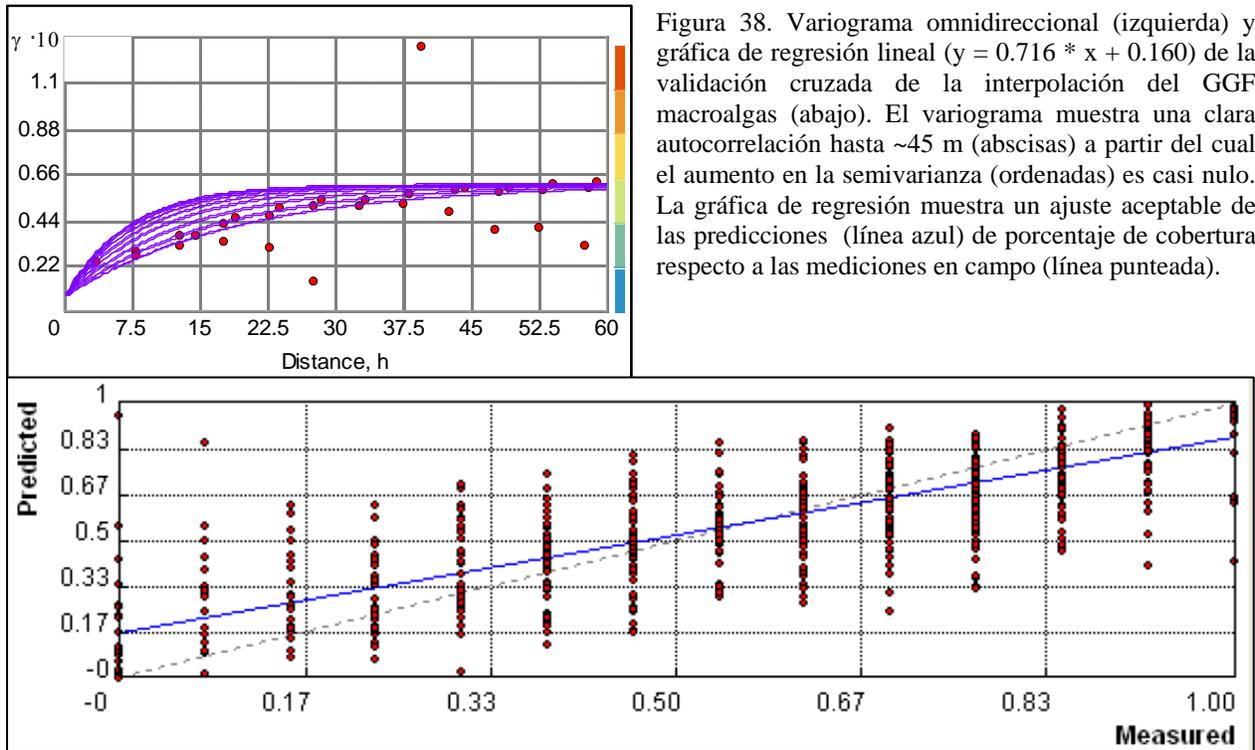


Figura 38. Variograma omnidireccional (izquierda) y gráfica de regresión lineal ($y = 0.716 * x + 0.160$) de la validación cruzada de la interpolación del GGF macroalgas (abajo). El variograma muestra una clara autocorrelación hasta ~45 m (abscisas) a partir del cual el aumento en la semivarianza (ordenadas) es casi nulo. La gráfica de regresión muestra un ajuste aceptable de las predicciones (línea azul) de porcentaje de cobertura respecto a las mediciones en campo (línea punteada).

En total se distinguieron 20 especies distintas, pertenecientes a las tres divisiones algales mayores: Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta. Ocho especies no pudieron ser identificadas a ningún nivel taxonómico con seguridad y se clasificaron bajo un esquema propio, aunque probablemente todas pertenecen a la división Rhodophyta, exceptuando al *Alga8* que tal vez sea Cyanophyta. Sin embargo, todas las especies fueron clasificadas en grupos Morfofuncionales (Littler & Littler 1984a): Algas Filamentosas, Laminares, Ramificadas, Gruesas Correosas, Calcáreas articuladas y Costrosas. Las macroalgas que más abundaron en el arrecife Madagascar fueron las algas Filamentosas, seguidas en orden descendente por las Ramificadas, las Gruesas Correosas, las Laminarias, las Calcáreas Articuladas y las Costrosas (Tabla 6).

La distribución espacial del GGF resultó muy amplia, pudiéndose distinguir ciertos patrones de zonación vertical en todos los GMF (Figs. 40 y 41), exceptuado a las algas Ramificadas ($r=0.071$; $P>0.05$), al analizar la correlación entre sus abundancias y la profundidad. Tanto las algas Gruesas ($r=0.23$; $P<0.01$), como las Calcáreas ($r=0.088$; $P<0.05$), Costrosas ($r=0.147$; $P<0.01$) y Filamentosas ($r=0.152$; $P<0.01$) presentaron mayores abundancias en las zonas más profundas y arenosas, mientras que las Laminares, al contrario, presentaron una correlación negativa con la profundidad ($r=-0.097$; $P<0.025$). En la horizontal, por otro lado, se distribuyeron tanto en el norte, como en el sur, este y oeste (Fig. 40 y 41). Además, clasificando a

las algas en sus tres divisiones, no permitió vislumbrar una zonación horizontal en alguna región en particular. En la vertical en cambio, sí se distinguieron ligeros patrones de zonación; las Rhodophyta se encontraron a una profundidad promedio de 14.4 m (rango: 5-20.5 m) presentado una correlación positiva de sus abundancias con la profundidad ($r=0.117$; $P<0.01$). Las Phaeophyta, por su parte, se distribuyeron en los 13.6 m de profundidad en promedio (rango: 5-20 m) y presentaron una correlación negativa entre sus abundancias y la profundidad (-0.087 ; $P<0.05$), mientras que las Chlorophyta se ubicaron en los 13.9 m de profundidad en promedio (rango: 5-20 m) y no presentaron una correlación significativa con la profundidad ($r=0.042$; $P>0.05$) (Fig. 39). Hay que recalcar que en este caso únicamente se consideraron a las algas cuya identidad pudo ser asignada a alguna de las tres divisiones (Tabla 5), por lo que es un resultado sesgado. Sin embargo, si las sospechas de que las especies que no se lograron identificar pertenecen a la división Rhodophyta fueran ciertas, los resultados no apuntarían en otra dirección, ya que sólo reforzarían su correlación positiva observada con la profundidad.

| Especies | GMF | %1 | %2 |
|-------------------------------|--------------|-----------|-----------|
| <i>Alga7</i> (16.9) | Filamentosas | 43.22 | 24.08 |
| <i>Alga8</i> (5.8) | | | |
| <i>Alga2</i> (0.5) | | | |
| <i>Alga3</i> (0.8) | Laminares | 14.18 | 7.90 |
| <i>Dyctiopsis</i> sp. (5.0) | | | |
| <i>Dyctiota</i> sp1 (2.6) | | | |
| <i>Dyctiota</i> sp2 (0.2) | Ramificadas | 18.28 | 10.19 |
| <i>Caulerpa</i> sp1 (2.1) | | | |
| <i>Gracilaria</i> sp. (1.7) | | | |
| <i>Asparagopsis</i> sp. (1.6) | | | |
| <i>Caulerpa</i> sp2 (1.4) | | | |
| <i>Codium</i> sp. (1.1) | | | |
| <i>Alga4</i> (0.8) | Gruesas | 17.33 | 9.65 |
| <i>Neomeris</i> sp. (0.7) | | | |
| <i>Halymenia</i> sp. (0.6) | Correosas | 4.93 | 2.75 |
| <i>Alga1</i> (9.4) | | | |
| <i>Padina</i> sp. (0.17) | Articuladas | 2.02 | 1.13 |
| <i>Halimeda</i> sp. (1.78) | | | |
| <i>Alga5</i> (0.96) | Costrosas | 2.02 | 1.13 |
| <i>Alga6</i> (1.12) | | | |

Tabla 6. Pertenencia de cada especie a los GMF y los porcentajes de cobertura de cada GMF dentro del GGF (%1) y en la cobertura total del muestreo (%2). Entre paréntesis se encuentran los porcentajes que cada una de las especies abarcó en toda el área del muestreo.

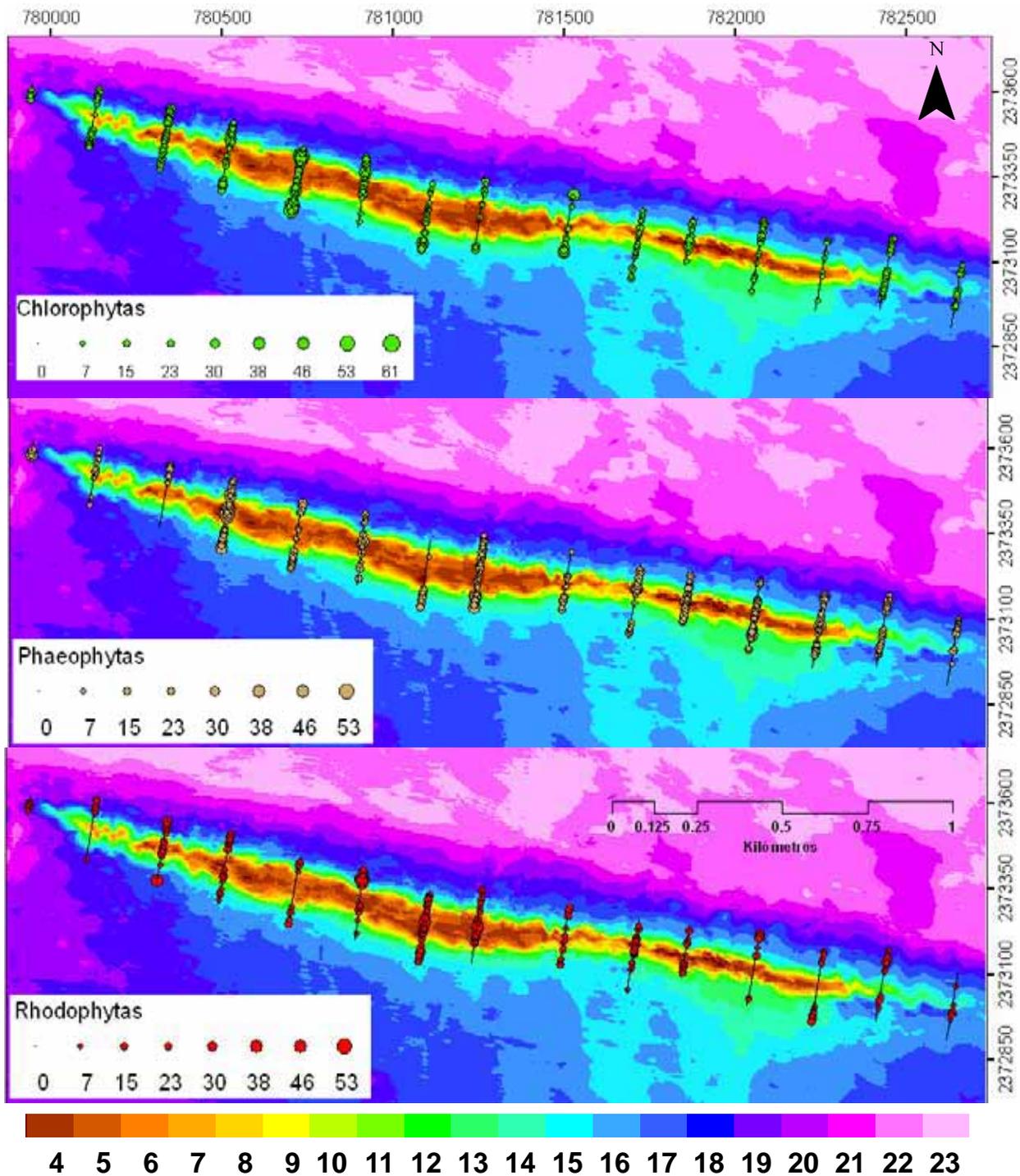


Figura 39. Distribución y abundancia (% de cobertura por fotografía) de macroalgas en el arrecife Madagascar: Clorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

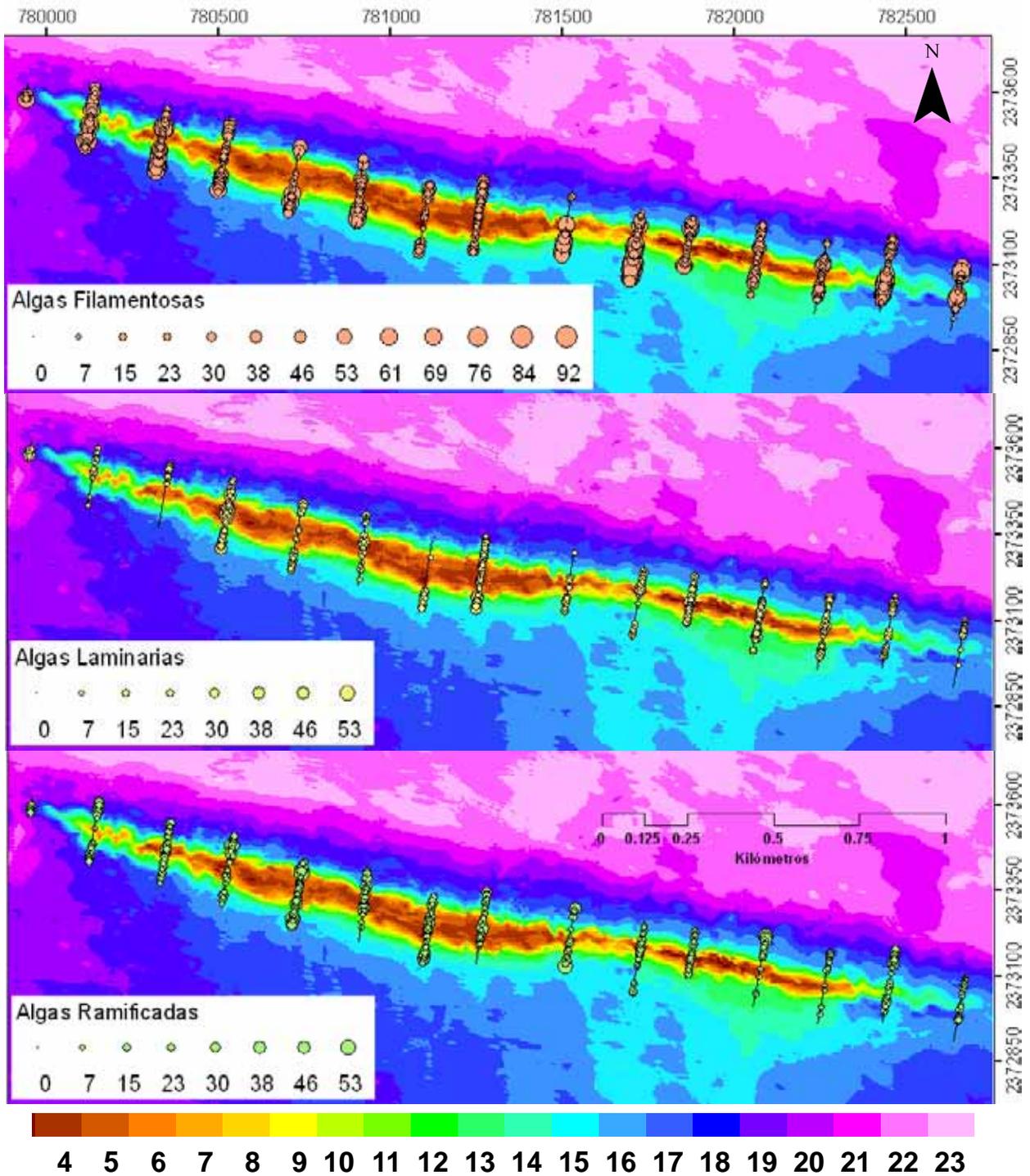


Figura 40. Mapas de distribución y abundancia (% de cobertura por fotografía) de GMF de macroalgas Filamentosas, Laminarias y Ramificadas en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

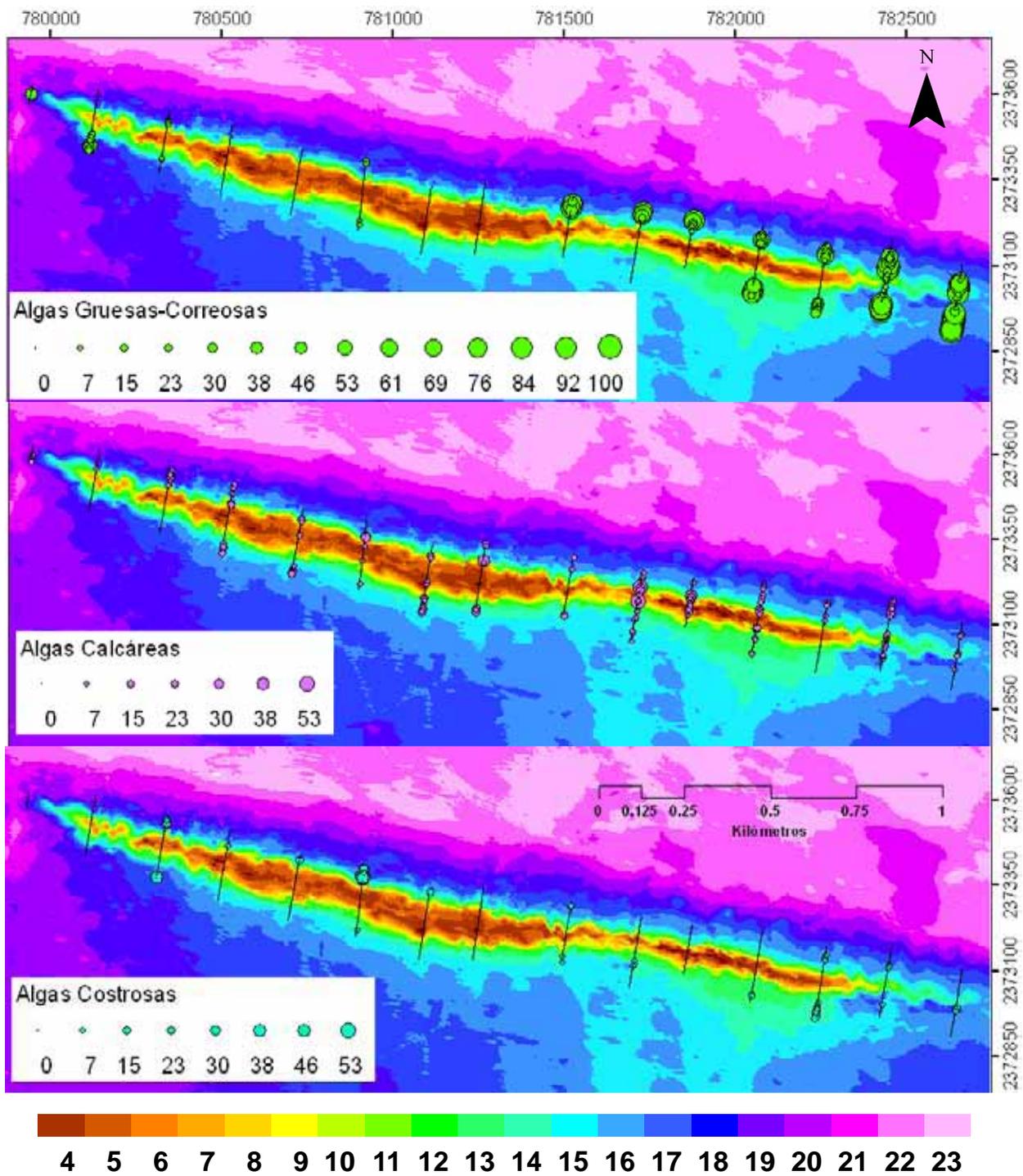


Figura 41. Mapas de distribución y abundancia (% de cobertura por fotografía) de GMF de macroalgas en el arrecife Madagascar: Gruesas Correosas, Calcáreas Articuladas y Costrosas. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Octocorales

Los octocorales fueron el segundo GGF más abundante del muestreo con un 15.5% de la cobertura total. Estos organismos también presentaron una distribución considerablemente amplia, presentándose en 237 de las 579 fotografías capturadas, por lo que la interpolación de este GGF (Fig. 43) resultó satisfactoria.

En el análisis geostadístico de este GGF se observó un claro indicio de la zonación que presentan las diferentes especies de octocorales en este arrecife. Como puede observarse en el variograma (Fig. 42) existe una evidente autocorrelación espacial de los datos (abundancia) que apunta en la dirección de 9°, justo hacia donde se orientaron los transectos, atravesando el gradiente batimétrico en busca de posibles patrones de zonación. Además, se observa que alrededor de los 50 m de distancia la semivarianza tiene su valor más grande, lo cual indica, si analizamos la distribución de las unidades muestrales, que esta variación se da de las zonas profundas a las zonas someras.

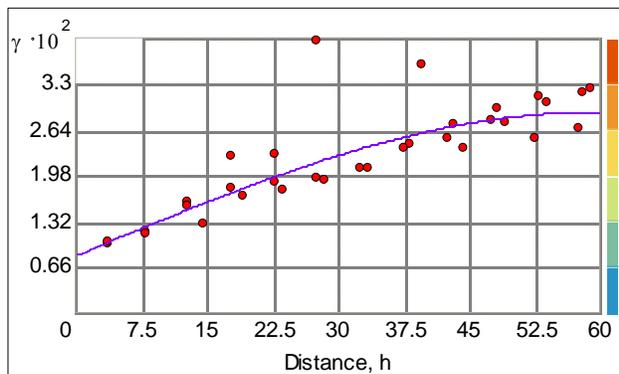
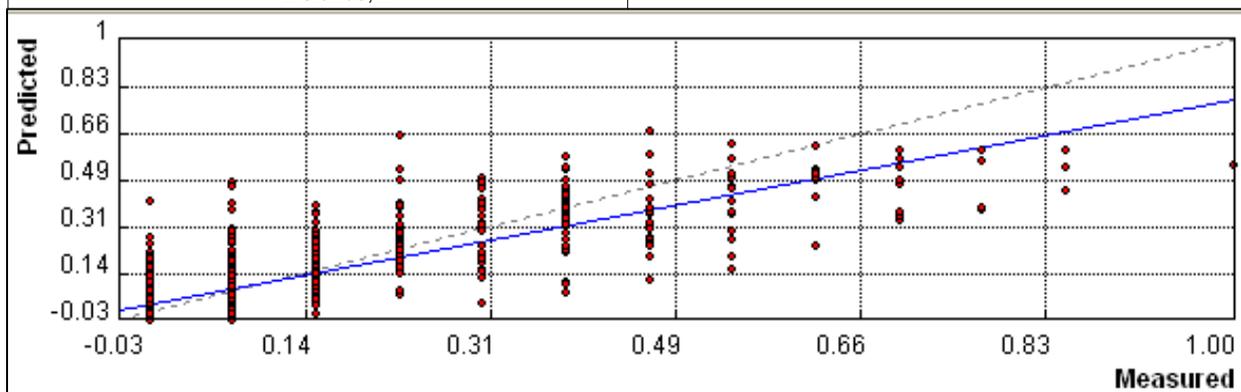


Figura 42. Variograma en dirección 9° (izquierda) y gráfica de regresión lineal ($y = 0.753 * x + 0.029$) de la validación cruzada (abajo) de la interpolación del GGMF octocorales. El variograma muestra una clara autocorrelación espacial de las abundancias de los octocorales hasta los 50 m a partir del cual la semivarianza disminuye su aumento. La gráfica de regresión muestra un ajuste aceptable de las predicciones (línea azul) de porcentaje de cobertura respecto a las mediciones en campo (línea punteada).



Las diferentes especies encontradas fueron agrupadas en siete GMF basándose en la clasificación presentada en la coralpedia (Sheppard 2006) y agregando la clase “Varilla”. Entre éstos, los octocorales más abundantes fueron los Navaja con 27.93% dentro del GGF, seguidos por los octocorales Cálices (24.16%), los Arbustivos (16.28%), los Candelabro (15.42%), los Plumosos (7.88%), los Incrustantes (6.68%) y los Varilla (1.6%) (Tabla 7). *Cf Carijoa riisei* no tiene cobertura registrada, puesto que únicamente fue observada en una fotografía.

Su distribución presentó cierta estratificación. Los octocorales Candelabro ocuparon las zonas más someras, con una profundidad en promedio de 8 m, seguidos por los Arbustivos (9.5 m), Plumeros (10.5 m), Navaja (11 m), Cálices (11 m), Incrustantes (12 m) y Varilla (19 m). Todos los GMF, exceptuando al Varilla, presentaron correlaciones negativas significativas entre sus abundancias y la profundidad, ocupando preferentemente zonas someras y rocosas: Arbustivos: $r=-0.356$, $P<0.01$; Candelabros: $r=-0.426$, $P<0.01$; Cálices: $r=-0.313$, $P<0.01$; Navaja: $r=-0.352$, $P<0.01$; Plumosos: $r=-0.171$, $P<0.01$; Incrustantes: $r=-0.131$, $P<0.01$. Los únicos octocorales que presentaron una correlación positiva y que ocuparon una zona sin la presencia de otros octocorales fueron los octocorales Varilla ($r=0.1963$, $P<0.01$), los cuales se distribuyeron en las zonas más profundas, en el intervalo de 14 a 21 m, con un promedio de 19 m. Los mapas de distribución y abundancia de cada GMF se presentan a continuación (Fig. 44 y 45).

| Especie/Género | GMF | % 1 | % 2 |
|---|-------------|------------|------------|
| <i>Leptogorgia</i> sp. | Varilla | 1.6 | 0.25 |
| <i>Pseudopterogorgia</i> sp. | Plumoso | 7.88 | 1.22 |
| <i>Pterogorgia</i> sp. | Navaja | 27.93 | 4.33 |
| <i>Eunicea</i> sp. <i>Muricea</i> sp. | Cálices | 24.16 | 3.74 |
| <i>Plexaurella</i> sp. <i>Pseudoplexaura</i> sp. | Arbustivo | 16.28 | 2.52 |
| <i>Plexaura</i> sp. | Candelabro | 15.42 | 2.39 |
| <i>Briareum asbestum</i> <i>Erythropodium caribeorum</i> | Incrustante | 6.68 | 1.03 |

Tabla 7. Pertenencia de cada género/especie de octocorales a los GMF y el porcentaje de cobertura de cada GMF dentro del GGF (%1) y en todo el muestreo (%2).

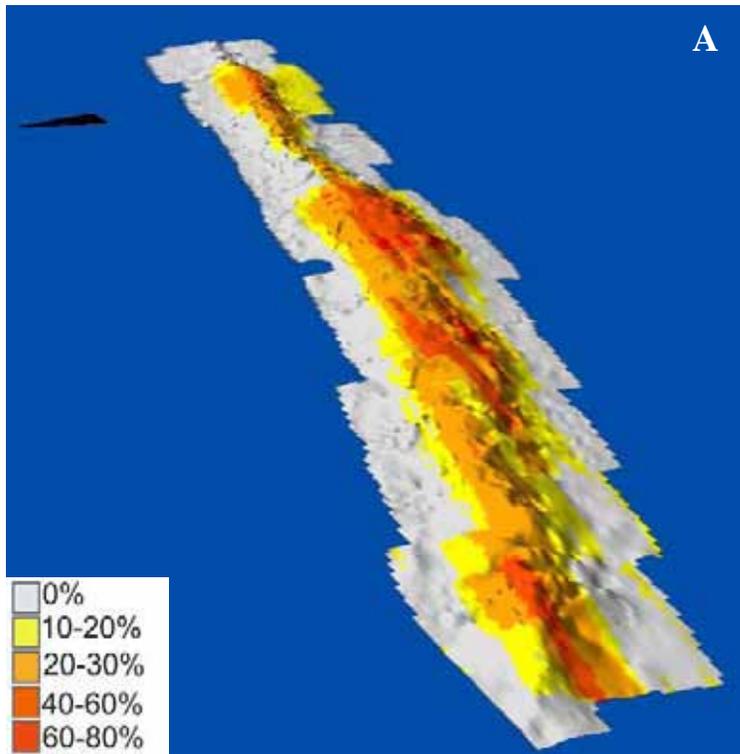
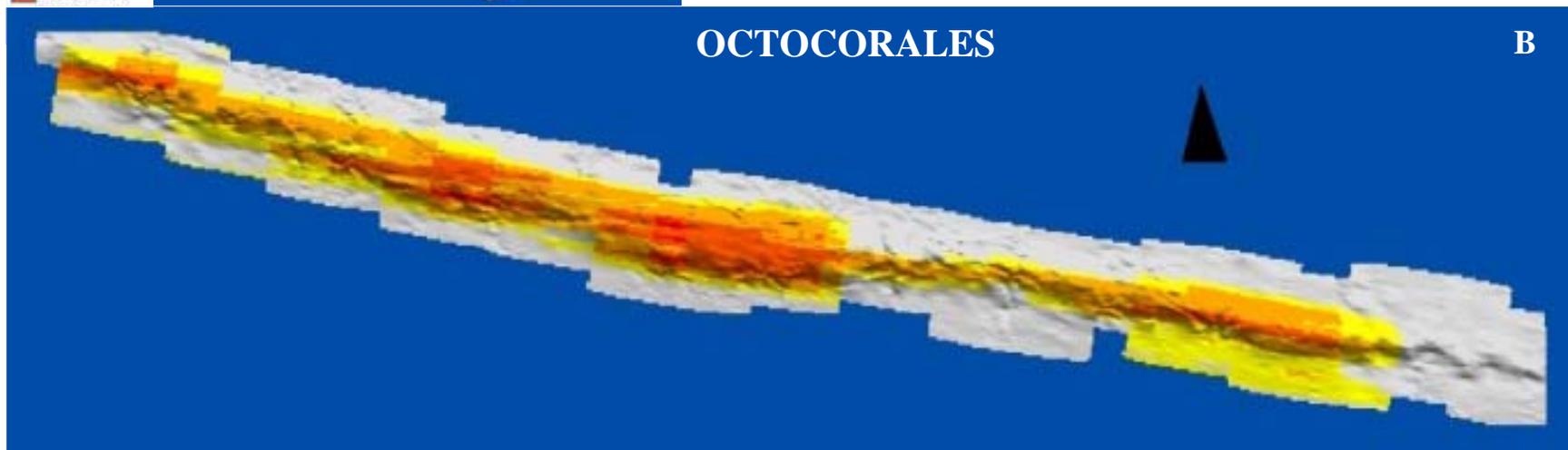


Figura 43. Modelo tridimensional con vista desde el oeste (A) y desde arriba (B) de la distribución y abundancia (% de cobertura) de octocorales en el arrecife Madagascar.

El modelo final de la interpolación fue el siguiente:

$$0.020671 * \text{esférico}(58.843, 58.843, 9.0) + 0.0081128 * \text{Nugget}$$

Puede notarse que los valores más grandes de abundancia se encuentran en las zonas someras, a todo lo largo de la plataforma arrecifal, acrecentando su densidad en la parte central y más ancha del arrecife.



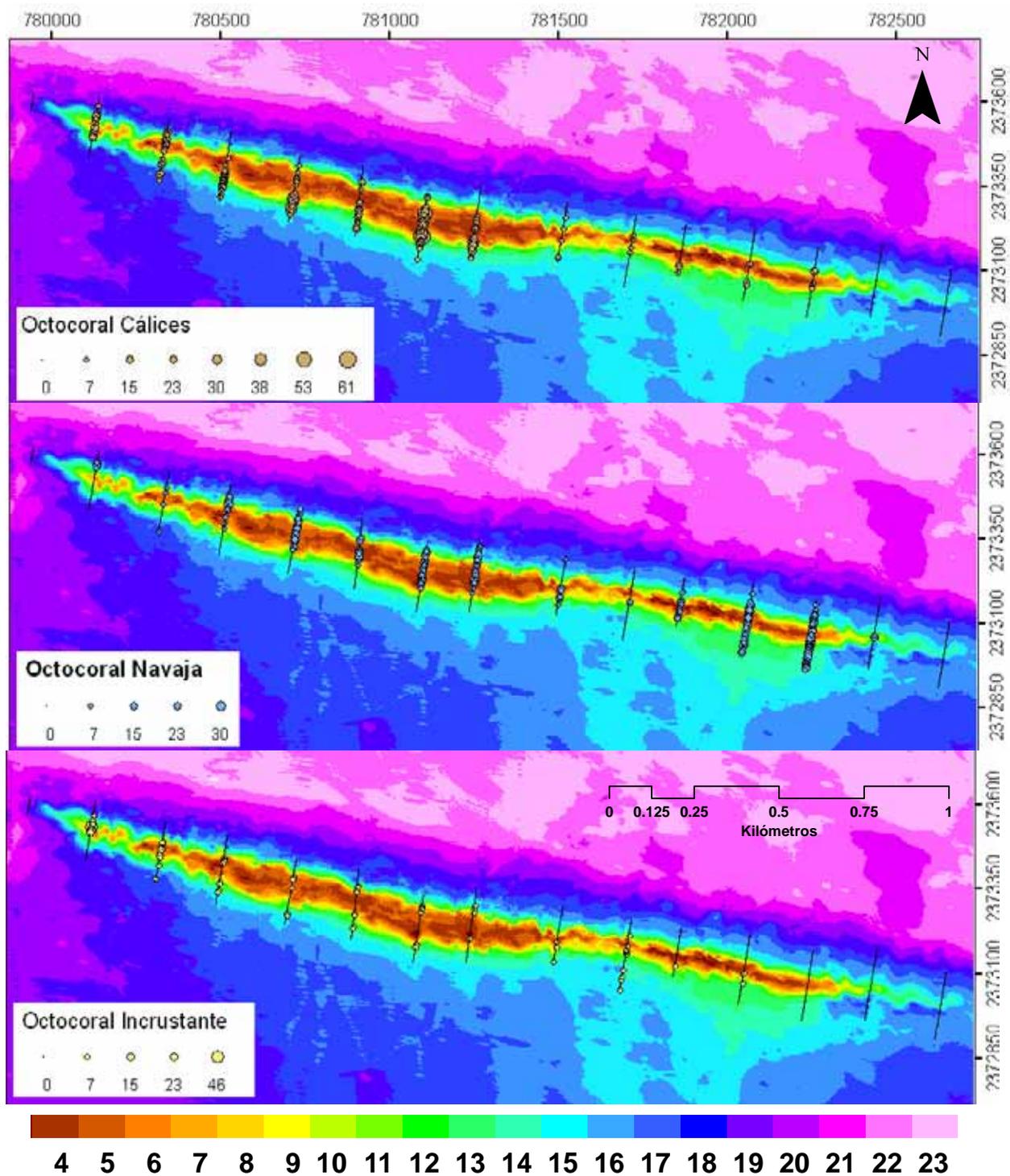


Figura 44. Distribución y cobertura (% de abundancia) de los GMF de octocorales: Incrustantes, Navajas y Cálices en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la profundidad en metros.

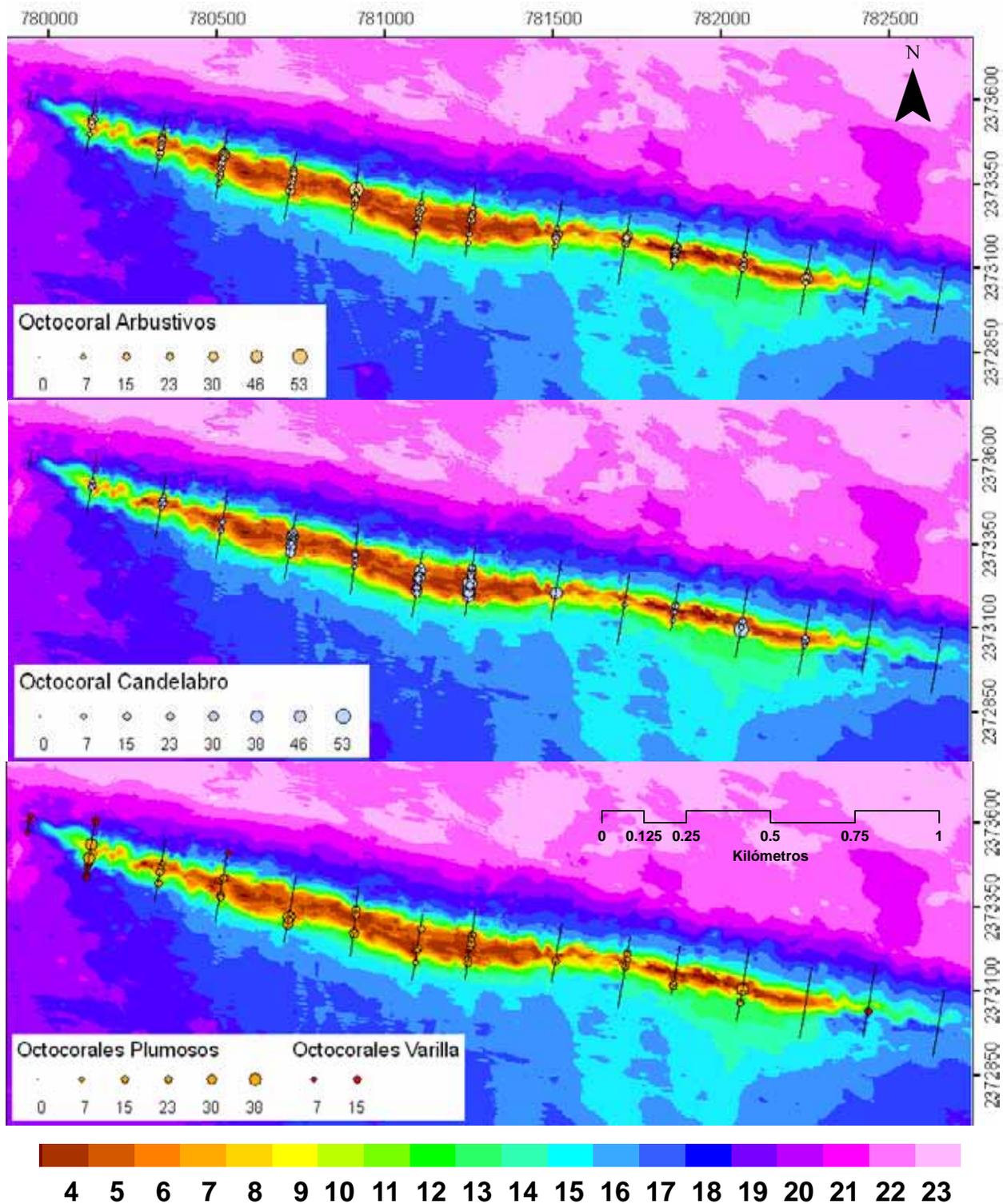


Figura 45. Distribución y abundancia (% de cobertura) de los GMF de octocorales: Arbustivos, Candelabros, Plumosos y Varillas. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Esponjas

Las esponjas abarcaron 1.96 % de la cobertura total del muestreo, superadas únicamente por los octocorales y las macroalgas (Fig. 36). También ocuparon el tercer lugar en cuanto a la distribución, encontrándose en 105 de las 579 fotografías del muestreo. Por otro lado, los análisis espaciales mostraron que la variación entre los valores de abundancia de unas regiones y otras no fue grande, por lo que la autocorrelación de los datos fue muy baja y la interpolación geostatística resultó insatisfactoria (Fig. 46). Esto puede explicarse con base en que la gran mayoría de ellas se concentró en las regiones someras del arrecife, con unas cuantas en zonas profundas, por lo que realmente no se presentó un gradiente de abundancia bien definido, pero sí una estacionalidad. Por ello, los valores de abundancia que muestra la figura 48 deben tomarse con cautela; sin embargo, la distribución que se muestra es correcta, al compararse con la figura 47, donde se muestra la distribución y la abundancia de las esponjas con valores sin interpolar.

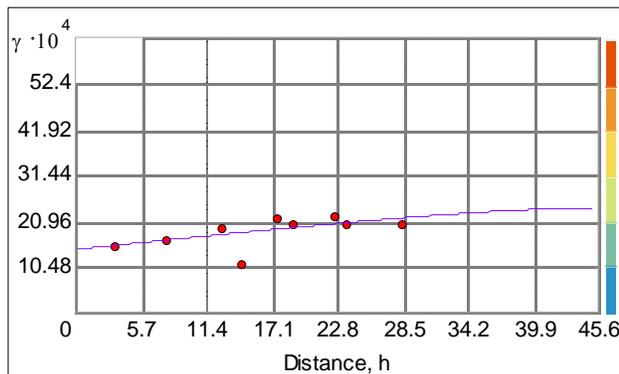
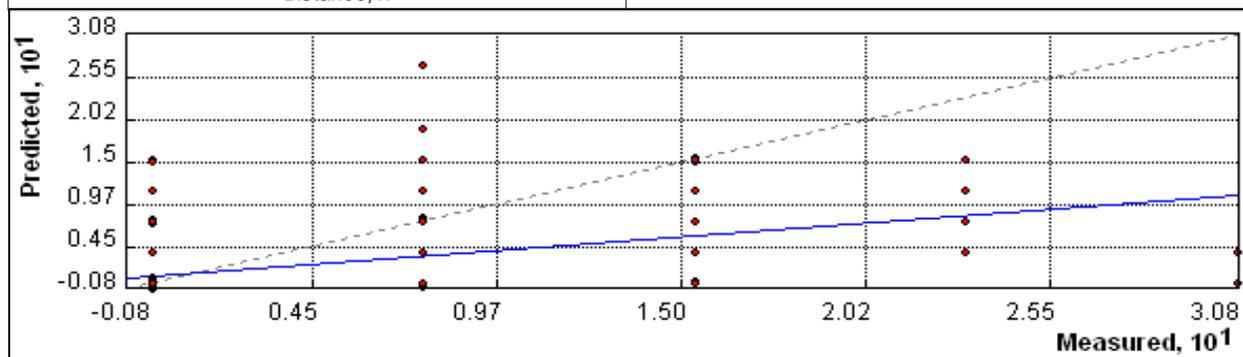


Figura 46. Variograma en dirección 42° (izquierda) y gráfica de regresión lineal ($y = 0.322 * x + 0.008$) de la validación cruzada (abajo) de la interpolación de esponjas. El variograma muestra poca autocorrelación espacial pues la semivarianza solo se incrementa un poco. La gráfica de regresión evidencia la gran desviación de las predicciones (línea azul) respecto a la realidad (línea punteada).



A pesar de sólo haber podido identificar algunas especies, todas ellas fueron clasificadas dentro de cuatro GMF: Incrustantes, Masivas, Tubulares y Esféricas (Tabla 8). Entre estos, las esponjas Masivas fueron las más abundantes con 59 %, seguidas de las Tubulares (15.5 %), las Esféricas (15.5 %) y finalmente las Incrustantes (10 %). La distribución vertical de todo el GGF fue de 10 m en promedio, en un intervalo de 5 a 19 m de profundidad, esto es, desde lo más somero a lo más profundo del muestreo. En ese sentido, en general se encontró una correlación negativa entre las abundancias y la profundidad ($r=-0.324$, $P<0.01$), evidenciando su preferencia por sustratos consolidados y someros. Así, los diferentes GMF se estratifican ligeramente, aunque no significativamente ya que sus intervalos se llegan a empalmar, siendo las esponjas Masivas las que ocuparon las zonas más someras (promedio 9 m), seguidas de las Tubulares (10.5 m), Incrustantes (11.5 m) y finalmente las Esféricas (12.6 m). Adicionalmente los análisis de correlación entre las abundancias y la profundidad fueron significativos para las Masivas ($r=-0.322$, $P<0.01$) y Tubulares ($r=-0.1465$, $P<0.01$), no así para las Incrustantes ($r=-0.017$, $P>0.05$) y Esféricas ($r=-0.05$, $P>0.05$).

| Especie | GMF | 1% | 2% |
|---|--------------|--------|--------|
| <i>Cliona delitrix</i> | Incrustantes | 10 % | 0.2 % |
| <i>Cf Niphates amorpha</i> <i>Aiolochoiria crassa</i> | Masivas | 59 % | 1.15 % |
| <i>Aplysina fistularis</i> <i>Callyspongia vaginalis</i> | Tubular | 15.5 % | 0.3 % |
| <i>Esponja1</i> <i>Esponja2</i> <i>Esponja3</i> | Esférica | 15.5 % | 0.3 % |

Tabla 8. Pertenencia de las especies de esponjas a cada GMF y la cobertura de cada uno de estos en el GGF (1%) y en todo el muestreo (2%)

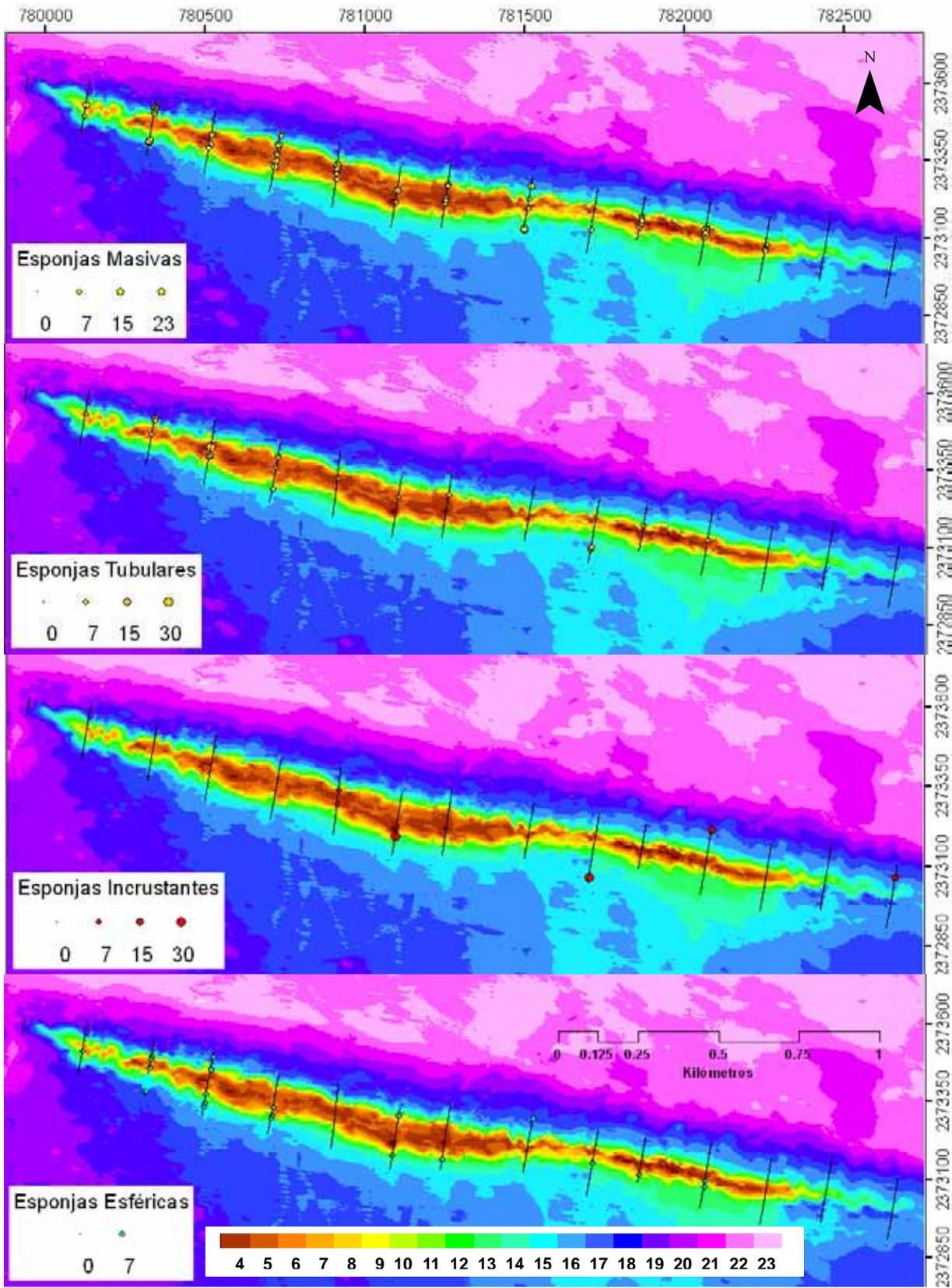
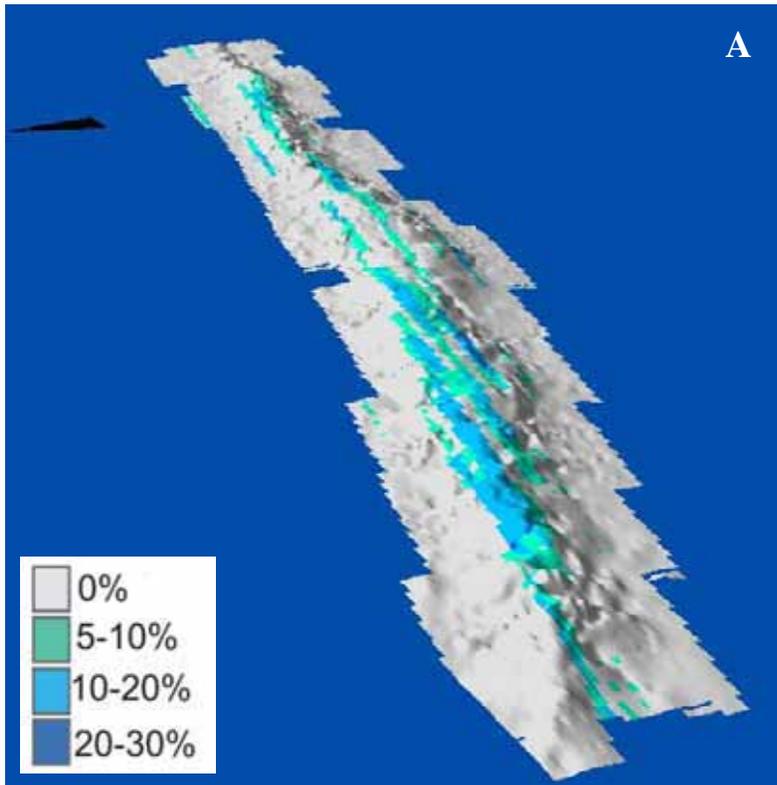


Figura 47. Distribución y coberturas (%) de los GMF de esponjas en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.



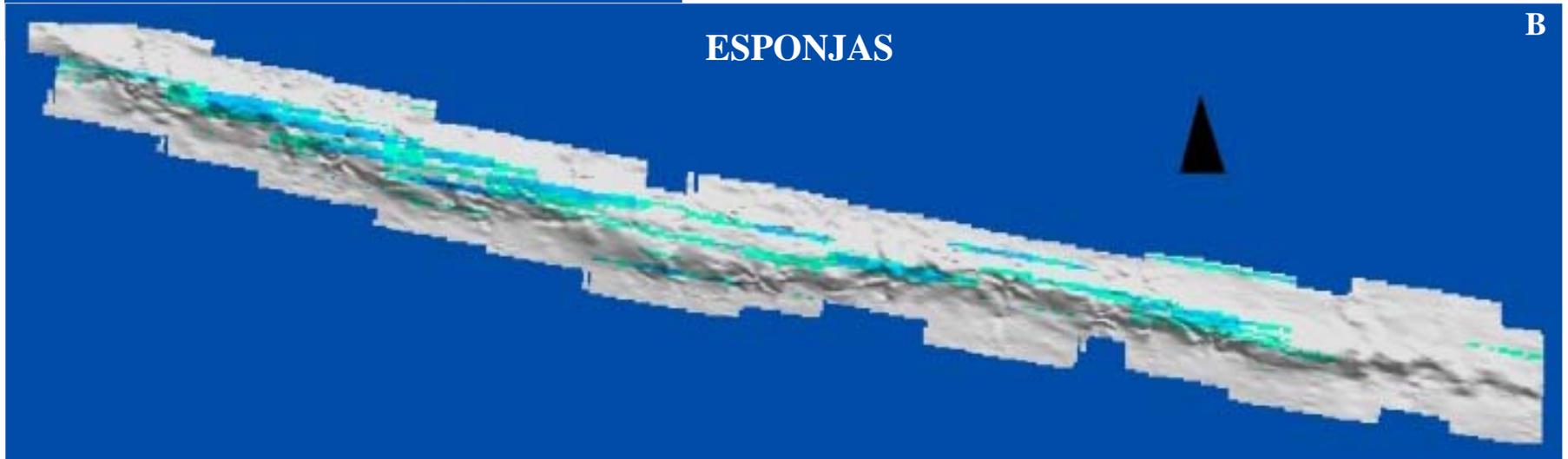
A

Figura 48. Modelo tridimensional con vista desde el oeste (A) y desde arriba (B) de la distribución y abundancia (% de cobertura) de esponjas en el arrecife Madagascar.

El modelo final de la interpolación resultó el siguiente:

$$0.0010146 * \text{esférico}(47.074, 20.52, 205.3) + 0.0013906 * \text{Nugget}$$

La distribución muestra una predominante distribución de las colonias en las partes someras del arrecife.



ESPONJAS

B

Corales Pétreos

Los corales escleractíneos no presentaron una cobertura importante en el arrecife. Entre todas las especies únicamente se abarcó 0.64% de la cobertura total del muestreo, pues la mayoría de las colonias no abarcaron más de un punto en el análisis de las 36 fotografías donde aparecieron. Sin embargo, *Millepora alcicornis*, especie que no es un coral propiamente dicho, pero por su esqueleto calcáreo se incluye dentro del GGF Corales Pétreos, abarcó por sí sola el 1.25 % de la cobertura total del muestreo, ya que además de aparecer en 57 de las 579 unidades muestrales, casi el doble que los escleractíneos, también llegó a presentar colonias relativamente extensas de hasta 46% de cobertura del cuadro de muestreo (Fig. 51).

Debido a la pobre abundancia de las colonias de corales escleractíneos, la interpolación geostatística se realizó únicamente con los datos de *M. alcicornis*. Sin embargo, no resultó del todo satisfactoria, ya que los valores de cobertura interpolados no se ajustaron a la realidad, como puede verse en la regresión lineal de la validación cruzada (Fig. 49), no así la distribución que está bien representada (Fig. 50).

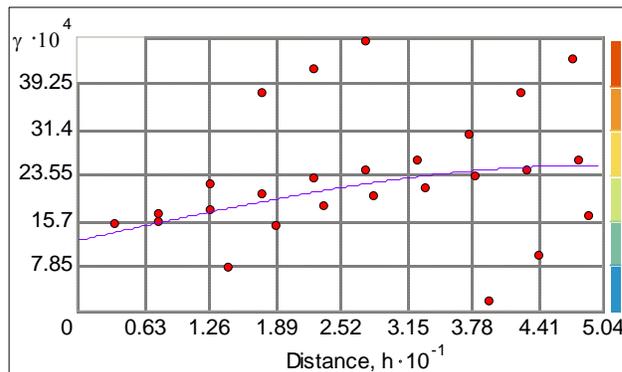
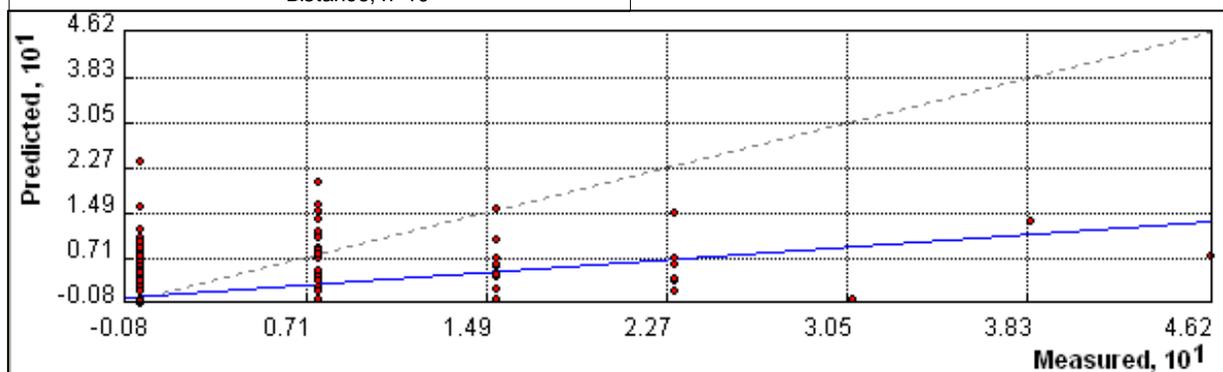


Figura 49. Variograma en dirección 19° (izquierda) y gráfica de regresión lineal ($y = 0.280 * x + 0.004$) de la validación cruzada (abajo) de la interpolación de *M. alcicornis*. El variograma muestra poca autocorrelación espacial, donde a distancias grandes también hay semivarianzas pequeñas. La gráfica de regresión muestra que los valores predichos (línea azul) están por debajo de los valores muestreados (línea punteada).



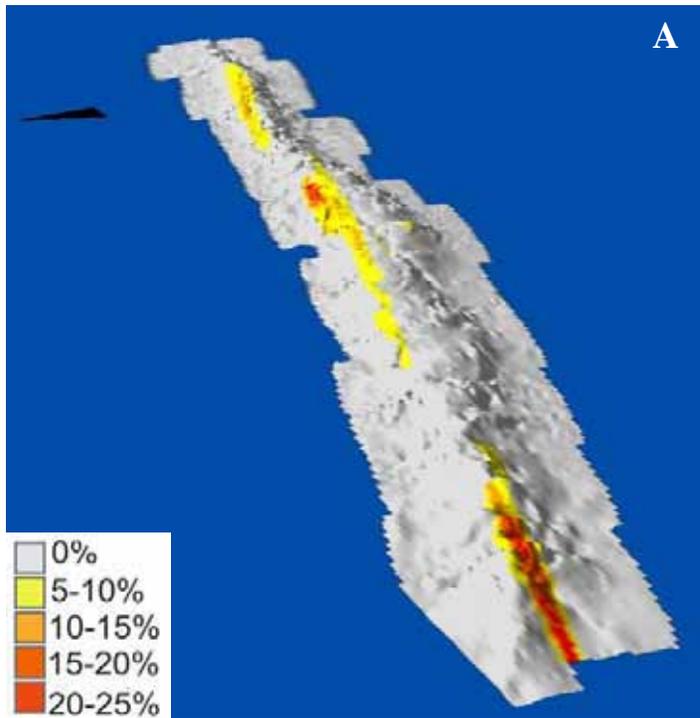
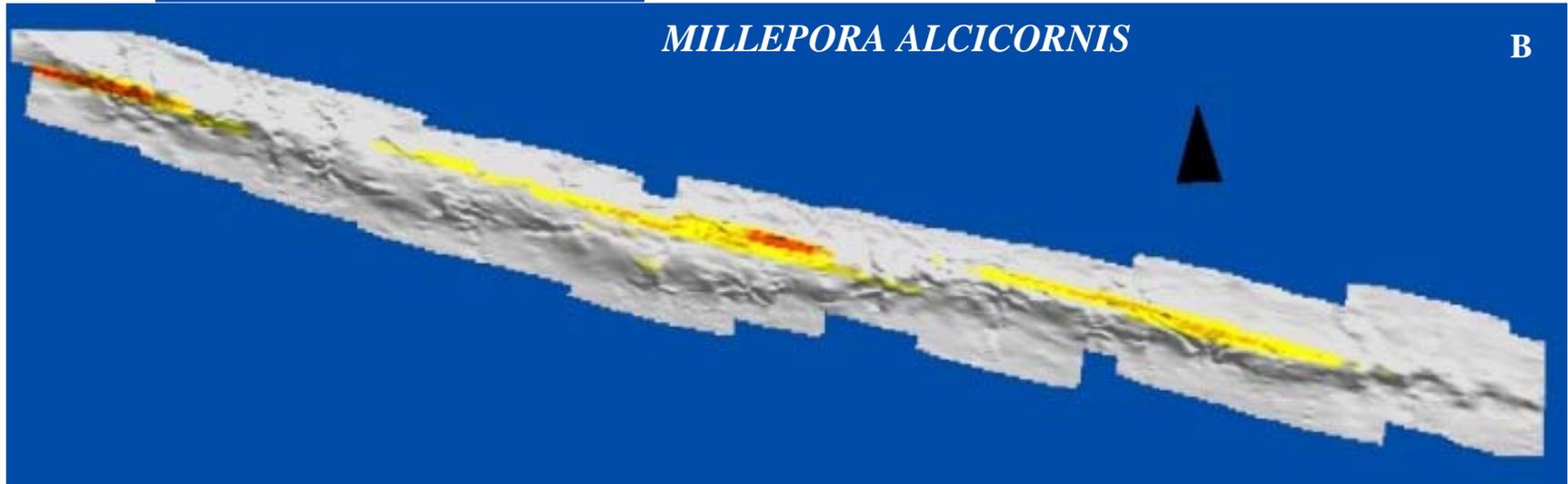


Figura 50. Modelo tridimensional con vista desde el oeste (A) y desde arriba (B) de la distribución y abundancia (% de cobertura) de *Millepora alcicornis* en el arrecife Madagascar.

El modelo final de la interpolación fue el siguiente:

$$0.0012936 * \text{esférico}(49.117, 13.84, 19.1) + 0.0012051 * \text{Nugget}$$

Puede notarse la inclinación de la distribución hacia la parte norte de la plataforma arrecifal.



MILLEPORA ALCICORNIS

B

El pobre desarrollo de los corales escleractíneos no motivó su clasificación en GMF, pues muy pocas veces las colonias alcanzaban crecimientos de unos cuantos centímetros sobre el sustrato. En cuanto a su distribución vertical, sí presentó cierta zonación, pudiéndose diferenciar tres zonas: (1) De 7 a 10 m de profundidad, sobre el macizo arrecifal, se presentaron *Agaricia* sp., *Diploria* sp. y *Madracis* sp.; (2) en la segunda zona, en una región intermedia entre la cresta y la planicie arenosa, se encontraron a *Dichocoenia* sp. (13-16 m), *Oculina* sp. (15-18 m), *Porites* sp. (15 m), *Manicina* sp. (18 m) y *Scholyimia* sp. (12-15 m); y finalmente (3) de 18 a 21 m de profundidad en la planicie arenosa se presentó *Stephanochoenia* sp.. Estos resultados deben interpretarse con cautela por la poca presencia y tamaño de las colonias en el muestreo, que a su vez provoca una correlación no significativa entre su abundancia y la profundidad ($r=0.3438$, $P>0.05$).

Por su parte, *M. alcornis* se distribuyó en la vertical a 9.5 m de profundidad en promedio (intervalo: 5-17 m), ocupando zonas someras y presentando una correlación negativa con la profundidad ($r=-0.2463$, $P<0.01$), mientras que horizontalmente se distribuyó a todo lo largo de la plataforma arrecifal con una tendencia a colonizar más sustrato en la parte norte (Fig. 50 y 51).

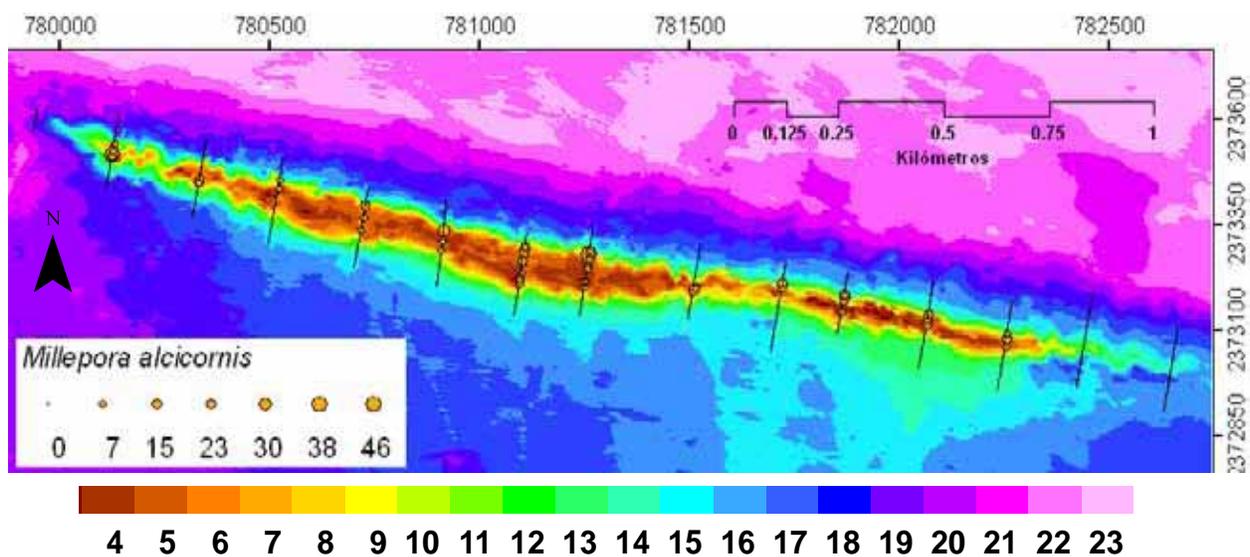


Figura 51. Distribución y abundancia (% de cobertura) de *Millepora alcornis* en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Zoantideos

Los zoantideos presentaron el último lugar en abundancia de todos los GGF, ocupando 1.79 % de la cobertura total del muestreo y presentándose en únicamente 62 fotografías; sin embargo, de forma similar a *M. alcornis*, llegaron a presentar colonias bien desarrolladas abarcando en algunos cuadros cerca del 100 % (Fig. 53). Esta distribución limitada ocasionó, como en el caso de los corales pétreos y las esponjas, que los datos presentaran poca autocorrelación (Fig. 52) y por tanto que la interpolación resultara insatisfactoria, obteniendo valores de abundancia muy bajos respecto a la realidad y que únicamente la distribución de los organismos en el modelo fuera aceptable. En la figura 53 se muestran la distribución y la abundancia con valores sin interpolar.

Se distinguieron tres especies de zoantideos; sin embargo, solo se identificó a *Palythoa caribbearum*, que fue la más abundante. Las otras dos especies sin identificar, que presentaron muy poca cobertura, pertenecen al género *Zoanthus*. La distribución vertical de este GGF resultó bastante acotada a la zona somera del arrecife, a 8 m de profundidad en promedio, y con una correlación negativa con la profundidad ($r=-0.3245$, $P<0.01$); en la horizontal su presencia fue constante a todo lo largo de la plataforma arrecifal (Fig. 53 y 54).

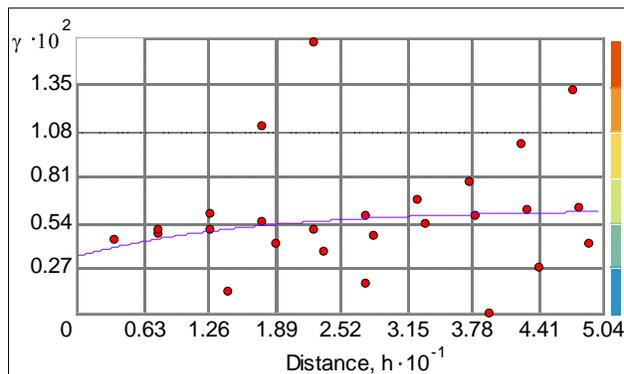
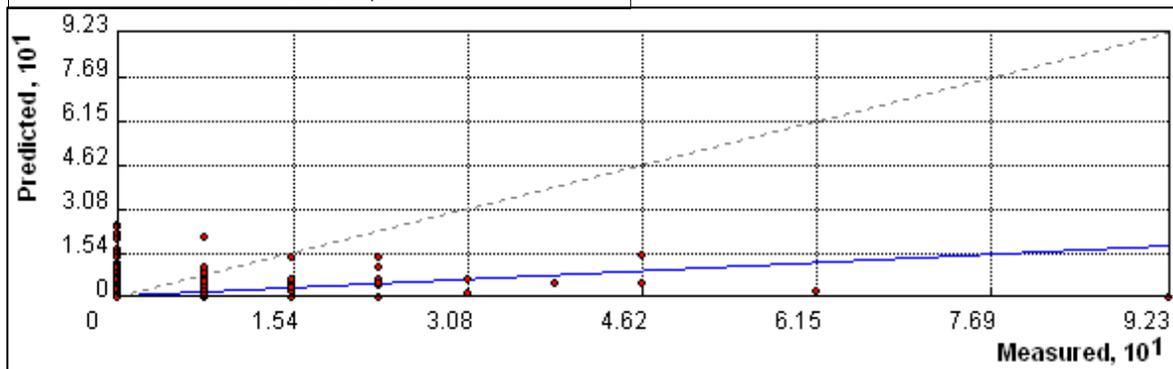


Figura 52. Variograma en dirección a los 18° (izquierda) y gráfica de regresión lineal ($y = 0.311 * x + 0.004$) de la validación cruzada (abajo) de la interpolación de zoantideos. El variograma muestra poca autocorrelación espacial donde a distancias grandes también hay semivarianzas pequeñas. La regresión evidencia la gran desviación de las predicciones (línea azul) respecto a la realidad (línea punteada).



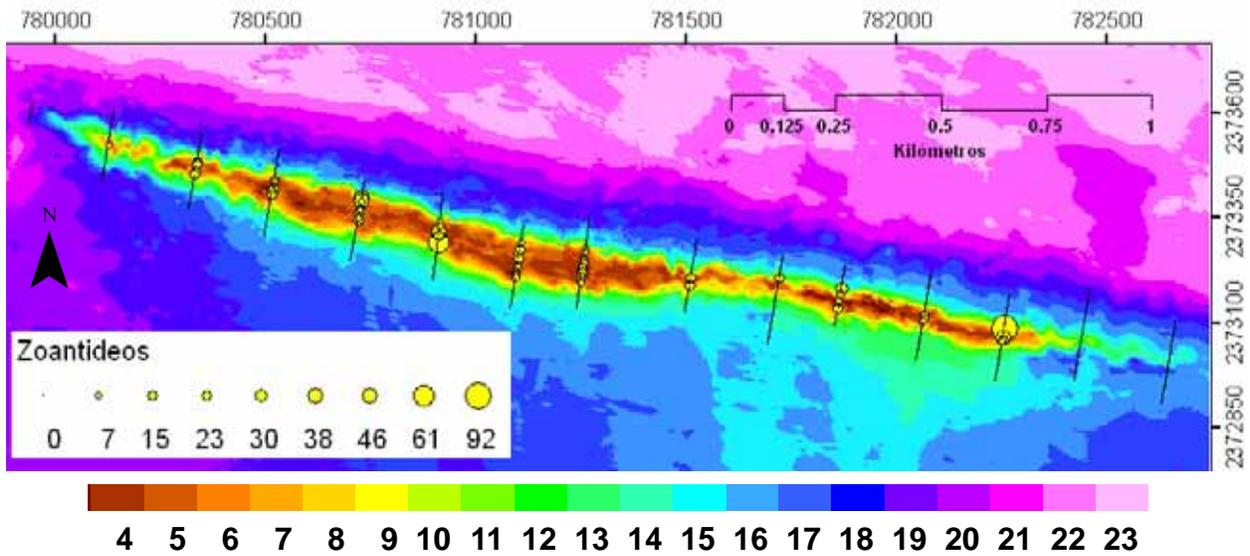


Figura 53. Distribución y abundancia (% de cobertura) de zoantideos en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

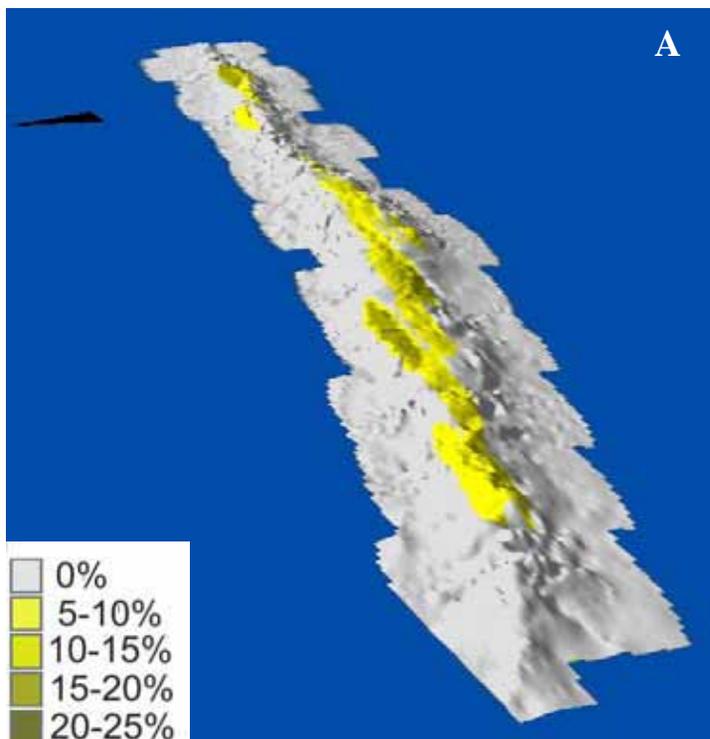


Figura 54. Modelo tridimensional con vista desde el oeste (A) y desde arriba (B) de la distribución y abundancia de zoantideos en el arrecife Madagascar.

El modelo final de la interpolación fue el siguiente:

$$0.0027774 * \text{exponencial}(49.117, 12.393, 17.9) + 0.0033097 * \text{Nugget}$$

La distribución muestra una concentración de las colonias en las partes someras del arrecife, y una inclinación de las coberturas más grandes en la zona norte.



Sustratos

Los sustratos inertes abarcaron 23.1 % de la cobertura total del muestreo, siendo la arena el más abundante con 19.2%, seguida por la roca (2.12 %) y la cascajo (1.74 %). La distribución entre éstas resultó bien diferenciada: la arena en zonas profundas, el cascajo en zonas protegidas (sur) y la roca en lo que podría llamarse propiamente como la formación arrecifal (Fig. 55).

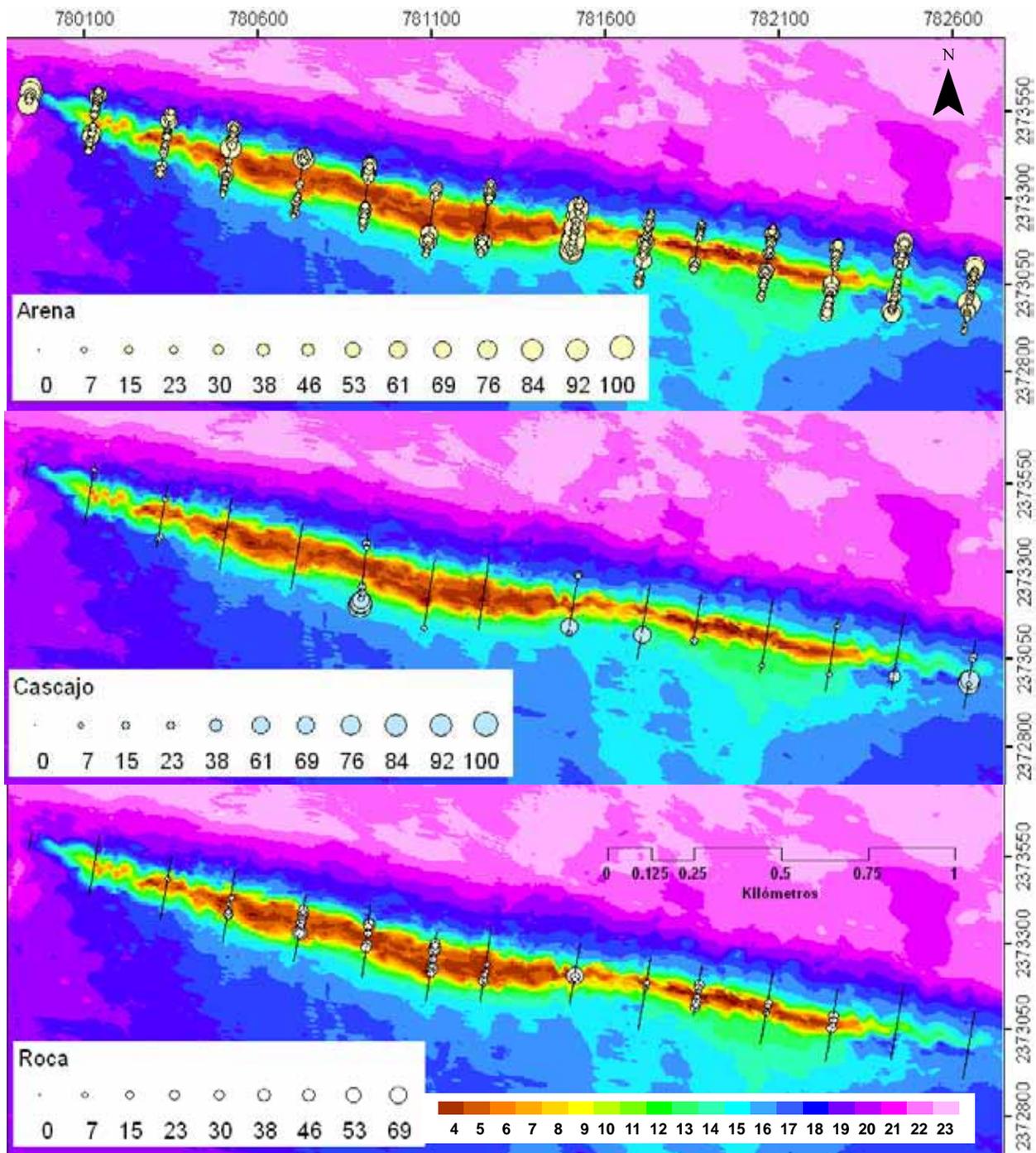


Figura 55. Distribución y cobertura (%) de los sustratos arena, cascajo y roca en el arrecife Madagascar. La barra de colores representa la escala de profundidad en metros.

Hábitats

Para el análisis se formó una matriz con 579 unidades muestrales (fotos) y 35 variables (categorías taxonómicas y tipos de sustrato). Sin embargo, sólo se incluyeron 570 fotografías. Las nueve fotografías eliminadas presentaron una cobertura entre 60% y 100% de la variable Cascajo que fue eliminada por presentar una frecuencia relativa menor que 10%, por lo que la contribución al análisis de esas fotografías era prácticamente nula. Así mismo, solo 20 de las 35 variables originales fueron utilizadas en el análisis de aglomeración de las variables bióticas, ya que 15 no cumplieron con las condiciones referidas en la metodología (Tabla 14 en anexos).

El dendograma del análisis de aglomeración de variables ambientales mostró que el arrecife Madagascar se divide en dos hábitats (Fig. 57). Uno somero con sustrato rocoso que se distribuye a lo largo de la plataforma del arrecife y otro profundo con sustrato arenoso que abarca los frentes de sotavento y barlovento (Fig. 59). Por otro lado, el análisis de aglomeración con las variables bióticas mostró como resultado tres ensambles de especies a una distancia del 30% de la disimilitud máxima alcanzada (Fig. 57), distribuyéndose el segundo en el Hábitat 1, mientras que el primero y el tercero en el Hábitat 2 (Fig. 59).

El Ensamble 1 consistió de una alta cobertura del *Algal* (81%); ésta macroalga presenta un crecimiento denso a manera de césped, distribuyéndose dentro del Hábitat 2 en los extremos del arrecife, siendo mucho mayor en la región este que en la oeste, mientras que verticalmente se encontró a una profundidad de 16.3 m en promedio, al igual que la distribución del GMF de algas Gruesas Correosas (Fig. 41), que también está compuesto prácticamente por esta alga.

El Ensamble 2 se distribuyó claramente dentro del Hábitat 1 (Fig. 59), en las zonas más someras del arrecife (8.27 m de profundidad en promedio) con sustrato de tipo rocoso. Desde el punto de vista de los GGFs, este hábitat está muy competido entre las macroalgas y los octocorales (Fig. 56), dejando en un segundo plano a los zoantideos, corales pétreos y esponjas. Sin embargo, a niveles taxonómicos más bajos no está dominado por ningún taxón específico, a diferencia de los otros dos ensambles (Fig. 60). Entre las macroalgas, las especies *Dyctiota* sp1, *Caulerpa* sp2, *Asparagopsis taxiformis* y *Alga*8 son las más abundantes, aunque esta última también está presente en el Ensamble 4. Por parte de los octocorales, se presentan la mayoría de los GMF (con la excepción del Varilla), pero principalmente se distinguen los Arbustivos y los Candelabro, seguidos por los Navaja y los Cálices, que junto con los restantes igualmente se distribuyen en el Ensamble 3, aunque en menores proporciones. Además, en este ensamble

también se presentan las coberturas más altas de *M. alcornis*, zoantideos y esponjas. Si se comparan los mapas de distribución de estos taxa en la sección anterior con el de este ensamble puede notarse su coincidencia (Fig. 58).

El ensamble 3 también ocupó zonas profundas (15.5 m) con sustrato arenoso (Hábitat 2) en su mayoría y no se restringió a ninguna región en particular en sentido horizontal (Tabla 9). Éste fue claramente dominado por las macroalgas, presentando las coberturas más grandes de todos los ensambles (39%) (Fig. 56); entre éstas, tres especies fueron las principales: (1) El *Alga7*, un alga que forma capas esponjosas de filamentos entrelazados (similar al algodón) y cuya cobertura (25%) es muy importante en las zonas moderadamente profundas de casi todo el arrecife; (2) el alga *Dyctiopteris* sp. (7.45%), un alga laminar que forma matas individuales, aunque en algunas ocasiones llegan a juntarse varias para formar coberturas más densas y (3) el *Alga8* (4.95%) que posiblemente sean cianobacterias. Entre las otras macroalgas que están presentes en menor proporción están *Gracilaria* sp., *Codium* sp., *Halimeda* sp. y *Caulerpa* sp. Adicionalmente están presentes algunos octocorales, principalmente del tipo Navaja y Cálices, dado que algunas UM de este ensamble coincidieron con los límites del Hábitat 1. Sin embargo, aunque éstos son tan abundantes como en el Ensamble 2, no presentan el mismo desarrollo, siendo mucho más pequeños en estas zonas más profundas. También hay pequeñas colonias de esponjas y corales pétreos (Fig. 60) y cabe destacar que los octocorales Varilla son exclusivos de este ensamble.

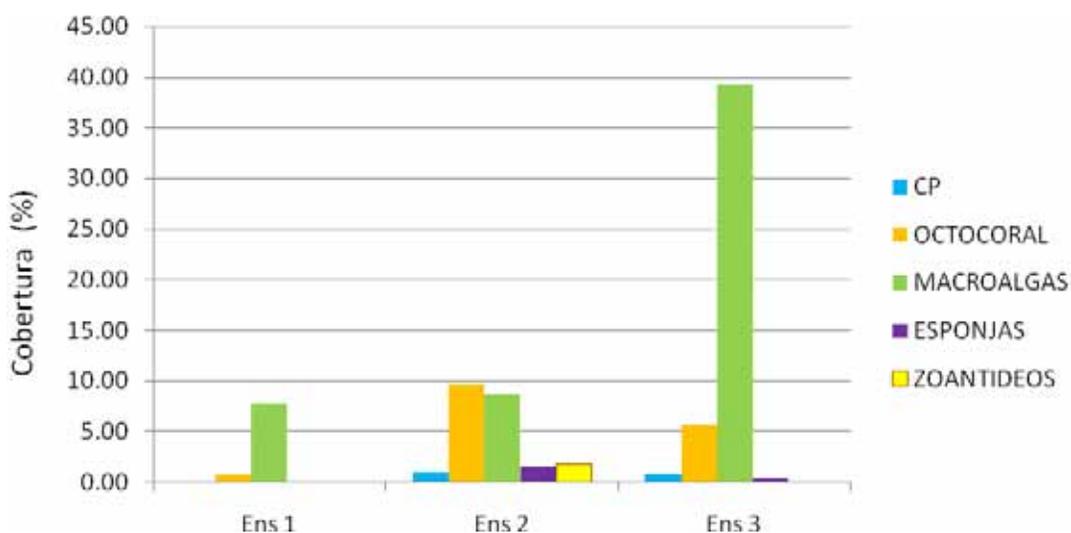


Figura 56. Cobertura de cada GGF en los ensambles de especies (Ens) del arrecife Madagascar.

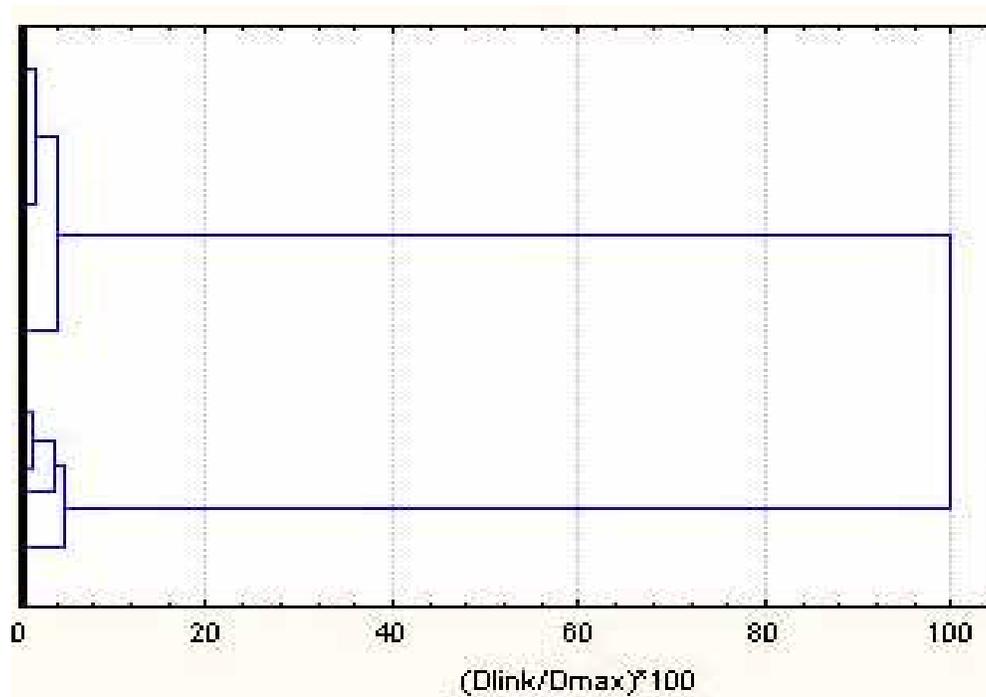


Figura 57. Dendrograma resultante del análisis de aglomeración de las variables ambientales. Se observan dos grupos (hábitats) bien definidos.

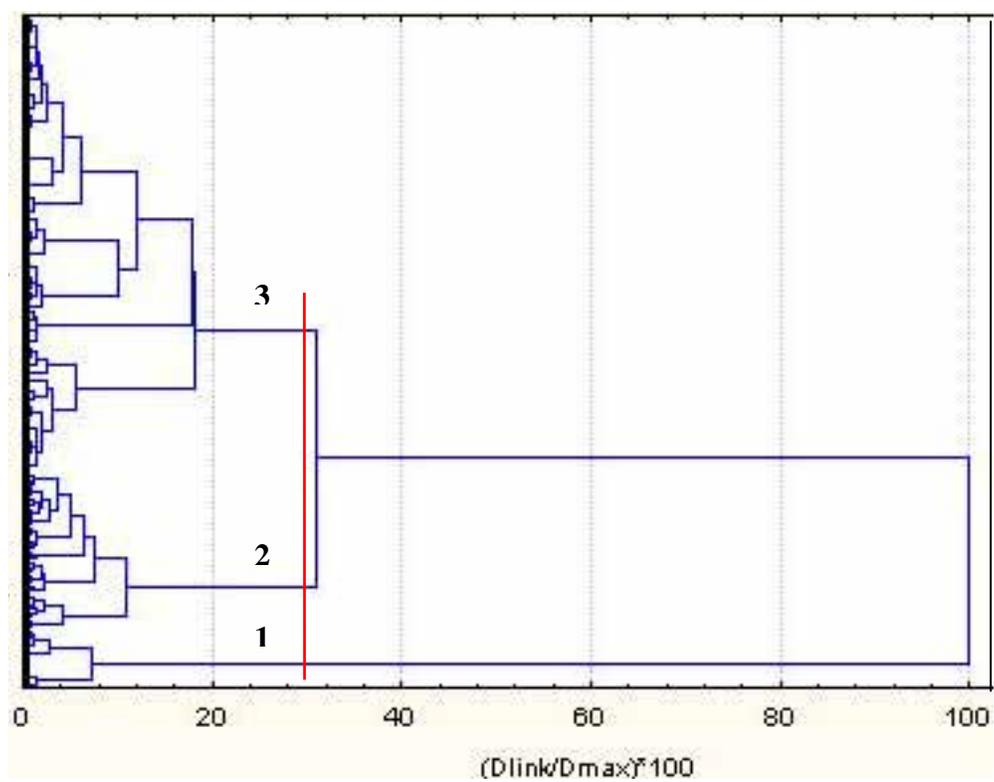


Figura 58. Dendrograma resultante del análisis de aglomeración de las variables bióticas. Se observan tres grupos (ensambles) distintos a 30% de la distancia máxima alcanzada.

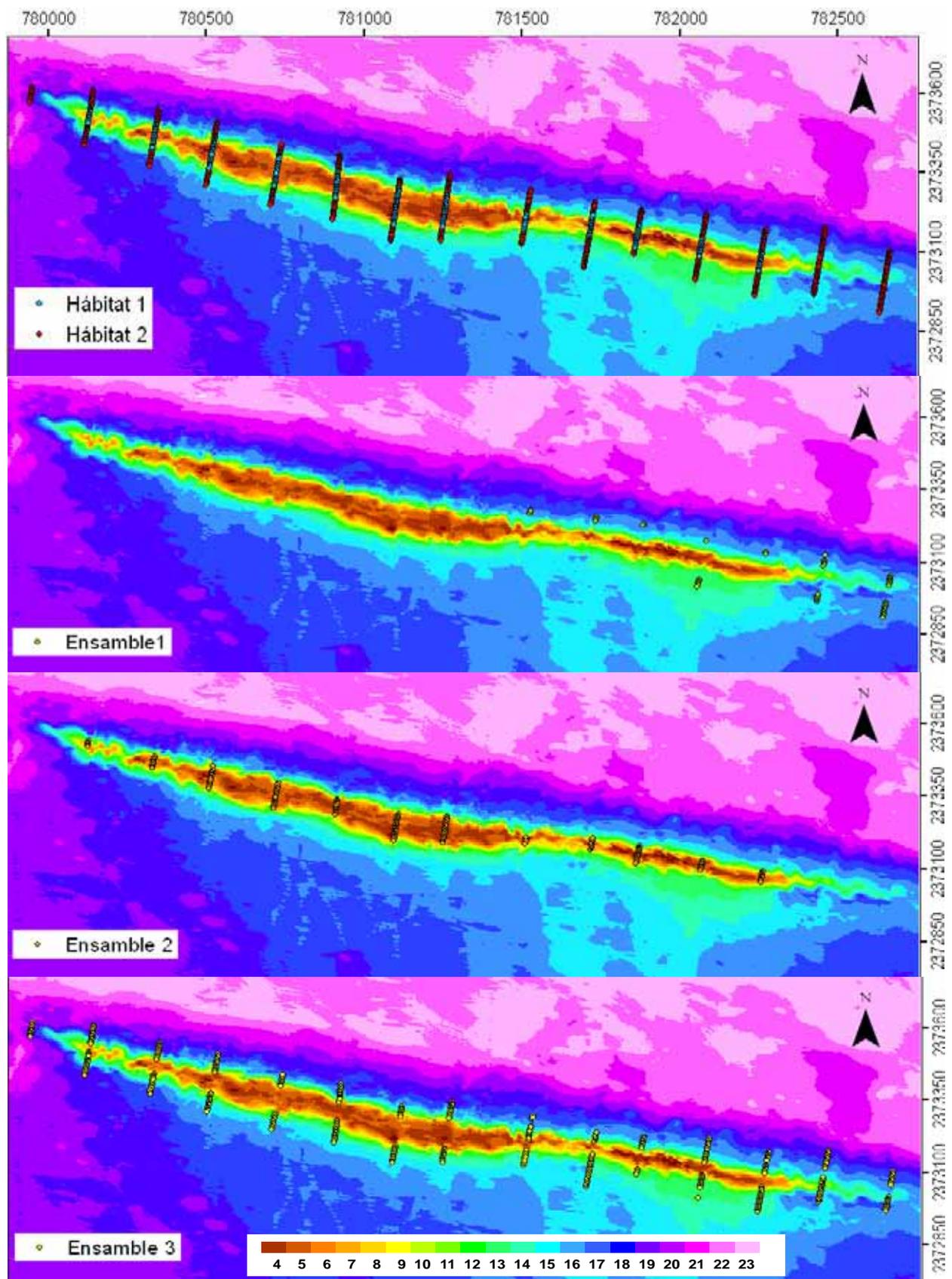


Figura59. Mapas de distribución de los hábitats y ensambles de especies del arrecife Madagascar.

Tabla 9. Descripción de los hábitats del arrecife Madagascar y de los ensambles de especies que los habitan.

| Hábitat | Características ambientales y espaciales | Ensamble | Biota relevante y sus coberturas (%) |
|---------|--|----------|---|
| 1 | Profundidad promedio: 16.3 m | 1 | <i>Alga1</i> (81) |
| | Sustrato Arenoso | 3 | <i>Alga7</i> (25) <i>Dyctiopteris</i> sp (7.5) <i>Alga8</i> (5) |
| 2 | Profundidad promedio: 8.27 m | 2 | <i>Alga8</i> (10) <i>Dyctiota</i> sp (10) <i>A. taxiformis</i> (6) <i>Caulerpa</i> sp2 (5) Oct. Candelabros (9) Oct. Arbustivos (9) Oct. Navaja (8) Oct. Cálices (7) Zoantideos (7) Esponjas (6) <i>M. alcornis</i> (4) |
| | Sustrato Rocoso | | |
| | 90 % Plataforma 6.9 % Barlovento 2.7 % Sotavento | | |

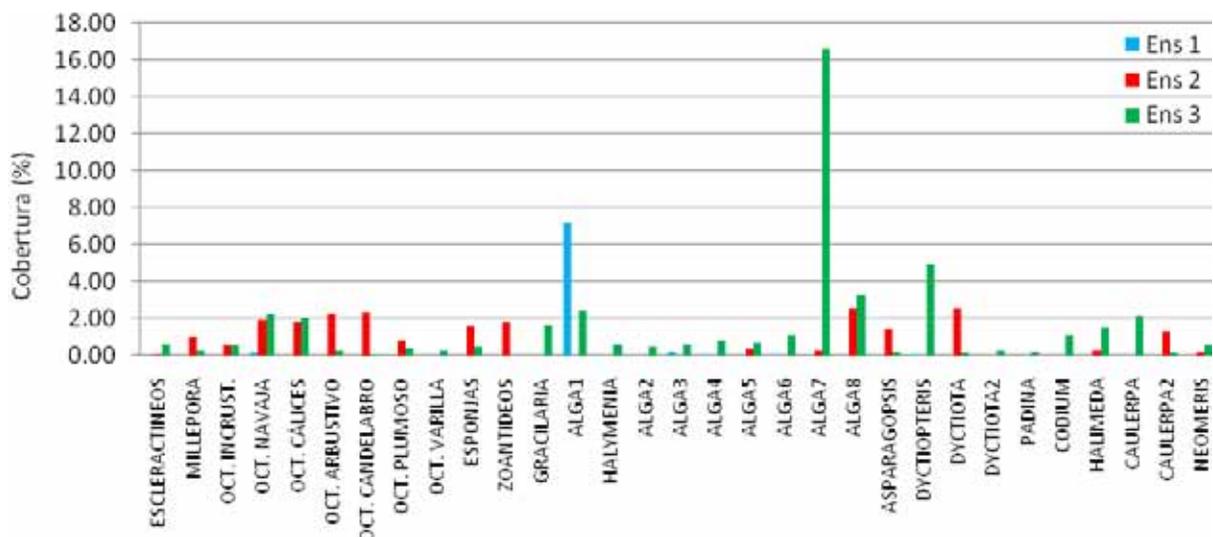


Figura 60. Proporciones (%) de cada variable biótica en cada uno de los ensambles (Ens) del arrecife Madagascar.

DISCUSIÓN

Antes de comenzar los muestreos para conocer la composición, distribución y abundancia de la taxa de la comunidad epibentónica del arrecife Madagascar, se planteó la hipótesis de que esta última se diferenciaría en tres regiones: frente arrecifal (zona norte; expuesta), plataforma arrecifal (zona centro; somera) y sotavento arrecifal (zona sur; protegida), siguiendo la teoría ecológica arrecifal actual (Hughes 1989); sin embargo, esto no fue demostrado tanto por los resultados del análisis de distribución y abundancia de cada GGF como por el análisis multivariado de aglomeración, al menos no totalmente, ya que sí fue posible distinguir claramente la plataforma arrecifal, representada por el Hábitat 1, pero no hubo una distinción entre la zona de sotavento y la de barlovento, que resultaron ser el Hábitat 2. La explicación del por qué estos resultados puede alcanzarse analizando el impacto que pueden tener algunas variables ambientales, así como algunas relaciones bióticas, en los distintos hábitats.

Hábitat Profundo

El Hábitat 2 comprendió dos ensambles de especies distintas (1 y 3) que ocupan las zonas profundas y arenosas del arrecife y sus alrededores; El ensamble 1, a diferencia del ensamble 3, presentó una distribución espacial muy bien acotada, formando una especie de cinturón alrededor del arrecife únicamente en el extremo este por el *Algal* (Tabla 9; Fig. 59), lo cual puede que se deba a la profundidad, ya que si observamos la Figura 59, nos daremos cuenta que en el extremo opuesto del arrecife donde las coberturas de esta alga son muy inferiores, se presentan profundidades superiores. En qué le afectaría esto, es algo que este estudio no puede explicar.

Por otro lado, la distribución de las especies del Ensamble 3 no se regionalizó como esperábamos, dado que se encontraron abundancias similares de las mismas especies tanto en la zona norte de barlovento como en la sur de sotavento, a pesar de que el patrón general de corrientes de la zona golpea directamente el frente arrecifal, lo cual rechaza nuestra hipótesis de zonación horizontal. Para explicar esto, podemos considerar dos alternativas:

- 1) Que las especies del Ensamble 3 están bien adaptadas a las distintas condiciones ambientales que se presentan en ambos lados del arrecife, como distintas intensidades de las corrientes y tasas de sedimentación.

- 2) Es posible que en realidad las condiciones ambientales que se presenten en ambos lados del arrecife no sean lo suficientemente distintas, pues los patrones de las corrientes presentados anteriormente (Fig. 31) son vectores promedio, es decir, su dirección es variable. Esto puede permitir que haya una composición y una diversidad de especies muy parecida en ambos lados del arrecife, sin que necesariamente las especies tengan intervalos amplios de tolerancia para las diferentes variables ambientales.

Algo que apoya la segunda hipótesis planteada es la fisiografía del arrecife, ya que a diferencia de algunos arrecifes del Banco de Campeche (Logan 1969), el arrecife Madagascar no se ha desarrollado lo suficiente como para presentar una laguna, la cual ayuda a estabilizar los sedimentos y crear ambientes protegidos de depositación (Scoffin 1970). Esta situación crearía una diferenciación en las condiciones ambientales de uno y de otro lado. En cualquiera de los dos escenarios, pareciera que la corriente no juega un papel estructurador determinante de la comunidad en los ambientes profundos. Es probable que, aparte del tipo de sustrato y la profundidad (iluminación), las interacciones bióticas jueguen un papel importante y en ese sentido la corriente sea un factor más bien regulador, al remover de vez en cuando masas algales con una fijación débil al sustrato, liberando espacio para ser colonizado nuevamente.

Hábitat Somero

La plataforma arrecifal se diferenció bien del frente y el sotavento arrecifal. La mayor iluminación y las corrientes superficiales más fuertes por la menor profundidad, aunadas al sustrato sólido y bien consolidado que se presenta, proporcionan las condiciones para que se establezca una comunidad distinta a la de los hábitats profundos.

La gran cobertura de los octocorales en esta zona se puede deber a la corriente que incrementa su velocidad por el efecto de embudo que se provoca cuando ésta choca con el macizo arrecifal, forzándola a moverse hacia la zona más somera y favoreciendo la alimentación de estos organismos, aumentando la probabilidad de que los pólipos capturen su alimento y así se eleve su tasa de alimentación, optimizando su desarrollo. Por otro lado, las fuertes corrientes no los deben afectar, dado que tienen una gran capacidad de fijación al sustrato y una buena

flexibilidad que les permite soportar la fuerza del agua en movimiento, por lo que no sólo no les es negativa si no que les resulta positiva. Sin embargo, algo interesante a este respecto es una perceptible distribución diferenciada entre los GMF de octocorales Cálices y Navaja (Fig. 44), donde los primeros presentan una tendencia a distribuirse más hacia la zona de sotavento y los segundos hacia barlovento. Este patrón puede explicarse simplemente por la mayor o menor resistencia a la corriente que unos y otros presentan. Como su nombre lo indica, los octocorales Navaja presentan una forma más hidrodinámica en sus brazos, siendo éstos planos y muy flexibles, además de crecer en un plano, mientras que los brazos de los octocorales Cálices son más gruesos y cilíndricos y su crecimiento es más arbustivo, presentando más resistencia, lo que posiblemente les dificulte su alimentación cuando unos brazos cubren a otros al flexionarse debido a la corriente en las zonas de barlovento.

Por otro lado, el resto de los taxa que habitan la cresta del arrecife, como las macroalgas *Dyctiotas* o *A. taxiformis*, las esponjas masivas *N.amorpha*, *A.crassa*, los zoantideos y *M. alcicornis* presentan un crecimiento adaptado perfectamente a colonizar zonas con corrientes fuertes. Además, la distribución que presenta *M. alcicornis* en la parte norte de la plataforma arrecifal (Fig. 50) es característica de ciertas especies de corales pétreos, como las *Acroporas*, debido a los beneficios que les proporcionan las corrientes. Así mismo, puede que al ocupar los espacios del norte de la plataforma arrecifal, éstos reduzcan la ardua competencia que debe existir por el alimento con los octocorales, los zooantideos y las esponjas, ya que no tiene a nadie que le obstruya y/o filtre la corriente que transporta su alimento (plancton).

Entonces, debido a que de alguna manera sí fue posible distinguir algunos patrones de distribución espacial en referencia a la corriente, es posible que esta sí estructure a algunos taxa de la comunidad arrecifal de la zona somera, no siendo esto suficiente para diferenciar la región de barlovento de la de sotavento y clasificarlas como hábitats distintos, porque el GGF dominante son las macroalgas que se distribuyen ampliamente en los hábitats profundos. No obstante, tal vez haya otros patrones de distribución, pero pueden no ser muy evidentes, de tal forma que las técnicas de muestreo aquí empleadas no sean capaces de detectar.

Condición Arrecifal

El diagnóstico del estado de “salud” del arrecife Madagascar lamentablemente es desfavorable, ya que la diferencia de las coberturas de macroalgas (55.7 %) respecto a los corales pétreos (1.88 %) es simplemente abrumadora. Esta carencia de los principales organismos “constructores” puede llevar a la pérdida progresiva de la complejidad topográfica que proporciona múltiples y distintos microhábitats que diferentes organismos ocupan, por lo que si estos se pierden, la biodiversidad de igual forma se reduce con ellos.

A pesar de que los arrecifes de coral son sistemas muy complicados y dinámicos y que este estudio cuenta con información limitada, una vez más me atreveré a proponer varios modelos hipotéticos explicativos, esta vez del porqué las colonias de coral del arrecife Madagascar son tan pobres (Fig. 61), considerando tres puntos clave que según la literatura conllevan al cambio de dominancia de los corales a las macroalgas (Moberg & Folke 1999): (1) Reducción de las poblaciones de peces herbívoros (Rogers 1985; Hughes 1994; Jackson *et al.* 2001; Pauly *et al.* 2002; Bruckner 2005; Beger & Possingham 2008); (2) sedimentación y eutrofización altas (Tomascik & Sander 1987; Rogers 1990; Te 1997; Goreau *et al.* 1997; Anthony & Larcombe 2000; Babcock & Smith 2000) y (3) el efecto perturbador de los huracanes (Woodley *et al.* 1981; Rogers 1993; Jáuregui 2003; Gardner *et al.* 2005) y los “nortes” (Tunnell 1988).

Las tasas de la pérdida de heterogeneidad topográfica depende de varios factores. Las variables ambientales que producen erosión, como el oleaje o las corrientes, a la larga irán reduciendo el volumen arrecifal, pero si además se presentan organismos erosionadores, la pérdida del arrecife puede acelerarse considerablemente (Hubbard 1997). En este estudio se registró la presencia de este tipo de organismos como la esponja incrustante *C. delitrix* y lo que sospechamos sean tapetes de cianobacterias (*Alga8*), como sucede en otros arrecifes (Thacker & Paul 2001); ambos grupos son importantes erosionadores arrecifales en el Caribe (Glynn 1997), la abundancia de *C. delitrix* es reducida, pero el *Alga8* abarca un área considerable (5.8%; Tabla 6). De forma adicional, durante el muestreo se observaron comúnmente “escuelas” de peces loro de alrededor de seis individuos que también erosionan el arrecife (Glynn 1997). La pérdida de complejidad puede conllevar a su vez a la pérdida de refugio para peces herbívoros que ayudan a mantener las coberturas de macroalgas reducidas (Moberg & Folke 1999). Si estos peces dejan de

regular el crecimiento algal, éstas incrementan sus coberturas impidiendo el reclutamiento de los corales, lo que a fin de cuentas reduce o detiene la formación de refugios donde los peces pueden protegerse. Así, se puede formar una retroalimentación positiva que desemboca en la culminación de las macroalgas (Fig. 61). Es posible que esto esté sucediendo en el arrecife Madagascar, dada la constante perturbación que recibe por parte de los pescadores del Puerto de Sisal. Esto puede verse apoyado por los resultados del estudio de Martínez-Portilla (2008), quién mostró una interesante relación entre la reducción de la biomasa de peces (65% → 19%) y un aumento de las actividades pesqueras en este arrecife durante la época de lluvias o verano.

Pero aunque los peces herbívoros no puedan controlar el crecimiento de las algas, es evidente que los corales escleractíneos están siendo estresados directamente, ya que por ejemplo los octocorales y *M. alcornis* presentan coberturas más amplias, lo que nos dice que se están reproduciendo. Esto sugiere que hay otras variables en juego que reducen la habilidad de los corales escleractíneos para competir, y que, por el contrario, favorecen la multiplicación de las macroalgas.

La sedimentación es una de las variables que probablemente tenga que ver con la poca cobertura que presentan los escleractíneos, ya que tiene varios efectos negativos potenciales: (1) el aumento de la turbidez del agua por los sedimentos suspendidos, lo que provoca una reducción en la tasa fotosintética de los corales; (2) los sedimentos en algunos casos pueden obstruir o dificultar la alimentación de los pólipos al bloquear sus orificios orales, aunque hay algunos que llegan a alimentarse de las bacterias que se encuentran en las partículas lo suficientemente pequeñas para ser engullidas; (3) los corales invierten cantidades importantes de energía secretando mucosa para remover los sedimentos que cubren a los pólipos; aunque la habilidad y la eficiencia para remover los sedimentos son específicas de la especie (Stafford-Smith 1993); además (4) aquellas partículas que sean transportadas por corrientes rápidas pueden causar heridas en los corales, y en ocasiones (5) los pólipos pueden llegar a morir de asfixia si son incapaces de remover los sedimentos que los cubren. En cualquiera de los casos los corales invierten energía para sobrevivir que bien podrían estar utilizando para crecer o reproducirse, lo que a su vez disminuye su capacidad de competir con otros organismos arrecifales, provocando su declive (Rogers 1990; Anthony & Larcombe 2000).

En este caso, el intervalo de profundidades que abarca el arrecife y sus inmediaciones no es muy amplio. La profundidad máxima a la que se encontró una colonia de coral osciló los 20 m,

donde la cantidad de luz que puede penetrar es más que suficiente para que se desarrollen colonias extensas de corales masivos, a menos que se presenten condiciones de alta turbidez, que no necesariamente tiene que estar ligado con altas tasas de sedimentación, pero es una posibilidad. En contraste, la profundidad mínima del arrecife (plataforma arrecifal) fue de 5 m, donde todavía hay más luz y especies de *Montastrea* y *Acroporidae* se pueden desarrollar bien (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003), lo cual no sucede aquí. Otra cosa que tiene que ver con que el crecimiento vertical del arrecife no sea muy extenso, es que implica que los sedimentos de la plataforma de la cual surge, puedan resuspenderse y alcanzar fácilmente las zonas más someras del arrecife, dando un “baño” de arena a las colonias estén donde estén. En esto muy posiblemente tengan que ver los continuos fenómenos meteorológicos en la región, como los nortes, las tormentas y los huracanes (Fig. 60) (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003). Todos estos fenómenos son fuentes de oleaje y turbulencia que pueden acrecentar la turbidez y sedimentación; esto se apoya en el hecho de que otros arrecifes de esta misma región, más desarrollados en la vertical y que se ven sometidos a los mismos fenómenos meteorológicos, sí han tenido grandes coberturas coralinas (Logan 1969; Farrel *et al.* 1983; Chávez 1985; Ferre-D’Amare 1985), inclusive de especies reportadas como sensibles a altas tasas de sedimentación como *Acropora cervicornis*, *A. palmata* o *Montastrea anularis* (Rogers 1983). Por otro lado, los octocorales, los zoantideos, las esponjas y las macroalgas no se ven tan afectados por la sedimentación. Los octocorales además deben aumentar la sedimentación en la plataforma arrecifal, ya que amortiguan la velocidad de la corriente, provocando que los sedimentos se depositen. Este proceso es aún más desfavorable para los corales escleractíneos. En este estudio la única especie que se observó con grandes extensiones fue *Diploria strigosa*, la cual precisamente ha sido reportada como una de las especies más resistentes a altas tasas de sedimentación (Rogers 1983), aunque los grandes cabezos individuales de ~2 m de altura que forma, son extremadamente escasos y están dispersos por el arrecife. Para otras especies aquí encontradas como *Agaricia agaricites*, *Porites astreoides*, *Stephanocoenia michelinii* y *Dichocoenia stokesi* existen resultados encontrados de varios estudios (Rogers 1990) en cuanto a su resistencia a la sedimentación.

Otro factor que ha demostrado tener una gran importancia en la regulación de la estructura de la comunidad arrecifal en muchas partes del mundo es la eutrofización (Lapointe 1997). La gran abundancia de macroalgas encontradas en el arrecife Madagascar nos puede indicar la

existencia de altas concentraciones de nutrientes en las aguas. En ese sentido Martínez-Portilla (2008) registró en su reciente estudio en este arrecife, tanto concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, siglas en inglés), como de fósforo reactivo soluble (SRP, sus siglas en inglés), y en ambos casos los niveles registrados durante las distintas épocas del año resultaron similares o superiores a los límites reportados por otros estudios en eventos de florecimientos masivos algales (Lapointe 1997). En ninguna época del año los registros de Martínez-Portilla (2008) de DIN y SRP para Madagascar adquirieron los valores que un arrecife de coral “sano” debería tener en teoría (~0). Por otro lado, se ha reportado que en la Península de Yucatán existe una variación periódica en la biomasa del alga *Gracilaria cornea* (Orduña-Rojas & Robledo 2002), donde en la época de lluvias (junio-septiembre) se presentan los valores más altos, y durante las otras estaciones se sufre una reducción drástica debido a las bajas temperaturas; esto es importante por el aumento de las actividades pesqueras y la reducción de la biomasa de peces antes mencionado que puede facilitar la dominancia algal en el arrecife. El presente estudio se llevó a cabo justo en la época de lluvias, por lo que en referencia a Orduña y Robledo (2002), se debió haber registrado las coberturas algales más grandes del año de por lo menos *Gracilaria* sp.. En nuestro estudio esta alga presentó una frecuencia y una abundancia relativas bajas en comparación con otras especies (Tabla 14, en anexos), por lo que aunque posteriormente se dé una reducción de la biomasa algal, las especies con coberturas importantes en esta época, probablemente aún mantendrán abundancias importantes. Además, el estudio de Cúcio (2007) llevado a cabo de abril a julio (secas) no reportó abundancias reducidas de macroalgas en este arrecife. En ese sentido, es probable que en ninguna época del año el GGF macroalgas reduzca su cobertura lo suficiente para permitir que los corales escleractíneos se desarrollen. Cabe recalcar que estos niveles de nutrientes reportados por Martínez-Portilla (2008), de permanecer así de altos de manera continua, deben ser considerados como una seria amenaza para la subsistencia del ecosistema a largo plazo, ya que no sólo favorecen el incremento de la biomasa algal, sino que también reducen la capacidad de reproducción de los corales (Tomascik 1991; Miller & Hay 1996), inhiben el asentamiento y la supervivencia de las larvas de coral (Birkeland 1977; Ward & Harrison 1997) y a largo plazo pueden producir condiciones anóxicas que perjudican a corales y herbívoros (Lapointe & Matzie 1996).

Es de notar que durante los muestreos, no sólo nos pudimos percatar de la reducida abundancia de corales escleractíneos vivos, sino también de la de restos de coral muerto; no

fueron observados ni esqueletos en posición de crecimiento ni depósitos de pedacería. Esto es interesante y nos lleva, por una parte a preguntarnos desde hace cuánto tiempo es que las coberturas de corales escleractíneos son tan bajas, y por otra a pensar en dos posibles respuestas: (1) los arrecifes han permanecido con coberturas ínfimas de corales escleractíneos desde hace mucho tiempo, o (2) el declive de la comunidad de corales escleractíneos es relativamente reciente, pero el arrecife no presenta una barrera de protección suficientemente alta para permitir la acumulación de la pedacería de coral. El segundo punto viene apoyado si se considera la frecuencia de tormentas y huracanes que han pasado en las cercanías e incluso sobre el propio arrecife durante el siglo pasado y comienzos del actual (Fig. 60), los cuales pueden levantar y transportar grandes cantidades de bloques coralinos a grandes distancias; sin embargo, esto no explica porqué sí se observaron depósitos de cascajo, conformado por conchas de moluscos, esqueletos del algas calcáreas y rodolitos. Los huracanes y las tormentas, perjudican principalmente a los corales escleractíneos que tardan mucho tiempo en reclutar nuevos individuos, mientras que por el otro lado favorecen el dominio de las macroalgas que aprovechan los espacios liberados por las fuerzas del oleaje o la corriente para crecer e impedir que larvas de otros GGF se establezcan (Hughes 1994). Esto también puede explicar la ausencia de especies de coral con forma de crecimiento ramificada, ya que éstas son más susceptibles a ser dañadas por los huracanes (Woodley *et al.* 1981). Por la zona de estudio durante los últimos 100 años aproximadamente, han pasado 16 huracanes (Fig. 63) con un promedio de ocurrencia de un huracán cada 6.8 años. Ésta es una frecuencia alta en realidad, pues hasta la fecha no hay evidencia de que un arrecife se recupere a su estado anterior después de 8 años (Gardner *et al.* 2005), por lo que es probable que los huracanes hayan contribuido de manera sinérgica, junto a todos los factores expuestos anteriormente, al deterioro de la comunidad coralina.

Resumiendo las hipótesis, las coberturas y las extensiones bajas en general presentadas por los corales escleractíneos en este estudio pueden deberse a que éstos están sometidos a regímenes intensos y frecuentes de estrés por sedimentación, niveles elevados de nutrientes y el impacto histórico de huracanes y tormentas, todo lo cual favorece la dominancia por parte de macroalgas. La figura 63 muestra de manera simplificada las interrelaciones y los efectos de las variables mencionadas sobre los grupos biológicos más importantes del arrecife.

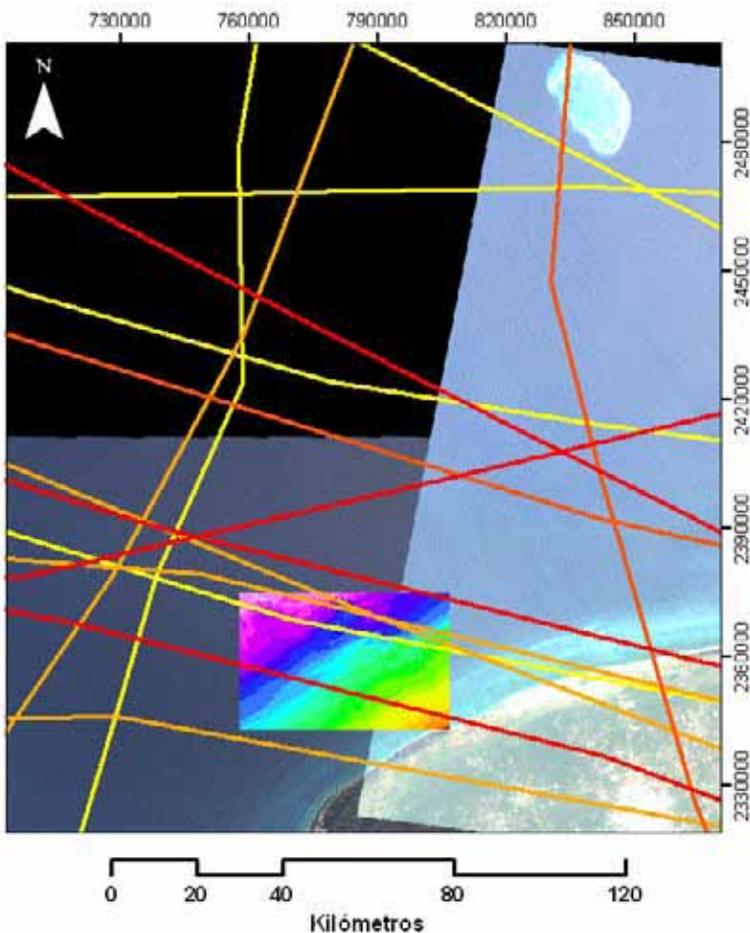


Figura 62. Trayectorias de huracanes que han atravesado por la zona de los arrecifes del estudio desde el año 1902 al 2005 (Fuente: NHC/NOAA <http://maps.csc.noaa.gov/hurricanes/viewer.html>).

- Categoría 4
- Categoría 3
- Categoría 2
- Categoría 1

Finalmente, tomando en cuenta las hipótesis planteadas, de acuerdo con el Modelo de Dominancia Relativa (Littler & Littler 1984b), el arrecife Madagascar se puede ubicar en el peor de los escenarios posibles, donde la resiliencia es reducida debido a una actividad de herbivoría baja (control *top-down*) y con una concentración de nutrientes elevada (control *bottom-up*), lo conlleva a un ecosistema dominado por macroalgas frondosas (macroalgas filamentosas, laminarias, ramificadas, gruesas correosas). De esta manera, aunque en realidad actualmente el arrecife provea numerosos microhábitats a diversos organismos y con ello beneficie a las poblaciones cercanas con bienes y servicios, es posible que estos beneficios se pierdan en un futuro, ya que la complejidad topográfica de base actual es producto del crecimiento coralino del pasado. Y aunque las esponjas y octocorales también proporcionen microhábitats y aumenten la heterogeneidad del sustrato, si los corales pétreos de la actualidad no aumentan sus abundancias, esta complejidad se puede ir perdiendo debido a la erosión. Hay que considerar que no se discutieron otro tipo de fenómenos perjudicadores para el ecosistema arrecifal como los eventos

IV. CONCLUSIONES

Los arrecifes aquí estudiados presentan dimensiones espaciales reducidas, con un desarrollo arrecifal “inmaduro”. Sin embargo, se trata de ecosistemas escasos en esta región de la plataforma de Yucatán, por lo que no dejan de ser importantes.

Podemos concluir con toda seguridad que las capas digitales batimétricas realizadas en este estudio representan un buen avance en la información batimétrica disponible tanto de los arrecifes Sisal, Madagascar y Picos de Serpiente como de su área circundante. Estos mapas constituyen el primer eslabón para la creación de un Sistema de Información Geográfica que ayude a integrar la enorme cantidad de información requerida para comprender mejor el funcionamiento de estos ecosistemas, al brindar las bases para la planeación de futuras investigaciones biológicas, oceanográficas, geológicas, etc., ya sea en los mismos arrecifes o en sus áreas circundantes.

Por otro lado, la segunda parte del estudio dejó clara la imagen general de la estructura de la comunidad epibentónica del arrecife Madagascar, observándose la presencia de todos los grupos funcionales que un arrecife de coral “debe” poseer, sin embargo las altas proporciones de macroalgas y las bajas proporciones de corales escleractíneos sugieren que hay un estado de deterioro, al igual que muchos arrecifes en otras partes del mundo; para conocer con seguridad cuál es la dinámica y la tendencia de la comunidad se necesita elaborar un plan de monitoreo multifactorial (Littler & Littler 2006). Sin embargo, a pesar del diagnóstico negativo de la salud arrecifal, hay que recalcar que actualmente el arrecife Madagascar brinda bienes y servicios (Martínez-Portilla 2008), y tiene la capacidad para seguirlos proveyendo, por lo que es un ecosistema con un alto valor para las poblaciones humanas próximas a él y cuya importancia no debe ser subestimada.

Este estudio ha aportado conocimientos importantes sobre estos arrecifes, pero también plantea varias líneas de investigación a seguir en un futuro, esperemos próximo. Todas las hipótesis expuestas en las discusiones en este estudio han sido con el único propósito de fomentar su verificación por parte de otros científicos, para que en dado caso se tomen las medidas correctas para su protección o aprovechamiento sustentable.

V. REFERENCIAS

- Acosta-González, G. Caracterización del hábitat arrecifal: hacia el desarrollo de SIGs en sistemas coralinos. 2005. Tesis de Maestría, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Aguilar-Ontiveros, D. Estructura de la comunidad bentónica del arrecife de Majahual, Quintana Roo, México. 1998. Tesis de Maestría, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Allison, G. W., Lubchenco, J. & Carr, M. H. (1998). Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation. *Ecological Applications*, 8, S79-S92.
- Anthony, K. R. N. & Larcombe, P. (2000). Coral reefs on turbid waters: sediment-induced stress in corals and likely mechanisms of adaptation. *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium*, 1, 239-244.
- Aronson, R. B. & Swanson, D. W. (1997). Video surveys of coral reefs: uni- and multivariate applications. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 1441-1446.
- Aronson, R. B. & Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25-38.
- Babcock, R. & Smith, L. (2000). Effects of sedimentation on coral settlement and survivorship. *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium*, 1, 245-248.
- Basu, A. & Saxena, N. (2007). A review of shallow-water mapping systems. *Marine Geodesy*, 22, 249-257.
- Beger, M. & Possingham, H. P. (2008). Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. *Marine Ecology Progress Series*, 361, 1-13.
- Bello-Pineda, J. & Hernández-Stefanoni, J. L. (2007). Comparing the performance of two spatial interpolation methods for creating a digital bathymetric model of the Yucatan submerged platform. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2, 247-254.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *nature*, 429, 827-833.
- Birkeland, C. (1977). The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium*, 1, 15-21.
- Birkeland, C. (1997). Introduction. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 1-12). Chapman & Hall, New York.
- Blanchon, P. & Perry, Ch. (2004). Taphonomic differentiation of *Acropora palmata* facies in cores from Campeche Bank Reefs, Gulf of Mexico. *Sedimentology*, 51, 53-76.

- Brander, L. M., Beukering, P. V. & Cesar, H. S. J. (2007). The recreational value of coral reefs: a meta-analysis. *Ecological Economics*, 63, 209-218.
- Britton, J. C. & Morton, B. C. (1989). *Shore ecology of the Gulf of Mexico*. University of Texas Press, Texas.
- Bruckner, A. W. (2005). The importance of the marine ornamental reef fish trade in the wider caribbean. *Revista de Biología Tropical*, 53, 127-137.
- Built, C., Diaz-Avalos C., Signoret M. & Montagnes D. (2003). Spatial structure of planktonic ciliate patches in a tropical coastal lagoon: an application of geostatistical methods. *Aquatic Microbial Ecology*, 30, 185-196.
- Caloz, R. & Collet, C. (1997). Geographic information systems (GIS) and remote sensing in aquatic botany: methodological aspects. *Aquatic Botany*, 58, 209-228.
- Chávez, E. (1985). A comparative analysis of Yucatan coral reefs. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium*, 6, 355-361.
- Chávez, E. & Hidalgo, E. (1988). Los arrecifes coralinos del Caribe noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 15.
- Chávez, E. (1997). Sampling design for the study of Yucatan reefs, northwestern Caribbean. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 1465-1470.
- Connell, J. H. (1997). Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs*, 16, 101-113.
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16, 39-46.
- Costanza, R., d'Arge, R., Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P. & Van den Belt, M. (1999). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature*, 387, 253-260.
- Cúcio, A. C. Descrição das comunidades de corais dos recifes de Sisal, Banco de Campeche, México. 2007. Universidad Nacional Autonoma de México/Universidade Lusofona de Humanidades e Tecnologias.
- Cuevas, E., Abreu-Grobois, F. A., Guzmán-Hernández, V., Liceaga-Correa, M. A. & González-Garza, B. (2008). Satellite telemetry to elucidate hawksbill's secrets in the Yucatan Peninsula, Mexico. *28th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*.
- Dahdouh-Guebas, F. (2002). The use of remote sensing and GIS in the sustainable management of tropical coastal ecosystems. *Environment, Development and Sustainability*, 4, 93-112.
- Done, T. J. (1992). Phase shifts in coral reefs communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247, 121-132.
- Fagerstrom, J. A. (1987). *The Evolution of Reef Communities*. Wiley, New York.

- Farrel, T. M., C.F.D'Ellia, L.Lubbers & L.J.Pastor (1983). Hermatypic coral diversity and reef zonation at Cayo Arcas, Campeche, Gulf of Mexico. *Atoll Research Bulletin*, 270, 1-7.
- Ferre-D'Amare, A. R. (1985). Coral reefs of the mexican Atlántic: A review. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium*, 6, 349-354.
- Ferre-D'Amare, A. R. (1995). Prospección ecológica de los arrecifes coralinos de los Cayos Arcas y Triángulos, Campeche, México. *Sian Ka'an Serie Documentos*, 4, 40-48.
- Fleming, K., Johnston, P., Zwartz, D., Yokoyama, Y., Lamberck, K. & Chappell, J. (1998). Refining the eustatic sea level curve since the Last Glacial Maximum using far- and intermediate-fields cites. *Earth and Planetary Science Letters*, 163, 327-342.
- Gallegos, S. C., Chen, X. & Crawford, M. M. Remote sensing studies of the Gulf of Mexico - An effort in red tide prediction. 2001. Texas Park and Wildlife, Austin.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. & Watkinson, A. R. (2005). Hurricanes and caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86, 174-184.
- Garza-Pérez, R. Información y manejo para la protección de la biodiversidad de la barrera arrecifal de México: evaluación de variables, modelación espacial del hábitat y SIG. 2004. Tesis de Doctorado, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Glynn, P. W. (1993). Coral reef bleaching: Ecological perspectives. *Coral Reefs*, 12, 1-17.
- Glynn, P. W. (1997). Bioerosion and coral reef growth: A dynamic balance. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 68-95). Chapman & Hall, New York.
- Goreau, T. J., Daley, L., Ciappara, S., Brown, J., Bourke, S. & Thacker, K. (1997). Community-based whole-watershed and coastal zone management in Jamaica. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 2093-2096.
- Hallock, P. (1997). Reefs and reefs limestones in earth history. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 13-42). Chapman & Hall, New York.
- Halpern, B. S. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*, 13, S117-S137.
- Herzfeld, U. C. (1989). Geostatistical methods for evaluation of seabeam bathymetric surveys: case studies of Wegener Canyon, Antartica. *Marine Geology*, 88, 83-95.
- Heyman, W., Ecochard, J. B. & Biasi, B. (2007). Low-Cost Bathymetric Mapping for Tropical Marine Conservation—A Focus on Reef Fish Spawning Aggregation Sites. *Marine Geodesy*, 30, 37-50.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-

- Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A. & Hatziolos, M. E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, 1737-1742.
- Horta-Puga, G. (2003). Condition of selected reef sites in the Veracruz reef system (stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 496, 360-369.
- Hubbard, D. K. (1988). Controls of fossil and modern reef development: Common ground for biological and geological research. *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium*, 1, 243-252.
- Hubbard, D. K. (1997). Reef biology and geology: A matter of scale. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 43-67). New York: Chapman & Hall.
- Hughes, T. P. (1989). Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*, 70, 275-279.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551.
- Humman, P. & Deloach, N. (2002a). *Reef Creature Identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. New World Publications, Jacksonville.
- Humman, P. & Deloach, N. (2002b). *Reef coral identification: Florida, Caribbean, Bahamas; Including Marine Plants*. New World Publications, Jacksonville.
- Jackson, B. C. J., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J. & Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629-638.
- Jáuregui, E. (2003). Climatology of landfalling hurricanes and tropical storms in Mexico. *Atmosfera*, 193-204.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. F. R. (1995). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jordán-Dahlgren, E. (1989). Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatan coral reefs. *Bulletin of Marine Science*, 45, 678-696.
- Jordán-Dahlgren, E., Martín-Chávez, E., Sánchez-Segura, M. & Gonzalez, A. (1994). The Sian Ka'an Biosphere Reserve coral reef system, Yucatan Peninsula, Mexico. *Atoll Research Bulletin*, 423.
- Jordán-Dahlgren, E. (1997). A caribbean coral reef community of the pleistocene. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 1681-1686.

- Jordán-Dahlgren, E. (2002). Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs*, 21, 205-215.
- Jordán-Dahlgren, E. & Rodríguez-Martínez, E. (2003). The Atlantic Coral Reefs of Mexico. In Cortés Jorge (Ed) *Latin American Coral Reefs* (pp. 131-158). Elsevier Science, Amsterdam.
- Kaplan, E. H. (1999). *A field guide to southeastern and caribbean seashores: Cape Hatteras to the Gulf Coast, Florida, and the Caribbean*. HMCo Field Guides, New York.
- Kvernevik, T., M.Zambri, M.Akhir & J.Studholme (2002). A low-cost procedure for automatic Sea-floor mapping, with particular reference to coral reef conservation in developing nations. *Hydrobiologia*, 474, 69-79.
- Lam, k., Shin, P. K. S., Bradbeer, R., Randall, D., Ku, K. K. K., Hodgson, P. & Cheung, S. G. (2006). A comparison of video and point intercept transect methods for monitoring subtropical coral communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333, 115-128.
- Lapointe, B. E. & Matzie, W. R. (1996). Effects of stormwater nutrient discharges on eutrophication processes in nearshore waters of the Florida Keys. *Estuaries*, 19, 422-435.
- Lapointe, B. E. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnology and Oceanography*, 42, 1119-1131.
- Liddell, W. D., Avery, W. E. & Ohlhorst, S. L. (1997). Patterns of benthic community structure, 10-250m, the Bahamas. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 1, 437-442.
- Lidz, B. H. (2006). Pleistocene Corals of the Florida Keys: Architects of Imposing Reefs-Why? *Journal of Coastal Research*, 22, 750-759.
- Littler, M. M. & Littler, D. S. (1984a). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74, 13-34.
- Littler, M. M. & Littler, D. S. (1984b). Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. In F. E. Round & D. J. Chapman (Eds) *Progress in Phycological Research*, Vol. 3 (pp. 323-364). Biopress, Bristol.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Bucher, K. E. & Norris, J. N. (1989). *Marine plants of the Caribbean: A field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Institution Press, Hong Kong.
- Littler, D. S. & Littler, M. M. (2000). *Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of México*. OffShore Graphics, Washington, D.C.
- Littler, M. M. & Littler, D. S. (2006). Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols,

and critique of management strategies. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, (in press).

- Logan, B. M. (1969). *Carbonate sediments and reefs, Yucatan shelf, Mexico*. American Association of Petroleum Geologist's Memoirs.
- Lubchenco, J., Palumbi, S. R., Gaines, S. D. & Andelman, S. (2003). Plugging a hole in the ocean: the emerging science of marine reserves. *Ecological Applications*, 13, S3-S7.
- Machado, P. B., Figueredo, I., Silva, C. & Leotte, F. (2004). Spatial and temporal changes in the distribution and abundance of four deep-water crustacean species in the southwestern and southern slopes of mainland Portugal. *4ª Asamblea Hispano Portuguesa de Geodesia y Geofísica*, 1-2.
- Macintyre, I. G., Burke, R. B. & Stuckenrath, R. (1977). Thickest recorded Holocene reef section, Isla Perez core hole, Alacran Reef, Mexico. *Geology*, 5, 749-754.
- Macintyre, I. G., Burke, R. B. & Stuckenrath, R. (1981). Core holes in the outer fore reef off Carrie Bow Cay, Belize: a key to the holocene history of the belizean barrier reef complex. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, 1, 567-574.
- Martínez-Portilla, G. Caracterización de la ictiofauna asociada a los paisajes marinos del Puerto de Sisal, Yucatán. 2008. Tesis de Maestría, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Masselink, G. & Hughes, M. (2003). Coral Reefs and Islands. In Masselink G. & Hughes M. (Eds) *Introduction to Coastal Processes and Geomorphology* (pp. 282-306). Oxford University Press, London.
- Maynou, F., Sardà, F. & Conan, G. (1998). Assesment of the spatial structure and biomass evaluation of *Nephrops norvegicus* (L.) populations in the northwestern Mediterranean by geostatistics. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 102-120.
- McField, M., Bood, N., Fonseca, A., Arrivillaga, A., Franquesa, A. & Loreto, R. M. (2008). Status of mesoamerican reef after the 2005 coral bleaching event. In Wilkinson C. & Souter D. (Eds) *Status of Caribbean Coral Reefs After Bleaching Event and Hurracanes in 2005* (pp. 45-60). Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforeest Research Centre, Townsville.
- McField, M., Hallock, P. & Jaap, W. (2001). Multivariate analysis of reef community structure in the Belize barrier reef complex. *Bulletin of Marine Science*, 69, 745-758.
- McGarigal, K., Cushman, S. & Stafford, S. (2000). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer-Verlag, New York.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). Coastal systems. In T. Agardy & J. Alder (Eds) *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends* (pp. 513-549). Island Press, Washington, DC.

- Miller, M. W. & Hay, M. E. (1996). Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. *Ecological Monographs*, 66, 323-344.
- Milne, G. A., Long, A. J. & Bassett, S. E. (2005). Modeling Holocene relative sea-level observations from the Caribbean and South America. *Quaternary Science Reviews*, 24, 1183-1202.
- Moberg, F. & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29, 215-233.
- Mora, C., Andréfouët, S., Costello, M. J., Kranenburg, C., Rollo, A., Veron, J., Gaston, K. J. & Myers, R. A. (2006). Coral reefs and the global network of marine protected areas. *Science*, 312, 1750-1751.
- Mumby, P. J. & Steneck, R. S. (2008). Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 555-563.
- Muñoz-Chagín, R. F. Estructura de la comunidad bentónica del Arrecife Akumal, Quintana Roo, México. 1992. Tesis de Maestría, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Neuman, A. C. & Macintyre, I. G. (1985). Reef response to sea level rise: keep-up, catch-up or give-up. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium*, 3, 105-110.
- Ninio, R., Delean, S., Osborne, K. & Sweatman, H. (2003). Estimating cover of benthic organisms from underwater video images: variability associated with multiple observers. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 107-116.
- Nogueira, F., Couto, E. & Bernardi, C. (2002). Geostatistics as a tool to improve sampling and statistical analysis in wetlands: a case study on dynamics of organic matter distribution in the pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62, 861-870.
- Nyström, M., Folke, C. & Moberg, F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 413-417.
- Ogden, J. (1997). Ecosystem interactions in the tropical coastal seascape. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 288-297). Chapman & Hall, New York.
- Oliver, M. & Webster, R. (1990). Kriging: a method of interpolation for geographical information systems. *International Journal of Geographical Information Science*, 4, 313-332.
- Orduña-Rojas, J. & Robledo, D. (2002). Studies on the tropical agarophyte *Gracilaria cornea* J. Agardh (Rhodophyta, Gracilariales) from Yucatan, Mexico. II. Biomass assesment and reproductive phenology. *Botanica Marina*, 45, 459-464.
- Osborne, K. & Oxley, W. G. (1997). Sampling benthic communities using video transects. In English S., Wilkinson C. & Baker V. (Eds) *Survey Manual for Tropical Marine Resources* (pp. 363-376). Australian Institute of Marine Science, Townsville.

- Patiño, S. A. Análisis espacial de corales escleratinios en el gradiente de profundidad de las tres barreras del Arrecife Punta Nizuc, Cancún. 2004. Tesis de Maestría, IPN-CINVESTAV-Mérida.
- Paulay, G. (1997). Diversity and distribution of reef organisms. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 298-353). Chapman & Hall, New York.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R. & Walters, C. J. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *nature*, 418, 689-695.
- Peters, E. C. (1997). Diseases of coral-reef organisms. In Charles Birkeland (Ed) *Life and Death of Coral Reefs* (pp. 114-139). Chapman & Hall, New York.
- Pichon, M. (1981). Dynamic Aspects of Coral Reef Benthic Structures and Zonation. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, 1, 581-594.
- Piñero, R., Giménez, E., Moreno, V., Burgos, R. & Betanzos, A. (2001). Características térmicas del Banco de Campeche. *Ciencia Pesquera*, 14, 83-88.
- Porter, J. F. & Meier, O. W. (1992). Quantification of loss and change in Floridian reef coral populations. *American Zoologist*, 32, 625-640.
- Porter, J. F., Meier, O. W., Chiang, L. & Richardson, T. (1993). Quantification of coral reef change (part 2): The establishment and computer analysis of permanent photostations in the Florida "SEAKEYS" survey. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, 1, 168.
- Porter, J. W., Lewis, S. K. & Porter, K. G. (1999). The effect of multiple stressors on the Florida Keys coral reef ecosystem: a landscape hypothesis and a physiological test. *Limnology and Oceanography*, 44, 941-949.
- Reaka-kudla, M. L. (1997). The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forest. In M. L. Reaka-kudla & D. E. Wilson (Eds) *Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources* (pp. 83-108). Joseph Henry Press.
- Rogers, C. S. (1983). Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in the field. *Marine Pollution Bulletin*, 14, 378-382.
- Rogers, C. S. (1985). Degradation of Caribbean and western Atlantic coral reefs and decline of associated fisheries. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium*, 6, 491-496.
- Rogers, C. S. (1990). Responses of coral reefs and reefs organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*, 62, 185-202.
- Rogers, C. S. (1993). Huracanes and coral reefs: The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12, 127-137.

- Rueda, M. & Defeo, O. (2003). Spatial structure of fish assemblages in a tropical estuarine lagoon: combining multivariate and geostatistical techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296, 93-112.
- Rufino, M. M., Maynou, F., Abelló, P., Gil de Sola, L. & Yule, A. B. (2005). The effect of methodological options of geostatistical modelling of animal distribution: A case study with *Liocarcinus depurator* (Crustacea: Brachyura) trawl survey data. *Fisheries Research*, 76, 252-265.
- Sale, P. F. (2008). Management of coral reefs: where we have gone wrong and what we can do about it. *Marine Pollution Bulletin*, 56, 805-809.
- Salm, R. & Price, A. (1995). Selection of marine protected areas. In S. Gubbay (Ed) *Marine protected areas: Principles and techniques for management*. Chapman & Hall, London.
- Salvat, B. (1992). Coral reefs - a challenging ecosystem for human societies. *Global Environmental Change*, 2, 12-18.
- Sayer, R. & Bennett, J. (1776). A Complete Map of the West Indies. Available via <http://www.davidrumsey.com/luna/servlet/detail/RUMSEY~8~1~1137~90015:A-Compleat-Map-of-the-West-Indies,->
- Scoffin, T. P. (1970). The trapping and binding of subtidal carbonate sediments by marine vegetation in Bimini Lagoon, Bahamas. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40, 249-273.
- SEMAR . Carta náutica general de Tampico a Progreso. [S. M. 800]. 2006. Dirección General Adjunta de Oceanografía, Hidrografía y Meteorología, Secretaría de Marina de México.
- SEMAR (2007). Calendario gráfico de mareas.
- Sheppard, Ch. (2006). Coralpedia: A guide to Caribbean corals, octocorals and sponges.
- Smith, C. J. & Rumohr, H. (2005). Imaging Techniques. In A. Eleftheriou & A. D. McIntyre (Eds) *Methods for the Study of Marine Benthos* (pp. 87-111). Blackwell Publishing.
- Spalding, M. D. & Grenfell, A. M. (1997). New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral Reefs*, 16, 225-230.
- Stafford-Smith, M. G. (1993). Sediment-rejection efficiency of 22 species of Australian scleractinian corals. *Marine Biology*, 115, 229-243.
- Te, F. T. (1997). Turbidity and its effect on corals: a model using the extinction coefficient (K) of Photosynthetic Active Radiance (PAR). *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 1899-1904.
- Thacker, R. W. & Paul, V. J. (2001). Are benthic cyanobacteria indicators of nutrient enrichment? Relationships between cyanobacteria abundance and environmental factors on the reef flats of Guam. *Bulletin of Marine Science*, 69, 497-508.

- Tomascik, T. (1991). Settlement patterns of Caribbean scleractinian corals on artificial substrata along an eutrophication gradient, Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series*, 77, 261-269.
- Tomascik, T. & Sander, F. (1987). Effects of eutrophication on reef-building corals: II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, west Indies. *Marine Biology*, 94, 53-75.
- Toscano, M. A. & Macintyre, I. G. (2005). Blanchon P, Comment on Toscano MA and Macintyre IG (2003): Corrected western Atlantic sea-level curve for the last 11,000 years based on calibrated ¹⁴C dates from *Acropora palmata* framework and intertidal mangrove peat. *Coral Reefs* 22:257–270. *Coral Reefs*, 24, 187-190.
- Tunnell, J. R. Jr. (1988). Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium*, 3, 303-308.
- Tunnell, J. W. (2007). Research history. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez, K. Withers & S. Earle (Eds) *Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico* (pp. 5-13). Texas A&M University Press, Corpus Christi.
- Valavanis, D. V. (2002). *Geographic Information Systems in Oceanography and Fisheries*. Taylor and Francis, Boca Raton, Florida.
- Vogt, H., Montebon, A. R. & Alcala, M. L. (1997). Underwater video sampling: an effective method for coral reef surveys? *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 2, 1447-1452.
- Ward, S. & Harrison, P. L. (1997). The effects of elevated nutrient levels on settlement of coral larvae during the Encore experiment, Great Barrier Reef, Australia. *Proceedings of the Eight International Coral Reef Symposium*, 1, 891-896.
- Wilkinson, C. (2006). Status of coral reefs of the world: summary of threats and remedial. In I. M. Côté & J. D. Reynolds (Eds) *Coral Reef Conservation* (pp. 3-39). Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilkinson, C. R. (1993). Coral reefs of the world are facing widespread devastation: Can we prevent this through sustainable management practices? *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, 1, 11-21.
- Wood, R. (1998). The ecological evolution of reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 179-206.
- Woodley, J. D., E.A.Chornesky, P.A.Clifford, J.B.C.Jackson, L.S.Kaufman, N.Knowlton, J.C.Lang, M.P.Pearson, J.W.Porter, M.C.Rooney, K.W.Rylaarsdam, V.J.Tunncliffe, C.M.Wahle, J.L.Wulff, A.S.G.Curtis, M.D.Dallmeyer, b.P.Jupp, M.A.R.Koehl, J.Neigel & E.M.Sides (1981). Hurricane Allen's impact on jamaican coral reefs. *Science*, 214, 749-755.

VI. ANEXOS

Tabla 10. Valores asignados a los parámetros en los modelos geoestadísticos de la batimetría de los arrecifes

| Arrecife/Área | Sisal | Madagascar | Serpiente | Área General |
|--|-------------|------------|-----------|--------------|
| Kriging | Ordinario | Ordinario | Ordinario | Ordinario |
| Búsqueda de Puntos Vecinos | | | | |
| Vecinos a incluir | 6 | 6 | 5 | 10 |
| Incluir al menos | 5 | 5 | 4 | 6 |
| Sectores de búsqueda | 4 | 4 a 45° | 4 | 4 |
| Dirección | 299° | 299° | 90° | 55° |
| Semi-eje Mayor (m) | 100 | 100 | 200 | 10,000 |
| Semi-eje menor (m) | 50 | 50 | 150 | 1000 |
| Variografía | | | | |
| Número de intervalos | 10 | 10 | 10 | 7 |
| Distancia de los intervalos (m) | 50 | 25 | 25 | 7000 |
| Nugget | 0 | 0 | 0 | 0.106 |
| Tipo de modelo | Exponencial | Circular | Circular | Esférico |
| Anisotropía | Sí | Sí | Sí | Sí |
| Range Mayor | 458 | 248 | 223.6 | 47516.2 |
| Range Menor | 314.9 | 103.4 | 164.2 | 41102.9 |
| Dirección | 263° | 282° | 309° | 56° |
| Sill | 3.44 | 17 | 12.4 | 39.8 |

Tabla 11. Estadísticos de la validación cruzada de los modelos geoestadísticos de la batimetría de los arrecifes

| Interpolación | Error Medio | Error Medio Estandarizado | Root-Mean-Square | Error Estandar Medio | Root-Mean-Squared-Standardized |
|-------------------|-------------|---------------------------|------------------|----------------------|--------------------------------|
| Sisal | -0.0001896 | -0.0003708 | 0.2377 | 0.3238 | 0.9197 |
| Madagascar | 0.002307 | 0.001515 | 0.4475 | 0.7273 | 0.8966 |
| Serpiente | 0.0002127 | 0.0000905 | 0.2125 | 0.569 | 0.4922 |
| Total | -0.001972 | -0.005728 | 0.3872 | 0.3741 | 1.065 |

Tabla 12. Valores asignados a los parámetros en los modelos geoestadísticos de los GGF.

| | Macroalgas | Octocorales | Esponjas | Millepora | Zoantideos |
|-----------------------------------|-------------|-------------|-----------|-----------|-------------|
| Kriging | Ordinario | Ordinario | Ordinario | Ordinario | Ordinario |
| Búsqueda de Puntos Vecinos | | | | | |
| Vecinos a incluir | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| Incluir al menos | - | - | - | - | - |
| Sectores de búsqueda | 4 | 4 | 4 | 4 | 1 |
| Dirección | 9 | 9 | 9 | 13 | 9 |
| Semi-eje Mayor (m) | 150 | 150 | 145 | 150 | 130 |
| Semi-eje menor (m) | 10 | 10 | 5 | 10 | 15 |
| Variografía | | | | | |
| Numero de intervalos | 12 | 12 | 12 | 10 | 10 |
| Tamaño de intervalos (m) | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 |
| Nugget | 0.00635 | 0.008 | 0.0014 | 0.0012 | 0.0033 |
| Tipo de modelo | Exponencial | Esférico | Esférico | Esférico | Exponencial |
| Anisotropía | Sí | Sí | Sí | Sí | Sí |
| Range Mayor | 58 | 59 | 47 | 49 | 49 |
| Range Menor | 21 | 59 | 20 | 14 | 12 |
| Dirección | 356 | 9 | 205 | 19 | 18 |
| Sill | 0.054 | 0.02 | 0.001 | 0.0013 | 0.0027 |

Tabla 13. Estadísticos de la validación cruzada de los modelos geoestadísticos de los GGF.

| Interpolación | Error Medio | Error Medio Estandarizado | Root-Mean-Square | Error Estandar Medio | Root-Mean-Squared-Standardized |
|--------------------|-------------|---------------------------|------------------|----------------------|--------------------------------|
| Macroalgas | 0.0000512 | 0.0002487 | 0.1769 | 0.159 | 1.112 |
| Octocorales | -0.0002012 | -0.0003591 | 0.1088 | 0.1169 | 0.9409 |
| Esponjas | -0.0000147 | -0.0002238 | 0.0487 | 0.05 | 0.9912 |
| Millepora | -0.00006309 | -0.0009741 | 0.0425 | 0.04273 | 1.003 |
| Zoantideos | 0.00007433 | 0.000922 | 0.07251 | 0.07207 | 1.013 |

Tabla 14. Variables eliminadas e incluidas en el análisis de aglomeración

| Variables Eliminadas | | |
|----------------------|------------------------------|-------------------------------|
| Variable | Cobertura relativa (%) | Frecuencia relativa (%) |
| Escleractineos | 0.64 | 6.21 |
| Oct.Plumoso | 1.22 | 7.59 |
| Oct. Varilla | 0.25 | 2.59 |
| <i>M. alcicornis</i> | 1.25 | 9.84 |
| Hydrozoantideos | 0.05 | 0.69 |
| <i>Halymenia</i> | 0.65 | 7.77 |
| <i>Dyctiota</i> sp2 | 0.26 | 3.45 |
| <i>Padina</i> | 0.17 | 2.07 |
| <i>Neomeris</i> | 0.70 | 3.79 |
| <i>Alga2</i> | 0.49 | 3.45 |
| <i>Alga3</i> | 0.82 | 9.84 |
| <i>Alga4</i> | 0.85 | 8.8 |
| <i>Alga5</i> | 0.96 | 4.83 |
| <i>Alga6</i> | 1.13 | 7.59 |
| Cascajo | 1.74 | 5.18 |
| Variables Incluidas | | |
| Oct. Incrustante | 1.03 | 11.74 |
| Oct. Navaja | 4.33 | 32.46 |
| Oct. Cálices | 3.74 | 25.21 |
| Oct. Arbustivo | 2.52 | 16.23 |
| Oct. Candelabro | 2.39 | 12.26 |
| <i>Gracilaria</i> | 1.71 | 15.71 |
| <i>Asparagopsis</i> | 1.60 | 11.05 |
| <i>Dyctiota</i> | 2.61 | 15.37 |
| <i>Dyctiopteris</i> | 5.02 | 34.71 |
| <i>Codium</i> | 1.11 | 10.36 |
| <i>Halimeda</i> | 1.78 | 19.51 |
| <i>Caulerpa</i> | 2.12 | 18.99 |
| <i>Caulerpa</i> sp2 | 1.42 | 13.29 |
| <i>Alga1</i> | 9.48 | 19.86 |
| <i>Alga7</i> | 16.95 | 48.01 |
| <i>Alga8</i> | 5.81 | 31.43 |
| Esponjas | 1.96 | 18.30 |
| Zoantideos | 1.76 | 10.70 |
| Arena | 19.23 | 68.22 |
| Roca | 2.12 | 11.39 |