



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

VARIACIONES BATIMÉTRICAS DE LA COBERTURA
ALGAL EN EL TALÚD DE BARLOVENTO DEL ARRECIFE
ISLA VERDE, SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

RICARDO IVÁN CRUZ CANO

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO JAVIER HORTA-PUGA.



México, D.F. Abril 2012



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.

A mis papás:

Mamá, muchas gracias por todo, cada día que pasa te admiro más, porque tu has sabido sacarnos adelante. Para mí, tu eres el mejor ejemplo de que no necesitas ser una persona fría para poder ser fuerte, ya que tu eres muy fuerte pero a la vez eres la persona mas amorosa y tierna que pudiera haber; siempre estás ahí para nosotros, para apapacharnos a pesar de que ya estamos grandes, nos escuchas, nos consuelas y nos llenas siempre de sabios consejos, a la vez de que nos haces sentir siempre protegidos.

Como alguna vez ya te lo había comentado, te doy las gracias por esos valores que nos has inculcado y que nos has enseñado a ser buenas personas, es por eso que creo que hoy en día soy la persona que soy gracias a ti, y a que nos guiaste por el buen camino, te prometo que daré todo de mi parte para poder llegar a ser un hombre de bien y te sientas orgullosa de mí.

También uno de mis sueños es algún día poder encontrar a tan maravillosa mujer como tú, para que podamos tener una familia tan hermosa como la que somos, que sea tan dedicada a su familia, pero ante todo que ame a sus hijos por sobre todas las cosas, así como tú, eres la madre que más amor profesa por sus hijos y me siento orgulloso de ser uno de tus hijos, te amo mamá.

Papá, quiero darte las gracias por el apoyo que me has dado a lo largo de mi vida académica, por estar al pendiente de nosotros y por llegar a preocuparte por nuestros asuntos personales en algún momento. Espero que comprendas por obvias razones, mi falta de palabras hacia ti, pero sabes que a pesar de lo sucedido, te quiero y siempre te querré, ya que te admiro por el gran médico que eres, y en algún tiempo fuiste mi ejemplo a seguir, porque en el pasado inculcaste en mí ese lado humano que llega a abundar en mí, gracias por las enseñanzas y consejos.

A mis hermanos:

Juan, mi hermano mayor, ¿sabes? Hoy en día creo que comprendo varias cosas que tú solías decirme y que yo no tomaba en cuenta y que ahora veo que tú tenías la razón.

Siempre voy a recordar los bonitos momentos que pasábamos cuando éramos mas pequeños, gracias porque tu siempre fuiste un hermano ejemplar conmigo, y que ahora entiendo que las veces que me reprimías o solías decirme algo lo

hacías porque te preocupaba mi bienestar. Siempre que estoy contigo, me siento muy seguro y me transmites la tranquilidad de que todo va a estar bien. También quiero que sepas que me siento honrado de ser tu hermano, y que ahora comprendo un poco de lo difícil que es tomar el papel de hermano mayor, y que nosotros, los hermanos menores a veces no tenemos esa capacidad de ponernos en su lugar.

Gracias, porque siempre fuiste mi ejemplo a seguir, gracias por cuidarnos a los 3 a Davo, Bere y a mí, porque tal vez nosotros pensábamos que solías ser muy duro con nosotros, pero lo que hacías lo hacías por nuestro bienestar. También quiero darte las gracias por tenerme confianza y contarme las cosas que te pasan, el como te sientes y lo que piensas; de verdad muchas gracias y me siento halagado de que tengas esa confianza en mí. Finalmente, quiero agradecerte porque hoy en día te has vuelto una persona más madura y que considero que eres un pilar para la familia, ya que a todos nos haces sentir mejor y nos apoyas, has cambiado mucho hermano y eso me alegra, y yo sé que llegarás a ser el mejor médico y llegarás a donde quieras, yo estoy muy orgulloso de que tú seas mi hermano y sé que lograrás lo que te propongas en tu vida. Ánimo y sabes que siempre estaré ahí para ti.

Bere, mi hermanita, muchas gracias por estar ahí para escucharme y darme tu punto de vista acerca de las cosas que me pasan; quiero que sepas que valoro mucho el que siempre estés a mi lado y me apoyes incondicionalmente sin esperar algo a cambio. También quiero agradecerte porque tú eres una persona que está ahí para reconfortarnos y hacernos sentir bien. Me alegro de que la vida haya hecho que sigamos caminos similares en cuanto a estudiar la misma carrera, te lo digo de todo corazón, y que bien que te hayas decidido por la biología, verás que no te arrepentirás ya que hay tantas cosas tan hermosas por aprender, por conocer, ver y, que conforme pase el tiempo te darás cuenta que hay mucho por aprender, yo ahora me doy cuenta que hay mucho que me falta por aprender.

Échale muchas ganas a todo lo que hagas y siempre da lo mejor de ti, yo sé que a lo que te quieras especializar, tú serás muy buena. Y sé que dentro de poco tiempo te veré convertida en una mujer de bien. Te quiero mucho hermana.

Por último tú, Davo, siempre que te veo a menudo me recuerdas mucho a mí, ya que así como eres tú en muchos aspectos, yo solía serlo, por lo que me haces acordarme mucho de cuando yo tenía tu edad.

Quiero que sepas que puedes contarnos todo lo que te pase, todas aquellas dudas que tengas, si quieres consejos, o simplemente que alguien te escuche o te de un abrazo, ahí estaremos siempre para ti.

Lamento que a veces cuando quieras que juguemos yo llego de la escuela y a veces no puedo jugar contigo, pero créeme que a veces hago lo posible para

poderte dar un tiempo, ya que como eres el menor, talves no tuviste la misma oportunidad que nosotros de estar jugando más tiempo.

También quiero darte las gracias, porque a pesar de ser menor que yo, tú eres capaz de ver las cosas desde una perspectiva más objetiva. He aprendido mucho de ti y me has dicho muchas palabras tan sabias que yo llegué a dudar que alguien de tu edad pudiera decirlas.

Quiero felicitarte porque admiro mucho tu inteligencia, me sorprende que saques puro 10 y que seas tan responsable, me alegro mucho porque eso me hace sentir tan orgulloso, solo que debes de aprender a ser humilde hermano, ya que a veces el hecho de ser de cierta manera más privilegiado que otras personas, nos puede volver arrogantes y hacer que perdamos el piso, yo se que a ti no te pasará eso porque eres lo suficientemente capaz e inteligente para darte cuenta de eso. Yo veo en ti un gran potencial y sé que podrás ser todo lo que tú quieras, eres tan afortunado de tener esas capacidades, y que, tantas cualidades como las que tienes tú, son muy difíciles de tener. Eso si, siempre busca enfocar esas cualidades para ser una persona de bien, y nunca olvides el lado humano de las personas, que a mi parecer eso es lo más importante en esta vida; te quiero mucho Davo y recuerda que siempre estaremos para ti, nuestro hermanito.

En fin familia, los amo, y doy gracias a Dios el que me haya bendecido con la mejor familia de todas, ya que son mi mayor tesoro, siempre recordaré con gran alegría cada momento tan hermoso que pasamos juntos, que gracias a eso creo que nunca nos hemos visto en la necesidad de necesitar tantos amigos, ya que nosotros mismos somos amigos y hermanos a la vez.

A mis amigos:

Quiero agradecer a mis amigos Ruth, Sergio, Victor, Paty, Ana Laura, Omar, que fueron una gran parte en mi vida, ya que compartí con ellos muchos momentos especiales tanto en la secundaria como en la preparatoria, risas, tristezas, aquellos cambios en nuestras formas de pensar y sentir, así como muchos momentos inolvidables.

Ruth, muchas gracias por todo lo que has hecho por mí, por ser mi mejor amiga, por escucharme siempre, por recibirme todo el tiempo con una bella sonrisa, gracias por darme ánimos y haberme enseñado a recibir todo, por malo o bueno que sea, con una sonrisa, gracias por haberme dado momentos tan hermosos a tu lado, por descubrir el amor juntos y por estar dispuesta a ayudar sin esperar algo a cambio.

Sergio, gracias por estar conmigo, por tratar de entenderme, por ser como un hermano para mí, porque sé que puedo confiar en ti y siempre estas ahí para

darme buenos consejos, yo sé que a pesar de que el tiempo ahora no nos permita frecuentarnos como antes, ese lazo tan fuerte que tenemos siempre persistirá.

Victor, muchas gracias por darme inolvidables momentos de risas, por hacerme muy a menudo olvidar los momentos de tristeza y de preocupación y sustituirlas con alegría, sé que ahora no estamos mucho en contacto pero estoy seguro de que ambos sabemos que podemos contar el uno con el otro.

A mis amigos de la carrera, Adán, Laura, Anita, Adri y Daniel, porque con ellos compartí muchos de mis sueños y anhelos, porque tenemos una pasión en común, el amor por la biología; ya que con ellos pude ir cambiando poco a poco en mi forma de pensar y ver las cosas, me ayudaron a madurar, a pasar momentos inolvidables y muy felices, así como me ayudaron a sobrellevar aquellos tiempos amargos, porque siempre estuvieron conmigo y me bendijeron con su amistad.

Adán, gracias por estar a mi lado, por ser un buen amigo, por escucharme y tratar de entenderme, ya que sé que suelo ser una persona rara, pero tu estás siempre ahí para escucharme, también porque tú para mi eres un ejemplo de fortaleza y perseverancia.

Laurita, muchas gracias por todo, contigo me la pase muy papas jaja, estando a tu lado me llevé momentos muy gratos, como aquellos en las prácticas de campo comiendo mucho, y riendo siempre. Gracias porque me ayudaste a encontrar muchas veces la paz conmigo mismo, cuando teníamos unas pláticas muy largas y agradables. Y perdón por las tonterías que hacía cuando te molestaba, siempre lo hice con la intención de pasar un buen rato.

Anita, el conocerte fue muy bonito, ya que contigo tanto Daniel como yo tuvimos la oportunidad de ser tal cual como somos, con nuestras tonterías, y tu supiste aguantarnos y unirte a nosotros en esos momentos de risas tan bonitos, como los "Pork Torques". Siempre nos alegrabas los días y nos contagiabas con tu sonrisa... y ni hablar de tu risa... Gracias por tu amistad, nunca olvidaré aquellos momentos tan gratos que pasamos los tres juntos y con Adri.

Adri, muchas gracias por todo, porque además de verte como una maestra, te veo como una amiga, siempre dispuesta a ayudarnos y a brindar a la bodeguita y a todo aquel que te rodea un poco de tu alegría. También quiero que sepas que valoro mucho tu amistad y todas aquellas enseñanzas invaluables que nos diste, fuiste nuestra mamá académica, y pase lo que pase y dondequiera que este, siempre te recordaré Adri-sensei.

A todos los chicos de la bodeguita (Yoli, Abraham, Junuen, Milton, Lulú, Edith, Alfonso) por todos los momentos felices que pasamos ahí, les deseo lo mejor a todos y espero que nos veamos pronto.

Finalmente quiero agradecer a mi gran amigo Daniel, aquel que al principio me costó mucho trabajo tratar, debido a que solíamos tener muchas diferencias, te valoro mucho, eres la persona que más ha influenciado en mi, ya que eres una persona muy distinta a todas las que había conocido a lo largo de mi vida, admiro mucho tu humildad, lealtad, amistad, comprensión y pues que, ante todo siempre demuestras postura y una gran fortaleza.

Gracias por tu amistad incondicional, por estar siempre dispuesto a escucharme y a apoyarme en los momentos más difíciles en mi vida, por ser un ejemplo a seguir, alegrarme los días con algunos de tus chistes, por motivarme, tratar de comprenderme a pesar de lo raro que soy, porque contigo siento que puedo ser realmente como soy, en fin, muchas gracias por ser mi mejor amigo.

Doy gracias a la vida de haber cruzado nuestros caminos y de que haya pasado tantos momentos tan especiales a tu lado, como las prácticas de campo, el servicio social, el buceo, en fin tantos momentos felices a tu lado que a donde quiera que vaya siempre recordaré.

Además yo estoy seguro de que serás una persona muy exitosa en el futuro, serás el mejor en lo que te propongas y la verdad me siento muy honrado de haber sido tu amigo.

Gracias amigos, porque a pesar de que soy un tipo raro y muy sensible, saben soportarme y siempre están a mi lado.

A mis maestros:

Al Dr. Guillermo Horta-Puga, muchísimas gracias, en primera por haberme dado la oportunidad de trabajar con usted, por las incontables enseñanzas que me dió, así como también me motivo a seguir siempre adelante, a buscar superarme día a día, por haber generado en mi tantos sueños, como el amor por la ciencia y la biología, en especial por los corales, así como ayudarme a reforzar mi decisión de seguir por el camino de la ciencia. Muchas gracias profe, porque nunca olvidaré las palabras que nos solía decir cuando lo acompañábamos en los muestreos a Veracruz, como la necesidad de hacer las cosas bien para poder mejorar la situación del país, así como la importancia de madurar, de tener confianza en uno mismo y comenzar a tener más responsabilidades. Estas y otras palabras más me ayudaron mucho y me hicieron madurar tanto, y se lo agradezco. También muchas gracias por confiar en mí, y dondequiera que me encuentre, no lo defraudaré.

A la Biól. Marisol Ávila, por sus consejos, y por aquellos momentos de risa y felicidad tanto en la bodeguita como en las salidas. Muchas gracias por los puntos de vista y consejos en la realización de la tesis, porque siempre estuvo dispuesta a brindarme un consejo.

Al Biól. José Luis Tello Musi, porque me ayudó en muchas ocasiones a ver las cosas de manera más objetiva, por sus incontables consejos, así como por su amistad, lo valoro mucho profesor, porque a pesar de que no tuve la suerte de tratarlo demasiado, me doy cuenta de que es una persona con un lado humano muy desarrollado, siempre dispuesto a ayudar al que lo necesite, gracias también por los consejos en el buceo, ya que me ayudarán a seguir adelante como buzo y persona de ciencia.

A la M. En C. Guadalupe Oliva, y al Biól. Felipe de Jesús Cruz López, por sus consejos y ayuda en la mejora para la tesis, porque me hicieron ver el trabajo desde un punto de vista más crítico, lo que estoy seguro me servirá de mucho en mi futuro profesional, muchas gracias por sentarse conmigo y discutir acerca de mi trabajo.

Al Dr. Jorge Ciros Pérez y la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia, ya que ellos me dieron muchas enseñanzas y fueron un gran ejemplo a seguir, la verdad es que agradezco mucho todos aquellos conocimientos que me transmitieron, así como me enseñaron a ver las cosas de una manera más objetiva y con una perspectiva más analítica. Gracias por sus incontables enseñanzas y por una de las mejores clases que he tomado en mi vida.

Al M. En C. Gabriel Camarena, porque ayudó mucho a rectificar mi camino con dirección a la investigación, porque cada día que pasaba con él en el laboratorio, era de incontables aprendizajes. Muchas gracias, porque más que a un profesor, lo veo como un amigo, usted me ayudó a madurar mucho, y me enseñó a confiar más en mí y me hizo ver de lo que soy capaz, y que uno puede lograr lo que se proponga, siempre y cuando crea en sí mismo.

Finalmente gracias al profesor Miguel Fuentes y a la escuela de buceo, ya que me enseñaron a bucear para así poder apreciar las maravillas del mar, gracias por sus enseñanzas.

Gracias a estas personas y a otras no mencionadas, ya que cada una de ellas tiene una parte de mí, y han sido piezas muy importantes para lo que soy hoy en día y seré...porque me han dado alegrías, tristezas, apoyo, amistad, enseñanzas y sueños, además siempre las llevaré en mi mente y en mi corazón donde quiera que este.

ÍNDICE

Introducción.....	9
• Antecedentes.....	15
• Objetivos.....	21
Área de Estudio.....	21
Materiales y Métodos.....	22
Resultados.....	24
Discusión.....	34
Conclusiones.....	51
Anexo Fotográfico.....	52
Bibliografía.....	58

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son estructuras calcáreas tropicales, de aguas poco profundas que soportan diversas asociaciones de plantas y animales marinos. De todos los organismos que secretan carbonato de calcio y contribuyen a la formación de los arrecifes actuales, los corales escleractinios son los más importantes debido a que la mayoría de estos son hermatípicos, es decir, se caracterizan por presentar una elevada tasa de calcificación que de cierta manera es incrementada gracias a la asociación simbiótica que tienen con las algas zooxantelas pudiendo así contribuir en gran medida a la formación de los arrecifes (Andres y Witman 1995).

Estos se encuentran entre los ecosistemas más diversos, productivos y complejos sobre la superficie de la Tierra, además de ser una fuente económicamente importante de recursos, y servir como barreras contra los daños causados por los huracanes y contra la erosión de las costas (Tunnell 2007). La productividad de los arrecifes coralinos ha sido atribuida a varios procesos entre los que se encuentran: la toma eficiente de nutrientes por parte de las algas a pesar de las bajas concentraciones de estos, la fijación extensiva de nitrógeno por las bacterias y cianobacterias, así como a un conjunto altamente diverso y espacioso de hábitats que drásticamente incrementan la capacidad de retención y reciclaje de los nutrientes en el ecosistema (Paddack y Cowen 2006, Fong y Paul 2011).

En estos ecosistemas se presenta una gran cantidad de interacciones entre los diversos organismos que habitan en ellos. Una de estas interacciones es la competencia, la cual es un proceso importante, ya que determina la estructura y composición de las comunidades bénticas en los arrecifes de coral (Mc Cook, Jompa y Díaz 2001). En el medio marino, los organismos bénticos compiten activamente por el recurso espacio o sustrato, el cual es el principal limitante en cuanto a su crecimiento y desarrollo. Para el caso de los arrecifes, la competencia se da principalmente entre los corales y las algas (Mc Cook, Jompa y Díaz 2001).

La competencia entre estos ocurre a través de una amplia variedad de mecanismos, incluyendo procesos tanto químicos como físicos que pueden impactar en algún estadio del ciclo de vida del coral. Se han identificado numerosos mecanismos de competencia, entre los que se encuentran la reducción de espacio, sombreo, alelopatía, abrasión, invasión basal, y sedimentación incrementada; los cuales varían dependiendo de las especies de macroalgas; además se ha pensado que ciertas algas podrían funcionar como reservorios para ciertos patógenos de corales (Littler y Littler 1984, Mc Cook, Jompa y Díaz 2001, Fong y Paul 2011).

Las algas bénticas juegan papeles importantes en la condición de los arrecifes, ya que proveen funciones ecológicas vitales como la estabilización de la estructura arrecifal, producción de arenas tropicales, retención y reciclaje de nutrientes, producción primaria y soporte trófico; por lo que la abundancia y presencia de los diversos tipos de algas van a variar dependiendo del estado en que se encuentre el arrecife. Estas son colonizadores de espacio, rápidos y eficientes sobre casi cualquier área de los arrecifes coralinos que ha sido expuesta por disturbios (Littler y Littler 1984, Steneck 1988, Lehman 2007, Fong y Paul 2011).

Debido a que las comunidades de macroalgas son a menudo extremadamente diversas y la identificación de campo de muchas especies es algo muy complicado, los ecólogos desarrollaron un sistema de agrupamiento funcional en base a la morfología. La teoría fundamental fue que algas de morfología similar podrían funcionar en una comunidad y ecosistema más similarmente que aquellas que son morfológicamente diversas, incluso si estuvieran filogenéticamente más relacionadas. Steneck y Watling en 1982 fueron los primeros en clasificar a las macroalgas en siete grupos funcionales basados en la susceptibilidad de raspar por parte de los gasterópodos. Posteriormente, Littler y Littler en 1984 propusieron un conjunto algo diferente de grupos funcionales, basados en un mayor número de características como lo son las tasas de consumo de nutrientes, productividad, y resistencia a la herbivoría (Littler y Littler 1984, Fong y Paul 2011).

Finalmente, debido a sus características morfológicas y requerimientos ecológicos, en una comunidad arrecifal, se reconocen tres grupos o gremios algales principales: algas carnosas o macroalgas (MA), algas calcáreas (AC) y algas filamentosas (AF) las cuales pueden pertenecer al grupo de las Clorofitas, Rodofitas, Cianofitas y Feofitas (Littler y Littler 1984, AGRRA 2005, Nuñez 2008, Fong y Paul 2011).

Las macroalgas se caracterizan por tener un talo carnoso bien desarrollado, las cuales incluyen algas erectas más largas, rígidas y anatómicamente más complejas (>10mm), y pueden ser Rodofitas, Clorofitas y Feofitas (Steneck 1988, Lehman 2007). Estas compiten con las algas calcáreas y los corales, evitando tanto el crecimiento como el establecimiento coralino. Muchas macroalgas que viven en las pendientes arrecifales, en donde la herbivoría es más intensa, contienen defensas químicas o estructurales que les permiten establecer poblaciones en la presencia de abundantes y diversos herbívoros (Steneck 1988, Adjeroud 1997, Fong y Paul 2011).

Las MA colonizan el espacio libre mediante la liberación de esporas que son producidas en grandes cantidades, pero también pueden emplear fragmentos generados asexualmente para así poder ocupar un nuevo espacio disponible; además, la retención de sedimentos por parte de ellas puede inhibir el reclutamiento coralino y establecimiento de las algas calcáreas. En sistemas oligotróficos sin perturbación, la cantidad de macroalgas bénticas es usualmente baja (Einav *et al.* 1995, Lapointe *et al.* 1997, Belliveau y Paul 2002, Fabricius *et al.* 2005, Box 2007).

Las algas calcáreas (AC) presentan un talo encostrante muy calcificado, pueden ser del grupo de las Rodofitas (Littler y Littler 1984, Lehman 2007). Las AC debido a su elevada tasa de calcificación contribuyen en gran parte en la formación de la estructura arrecifal y entre los efectos que pueden tener sobre el arrecife se

encuentran: son benéficos para el reclutamiento coralino, ya que guían a la plánula a un sitio de establecimiento adecuado, crean refugios para microherbívoros que controlan el crecimiento de las MA y pueden desprender sus talos para evitar el establecimiento de las MA; además de reforzar las estructuras esqueléticas de los corales muertos y llenar espacios en el sustrato arrecifal, manteniendo la complejidad topográfica y reduciendo la erosión del arrecife (Steneck 1988, Fabricius y De'ath 2001, Belliveau y Paul 2002).

El sedimento parece afectar negativamente las abundancias de las AC, y a pesar de que no puede matar a estas, al parecer previene su reclutamiento, cubriendo el sustrato adecuado para su establecimiento. La sedimentación también reduce la fotosíntesis mediante el sombreado y la restricción de intercambio gaseoso, y afectando de cierta manera el crecimiento y la calcificación (Fabricius y De'ath, 2001, Vermeij *et al.* 2011)

Las algas calcáreas son considerablemente menos vulnerables al pastoreo por herbivoría, debido a que se encuentran altamente calcificadas por cristales de calcita embebidos en las paredes celulares los cuales los protegen contra los herbívoros y les proveen resistencia contra las olas (Littler y Littler 1984).

Algunas AC son capaces de tolerar las condiciones de poca luz más extremas encontradas en los arrecifes coralinos, mientras que otras de esta misma forma pueden tolerar tanto la exposición a una alta irradiancia y desecación. De manera general, la máxima abundancia de algas calcáreas se presenta en áreas turbulentas y poco profundas, sin embargo, sus niveles de productividad son relativamente bajos en comparación con otros grupos algales (Littler y Littler 1984, Einav *et al.* 1995, Fong y Paul 2011).

Las algas filamentosas (AF), forman un césped algal sobre el sustrato; son un conjunto multiespecífico de algas diminutas, usualmente teniendo una altura de dosel de 1-10 mm. Pueden ser Clorofitas, Feofitas o Rodofitas (Lehman 2007).

Estas se caracterizan por tener tasas altas de productividad primaria, sugiriendo una estrategia de historia de vida oportunista en la cual el éxito es el resultado de crecer ligeramente más rápido que los herbívoros que las consumen (Fong y Paul 2011) además, tienden a acumular sedimentos, y pueden causar ablandamiento de los juveniles coralinos recién establecidos; por lo que en arrecifes con un fuerte aporte de sedimentos, este tipo de algas va a ser dominante (Birrel y Mc Cook 2005).

La colonización algal sobre el arrecife después de una perturbación puede inhibir el establecimiento coralino, ralentizar la recuperación y reducir la resiliencia a largo plazo de los arrecifes (Birrel y Mc Cook 2005). Esta es la capacidad que tienen las comunidades coralinas de recuperarse del daño causado por una perturbación y volver a su estado original (Hughes y Rodríguez 2007). La habilidad de un arrecife de coral para regresar a su dominancia coralina después de un disturbio, es altamente dependiente de sus alrededores; por ejemplo, la distribución e interacciones de sus grupos funcionales entre arrecifes y/o hábitats asociados y la importación de larvas a otras zonas, por lo que una baja resiliencia ocasiona que los arrecifes sean susceptibles a presentar cambios en su composición al presentarse una perturbación, o los hace más susceptibles a las enfermedades, debido a esto, la resiliencia juega un papel muy importante en los arrecifes de coral (Norström *et al.* 2009)

Los arrecifes en degradación a menudo sufren un cambio de fase, el cual se describe como una disminución significativa en la cobertura coralina, coincidiendo con incrementos substanciales en algún organismo béntico alternativo, debido a un pulso o disturbio. El nuevo estado caracterizado por una estructura y composición de la comunidad alterados, a menudo provee menos servicios ecosistémicos y por ende, menos beneficios para muchos organismos asociados, incluyendo a los humanos (Mc Cook 1999, Norström *et al.* 2009, Cheal *et al.* 2010, Fong y Paul 2011).

Este cambio va de un arrecife dominado por corales a uno dominado por alguno de los tres principales gremios algales, los cuales normalmente se encuentran en densidades bajas, pero después de una perturbación éstas comienzan a crecer rápidamente y a cubrir partes de coral muerto y zonas de sustrato duro recientemente expuesto, dando como resultado un cambio en la dominancia (Mc Manus y Polsenberg 2004).

Los incrementos en los nutrientes y la disminución de la herbivoría a menudo son enfatizados como conductores primarios en los cambios en la estructura de la comunidad y función de los ecosistemas arrecifales (Lapointe *et al.* 1997, Burkepile y Hay 2009); pero también es asociado a perturbaciones como blanqueamiento, invasión de especies que se alimentan de coral, o daños por tormentas, así como una consecuencia de las acciones de origen antropogénico (Mc Manus y Polsenberg 2004).

El crecimiento de muchas especies de algas esta limitado por la disponibilidad de N y P; en contraste con los sistemas templados, en las que la limitación por N es el paradigma. Muchos estudios tropicales han encontrado que el P limita la productividad y crecimiento más frecuentemente que el N (Kuffner y Paul 2001, Fong y Paul 2011). Con un incremento en la cantidad de nutrientes, el crecimiento de las algas filamentosas y de vida corta se ve favorecido sobre el lento crecimiento de los corales, y los últimos se ven en peligro al encontrarse en competencia por espacio. Los niveles de nutrientes pueden determinar el tamaño potencial de las poblaciones de algas, pero los herbívoros pueden mantener la biomasa algal por debajo de los límites establecidos por los nutrientes. Consecuentemente, las macroalgas son abundantes solo cuando los niveles de herbivoría son reducidos y los nutrientes elevados. De los dos factores, nutrientes y herbivoría, el último es probablemente el más importante (Littler y Littler 1984, Burkepile y Hay 2009).

Por otra parte, los herbívoros son un determinante primario en la estructura de la comunidad arrecifal, ya que son los responsables de remover entre un 20-90% de la producción neta diaria de la comunidad algal. Estos están agrupados de acuerdo a su impacto potencial sobre las comunidades algales (Hixon y Brostoff 1983, Sammarco 1983, Hay 1985, Fong y Paul 2011).

Todos los grupos de herbívoros pueden consumir algas filamentosas, algunos consumen macroalgas (60-100%) y muy pocos consumen algas calcáreas encostrantes (40%). La frecuencia de pastoreo puede verse reducida por la competencia interespecífica entre los peces y entre peces y erizos, o por su comportamiento de alimentación al evitar depredadores, así, como a la selectividad del alimento (Steneck 1988).

Los peces loro, los acanturidos y los erizos son comúnmente más abundantes y se ha observado que tienen un impacto mayor sobre la distribución y abundancia de las algas bénticas. Muchos arrecifes moderadamente poco profundos (1-10m) son altamente pastoreados y tienen una abundancia de uno o más de estos grupos de herbívoros. Bajo un ramoneo intenso por parte de los peces o de los erizos, los arrecifes se caracterizan por conjuntos algales de biomasa baja, dominados por céspedes, algunas algas coralinas encostrantes y pocas MA (Sammarco 1983, Morrison 1988, Steneck 1988).

Muchos peces arrecifales, se establecen preferencialmente dentro de ciertos microhabitats. Debido a que la estructura del microhabitat a menudo cambia con la profundidad, las distribuciones batimétricas de los peces pueden explicarse por la disponibilidad de microhabitats preferidos. Una baja herbivoría, ya sea por causas naturales o antropogénicas, como la sobrepesca, puede causar degradación arrecifal, debido a que el crecimiento sin obstáculos de las algas carnosas y filamentosas podría causar la muerte de las algas calcáreas cubiertas por ellas y de los corales mediante la captura de sedimentos, llevando así al arrecife a un cambio de fase (Van Den Hoeck *et al.* 1975).

El monitoreo cuantitativo a largo plazo de las comunidades arrecifales permite la documentación del cambio en la comunidad, la cual típicamente no es observada durante el término de varios estudios ecológicos. Un ejemplo de esto son los arrecifes costeros de Jamaica que durante el intervalo de 1980-1990, experimentaron severas perturbaciones físicas y biológicas de gran magnitud, incluyendo el huracán Allen en 1980, el fenómeno de mortalidad del erizo herbívoro *Diadema* en 1983, el huracán Gilbert en 1988, y severos eventos de blanqueamiento coralino. En adición, el hombre ha impactado estos arrecifes cada vez más, principalmente a través de la sobrepesca. El efecto acumulativo de estos eventos ha sido la transformación del arrecife somero (<30m) de ser comunidades de alta diversidad a unas de baja diversidad dominadas por algas y comunidades estructuralmente planas (Liddell 1992, Connell *et al.* 1997).

Algunos de los trabajos que se han hecho incluyen al de Lapointe *et al.* (1997) quienes estudiaron un arrecife en Discovery Bay, Jamaica, en su estudio ellos analizaron el papel que juega el enriquecimiento de nutrientes para que se dé un incremento en la biomasa algal, basándose en el modelo de dominancia relativa propuesto por Littler y Littler en 1984, mediante el cual los cuatro grupos principales de organismos sésiles fotosintéticos que ocupan el espacio están enfocados en función de niveles de nutrientes a largo plazo y la actividad de herbivoría. Todos estos organismos compiten vigorosamente por el espacio y la luz, y cada grupo puede predominar bajo condiciones ambientales específicas (Figura 1). Lapointe *et al.* encontraron que los niveles de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo reactivo soluble que obtuvieron eran los más altos hasta entonces a nivel mundial en una comunidad arrecifal (2.0 μ M y 0.15 μ M respectivamente); así también reportaron que las MA fueron el grupo que más cobertura presentó, seguido de las AC, corales y finalmente las AF no tuvieron una cobertura importante.

El proyecto AGRRA ha contribuido de manera importante a la elaboración de evaluaciones de manera rápida y confiable para la condición de los sistemas

arrecifales en el Atlántico Tropical Occidental incluyendo también al estudio de los distintos gremios algales, estableciendo que los sitios con mayor cobertura de AF son Flower Garden Banks, EUA (75%), Abrolhos Brasil (70.9%), Los Roques Venezuela (59.8%). En cuanto a MA se encuentran María La Gorda Cuba (52%), Andros Island Bahamas (46.5%) y Salvador Islands Bahamas (44.3%). Finalmente para las AC están Turk and Caicos (55.7%), St. Vincent West Indies (46.3%) y Caiman Islands con (41.5%).

Para la zona de México se han hecho algunos trabajos como el de Solís (1990) quien hizo un estudio de la comunidad bentónica del arrecife Alacranes, determinando los patrones de distribución batimétrica de los distintos grupos que conforman la comunidad bentónica en los taludes de barlovento y sotavento; encontrando que en ambos taludes, el grupo más dominante fue el de las macroalgas.

González Gándara (2007) realizó un trabajo en el cual se estudiaron a las macroalgas asociadas a distintos tipos de sustrato, encontrando 39 especies de MA y contribuyendo con 9 registros nuevos para el arrecife de Tuxpan en el que concluyeron que las diferencias en la composición y el número de especies de macroalgas se explican por las características del sustrato y el bentos asociado.

Horta-Puga (2003) realizó el primer estudio para diagnosticar el estado del SAV, utilizando el protocolo propuesto por el AGRRA, mediante un estudio de la cobertura de los gremios algales, donde encontró que había una cobertura mayor por parte de las AC (41%) seguido de AF (26.5%) y MA (0.5%).

Tunnell *et al.* (2008) hicieron una comparación de las comunidades bénticas de 6 arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano con la finalidad de determinar el estado de los arrecifes y ver las diferencias entre los grupos Norte y Sur, en este estudio concluyeron que la cobertura coralina en el grupo norte era mucho menor que la esperada y que a comparación del grupo Sur.

Núñez Rico (2008) hizo un estudio de la cobertura de los distintos gremios algales en arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano, con la finalidad de hacer un diagnóstico del estado actual del SAV en base a la cobertura béntica de los principales gremios algales, quien reportó una cobertura elevada por parte de las AF (46.3%), seguido de AC (18.6%) arena (11.2%) y MA (5.6%).

Finalmente Horta-Puga y Tello Musi (2009) llevaron a cabo la evaluación de la condición actual del Sistema Arrecifal Veracruzano, obteniendo como resultados que la cobertura por coral vivo fue del 19.1% y el área no cubierta por corales fue de 80.9%, de la cual el mayor correspondió a las AF (44%), seguido de las AC (18.3%), MA (7.1%), arena (12.4%) y a diversos invertebrados (7.9%).

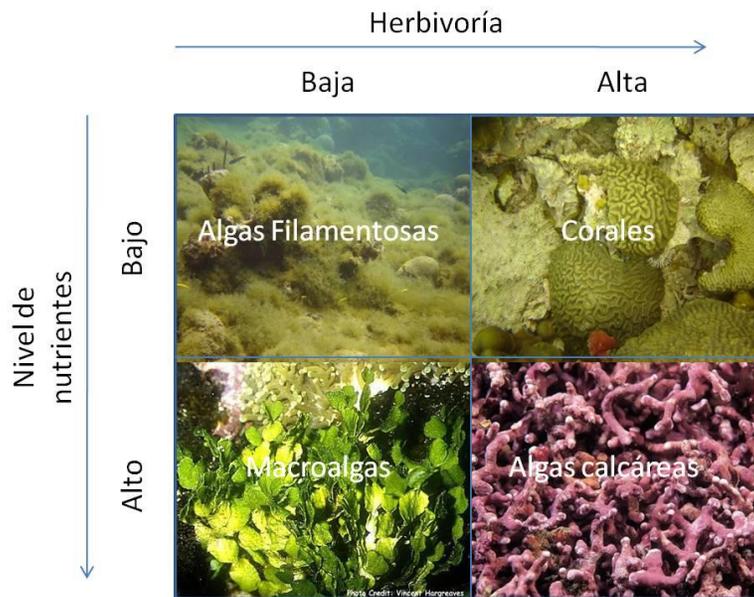


Fig 1. Modelo de dominancia relativa propuesto por Littler y Littler (1984).

Los arrecifes coralinos a nivel mundial han sufrido disminuciones sustanciales en la cobertura coralina y diversidad de especies, principalmente debido a los efectos combinados de la sobrepesca, contaminación, enfermedades y cambio climático, lo que conlleva a una disminución en la salud de los arrecifes de coral, así como una pérdida de la biodiversidad y una disminución en su valor biológico, cultural y

económico, por lo que es necesario hacer evaluaciones del estado en que se encuentran los diferentes arrecifes para así poder planear estrategias que permitan la conservación y el cuidado de estos ecosistemas de gran importancia (Horta-Puga 2003).

Muchos han sido los estudios en los que se evalúa la cobertura relativa por parte de los corales en las zonas arrecifales; también son numerosos aquellos en los que se evalúan los grupos que ocupan zonas de sustrato no cubiertas por coral vivo, lo cual es importante, ya que de cierta manera nos permite ver que otros organismos están empleando el sustrato disponible y mediante esto poder determinar la condición de un arrecife en base a la cobertura relativa de los diversos grupos bentónicos. Pero cabe mencionar que gran parte de estos trabajos son realizados generalmente en el talud de sotavento, probablemente debido a que esta es una zona menos dinámica y en la cual suele reportarse una mayor cobertura coralina, es por eso que este estudio se realizó en la zona de barlovento, la cual es menos estudiada.

También cabe mencionar que pocos son los trabajos que se han hecho tomando en cuenta la variación en la composición de los grupos a través de un gradiente batimétrico, ya que muchos de los trabajos que se realizan para determinar la cobertura por parte de los distintos grupos béticos, suelen hacerse a profundidades que van entre los 9-12 metros por lo general, debido a que a estas profundidades se encuentra la mayor diversidad coralina.

El realizar este estudio a lo largo de un gradiente de profundidad, nos permitirá apreciar si las condiciones en las que se encuentran los organismos arrecifales son muy distintas, así como ver si los patrones de dominancia por parte de los diversos grupos béticos son variables con los cambios de profundidad.

Debido a esto, surgen las siguientes preguntas:

- ¿Habrá algún grupo bentónico que predomine a lo largo del gradiente batimétrico?
- ¿La dominancia por parte de los grupos bénticos es igual a lo largo del gradiente batimétrico?
- ¿Qué condiciones ambientales van cambiando conforme incrementa la profundidad, que nos permitan explicar los cambios en los patrones de distribución de los diversos grupos bénticos?

Objetivo general:

-Determinar la cobertura relativa de los principales gremios algales, a lo largo de un gradiente batimétrico en el talúd de barlovento del arrecife Isla Verde, Sistema Arrecifal Veracruzano.

ÁREA DE ESTUDIO.

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) es el área arrecifal más extensa del Golfo de México (Horta-Puga y Tello-Musi 2009). Este se encuentra comprendido por dos grupos: el grupo norte y el grupo sur, divididos por la desembocadura del río Jamapa, el cual descarga sus aguas y materiales suspendidos en las cercanías (Figura 2) (Horta-Puga, Vargas-Hernández y Carricart-Ganivet 2007). Los arrecifes de plataforma son el tipo de arrecife característico en el sur del Golfo de México. La examinación de la diversidad de especies y estructura arrecifal revela cuatro zonas generales: El arrecife frontal o zona de barlovento, arrecife posterior o zona de sotavento, una cresta arrecifal la cual es la zona más dinámica debido al constante batir de las olas, y una planicie arrecifal. Las diferencias en los patrones de zonación entre el barlovento y el sotavento son el resultado de la adaptación de las especies a la acción del oleaje, mientras que los patrones observados con la profundidad principalmente reflejan cambios en la intensidad de luz (Chávez *et al.* 2007, Horta-Puga y Tello-Musi 2009).

El arrecife de barlovento es la porción más dinámica del arrecife y se caracteriza por un sistema de crestas y surcos. Para los arrecifes en el Golfo de México el contorno de la porción a barlovento dibuja una curva amplia que es más pronunciada a lo largo de la porción sureste, la cual está dominada por formas de crecimiento rápido, que se fragmentan debido a la acción del oleaje (Chávez *et al.* 2007, Horta-Puga y Tello Musi 2009).

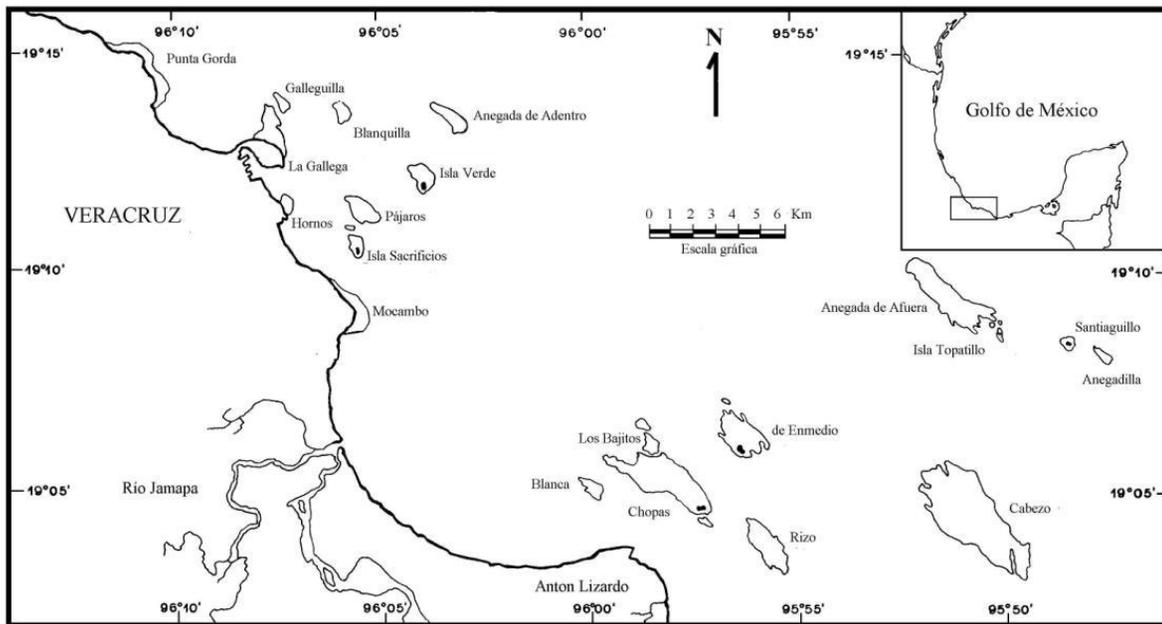


Fig 2. Arrecifes del SAV

MATERIALES Y MÉTODOS.

El muestreo se llevó a cabo en 3 salidas al campo en el arrecife de Isla Verde el cual se localiza a los $19^{\circ}13'53''$ N y $96^{\circ}07'37''$ W a 2.0 km de la costa (Fig 3). Para la evaluación de los gremios algales, se hizo una modificación de la metodología propuesta por el AGRRA (AGRRA 2005), en la cual se utilizaron fotocuadrantes de 25x25 cm, delimitados con una estructura de PVC (Anexo fotográfico). Este se colocó en el fondo sobre un sustrato rocoso y se seguirá una serie de criterios para poder tomar los cuadrantes con los requisitos pertinentes (Anexo fotográfico, toma de fotos). Entre esos criterios se encuentran:

- Tomar la fotografía en el sustrato rocoso en áreas carentes de invertebrados sésiles grandes (>25cm).
- Las fotos deben ser tomadas en zonas de sustrato no cubiertas por coral vivo.

- Tomar la fotografía en zonas donde no haya agujeros que puedan hacer que no se abarque toda la superficie del cuadrante.
- Al momento de tomar la fotografía, asegurarse de no levantar sedimento, ya que no se podrían apreciar bien los grupos bénticos presentes en el cuadrante.

Una vez obtenidos los fotocuantres, estos se analizarán en la computadora y, se determinarán los grupos de algas presentes en cada uno mediante las características morfológicas de cada gremio: Las macroalgas se distinguen por tener un talo carnoso y bien desarrollado; las algas calcáreas presentan un talo encostrante muy calcificado; y las algas filamentosas se observan formando un césped algal sobre el sustrato. Posteriormente se hará una estimación visual de la cobertura de los diversos gremios algales en unidades porcentuales, así como de los diversos grupos de invertebrados sésiles, roca coralina desnuda y arena (Anexo fotográfico, Ejemplos de fotocuantres y su estimación). Se tomarán como mínimo 80 fotocuantres para cada una de las profundidades muestreadas, lo que corresponde a un área representativa de 5m² (AGRRA 2005).

Dichos fotocuantres fueron tomados en el arrecife Isla Verde en la zona de barlovento a diferentes profundidades (3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 y 24 metros) en tres salidas distintas: las fotografías correspondientes a Barlovento 3 y 6 metros fueron tomadas el 21 de Octubre de 2010, las de Barlovento de 9-18 m del 30 y 31 de Marzo de 2011 y por último las de 21 y 24 m de profundidad, el 17 de Junio de 2011. Del total de las profundidades, se sacaron 726 fotocuantres, obteniendo por profundidad un promedio de 90 fotografías.

Los resultados obtenidos se presentan en forma de tablas y gráficas las cuales indican la cobertura porcentual por parte de cada uno de los distintos grupos bentónicos evaluados, así como el promedio de cobertura por parte de las algas.

RESULTADOS.

Tabla 1: Cobertura de los distintos gremios algales a distintas profundidades en el talúd de barlovento del Arrecife Isla Verde, Sistema Arrecifal Veracruzano (% ± 1σ).

		Grupos					
		Macroalgas	Filamentosas	Calcáreas	Roca coralina	Arena	Otros
3 m	%	0.06 ± 0.56	54.68 ± 24.63	2.03 ± 4.64	42.22 ± 25.92	0.44 ± 1.43	0.7 ± 2.08
6 m	%	0.28 ± 2.02	51.28 ± 22.28	8.58 ± 11.92	36.1 ± 23.02	0.83 ± 1.99	2.94 ± 4.52
9 m	%	3.56 ± 6.77	23.04 ± 11.22	7.63 ± 8.72	57.94 ± 13.26	0.26 ± 1.11	7.78 ± 5.15
12 m	%	0.51 ± 2.91	12.57 ± 8.59	28.32 ± 19.65	55 ± 21.88	0.05 ± 0.48	3.55 ± 5.62
15 m	%	3.2 ± 6.37	22 ± 14.95	16.1 ± 22.18	50.5 ± 20.61	0.1 ± 0.71	8.1 ± 7.35
18 m	%	1.16 ± 2.73	31.05 ± 15.25	34.77 ± 20.64	28.66 ± 20.3	0.17 ± 0.92	4.19 ± 4.78
21 m	%	9.55 ± 6.56	70.11 ± 14.08	14.66 ± 11.4	3.69 ± 4.76	0.74 ± 1.78	1.57 ± 3.96
24 m	%	4.63 ± 5.26	64.54 ± 11.21	26.33 ± 10.27	2.84 ± 4.16	0.41 ± 1.38	1.38 ± 2.88
Promedio	%	2.87 ± 4.15	41.16 ± 15.28	17.30 ± 13.68	34.62 ± 16.74	0.37 ± 1.22	3.78 ± 4.54

Como se muestra en la tabla 1, a una profundidad de 3 m, el gremio algal más predominante fue el de las AF 54.68±24.63%, después el de las AC con 2.03±4.64% y finalmente el de las MA con solo 0.06±0.56%. Con respecto a los otros grupos, se observa que el que presenta una mayor cobertura es el de la Roca Coralina con un 42.22±25.92 (Figura 3).

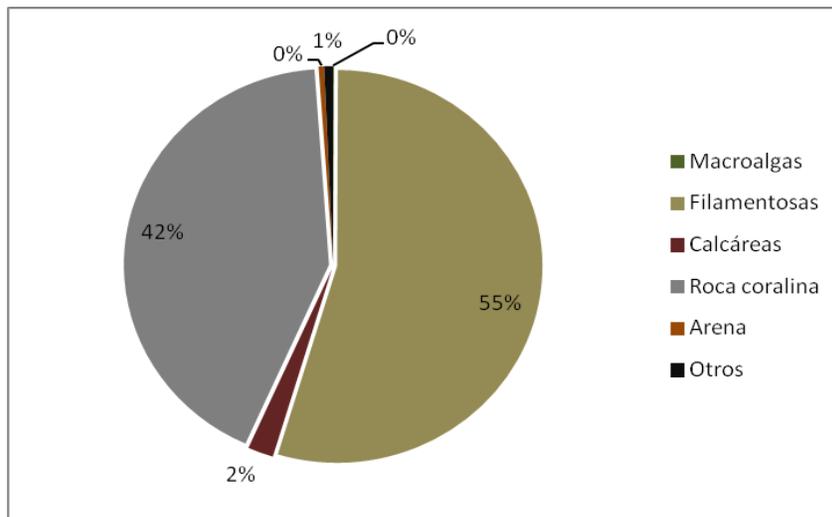


Figura 3. Porcentaje de cobertura a 3m.

A los 6 m, se puede apreciar que de manera similar que a los 3 m de profundidad, el gremio algal más predominante es el de las AF con $51.28 \pm 22.28\%$, seguido de las AC con un $8.58 \pm 11.92\%$ y al final las MA con un $0.28 \pm 2.02\%$. En cuanto a los otros grupos podemos observar que la Roca Coralina tiene un $36.10 \pm 23.02\%$ (Figura 4).

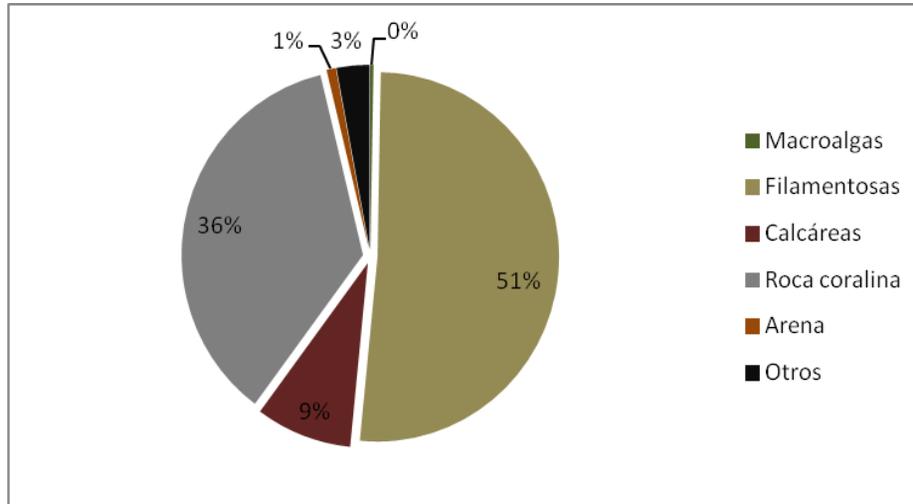


Figura 4. Porcentaje de cobertura a 6m.

A los 9 m se puede observar algo distinto a las anteriores, ya que en cuanto a los gremios algales, hay una predominancia por parte de las AF pero en menor proporción con un $23.04 \pm 11.22\%$, seguido de la AC con un $7.63 \pm 8.72\%$ y las MA con un $3.56 \pm 6.77\%$. En cuanto a los otros grupos evaluados, cabe resaltar que el grupo más predominante fue el de la Roca Coralina, el cual incluso superó a las AF, con un $57.94 \pm 13.26\%$ de cobertura (Figura 5).

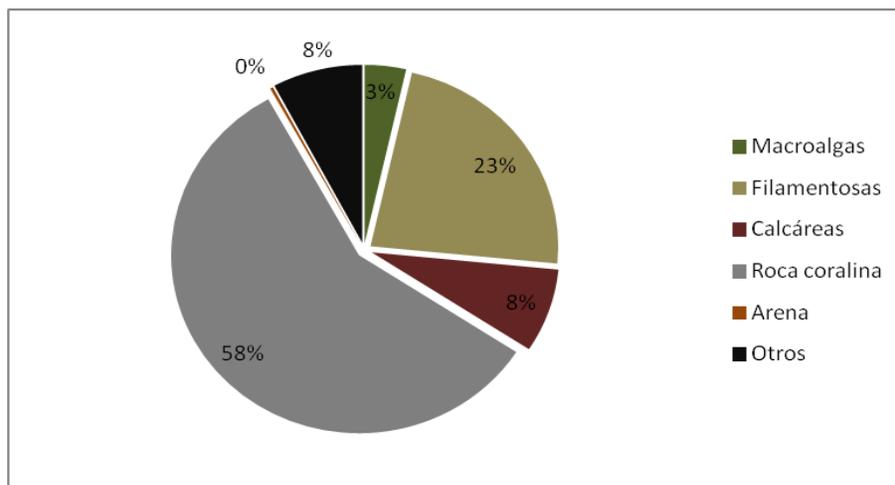


Figura 5. Porcentaje de cobertura a 9m.

En los 12 m de profundidad, se puede ver un cambio más pronunciado en la dominancia de los distintos grupos bentónicos, ya que el gremio algal más predominante resultó ser el de las AC con $28.32 \pm 19.65\%$, le siguen las AF $12.57 \pm 8.59\%$ y las MA con $0.51 \pm 2.91\%$. Con respecto a los otros grupos, el mayor fue el de la Roca Coralina con $55 \pm 21.88\%$ (Figura 6).

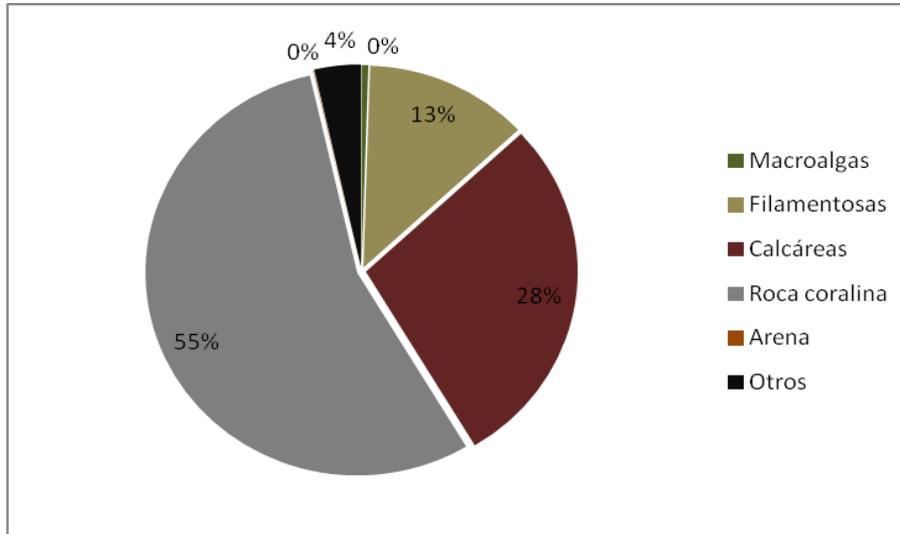


Figura 6. Porcentaje de cobertura a 12m.

A los 15 m, el gremio algal más predominante vuelve a ser el de las AF con $22 \pm 14.95\%$, seguido de las AC con un $16.1 \pm 22.18\%$ y las MA con un $3.2 \pm 6.37\%$. Con respecto a los otros grupos, podemos observar que la Roca Coralina sigue siendo el mayor con un $50.5 \pm 20.61\%$ (Figura 7).

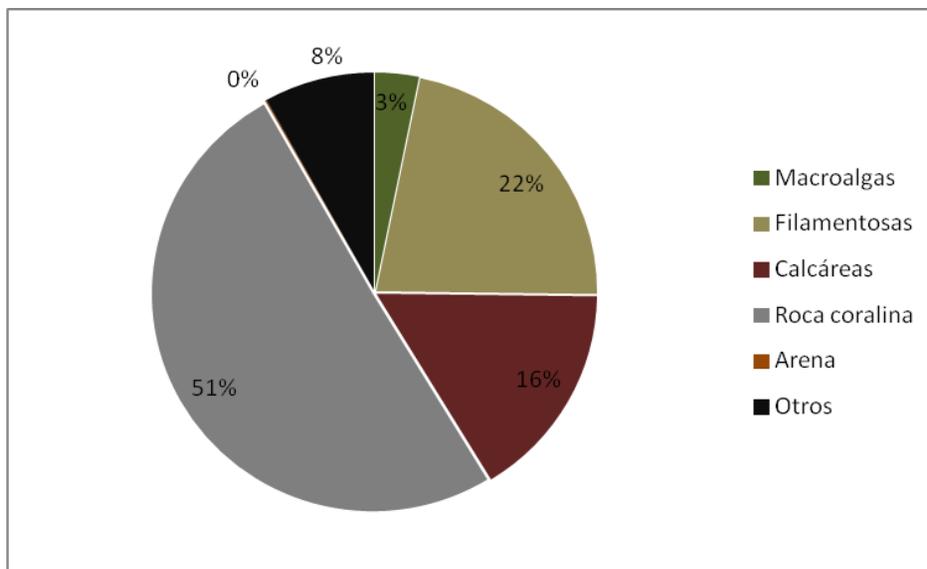


Figura 7. Porcentaje de cobertura a 15m.

A los 18 m de profundidad, se puede ver un cambio en las proporciones de la dominancia en cuanto a la cobertura, ya que con respecto a los gremios algales, el más predominante fue el de las AC con $34.77 \pm 20.64\%$, seguido de las AF con un $31.05 \pm 15.25\%$ y las MA con un $1.16 \pm 2.73\%$. En cuanto a los otros grupos, el mayor de estos es la Roca Coralina con un $28.66 \pm 20.3\%$ (Figura 8).

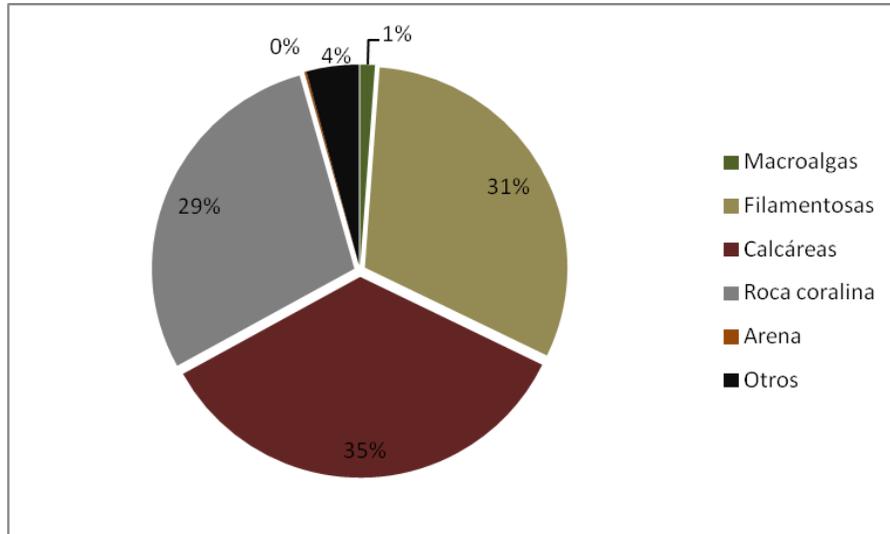


Figura 8. Porcentaje de cobertura a 18m.

En seguida, a los 21 m de profundidad se puede observar un cambio en la dominancia, ya que el grupo con mayor cobertura es el de las AF con un $70.11 \pm 14.08\%$, seguido de las AC con $14.66 \pm 11.4\%$, MA con un $9.55 \pm 6.56\%$. En cuanto a los demás grupos evaluados, el de mayor cobertura fue el de la Roca coralina, con tan sólo $3.69 \pm 4.76\%$ (Figura 9).

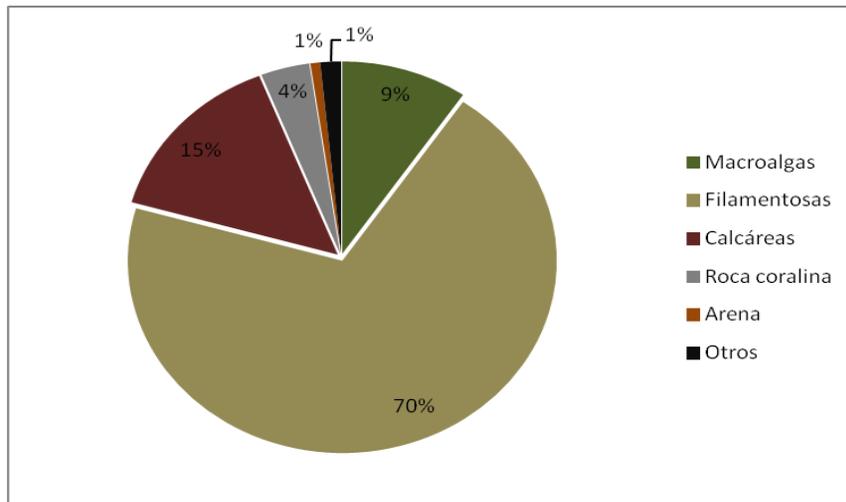


Figura 9. Porcentaje de cobertura a 21m.

Por último a los 24 m de profundidad, el grupo bentónico con mayor cobertura es el de las AF con $64.54 \pm 11.21\%$, AC con $26.33 \pm 10.27\%$, seguido de MA con $4.63 \pm 5.16\%$, RC $2.84 \pm 4.16\%$, Otros con $1.38 \pm 2.88\%$ y finalmente Arena con $0.41 \pm 1.38\%$ (Figura 10).

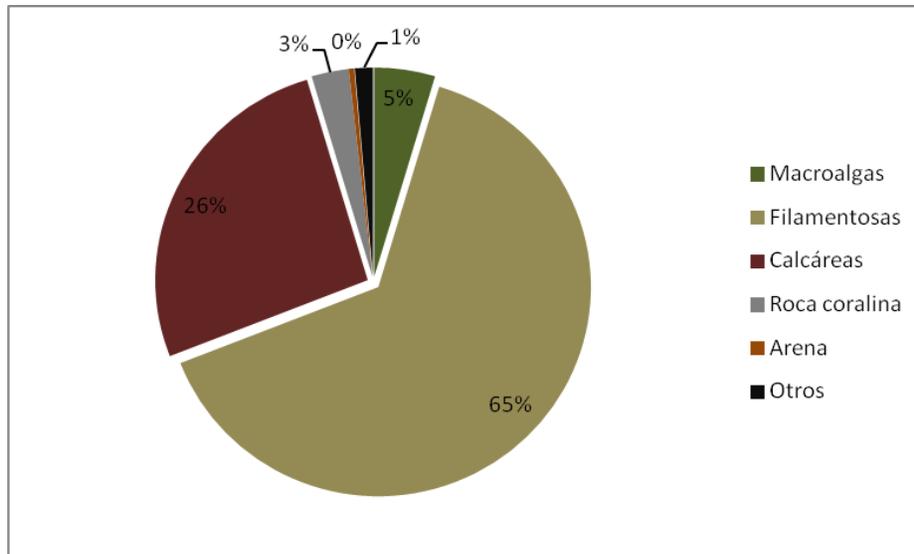


Figura 10. Porcentaje de cobertura a 24m.

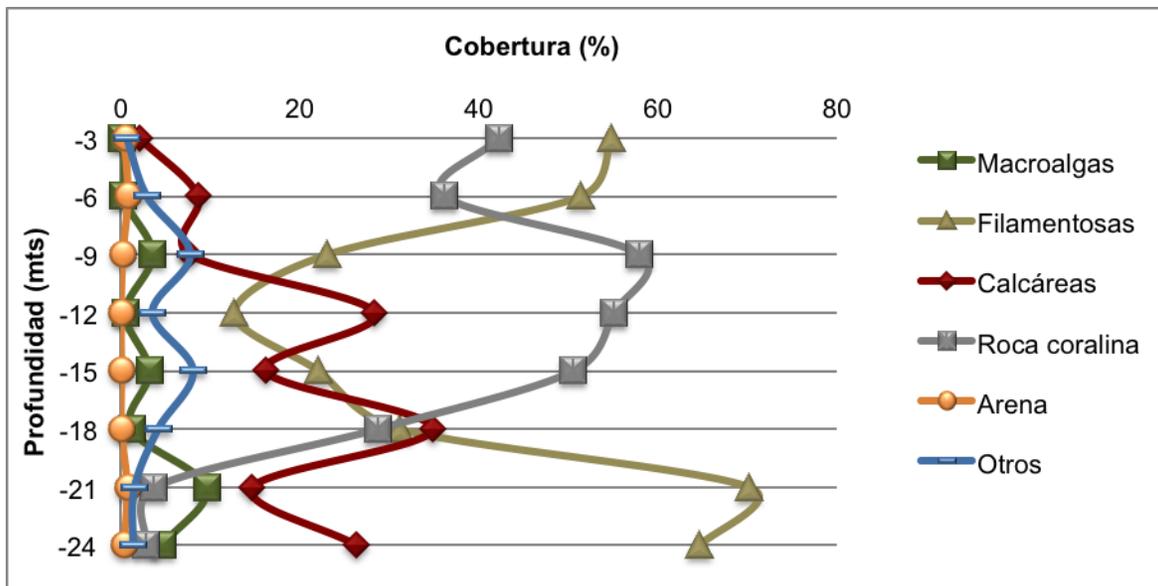


Figura 11. Cobertura de los diferentes grupos bentónicos a distintas profundidades.

La figura 11 nos muestra como es el comportamiento de los diversos grupos bentónicos conforme se van dando cambios en la profundidad. Se puede observar que a profundidades más someras (3 y 6 m), lo que predominó fueron las AF y la Roca Coralina, y se va a encontrar muy poca cobertura por parte de los otros grupos. Pero a partir de los 9 m de profundidad, hay una fuerte disminución en la proporción de las AF que llegan a descender a valores de hasta $23.04 \pm 11.22\%$ de cobertura, mientras que se puede observar que hay un incremento de la Roca Coralina, llegando a su cantidad máxima de cobertura para todas las profundidades estudiadas, con un valor de $57.94 \pm 13.26\%$. Asimismo se puede apreciar un incremento pequeño por parte de las AC y de Otros organismos.

Conforme se llega a los 12 m de profundidad, se puede observar que hay un descenso muy pronunciado por parte de las AF, ya que a esta profundidad este gremio alcanza su valor más bajo en el presente estudio, con una cobertura del $12.57 \pm 8.59\%$. Por otra parte se puede observar un incremento por parte de las AC, con valores de $28.32 \pm 19.65\%$, el cual es un cambio mayor comparado con las otras profundidades. Asimismo, se puede observar que la Roca Coralina, sigue siendo el grupo con mayor predominancia a esta profundidad.

A los 15 metros, se puede observar un pequeño incremento por parte de las AF $22 \pm 14.95\%$, y a su vez, una disminución por parte de la AC $16.1 \pm 22.18\%$, por otra parte, hay un ligero incremento en la cantidad de MA, y continúa similar en cobertura por parte de la Roca Coralina. En las zonas profundas del arrecife en el talud de barlovento (15 y 18 m) se puede observar un patrón en el cual hay una reducción por parte de la Roca coralina $28.66 \pm 0.3\%$ y un incremento en las AC, siendo a la profundidad de 18 metros, cuando las AC alcanzan sus valores más altos $34.77 \pm 20.64\%$

A los 21 m de profundidad se puede ver un cambio pronunciado en las coberturas por parte de los distintos grupos béticos, ya que hay un incremento pronunciado por parte de las AF $70.11 \pm 14.08\%$, y mientras estas incrementan, se puede

observar una disminución abrupta por parte de la Roca coralina $3.69\pm 4.76\%$, y a su vez uno no tan pronunciado en las AC $14.66\pm 11.4\%$, por otra parte hay un pequeño incremento de las MA, alcanzando a esta profundidad su valor máximo en el talud de barlovento ($9.55\pm 6.56\%$)

Finalmente a los 24 m de profundidad, ya prácticamente no hay cobertura por parte de la Roca coralina, alcanzando su valor más bajo en este estudio, con un valor de $2.84\pm 4.16\%$, mientras tanto, a esta profundidad, la cobertura por parte de las AF sigue sin cambios bruscos y hay un ligero aumento en la cobertura por parte de las AC $26.33\pm 10.27\%$.

El grupo que presentó una mayor cobertura en el talúd de barlovento fue el de las AF con un 41.16%, haciéndolo el grupo béntico más dominante, seguido de la Roca coralina con 34.62%, después las AC con un 17.3% (Figura 12).

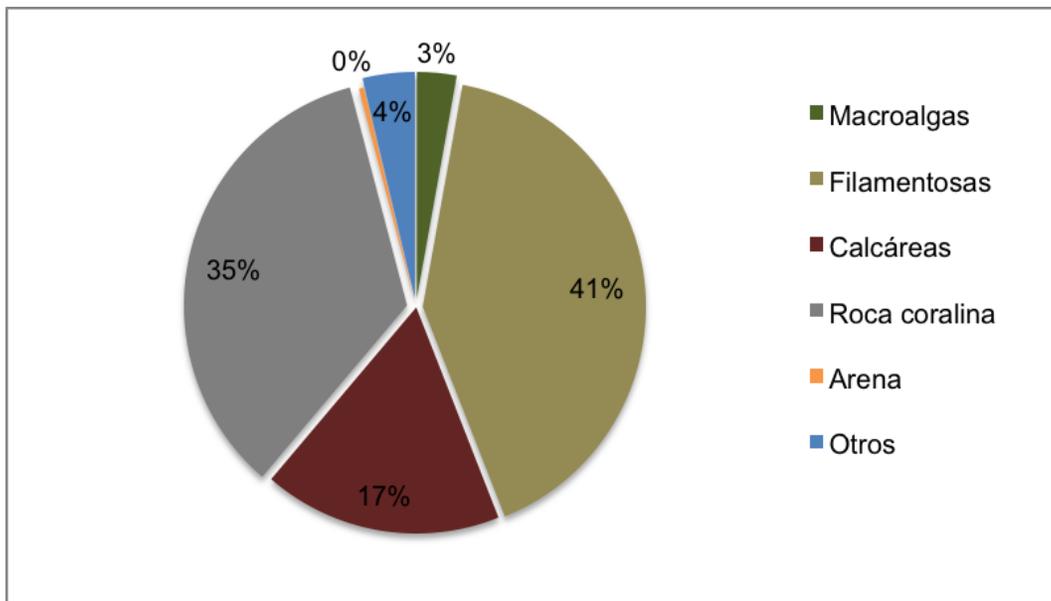


Figura 12. Promedio de la cobertura de los distintos grupos bénticos

La Figura 13 compara los promedios obtenidos en el presente trabajo, con aquellos obtenidos en el 2009 en el proyecto DM005, en el cual se puede apreciar que las diferencias en los resultados se encuentran en los valores de cobertura obtenidos para el gremio de las Algas Calcáreas y la Roca Coralina, mientras que en los otros grupos se pueden observar similitudes.

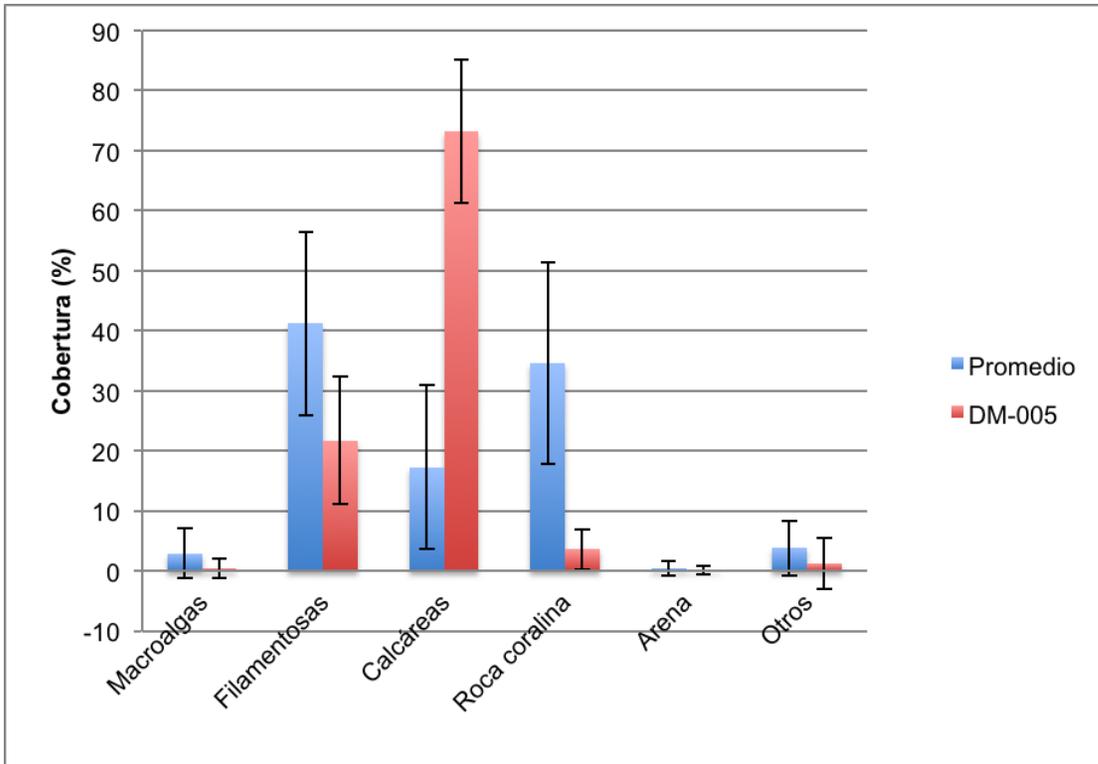


Figura 13. Comparación de promedios con el proyecto DM-005

Con respecto a la cobertura algal, tenemos que el gremio que predominó en la zona de barlovento fue el de las algas filamentosas, el cual abarcó un 67% de toda la cobertura algal total, en segundo lugar se encuentran las algas calcáreas con un 28% y por último las macroalgas con un valor del 5% (Fig. 14). Cabe mencionar que en conjunto, los tres gremios algales, abarcaron un 61.33% de la cobertura total de las zonas del arrecife Isla Verde no cubiertas por coral vivo.

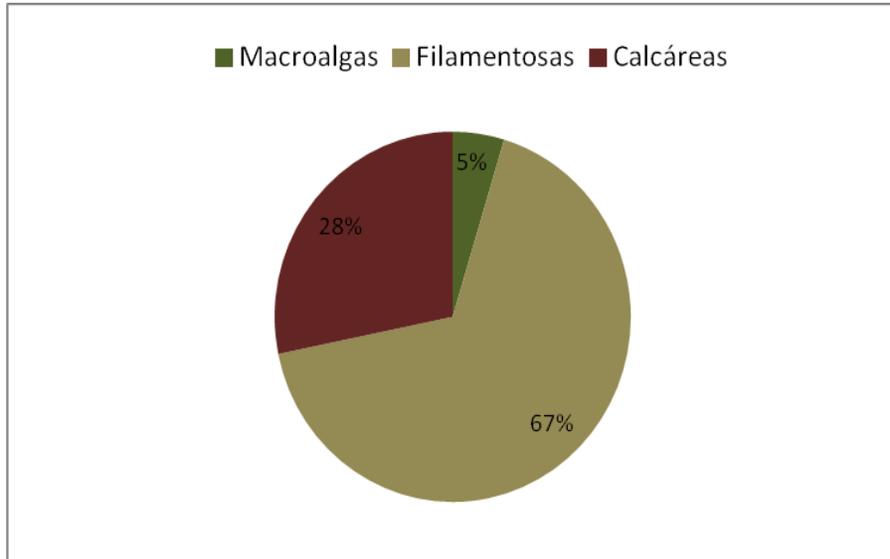


Figura 14. Porcentaje de cobertura algal total.

Al hacer un análisis de regresión para ver si la disminución en la cobertura por parte de la roca coralina tiene relación con la presencia de las algas (Figura 15), se puede apreciar que hay un comportamiento inversamente proporcional ($R^2=0.99$, $p<0.05$).

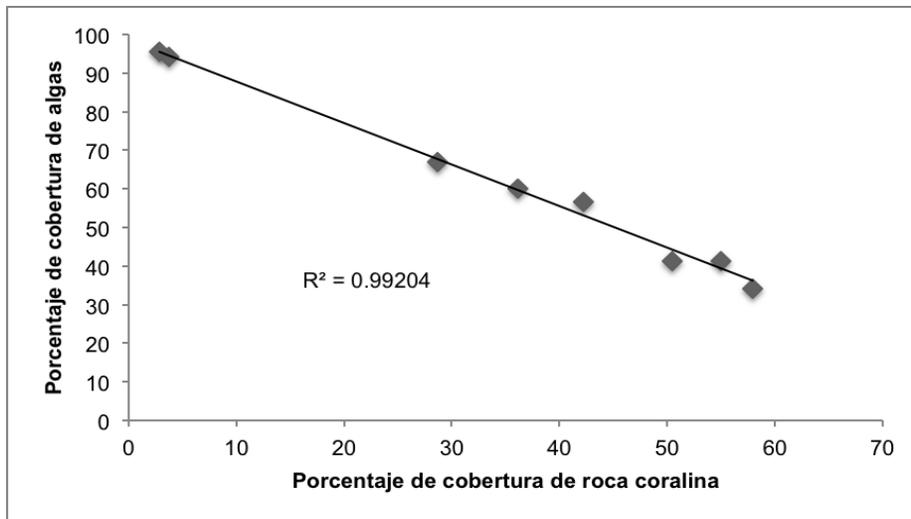


Figura 15. Análisis de regresión de cobertura algal por parte de los tres gremios, contra la cobertura de roca coralina.

Conforme a los gremios algales, se puede observar en la Figura 16, como es la variación en la dominancia de estos, para lo cual no es posible observar un patrón definido con respecto al perfil batimétrico. Pero se puede observar que en la profundidad entre los 9 y 12 m, hay un descenso brusco en la cobertura por parte de las AF, y un aumento en la cobertura por parte de las AC; también se puede observar que la cobertura por parte de las MA, incrementa muy ligeramente conforme aumenta la profundidad.

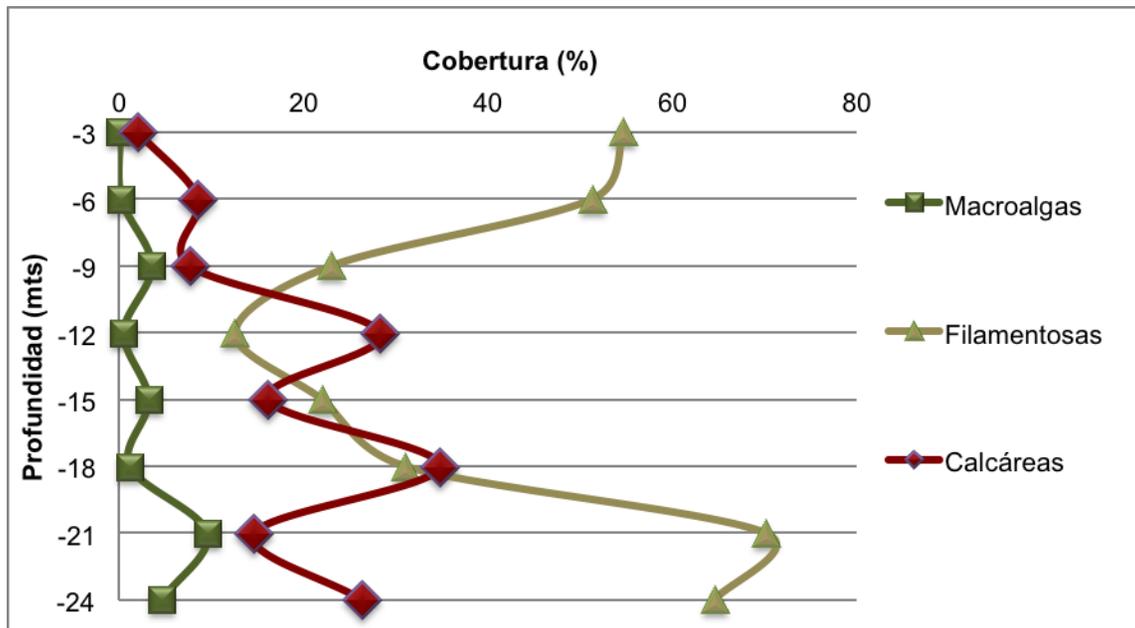


Figura 16. Distribución de los gremios algales a distintas profundidades.

DISCUSIÓN.

Algo que cabe destacar es que estos resultados difieren con respecto a los obtenidos por Horta-Puga en el proyecto DM005 realizado en 2009 (Figura 13), quien encontró que a los 9 m los valores obtenidos de la cobertura por parte de los distintos grupos en Isla Verde en el talud de barlovento son: AC con 73.2%, AF con 21.7%, MA 0.5%, Roca Coralina 3.6%, Otros 1.2% y Arena 0.1%.

Los resultados obtenidos en el presente estudio resultan ser contrastantes con una gran cantidad de trabajos realizados, en los cuales también se estudia la distribución de los distintos gremios algales a través de un gradiente batimétrico. Estos resultados y dichos patrones de cobertura pueden ser ocasionados por muchos factores los cuales se analizarán uno a uno con la finalidad de ver si pueden contribuir en los resultados obtenidos.

Entre los distintos puntos a considerar se encuentran: características de la zona, la estacionalidad y los tiempos de muestreo, la disponibilidad de luz, la complejidad del hábitat, la cantidad de nutrientes y la actividad de herbivoría en la zona.

Es importante recordar que la zona de barlovento es una zona de alta energía, en la cual va a haber prevalencia de la actividad por oleaje, lo que de alguna forma va a limitar el crecimiento de cierto tipo de algas que puedan ser susceptibles a desprendimientos como lo son algunas especies de macroalgas, esto ayudaría a explicar en cierta forma el porque en las zonas someras (3-6m) del talud de barlovento no se encontró una cobertura elevada de MA $0.06 \pm 0.56\%$ y $0.28 \pm 2.02\%$ respectivamente, pero a los 21 m de profundidad hay un incremento en la cobertura por parte de estas $9.55 \pm 6.56\%$, lo cual podría ser debido a que el oleaje ya no ejerce un impacto fuerte en esas profundidades, por lo que la turbulencia de las aguas a esta profundidad no podría actuar como un factor limitante para las MA.

Por otro lado se tiene mucha evidencia bibliográfica de que en las zonas arrecifales de alta energía, los grupos algales que llegan a encontrarse con mayor abundancia o cobertura son el de las algas calcáreas y el de las algas filamentosas, por una parte las AC pueden permanecer en esa zona debido a que son gruesas y más resistentes a los procesos de fragmentación, también se ha reportado que en las zonas más someras y expuestas a oleaje en las pendientes arrecifales, hay un incremento en la actividad de herbivoría. (Huston 1985, Morrison 1988, Fong y Paul 2011).

Los regímenes de energía parecen ser un factor importante moldeando las comunidades bénticas en el SAV, como lo encontrado en el trabajo de Rangel *et al.* En este estudio, las zonas de barlovento de los arrecifes estudiados en Veracruz y Antón Lizardo fueron dominados por alga coralina, mientras que la cobertura por parte de las MA fue mayor en la zona de sotavento. Otros investigadores también han encontrado que la cobertura por parte de las AC incrementa en ambientes con alta energía (Huston 1985, Rangel *et al.* 2007)

Una de las posibles causas por las que estos resultados no pudieran mostrar un patrón muy definido con respecto a las coberturas de los grupos bénticos, pudiera ser ocasionada debido a que los muestreos para el presente trabajo se realizaron en 3 fechas distintas (3-6 m 21 Octubre 2010, 9-18 m 30 y 31 Marzo 2011 y 21 y 24 m el 17 Junio 2011) por lo que estos intervalos de tiempo podrían haber influenciado en los resultados obtenidos.

Una característica del SAV respecto a sus características fisicoquímicas es la variabilidad estacional determinada por el patrón de vientos y el patrón hidrodinámico dominante que, de abril a agosto, genera corrientes marinas que van de sur a norte y de septiembre a marzo va de norte a sur. Este contraste ambiental de periodicidad estacional crea dos épocas del año pues estos patrones además están asociados a una mayor turbulencia asociada con los “nortes” que ocurren en otoño e invierno y la temporada de lluvias, que ocurre en el verano,

implicando cambios en el volumen y naturaleza de la materia orgánica particulada que se introduce al ecosistema (Pérez y Vargas 2008)

También se tiene registrado que las tasas de sedimentación son más altas en temporadas de norte; aunado a esto, va a haber agua más fría y mezclada, mientras que en temporada de lluvias, agua mas cálida y estratificada. Por otra parte la estacionalidad puede influir en la abundancia de ciertos organismos determinantes de la estructura arrecifal, como lo son los peces.

Un dato importante es que durante el verano existe un pico de abundancia de juveniles de distintos grupos de peces, lo que podría generar cambios en la comunidad al haber un mayor requerimiento de alimento. Sin embargo esto no ayudaría a explicar el patrón en la profundidad, ya que se ha visto que las asociaciones de peces se mantienen constantes por arrecifes y por profundidad sin importar mucho la época del año. De esta manera los cambios estacionales en el sistema pueden influenciar de manera importante en la estructura de las comunidades bénticas a lo largo de pocos meses (Carrillo *et al.*, 2007, Pérez y Vargas 2008)

Uno de los principales limitantes para la distribución de muchos de los organismos que habitan en los arrecifes de coral, es la disponibilidad de luz. Las algas de los arrecifes coralinos dependen de la luz para usarla en la fotosíntesis. La cantidad que luz que llega al arrecife, disminuye con la profundidad y produce un gradiente en la productividad y crecimiento de los organismos arrecifales. Incluso en las aguas tropicales claras, donde los arrecifes coralinos se desarrollan, la intensidad de luz es reducida de un 60-80% en los primeros 10m de agua. Hay patrones de atenuación de la luz con la profundidad, los cuales cambian tanto la cantidad como la calidad de la luz disponible para la fotosíntesis.

La luz es atenuada tanto por absorción y dispersión. La dispersión de la luz por parte de las partículas de agua y la materia orgánica es mayor para las longitudes

de onda más cortas, mientras que la absorción es mayor en las longitudes de onda mas largas y de menor energía. La tasa de atenuación es incrementada por el sedimento suspendido, las partículas de detrito, materia orgánica disuelta y la biota. El resultado neto es que mucha de la luz roja es absorbida en los primeros metros de profundidad, mientras que la luz azul y la verde penetran en lo más profundo (Huston 1985, Fong y Paul 2011).

Con base a esto, y con los resultados obtenidos, podemos ver que a pesar de que la distribución potencial de las algas nos indicaría que las algas que predominarían en las profundidades mas someras, serían las macroalgas, los resultados muestran lo contrario, ya que a las profundidades mas someras, hay una mayor cobertura por parte de las algas filamentosas, y a mayores profundidades, (21-24 m) se observa una mayor cobertura por parte de las MA con respecto a las otras profundidades. Además, otro punto a resaltar es que hubo una cobertura mayor por parte de las AC en las zonas más profundas que en las someras, lo que podría indicarnos que las algas calcáreas, las cuales predominantemente son del grupo de la Rodofitas son también eficientes utilizando las longitudes de onda de la luz azul y verde.

En base a esto, podemos observar que la luz no determina completamente el patrón de distribución de los gremios algales en el talud de barlovento, y que, a pesar de que la luz es una de los factores limitantes en la distribución de los organismos en un arrecifes de coral, no explica los patrones por si sola. Mientras que los pigmentos controlan el potencial para crecimiento y proliferación de las algas a ciertas profundidades, otros factores como la herbivoría, la energía por oleaje, perturbaciones, y otros contribuyen a la variación batimétrica algal (Bal y Nieuwland 1995).

Un factor que puede ser de gran influencia no solo para la distribución algal, sino para gran parte de los organismos en un arrecife coralino es la complejidad del hábitat, la cual es en gran parte generada por la topografía del sitio. Uno de los

factores más importantes que contribuyen a la complejidad del hábitat son los corales, los cuales al morir dejan que sus esqueletos sean cementados por las algas calcáreas y así consolidar el arrecife. Esto trae como resultado que el sitio tenga una gran cantidad de espacios que puedan ser utilizados por los diversos organismos que viven en el arrecife. Pero no solo los corales muertos, sino que en gran parte contribuye la presencia de colonias coralinas vivas, ya que muchos organismos, como ciertos peces herbívoros, son especialistas de hábitat y suelen estar presentes solamente cuando se presenten ciertas especies coralinas vivas. Debido a que la estructura del microhábitat a menudo cambia con la profundidad, las distribuciones batimétricas de los peces pueden explicarse en cierta parte por la disponibilidad de microhábitats preferidos (Srinivasan 2003).

Numerosos estudios demuestran que la heterogeneidad del hábitat juega un papel muy importante para mantener la diversidad de especies (Vroom y Page 2005). La complejidad estructural arrecifal ha sido citada como un posible determinante en la estructura de la comunidad de peces, por lo que el estado de salud de las comunidades coralinas es importante para mantener esta complejidad, ya que un estudio realizado por Díaz-Pulido y Mc Cook en el 2002 demostró, que los corales que murieron por blanqueamiento fueron colonizados por la algas filamentosas, con un mayor crecimiento algal en corales severamente mas dañados y trayendo como consecuencia una reducción en la complejidad del hábitat. Es tal la importancia de la complejidad arrecifal ya que esta brinda una gran cantidad de hábitats para los organismos, pero a la vez brinda muchos refugios para ciertos peces herbívoros en contra de sus depredadores, lo que permite una presión de herbivoría adecuada para poder controlar las coberturas de ciertos grupos algales, un ejemplo de esto es brindado por Van den Hoeck *et al.* en 1975 quienes encontraron que a través del gradiente de profundidad, la mayor cobertura por parte de las algas filamentosas ocurre en una comunidad en la que probablemente la presión de herbivoría sea baja debido a la ausencia de una estructura arrecifal bien desarrollada en la cual los peces herbívoros pudieran habitar o refugiarse de sus depredadores.

La distribución espacial de los peces herbívoros a través de los hábitats arrecifales, no parece estar simplemente explicada por las diferencias en la topografía arrecifal, pero puede depender en complejas interacciones entre la proximidad al refugio mas cercano, la abundancia de depredadores, la densidad de competidores territoriales, y la disponibilidad local de recursos alimenticios; esto es demostrado por Lewis y Wainwright (1985), quienes estudiaron la abundancia de los herbívoros y la intensidad de la presión de herbivoría en un arrecife del Caribe, basándose en la premisa de que las características físicas del hábitat, particularmente la complejidad topográfica, puede determinar las distribuciones locales de las poblaciones de peces. Sin embargo, la distribución de los peces herbívoros a través de los hábitats arrecifales no fueron explicados solamente por las diferencias en la topografía arrecifal. Ellos encontraron altas densidades de peces herbívoros en el arrecife anterior de baja complejidad topográfica. Por lo que se sugiere que las distribuciones espaciales de peces pueden ser determinadas por interacciones complejas de numerosos factores, incluyendo la proximidad al refugio, la abundancia de depredadores, densidad de competidores territoriales y la disponibilidad de recursos alimenticios.

Otro factor a considerar para poder entender la distribución de los gremios algales en un arrecife es el nivel de nutrientes que se encuentran en el sistema. Este es un punto que es muy tomado en cuenta, y del cual se cree que es uno de los principales factores que pueden llevar al fenómeno de cambio de fase.

Como dice el modelo de dominancia relativa propuesto por Littler y Littler, al haber una gran aporte de nutrientes al sistema, y tasas bajas de herbivoría, habrá un cambio en la dominancia a favor de las macroalgas, pero, si las tasas de ramoneo y la comunidad de herbívoros, se encuentran en niveles óptimos, la dominancia va a estar a favor de las algas calcáreas.

Fabricius *et al.* (2005) analizaron la cobertura de los distintos grupos bénticos a través de un gradiente en la calidad de agua, es decir, compararon como cambiaba la estructura de la comunidad arrecifal en dos arrecifes, uno con influencia de aportes de nutrientes por la desembocadura de un río y descargas de origen antropogénico, con otro arrecife lejos de la influencia de aportes elevados de nutrientes, ellos observaron que el modelo de Littler y Littler aplicaba para esos arrecifes, ya que en el que se encontraba con un elevado aporte de nutrientes, había un incremento en la dominancia por parte de las MA y una reducción en la cobertura coralina y de algas calcáreas, de esta manera vió que estos cambios eran consistentes con otros estudios en los que se reportaba ese mismo patrón de cambio.

Las aguas eutróficas, donde la herbivoría y el rompimiento de olas son bajos, tienden a favorecer a las macroalgas que pueden superar y matar tanto a las algas coralinas como a los corales. Cuando los niveles de nutrientes son bajos y la actividad de herbivoría de baja a moderada, las formas filamentosas con mayor superficie de área tienden a predominar (Williams y Carpenter 1988, Fabricius *et al.* 2005).

Los niveles de nutrientes pueden determinar el tamaño potencial de las poblaciones de algas, pero los herbívoros pueden mantener la biomasa algal por debajo de los límites establecidos por los nutrientes. Consecuentemente, las macroalgas son abundantes solo cuando los niveles de herbivoría son reducidos y los nutrientes elevados. De los dos factores, nutrientes y herbivoría, el último es probablemente el más importante (Littler y Littler 1984, Kuffner y Paul 2001), esto es corroborado por un estudio realizado por Burkepile y Hay (2009) quienes estudiaron que factor era el que más influenciaba en control del desarrollo de las macroalgas y crecimiento coralino en un arrecife del Caribe, ellos encontraron que tanto las algas filamentosas como las MA incrementaron debido a la exclusión de la herbivoría, pero lo hicieron también sin el incremento de nutrientes. Estos datos refuerzan el descubrimiento de que la herbivoría es una fuerza conductora mayor

de la abundancia algal y de la competencia coral-alga en los arrecifes, con la disponibilidad de nutrientes jugando un papel menor. Sin embargo, un incremento en los niveles de nutrientes puede interactuar con la presión de herbivoría para cambiar la composición de la comunidad algal.

Otro trabajo muy importante que aporta información acerca de la influencia de los nutrientes en un sistema arrecifal es el de Koop *et al.* en el 2001 con el proyecto ENCORE (Effect of Nutrient Enrichment on Coral Reefs), quienes encontraron que: los nutrientes causaron considerables efectos a nivel de organismo, pero no causaron que los arrecifes coralinos cambiaran de una comunidad dominada por corales a una dominada por algas, como ha sido reportado; además no observaron una estimulación de la productividad primaria de las comunidades algales epilíticas y solo vieron incrementos menores en las macroalgas más grandes. Una de las observaciones más importantes de este proyecto fue el de el impacto que tenían los nutrientes sobre la reproducción coralina. Mientras que el crecimiento y la mortalidad incrementaron en algunas especies de corales, otras especies no se vieron afectadas. La producción de gametos viables y la fertilización exitosa fue reducida por la adición tanto de N y P inorgánico.

Esto puede darnos una idea del efecto verdadero que pudieran tener los nutrientes, que si bien incrementan las tasas de productividad de algunas algas, pueden afectar el fitness de los corales, haciéndolos en cierto modo competitivamente inferiores. También nos da una idea de que el modelo propuesto de dominancia relativa no siempre aplica para todos los arrecifes, ya que numerosos estudios han demostrado que a pesar de que haya un elevado aporte de nutrientes, no siempre las algas van a dominar, y que incluso en ciertos arrecifes en los que hay una condición de herbivoría buena, como en arrecifes no perturbados, estos no siempre son capaces de regular la abundancia algal (Cheal *et al.* 2010)

En cuanto a los niveles umbrales para que un arrecife no se encuentre en estado de eutrofización ($\leq 0.1\mu\text{M}$ SRP y $\leq 1.0\mu\text{M}$ DIN) (Littler y Littler 2006), en el SAV no se tienen reportes de que haya un excesivo aporte de nutrientes o que estos no se encuentren en fracción disponible, lo cual puede ser apoyado debido a la cobertura baja que presentaron las MA; sin embargo, en la segunda etapa de la campaña de monitoreo permanente del SAV, se reportan para el caso del arrecife Isla Verde, de manera particular para el mes de marzo de 2010, concentraciones de 0.01 mg/L para NO_2 , 0.22 mg/L para el caso de NO_3 , de 0.02 mg/L de NH_4 y para PO_4 valores de 0.05 mg/L , los cuales al ser comparados con los Criterios Ecológicos de Calidad del Agua establecidos en 1989, indican que se rebasan estos límites, los cuales se estipula que son 0.002 mg/l de NO_2 , de 0.04 mg/l de NO_3 , 0.01 mg/l de NH_4 y 0.002 mg/l de PO_4 . Además, al convertir los valores obtenidos en el programa de monitoreo a unidades de $\mu\text{M/L}$ se tienen $0.21\mu\text{M}$ de NO_2 , $3.54\mu\text{M}$ de NO_3 , $1.33\mu\text{M}$ de NH_4 y $0.52\mu\text{M}$ de PO_4 y que, al comparar estas cantidades con aquellas establecidas como límite del umbral en concentración de nutrientes arriba mencionadas, vemos que se rebasan estas. Pero cabe mencionar que estas mediciones fueron tomadas en el talud de sotavento, lo cual si se tomaran en el talud de barlovento, probablemente cambiarían, debido a las diferentes características que presenta esta zona (turbulencia, menos influencia por parte de las desembocaduras) lo cual podría afectar la concentración de estos, o su disponibilidad para las algas. Esto ayuda a explicar el porque a distintas profundidades en el trabajo, no se encuentra una cobertura elevada por parte de las MA, ya que no hay una alta disponibilidad de nutrientes que contribuyan al incrementado por parte de estas.

La actividad de herbivoría es probablemente uno de los factores que mas influyan en las variaciones batimétricas de la cobertura por parte de los distintos gremios algales. Los herbívoros confieren resiliencia, ya que ejercen un impacto de forraje que mantiene un balance entre los corales y las algas. Estos están agrupados de acuerdo a su impacto potencial sobre las comunidades algales. Los peces loro raspadores de profundidades y ciertos erizos tienen el impacto más grande sobre

la abundancia algal y son capaces de alimentarse del mas amplio rango de grupos algales. Otros peces, como los acanturidos, ciertos peces damisela son herbívoros “desnudadores” en el sentido de que pueden reducir significativamente la biomasa de las algas carnosas cuando se encuentran en densidades suficientemente altas (Sammarco 1983, Paddock y Cowen 2006).

Este grupo no puede alimentarse de algas coralinas encostrantes y tiene una habilidad limitada para consumir algas articuladas y macroalgas (Steneck 1988, Crossman *et al.* 2005, Fox y Bellwood 2007). Un estudio sugiere que la abundancia de erizos es característica de de arrecifes en donde los depredadores de éstos y los competidores han sido reducidos por la pesca intensa, los erizos son relativamente raros en las porciones intermareales de los arrecifes ligeramente o no pescados (Hay y Taylor 1985, Morrison 1988)

Hay algunas hipótesis que tratan de explicar estas diferencias de herbivoría a lo largo de los gradientes de profundidad del arrecife. Entre estos factores se encuentran:

- Costos energéticos por estar en lugares con elevada energía por oleaje
- Efectos de algunos peces territoriales
- Carencia de refugios contra depredadores en zonas de topografía simple.

Han sido muchos los trabajos que tratan de explicar la distribución batimétrica de los distintos grupos de peces herbívoros, con la finalidad de entender la relación entre la presencia de estos y las cantidades de algas de los distintos grupos funcionales en el arrecife.

Algunos de estos trabajos como el de Fox y Bellwood (2007) quienes intentaron cuantificar la actividad de herbivoría a lo largo de un gradiente de profundidad. Se presentó un mayor impacto de herbivoría en la parte de la cresta arrecifal, mientras que muchos de estos peces no ejercen un impacto importante de herbivoría en la planicie arrecifal. Se encontró una menor cantidad de macroalgas

en la parte de la cresta arrecifal, lo cual se atribuye al impacto de herbivoría ejercido por 2 especies de Scaridos. También se relaciona con que en la planicie arrecifal no hay una gran complejidad topográfica por lo que hay carencia de sitios adecuados que sirvan como refugios contra ciertos depredadores.

El mayor impacto sobre la estructura de la comunidad algales es por parte de los grandes herbívoros “desnudadores” y “raspadores” como los peces loro (Scaridae), cirujanos (Acanthuridae) y los erizos de mar. La biomasa algal y la proporción de macroalgas usualmente incrementa cuando la herbivoría por parte de los peces ramoneadores de aguas profundas y equinoideos se ven reducidos. Este patrón se ha visto debido a reducciones locales en la herbivoría causada por turbulencia inducida por el oleaje, evasión de depredadores o peces territoriales como algunos pomacentridos (Srinivasan 2003, Paddack y Cowen 2006).

La herbivoría alcanza un pico justo debajo de la base del oleaje a profundidades superficiales (1-5m) con un declive relativamente lineal con la profundidad. Zonas con una intensa herbivoría comúnmente son dominados por céspedes algales de poca biomasa, con parches de algas calcáreas. A una profundidad usualmente mayor a los 30 m hay a menudo un segundo pico de biomasa (Lewis y Wainwright 1985, Hay 1985, Steneck 1988, Srinivasan 2003, Paddack y Cowen 2006)

Numerosas investigaciones han mostrado que tanto la densidad de peces herbívoros, y la tasa de remoción de plantas por parte de éstos, disminuye con la profundidad en muchas pendientes arrecifales. Los depredadores pueden tener un gran impacto sobre el patrón espacial de uso de hábitat por los herbívoros marinos y de esta manera afectar indirectamente el mosaico natural de herbivoría en peces. Los peces herbívoros pueden también reducir su alimentación en áreas donde su susceptibilidad a ser depredados se ve incrementada (Hay 1985, Morrison 1988, Srinivasan 2003).

La distribución de especies a lo largo de un gradiente de profundidad, en los límites inferiores al parecer se encuentran controlados por factores físicos como presión, bajas temperaturas, e intensidad de luz, mientras que en los límites superiores, pueden verse influenciados por interacciones bióticas, asociadas con una mayor diversidad en las zonas superficiales. Los efectos que pueda tener la profundidad sobre el fitness de ciertos organismos también es un punto a considerar, ya que a pesar de que una presa para cierto herbívoro se encuentre en una profundidad determinada, pero si el permanecer en esta profundidad repercute un compromiso en el estado óptimo de la presa, se somete a un trade off, es decir, un costo que tiene que pagar por permanecer ahí, ya sea disminuyendo su tasa de reproducción, o permaneciendo menos tiempo en esa zona, de igual manera, si el pez herbívoro prefiere evitar esa zona en donde se encuentra el alga de su preferencia, y decide permanecer en una zona con condiciones mas favorables para sus funciones fisiológicas, pero en esa misma profundidad habita su depredador, lo más probable es que el pez opte por estar en la zona donde no se encuentre este, aunque se vea de cierta manera reducido en el fitness (Fox y Bellwood 2007). Por lo que es también importante el saber los intervalos de profundidad que puede soportar cada especie de pez.

Una explicación para la diferencia en el efecto de la profundidad sobre el fitness entre dos especies puede ser que sus presas o depredadores tienen distintas distribuciones batimétricas. Alternativamente, especies con intervalos de distribución batimétrica relativamente amplios pueden tener costos reducidos en cuanto al establecimiento en profundidades por debajo del intervalo normal; por lo que los especialistas, pueden sobrevivir y crecer mejor que los generalistas dentro de su estrato de profundidad preferida, pero los generalistas lo hacen moderadamente bien dentro de un intervalo de profundidades mas amplio.

Además de este tipo de efectos sobre los peces, algo que es importante que se presente en un arrecife, es que haya una gran diversidad de especies de herbívoros, ya que si a pesar de que haya una gran abundancia, pero de pocas

especies de herbívoros, estos no lograrán controlar exitosamente el crecimiento de las poblaciones algales (Russ 1984, Ceccarelli *et al.* 2006). El comportamiento de herbivoría es un aspecto muy importante en la comunidad de peces herbívoros, ya que pueden tener un comportamiento especialista en su alimentación, como lo pueden ser ciertos peces que se alimentan de un grupo específico de algas y los “cultivan”. Tal es el caso del pez damisela los cuales tienen una habilidad relativamente limitada para reducir la biomasa algal y son considerados no desnudadores. De hecho, debido al comportamiento agresivo de los peces damisela hacia otros peces herbívoros y erizos, ellos pueden funcionar como cajas biológicas en los que la biomasa algal incrementa en los territorios de los peces damisela. A menudo se les conoce a estos herbívoros como cultivadores, mientras que otros son conocidos como navegadores o errantes (Hixon y Brostoff 1983, Sammarco 1983, Hay 1985, Steneck 1988, Cheal *et al.* 2010).

Dado el modo de alimentación especializado y espacialmente restringido de los peces damisela territoriales, estos peces son diferentes ya que no tienen la misma habilidad de reducir la biomasa algal como los peces herbívoros errantes más grandes, sin embargo algunos peces damisela pueden promover el crecimiento de algas filamentosas. Los peces damisela territoriales tienen una mayor influencia sobre la biomasa, productividad y composición de las algas dentro de sus territorios. La habilidad de las damisela para cultivar céspedes algales de alta calidad alimenticia puede verse afectada por la necesidad de defender sus territorios de los herbívoros más grandes. Los herbívoros más grandes pueden influir los conjuntos algales dentro de los territorios de los damisela ya sea directa o indirectamente.

La pérdida de los peces grandes de los arrecifes de coral puede alterar la composición de los conjuntos benthicos e incrementar la abundancia de peces más pequeños en niveles tróficos inferiores. La exclusión de peces más grandes también lleva a un incremento en la cantidad y calidad de comida algal dentro del territorio de los peces damisela, lo que sugiere que los peces más grandes, ya

sean depredadores o herbívoros, tienen influencia en la composición de las comunidades arrecifales, no solo directamente, sino también indirectamente, controlando la abundancia y también la territorialidad de los peces damisela (Hixon y Brostoff 1983, Ceccarelli *et al.* 2006)

La intensidad de herbivoría puede variar espacialmente en el arrecife. Los herbívoros pueden encontrarse restringidos en cuanto al pastoreo debido a la alta acción del oleaje y la ausencia de refugios contra los depredadores, y son a menudo menos abundantes en el arrecife profundo. Además, la composición de herbívoros, puede variar entre los distintos hábitats arrecifales. Estos trabajos demuestran que la herbivoría es altamente responsable del patrón de distribución algal en el arrecife.

Con respecto a la comunidad de herbívoros en el SAV, Pérez España y Vargas Hernández en 2008, en el proyecto DM002 encontraron que Pomacentridae, Serranidae, Haemulidae y Scaridae fueron las familias con un mayor número de especies. *Coryphopterus personatus/hyalinus*, es la especie dominante, su abundancia representa el 49% de la abundancia total, le siguen en orden de abundancia *Chromis multilineata*, *Halichoeres bathyphilus* (12 y 8% respectivamente) son las únicas especies que presentan una abundancia mayor al 5% de toda la base de datos; en conjunto sus abundancias representan casi el 70% de la abundancia total.

La abundancia de peces fue mayor en los arrecifes profundos, el arrecife Isla Verde fue el que mayor número de reclutas tuvo. También se encontró una gran abundancia por parte de la familia Lutjanidae que abundaba tanto en el arrecife somero como profundo y por parte de la familia Pomacentridae que abundo en arrecife profundo. Además en este trabajo se encuentra que hay un mayor número de especies en zonas profundas. Hacen la observación de que aparentemente las tallas de los peces se han visto afectadas por la actividad de la pesca, también

concluyen que la comunidad de peces se mantiene estable durante todo el año, aunque varía entre arrecifes y profundidades.

Al analizar todos estos factores que influyen en la distribución y abundancia de las algas, podemos hacernos una idea de que es lo que pasa en cada profundidad. Como podemos ver, en la figura 11 que muestra como fue la cobertura de los distintos grupos béticos conforme el gradiente de profundidad, vemos que en las dos primeras profundidades, (3 y 6m) los grupos no presentan un cambio en su cobertura, encontrando que las AF son el grupo dominante en zonas de sustrato no cubierto por coral vivo, el segundo grupo en tener una cobertura elevado es el de la roca coralina y en tercer lugar las AC, esto puede deberse a que a esta profundidad, que es una zona muy dinámica, ciertos peces herbívoros no se presenten aquí, debido a que podría implicar un gasto energético el permanecer en esta zona constantemente, lo que hace que las algas filamentosas proliferen, y que no haya una alta tasa de herbivoría a esta profundidad, también como esta zona es muy dinámica, constantemente se esta fragmentando el coral muerto, lo que nos indicaría el porque hay una cobertura de roca coralina cercana al 40% en esta zona somera. Lo que si es algo llamativo es el hecho de que no haya una cobertura considerable por parte de las AC, ya que muchos trabajos citan y señalan que el patrón es que en estas zonas haya una alta cobertura por parte de este grupo algal.

En la zona que comprende entre los 9 a los 15 m de profundidad, se puede ver que hay un cambio significativo en la proporción de los distintos grupos béticos. Podemos observar que hay un descenso muy brusco en la cobertura por parte de la AF, y un incremento por parte de la Roca Coralina y de las AC, lo que pueda deberse a que en esta zona, como ya no hay mucha influencia como en los primeros 6 m de profundidad, es mas fácil que los peces puedan permanecer en aquí, por lo que se incrementa la actividad de pastoreo por parte de ellos, y también, al haber una mayor cantidad de roca coralina y algas calcáreas, estas cementan la roca, lo que pudiera brindar a estas profundidades una mayor

complejidad topográfica en el hábitat, que permitiera que ciertos peces herbívoros lo utilicen como hábitat y como refugios en contra de sus depredadores, lo que contribuye a que las AF no sean tan predominantes a estas profundidades.

A los 18 metros de profundidad, hay un cambio otra vez en la cobertura de los distintos grupos, ya que empieza a disminuir la roca coralina, a su vez que incrementa las AC y un poco las AF. Es en esta profundidad en la que vemos que en muchos grupos hay una cobertura relativa similar, o no tan pronunciada como en las profundidades anteriores, lo que se puede ver en las coberturas por parte de las AF con 31.05%, las AC con 34.77% y la Roca Coralina con 28.66%. Esto pudiera deberse a que en esta profundidad ya no hay un factor que pudiera darle ventaja a algún grupo en particular, probablemente habiendo una equidad mayor por parte de los grupos, lo que permita una proporción similar, pudiera ser que la tasa de herbivoría se encuentre no tan elevada como en las profundidades anteriores pero que aun siga esta actividad también la luz de cierta manera se va limitando conforme se incrementa la profundidad, y la complejidad del hábitat es buena todavía.

Al llegar a los 21-24 metros, que podríamos considerar como la parte profunda del arrecife, hay un cambio pronunciado otra vez, incrementa súbitamente la cobertura por parte de las AF, a la par de que la Roca Coralina disminuye, es a estas profundidades cuando las AF alcanzan su mayor cobertura y la Roca coralina la menor, también hay un ligero incremento en la cobertura por parte de las MA, lo que sugiere que la actividad de los peces herbívoros pudiera verse reducida a estas profundidades, talvez debido a que hay una reducción en la complejidad topográfica, ya que a estas profundidades era mas difícil tomar los cuadrantes, porque había mas zonas llenas de arena, y probablemente a estas profundidades o en estas zonas al verse reducida la complejidad topográfica, los herbívoros pudieran estar mas expuestos a los depredadores. Algo que también podría explicar este comportamiento a esta profundidad es que al verse reducido el gremio de ciertos herbívoros, otros peces como los peces damisela podrían verse

beneficiados de esa situación, ya que al encontrarse mas libres competitivamente, estos podrían ampliar sus territorios de cultivos de AF, de esta manera viéndose un incremento muy pronunciado en la cobertura de este gremio. La cobertura por parte de las MA en esta zona también podría explicarse debido a la reducción en la herbivoría talvez por la reducción de la complejidad.

Finalmente se puede concluir que cada uno de los factores analizados uno por uno no son suficientes para explicar el patrón de la cobertura béntica de los diversos gremios algales, y que sería necesario tomar en cuenta más aspectos para poder entender el patrón de distribución de los grupos bénticos a lo largo de un gradiente de profundidad.

Los resultados de este estudio indican que la herbivoría tiene probablemente el papel principal en generar y mantener el patrón batimétrico de la distribución algal observada en la zona de barlovento.

CONCLUSIONES

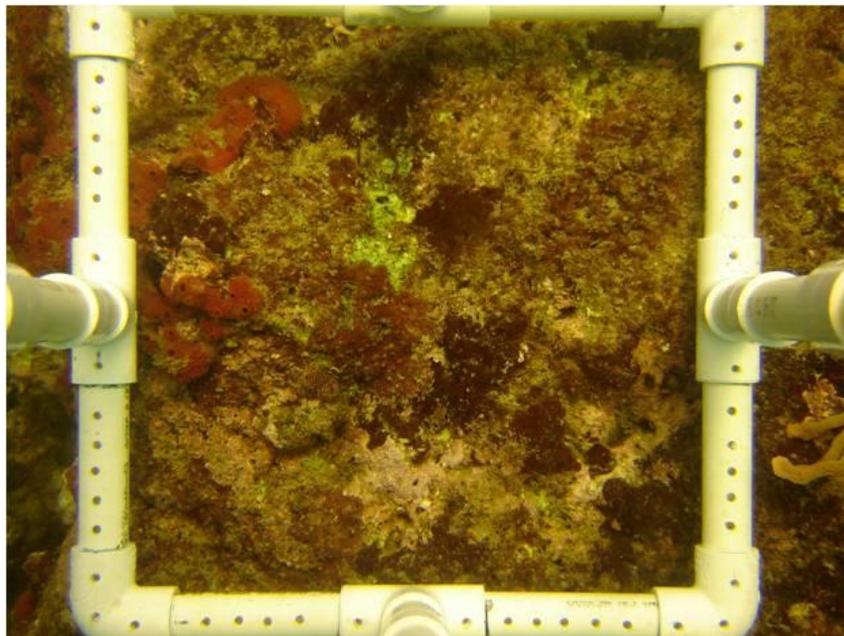
En base a las preguntas realizadas en este estudio se puede concluir que:

- El arrecife Isla Verde presenta una baja biodisponibilidad de nutrientes, lo que puede ser apoyado con una cobertura muy baja por parte de las MA.
- El grupo bentónico que tuvo mayor cobertura en el talúd de barlovento fueron las algas, las cuales en conjunto tienen una cobertura promedio del 61.33% en todo el gradiente batimétrico.
- El gremio algal con mayor cobertura en el talúd de barlovento fueron las AF.
- En el talúd de barlovento hay una actividad de herbivoría baja, lo que puede ser apoyado con la cobertura por parte de las algas filamentosas 41.16%, lo que sugiere cierto grado de perturbación en el arrecife.
- Este patrón de dominancia por parte de los diversos grupos bénticos, no se da de igual manera en las distintas profundidades, ya que las presiones y las condiciones que se presentan en el gradiente batimétrico no son las mismas.
- Las condiciones que podrían explicar estos patrones en la variación batimétrica de la cobertura por parte de los distintos grupos bénticos y en particular de las algas son la estacionalidad, la cantidad de luz, actividad de herbivoría, niveles de nutrientes, complejidad del hábitat, así como las interacciones interespecíficas.
- Hay una gran cantidad de factores que influyen en los patrones de dominancia a lo largo del gradiente batimétrico.

ANEXO FOTOGRÁFICO.



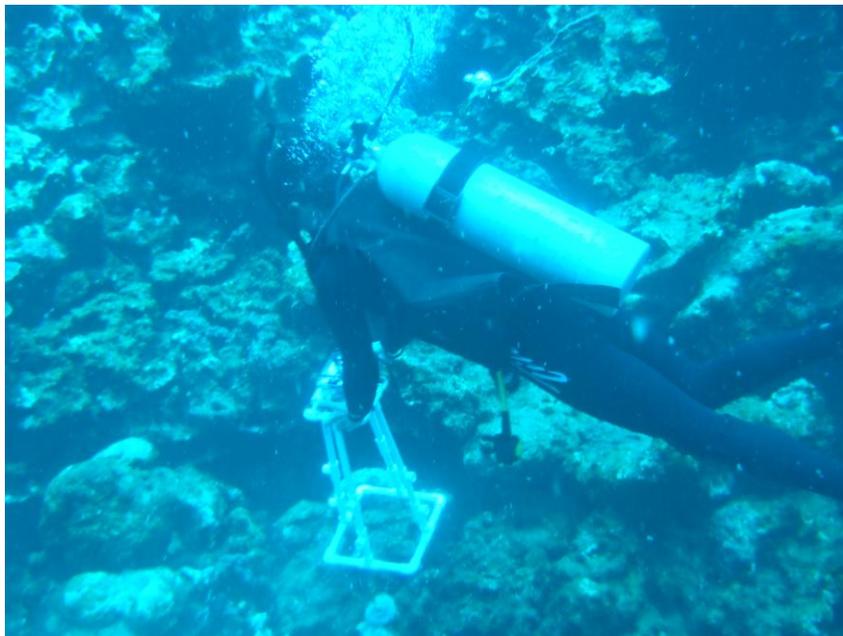
Isla Verde, Barlovento 3 m.



Isla Verde, Barlovento 6 m



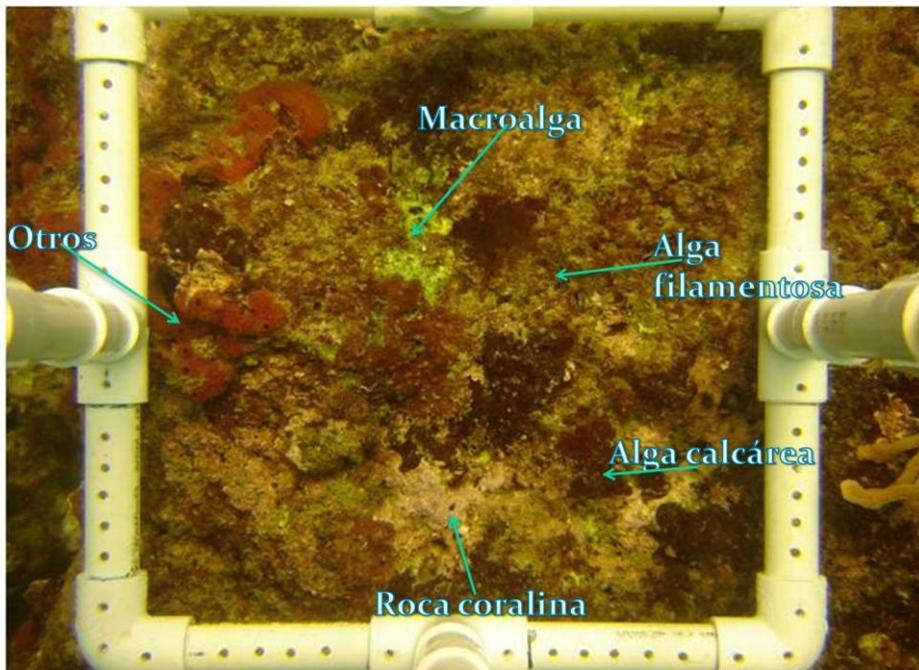
Estructura del fotocadrante



Toma de las fotos



Toma de las fotos



Diversos grupos bénticos a identificar en los fotocuartantes.

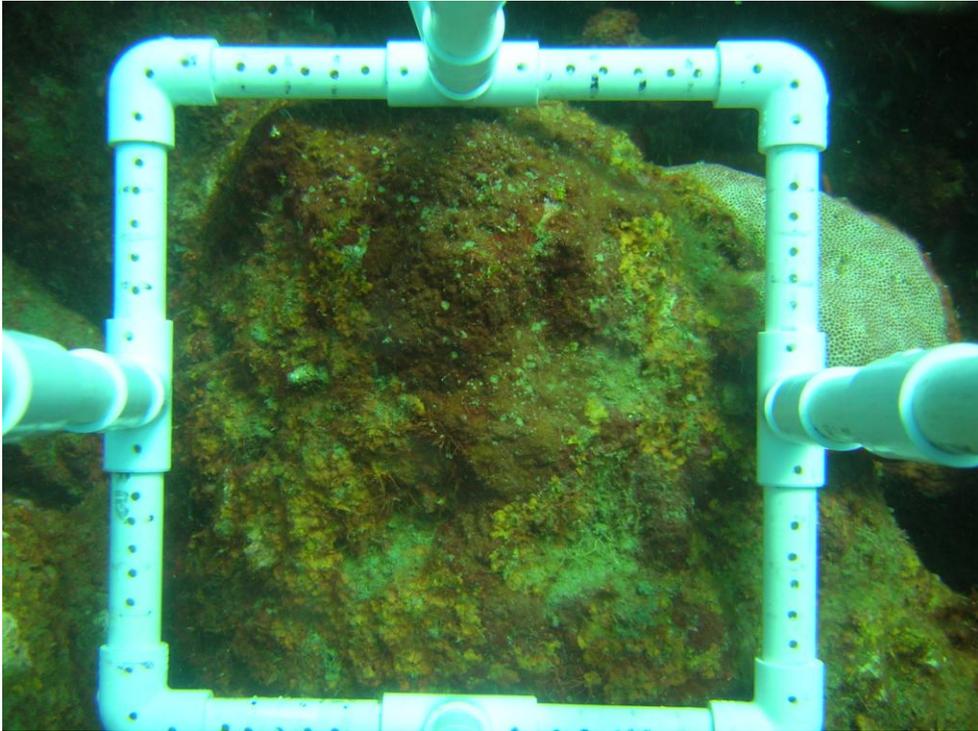


Foto con espacios que hacen que no se abarque todo el cuadrante



Foto con organismos mayores a 25 cm

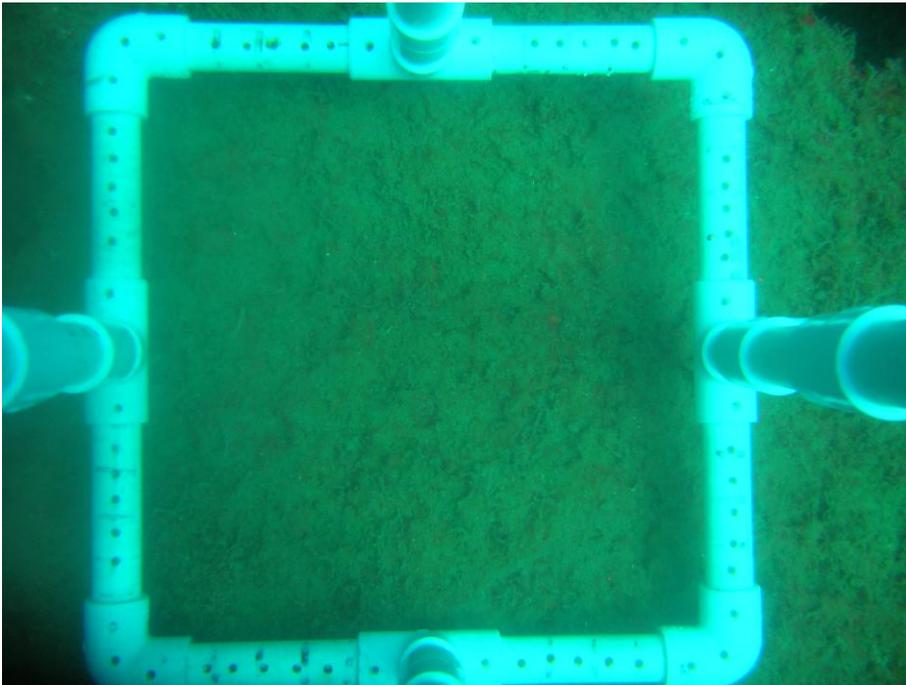


Foto con sedimento

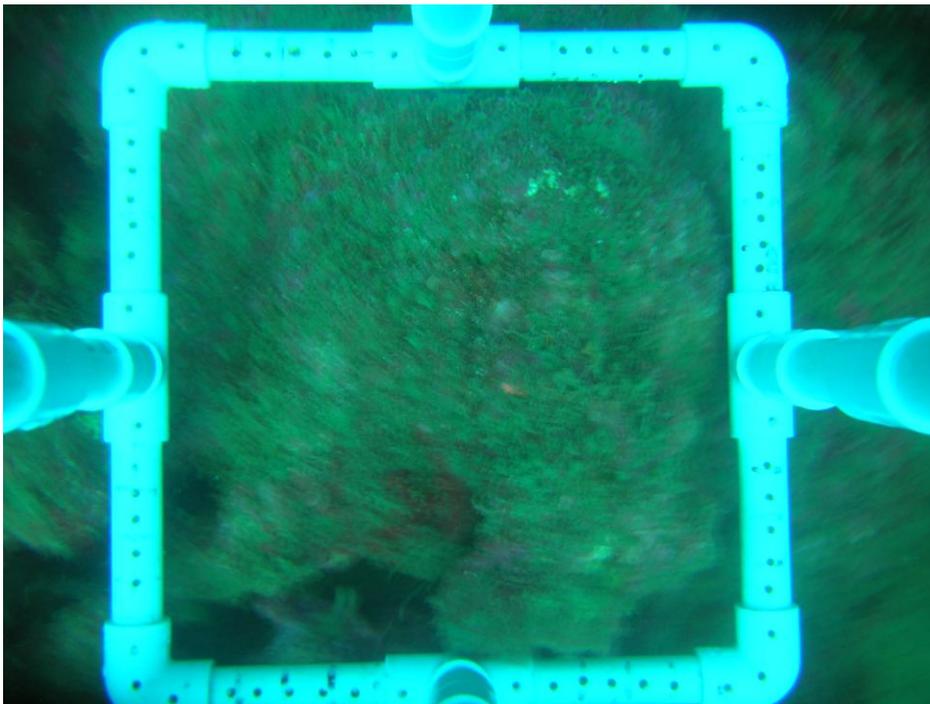


Foto barrida

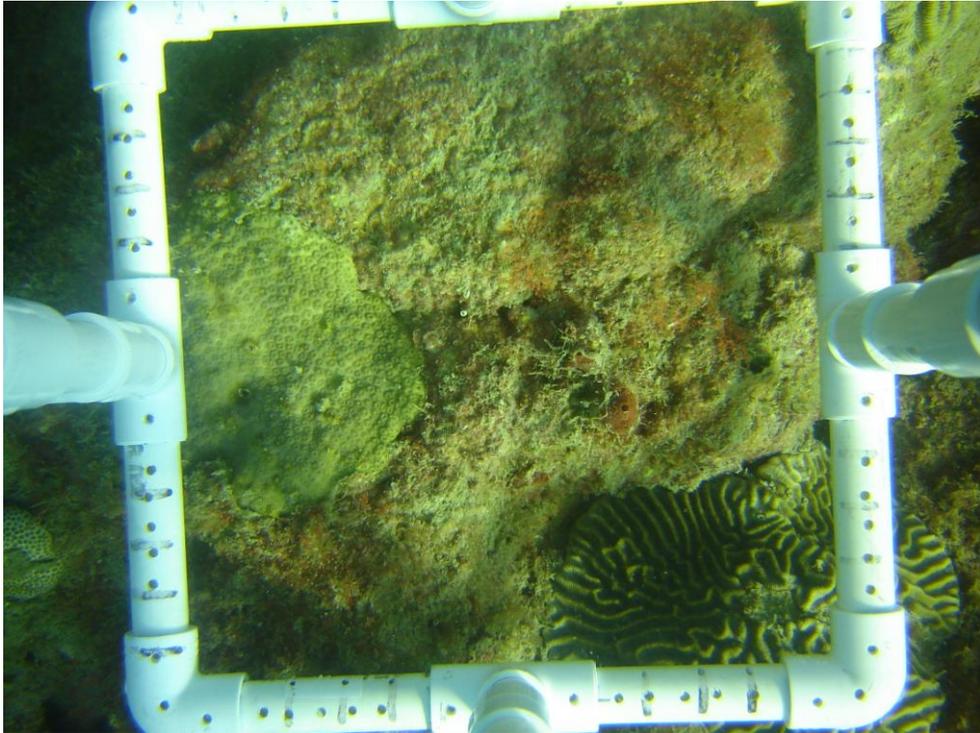


Foto con organismos sésiles mayores a 25 cm

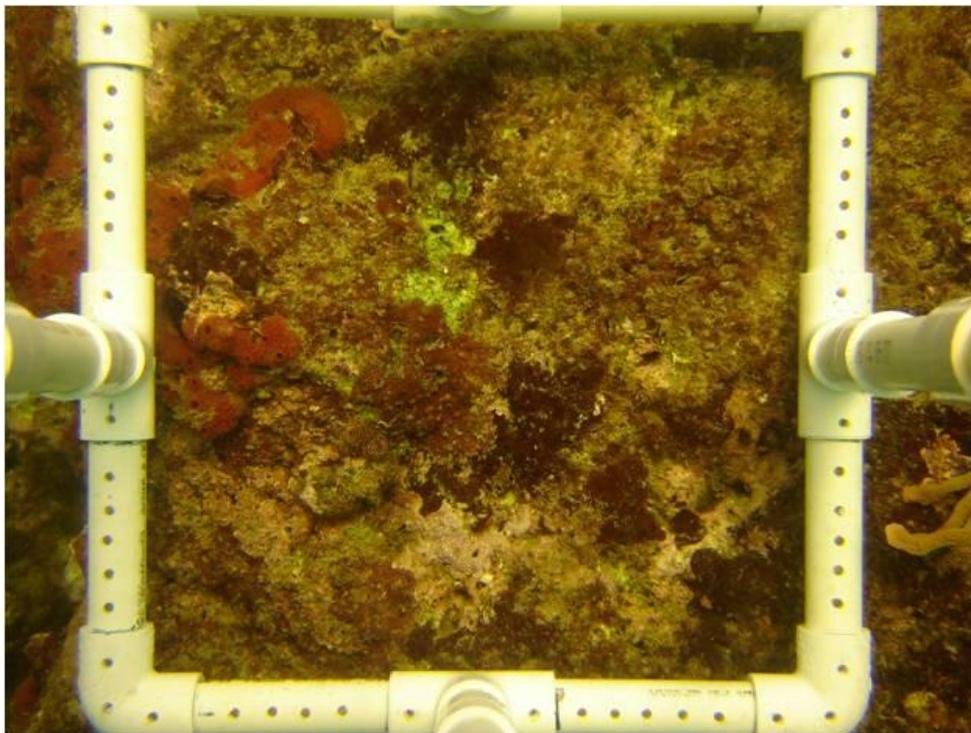


Foto tomada adecuadamente con los criterios

BIBLIOGRAFIA

Adjeroud, M. 1997. Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia. *Marine Ecology-Progress Series*. 159:105-119.

AGRRA, 2005. Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA). The AGRRA Protocol. <http://www.agrra.org>

Andres, N. G. y Witman J. D. 1995. Trends in community structure of a Jamaican reef. *Marine Ecology Progress Series*. 118:305-310.

Bal, R. P. M. Y Nieuwland, G. 1995. Long-Term Change in Coral Communities Along Depth Gradients Over Leeward Reefs in the Netherlands Antilles. *Bulletin of Marine Science*. 56(2):609-619.

Belliveau, A. S. y Paul J. V. 2002. Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline algae and fleshy algae. *Marine Ecology Progress Series*. 232: 105-114.

Birrel, L. Mc Cook L. J. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bulletin*. 51: 408-414.

Box, S. J. & Mumby, P. J. 2007. Effects of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*. 342: 139-149.

Burkpile, D. E. y Hay, M. E. 2009. Nutrient versus herbivore control of macroalgal community development and coral growth on an Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*. 389:71-84.

Carrillo, L., Horta-Puga, G. y Carricart-Ganivet, J. P. 2007. Climate and Oceanography. In Tunnell, J. W. Jr. E. A. Chávez (Eds.) Coral Reef of Southern Gulf of Mexico. Chapter 4. Texas A&M University Press. USA. pp. 48-59.

Ceccarelli, D. M.; Hughes, T. P y McCook, L. J. 2006. Impacts of simulated overfishing on the territoriality of coral reef damselfish. *Marine Ecology Progress Series*. 309:255-262.

Chavez, J., Tunnell, J. W., Withers, K. 2007. Reef zonation and Ecology. En: Tunnell, J. W. Jr. E. A. Chávez (Eds.) Coral Reef of Southern Gulf of Mexico. Chapter 5. Texas A&M University Press. USA. pp. 60-100.

Cheal, A. J.; MacNeil, M. A.; Cripps, E.; Emsile, M. J.; Jonker, M.; Schaffelke, B.; Sweatman, H. 2010. Coral- macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 29:1005-1015.

Connell, J. H.; Hughes, T. P. y Wallace, C. C. 1997. A 30-Year Study of Coral Abundance, Recruitment, and Disturbance at Several Scales in Space and Time. *Ecological Monographs*. 67:461-488.

Criterios Ecológicos de Calidad del Agua. CE-CCA-001/89. Acuerdo por el que se Establecen los Criterios Ecológicos de Calidad del Agua (D.O.F. Diciembre de 1989).

Crossman, D. J.; Choat, J. H. y Clements, K. D. 2005. Nutritional ecology of nominally herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 296:129-142.

Díaz- Pulido, G. y McCook, L. J. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*. 232:115-128.

Einav, R.; Breckle, S. y Beer, S. 1995. Ecophysiological adaptation strategies of some intertidal marine macroalgae of the Israeli Mediterranean coast. *Marine Ecology Progress Series*. 125:219-228.

Fabricius, K. y De'ath, G. 2001. Environmental factors asociated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 19:303-309.

Fabricius, K.; De'ath, G.; McCook, L.; Turak, E.; Williams, D. 2005. Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. *Marine Pollution Bulletin*. 51:384-398.

Fong, P. y Paul, V. J. 2011. Coral Reef Algae. En: Dubinsky, Z. y Stambler, N. (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Science+ Business Media. USA. 241-266.

Fox, R. J. y Bellwood, D. R. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series* 339: 49-59.

González G, C. 2007. Macroalgas asociadas a cuatro habitats del arrecife Tuxpan Veracruz, México. *Revista UDO Agrícola* 7 1 252-257.

Hay, M. 1985. Spatial Patterns of Herbivore Impact and Their Importance in Maintaining Algal Species Richness. *International Coral Reef Congress*. 5:29-34.

Hay, M. E. y Taylor, P. R. 1985. Competiton between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia*. 65:591-598.

Hixon, M.A. y Brostoff, W. N. 1983. Damselfish as Keystone Species in Reverse: Intermediate Disturbance and Diversity of Reef Algae. *Science, New Series*. Vol.220, No.4596. 511-513.

Horta-Puga, G. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). in J.C. Lang (ed.), *Status of Coral Reefs in the western Atlantic: Results of initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program*. Atoll Research Bulletin 496.

Horta-Puga, G. Vargas-Hernandez, J. M. y Carricart-Ganivet, J. P. 2007 .Coral reefs. En: Tunnell, J. W. Jr. E. A. Chávez (Eds.) *Coral Reef of Southern Gulf of Mexico*. Chapter 8. Texas A&M University Press. USA. pp. 141-148.

Horta Puga, G. y J. L. Tello Musi. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005. México D. F.

Hughes, P. T. Rodríguez, J. M. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of the coral reefs to climate change. *Current Biology*. 17: 360-365.

Huston, M. A. 1985. Patterns of Species Diversity on Coral Reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16:149-177.

Koop, K.; Booth, D.; Broadbents, A.; Brodie, J.; Bucher, D.; Capone, D.; Coll, J.; Dennison, W.; Erdman, M.; Harrison, P.; Hoegh-Guldberg, O.; Hutchings, P.; Jones, G.; Larkum, A.; O'Neil, J.; Steven, A.; Tentori, E.; Yellowlees, D. 2001. ENCORE: The Effect of Nutrient Enrichment on Coral Reefs. *Synthesis of Results and Conclusions*. *Marine Pollution Bulletin* 42:91-120.

Kuffner, I. B. y Paul, V. J. 2001. Effects of nitrate, phosphate and iron on the growth of macroalgae and benthic cyanobacteria from Cocos Lagoon, Guam. *Marine Ecology Progress Series*. 222:63-72.

Lapointe, B. E., Littler, N. N. Littler, D. S. 1997. Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proc 8th Int. Coral Reef Sym.* 1: 927-932.

Lehman, L. 2007. Reef algae. En: Tunnell, J. W. Jr. E. A. Chávez (Eds.). *Coral reef of Southern Gulf of Mexico*. Chapter 7. Texas A&M University Press. USA. pp. 129-140.

Lewis, S. M. y Wainwright, P. C. 1985. Herbivore Abundance and Grazing Intensity on a Caribbean Coral Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 87:215-228.

Liddell, W. D. y Ohlhorst, S. L. 1987. Patterns of Reef Community Structure, North Jamaica. *Bulletin of Marine Science*. 40(2):311-329.

Liddell, W. D. 1992. Ten Years of Disturbance and Change on a Jamaican Fringing Reef. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*. 1:144-150.

Littler, M. M y Littler, D. S. 1984. Models of Tropical Reef Biogenesis: The Contribution of Algae. En Round/Chapman (eds.), *Progress in Phycological Research*. Biopress Ltd. 3:323-355.

Littler, M. y Littler, D. 2006. Assessments of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols and critique management strategies. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* (en prensa). Published in 2006 by John Wiley and Sons Ltd.

Mc Cook, J. L. 1999 Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: Scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 18: 357-367.

Mc Cook, J. L. Jompa, J. y Díaz, P. J. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs, a review of evidence and mechanism. *Coral Reefs*. 19: 400-417.

Mc Manus, W. J. y Polsenberg, F. J. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs. Ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*. 60: 263-279.

Morrison, D. 1988. Comparing Fish and Urching Grazing in Shallow and Deeper Coral Reef Algal Communities. *Ecology*. Vol.69, No.5. 1367-1382.

Norström, A. V; Nyström, M.; Lokrantz, J.; Folke, C.; 2009. Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*. 376:295-306.

Núñez, R, J. 2008. *Cobertura de los principales gremios algales en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México. 58p.

Paddack, M. J. y Cowen, R. K. 2006. Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs*. 25:461-472.

Pehlke, C. y Bartsch, I. 2008. Changes in depth distribution and biomass of sublittoral seaweeds at Helgoland (North Sea) between 1970 and 2005. *Climate Research*. 37:135-147.

Pérez España, H. y J. M. Vargas Hernández, 2008. Caracterización ecológica y monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Primera Etapa.

Universidad Veracruzana. Centro de Ecología y Pesquerías Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM002. México D. F.

Rangel, M. A.; Jordan, L. K. B.; Walker, B. K.; Gilliam, D. S.; Carvajal, E.; Spieler, R. E. 2007. Fish and Coral Reef Communities of the Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Veracruz Coral Reef System National Park) Veracruz, MÉXICO: Preliminary Results. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 60:427-435.

Rogers, S. C. 1990. Responses to coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* 62: 185-202.

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

Sammarco, P. W. 1983. Effects of fishing grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. *Marine Ecology-Progress Series*. 13:1-14.

Srinivasan, M. 2003. Depth distributions of coral reef fishes: the influence of microhabitat structure, settlement, and post-settlement processes. *Oecologia*. 137:76-84.

Steneck, R. S. 1988. Herbivory on Coral Reefs: A Synthesis. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*. 1:37-49.

Steneck, R. S. 1988. Is Herbivore Loss More Damaging to Reefs than Hurricanes? Case Studies from Two Caribbean Reef Systems (1978-1987). University of Maine, Department of Oceanography, Darling Marine Center, Walpole, Maine 04573. C-32-C-38.

Tunnell, J. W. Jr. 2007. Introduction. En: Tunnell, J. W. Jr. E. A. Chávez (Eds.). Coral reef of Southern Gulf of Mexico. Texas A&M University Press. USA. pp. 1-4.

Tunnell, J. W., Withers, K. Jones, K. 2008. Comparison of Benthic Communities on Six Coral Reefs in the Veracruz Reef System (Mexico). Proceeding of the 11th International Coral Reef Symposium.

Van Den Hoek, C.; Cortel-Breeman, A. M. y Wanders, J. B. W. 1975. Algal Zonation in the Fringing Coral Reef of Curacao, Netherlands Antilles, in Relation to a Zonation of Corals and Gorgonians. Aquatic Botany. 1:269-308.

Vermeij, M. J.; Dailer, M. L.; Smith, C. M. 2011. Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. Marine Ecology Progress Series 422: 1-7.

Vroom, P. S. y Page, K. N. 2005. Spatial heterogeneity of benthic community assemblages with an emphasis on reef algae at French Frigate Shoals, Northwestern Hawai'ian Islands. Coral Reefs. 24:574-581.

Williams, S. L. y Carpenter, R. C. 1988. Nitrogen-limited primary productivity of coral reef algal turfs: potential contribution of ammonium excreted by *Diadema antillarum*. Marine Ecology- Progress Series. 47:145-152.