



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
BIOLOGÍA MARINA

Dinámica temporal macrobentónica en el pecio Ana Elena, Sistema Arrecifal
Veracruzano, golfo de México

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
Maestra en Ciencias

PRESENTA:
ANGÉLICA VÁZQUEZ MACHORRO

DIRECTOR DE TESIS
Dr. Alejandro Granados Barba
[Instituto De Ciencias del Mar Y Limnología, UNAM](#)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
Dra. Vivianne Solís Weiss
Dr. Francisco Alonso Solís Marín
Dr. Rodolfo Rioja Nieto
[Instituto De Ciencias del Mar Y Limnología, UNAM](#)
Dra. Hilda Patricia León Tejera
[Facultad de Ciencias, UNAM](#)
Dr. José Luis Godínez Ortega
[Instituto de Biología, UNAM](#)

Ciudad Universitaria, CD. MX. Julio, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mamá Juanita, por enseñarme el valor de la vida.

A mi familia, por todo su amor y apoyo incondicional.

Agradecimientos

A la UNAM, mi alma máter, por formarme académica y profesionalmente.

A CONACyT, por otorgarme la beca para realizar mis estudios de posgrado y para la elaboración de esta tesis.

Al Dr. Alejandro Granados Barba, por todo el tiempo brindado en mi formación académica, por todos los consejos y enseñanzas de vida que me dio y por guiarme hasta el final de este camino. Gracias por la enorme paciencia y por todo el tiempo invertido en este trabajo y hacia mi persona. No sólo se queda con una alumna, sino con una buena amiga.

A mi comité tutorial: Dra. Vivianne Solís, Dra. Hilda León, Dr. Francisco Solís, Dr. Rodolfo Rioja y Dr. José Luis Godínez, por todo el tiempo invertido en este trabajo, por sus comentarios que ayudaron a la mejora y culminación del mismo.

Al proyecto “Bases para el Análisis y Síntesis de los Sistemas Costeros de Veracruz” como parte de la “Red para el Análisis y Síntesis de la Zona Costera Veracruzana, Golfo de México” (RASZCOV) de las redes temáticas de PROMEP-SEP, por el apoyo económico para la elaboración de este trabajo.

A Diana, Gaby, Lupita y Chantal, por todo su apoyo en la resolución de dudas y papeleo.

Al Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, UV y a todo su personal, por brindarme el espacio y los equipos necesarios para la realización de esta tesis.

Al Dr. José Luis Godínez, Dr. Pedro Ramírez, Biól. Felipe Cruz por el apoyo en el trabajo de campo y de gabinete, pero sobre todo por su gran amistad.

A Manuel Victoria y su equipo de Dorado Buceo, por su amistad y por todo el apoyo invertido en los muestreos para la elaboración de este trabajo.

A mis padres, por todo su amor y apoyo incondicional en este logro.

A mis hermanos, Diego, Dulce y Rodrigo, por cada momento de alegría que me ofrecieron, por sus consejos y su apoyo.

A todos mis amigos del ICIMAP y de la UNAM, principalmente a Penélope, Liz, Sara, Gaby, Daniel y Horacio, por todo su apoyo en las buenas y en las malas, por sus consejos, por cada momento de locura, pero sobre todo por demostrarme que la amistad existe.

Gracias al Sr. Jorge Castellanos, por la información otorgada acerca del pecio Ana Elena.

Y a todas aquellas personas que me han acompañado en este camino y han hecho posible la culminación de este trabajo.

Resumen

Las comunidades cambian con el tiempo debido al Proceso de sucesión, reaccionando a diferentes factores ambientales que afectan su composición y estructura. El objetivo de este trabajo fue analizar la dinámica espacial y temporal macrobentónica en el pecio Ana Elena a lo Largo de un gradiente batimétrico que involucra cambios de presión, temperatura y luz. Se realizaron tres muestreos correspondientes con las tres temporadas de la región (secas, lluvias y nortes). Se obtuvieron perfiles de salinidad, temperatura y profundidad con una sonda multiparamétrica YSI 556 MPS, y un CTD CastAway-CTD. Para medir la luz, se usó un radiómetro LI-COR modelo LI-250. Se emplearon fotocuadros de 50 x 50 cm para obtener las coberturas a lo largo del gradiente batimétrico. Los parámetros ambientales se comportan de acuerdo a lo reportado previamente. Se registran 30 especies, de las cuales 14 especies corresponden a macroalgas mientras que el resto son animales. *Anadyomene saldanhae*, representa un nuevo registro de macroalga para México. La composición y estructura comunitaria difiere con la profundidad por lo que en el puente de mando del pecio se encuentran altas coberturas de corales y de la macroalga *Lithophyllum congestum*. Por abajo del puente se encuentra un pasillo en el cual la mayor cobertura es dada por *Peyssonnelia inamoena*, *Cladophora laetevirens* y *Lobophora variegata*. En el casco *Lobophora variegata* y *Lithophyllum congestum* presentan las mayores coberturas, mientras que los animales tienen una mínima cobertura o están ausentes siendo la luz un factor limitante. Las especies dominantes durante las tres temporadas son *L. congestum*, *P. inamoena* y *L. variegata*. La diversidad disminuye conforme aumenta la profundidad, siendo la excepción el pasillo ya que presenta diferentes condiciones de luz. La temporada con mayor diversidad fue secas, seguida de nortes y lluvias.

Contenido

1.	Introducción	1
2.	Antecedentes	3
2.1	Arrecifes artificiales	3
2.2	Dinámica de las comunidades	4
2.3	Sistema Arrecifal Veracruzano	5
3.	Hipótesis.....	6
4.	Objetivos	6
General	6	
Particulares.....	6	
5.	Área de estudio	7
5.1	Pecio Ana Elena	8
6.	Método.....	9
6.1	Muestreos.....	9
6.1.1	Composición.....	9
6.1.2	Estructura	9
6.1.3	Tiempo	10
6.2	Análisis de la información.....	10
6.2.1	Composición.....	10
6.2.2	Estructura	10
6.2.2.1	Cobertura del macrobentos.....	11
6.2.2.2	Diagrama de Asociación de Olmstead-Tukey	11
6.2.2.3	Índice de Valor de Importancia (IVI)	12
6.2.2.4	Diversidad	12
6.2.2.5	Diversidad beta (β).....	13
6.2.2.6	Diversidad taxonómica (Δ).....	13
6.2.2.7	Análisis de similitud de Bray-Curtis.....	14
6.2.2.8	Clasificación	14
6.2.2.9	Ordenación	14
6.2.3	Tiempo	14
7.	Resultados.....	16
7.1	Gradientes ambientales	16
7.2	Composición de la comunidad	20
7.3	Estructura	22
7.3.1	Cobertura del macrobentos	22

7.3.2 Diagrama de asociación de Olmstead-Tukey	28
7.3.3 Índice de Valor de Importancia	32
7.3.4 Diversidad.....	33
7.3.5 Diversidad beta (β).....	33
7.3.6 Diversidad taxonómica (Δ)	47
7.3.7 Análisis de similitud de Bray-Curtis, Clasificación y Ordenación.....	49
7.4 Tiempo.....	53
8. Discusión	56
8.1 Gradientes ambientales	56
8.2 Composición	56
8.3 Estructura	57
8.4 Tiempo.....	60
9. Conclusiones	62
10. Consideraciones finales	63
11. Literatura citada.....	64

Dinámica temporal macrobentónica en el pecio Ana Elena, Sistema Arrecifal Veracruzano, golfo de México.

1. Introducción

La sucesión es el proceso universal de cambio en las comunidades ya que éstas tienden a no mantenerse constantes en el tiempo (Krebs, 2008). De acuerdo con Connell y Slatyer (1977), existen tres modelos de sucesión en los que el mecanismo que determina el establecimiento de las especies los hace diferentes. Estos son: 1) modelo de facilitación, en el que la comunidad cambia de especies pioneras a especies clímax, es decir, organismos de fases pioneras modifican el ambiente permitiendo el establecimiento de otra especie hasta alcanzar el clímax de la comunidad; 2) modelo de inhibición, en este modelo las especies de etapas tempranas inhiben el establecimiento de nuevas especies. Las especies nuevas no necesariamente presentan un orden ya que las especies establecidas excluyen a cualquier nueva especie por lo que no tienden al clímax y; 3) modelo de tolerancia en el que la presencia de especies sucesionales tempranas no son importantes ya que cualquier especie puede iniciar la sucesión, además de que las especies que se establecen son tolerantes a la limitación de recursos.

La heterogeneidad ambiental también representa un papel importante en el cambio de las comunidades, y su efecto se refleja en variaciones de la composición de especies, así en su abundancia, riqueza y diversidad (Odum, 1969; Pearson y Rosenberg, 1978; Ysebaert y Herman, 2002; Krebs, 2008). En cuanto al macrobentos Díaz y Rosenberg (1996) indican que éste generalmente reacciona a varios factores, por lo que un único factor rara vez actúa solo.

En efecto, en el ambiente marino, los gradientes ambientales afectan la composición y estructura de las comunidades siendo relevante la profundidad, con la que se afecta la presión, la temperatura y la disponibilidad de luz (Svane y Petersen, 2001; Walker *et al.*, 2007) y el sustrato que genera heterogeneidad ya sea por su tamaño, composición o grado de consolidación (Rosenberg, 2001; Qiu *et al.*, 2003). Dentro del mar, los arrecifes representan el mejor ejemplo de como la heterogeneidad en el ambiente favorece la diversidad y ello incluye también a las estructuras que, como los pecios, puedan estar funcionando como arrecifes artificiales (Perkol-Finkel *et al.*, 2006; Zintzen *et al.*, 2008). Por ello, se considera que los gradientes ambientales son relevantes en el estudio de la macrobiota que los habita (Walker *et al.*, 2007).

De acuerdo con Pearson y Rosenberg (1978) existe un patrón de cambios en la fauna observados a lo largo de un gradiente, por lo que es importante conocer los cambios en la comunidad macrobentónica en relación a los gradientes ambientales, mismos que pueden comprenderse a través de variaciones espaciotemporales. Entender dichas variaciones es esencial en la previsión del desarrollo de la comunidad bentónica (Connell y Gillanders, 2007; Carter y Prekel, 2008).

En los fondos del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), existen al menos 126 pecios, producto de encallamientos del último siglo, que pretendían ingresar al Puerto de Veracruz o refugiarse entre sus arrecifes (Hayasaka-Ramírez y Ortiz-Lozano, 2014). No obstante, se llevó a cabo el hundimiento intencional del ExCañonero C-50 "Riva Palacio" con la finalidad de funcionar como un arrecife artificial que disminuyera la carga de buzos sobre los arrecifes naturales (Martínez-Hernández y Camacho-Olivares, 2007).

La presencia de estas estructuras permite el reclutamiento de larvas y especies pioneras (Rosenberg, 2001; Harkantra y Rodrigues, 2003; Walker *et al.*, 2007), sin embargo, éstas se ven limitadas en su distribución y abundancia por interacciones bióticas (predación, alelopatías o competencias) en la que algunas especies no pueden completar sus ciclos de vida (Krebs, 2008) y, variables ambientales, mismas que están influenciadas por la temporalidad (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008), en las que la heterogeneidad ambiental influye en el establecimiento y distribución de las especies (Walker *et al.*, 2007; Zintzen *et al.*, 2008). Sin embargo, el pecio Ana Elena representa una estructura modelo en la que se evaluó la dinámica de la comunidad como respuesta al gradiente batimétrico, relacionándose a éste las variables de temperatura y la luz.

2. Antecedentes

2.1 Arrecifes artificiales

Fitzhardinge y Bailey-Brock (1989) estudiaron el desarrollo de la comunidad de corales en un arrecife natural y tres materiales artificiales, encontrando que el reclutamiento coralino difiere entre los distintos sustratos, además de que el concreto es el material en el que se desarrolla una comunidad similar a la natural. Zayas (2005) determinó la composición de los peces crípticos asociados a arrecifes naturales (paredes rocosas y cabezas de coral) y artificiales durante un ciclo anual registrando 46 especies (17 en el arrecife artificial, 29 en las cabezas de coral y 35 en las paredes rocosas), siendo *Scorpaenodes xyris* y *Lythrypnus dalli* las dominantes; concluye que la comunidad del arrecife artificial es más parecida a las paredes rocosas que a las cabezas de coral.

Aseltine-Neilson *et al.* (1999) examinaron el desarrollo de la comunidad de pastos en un arrecife artificial y la compararon con la de otros arrecifes naturales. Perkol-Finkel *et al.* (2006) compararon la comunidad bentónica de un arrecife artificial de 119 años con su arrecife natural adyacente. Ambos trabajos concluyeron que con el tiempo, el arrecife artificial llegará a ser similar al arrecife natural, considerando la orientación espacial, complejidad y el tipo de sustrato.

Relini *et al.* (2000) estudiaron el desarrollo de la comunidad establecida y los peces influenciados en una isla artificial pequeña (boya) registrando más de 100 taxones de invertebrados, 34 especies de algas y 12 de peces; concluyen que la comunidad íctica fue más estable que la bentónica.

Perkol-Finkel y Benayahu (2004) describieron la estructura comunitaria de corales pétreos y blandos de un arrecife artificial no planeado y la compararon con uno natural adyacente; Perkol-Finkel y Benayahu (2005) evaluaron el tiempo requerido para desarrollar una comunidad coralina diversa sobre un arrecife artificial; Perkol-Finkel *et al.* (2005) reportaron la relación entre el tiempo y las características estructurales de la comunidad coralina del arrecife artificial en comparación con la comunidad del natural adyacente; Thanner *et al.* (2006) evaluaron la eficiencia de los materiales del arrecife artificial así como la mitigación de los impactos en el arrecife natural comparando y monitoreando la comunidad bentónica y de peces. Perkol-Finkel y Benayahu (2007) demostraron que las diferencias estructurales de las comunidades entre dos tipos de arrecifes (artificial y natural) es resultado del proceso de reclutamiento diferencial. Estos trabajos concluyen que existen diferencias en términos de composición de especies y abundancias entre los arrecifes artificiales y naturales.

Ambrose y Anderson (1990) examinaron los efectos de un arrecife artificial (sur de California), sobre la abundancia infaunal del fondo arenoso, concluyen que éste alteró la comunidad circundante y que la mayor influencia se presentó en las zonas más cercanas al arrecife. Davis *et al.* (1982) examinaron el efecto de las estructuras artificiales (San Diego County, sur de California) sobre la comunidad infaunal y epifaunal de los fondos arenosos adyacentes y concluyen que estas estructuras, dependiendo del tamaño y complejidad, tienen efecto sobre las especies. Fabi *et al.* (2002) estudiaron los organismos epifaunales e infaunales alrededor del arrecife artificial (Mar Adriático) y evaluaron la influencia de éste en el fondo encontrando que el área protegida de la estructura se caracterizó por la presencia de organismos con alimentación de suspensión y depósito, mientras que el área expuesta fue dominada por moluscos. Bayle y Ramos (2003) estudiaron un arrecife artificial de Tabarca comparando la ictiofauna presente en éste con la de fondos rocosos y una pradera de *Posidonia oceánica*. Concluyen que la composición de la comunidad íctica es parecida a la del fondo rocoso que al de pradera de *P. oceánica*.

Qiu *et al.* (2003) examinaron los efectos del sustrato, temporalidad y la longitud de inmersión en el desarrollo de la comunidad epibiótica usando cuatro materiales (concreto, acero, madera y neumáticos) en Hong Kong; Glasby (2000) evaluó los efectos de la composición del sustrato (arenisca, concreto y madera) y la orientación (horizontal y vertical) sobre la epibiota submareal de Sydney y Lam (2003) examinó el patrón espacial del reclutamiento del coral para determinar la elección del tipo de bloques, orientación y efectos de borde en el Parque marino Hoi Ha Wan. Todos ellos concluyen que los efectos del tipo de sustrato, temporalidad y orientación son importantes para las comunidades.

Baynes y Szmant (1989) investigaron los efectos de la circulación del agua y la sedimentación sobre la cobertura y diversidad de especies de la comunidad bentónica sésil de un arrecife artificial y concluyen que las áreas con flujo de alta velocidad y baja sedimentación presentan alta cobertura y diversidad de especies, mientras que las áreas con flujo lento y con alta sedimentación tienen menor cobertura y la diversidad de especies es baja.

Wendt *et al.* (1989) examinaron los patrones de la estructura comunitaria epibentónica sésil de arrecifes artificiales que van de 3.5 a 10 años, concluyen que no existe una tendencia en biomasa, cobertura o riqueza de organismos sésiles con el incremento de edad de los arrecifes. Zintzen *et al.* (2008) investigaron la variación espacial de la estructura de la comunidad epifaunal de nueve pecios costeros localizados a una distancia menor de 50 km entre ellos, encontraron que los pecios estaban dominados por cnidarios en términos de biomasa y por anfípodos en términos de abundancia. Los sitios más costeros mostraron una disminución en la riqueza de especies comparado con los sitios localizados más allá de la costa.

Por otra parte, Svane y Petersen (2001) llevaron a cabo una revisión para evaluar el conocimiento de los aspectos ecológicos de los arrecifes artificiales y concluyen que para entender los procesos del desarrollo de los arrecifes artificiales se requiere un mayor esfuerzo.

2.2 Dinámica de las comunidades

Russell (1975) investigó el desarrollo de la comunidad de un arrecife artificial formado con neumáticos y observó que el arrecife fue colonizado por pequeños invertebrados móviles, principalmente gastrópodos, cangrejos ermitaños, misidáceos, camarones y peces. Schuhmacher (1977) estudió las fases iniciales del desarrollo en un arrecife artificial distinguiendo cuatro fases: 1) fase inicial; 2) fase de preparación; 3) fase de creación de los pioneros y 4) fase de marco unido. Carter *et al.* (1985) estudiaron la sucesión bentónica en un arrecife artificial de 1981 a 1988, concluyen que los tapetes algales cubrieron las superficies más altas y presentó mayor cobertura en la cresta, mientras que los ectoproctos fueron más abundantes en las pendientes.

Carr y Hixon (1997) compararon la colonización y ensamble de peces sobre coral y un arrecife artificial (bloques de concreto) y encontraron que la riqueza y abundancia de especies fueron mayores sobre el arrecife natural que en el artificial y sugieren que éste último con cierta complejidad además de características bióticas y abióticas similares a los naturales mitigarían la pérdida del ensamble de peces. Moura *et al.* (2004) analizaron la sucesión de las comunidades macrobentónicas en dos grupos de arrecifes artificiales adyacentes, concluyen que ambos muestran un patrón de colonización similar: la superficie superior presentó la más alta riqueza y abundancia. Las superficies externas e internas presentaron una composición faunística similar,

mientras que las horizontales fueron diferentes. Manoudis *et al.* (2005) estudiaron las etapas sucesionales de invertebrados bentónicos durante el primer año del establecimiento del arrecife artificial encontrando que las algas presentaron un rápido crecimiento y los poliquetos fueron dominantes, seguidos de bivalvos y peracáridos.

En cuanto al estudio de los gradientes ambientales, Walker *et al.* (2007) cuantificaron la heterogeneidad espacial en la composición y la diversidad de la comunidad incrustante a través de un número de gradientes ambientales (profundidad, orientación de la superficie y protección), concluyen que la composición de cada ensamble, cobertura y diversidad varían significativamente con la profundidad, orientación de la superficie y localización. La heterogeneidad espacial del ensamble de organismos incrustantes fue pronunciada.

2.3 Sistema Arrecifal Veracruzano

De acuerdo con Hayasaka-Ramírez y Ortiz-Lozano (2014) se han registrado numerosos encallamientos (126 en el siglo pasado), por lo que los pecios son comunes en el sistema; sin embargo, son pocos los estudios sobre ellos como arrecifes artificiales. Sólo se encuentra el trabajo de Martínez-Hernández y Camacho-Olivares (2007) en el que determinaron la distribución y abundancia de la ictiofauna del arrecife artificial ExCañonero C-50, registrando un total de 5,396 organismos pertenecientes a 27 familias, 49 géneros y 75 especies, siendo Pomacentridae la familia con mayor riqueza.

Con base en lo antes expuesto, estudiar la dinámica macrobentónica a través de los gradientes ambientales es fundamental ya que se pueden conocer los patrones espaciales y temporales de la comunidad, especialmente en el Sistema Arrecifal Veracruzano cuyos pecios pueden estar representando arrecifes artificiales. Particularmente, el estudio del pecio Ana Elena adquiere relevancia por encontrarse en un arrecife importante por su dimensión, lejanía de la costa y poca perturbación como lo es Anegada de Afuera. El pecio está en buenas condiciones después de casi 60 años de haber encallado en una poza de 12 m de profundidad. Cubre un gradiente batimétrico de 5 a 12 m, con diferentes condiciones de luz, temperatura y sustrato.

3. Hipótesis

Si en el medio marino los cambios espaciales y temporales en las comunidades naturales generalmente responden, en la vertical, al gradiente de profundidad; entonces, la estructura de la comunidad macrobentónica del pecio Ana Elena cambiará de acuerdo a la presión, temperatura y luz que se presentan desde el puente (5 m) hasta el casco (12 m). De esta manera, la diversidad disminuirá conforme aumente la profundidad (puente>pasillo>casco) y disminuirá de la temporada de secas a la temporada de nortes (secas>lluvia>nortes).

4. Objetivos

General

Analizar la dinámica espacial y temporal macrobentónica en el pecio Ana Elena a lo largo de los gradientes ambientales de presión, temperatura y luz.

Particulares

- 1 Caracterizar los gradientes ambientales de presión, temperatura y luz presentes en el pecio Ana Elena.
- 2 Conocer la composición macrobentónica en el pecio Ana Elena y elaborar un inventario taxonómico.
- 3 Determinar la estructura comunitaria del macrobentos en términos de riqueza específica, abundancia, dominancia, distribución y diversidad en el pecio Ana Elena.
- 4 Establecer un modelo gráfico de la dinámica del macrobentos a través de los gradientes ambientales en el pecio Ana Elena.

5. Área de estudio

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) se localiza en la región central de la zona costera de Veracruz y es el más complejo e importante de los sistemas arrecifales del golfo de México (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Es un Área Natural Protegida (ANP) con carácter de Parque Nacional (PNSAV) desde 1992; además, es una Reserva de la Biosfera (UNESCO, 2006) y un humedal de importancia internacional (Ramsar, 2004). Recientemente, se ha propuesto como parte esencial de lo que se denominó Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México por Ortiz-Lozano *et al.* (2013).

Geográficamente, el PNSAV se ubica en los 19°03'00"–19°14'15" N y 95°47'36"–96°08'13" O, frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Antón Lizardo (Figura 1) y cuenta con una superficie total de 65,516 ha, valor recientemente modificado en el cual se amplió el polígono mar adentro, desincorporando a Bahía Vergara del polígono original (DOF, 2012) para dar cabida a la ampliación del Puerto de Veracruz.

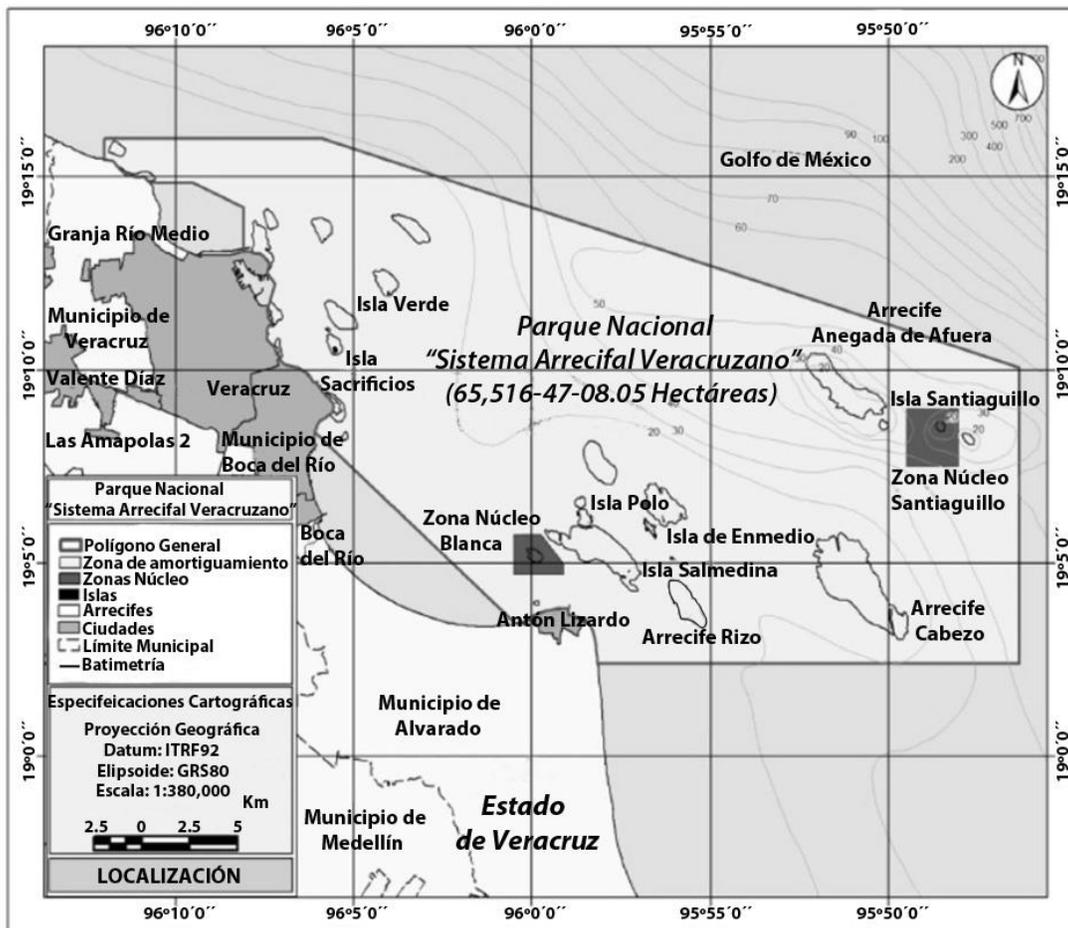


Figura 1. Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Tomado y modificado de DOF, 2012).

De acuerdo con Ortiz-Lozano *et al.* (2009), el SAV puede dividirse en tres subsistemas: Veracruz y Antón Lizardo con presencia de estructuras arrecifales, divididos por el subsistema Jamapa que

comprende los fondos blandos bañados por el Río Jamapa. El SAV tiene influencia de aguas fluviales ya que está delimitado al norte y al sur por los ríos La Antigua, con una descarga de $2.88 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$, y Papaloapan que descarga $36.19 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ por año}^{-1}$, mientras que el Jamapa descarga $1.89 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

El clima de la región es caliente-húmedo con lluvias en verano, A (W_2'')(W)(i') (García, 1964). El esquema climático se resume en tres temporadas durante el año: 1) Nortes, que va de octubre a marzo, en donde la precipitación es escasa, la temperatura es baja y hay frecuentes invasiones de masas de aire frío del norte; 2) Secas, que va de marzo a junio y, 3) Lluvias, que va de julio a octubre, en la cual se presenta una elevada temperatura, precipitación y vientos débiles del este (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

El SAV se localiza en un banco de restos bioclásticos calcáreos y es producto del descenso del nivel del mar, además los arrecifes son la fuente de sedimentos gruesos para la plataforma continental (Emery, 1963).

Es una región influenciada por nortes y huracanes que producen un importante proceso de mezcla en la columna de agua (Avendaño-Álvarez, 2013), induciendo un acoplamiento bentónico-pelágico debido a las modificaciones en la columna de agua y a los sedimentos de las zonas costeras someras. La lluvia asociada a estos fenómenos atmosféricos incrementa las descargas fluviales a la zona costera cambiando las características hidrográficas y la distribución de sedimento (Washburn *et al.*, 2003).

La marea es diurna a lo largo del estado de Veracruz y las corrientes dominantes presentan una componente NO en invierno y E en verano. El patrón que presenta el oleaje es de poca energía, excepto cuando un norte o huracán impactan produciendo un fuerte oleaje (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

5.1 Pecio Ana Elena

Embarcación de cabotaje encallada sobre el arrecife Anegada de Afuera, mismo que está ubicado a 17 km al este de Punta Antón Lizardo, tiene 4.6 km de longitud en su eje mayor orientado en dirección NO-SE por 770 m en su parte estrecha y 1.2 km en su parte ancha. El pecio Ana Elena se localiza en una poza natural a los $19^\circ 10'06'' \text{ N}$ y $95^\circ 51'40'' \text{ O}$, a una profundidad de entre 5 y 12 m, sobre un fondo arenoso y rodeado por roca arrecifal. La proa está dirigida hacia el NO, mientras que la popa al SE; la altura del casco disminuye hacia popa debido a que está ligeramente enterrado. Tiene 53 m de eslora (largo), 6.5 m de manga (ancho) y 7.6 m de puntal (altura). En el pecio se puede establecer un gradiente batimétrico de 5 a 12 m desde el puente hasta el casco; sin embargo, este gradiente es heterogéneo y pueden distinguirse tres niveles: el puente (5 a 6.6 m), un pasillo (6.6 a 8.6 m) y el casco (8.6 a 12 m).

6. Método

Existen diversos métodos para el muestreo en los arrecifes de coral, y particularmente del bentos: los clásicos incluyen la utilización de transectos y cuadrantes, permitiendo estimar la riqueza específica y cobertura, ya sea a pie, con buceo libre o con SCUBA (Solís-Weiss *et al.*, 2000), dependiendo de la profundidad a la que se realice el muestreo (Sturm *et al.*, 2006), por lo que para este trabajo se empleó el buceo SCUBA debido a la profundidad del pecio (12 m).

6.1 Muestreos

Se realizaron tres muestreos, uno por cada temporada, cuyos datos obtenidos, fueron utilizados para abordar esta investigación desde tres enfoques: 1) composición, la cual proporcionó información de cada individuo o gremio presentes en el pecio, 2) estructural, que proporcionó información sobre la ecología del macrobentos en el pecio en un tiempo y 3) temporal, que proporcionó información del cambio de las comunidades a través del tiempo.

En la columna de agua se midió la temperatura y la profundidad con una sonda multiparamétrica YSI 556 MPS. Con ayuda de un radiómetro LI-COR modelo LI-250 se midió, en superficie y hasta los 9 m, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante muestreos. Se realizaron dos mediciones, una al inicio y otra al término de cada muestreo. Asimismo, se lanzó un CTD CastAway-CTD para conocer el perfil de salinidad, temperatura y profundidad dentro de la poza. También, en los barandales de la banda de estribor del pecio, a 7 m de profundidad, se colocaron sensores de luz y temperatura marca HOBO para registrar la PAR y la temperatura a lo largo del año, éstos fueron programados para registrar datos cada hora. Los datos obtenidos se pasaron a una computadora para su análisis.

6.1.1 Composición

La identificación de los organismos del macrobentos (≥ 0.5 cm) se llevó a cabo *in situ* a través de barridos visuales. Adicionalmente, se tomaron fotografías de los individuos registrados durante los muestreos para corroborar su determinación taxonómica en laboratorio con la ayuda de expertos en los diferentes grupos macrobentónicos como fueron, en la UNAM, la Biól. Patricia Gómez, el Dr. Francisco Solís y la Dra. Vivianne Solís del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología para esponjas, equinodermos y poliquetos, respectivamente; el Dr. José Luis Godínez Ortega del Instituto de Biología para macroalgas; el Biól. Felipe Cruz de la FES Iztacala para moluscos. De la UV, el Dr. Alejandro Granados Barba del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías para poliquetos. El registro de los datos se realizó en una tabla de acrílico, en la que se anotó el número de la fotografía, la temperatura y la profundidad en la que se encontró el organismo.

6.1.2 Estructura

Los muestreos se llevaron a cabo utilizando fotocuadros (Walker *et al.*, 2007; Zintzen *et al.*, 2008; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009) de 50 cm x 50 cm (Schuhmacher, 1988; Zintzen *et al.*, 2008). Los cuadros fueron divididos en subcuadros de 25 cm x 25 cm (Reyes *et al.*, 2000; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009) para obtener una mayor resolución en las fotografías.

Los cuadros fueron colocados sobre la banda de estribor del pecio de manera que cubrieron el gradiente batimétrico desde el puente (5 m) hasta el casco (12 m). Para cada nivel, el puente de mando, el pasillo y el casco, se colocaron nueve cuadros (Figura 2). Una vez colocados los cuadros,

se procedió a la toma de fotografía. Las fotos fueron capturadas con una cámara Canon G10 de 15 megapíxeles.

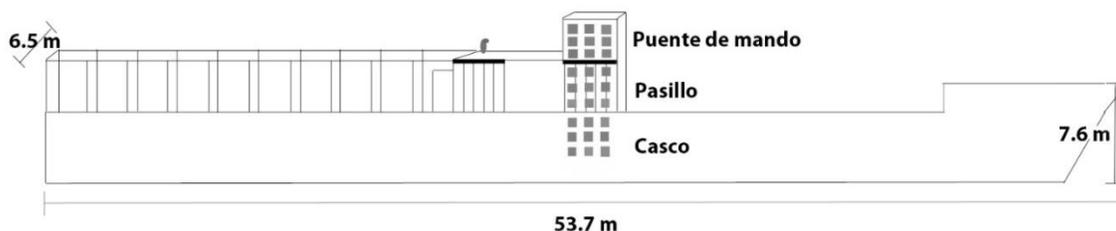


Figura 2. Diagrama de estribor del pecio Ana Elena en el que se observan los cuadrantes que se muestrearán (cuadros grises).

6.1.3 Tiempo

Esta escala proporcionó información sobre el cambio de las comunidades a través del tiempo, por lo que los tres muestreos se llevaron a cabo dentro de las temporadas que ocurren en la región: nortes, secas y lluvias (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

6.2 Análisis de la información

Con los datos obtenidos en campo, tanto del CTD y la sonda multiparamétrica como de los HOBOS, se elaboraron bases de datos en el programa Excel. Los datos del CTD y la sonda multiparamétrica fueron graficados, mientras que para los datos de los HOBOS, se obtuvieron promedios mensuales, se calculó su desviación estándar y fueron graficados.

La información obtenida de las fotos fue utilizada para conocer la composición y la estructura de la comunidad.

6.2.1 Composición

Se entiende por composición de la comunidad el conjunto de las especies que la forman (Odum, 1969; Krebs, 2008; Valverde *et al.*, 2005) y por lo tanto, la caracterizan (Begon *et al.*, 2006). Para esto, se hizo un inventario taxonómico que siguió los arreglos sistemáticos vigentes para cada grupo: Wynne (2011) para macroalgas, Hooper y van Soest (2002) para esponjas, Veron (2000) y Budd *et al.* (2012) para corales, Fauchald y Rouse (1997) para anélidos poliquetos, Bouchet y Rocroi (2005) y Rosenberg (2009) para moluscos gastrópodos así como Hendler *et al.* (1995) para equinodermos. Éste utilizó los niveles taxonómicos de filo, clase, orden, familia, género y especie

6.2.2 Estructura

La estructura de la comunidad está descrita como las abundancias relativas de todas las especies de la comunidad y la forma en que están organizadas (Krebs, 1989; Odum, 1969; Valverde *et al.*, 2005), lo que permite conocer su dinámica en el sistema. En este trabajo, la estructura de la comunidad fue caracterizada en función de la riqueza específica, abundancia, dominancia, distribución y diversidad presentes en la banda de estribor del pecio Ana Elena.

6.2.2.1 Cobertura del macrobentos

Las fotos tomadas en campo en el puente, pasillo y casco, fueron revisadas detalladamente para la obtención de coberturas de las especies por estimación visual (Cummings, 1994; Carter y Prekel, 2008; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009) con apoyo de imágenes escaladas, es decir, se colocó una cuadrícula sobre la foto, se obtuvieron las coberturas y se extrapolaron al tamaño real del cuadro con un factor de conversión. Con esta información se elaboraron matrices de abundancias (coberturas) en el programa Excel para su posterior análisis en el software PRIMER-E v6 (Clarke y Gorley, 2006).

6.2.2.2 Diagrama de Asociación de Olmstead-Tukey

Es la relación de la frecuencia (%) de aparición contra la abundancia ($(\log_{10} Ni) + 1$) de cada especie. Se obtuvo la media en ambos ejes de acuerdo a Sokal y Rohlf (1995), por lo que resultó un gráfico de dispersión en el que se tienen cuatro categorías que caracterizan a las especies, mismas que se categorizaron en función de su importancia en el tiempo:

Raras: Poco abundantes y poco frecuentes.

Comunes: Poco abundantes pero frecuentes.

Estacionales: Abundantes pero poco frecuentes.

Dominantes: Abundantes y frecuentes.

También se llevó a cabo la categorización de las especies de acuerdo con su dominancia espacial, temporal y global (Tabla 1) que sigue la propuesta de Granados-Barba (2001).

Tabla 1. Categorías para las especies a partir de la prueba de asociación de Olmstead-Tukey. s= secas, ll= lluvias y n= nortes (Modificado de Granados-Barba, 2001).

Categoría	Descripción
Especie Dominante Constante de Amplia Distribución (EDCAD)	Especies dominantes en términos de abundancia y frecuencia de aparición. Se sitúan por arriba de las medias de la frecuencia de aparición y de la abundancia del muestreo en general. Su patrón de comportamiento puede representar el observado en la comunidad en general.
Especie Dominante Ocasional de Amplia Distribución (EDOAD-s/ll/n)	Especies dominantes en términos de abundancia y frecuencia en general, pero son poco abundantes durante una época del año.
Especie Ocasional de Amplia Distribución (EOAD-s/ll/n)	Especies comunes que se distribuyen ampliamente, pero con poca abundancia; sin embargo, llegan a ser dominantes en una época del año.
Especie Ocasional de Reducida Distribución (EORD-s/ll/n)	Especies generalmente poco frecuentes, muy abundantes en una época del año, pero son raras en otras.
Especie Ocasional de Distribución Restringida (EODR-s/ll/n)	Especies abundantes y poco frecuentes en general; sin embargo, son dominantes en una época del año, pero ausentes en otra.
Especie Común Constante de Amplia Distribución (ECCAD)	Son especies comunes ampliamente distribuidas, pero con poca abundancia durante todo el año.
Especie Común de Reducida Distribución (ECRD-s/ll/n)	Especies comunes que se distribuyen ampliamente, con poca abundancia en general; sin embargo, son raras en una época del año.

Especie Rara Constante (ERC)	Especies raras que aparecen con muy poca abundancia y frecuencia durante todo el año. Se sitúan debajo de las medias de la frecuencia de aparición y de la de abundancia del muestreo en general.
Especie Rara Ocasional de Amplia Distribución (EROAD-s/II/n)	Especies generalmente raras, con poca abundancia y frecuencia; sin embargo, son comunes en una época del año.
Especie Rara Ocasional de Distribución Restringida (ERODR-s/II/n)	Especies generalmente raras, con poca abundancia y frecuencia; sin embargo, son comunes en una época del año y ausentes en otra.
Especie Rara Constante de Distribución Restringida (ERCDR-s/II/n)	Especies generalmente raras con poca abundancia y frecuencia; sin embargo, están ausentes en una época del año.

6.2.2.3 Índice de Valor de Importancia (IVI)

Información de la influencia de dicha especie dentro de la comunidad, varía entre 0 y 300. Para este trabajo se empleó el porcentaje de la abundancia relativa en lugar de la densidad relativa ya que se obtuvieron coberturas. Se representa por la siguiente ecuación matemática:

$$IVI = (pi * 100) + CiR + Fir$$

donde:

pi = Proporción de la especie i en la muestra = ni/N .

CiR = Dominancia relativa.

Fir = Frecuencia relativa.

6.2.2.4 Diversidad

Las medidas de diversidad consideran dos factores: la riqueza de especies, que es el número de especies, y las abundancia relativas (Magurran, 1988).

En este estudio, la diversidad se evaluó mediante el índice de Shannon (Shannon y Weaver, 1963), utilizando la siguiente fórmula matemática:

$$H' = - \sum_{i=1}^S pi \log_2 pi$$

donde:

H' = Diversidad de Shannon (contenido de información de la muestra, bits/individuo).

pi = Proporción de la especie i en la muestra = ni/N .

S = Número de especies en la muestra.

N = Número total de individuos en la muestra.

A partir de este índice, se calculó el índice de Equidad de Pielou, que es la medida de cómo están repartidos los individuos en las especies, es decir, su uniformidad relativa, expresada en la siguiente ecuación:

$$J' = H' / H'_{max}$$

donde:

J' = Valor de equidad de Pielou.

H' = Valor del índice de diversidad.

H'_{max} = $\log_2(S)$.

Y la diversidad máxima, que es la medida de diversidad en condiciones de máxima equidad, está representada por la ecuación:

$$H'_{max} = \log_2 S$$

donde:

$H'_{máx}$ = Diversidad bajo condiciones máximas de equidad.

S = Número de especies.

6.2.2.5 Diversidad beta (β)

Whittaker (1972) definió la diversidad beta como la proporción del remplazo de especies o el cambio biótico en gradientes ambientales. Ésta aumenta conforme la similitud, en la composición de especies, entre sitios disminuye (Magurran, 2004). Maneja un valor mínimo de 1 y un valor máximo de 2 (Whittaker, 1960).

Para estimar la diversidad beta se empleó la siguiente ecuación:

$$b = S/\bar{\alpha}$$

donde:

S = Número de especies en el área entera.

$\bar{\alpha}$ = Número promedio de las especies observadas en los sitios individuales.

La cual es re-expresada (Whittaker, 1960) con la siguiente ecuación:

$$\frac{(a + b + c)}{[(2a + b + c)/2]}$$

donde:

a = Número total de especies presentes en ambos cuadrantes.

b = Número de especies presentes en el cuadrante vecino pero no en el cuadrante focal.

c = Número de especies presentes en el cuadrante focal pero ausentes en el cuadro vecino.

6.2.2.6 Diversidad taxonómica (Δ)

Es un índice de diversidad taxonómica relacionado a la diversidad de Shannon y cuenta con un elemento de separación taxonómica. Se define como el promedio de la longitud de la trayectoria entre cada par de individuos (Warwick y Clarke, 1995).

$$\Delta = \frac{\sum \sum_{i < j} w_{ij} x_i x_j + \sum_i 0. x_i(x_i - 1)/2}{\sum \sum_{i < j} x_i x_j + \sum_i x_i(x_i - 1)/2}$$

donde:

X_i = Denota la abundancia de la especie i .

X_j = Denota la abundancia de la especie j .

$\Sigma \Sigma_{i < j}$ = Son todos los pares de especies i y j .

W_{ij} = "Peso de la distinción" dado a la longitud de la trayectoria que une a la especie i y j en la clasificación jerárquica.

6.2.2.7 Análisis de similitud de Bray-Curtis

Se calculó una matriz de distancia de acuerdo con el coeficiente de similitud de Bray-Curtis que abarca valores de 0 hasta 1. Los datos fueron transformados a raíz cuarta, reduciendo la importancia de valores extremos, es decir, se reduce la contribución de las especies comunes y eleva la contribución de las especies raras (Krebs, 1989).

Para estimar el coeficiente de similitud de Bray-Curtis se empleó la siguiente ecuación:

$$B = \frac{\sum |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde:

B = Medida de similitud de Bray-Curtis

X_{ij} = Número de individuos de la especie i en la muestra j .

X_{ik} = Número de individuos de la especie i en la muestra k .

Bray-Curtis ignora los casos en los cuales las especies están ausentes en ambas muestras de la comunidad y éste es dominado por las especies abundantes, por lo que las especies raras agregan muy poco al valor del coeficiente (Krebs, 1989).

6.2.2.8 Clasificación

El método de clasificación empleado en este trabajo fue el análisis clúster utilizando el procedimiento aglomerativo promedio de los grupos (Field *et al.*, 1982; Hair *et al.*, 1995) en donde la distancia entre los grupos se calcula usando valores promedio. El dendrograma es el resultado del análisis clúster en el que se observa el grado de similitud o disimilitud de los grupos. Posteriormente, se realizó un análisis SIMPER para conocer la contribución de las especies para la formación de los grupos (Clarke y Gorley, 2006).

6.2.2.9 Ordenación

Se empleó el método de Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS), el cual asume una relación lineal entre las variables.

6.2.3 Tiempo

Finalmente, se unieron las bases de datos de las temporadas muestreadas (secas, lluvias y nortes). La base de datos final se analizó en el software PRIMER-E v6 (Clarke y Gorley, 2006) para ver las variaciones espacio-temporales. Se obtuvo la raíz cuarta de la base de datos con la cual se calculó una matriz de distancia de acuerdo con el coeficiente de similitud de Bray-Curtis. Además se realizó un análisis cluster utilizando el procedimiento aglomerativo promedio de los grupos y finalmente, se realizó el método de nMDS.

Asimismo, se realizaron gráficas utilizando la diversidad promedio por temporada para cada nivel, para apreciar la variación a lo largo del tiempo.

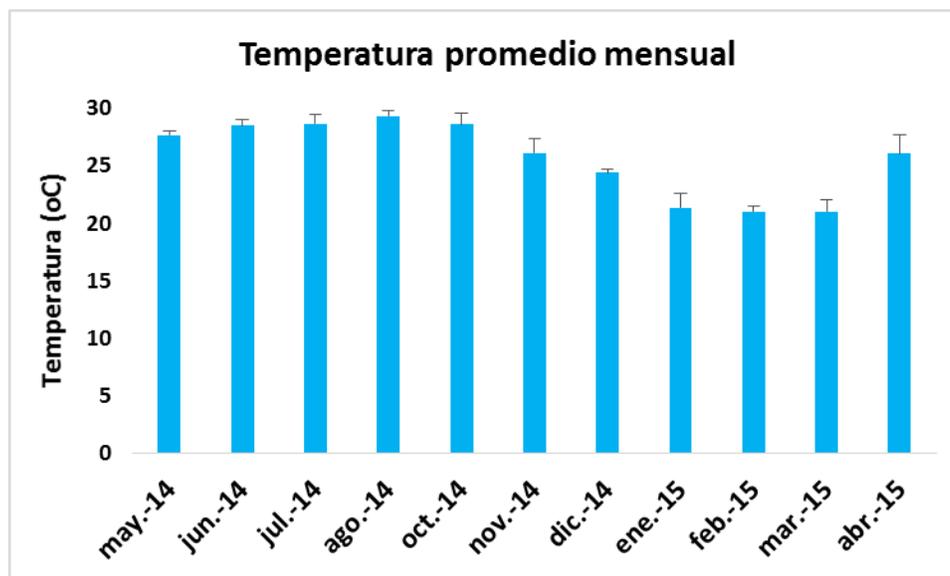
7. Resultados

7.1 Gradientes ambientales

- *Valores anuales de temperatura y PAR*

Las variables ambientales se caracterizaron a partir de los datos obtenidos por los HOBOS ya que contienen información obtenida a lo largo de un año. Los valores de las variables ambientales cambiaron de acuerdo con la temporalidad. Se muestran gráficas obtenidas de los datos de los sensores de luz y temperatura, mismos que sólo obtuvieron información a nivel de cubierta del pecio, es decir, a 8.6 metros de profundidad; estos fueron programados para registrar datos cada hora durante cada muestreo.

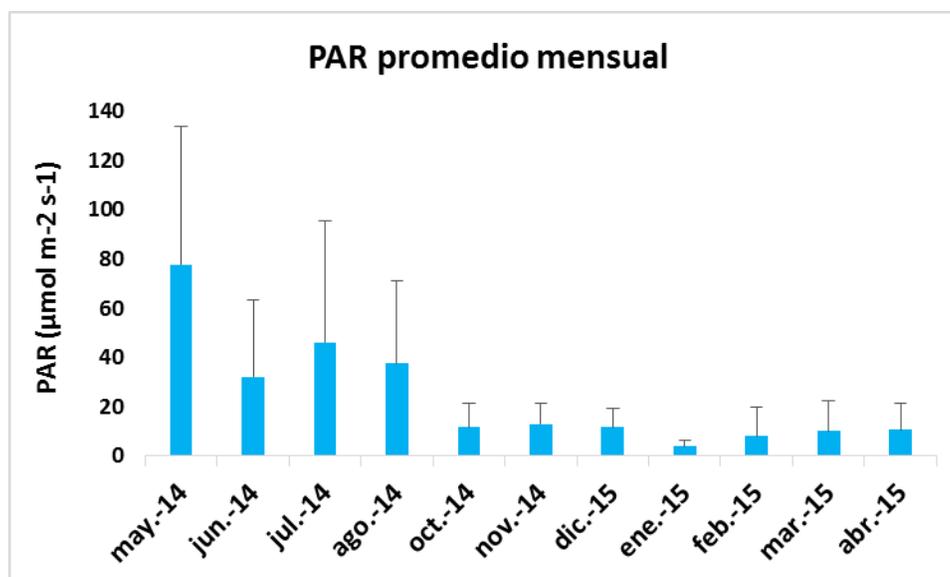
La gráfica 1 muestra la temperatura medida por el HOBOS en la banda de estribor; se observa que los valores mayores de temperatura están en los meses de mayo 2014 a octubre 2014, disminuyendo a partir de noviembre 2014 hasta febrero 2015. En los meses de marzo y abril 2016 se observa un aumento de la temperatura.



Gráfica 1. Valores de temperatura registrados por los HOBOS desde mayo 2014 hasta abril 2015.

En cuanto a los valores de PAR obtenida por los HOBOS, los valores más altos se registraron de mayo a agosto del 2014, siendo mayo el mes con el valor mayor. De octubre 2014 a abril 2015, los valores presentan una disminución considerable. En el mes de enero 2015 se registra el valor más bajo (Gráfica 2).

Con respecto al mes de septiembre del año 2014, no se tiene registro de los valores de temperatura y de la PAR debido a que no se recuperó el sensor.



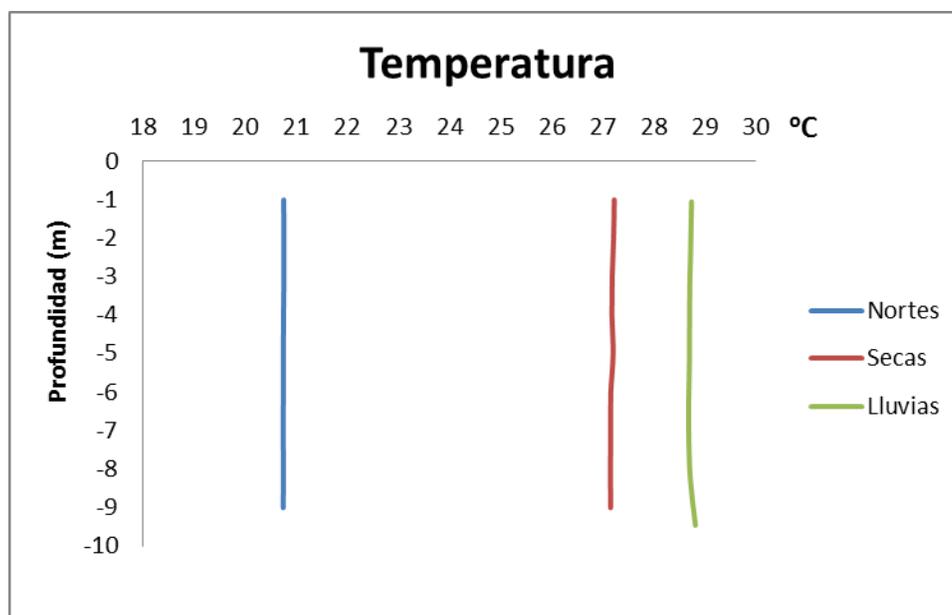
Gráfica 2. Valores de PAR registrados por los HOBOS desde mayo 2014 hasta abril 2015.

Comparando los datos de temperatura y luz registrados por los sensores y los valores obtenidos con los equipos (CTD y/o sonda multiparamétrica y radiómetro) durante los muestreos, se observa, a la profundidad de entre 8 y 9 metros, en cuanto a temperatura en el mes de mayo 2014, que los valores tienen una amplia variación ya que el equipo registra valores de 27.14 a 27.15 °C mientras que los HOBOS registraron valores de 27.6 a 28.1 °C. En el mes de octubre 2014, la temperatura varió de 28.71 a 28.81 °C con el equipo, mientras que se registraron valores de 29.25 a 29.55 °C con los sensores de luz y temperatura. Finalmente, para el mes de febrero 2015, los equipos registraron el valor de 20.74 mientras que los HOBOS registraron valores de 20.8 a 20.9 °C.

Respecto a la PAR, el radiómetro registró valores de 157.77 a 241.7 µmol m⁻² s⁻¹ para el mes de octubre 2014 y, valores de 461.0 a 482.66 µmol m⁻² s⁻¹ en febrero 2015, mientras que los sensores de luz y temperatura registraron, en mayo, valores de 43.0 a 112.5 µmol m⁻² s⁻¹; 36.63 a 74.87 µmol m⁻² s⁻¹ para octubre y 6.10 a 7.09 µmol m⁻² s⁻¹ fueron valores registrados para el mes de febrero 2015.

- *Valores de temperatura, PAR y salinidad registrados durante los muestreos*

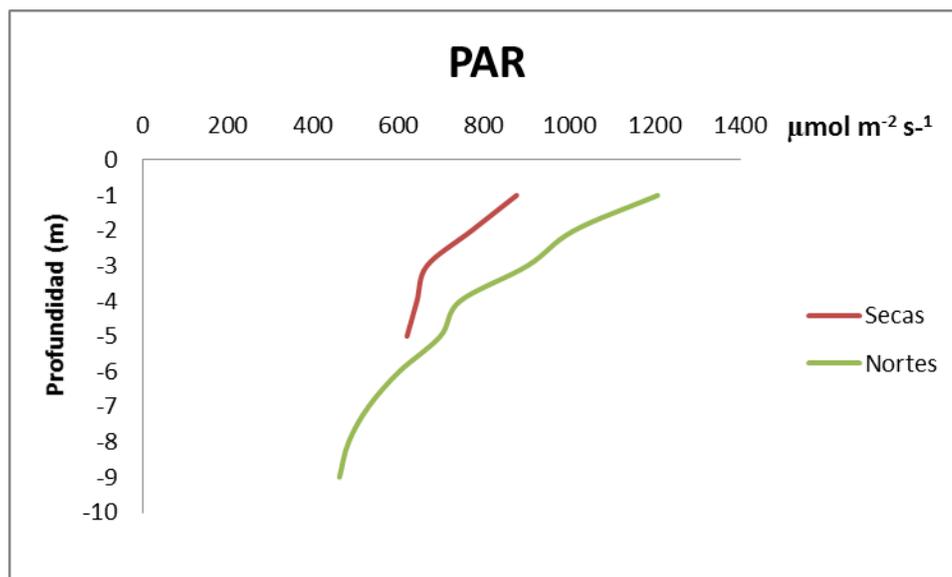
Los valores registrados con el CTD y la sonda multiparamétrica muestran que la temporada de nortes presenta los valores más bajos de temperatura (20.74-20.75 °C), mientras que los más altos se registran para la temporada de lluvias (28.68-28.81 °C). Al comparar los tres perfiles, se observa que la temperatura se mantuvo constante en cada temporada, es decir, las variaciones que se presentaron fueron pequeñas a lo largo del gradiente batimétrico (Gráfica 3).



Gráfica 3. Valores de temperatura registrados para las tres temporadas (secas, lluvias y nortes).

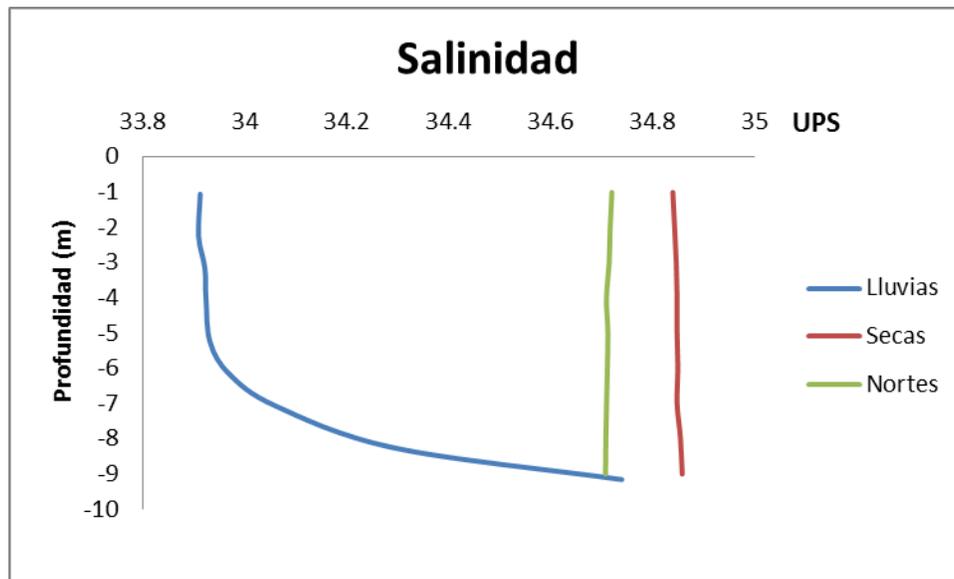
Con respecto a la PAR, en la gráfica 4 se observa que en superficie, para dos temporadas, se registran los valores más altos y conforme aumenta la profundidad, los valores disminuyen; la temporada de nortes presentó los valores más altos ($1206.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que la temporada con los valores más bajos fue secas ($875.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La temporada de lluvias no tiene registro debido a que no se contó con el equipo necesario y los sensores de luz no fueron recuperados.



Gráfica 4. Valores de PAR registrados para dos temporadas (secas y nortes).

Para la salinidad, durante secas y nortes se observa un perfil constante de superficie hasta los 9 metros, mientras que para la temporada de lluvias se aprecia que en superficie la salinidad es baja, aumentando a partir de los 6 m (Gráfica 5).



Gráfica 5. Valores de salinidad registrados para las tres temporadas (secas, lluvias y nortes).

En los diagramas de caja (Figuras 3-5) se observa la variación de los parámetros ambientales durante las tres temporadas.

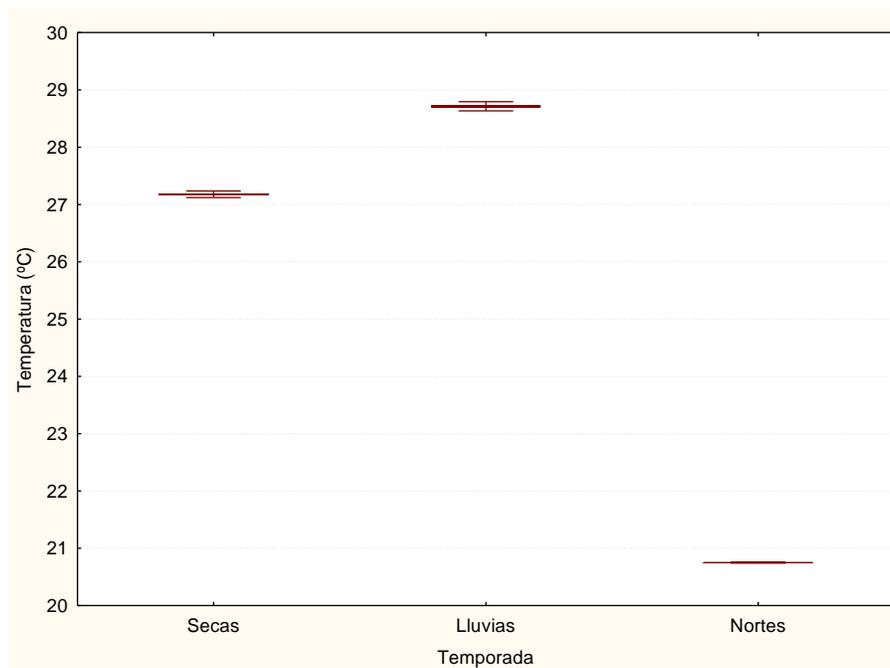


Figura 3. Diagrama de caja de la temperatura durante las tres temporadas estudiadas (secas, lluvias y nortes).

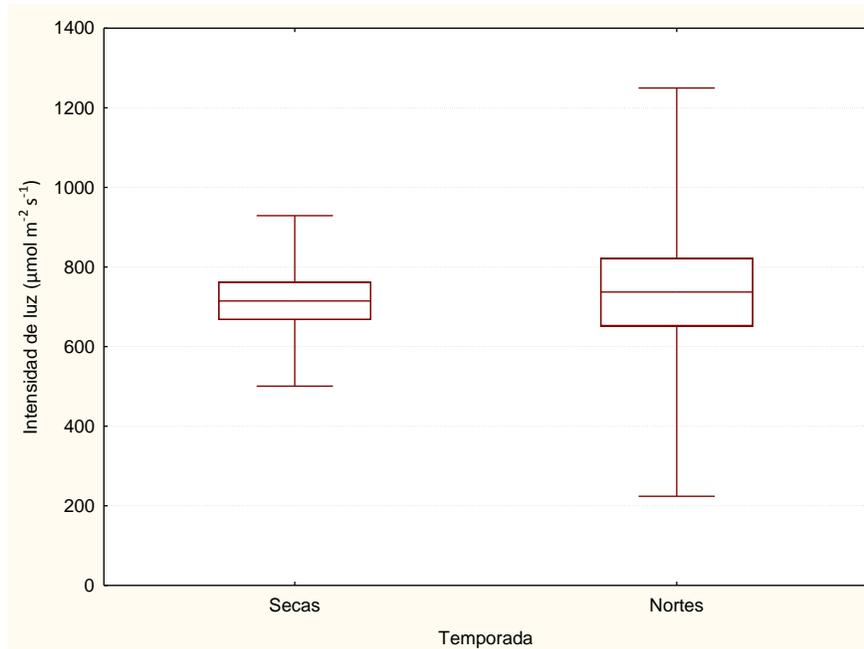


Figura 4. Diagrama de caja de luz durante dos temporadas (secas y nortes) registrados por el radiómetro.

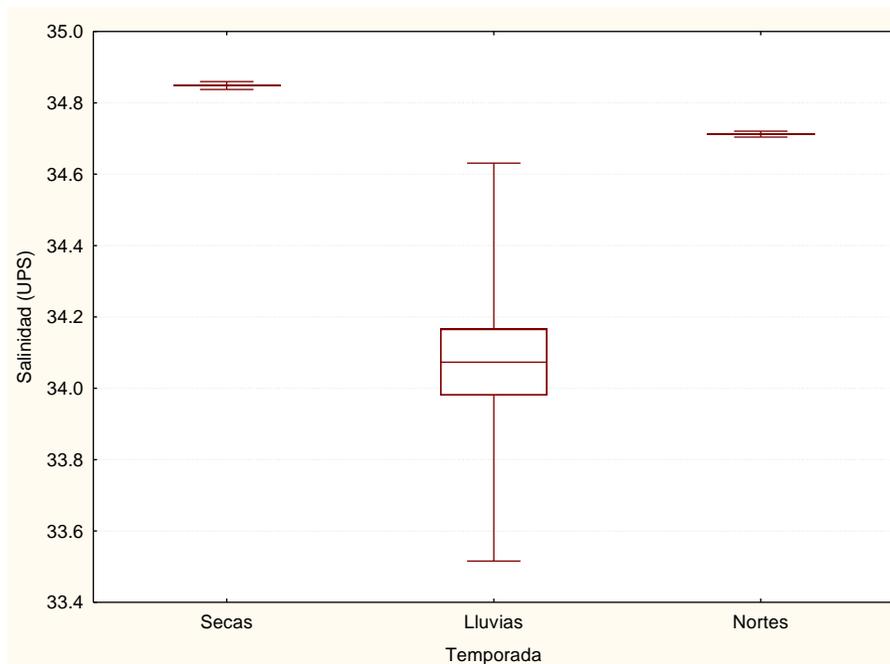


Figura 5. Diagrama de caja de la salinidad durante las tres temporadas estudiadas (secas, lluvias y nortes).

7.2 Composición de la comunidad

Se determinaron un total de 30 especies dentro de los cuadros de la banda de estribor para las tres temporadas, pertenecientes a 7 filos, 8 clases, 12 órdenes, 19 familias y 25 géneros, de las cuales el 46.67 % de las especies corresponde a las macroalgas, mientras que el resto (53.33%) a los animales. Dentro de las macroalgas, el filo Chlorophyta tuvo la mayor riqueza con 7 especies (23.33%) seguido del filo Rhodophyta (13.33%) y Heterokontophyta (10%). El alga *Anadyomene saldanhae* es nuevo registro para el suroeste del golfo de México.

En cuanto a la fauna, el filo Cnidaria presentó la mayor riqueza con 8 especies (26.67%) seguido del filo Mollusca (13.33%), Annelida (10%) y Porifera (3.33%).

El inventario florístico y faunístico del pecio Ana Elena está conformado por las especies registradas en los cuadros de la banda de estribor.

Inventario taxonómico

REINO PLANTAE

Filo Rodophyta

Clase Florideophyceae Cronquist, 1960

- Orden Corallinales P. C. Silva & H. W. Johansen, 1986
Familia Corallinaceae Lamouroux, 1812
Género *Jania* J. V. Lamouroux, 1812
- 1- *Jania pumila* J. V. Lamouroux, 1816
Género *Lithophyllum* Philippi, 1837
 - 2- *Lithophyllum congestum* (Foslie) Foslie, 1900
- Orden Peyssonneliales D. M. Kraysky, Fredericq & J. N. Norris, 2009
Familia Peyssonneliaceae Denizot, 1968
Género *Peyssonnelia* Decaisne, 1841
- 3- *Peyssonnelia boergesenii* Weber-van Bosse, 1916
 - 4- *Peyssonnelia inamoena* Pilger, 1911

Filo Heterokontophyta

Clase Phaeophyceae Kjellman, 1891

- Orden Dictyotales Bory de Saint-Vincent, 1828
Familia Dictyotaceae Lamouroux ex Dumortier, 1822
Género *Dictyopteris* J. V. Lamouroux, 1809
- 5- *Dictyopteris delicatula* J. V. Lamouroux, 1809
Género *Dictyota* J. V. Lamouroux, 1809
 - 6- *Dictyota mertensii* (Martius) Kützing, 1859
Género *Lobophora* J. Agardh, 1894
 - 7- *Lobophora variegata* (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira, 1977

Filo Chlorophyta

Clase Siphonocladophyceae Wille (1909)

- Orden Cladophorales Haeckel, 1894
Familia Anadyomenaceae Kützing, 1843
Género *Anadyomene* J. V. Lamouroux, 1812
- 8- *Anadyomene saldanhae* A. B. Joly & E. C. Oliveira, 1969
Familia Cladophoraceae Wille, 1884
Género *Cladophora* Kützing, 1843

- 9- *Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützing, 1843

Clase Bryopsidophyceae Bessey, 1907 (Ulvophyceae)

- Orden Bryopsidales J. H. Schaffner, 1922
Familia Caulerpaceae Kützing, 1843
Género *Caulerpa* J. V. Lamouroux, 1809
- 10- *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh, 1873
 - 11- *Caulerpa verticillata* J. Agardh, 1847
Género *Halimeda* J. V. Lamouroux, 1812
 - 12- *Halimeda opuntia* (Linnaeus) J. V. Lamouroux, 1816
Familia Udoteaceae J. Agardh, 1887
Género *Rhipocephalus* Kützing, 1843
 - 13- *Rhipocephalus phoenix* f. *longifolius* A. Gepp & E. Gepp, 1911
Género *Udotea* J. V. Lamouroux, 1812
 - 14- *Udotea* sp.

REINO ANIMALIA

Filo PORIFERA

Clase Demospongiae Sollas, 1888

- Orden Poecilosclerida Topsent, 1928
Familia Crambeidae Leví, 1963
Género *Monanchora* Carter, 1883
- 15- *Monanchora arbuscula* (Duchassaing & Michelotti, 1864)

Filo CNIDARIA

Clase Anthozoa Ehrenberg, 1834

- Orden Scleractinia Boume, 1900
Familia Agariciidae Gray, 1847
Género *Agaricia* Lamarck, 1801
- 16- *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758)
 - 17- *Agaricia humilis* Verrill, 1901
Familia Merulinidae Verrill, 1865
Género *Orbicella* Dana, 1846
 - 18- *Orbicella franksi* (Gregory, 1895)
Familia Montastraeidae Yabe & Sugiyama, 1941
Género *Montastraea* Blainville, 1830
 - 19- *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767)

- Familia Mussidae Ortmann, 1890
20- *Pseudodiploria strigosa* (Dana, 1846)
Familia Poritidae Gray, 1842
Género *Porites* Link, 1807
21- *Porites astreoides* Lamarck, 1816
Familia Siderastreidae Vaughan & Wells, 1943
Género *Siderastrea* Blainville, 1830
22- *Siderastrea radians* (Pallas, 1766)
23- *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander, 1768)

Filo MOLLUSCA

Clase Gastropoda Cuvier, 1797

- Clado Patellogastropoda
Familia Lottiidae Gray, 1840
Género *Lottia* Gray, 1833
24- *Lottia leucopleura* (Gmelin, 1791)
Género *Tectura* Gray, 1847
25- *Tectura antillarum* (Sowerby, 1834)

- Clado Sorbeoconcha
Familia Cerithiidae Fleming, 1822
Género *Cerithium* Bruguière, 1789

- 26- *Cerithium litteratum* (Born, 1778)

- Clado Neogastropoda
Familia Muricidae Rafinesque, 1815
Género *Trachypollia* Woodring, 1928
27- *Trachypollia nodulosa* (C.B:Adams,1845)

Filo ANNELIDA

Clase Polychaeta Grube, 1850

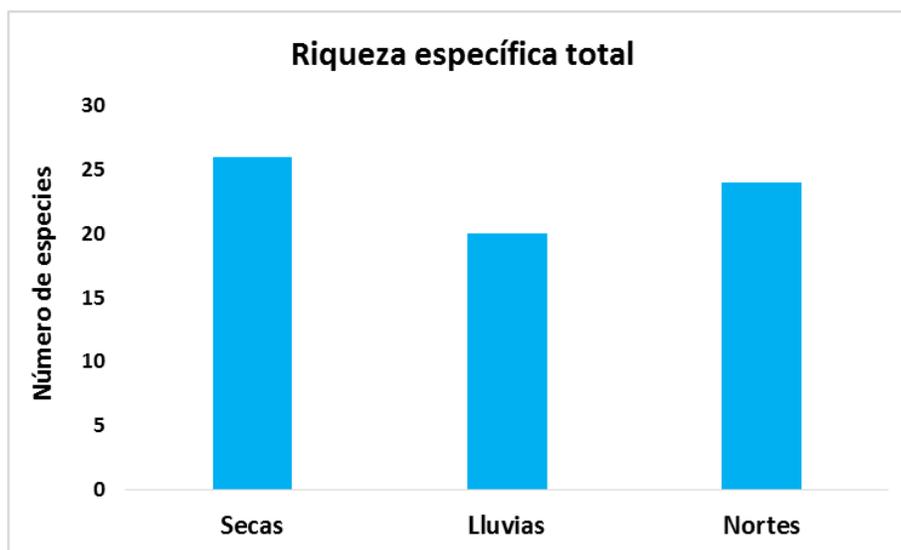
- Orden Amphinomida Hatschek, 1893
Familia Amphinomidae Savigny, 1818
Género *Hermodice* Kinberg, 1857
28- *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766)

- Orden Sabellida Levinsen, 1883
Familia Sabellidae Malmgren, 1867
Género *Sabellastarte* Kroyer, 1856
29- *Sabellastarte magnifica* (Shaw, 1800)
Familia Serpulidae Johnston, 1865
Género *Spirobranchus* Blainville, 1818
30- *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1776)

7.3 Estructura

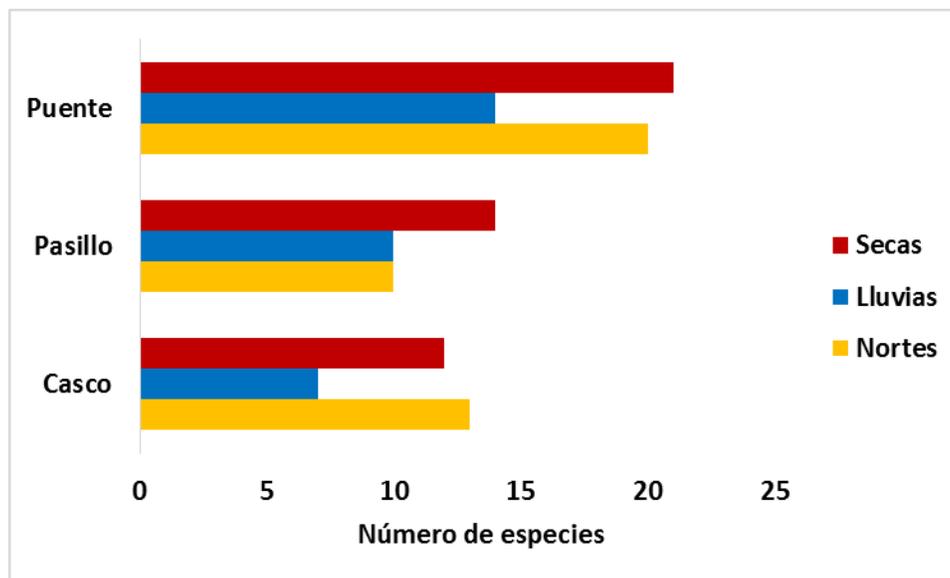
7.3.1 Cobertura del macrobentos

A lo largo de los niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco) que cubren el gradiente batimétrico y durante las tres temporadas se registró una comunidad diversa de macroalgas e invertebrados. Se reportan un total de 30 especies, teniendo 26, 20 y 24 para las temporadas de secas, lluvias y nortes, respectivamente (Gráfica 6).



Gráfica 6. Riqueza específica total por temporada.

Para la temporada de secas, espacialmente se registraron, 21 (70%) especies en el puente, 14 (46.67%) para pasillo y 12 (40%) para el casco; en lluvias se determinaron 14 (46.67%) especies para el puente, 10 (33.33%) en el pasillo y 7 (23.33%) en el casco, mientras que para nortes 20 (66.67%), 10 (33.33%) y 13 (43.33%) en el puente, pasillo y casco, respectivamente (Gráfica 7).



Gráfica 7. Riqueza específica registrada en cada nivel por temporada.

El área promedio muestreada fue de 22,500 cm² para los tres niveles en cada temporada. En las tres temporadas, las macroalgas presentaron la mayor cobertura ocupando 45,387.24 cm², mientras que los animales ocuparon 5,520.83 cm². El filo con mayor cobertura, dentro de los animales, fue Cnidaria con 5,171.88 cm² seguido de Annelida (292.97 cm²), Porifera (40.63 cm²) y Mollusca (15.36 cm²). Para las macroalgas el filo con mayor cobertura fue Rhodophyta, ocupando un total de 26,364.32 cm², seguido de Heterokontophyta (17,077.86 cm²) y de Chlorophyta (1,945.05 cm²).

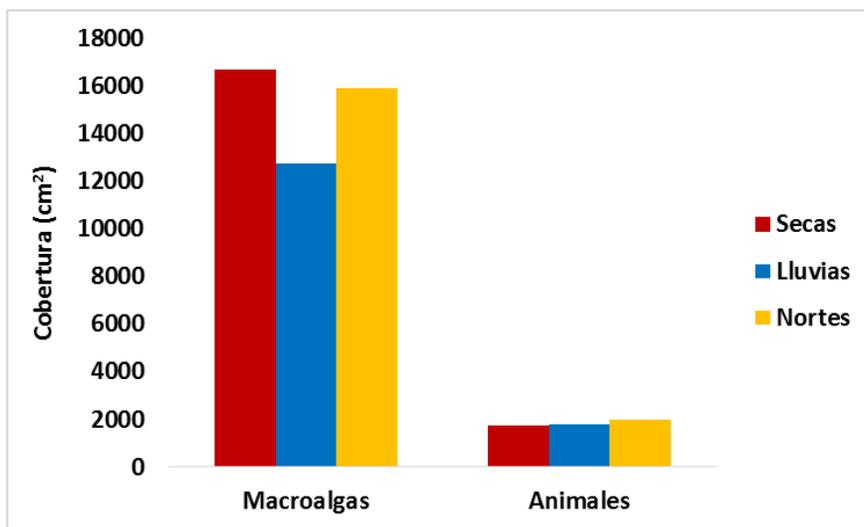
La composición y estructura comunitaria difieren con la profundidad: en el nivel más somero, es decir, el puente, se encuentran altas coberturas de corales como *Orbicella franksi*, seguido de *Porites astreoides* y *Pseudodiploria strigosa* y de la macroalga *Lithophyllum congestum*. En el nivel intermedio, el pasillo, la mayor cobertura está dada por *Peyssonnelia inamoena*, *Cladophora laetevirens* y *Lobophora variegata*, mientras que en la parte más profunda, el casco, *Lobophora variegata* y *Lithophyllum congestum* presentan las mayores coberturas mientras que los animales tienen una mínima cobertura o están ausentes.

Los animales se encuentran presentes en el nivel más somero; sin embargo, su cobertura empieza a disminuir conforme aumenta la profundidad, teniendo una menor cobertura o estando ausentes en la parte más profunda. Por el contrario, las algas costrosas se encuentran a lo largo de todo el gradiente batimétrico, siendo *Lithophyllum congestum* y *Peyssonnelia inamoena* las más abundantes en el puente y pasillo, respectivamente, mientras que en el casco esta cobertura disminuye y aumenta la cobertura de las algas laminares como *Lobophora variegata*.

En secas, las macroalgas tuvieron una cobertura de 16,713.02 cm², siendo Rhodophyta el filo de mayor cobertura (9,293.75 cm²) seguido de Heterokontophyta (6,450.52 cm²) y Chlorophyta (968.75 cm²), mientras que los animales ocuparon 1,746.88 cm²; Cnidaria tuvo la mayor cobertura (1,621.88 cm²) continuando Annelida (109.9 cm²), Mollusca (11.46 cm²) y Porifera (3.65 cm²) (Gráfica 8).

Durante lluvias las macroalgas presentaron la mayor cobertura (12,770.31 cm²), para Rhodophyta se registraron los valores más altos (9,239.02 cm²) mientras que para Chlorophyta los menores (236.98 cm²), Heterokontophyta presentó un valor de 3,294.27 cm². Los animales tuvieron una cobertura de 1,790.10 cm², de los cuales Cnidaria presentó el valor de cobertura más alto (1,674.48 cm²) seguido de Annelida (102.60 cm²) y Porifera (13.02 cm²) (Gráfica 8).

En nortes las macroalgas cubrieron un área de 15,903.91 cm² y, de igual manera, Rhodophyta ocupó la mayor área (7,831.51 cm²) seguido de Heterokontophyta (7,333.07 cm²) y Chlorophyta (739.32 cm²). En cuanto a los animales, ocuparon una cobertura de 1,983.85 cm² de los cuales Cnidaria ocupó la mayor cobertura (1,875.52 cm²), mientras que Mollusca ocupó la más baja (3.91 cm²) después de Annelida (80.47 cm²) y Porifera (23.96 cm²) (Gráfica 8).

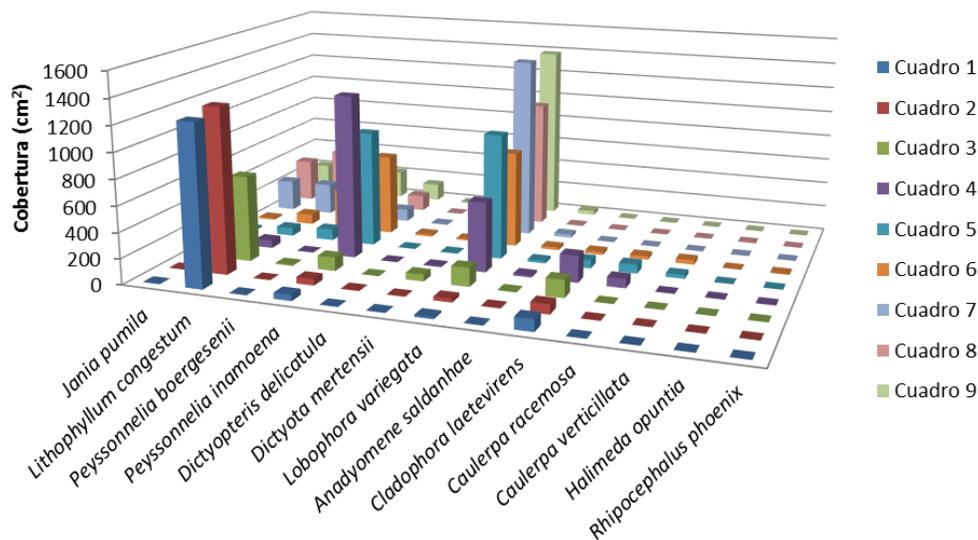


Gráfica 8. Área cubierta por las macroalgas y los animales en las tres temporadas.

- **Flora**

En la temporada de secas, el puente (cuadro 1, 2 y 3) está cubierto principalmente por el alga calcárea incrustante *Lithophyllum congestum*. En el pasillo (cuadro 4, 5 y 6), *Peyssonnelia inamoena* presenta la mayor cobertura, seguida de *Lobophora variegata*. El casco (cuadro 7, 8 y 9) se encuentra principalmente cubierto por *Lobophora variegata*, seguida de *Lithophyllum congestum* y *Jania pumila* (Gráfica 9).

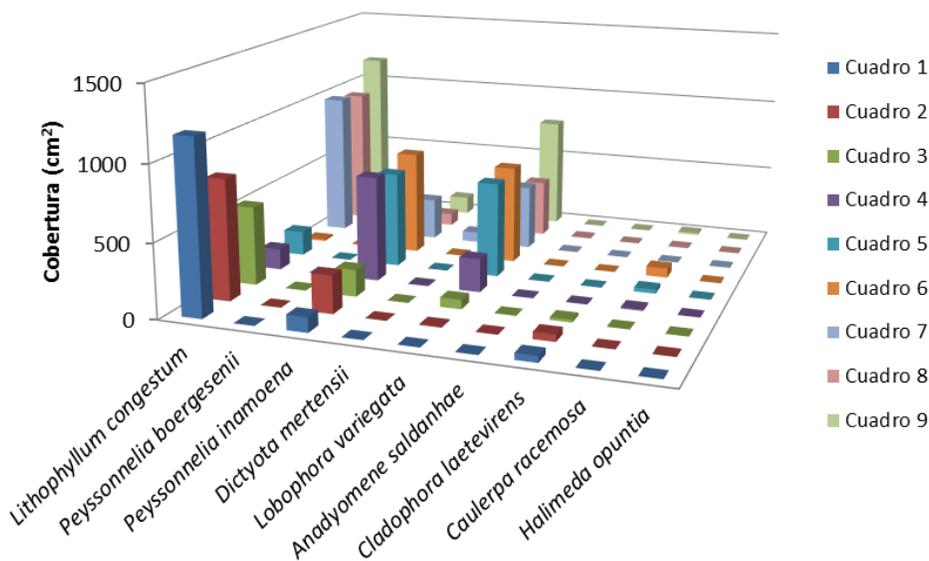
Flora



Gráfica 9. Cobertura de la flora macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en temporada de secas.

En la temporada de lluvias, *Lithophyllum congestum* presenta la mayor cobertura en los cuadros 1, 2 y 3. En el pasillo, las algas con mayor cobertura son *Peyssonnelia inamoena*. y *Lobophora variegata*. En el casco, *Lithophyllum congestum* presenta la mayor cobertura, mientras que *Lobophora variegata* presenta una disminución con respecto al pasillo (Gráfica 10).

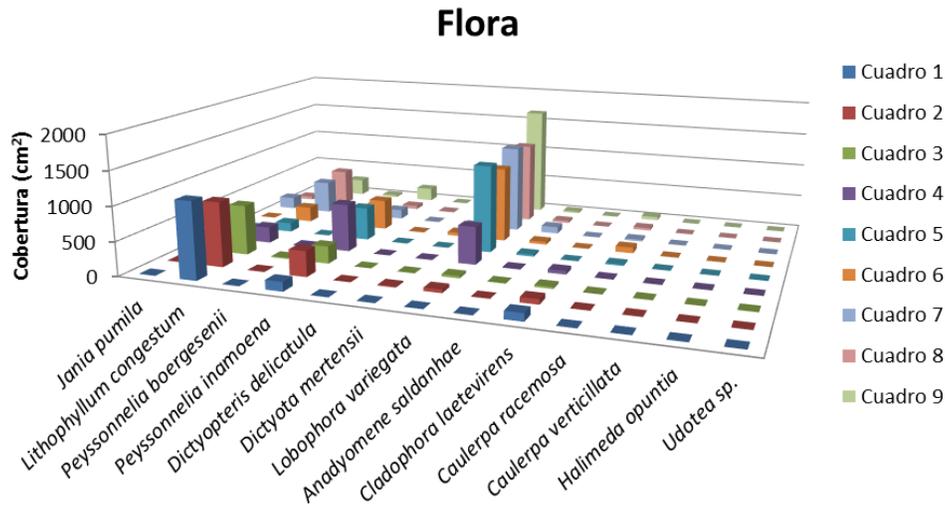
Flora



Gráfica 10. Cobertura de la flora macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en temporada de lluvias.

En temporada de nortes, en los cuadros 1, 2 y 3 *Lithophyllum congestum* presenta la mayor cobertura, mientras que en los cuadros 4, 5 y 6 *Lobophora variegata* tiene la mayor cobertura, seguida de *Peyssonnelia inamoena*. Finalmente, *Lobophora variegata* presenta valores de alta

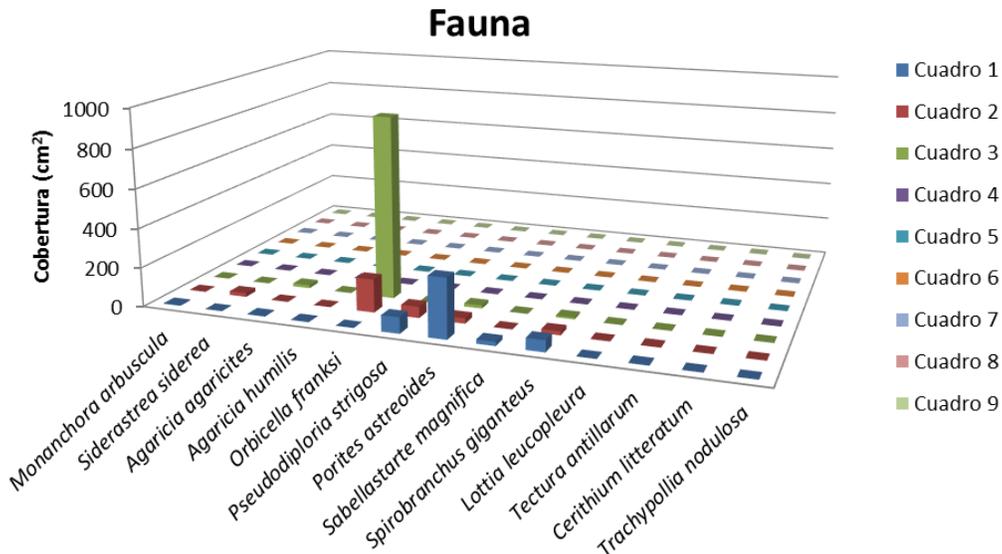
cobertura en los cuadro 7, 8 y 9, seguida de *Lithophyllum congestum* que presenta un aumento con respecto al pasillo (cuadro 4, 5 y 6) (Gráfica 11).



Gráfica 11. Cobertura de la flora macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en la temporada de nortes.

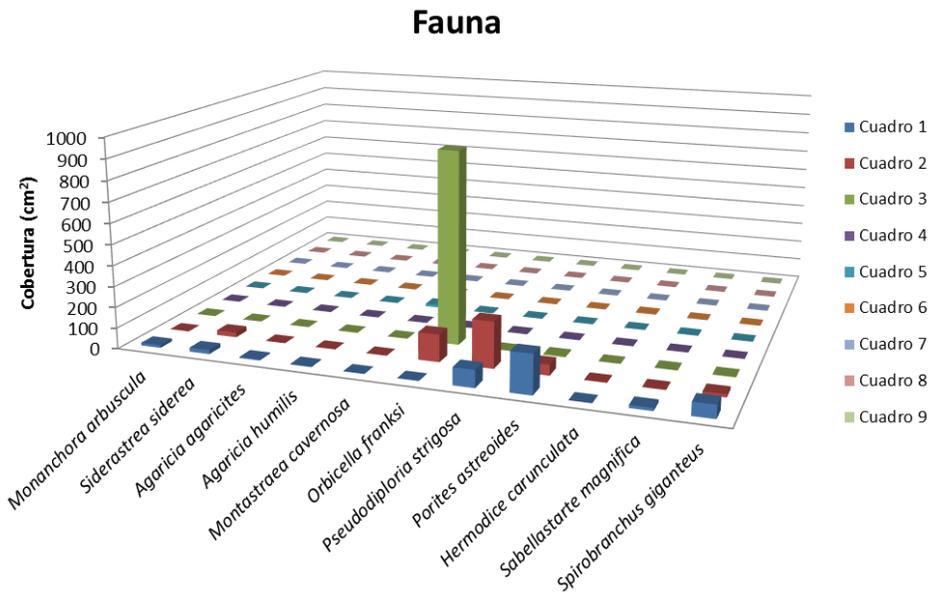
• *Fauna*

Durante la temporada de secas, la especie con mayor cobertura es *Orbicella franksi* (928.65 cm²) en el cuadro 3, seguido de *Porites astreoides* (301.04 cm²) en el cuadro 1, mientras que las especies con menor cobertura son *Sabellastarte magnifica* (cuadro 5), *Cerithium litteratum* (cuadro 2, 7 y 8), *Lottia leucopleura* (cuadro 2) y *Trachypollya nodulosa* (cuadro 8) con una cobertura de 0.52 cm² (Gráfica 12).



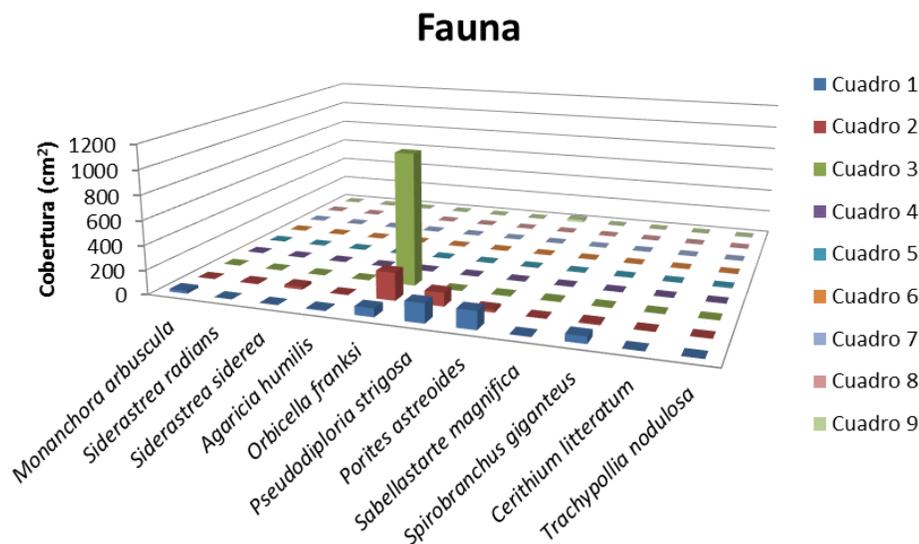
Gráfica 12. Cobertura de la fauna macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en temporada de secas.

En temporada de lluvias, *Orbicella franksi* presenta la mayor cobertura (926.56 cm²) en el cuadro 3. El cuadro 2 presenta una alta cobertura de *Pseudodiploria strigosa* (221.88 cm²) y *Orbicella franksi* (131.77 cm²). Finalmente, *Porites astreoides* presenta la mayor cobertura (187.5 cm²) en el cuadro 1; sin embargo su cobertura es baja comparada con *Orbicella franksi* y *Pseudodiploria strigosa* (Gráfica 13).



Gráfica 13. Cobertura de la fauna macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en temporada de lluvias.

Mientras que para la temporada de nortes, *Orbicella franksi* es la especie que presenta mayor cobertura en el cuadro 3 y cuadro 2, mientras que *Pseudodiploria strigosa*, seguido de *Porites astreoides* presentan la mayor cobertura en el cuadro 1, siendo ésta menor a la de *Orbicella franksi* (Gráfica 14).



Gráfica 14. Cobertura de la fauna macrobentónica en cm² del lado de estribor del pecio Ana Elena en temporada de nortes.

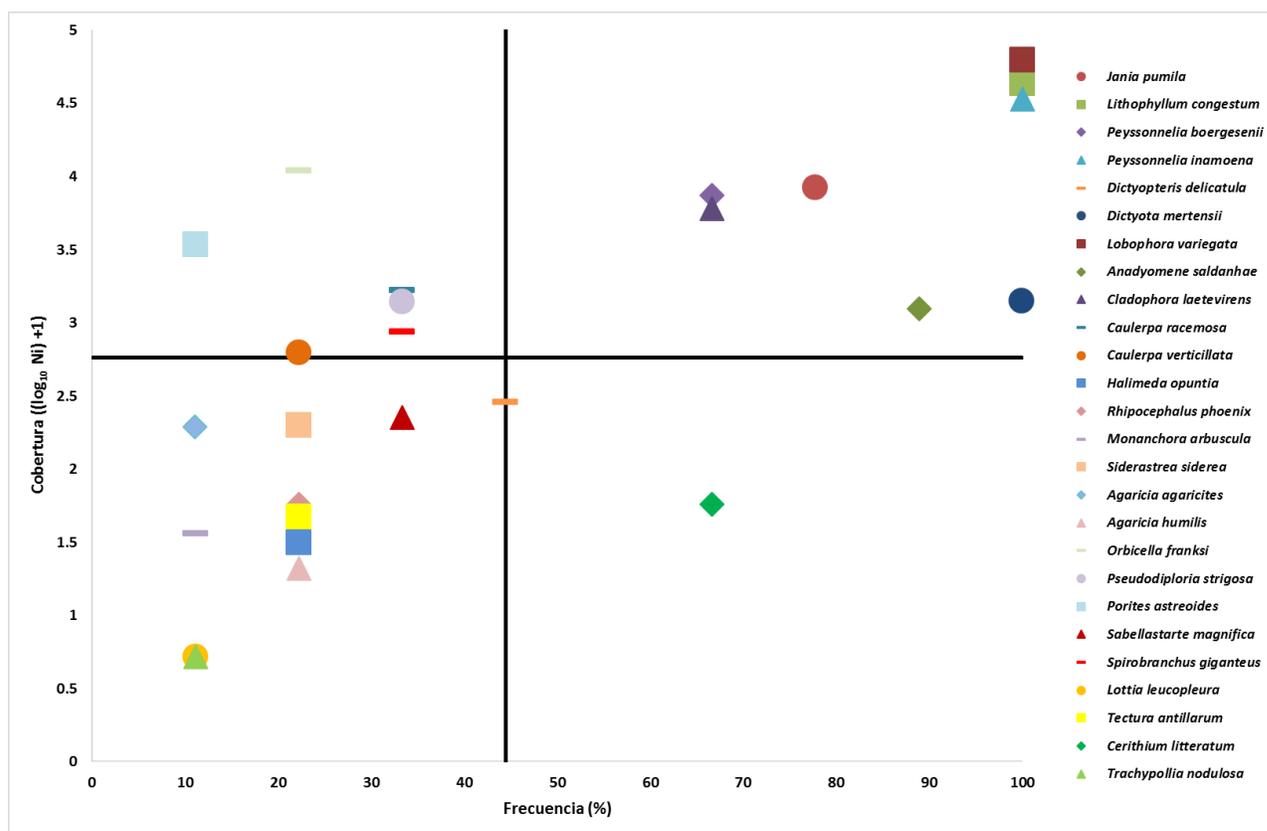
7.3.2 Diagrama de asociación de Olmstead-Tukey

Las especies dominantes durante las tres temporadas son *Lithophyllum congestum*, *Peyssonnelia inamoena* y *Lobophora variegata*.

- *Temporada de secas*

Para esta temporada, se tienen nueve especies en el cuadrante de especies dominantes: *Pseudodiploria strigosa*, *Anadyomene saldanhae*, *Dictyota mertensii*, *Cladophora laetevirens*, *Peyssonnelia boergesenii*, *Jania pumila*, *Peyssonnelia inamoena*, *Lithophyllum congestum* y *Lobophora variegata*.

Las especies raras son *Monanchora arbuscula*, *Trachypollia nodulosa* y *Lottia leucopleura*, *Orbicella humilis*, *Halimeda opuntia*, *Tectura antillarum*, *Ripocephalus phoenix*, *Siderastrea siderea*, *Agaricia agaricites* y *Caulerpa verticillata*. Las especies estacionales son *Orbicella franksi* y *Porites astreoides*, mientras que las comunes son *Dictyopteris delicatula* y *Cerithium litteratum* (Gráfica 15).

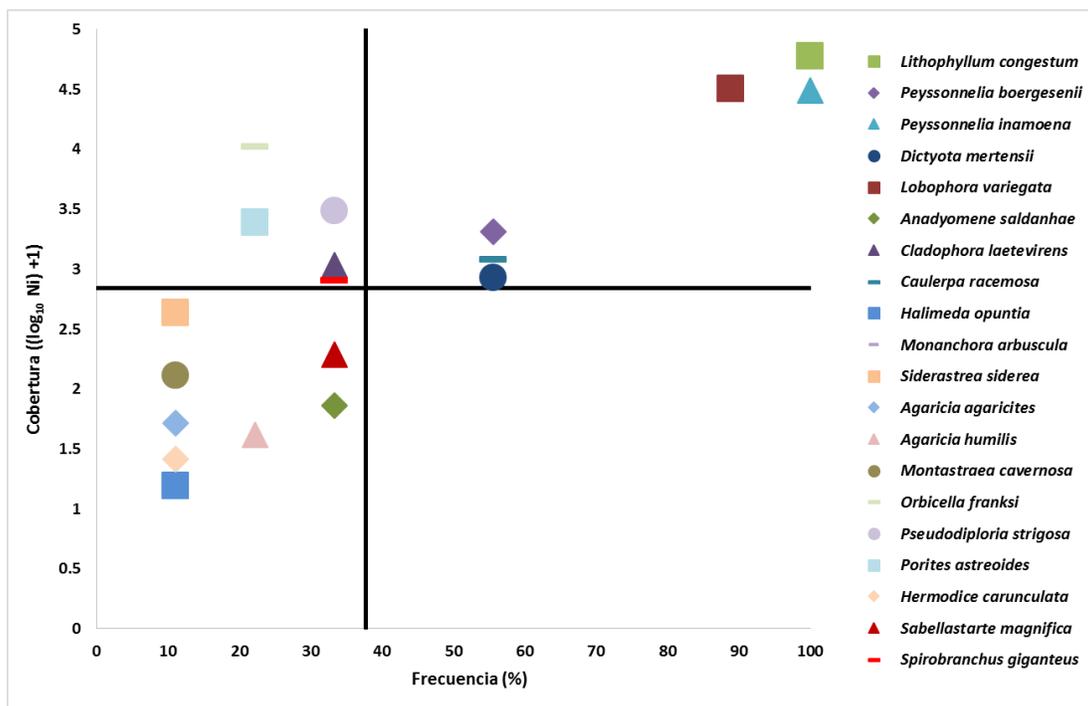


Gráfica 15. Diagrama de asociación de Olmstead-Tukey para el macrobentos del Pecio Ana Elena en la temporada de secas.

- *Temporada de lluvias*

En el cuadrante de las especies dominantes están *Peyssonnelia inamoena*, *Lobophora variegata*, *Lithophyllum congestum*, *Caulerpa racemosa* y *Peyssonnelia boergesenii*, mientras que las especies poco abundantes y poco frecuentes son *Halimeda opuntia*, *Hermodice carunculata*, *Agaricia agaricites*, *Monanchora arbuscula*, *Montastraea cavernosa* y *Siderastrea siderea*.

Las especies abundantes pero poco frecuentes son *Porites astreoides* y *Orbicella franksi*. No hay ninguna especie en el cuadrante de las especies poco abundantes pero frecuentes (Gráfica 16).



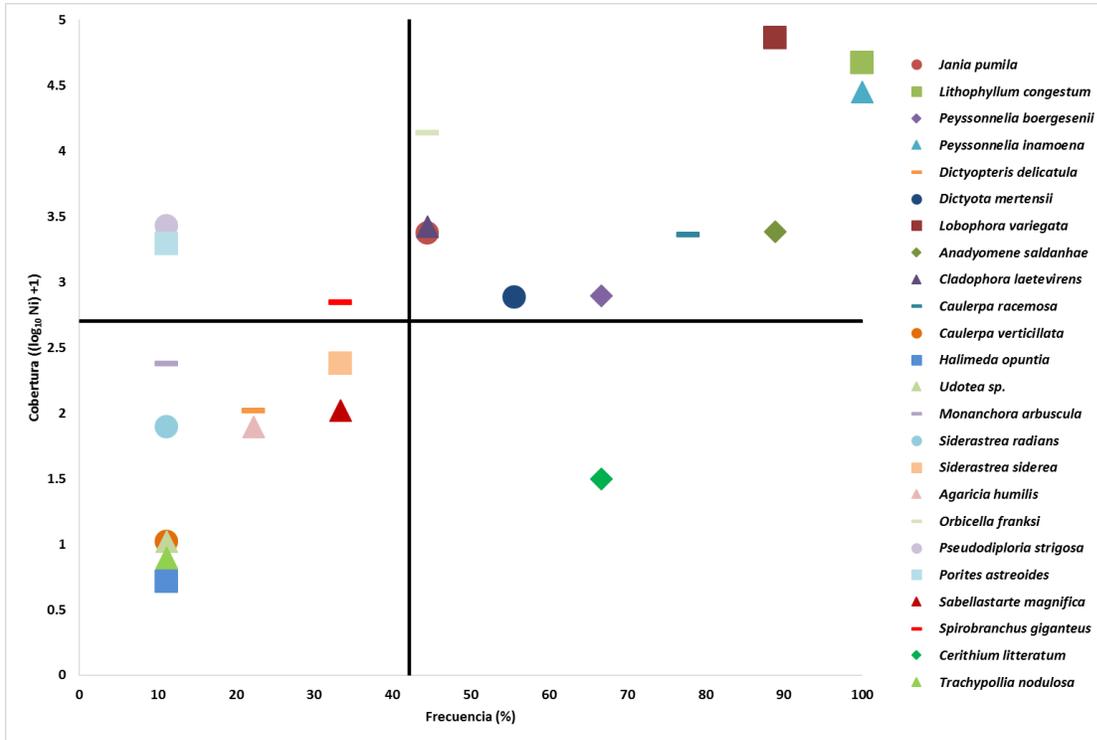
Gráfica 16. Diagrama de Olmstead-Tukey para el macrobentos del Pecio Ana Elena en la temporada de lluvias.

• *Temporada de nortes*

Peyssonnelia boergesenii, *Jania pumila*, *Cladophora laetevirens*, *Caulerpa racemosa*, *Anadyomene saldanhae*, *Orbicella franksi*, *Peyssonnelia inamoena*, *Lithophyllum congestum* y *Lobophora variegata* son las especies dominantes.

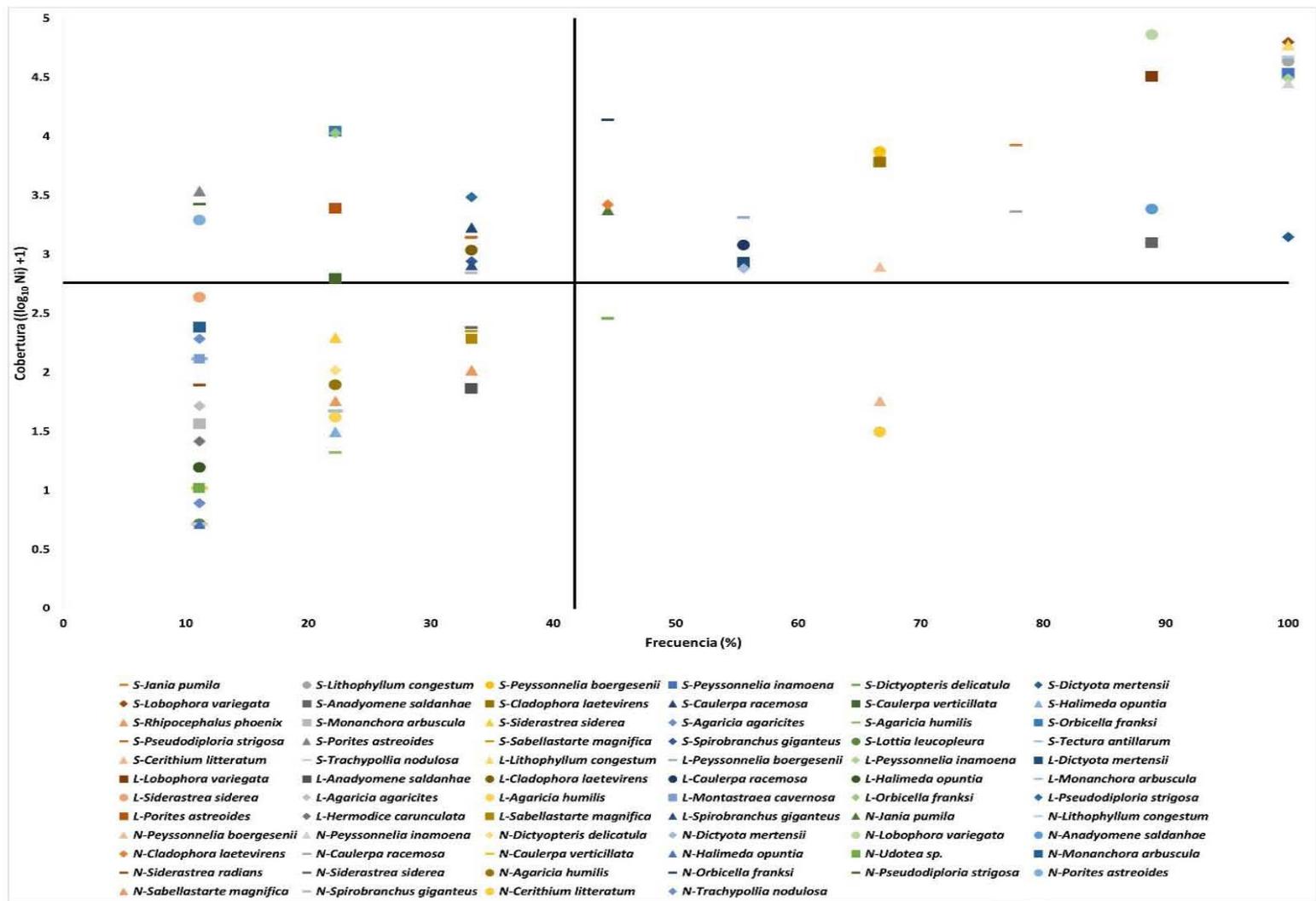
En el cuadrante de especies poco abundantes y poco frecuentes se encuentran *Siderastrea radians*, *Agaricia humilis*, *Dictyopterus delicatula*, *Halimeda opuntia*, *Trachypollia nodulosa*, *Caulerpa verticillata* y *Udotea* sp.

En el cuadrante de las especies abundantes, pero poco frecuentes, están *Porites astreoides* y *Pseudodiploria strigosa*, mientras que en el cuadrante de las especies poco abundantes pero frecuentes está *Cerithium litteratum* (Gráfica 17).



Gráfica 17. Diagrama de Olmstead-Tukey para el macrobentos del Pecio Ana Elena en la temporada de nortes.

En el siguiente diagrama de Olmstead-Tukey (Gráfica 18) se observa el comportamiento de las especies a lo largo del año. Las especies dominantes son *Lobophora variegata*, *Lithophyllum congestum* y *Peyssonnelia inamoena* para las tres temporadas.



Gráfica 18. Diagrama de Olmstead-Tukey para el macrobentos del Pecio Ana Elena durante las tres temporadas.

Las especies de este estudio pertenecen a 8 de las 11 categorías. La mayoría de las especies (30%) están en la categoría Especie Rara Constante de Distribución Restringida (ERCDR), mientras que la minoría de especies (6.66%) están en las categorías Especie Ocasional de Amplia Distribución (EOAD) y Especie Rara Ocasional de Amplia Distribución (EROAD) en conjunto (Tabla 2).

Tabla 2. Categorías para la especies del macrobentos del pecio Ana Elena de acuerdo a Granados-Barba (2001).

Categoría	Especie	Especie	Especie	Especie	Especie
EDCAD	<i>Lithophyllum congestum</i>	<i>Peyssonnelia boergesenii</i>	<i>Peyssonnelia inamoena</i>	<i>Dictyota mertensii</i>	<i>Lobophora variegata</i>
ERC	<i>Halimeda opuntia</i>	<i>Monanchora arbuscula</i>	<i>Siderastrea siderea</i>	<i>Agaricia humilis</i>	<i>Sabellastarte magnifica</i>
ECCAD	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	<i>Porites astreoides</i>	<i>Spirobranchus giganteus</i>		
EORDs/n	<i>Dictyopteris delicatula</i>	<i>Anadyomene saldanhae</i>	<i>Cladophora laetevirens</i>		
ERCDRn	<i>Udotea sp.</i>	<i>Siderastrea radians</i>			
ERCDRs	<i>Lottia leucopleura</i>	<i>Tectura antillarum</i>			
EDOADs/II	<i>Jania pumila</i>				
EDOADn/II	<i>Caulerpa racemosa</i>				
EROADn	<i>Caulerpa verticillata</i>				
ERCDRs	<i>Rhipocephalus phoenix</i>				
ERCDRs/II	<i>Agaricia agaricites</i>				
ERCDRII	<i>Montastraea cavernosa</i>				
EOADs/II	<i>Orbicella franksi</i>				
ERCDRII	<i>Hermodice carunculata</i>				
EORDs/n	<i>Cerithium litteratum</i>				
ERCDRs/n	<i>Trachypollia nodulosa</i>				

7.3.3 Índice de Valor de Importancia

Los diagramas de Olmstead-Tukey se confirman con el Índice de Valor de Importancia (IVI).

En las siguientes tablas se muestran los tres valores más altos obtenidos en cada una de las temporadas para la flora y fauna en donde *Lithophyllum congestum*, *Peyssonnelia inamoena* y *Lobophora variegata* son especies importantes en la flora de las tres temporadas, mientras que para la fauna son *Orbicella franksi* y *Spirobranchus giganteus* (Tabla 3 y 4).

Tabla 3. Índice de Valor de Importancia (IVI) para la flora, obtenido para las tres temporadas en el pecio Ana Elena.

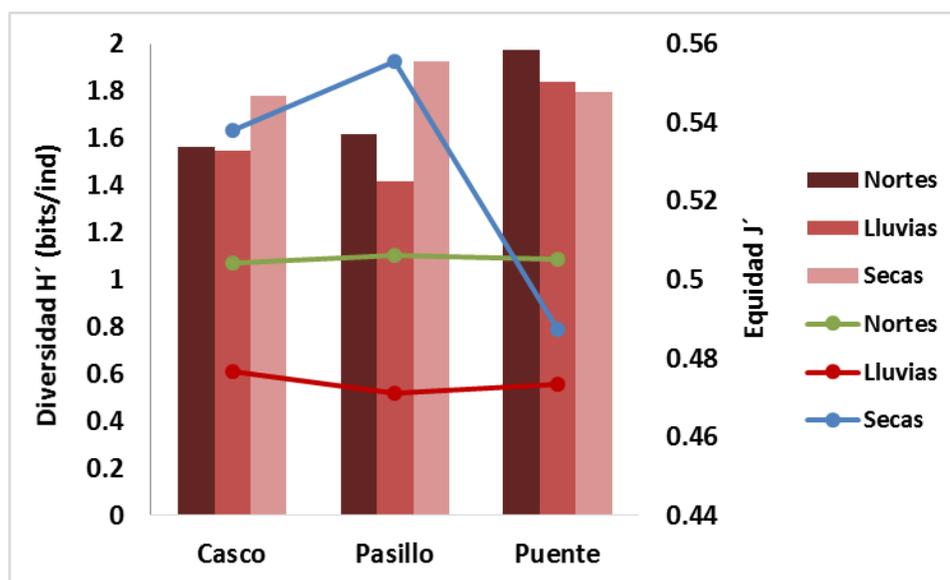
Especie	Secas	Lluvias	Nortes
<i>Lobophora variegata</i>	51.33	45.57	58.10
<i>Lithophyllum congestum</i>	40.74	67.25	46.06
<i>Peyssonnelia inamoena</i>	35.67	47.77	35.52

Tabla 4. Índice de Valor de Importancia (IVI) para la fauna, obtenido para las tres temporadas en el pecio Ana Elena.

Especie	Secas	Lluvias	Nortes
<i>Cerithium litteratum</i>	11.57		13.20
<i>Orbicella franksi</i>	9.79	13.15	16.47
<i>Spirobranchus giganteus</i>	6.24	9.38	6.99
<i>Pseudodiploria strigosa</i>		10.92	

7.3.4 Diversidad

El valor más alto obtenido del índice de diversidad está en el pasillo, seguido del puente y del casco durante secas. Para lluvias, el puente presenta el valor más alto de diversidad, seguido del casco y del pasillo y, en nortes, el puente tiene la mayor diversidad seguida del pasillo y del casco. Los valores de equidad más altos, esán registrados para el pasillo y el casco en la temporada de secas (Gráfica 19).



Gráfica 19. Diversidad de la macrobiota del pecio Ana Elena por nivel durante las tres temporadas.

7.3.5 Diversidad beta (β)

En la tabla 5 se observan los valores de la diversidad β obtenidas para los cuadrantes focales y vecinos a lo largo del gradiente batimétrico y para cada temporada, teniendo que en la temporada de secas la mayor variación está del cuadro 1 al 2, para lluvias la mayor variación se encuentra del cuadro 3 al 4, mientras que para temporada de nortes se encuentra en varios cuadros: 1-2, 3-4, 4-5 y 6-7.

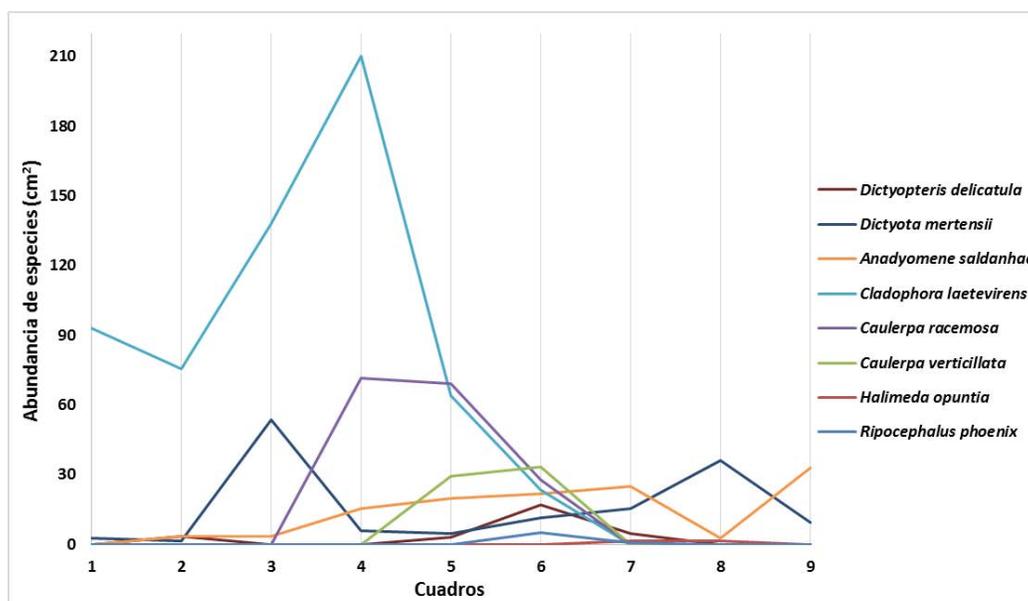
Tabla 5. Valores de Diversidad β obtenidos por la comparación de cuadros a lo largo del gradiente batimétrico durante la temporada de secas, lluvias y nortes.

	Secas	Lluvias	Nortes
Cuadro 1-2 (5.0-5.5 m)	1.22	1.16	1.2
Cuadro 2-3 (5.5-6.0 m)	1.19	1.12	1.17
Cuadro 3-4 (6.0-7.0 m)	1.21	1.27	1.2
Cuadro 4-5 (7.0-7.5 m)	1.16	1.16	1.2
Cuadro 5-6 (7.5-8.0 m)	1.03	1.23	1.13
Cuadro 6-7 (8.0-9.0 m)	1.13	1.13	1.2
Cuadro 7-8 (9.0-9.5 m)	1.11	1.13	1.08
Cuadro 8-9 (9.5-10.0 m)	1.12	1.07	1.12

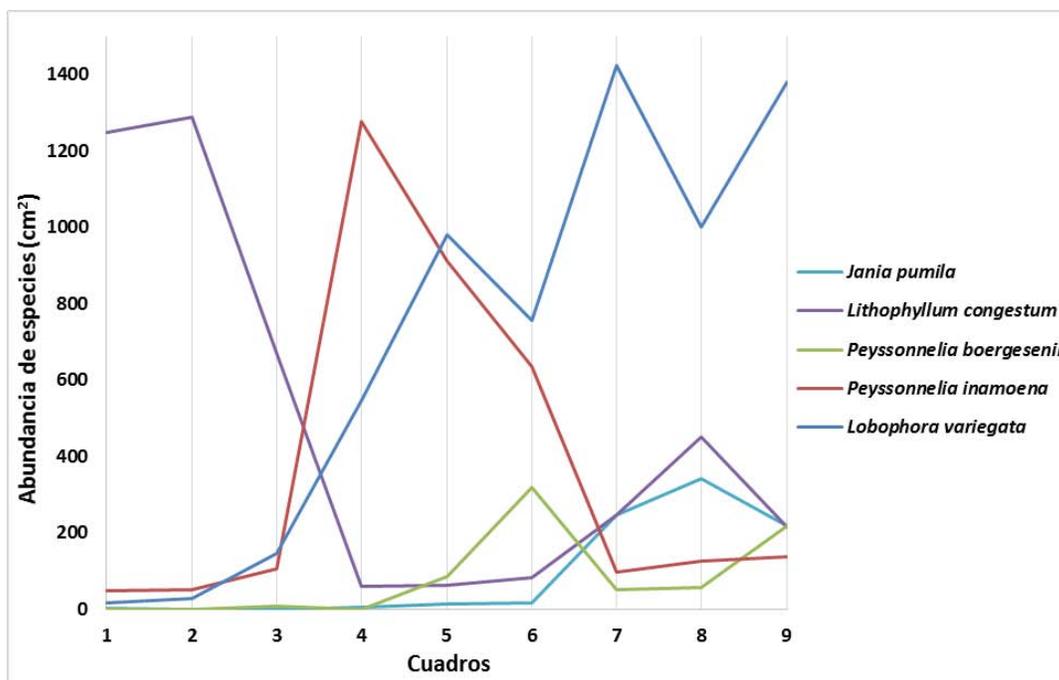
Las gráficas 20-31 muestran que el número de especies con hábitats más restringidos permiten un mayor cambio en la composición de especies a lo largo del gradiente, logrando una alta diversidad beta. De las figuras 49-51 se observa el comportamiento de las especies por nivel.

- *Temporada de secas*

El alga costrosa *Lithophyllum congestum* presenta una alta cobertura en los primeros cuadros disminuyendo en el cuadro 4 y, aumentando las coberturas de *Peyssonnelia inamoena*, *Lobophora variegata*, *Cladophora laetevirens* y *Peyssonnelia boergesenii* principalmente. En el cuadro 7, la cobertura de *Lithophyllum congestum* empieza a incrementar y con ello el incremento de *Jania pumila* y la disminución de *Peyssonnelia inamoena* (Gráficas 20 y 21).

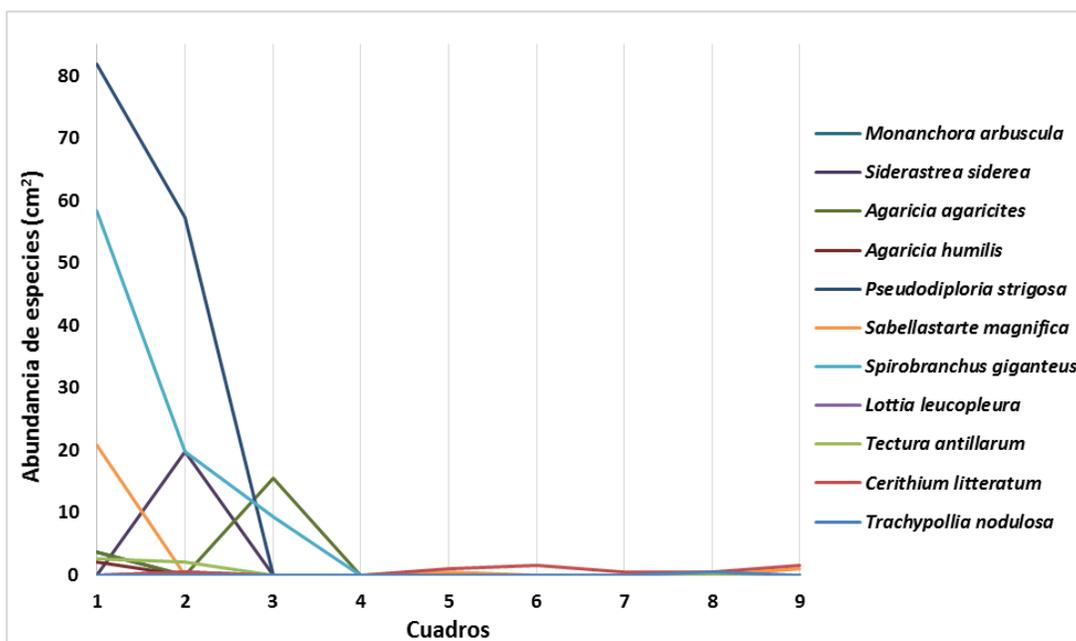


Gráfica 20. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura < 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

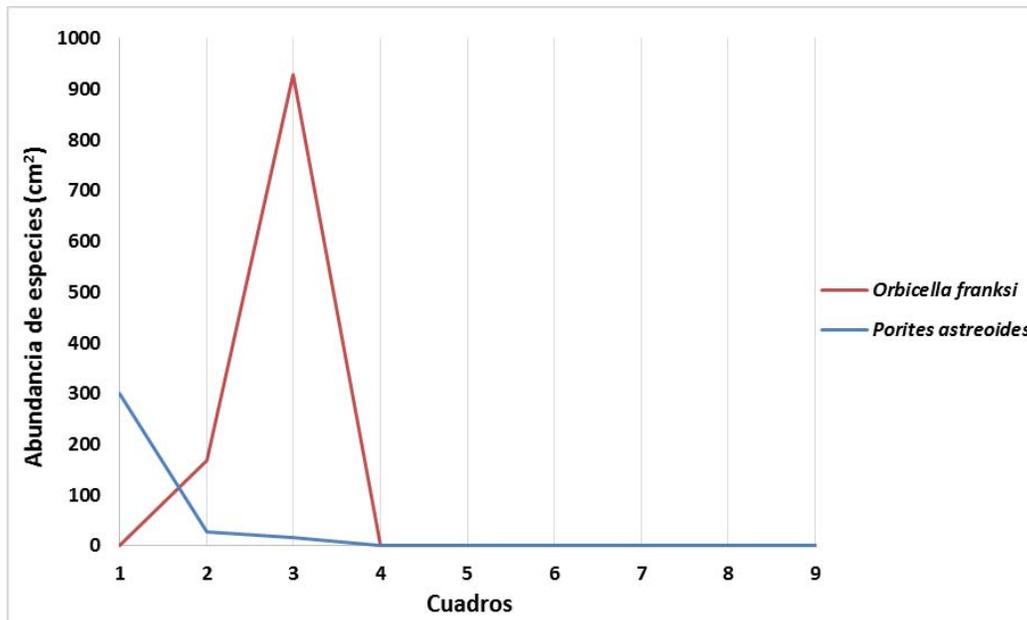


Gráfica 21. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura >250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

En el cuadro 1, *Porites astreoides* tiene valores altos de cobertura presentando una disminución hacia el cuadro 2, sin embargo, cuando esta especie empieza a disminuir, *Orbicella franksi* aumenta su cobertura (más de 900 cm²), disminuyendo en el cuadro 3 y estando ausente en el 4 (Gráficas 22 y 23).



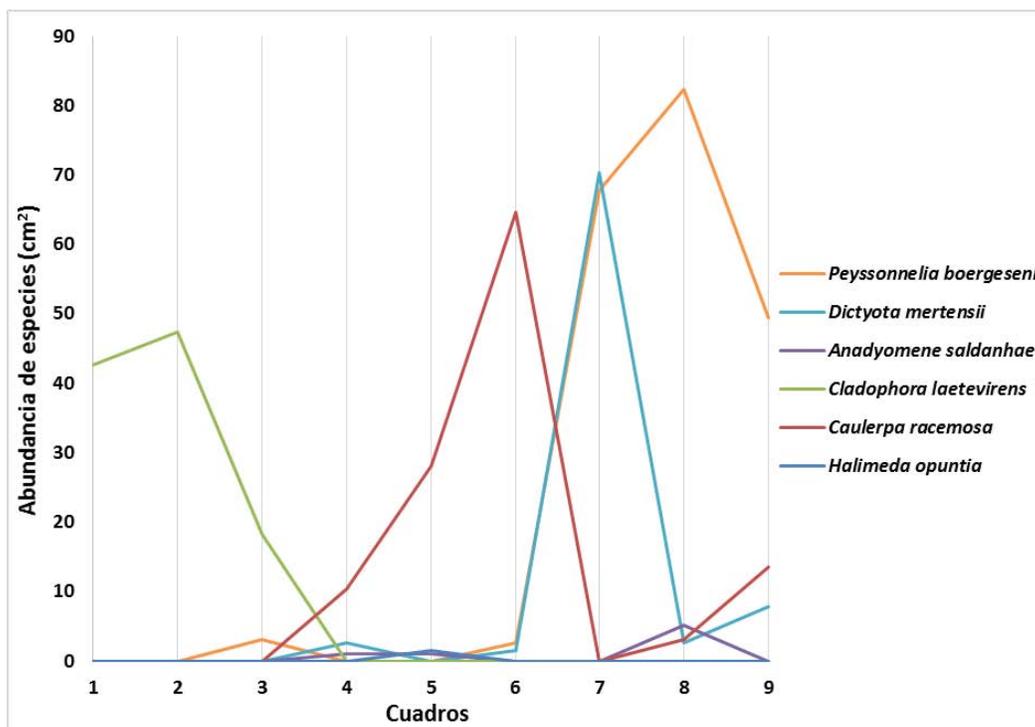
Gráfica 22. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura < 100 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.



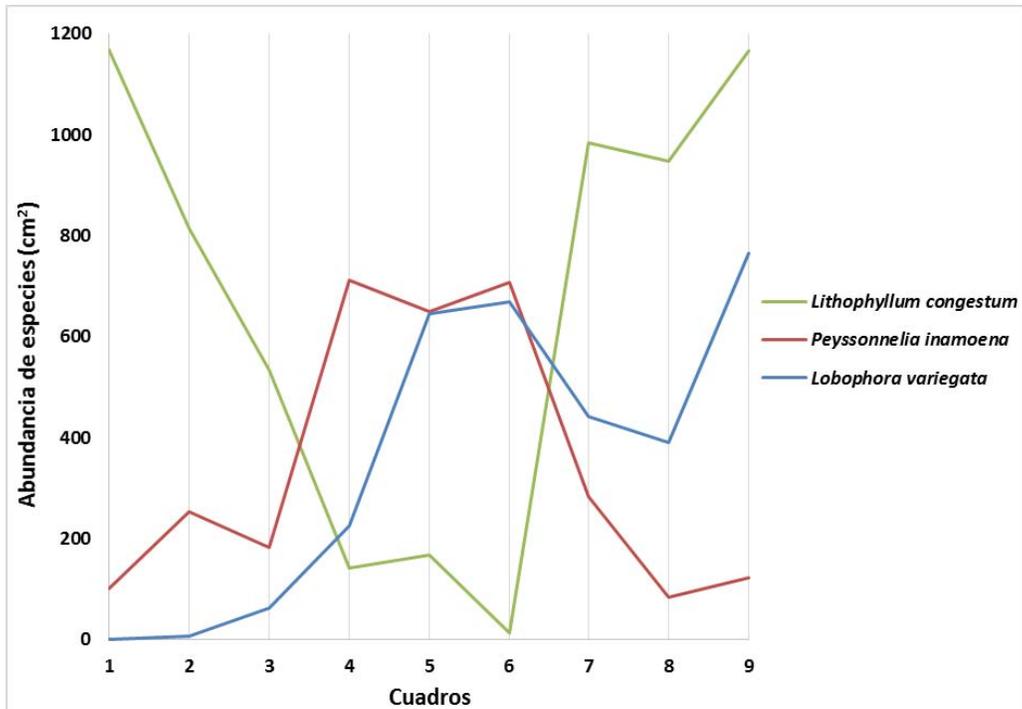
Gráfica 23. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura > 100 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

- *Temporada de lluvias*

Lithophyllum congestum presenta altas cobeturas, disminuyendo hacia el cuadro 6, observándose nuevamente una alta cobertura en los cuadros más profundos. Cuando ésta disminuye, se presenta un aumento de *Peyssonnelia inamoena* y *Lobophora variegata* en los cuadros que corresponden al pasillo, disminuyendo en los cuadros de mayor profundidad (Gráficas 24 y 25).

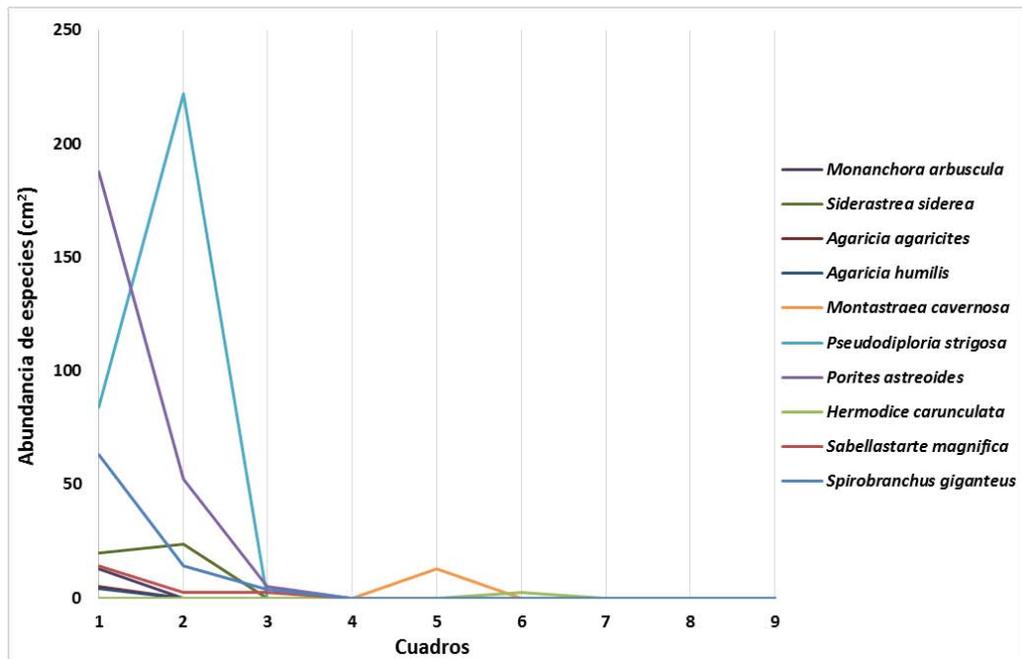


Gráfica 24. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura < 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

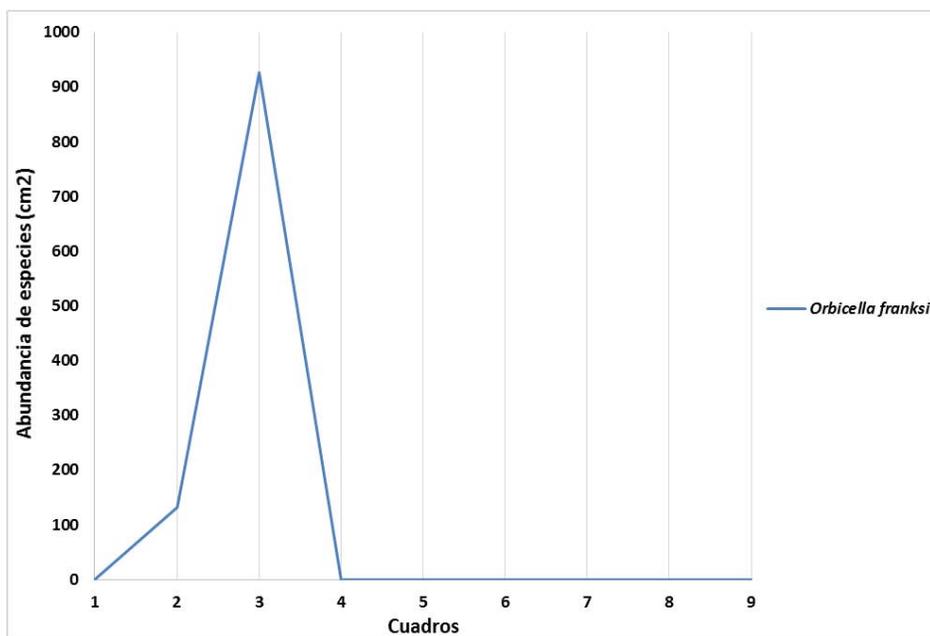


Gráfica 25. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura > 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

En las gráficas 26 y 27 se observa un aumento de cobertura de los corales *Pseudodiploria strigosa* y *Orbicella franksi*, estando ausentes en el cuadro 3 y 4 respectivamente.



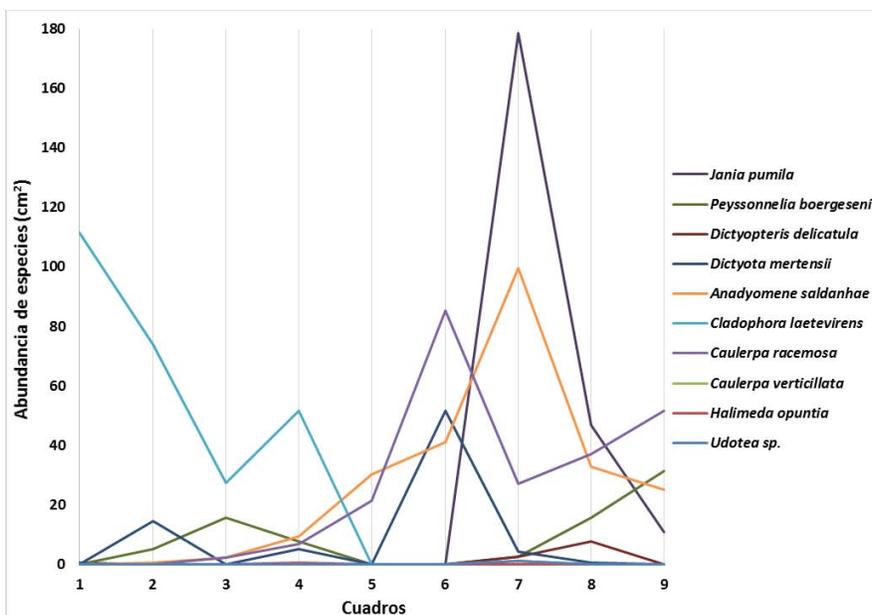
Gráfica 26. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura < 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.



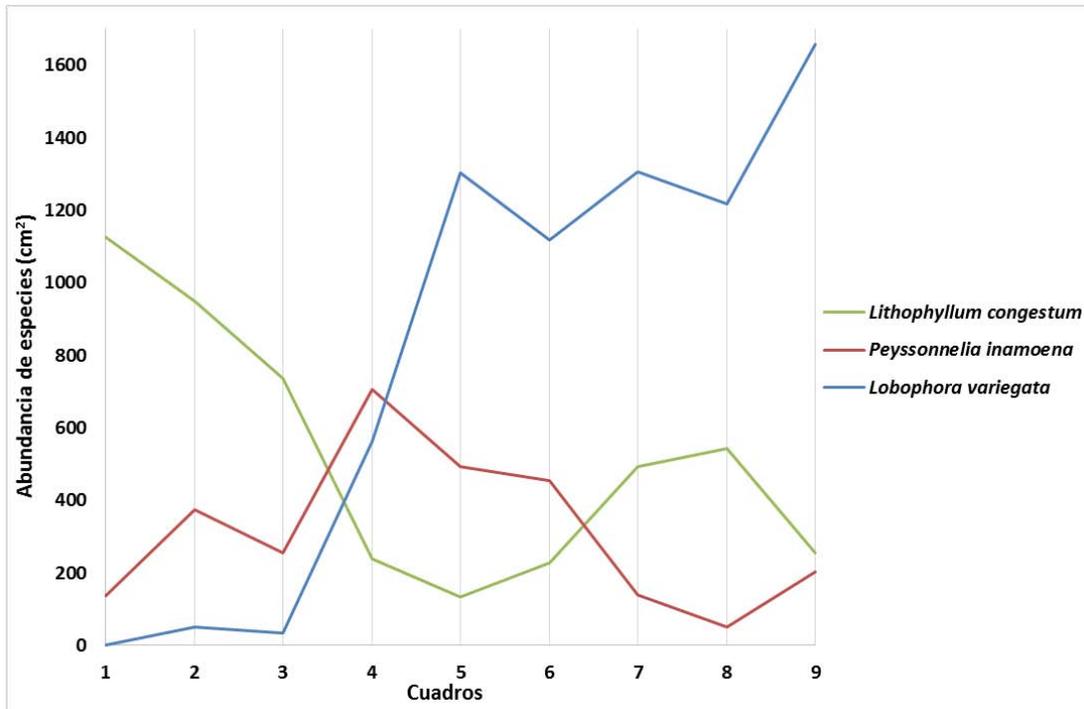
Gráfica 27. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura > 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

• *Temporada de nortes*

En las gráficas 28 y 29, *Lithophyllum congestum* presenta altas coberturas en los cuadros 1 y 2, disminuyendo hacia el cuadro 3. Se observa un aumento nuevamente en el cuadro 6. *Peyssonnelia inamoena* y *Lobophora variegata* presentan un ligero aumento de cobertura en el cuadro 2, sin embargo, son muy bajos los valores comparados con los de *Lithophyllum congestum*; ambas algas aumentan su cobertura cuando *Lithophyllum congestum* disminuye. En el cuadro 6, cuando *Lithophyllum congestum* aumenta su cobertura, *Jania pumila* y *Lobophora variegata* también, sin embargo, *Peyssonnelia inamoena* presenta una disminución.

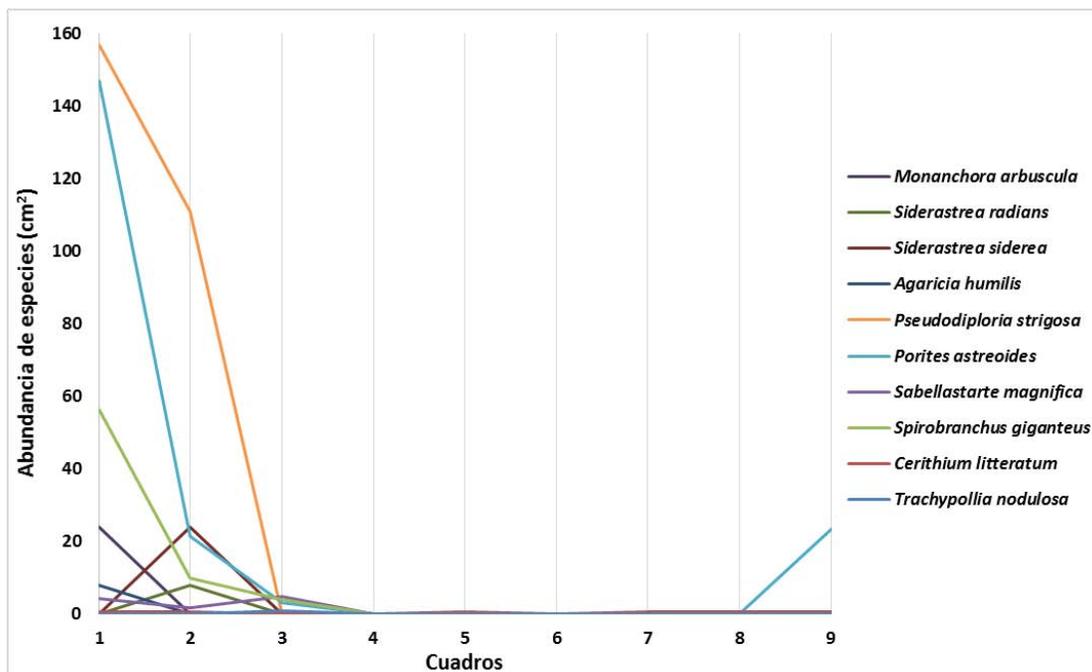


Gráfica 28. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura < 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

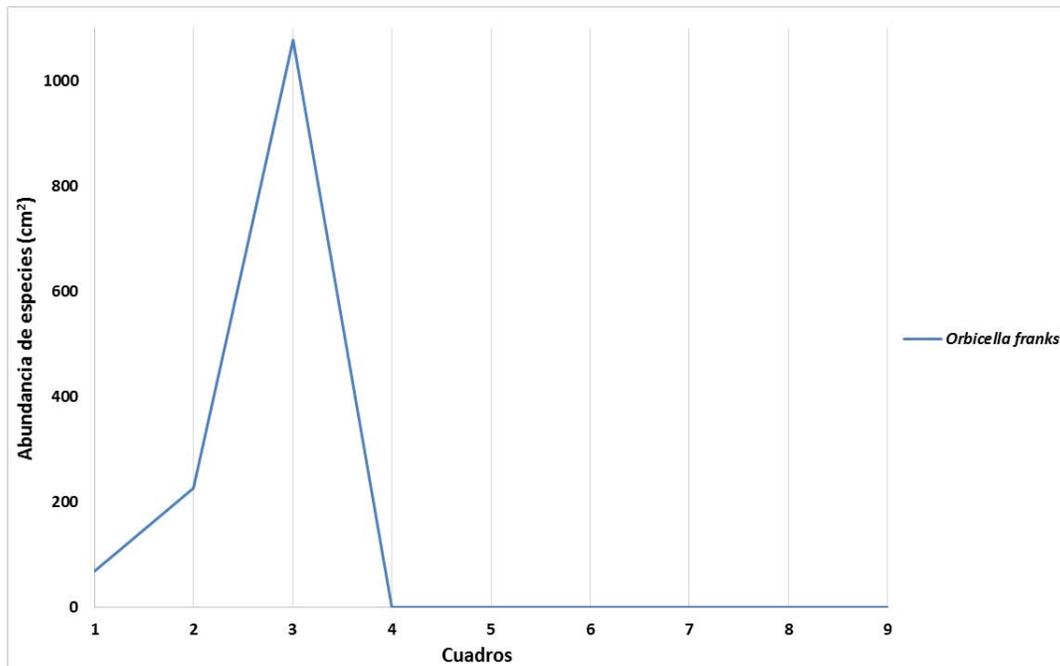


Gráfica 29. Distribución de las especies de flora del pecio Ana Elena, con una cobertura > 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

Una disminución de cobertura de invertebrados se da en los primeros cuadros. *Orbicella franksi* presenta un aumento considerable en el cuadro 3 disminuyendo en el 4 (Gráficas 30 y 31).



Gráfica 30. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura < 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.



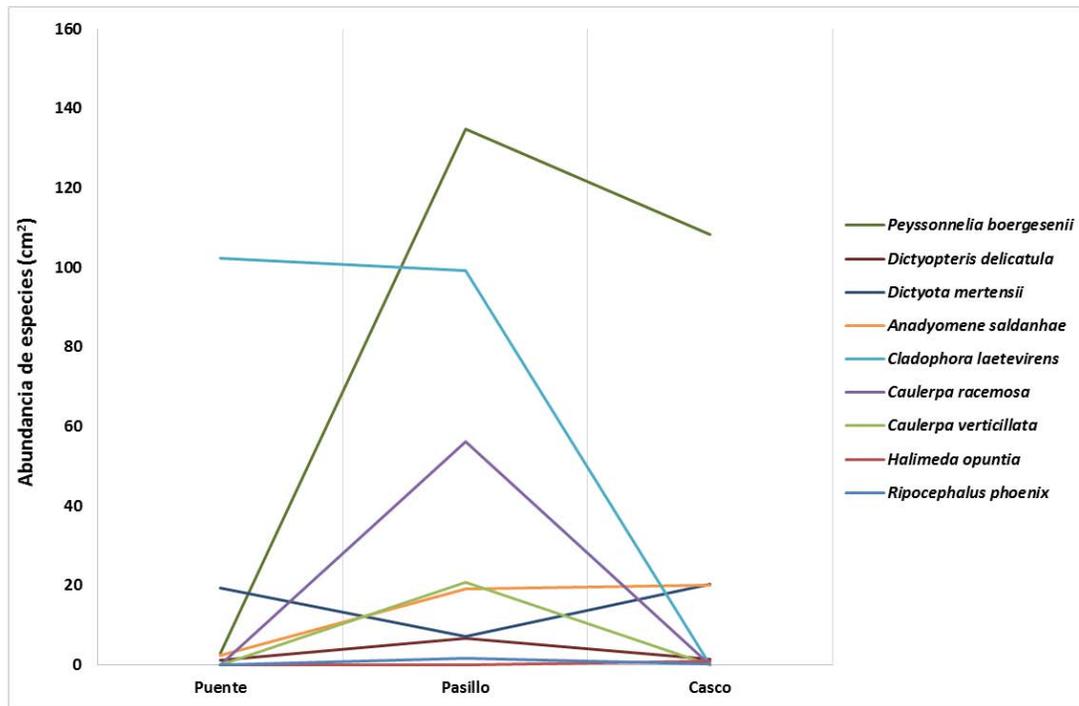
Gráfica 31. Distribución de las especies de fauna del pecio Ana Elena, con una cobertura > 250 cm², a lo largo del gradiente batimétrico.

En general, la diversidad beta observada es baja, ya que se observan curvas amplias lo que indica que las especies no son de hábitats restringidos. En el caso en el que se observan curvas altas y delgadas, la diversidad beta es alta y ésto se observa en el caso de los animales, principalmente corales.

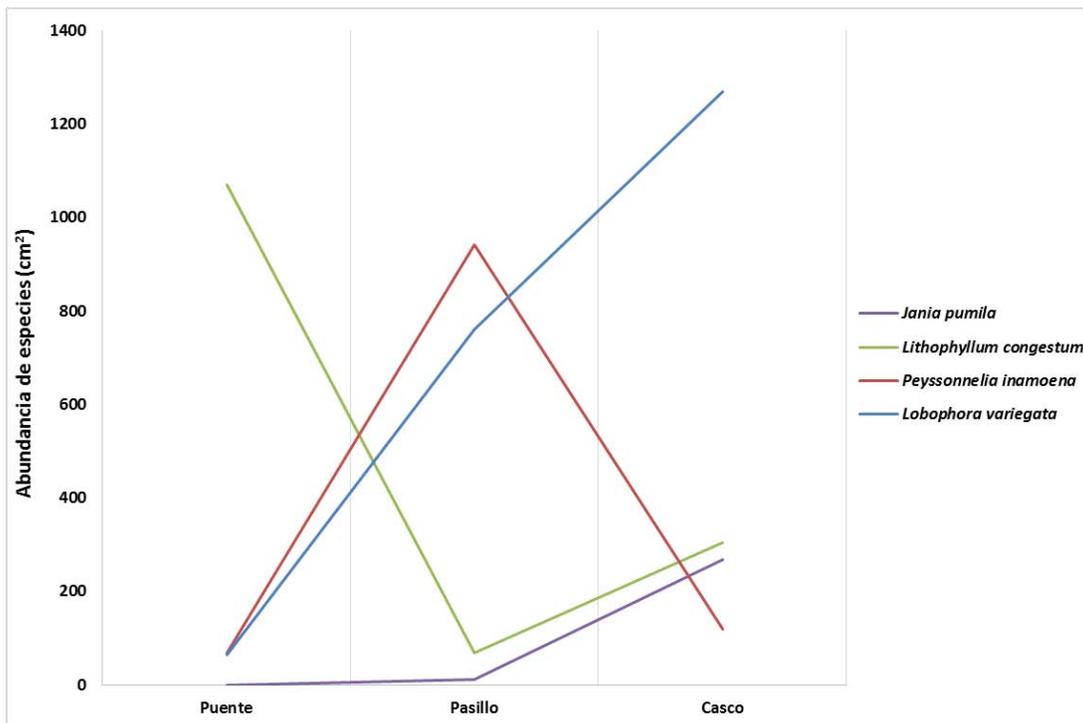
En las siguientes gráficas se observa el cambio de la flora y fauna bentónica en el puente, pasillo y casco durante las tres temporadas.

- *Temporada de secas*

En las gráficas 32 y 33 se observa la distribución de las macroalgas a lo largo del gradiente batimétrico. Las macroalgas *Peyssonnelia boergesenii*, *Caulerpa racemosa*, *Caulerpa verticillata*, *Dictyopteris delicatula*, *Ripocephalus phoenix* y *Peyssonnelia inamoena* presentan coberturas bajas en el puente, aumentando en el pasillo y disminuyendo en el casco. La cobertura de *Lobophora variegata* es menor en puente y tiende a aumentar hacia el casco. *Cladophora laetevirens* tiene alta cobertura en puente y pasillo, disminuyendo notablemente en casco. *Lithophyllum congestum* y *Dictyota mertensii* tienen alta cobertura en puente, disminuyendo en pasillo y aumentando hacia el casco.

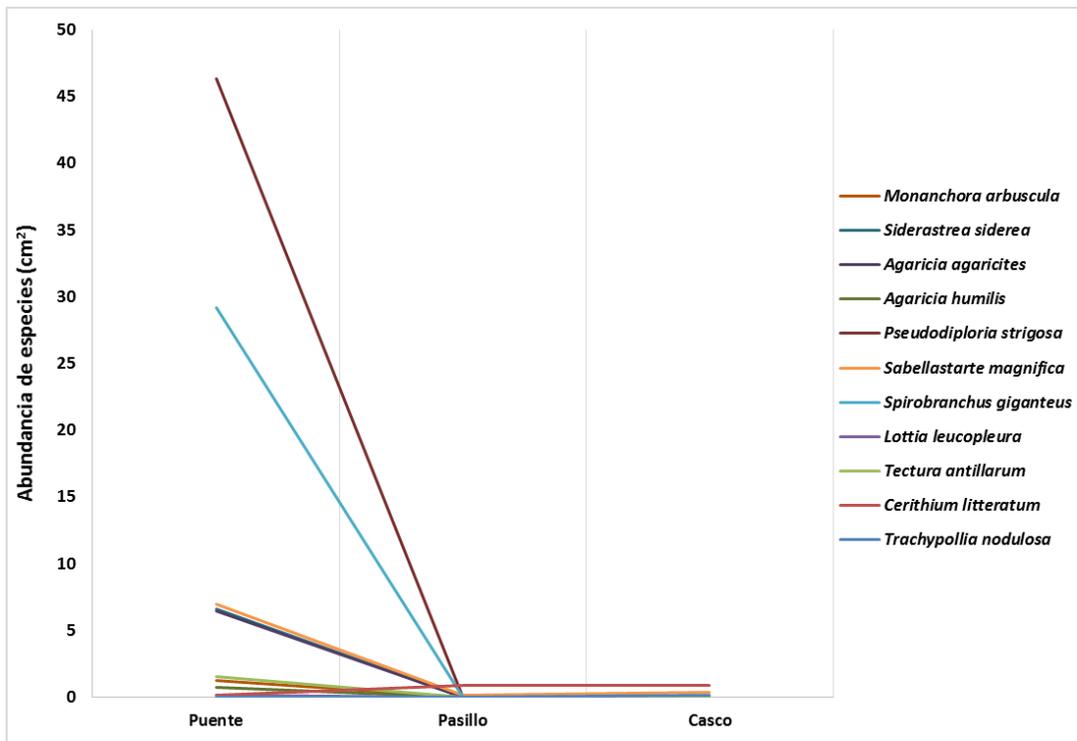


Gráfica 32. Distribución de las especies de flora, con una cobertura < 150 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

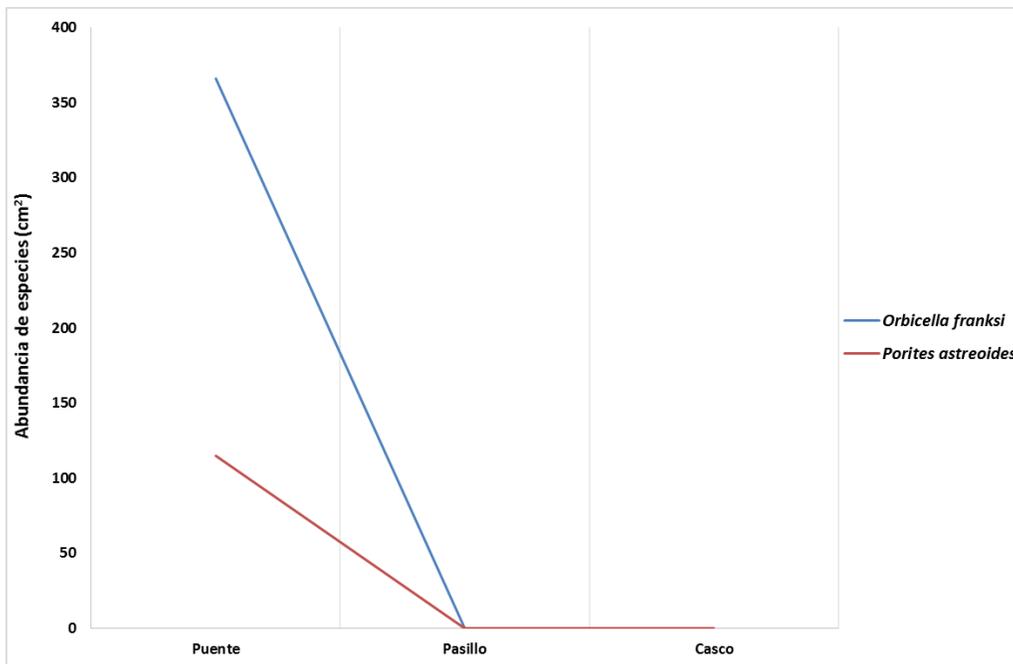


Gráfica 33. Distribución de las especies de flora, con una cobertura > 150 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

En general, la fauna presenta cierta cobertura en el puente, disminuyendo e incluso siendo ausentes en pasillo y casco (Gráficas 34 y 35).



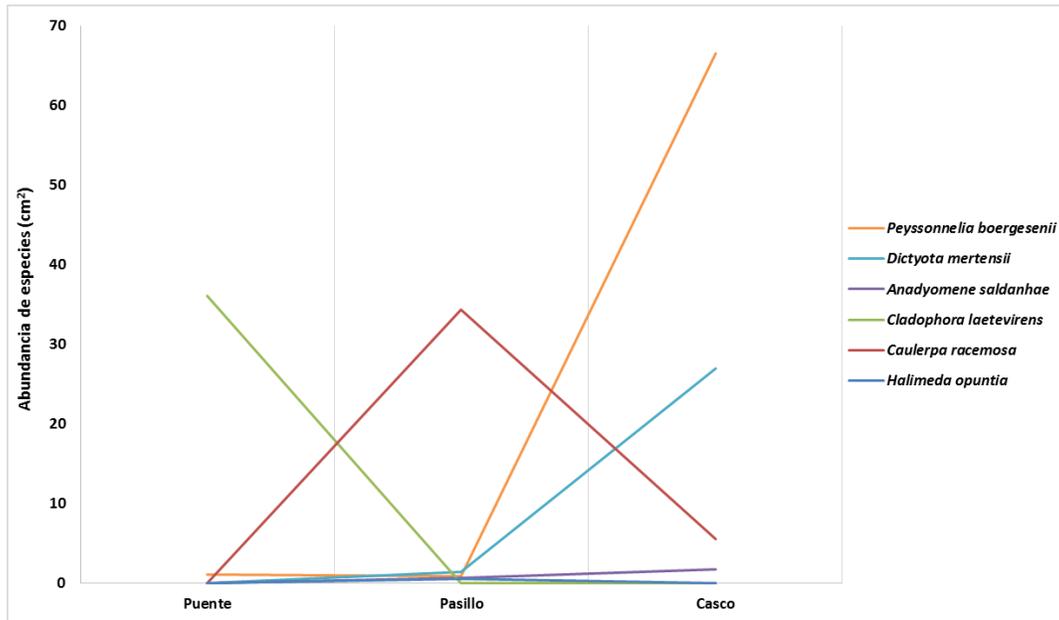
Gráfica 34. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura < 50 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).



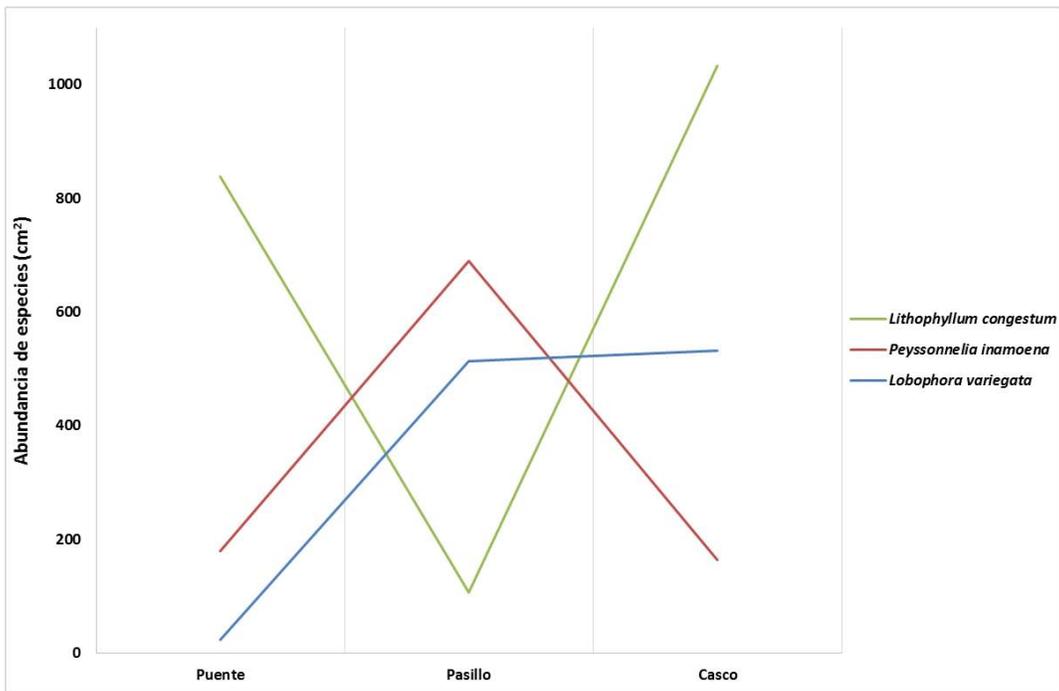
Gráfica 35. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura > 50 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

• *Temporada de lluvias*

Especies como *Peyssonnelia boergesenii* y *Dictyota mertensii* presentan una alta cobertura en casco. *Caulerpa racemosa* y *Peyssonnelia inamoena* tiene bajos valores de cobertura en puente, aumentando en el pasillo y disminuyendo notablemente en casco. *Cladophora laetevirens* presenta altas coberturas en el puente, estando ausente en pasillo y casco. *Lithophyllum congestum* presenta altos valores en puente y casco pero no en el pasillo (Gráficas 36 y 37).

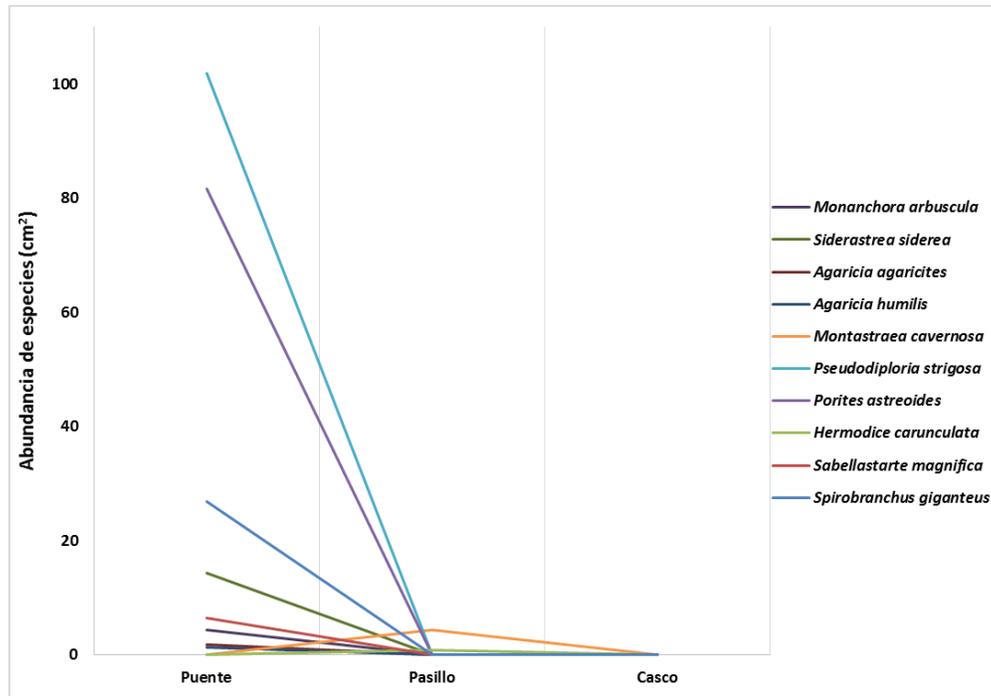


Gráfica 36. Distribución de las especies de flora, con una cobertura < 100 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

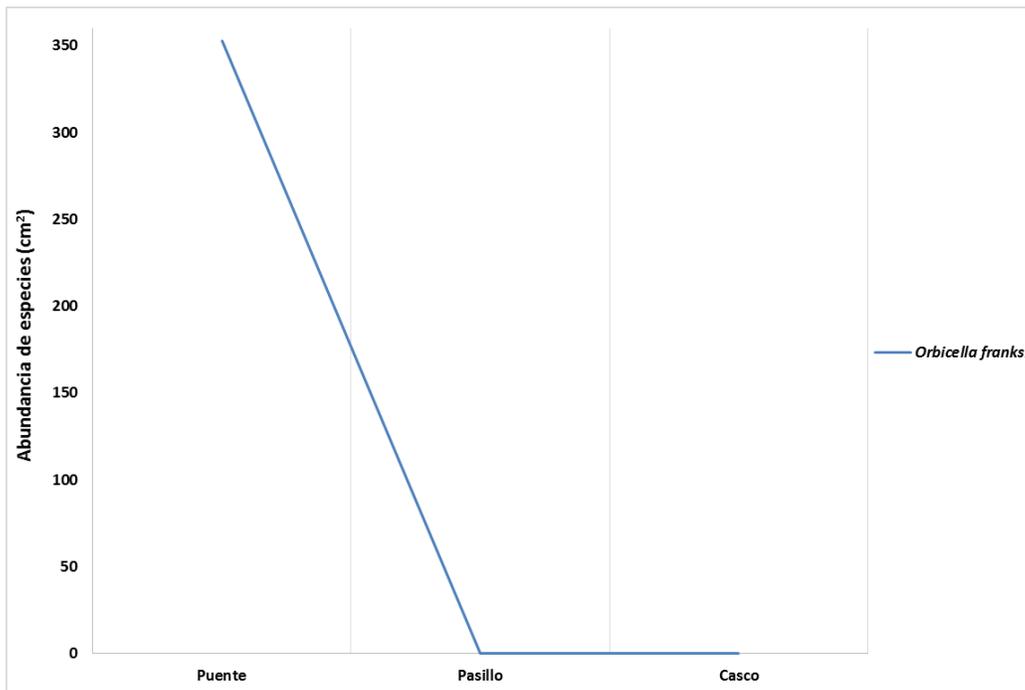


Gráfica 37. Distribución de las especies de flora, con una cobertura > 100 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

De igual manera que la temporada anterior, la fauna presenta altas coberturas en puente, disminuyendo o ausentándose en el pasillo y casco. *Montastraea cavernosa* está presente en el pasillo pero no en puente ni casco (Gráficas 38 y 39).



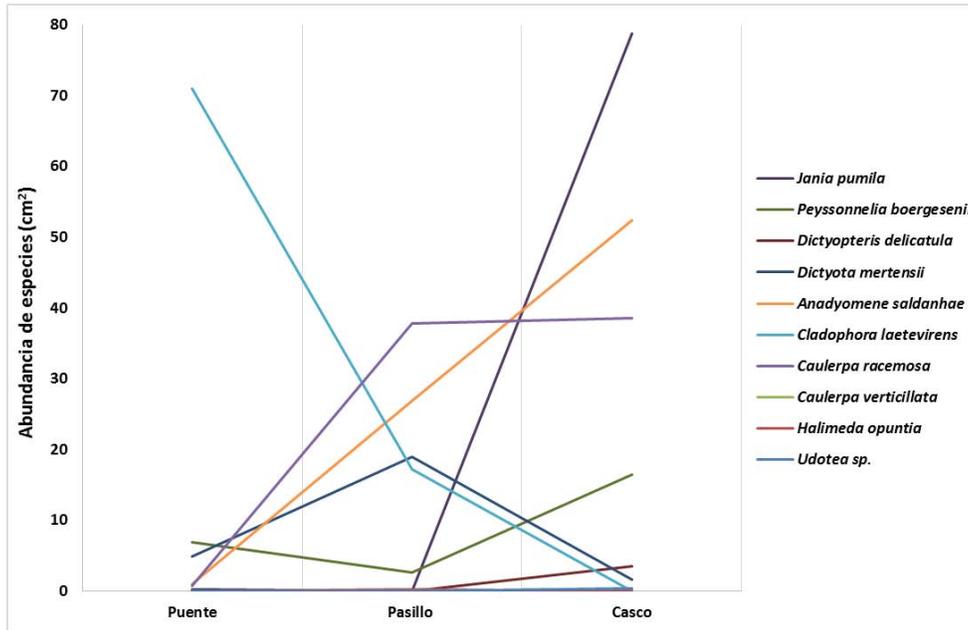
Gráfica 38. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura <math>< 150 cm^2</math>, en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).



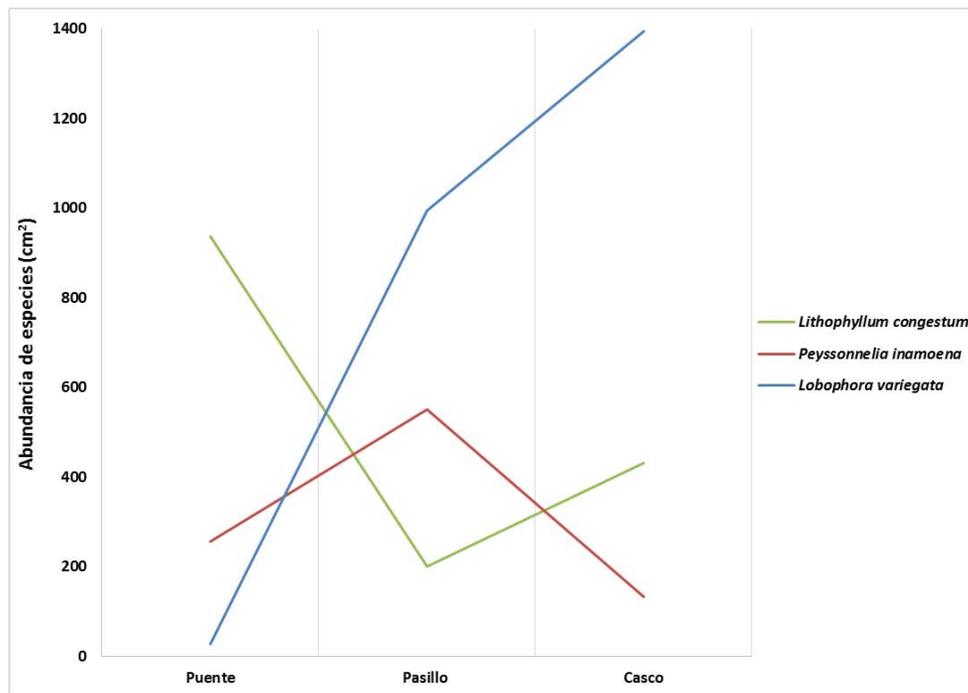
Gráfica 39. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura $> 150 cm^2$, en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

• *Temporada de nortes*

En las gráficas 40 y 41 se observa que *Jania pumila*, *Anadyomene saldanhae*, *Caulerpa racemosa*, *Peyssonnelia boergesenii*, *Dictyopteris delicatula*, *Lobophora variegata* y *Lithophyllum congestum* presentan un aumento de cobertura en el casco, mientras que *Cladophora laetevirens*, *Dictyota mertensii* y *Peyssonnelia inamoena* disminuyen su cobertura en casco.

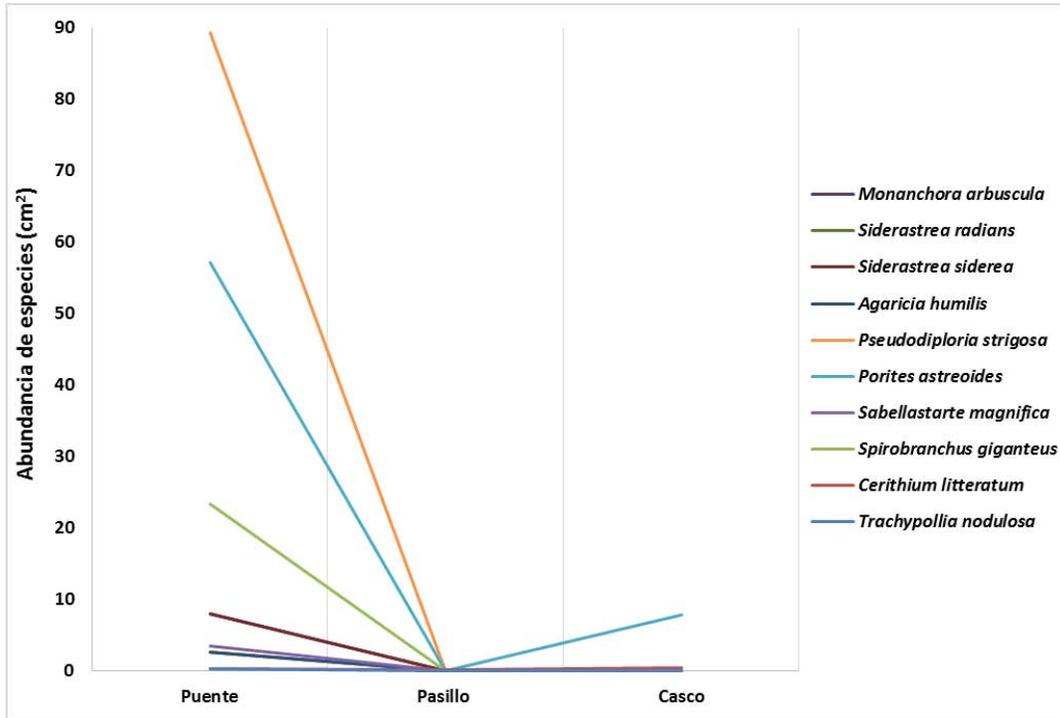


Gráfica 40. Distribución de las especies de flora, con una cobertura < 100 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

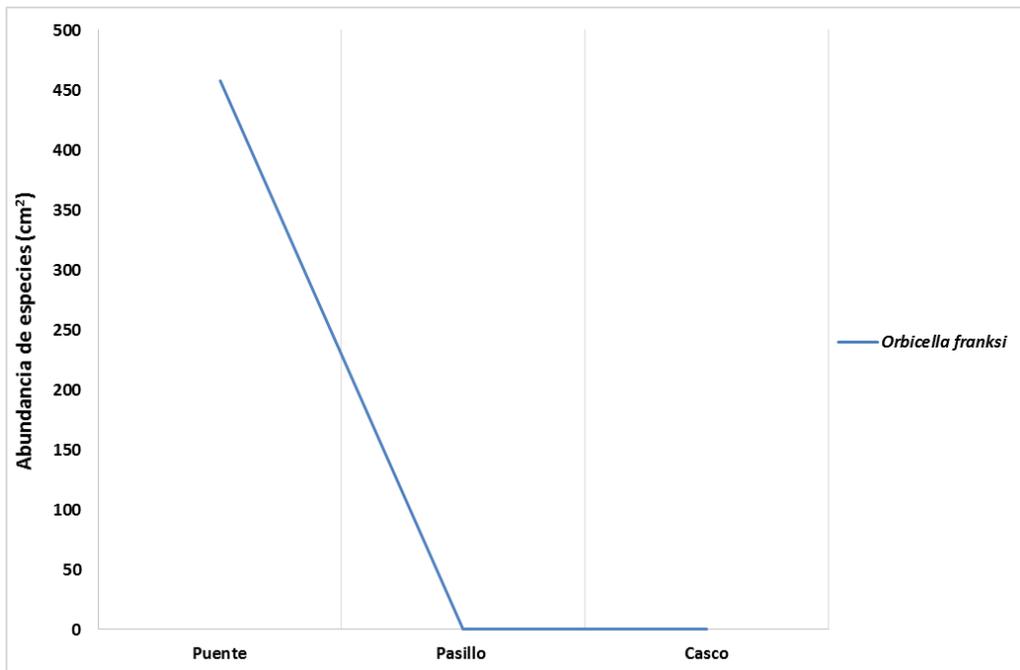


Gráfica 41. Distribución de las especies de flora, con una cobertura > 100 cm², en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

La cobertura de la fauna es baja e incluso ausente en los niveles del pasillo y del puente, siendo alta en puente. *Porites astreoides* presenta una disminución del puente al pasillo, observándose un aumento en el casco (Gráficas 42 y 43).



Gráfica 42. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura <math>< 100 cm^2</math>, en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).



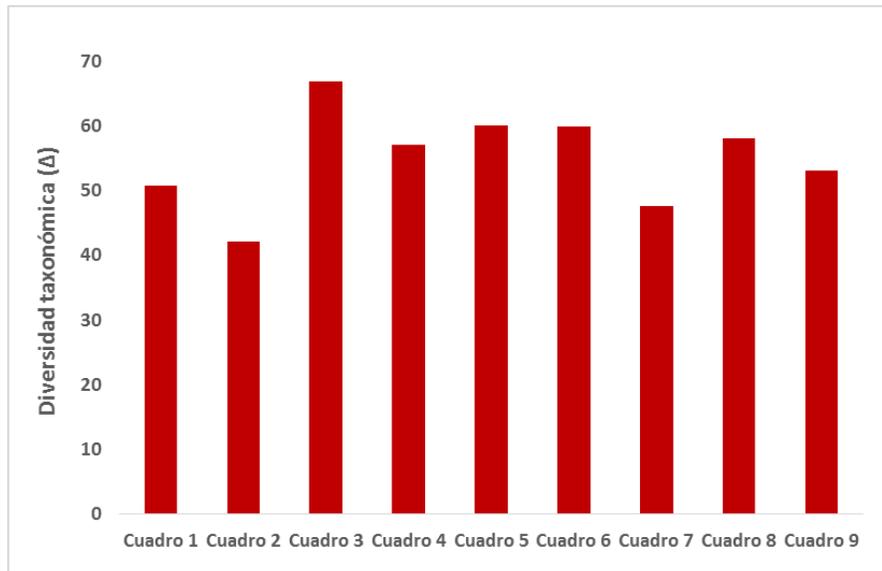
Gráfica 43. Distribución de las especies de fauna, con una cobertura $> 100 cm^2$, en los tres niveles del pecio Ana Elena (puente, pasillo y casco).

7.3.6 Diversidad taxonómica (Δ)

La diversidad taxonómica utiliza la abundancia de las especies y muestra la relación taxonómica promedio entre cada par de individuos de la muestra por lo que los valores altos de diversidad taxonómica indican una alta diversidad para la zona.

- *Temporada de secas*

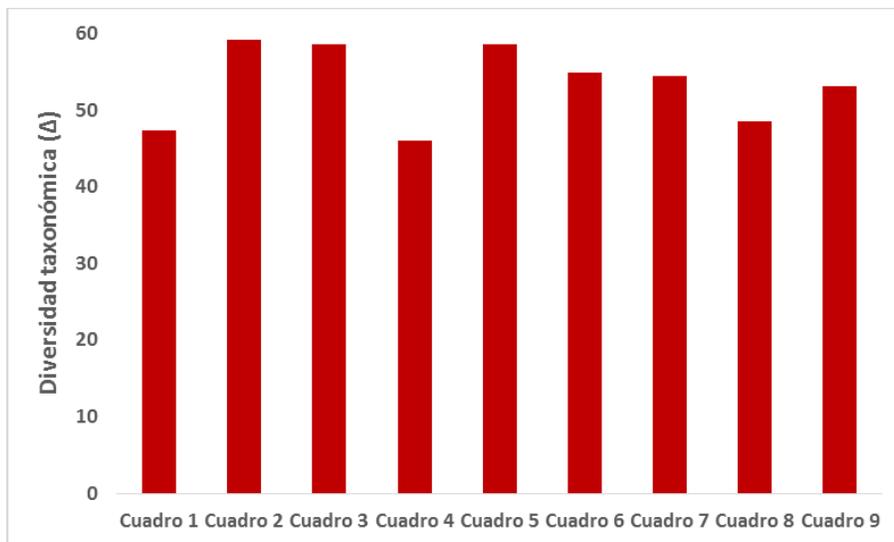
El valor promedio más alto se encuentra en el pasillo (cuadro 4-6), seguido del puente (cuadro 1-3) y del casco (cuadro 7-9) (Gráfica 44).



Gráfica 44. Valores de diversidad taxonómica (Δ) para el macrobentos del Pecio Ana Elena durante la temporada de secas.

- *Temporada de lluvias*

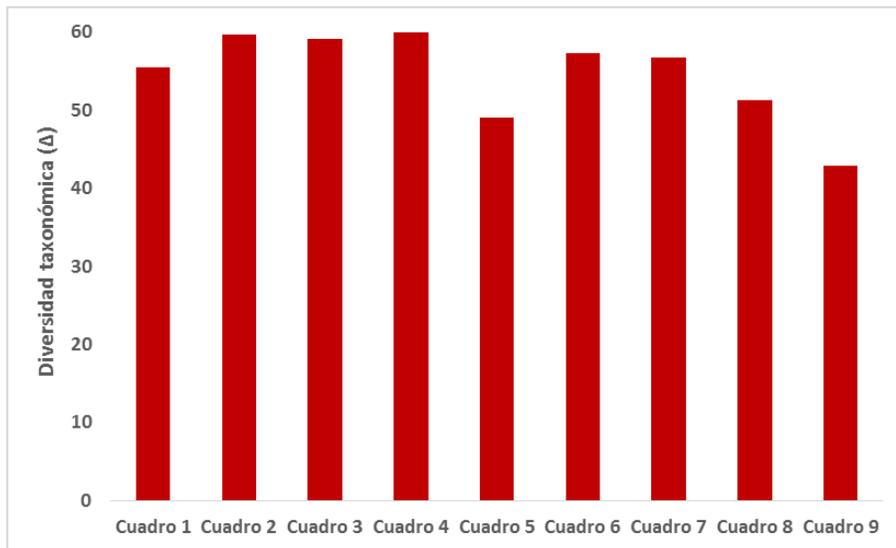
El puente presenta el valor promedio más alto, seguido del pasillo y del casco (Gráfica 45).



Gráfica 45. Valores de diversidad taxonómica (Δ) para el macrobentos del Pecio Ana Elena durante la temporada de lluvias.

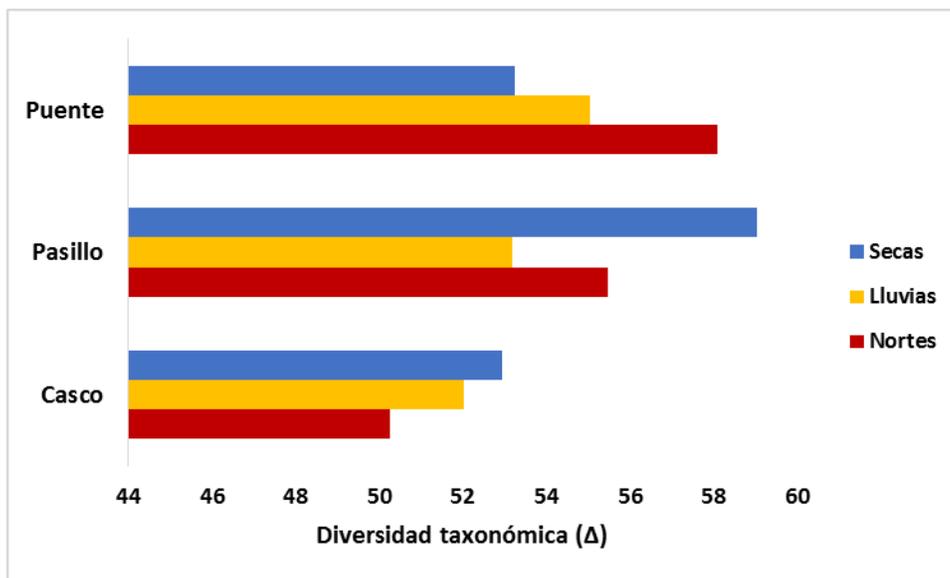
- *Temporada de nortes*

Para esta temporada, el puente presentó el valor promedio más alto, seguido del pasillo y del casco (Gráfica 46).



Gráfica 46. Valores de diversidad taxonómica (Δ) para el macrobentos del Pecio Ana Elena durante la temporada de nortes.

En la gráfica 47 se observa la diversidad taxonómica por nivel para las tres temporadas. El puente presentó el valor más alto de diversidad taxonómica, seguida del pasillo y del casco durante la temporada de nortes; en el pasillo y el casco la mayor diversidad taxonómica se registró durante secas.



Gráfica 47. Valores de diversidad taxonómica (Δ) para los niveles del pecio Ana Elena en temporada de secas.

Durante las temporadas de lluvias y nortes, la diversidad taxonómica disminuyó en relación con la profundidad, mientras que en secas esto no ocurre.

El puente presentó el promedio más alto de diversidad taxonómica durante la temporada de lluvias y nortes, mientras que el pasillo en temporada de secas. El casco presentó los valores más bajos para las tres temporadas.

Si se comparan los valores de la Δ con los de H' , se tiene que los valores de Δ son proporcionales a los de H' . La H' presentó el valor promedio más alto en el puente durante lluvias y nortes, mientras que el pasillo durante secas tal como sucedió con la diversidad taxonómica.

Cabe mencionar que durante lluvias el casco presentó altos valores de H' , mientras que los valores de Δ son los más bajos.

7.3.7 Análisis de similitud de Bray-Curtis, Clasificación y Ordenación

- *Temporada de secas*

De acuerdo con el análisis de agrupamiento se obtuvieron tres grupos. El grupo A está conformado por los cuadros del puente (1, 2 y 3), el grupo B que está conformado por los cuadros del pasillo (4, 5 y 6) y el grupo C formado por los cuadros del casco (7, 8 y 9).

Las especies que contribuyeron en un 60% a conformar el grupo A fueron: *Lobophora variegata* (24.01%), *Jania pumila* (16.14%), *Lithophyllum congestum* (16.09%) y *Peyssonnelia inamoena* (13.33%). Para el grupo B, las especies fueron: *Peyssonnelia inamoena* (20.50%), *Lobophora variegata* (19.59%), *Lithophyllum congestum* (11.05%) y *Caulerpa racemosa* (9.88%). La especies que contribuyeron a conformar el grupo C fueron: *Lithophyllum congestum* (24.80%), *Cladophora laetevirens* (13.86%), *Peyssonnelia inamoena* (12.17%) y *Lobophora variegata* (9.68%) (Figura 6).

En el análisis de escalamiento multidimensional (nMDS) se observa (Figura 7) la formación de tres grupos en el que los cuadros del puente están separados de los cuadros del pasillo y casco.

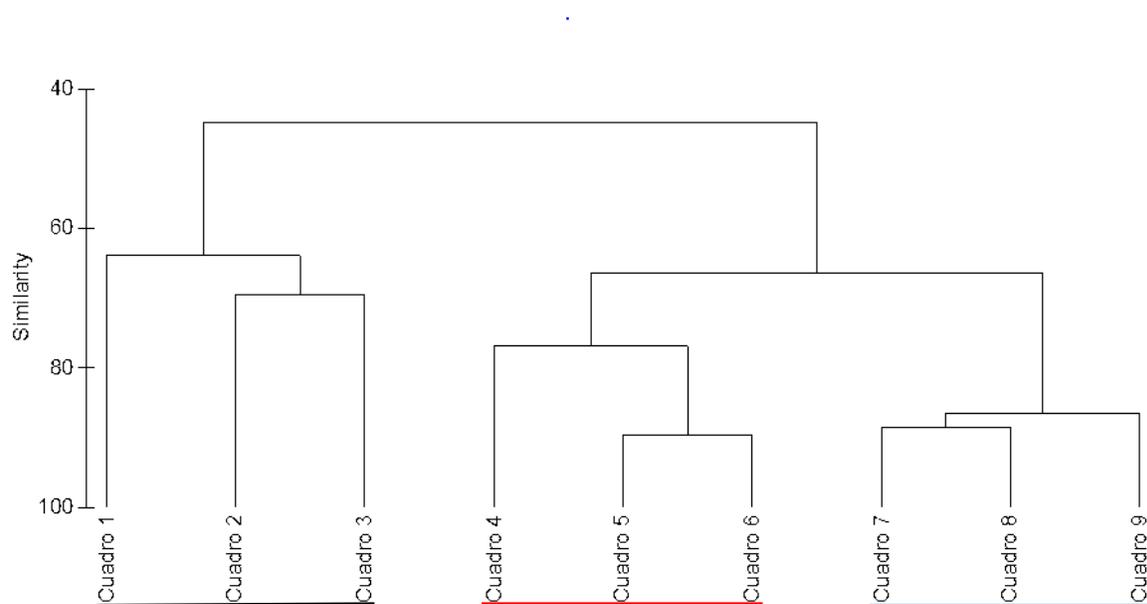


Figura 6. Dendrograma de las especies macrobentónicas del Pecio Ana Elena en temporada de secas. Grupo A= --, Grupo B= - - y Grupo C= -.-.

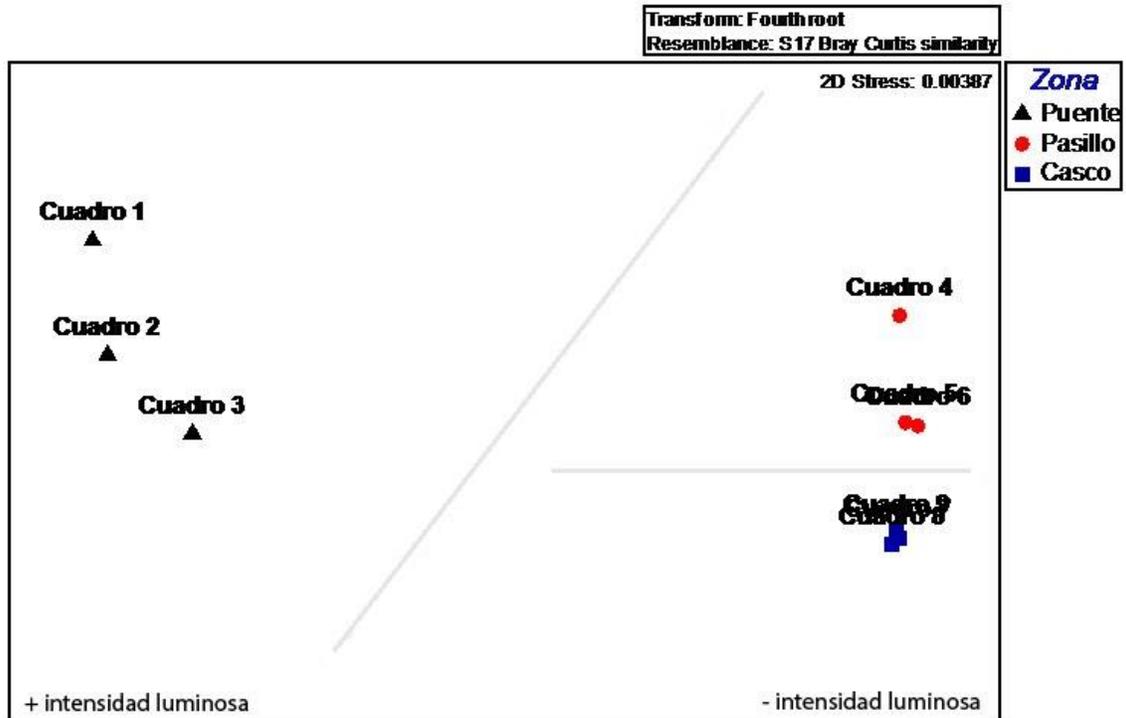


Figura 7. MDS considerando la abundancia de la macrobiota en la temporada de secas.

- *Temporada de lluvias*

En la figura 8 se observa la formación de tres grupos. El grupo A conformado por los cuadro 1, 2 y 3 mientras que el grupo B está conformado por los cuadros 4, 5 y 6. El grupo C incluye los cuadros 7, 8 y 9.

Las especies que contribuyeron a la formación del grupo A fueron: *Lithophyllum congestum* (31.35%), *Lobophora variegata* (25.31%) y *Peyssonnelia inamoena* (17.60%). Para el grupo B las especies fueron: *Peyssonnelia inamoena* (35.22%) y *Lobophora variegata* (29.42%). Las especies que contribuyeron para la formación del grupo C fueron: *Lithophyllum congestum* (26.76%), *Peyssonnelia inamoena* (18.01%), *Cladophora laetevirens* (11.94%) y *Porites astreoides* (10.11%).

En la figura 9, el análisis nMDS muestra la formación de tres grupos, el grupo A conformado por los cuadros 1, 2 y 3, el grupo B que contiene los cuadros 4, 5 y 6 y el grupo C formado por los cuadros 7, 8 y 9. Los cuadros para esta temporada responden al gradiente de luz.

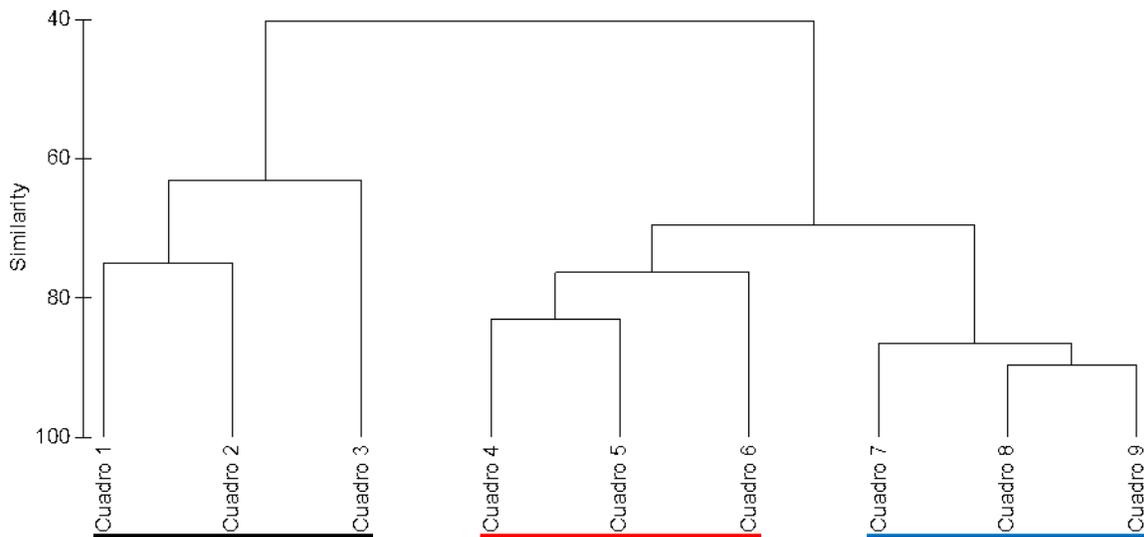


Figura 8. Dendrograma de las especies macrobentónicas del Pecio Ana Elena en temporada de lluvias. Grupo A= --, Grupo B= - - y Grupo C= - -.

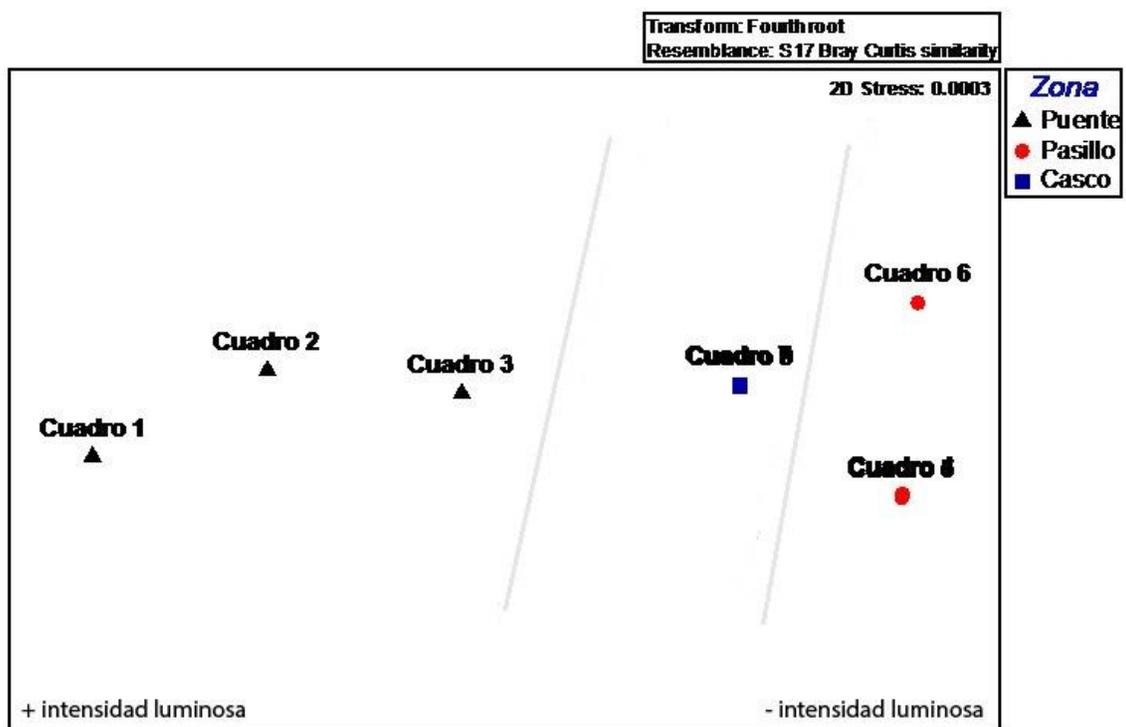


Figura 9. MDS considerando la abundancia de la macrobiota en la temporada de lluvias.

- *Temporada de nortes*

Se observan tres grupos bien definidos. El grupo A está conformado por los cuadros 1, 2 y 3 mientras que el grupo B está conformado por los cuadros 4, 5 y 6. El grupo C está conformado por los cuadros 7, 8 y 9 (Figura 10).

Las especies que contribuyeron a la formación del grupo A fueron: *Lobophora variegata* (25.98%), *Lithophyllum congestum* (18.48%), *Peyssonnelia inamoena* (12.82%) y *Caulerpa racemosa* (10.26%), mientras que las que contribuyeron al grupo B son: *Lobophora variegata* (29.43%), *Peyssonnelia inamoena* (26.37%) y *Lithophyllum congestum* (20.18%). En el grupo C, las especies que contribuyeron fueron: *Lithophyllum congestum* (24.35%), *Peyssonnelia inamoena* (16.54%), *Orbicella franksi* (14.70%) y *Cladophora laetevirens* (11.41%).

En la figura 11, el análisis nMDS confirma la formación de tres grupos, el grupo A, el grupo B y el grupo C, se observa que los cuadros del pasillo y del casco son similares entre ellos que a los cuadros del puente.

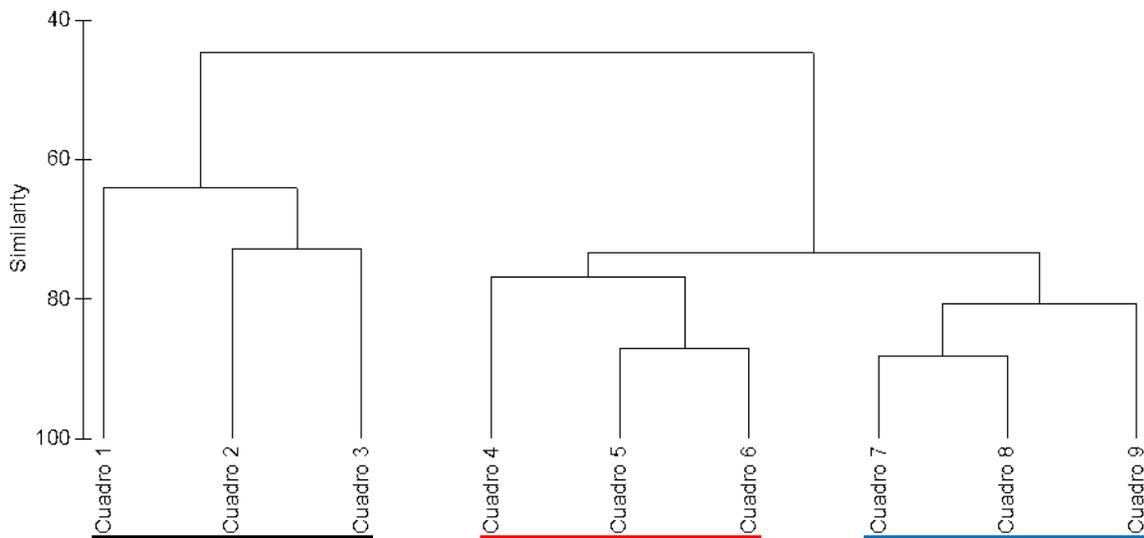


Figura 10. Dendrograma de las especies macrobentónicas del Pecio Ana Elena en temporada de nortes. Grupo A= --, Grupo B= - - y Grupo C= - -.

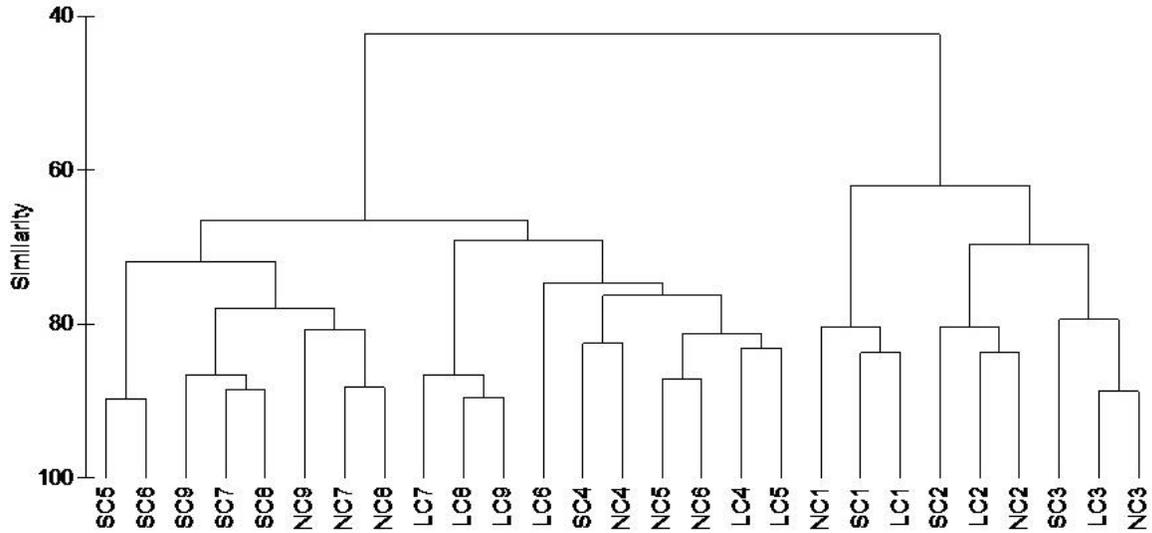


Figura 12. Dendrograma de las especies macrobentónicas del Pecio Ana Elena para las tres temporadas: S= Secas, L= Lluvias y N= Nortes; C= Cuadro.

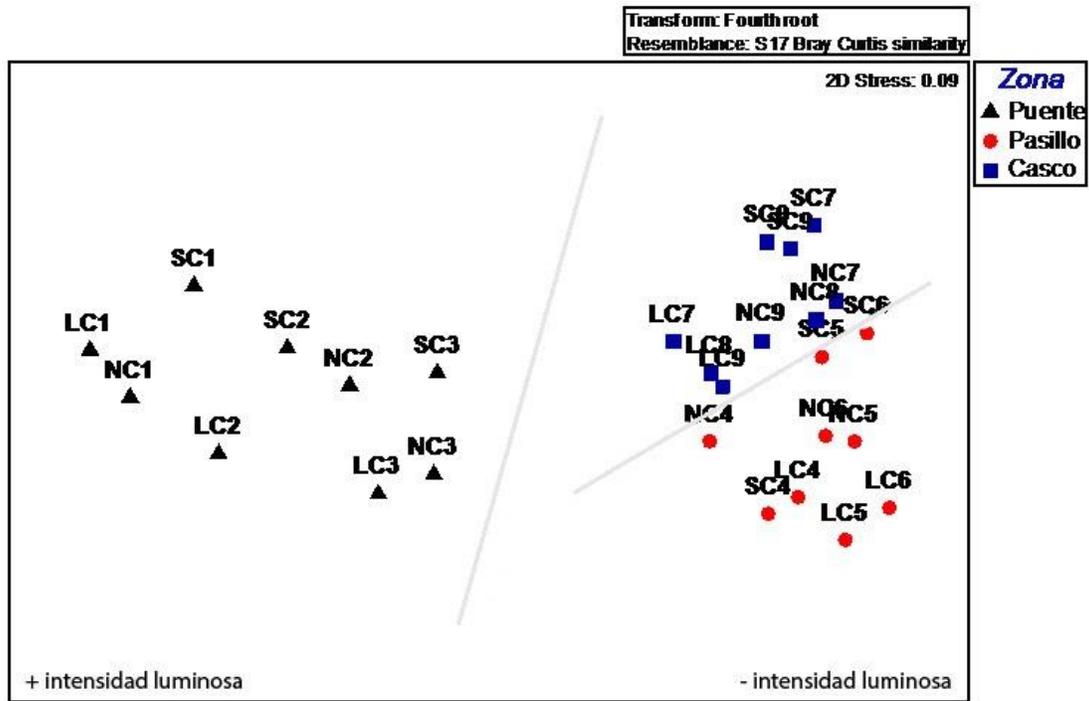
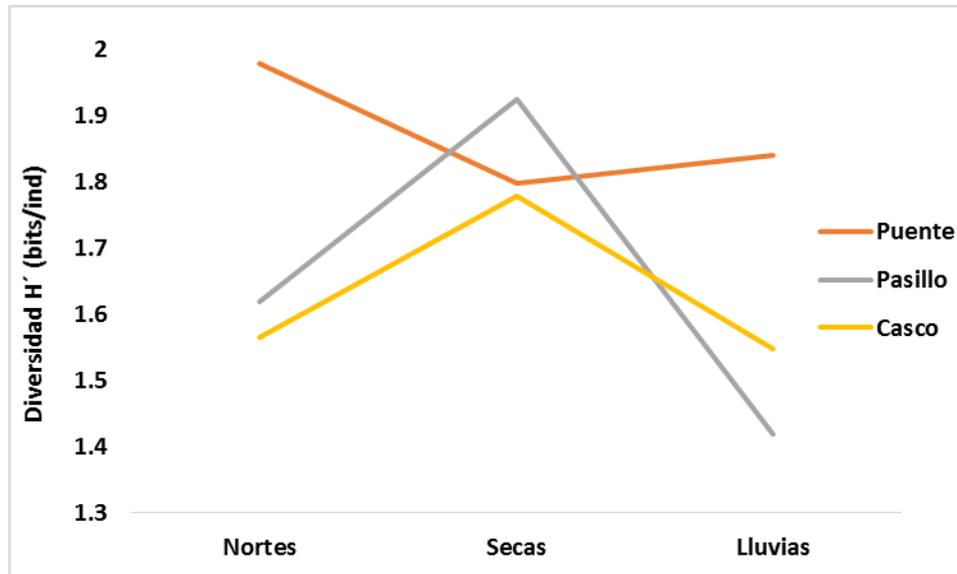


Figura 13. MDS considerando la abundancia de la macrobiota en las tres temporadas.

Para el enfoque temporal se puede decir que la macrobiota encontrada en el puente es muy similar en las tres temporadas, de igual manera para los cuadros del pasillo y del casco. Cabe mencionar que la macrobiota encontrada en el pasillo y en el casco es más similar entre ella que a la macrobiota del puente.

Utilizando la diversidad promedio, se obtuvieron los siguientes modelos gráficos de la dinámica del macrobentos para cada nivel a lo largo de las tres temporadas de muestreo.

El puente, en general, presenta los valores más altos de diversidad para nortes y lluvias. El pasillo presenta alta diversidad durante secas mientras que en la temporada de nortes y lluvias se observa una disminución de los valores. El casco presenta un comportamiento similar al del pasillo, en el que los valores más altos de diversidad se registran durante la temporada de secas, mientras que hay una disminución en nortes y lluvias; este nivel es el que presenta los valores más bajos en general (Gráfica 48).



Gráfica 48. Valores de diversidad de los tres niveles obtenidos durante las tres temporadas muestreadas.

8. Discusión

8.1 Gradientes ambientales

La colonización de los sustratos artificiales puede estar influenciada por la profundidad y el PAR (Svane y Petersen, 2001; Walker *et al*, 2007).

En general, en la poza del pecio Ana Elena los valores de los parámetros ambientales medidos en este estudio disminuyen conforme la profundidad aumenta, incluyendo la PAR que, de acuerdo con Schuhmacher (1974), es un factor ecológico que afecta la distribución de las especies a través de la profundidad. Otros factores, como las corrientes y la sedimentación, también afectan la colonización de los sustratos artificiales (Schuhmacher, 1977; Schuhmacher, 1988; Baynes y Szmant, 1989); sin embargo, en este estudio no se midieron estos parámetros ambientales debido al tamaño reducido de la poza y a la baja profundidad de ésta.

La variación de los datos registrados para los parámetros de temperatura y PAR con los dos dispositivos de medición utilizados, es pequeña. Los sensores HOBOS son dispositivos útiles para medir temperatura y luz *in situ* a lo largo de un tiempo determinado; sin embargo, estos sensores también funcionaron como un nuevo sustrato ya que fueron susceptibles a la incrustación de organismos pioneros como las macroalgas costosas, alterando los valores de luz registrados en el tiempo. En cambio con la utilización de equipos como el CTD, la sonda multiparamétrica YSI y el radiómetro, se realizaron únicamente mediciones puntuales durante el muestreo registrando valores precisos.

Es importante mencionar que la luz, temperatura y salinidad fueron medidas a lo largo de la columna de agua y se observó que las mediciones presentan un gradiente como tal; sin embargo, en el pecio se refleja este gradiente con excepción del pasillo que al presentar la pared hacia adentro deja un techo que hace a este nivel sombrío, por lo que era de esperarse que los valores de luz disminuyeran en comparación con el puente y el casco que están alineados sobre la vertical de la borda. Esto se hizo con la composición obtenida de las especies, tal como mencionan Svane y Petersen (2001).

En cuanto a la temporalidad, los parámetros ambientales registrados reflejan lo reportado anteriormente para secas, lluvias y nortes por Salas-Pérez y Granados-Barba (2008). Llama la atención la disminución de la salinidad durante la temporada de lluvias, relacionándose con el efecto del río Papaloapan sobre el subsistema Antón Lizardo (Krutak, 1997; Sala-Pérez y Granados Barba, 2008), en el que los valores de salinidad son menores en superficie y mayores en profundidad.

8.2 Composición

El PNSAV ha estado históricamente sujeto a encallamientos, aumentando su frecuencia con la construcción del puerto y durante los eventos de norte (Hayasaka-Ramírez y Ortiz-Lozano, 2014). Los pecios han sido un sustrato útil para el establecimiento de organismos pioneros como algas (Schuhmacher, 1977; Borowitzka *et al.*, 1978; Carter *et al.*, 1985; Eston *et al.*, 1992; Cummings, 1994; Moura *et al.*, 2004; Kraufvelin *et al.*, 2007; Antit *et al.*, 2013) e invertebrados (Russell, 1975; Borowitzka *et al.*, 1978; Carter *et al.*, 1985; Fitzhardinge y Bailey-Brock, 1989; Moura *et al.*, 2004; Thanner *et al.*, 2006; Walker *et al.*, 2007; Carter y Prekel, 2008); no obstante, los trabajos sobre la dinámica del macrobentos que los habita en el PNSAV son nulos. Únicamente, y de manera aislada, se ha estudiado la ictiofauna (Martínez-Hernández y Camacho-Olivares, 2007) y se han

reportado algunas especies invasoras como el pez león y el coral *Tubastraea coccinea* (CONABIO, 2013).

La biota de los pecios es diversa (Walker et al., 2007; Zintzen *et al.*, 2008) y el Ana Elena no es la excepción toda vez que las 16 especies identificadas de fauna representan el 2.37% de las registradas en este sistema arrecifal (RAMSAR, 2004), siendo Cnidaria el filo con mayor riqueza ya que la poca profundidad favorece el crecimiento de éstos (Loya, 1972; Schuhmacher, 1977; Schuhmacher, 1988); y en el caso de las macroalgas se registró el 4.93% de lo registrado previamente (Galicia-García y Morales-García, 2007), siendo predominantes las clorofitas lo cual se explica debido a la condición somera y de buena iluminación del pecio Ana Elena que permite que estas algas verdes se beneficien de la luz solar al utilizar su mayor cantidad de clorofila a y b (Ceballos-Luna, 2008; Ortega *et al.*, 2001).

La riqueza algal registrada en el pecio Ana Elena es baja si se compara con los arrecifes naturales Enmedio (161 especies) y Santiaguillo (43 especies) (Galicia-García y Morales-García, 2007), localizados en el subsistema Antón Lizardo y con los arrecifes artificiales Loano (Mar Mediterraneo) en donde se registran 93 especies de algas (Falace y Bressan, 2002) y el Bal Harbour en donde se registran más de 34 especies (Thanner *et al.*, 2006). En el caso de la fauna, también las 16 especies registradas en el Ana Elena representan una riqueza específica baja si se compara con las 117 especies registradas por Moura *et al.* (2004), las 32 especies de macroinvertebrados de Qiu *et al.* (2003), las 29 especies epifaunales en promedio de Zintzen *et al.* (2008) para 9 pecios y las 88 especies de Manoudis *et al.* (2005) en arrecifes artificiales en el Mar Egeo, Grecia. Es importante considerar las diferentes dimensiones de estos arrecifes naturales y artificiales ya que superan el área muestreada del pecio Ana Elena (225 m²).

En cuanto a la terminología empleada, existe discrepancia en la talla de los organismos que pertenecen al macrobentos o megabentos por definición. El primero se aplica a organismos de tamaño ≥ 0.5 cm o ≥ 1.0 cm, mientras que el segundo sólo hace referencia a los organismos más grandes del bentos, sin límites inferiores claros (Solís-Weiss *et al.*, 2000). Dado los límites controversiales de las definiciones y con el fin de diferenciar a los dos grupos para fines particulares de este estudio, se consideró que el macrobentos comprende a los organismos que se pueden observar a simple vista, es decir, ≥ 1 cm, ya que ello permitió una determinación *in situ* en laboratorio más precisa.

8.3 Estructura

De acuerdo con Taylor (1998), los ambientes productivos, en general, ofrecen complejidad estructural; esta heterogeneidad influencia la tasa de reclutamiento y el tamaño de los organismos que se establecen (Svane y Petersen, 2001). Organismos incrustantes como las algas, hidrozoarios, poliquetos, moluscos, bryozoarios, tunicados y esponjas son importantes ya que representan un papel importante en la complejidad del hábitat de los sustratos artificiales propiciando el establecimiento de otros organismos más complejos como los corales (Schuhmacher, 1988). Considerando esto, los tres niveles, por estar sometidos a diferentes condiciones ambientales, hacen del pecio un lugar heterogéneo.

Svane y Petersen (2001) mencionan que la heterogeneidad en las estructuras artificiales afecta la abundancia y distribución de los organismos, observándose en el puente a *Lithophyllum congestum*, alga que pertenece al grupo de las algas rojas calcáreas dominantes en el pecio. Las

algas rojas se establecen en etapas tempranas y no son consumidas por otros organismos debido a su alta resistencia por lo que proveen una superficie dura para el establecimiento de larvas lo que genera dicha distribución (Schuhmacher, 1977), además de que son características de zonas de alta energía (alta exposición al oleaje) (Schumacher, 1988; Perkol-Finkel y Benayahu, 2005). Estas zonas podrían alcanzar la etapa del clímax más rápido que las zonas que se encuentran protegidas (Grigg y Maragos, 1974), tal como lo menciona la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell, 1978; Petraitis et al., 1989). En este nivel, también se encuentran invertebrados como el coral *Orbicella franksi*, registrado en hábitats arrecifales entre los 6 y los 23 m de profundidad (Hummann y Deloach, 2013) y los anelidos *Spirobranchus giganteus* y *Sabellastarte magnifica*, haciéndolo más diverso y complejo.

En el pasillo, el alga *Peyssonnelia inamoena* es dominante, esta especie se encuentra en zonas con poca luz y protegidas del oleaje, tal como lo reportado por Littler y Littler (2000) y Cebrián y Ballesteros, (2004), incluso, puede habitar profundidades mayores a 20 m. De acuerdo con Jordán-Dahlgren (2004) las algas coralinas son una asociación biológica importante debido a que son importantes para la consolidación del arrecife, por lo que su presencia en el pecio es vital para el desarrollo de la comunidad macrobentónica.

Por otra parte, el alga *Lobophora variegata*, especie dominante en el casco del pecio, está registrada para zonas profundas y como especie abundante ya que es un alga que compite con los corales por sustrato, además se reporta en zonas profundas, sombrías y perturbadas (González et al., 1999; Littler et al., 1985; Littler & Littler, 2000); sin embargo, para estas partes también se registra la presencia de algas rojas (Jordán-Dahlgren 2004), tal como sucede en el caso del pecio Ana Elena, en el que *Lithophyllum congestum* es abundante pero no como en el puente que es la zona más iluminada.

La importancia de este estudio deriva en que al ser pionero en la zona, se está generando información de una línea base para el monitoreo de estas estructuras que pueden representar alternativas turísticas que disminuyan la presión de los arrecifes del SAV, además de que estas estructuras proveen hábitats para el establecimiento de fauna y flora (Walker et al., 2007) ya que los organismos incrustantes al establecerse aumentan la disponibilidad de alimento para otras especies e incrementan la diversidad biológica (Svane y Petersen, 2001); sin embargo, no hacen distinción para especies exóticas o invasoras que puedan ser nocivas (Carr y Hixon, 1997; Walker et al, 2007; CONABIO, 2013), como es el caso del coral sol (*Tubastraea coccinea*) visto durante buceos en el “ExCañonero C-50 Riva Palacio”, o del pez león (*Pterois volitans* y *Pterois miles*) visto comúnmente en diferentes sustratos artificiales del SAV y durante los muestreos de este estudio.

Este tipo de sustratos ajenos al sistema natural, propician condiciones que favorecen la colonización por especies invasoras (Walker et al., 2007); sin embargo, el Ana Elena se encuentra cubierto por organismos mayormente registrados previamente para el Sistema Arrecifal Veracruzano y el golfo de México. A pesar de esto, existen tres nuevos registros en el pecio para el golfo de México: *Hypoglossum hypoglossoides* ya publicado en Godínez-Ortega et al. (2015), *Dictyota friabilis* y *Anadyomene saldanhae* por publicarse en Vázquez-Machorro et al. (en prensa), ambos trabajos en el marco de esta tesis.

Durante el año de estudio del desarrollo de la comunidad macrobentónica se observaron cambios a lo largo del espacio y del tiempo.

La riqueza tiende a disminuir conforme la profundidad aumenta desde el puente hasta el casco, lo cual ha sido documentado en otras zonas por Svane y Petersen (2001), quién indica que debido al crecimiento algal, la comunidad es más rica y abundante en las partes más someras que en las profundas. Este aspecto es evidente en zonas con mayor profundidad como las que el autor registra, mientras que Walker *et al.* (2007) en gradientes de 12 a 23 m registra la ausencia de corales, cuyo reclutamiento de especies está relacionada con la luz (Kuffner, 2001; Perkol-Finkel y Benayahu, 2004). Aunado a esto, la temporalidad también afecta la riqueza ya que genera un cambio en las variables ambientales (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008).

La zona más somera en una estructura natural y una artificial está dominada por alga coralina, mientras que en la zona más profunda dominan algas carnosas crípticas así como los tapetes algales (Schuhmacher, 1977; Borowitzka y Larkum, 1986). Para algunos arrecifes del SAV (Anegada de Adentro, Sacrificios, Blanca, Pájaros, Verde, Enmedio y Santiaguillo), Pérez-España y Vargas-Hernández (2008) registran alto porcentaje (8.1%) de algas coralinas a profundidades de 0-12 m, siendo mayor de 12-15 m (14 %). El alga *Lobophora variegata* sólo se encontró a profundidades de entre 7 y 15 metros mientras que los tapetes algales presentaron altos porcentajes (hasta 9.5 %) de 0-12 m, siendo mayores (14 %) a profundidades de 12-15 m, por lo que el arreglo algal sobre la borda del pecio es diferenciado de acuerdo con el gradiente batimétrico, principalmente por el cambio en la luz y la temperatura, además de la historia de vida de las especies (Falace y Bressan, 2002). En el pecio, este arreglo está dado por las algas dominantes, en donde la parte más somera está cubierta por las algas *Lithophyllum congestum* y *Cladophora laetevirens*; el pasillo por el alga *Peyssonnelia inamoena* mientras que el casco está tapizado por *Lobophora variegata* y en menos abundancia, *Lithophyllum congestum*.

Por otra parte, el arreglo faunístico sobre la pared del pecio es heterogéneo: en el puente se encuentra fauna como los corales *Orbicella franksi*, *Porites astreoides* y *Pseudodiploria strigosa*; sin embargo éstos no se encuentran ni en pasillo ni en casco, por lo que la profundidad influencia su distribución sobre la vertical del sustrato artificial, como señalan también Perkol-Finkel y Benayahu (2004). Para la temporada de lluvias, en el pasillo, se reporta cobertura mínima del coral *Montastraea cavernosa*, coral que habita entre los 12 y 30 m de profundidad (Humann y Deloach, 2013); sin embargo, en zonas con bajas condiciones de luz, *Montastraea cavernosa* crece en placas para maximizar la captación de ésta (Lesser *et al.*, 2010), tal como ocurrió en el pecio.

La presencia del techo del pasillo modifica las variables de luz con respecto al puente y el pasillo, volviéndolo más oscuro, es por esto que la diversidad beta en este cambio presenta valores altos debido a que las especies del puente necesitan de las altas condiciones de luz presente en esta zona por lo que su hábitat es restringido, tal es el caso de los corales. Sin embargo, algunas especies de macroalgas son de hábitats menos restringidos por lo que se pueden encontrar en las tres zonas tal es el caso de *Lithophyllum congestum*, aunque su cobertura varía de acuerdo con la zona.

Díaz y Rosenberg (1996) mencionan que el bentos puede estar influenciado por diversos factores de estrés como los ambientales o biológicos. La macrobiota del pecio Ana Elena está influenciado por diferentes parámetros ambientales, estructurales y ecológicos tales como la luz y la firmeza del material del pecio, así como la sedimentación, tal como lo reportado por Baynes y Szmant (1989) y la alta biomasa de comunidades incrustantes (Birkeland, 1977). Sin embargo, algunos parámetros como la luz, pueden favorecer el crecimiento de corales pero también el de las algas y organismos suspensívoros (Birkeland, 1977).

Perkol-Finkel y Benayahu (2004) consideran que la diversidad está relacionada con la estabilidad estructural por lo que la firmeza del sustrato artificial es importante, principalmente para los organismos incrustantes, mismos que pueden desprenderse del sustrato por eventos naturales (Chou, 1997). Asimismo, las características físicas del sustrato artificial son importantes para el reclutamiento de organismos (Bohnsack y Sutherland, 1985). El pecio Ana Elena está construido de material sólido (acero), permitiendo el reclutamiento de diversos organismos, siendo *Lithophyllum congestum* el alga base para el establecimiento del bentos en el pecio. Sin embargo, está sometido a eventos naturales como nortes y huracanes (Salas-Pérez y Granados-Barba, 2008) y a pesar de esto, presenta una diversidad alta en el puente. Llama la atención que durante la temporada de secas la diversidad es más alta en el pasillo, y no en el puente, atribuyéndose este comportamiento al techo del pasillo que propicia condiciones diferentes, entre otras protección, además de que funciona como punto clave en la diversidad beta para la distribución de especies en el gradiente.

La luz a lo largo del gradiente batimétrico es importante, ya que alta radiación lumínica favorece el establecimiento de larvas, mismas que decrecen con la disminución de la luz; sin embargo, esta relación puede ser no lineal debido a que la luz ambiental óptima puede ser específica para cada especie (Mundy y Babcock, 1997). Es por esto que la distribución del macrobentos del pecio Ana Elena es diferencial a lo largo del gradiente, teniendo diferentes diversidades en el espacio y en el tiempo.

8.4 Tiempo

Los resultados obtenidos permiten aseverar que existe un cambio en la composición de las comunidades bióticas en el espacio y en el tiempo; sin embargo, no se observa un gradiente clásico direccional debido a la sombra que propicia el techo presente en el pasillo. El análisis del nMDS sugiere una similitud entre los cuadros de cada nivel (puente, pasillo y casco); a pesar de esto, durante las temporadas de secas y nortes los cuadros del pasillo y del casco son más similares, mientras que durante la de lluvias se observa un gradiente como tal.

De acuerdo con Svane y Petersen (2001), el entendimiento del proceso de la comunidad bentónica está basado en estudios realizados en las comunidades de la zona intermareal rocosa, cuyos patrones de zonificación fueron determinados sobre la vertical. Además, el ambiente físico y biológico influyen el reclutamiento, establecimiento y sucesión de la comunidad (Menge, 1991; Carr y Hixon, 1997) lo cual se refleja en cambios de riqueza y abundancia en el espacio y tiempo.

De acuerdo con Birkeland (1977) el incremento de luz y nutrientes en la columna de agua favorece el desarrollo de especies con ciclos de vida corto (estrategas r) afectando el reclutamiento de organismos como los corales (estrategas k) ya que se da una competencia por espacio. En la sucesión, el modelo de facilitación depende de especies pioneras, quienes modifican el entorno para que posteriormente se establezcan especies más complejas (Connell y Slatyer, 1977), por lo que se observaría un aumento en la biomasa, riqueza y abundancia (Pearson y Rosenberg, 1978). En el puente del pecio se registraron los valores más altos de diversidad para las temporadas de nortes y lluvias; esto coincide con lo registrado con el modelo de respuesta biológica de Hernández-Arana (2003) para el bentos de la plataforma de Campeche, en donde antes de las perturbaciones que provocan los nortes y las descargas fluviales, se observan picos en la respuesta

biológica en cuanto al número de taxones y densidades, por lo que secas es el periodo de recuperación de la comunidad después de la perturbación.

Contrariamente, el pasillo y el casco presentan un comportamiento similar entre ellos, en el que la diversidad es mayor en temporada de secas, mientras que en nortes y lluvias los valores son bajos. Este comportamiento puede ser atribuido a la zona sombría generada por el techo del pasillo y por la profundidad a la que se encuentra el casco. Una de las causas de pérdida de abundancia de fauna sésil es el efecto barrera de un denso dosel de algas, además de que las algas costosas disminuyen su abundancia conforme aumenta la abundancia de organismos sésiles y algas foliosas (Menge, 1991), tal como ocurre en el pecio.

A lo largo del gradiente batimétrico y del tiempo se observan cambios en el macrobentos del pecio Ana Elena ya que está sometido a factores de estrés físico y biológico. Esta variación de la comunidad macrobentónica podría deberse a un proceso de sucesión ya que el macrobentos presenta estrategias r y k , por lo que el puente y el casco podrían estar representando un modelo de facilitación, mientras que el pasillo, el modelo de tolerancia debido a la característica limitante de luz que presenta.

Diversas estructuras que conforman arrecifes artificiales son consideradas como una forma de contaminación para el ambiente marino ya que generan impactos sobre la flora y fauna de la región, además de que modifican las corrientes y la sedimentación (Ambrose y Anderson, 1990; Chou, 1997; Baynes y Szmant, 1989; Svane y Petersen, 2001); sin embargo, estas estructuras también sirven para mejorar hábitats deteriorados, aumentar la riqueza, abundancia y biomasa de la región (Svane y Petersen, 2001), o con fines recreativos para disminuir la presión antropogénica en zonas naturales protegidas con buceo intenso (Martínez-Hernández y Camacho-Olivares, 2007).

Por otra parte, el tiempo de muestreo es de importancia para conocer cómo varía la diversidad y riqueza en este tipo de estructuras. En este trabajo, a pesar de que se muestreó un año y se obtuvieron resultados vastos e importantes del desarrollo de la comunidad macrobentónica en el pecio Ana Elena, es necesario seguir realizando este tipo de monitoreos a largo plazo para conocer el desarrollo de la comunidad..

De acuerdo con la NOAA (2014), un arrecife artificial está definido como aquella estructura hecha por el hombre y que puede llegar a ser similar en sus características a las de los arrecifes naturales. De esta manera, el pecio Ana Elena, producto de un encallamiento, está funcionando como un arrecife artificial ya que alberga alta riqueza de organismos a pesar de sus pequeñas dimensiones.

9. Conclusiones

- ✓ La luz es la variable que principalmente afecta la distribución de las especies en el pecio Ana Elena.
- ✓ La macrobiota registrada en el pecio Ana Elena se compone de 30 especies: 14 macroalgas, siendo Chlorophyta el filo dominante; y, 16 animales, siendo Cnidaria el filo dominante con 8 especies.
- ✓ La macroalga *Anadyomene saldanhae* es nuevo registro para México.
- ✓ Las algas *Lithophyllum congestum*, *Peyssonnelia inamoena* y *Lobophora variegata* son las especies dominantes y de amplia distribución a lo largo del gradiente batimétrico en el pecio y, durante las tres temporadas estudiadas.
- ✓ Los tres niveles que se diferencian en la estructura del pecio Ana Elena: puente, pasillo y casco, cuentan con una composición biótica distinta.
- ✓ La diversidad disminuyó conforme aumentó la profundidad, excepto para el pasillo, zona que presenta condiciones diferentes de luz.
- ✓ La temporada con mayor diversidad fue secas, seguida de nortes y lluvias.
- ✓ La temporada de secas presenta la mayor riqueza de especies (26 especies), seguida de nortes (24 especies) y lluvias (con 20 especies).
- ✓ El puente y el casco representan el modelo de facilitación, mientras que el pasillo el modelo de tolerancia.

10. Consideraciones finales

Este trabajo se considera pionero ya que en México existen pocos en los que se estudia a los pecios como sustratos artificiales, a pesar de la gran cantidad de estos que se encuentran en el mar territorial. Estas estructuras pueden ofrecer algunos servicios ambientales al disminuir la presión ejercida por actividades turísticas, por lo que deberían ser importantes para la sociedad.

Conocer la dinámica del macrobentos a través de los gradientes ambientales en sustratos artificiales como los pecios, permite tomar decisiones en la rehabilitación de los ecosistemas marinos como los arrecifes de coral del SAV ya que estas estructuras podrían estar funcionando como arrecifes artificiales, tal como es el caso del pecio Ana Elena.

Es claro que se requiere realizar proyectos de monitoreo a largo plazo en este tipo de estructuras para conocer cómo se desarrolla la comunidad a lo largo del tiempo y del espacio.

11. Literatura citada

- Ambrose, R. F. y T. W. Anderson. 1990. Influence of an artificial reef on the surrounding infaunal community. *Marine Biology* 107:41-52.
- Antit, M., A. Daoulatli, J. L. Rueda y C. Salas. 2013. Temporal variation of the algae-associated molluscan assemblage of artificial substrata in the Bay of Tunis (Tunisia). *Mediterranean Marine Science* 14(2):390-402.
- Aseltine-Neilson, D. A., B. B. Bernstein, M. L. Palmer-Zwahlen, L. E. Riege y R. W. Smith. 1999. Comparisons of turf communities from Pendleton artificial reef, Torrey Pines artificial reef, and a natural reef using multivariate techniques. *Bulletin of Marine Science* 65(1):37-57.
- Avendaño-Álvarez, J. O. 2013. Variación hidrológica intermensual del Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, UV. México. 97 pp.
- Bayle S. J. T. y A. A. Ramos. 2003. Evaluación de la efectividad del arrecife artificial de Tabarca (Alicante) (sureste de la península Ibérica). *Boletín Instituto Español de Oceanografía* 19(1-4):183-197.
- Baynes, T. W. y A. M. Szmant. 1989. Effect of current on the sessile benthic community structure of an artificial reef. *Bulletin of Marine Science* 44(2):545-566.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology*. 4ª ed. Blackwell Publishing. Reino Unido. 469-498 pp.
- Bikerland, C. 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proceedings, Third International Coral Reef Symposium* 15-21.
- Borowitzka, M.A. y A.W.D. Larkum. 1986. Reef algae. *Oceanus* 29 (2): 49-54.
- Borowitzka, M. A., A. W. D. Larkum y L. J. Borowitzka. 1978. A preliminary study of algal turf communities of a shallow coral reef lagoon using an artificial substratum. *Aquatic Botany* 5:365-381.
- Bouchet, P. y J. P. Rocroi. 2005. Classification and nomenclator of Gastropods families. *Malacología. International Journal of Malacology* 47 (1-2): 1-397.
- Brock, R. E. y J. E. Norris. 1989. An analysis of the efficacy of four artificial reef designs in tropical waters. *Bulletin of Marine Science* 44(2):934-941.
- Budd, A. F., H. Fukami, N. D. Smith y N. Knowlton. 2012. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 465-529.
- Carr, M. H. y M. A. Hixon. 1997. Artificial reefs: the importance of comparisons with natural reefs. *Fisheries* 22(4):28-33.
- Carter, J. W., A. L. Carpenter, M. S. Foster y W. N. Jessee. 1985. Benthic succession on an artificial reef designed to support a kelp-reef community. *Bulletin of Marine Science* 37(1):86-113.

- Carter, A. y S. Prekel. 2008. *Benthic colonization and ecological successional patterns on a planned nearshore artificial reef system in Broward County, SE Florida*. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11 July 2008 Session number 24.
- Ceballos-Luna, B. 2008. *Las clorofitas marinas (Chlorophyta) en el arrecife Ingeniero (Penacho del Indio) Mpio. De Boca del Río, Veracruz*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. México. 89 pp.
- Cebrián, E. y E. Ballesteros. 2004. Zonation patterns of benthic communities in an upwelling area from the western Mediterranean (La Herradura, Alboran Sea). *Scientia Marina* 68(1):69-84.
- Chou, L. M. 1997. Artificial reefs of southeast Asia-Do they enhance or degrade the marine environment?. *Environmental Monitoring and Assessment* 44:45-52.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E Ltd Plymouth. Reino Unido. 193 pp.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2013. *Estrategia para la conservación y uso sustentable de la biodiversidad del Estado de Veracruz*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 140 pp.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Sciences* 199:1302-1310.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111(982):1119-1144.
- Connell, S. D. y B. M. Gillanders. 2007. *Marine ecology*. Oxford University Press. Australia. 630 pp.
- Cummings, S. L. 1994. Colonization of a nearshore artificial reef at Boca Raton (Palm Beach County), Florida. *Bulletin of Marine Science* 55(2-3):1193-1215.
- Davis, N., G. R. VanBlaricom y P. K. Dayton. 1982. Man-made structures on marine sediments: Effects on adjacent benthic communities. *Marine Biology* 70:295-303.
- Diario Oficial de la Federación (DOF), 2012. Decreto por el que se modifica al diverso por el que se declara Área Natural Protegida, con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del Estado de Veracruz Llave. Jueves 29 de Noviembre. 21 (3): 1-14 pp.
- Díaz, R. J. y R. Rosenberg. 1996. The influence of sediment quality on functional aspects of marine benthic communities. En: Munawar, M. y G. Dave (eds). *Development and progress in sediment quality assessment: Rationale, challenges, techniques and strategies*. Ecovision World Monographs Series. Academic Publishing. Amsterdam. 57-68 pp.
- Emery, K. O. 1963. Estudios regionales, arrecifes coralinos en México. *Geofis. Int.* 3(1):11-17. En: S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). *Sistema Arrecifal Veracruzano*. Biodiversidad

- Marina y Costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad y CIQRO, México. 559-575 pp.
- Eston, V. R., M. R. A. Braga, M. Cordeiro-Marino, M. T. Fujii y N. S. Yokoya. 1992. Macroalgal colonization patterns on artificial substrates inside southeastern Brazilian mangroves. *Aquatic Botany* 42:315-325.
- Fabi, G., F., Luccarini, M. Panfili, C. Solustri y A. Spagnolo. 2002. Effect of an artificial reef on the surrounding soft-bottom community (Centro del Mar Adriático). *ICES Journal of Marine Science* 59:S343-S349.
- Falace, A. y G. Bressan. 2002. A qualitative and quantitative analysis of the evolution of macroalgal vegetation on an artificial reef with anti-grazing nets (Loano-Ligurian Sea). *ICES Journal of Marine Sciences* 59: S150-S156.
- Fauchald, K. y G. Rouse. 1997. Polychaete systematics: Past and Present. *Zoologica Scripta* 26(2):71-138.
- Field, J. G., K. R. Clarke y R. M. Warwick. 1982. A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-52.
- Fielding, A. H. 2007. *Cluster and Classification Techniques for the Biosciences*. Cambridge University Press. U.K. 246 pp.
- Fitzhardinge, R. C. y J. H. Bailey-Brock. 1989. Colonization of artificial reef materials by corals and other sessile organisms. *Bulletin of Marine Science* 44(2):567-579.
- Galicia-García, C. y A. Morales-García. 2007. Investigaciones sobre macroalgas realizadas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. México. Pp 141-159. En: A. Granados Barba, L. G. Abarca Arenas y J. M. Vargas Hernández (Eds.). *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- García, E. 1964. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Offset Larios S. A. México. D.F. 71 pp.
- Glasby, T. M. 2000. Surface composition and orientation interact to affect subtidal epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 248:177-190.
- Godínez-Ortega, J. L., P. Ramírez-García, A. Granados-Barba y A. Vázquez-Machorro. 2015. *Hypoglossum hypoglossoides* (Delesseriaceae: Rhodophyta): un registro nuevo para la costa atlántica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:1078-1082.
- González, A. M., J. Rojas y J. Polanía. 1999. Estructura y composición de la comunidad macroalgal en el sistema arrecifal coralino en el archipiélago de San Bernardo, caribe colombiano. *Actualidades Biológicas* 21(71):111-121.
- Granados-Barba, A. 2001. Los poliquetos béticos de la región petrolera del suroeste del golfo de México: estructura comunitaria e impacto ambiental. Tesis Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 195 pp.

- Grigg, R. W y J. E. Maragos. 1974. Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flows in Hawaii. *Ecology* 55:387-395.
- Hair, J. F. Jr., R. E. Anderson, R. L. Tatham y W. C. Black. 1995. *Multivariate Data Analysis with Readings*. 4ª edición. Prentice Hall. U.S.A. 745 pp.
- Harkantra, S. N. y N. R. Rodrigues. 2003. Pattern of species succession of soft-bottom macrofauna in the estuaries of Goa, west coast of India. *Current Science* 85:1458-1464.
- Hayasaka-Ramírez, S. y L. Ortiz-Lozano. 2014. Anthropogenic pressure indicators associated with vessel groundings on coral reefs in a marine protected área. *Ciencias Marinas* 40(4):237-249.
- Hernández-Arana, H. A. 2003. *Influence of natural and anthropogenic disturbance on the soft bottom macrobenthic community of the Campeche Bank, Mexico*. Tesis de Doctorado. Universidad de Plymouth. 1-211 pp.
- Hendler, G., J. E. Miller, D. L. Pawson y P. M. Kier. 1995. *Sea star, sea urchins, & Allies: Echinoderms of Florida & the Caribbean*. Smithsonian Institute Press. 390 pp.
- Hooper, J. y R. W. M. van Soest. 2002. *Systema Porifera. A guide to the classification of sponges*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York. 1746 pp.
- Horta-Puga, G. y J. L. Tello-Musi. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitores: primera etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005. México D. F.
- Humann, P. y N. Deloach. 2013. Reef coral identification. Florida Caribbean Bahamas. 3ª ed. New World Publications, Inc. Singapore. 280 pp.
- Jordán-Dahlgren, E. 2004. Los arrecifes coralinos del golfo de México: caracterización y diagnóstico. Pp 555-570. En: M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). Diagnóstico ambiental del golfo de México. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México. 627 pp.
- Kraufvelin, P., A. T. Ruuskanen, N. Nappu y M. Kiirikki. 2007. Winter colonisation and succession of filamentous macroalgae on artificial substrates and possible relationships to *Fucus vesiculosus* settlement in early summer. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:665-674.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York. 654 pp.
- Krebs, C. 2008. *The ecological world view*. CSIRO Publishing. Singapore. 574 pp.
- Krutak, P. R. 1997. Petrography and provenance of siliciclastic sediments, Veracruz-Anton Lizardo reefs, Mexico. En: J. San-John e Y, Hi-Il (Eds.). Paleooceanography and paleoclimatology in the northwest pacific región. *Ocean Research* 19(3):231-243 pp.
- Kuffner, I. B. 2001. Effects of ultraviolet (UV) radiation on larval settlement of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Ecology Progress Series* 217:251-261.
- Lam, K. K. Y. 2003. Coral recruitment onto an experimental pulverised fuel ash-concrete artificial reef. *Marine Pollution Bulletin* 46:642-653.

- Lesser, M. P., M. Slattery, M. Stat, M. Ojimi, R. D. Gates y A. Grottoli. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food and genetics. *Ecology* 91(4):990-1003.
- Littler, D. S. y M. M. Littler. 2000. *Caribbean reef plant. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of México*. Offshore Graphics. Washington. 542 pp.
- Littler, M. M., D. S. Littler, S. M. Blair y J. N. Norris. 1985 Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Science* 227:57-59.
- Loya, Y. 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eliat, Red Sea. *Marine Biology* 13:100-123.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. USA. 179 pp.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Company. USA. 256 pp.
- Manoudis, G., C. Antoniadou, K. Dounas y C. C. Chintiroglou. 2005. Successional stages of experimental artificial reef deployed in Vistonikos Gulf (N. Aegean Sea, Greece): preliminary results. *Belgian Journal Zoology* 135(2):209-215.
- McCune, B., J. B. Grace y D. L. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design. USA. 290 p.
- Martínez-Hernández, J. A. y B. Camacho-Olivares. 2007. Ictiofauna del arrecife artificial "Ex-Cañonero C-50, General Vicente Riva Palacio" en el Sistema Arrecifal Veracruzano, México. Pp 209-220. En: A. Granados Barba, L. G. Abarca Arenas y J. M. Vargas Hernández (Eds.). *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Menge, B. A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146:69-100.
- Moura, A., D. Boaventura, J. Cúrdia, S. Carvalho, P. Pereira, L. Cancela da Fonseca, F. M. Leitao, M. N. Santos y C. C. Monteiro. 2004. Benthic succession on an artificial reef in the south Portugal-Preliminary results. *Revista Biológica* 92:169-181.
- Mundy, C. N. y R. C. Babcock. 1997. Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: implications for deep-dependent settlement?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223:235-255.
- NOAA. 2007. *National Artificial Reef Plan (as Amended): Guidelines for siting, construction, development and assessment of artificial reefs*. NOAA. 51 pp.
- NOAA. 2014. National Ocean Service: What is an artificial reef?. URL <http://oceanservice.noaa.gov/facts/artificial-reef.html>

- Nilsson, H. C. y R. Rosenberg. 2000. Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples. *Marine Ecology Progress Series* 197:139-149.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164: 262-270.
- Ortega, M. M., J. L. Godínez y G. Garduño-Solórzano. 2001. *Catálogo de albas bénticas de las costas mexicanas del golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos 34*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 594 pp.
- Ortiz-Lozano, L., A. Granados-Barba e I. Espejel. 2009. Ecosystem zonation as a management tool for marine protected areas in the coastal zone: applications for the Sistema Arrecifal Veracruzano National Park, Mexico. *Ocean & Coastal Management* 52:317-323.
- Ortiz-Lozano, L., H. Pérez-españa, A. Granados-Barba, C. González-Gándara, A. Gutiérrez-Velázquez y J. Martos. 2013. The reef corridor of the Southwest Gulf of Mexico: challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management* 86:22-32.
- Pearson, T. H. y R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography Marine. Biology Annual Review* 16:229-311.
- 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. 70 pp.
- Perkol-Finkel, S., N. Shashar, O. Barneah, R. Ben-David-Zaslow, U. Oren, T. Reichart, T. Yacobovich, G. Yahel y Y. Benayahu. 2005. Fouling reefal communities on artificial reef: does age matter?. *Biofouling* 21(2):127-140.
- Perkol-Finkel, S., N. Shashar y Y. Benayahu. 2006. Can artificial reefs mimic natural reef communities? The roles of structural features and age. *Marine Environmental Research* 61:121-135.
- Perkol-Finkel, S. y Y. Benayahu. 2004. Community structure of stony and soft coral on vertical unplanned artificial reef in Eilat (Red Sea): comparison to natural reefs. *Coral Reef* 23:195-205.
- Perkol-Finkel, S. y Y. Benayahu. 2005. Recruitment of benthic organisms onto a planned artificial reef: shifts in community structure one decade post-deployment. *Marine Environmental Research* 59:79-99.
- Perkol-Finkel, S. y Y. Benayahu. 2007. Differential recruitment of benthic communities on neighboring artificial and natural reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 340:25-39.
- Petraitis, P. S., R. E. Latham y R. A. Niesenbaum. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology* 64(4):393-418.

- Qiu, J. W., V. Thiyagarajan, A. W. Y. Leung y P. Y. Qian. 2003. Development of a marine subtidal epibiotic community in Hong Kong: Implications for deployment of artificial reefs. *Biofouling* 19(1):37-46.
- RAMSAR. 2004. Parque Nacional Arrecifal Veracruzano. URL <http://www.ramsar.org/es/parque-nacional-sistema-arrecifal-veracruzano>; <https://rsis.ramsar.org/es/ris/1346>
- Relini, G., M. Relini y M. Montanari. 2000. An offshore buoy an small artificial island and a fish-aggregating device (FAD) in the Mediterranean. *Hidrobiología* 440:65-80.
- Reyes, J., O. Ocaña, M. Sansón y A. Brito. 2000. Descripción de comunidades bentónicas infralitorales en la Reserva Marina de La graciosa e islotes del Norte de Lanzarote (islas Canarias). *Vieraea* 28:137-154.
- Rosenberg, R. 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia marina* 65:107-119.
- Rosenberg, G. 2009. Malacolog 4.1.1: A Database of Western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] URL <http://malacolog.org/>.
- Russell, B. C. 1975. The development and dynamics of a small artificial reef community. *Helgoländer wiss. Meeresunters* 27:298-312.
- Salas-Pérez, J. J. y A. Granados-Barba. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera* 21(3):281-301.
- Schuhmacher, H. 1974. On the conditions accompanying the first settlement of corals on artificial reefs with special reference to the influence of grazing sea urchins (Eilat, Red Sea). En: Cameron, A. M. (ed). *Proceedings of the second International Coral Reef Symposium. Brisbane, Australia*. 1:257-267
- Schuhmacher, H. 1977. Initial phases in reef development, studied at artificial reef types off Eilat, (Red Sea). *Helgoländer wiss. Meeresunters* 30:400-411.
- Schuhmacher, H. 1988. Development of coral communities on artificial reef types over 20 years (Eilat, Red Sea). *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia* 3:379-384.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1963. *The mathematical theory of communication*. 1ª ed. University of Illinois Press. EU. 144 pp.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3ra ed. W. H. Freeman and Company. Nueva York. 871pp
- Solís-Weiss, V., A. P. Hernández y F. A. Solís-Marín. 2000. Muestreo del bentos. In: Métodos de muestreo en la investigación oceanográfica. A. Granados-Barba, V. Solís-Weiss y R. G. Bernal-Ramírez (eds.). Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 353-398.
- Stone, R. B., H. L. Pratt, R. O. Parker y G. E. Davis. 1979. A comparison of fish populations on an artificial artificial and natural reef in the Florida Keys. *Marine Fisheries Review* 1-11.

- Sturm, C. F., T. A. Pearce y A. Valdés. 2006. *The Mollusks: A Guide to their study, collection and preservation*. American Malacological Society. USA. 445 pp.
- Svane, I. y J. K. Petersen. 2001. On the problems of epibiosis, fouling and artificial reefs, a review. *Marine Ecology* 22(3):169-188.
- Thanner, S. E., T. L. McIntosh y S. M. Blair. 2006. Development of benthic and fish assemblages on artificial reef materials compared to adjacent natural reef assemblages in Miami-Dade County, Florida. *Bulletin Marine of Science* 78(1):57-70.
- Taylor, R. B. 1998. Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 172:37-51.
- UNESCO, 2006. Biosphere reserves worldwide list. UNESCO. URL <http://www.unesco.org/mab>
- Valverde, V. T., J. A. Meave, J. Carabias y Z. Cano-Santana. 2005. *Ecología y medio ambiente*. 1ª ed. Pearson Education. México. 230 pp.
- Veron, J. 2000. *Corals of the world*. Australian Institute of Marine Science. Vol I. 463 pp.
- Walker, S. J., T. A. Schlacher y M. A. Schlacher-Hoenlinger. 2007. Spatial heterogeneity of epibenthos on artificial reefs: fouling communities in the early stages of colonization on an East Australian shipwreck. *Marine Ecology* 28:1-11.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series* 129:301-305.
- Washburn, L., K. McClure, H. Burton y S. Bay. 2003. Spatial scales and evolution of storm water plumes in Santa Monica Bay. *Marine Environmental Research* 56:103-125.
- Wendt, P. H., d. M. Knott y R. F. Van Dolah. 1989. Community structure of the sessile biota on five artificial reefs of different ages. *Bulletin of Marine Science* 44(3):1106-1122.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Wynne, J. M. 2011. *A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: third revision*. Borntraeger Verlagsbuchhandlung Stuttgart. Alemania. 166 pp.
- Ysebaert, T. y P. M. J. Herman. 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationship with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series* 244:105-124.
- Zayas A. J. A. 2005. *Análisis temporal de la estructura comunitaria de los peces crípticos asociados a un arrecife artificial en Punta Diablo, Bahía de La Paz, B. C. S., México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. México. 84 pp.

Zintzen, V., A. Norro, C. Massin y J. Mallefet. 2008. Spatial variability of epifaunal communities from artificial hábitat: shipwreck in the Southern Bight of the North Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76:327-344.