



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**CONTRIBUCIÓN DE LA COMUNIDAD CORALINA A LA
COMPLEJIDAD TRIDIMENSIONAL EN TRES ARRECIFES CON
DIFERENTE GRADO DE CONSERVACIÓN DEL SISTEMA
ARRECIFAL VERACRUZANO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA**

P R E S E N T A:

SILVIA ANDREA CÁRDENAS MUÑIZ



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Guillermo J. Horta Puga

**Los Reyes Iztacala, Tlanepantla, Estado de
México, 2023.**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatorias y agradecimientos

Con cariño a mis padres Erica y Jesús.

Mamá, papá, este escrito se los dedico a ustedes, porque a través de su esfuerzo y dedicación, me otorgaron el privilegio de disfrutar la vida universitaria.

Mamá gracias por tu apoyo incondicional a todas horas y en todas partes. Eres la persona que más amo en esta vida, la única que quizá nunca ha dudado de mí, y quien me ha dado toda su confianza para hacer lo que creo conveniente para mí, y también por darme la comprensión para alguna que otra vez arrepentirme. He compartido contigo muchos de los mejores momentos de la universidad, pero también los más oscuros, y en todos has tenido el tino en las palabras para ponerle alto a mi tristeza o hacer más grande mi felicidad. El día de hoy llego al final de los estudios universitarios, pero no he llegado hasta aquí sola, lo he hecho contigo, en cada paso, has estado ahí y me has llenado de tu conocimiento y experiencia. Gracias por seguir conmigo.

Papá gracias por apoyarme en todo este trayecto, por irme a dejar cada semana a Iztacala solo para aligérame los viajes. Agradezco infinitamente haber y seguir contando con tu apoyo en cada nuevo camino que elegí para mí a través de la biología, eso me ha servido bastante para crecer en mi persona y seguir conociendo lugares espectaculares. Gracias por contarme tus experiencias en el rancho y por transmitirme tus conocimientos y experiencia de tu vida.

A mi hermano Arturo, por quererme siempre. Te tocó una hermana desequilibrada, pero aun así no tengo duda de que tu corazón me apoya y desea lo mejor para mí. Deseo que forjes tu propio camino y

que por delante siempre este la felicidad y el amor. Recuerda que tu único parámetro de éxito es la mejor versión de ti. Gracias por estar presente en cada logro y desacierto de mi vida.

A Peek, por dejarme darte un abrazo de amor cada vez que ya no tenía ganas de seguir estudiando o escribiendo, por bajar mis niveles de ansiedad en cada apapacho. Por ser el ser que siempre me recibirá con alegría tras pasar la puerta. Que tu vida sea larga y llena de amor.

A mis amigxs que me acompañaron en cada una de mis transmutaciones. A esa primera amiga, de la primera clase, de la primera hora de la universidad, Frida, quien siempre ha estado atenta a mis logros y desventuras, cuyo sentido del humor me aligero los días. A la efímera Milet quien fue mi compañera de locura y quien me hizo sentir que había encontrado mi sitio entre la multitud. A Joe y quienes formaron ese primer grupo de amigos con los que no pare de reír, quienes hicieron que la universidad se convirtiera en uno de mis lugares preferidos para compartir historias.

A Edna y Marifer por que trajeron nuevamente alegría a mi 5to y 6to semestre, y a pesar de mis intensidades, me siguieron queriendo, y de quienes pude aprender de la magia de sus mundos. A Manuel porque eres chido, y me sentí entendida al hablarte de los sin sentidos del sistema educativo y de la vida. A mis roomies de mi último cuarto en Iztacala, en especial a Ricardo porque la buena compañía y las enseñanzas descolonizadoras nunca se olvidan.

Al grupo 3 de la mañana por recibirme, ser cálidos y atentos conmigo y respaldarme siempre.

A mi equipo de trabajo de 2° y 3° semestre, porque juntos demostramos que 4 biólogos son mejor que uno, porque nos complementamos, juntos aprendimos a investigar, a cuestionarnos y debatir.

A esa persona que salió por completo de mi vida, pero que rompió todos los paradigmas que tenía del estudio arduo y de la universidad,

de quien aprendí que no debo darme el valor, ni a la demás gente, por los logros académicos, sino por la magia que cada uno llevamos dentro. Agradezco haber compartido contigo tantas vivencias, que el día de hoy han cambiado por completo mi forma de imaginar el futuro.

A muchos de los profesores y profesoras que me hicieron amar aún más la biología. En especial a Jorge, que en tus clases tuvimos un espacio para ser críticos de todo, relajarnos, aprender y reír. Básicamente aprendí a hacer ciencia con la mejor y la más fresca actitud.

A mi comité de revisión y a mi asesor de tesis Guillermo por tenerme paciencia para completar este escrito y apoyarme durante la pasantía en Costa Rica. Agradezco infinitamente su entusiasmo al explicar temas en clase, logró que yo quedara fascinada por las esponjas y los corales, y en general gracias a usted pude acercarme al maravilloso mundo bajo el agua.

A Chepe por permitirme formar parte del proyecto de restauración en Bahía Culebra, y darme la buena energía y paciencia para adquirir experiencia buceando en el océano. Lo que viví en Costa Rica y en el laboratorio del CIMAR “Chepelab”, será algo que recordare siempre con mucho aprecio.

A la UNAM por ofrecerme educación gratuita y de calidad. Por ser una institución que reúne las mentes más brillantes y rebeldes de nuestro país, y ser un punto donde encontré lo que más anhelaba, diversidad, cultura y excelencia.

Índice

Introducción	5
Complejidad estructural tridimensional	5
Importancia de la complejidad estructural	6
Cuantificación de la complejidad estructural	6
Método de la cinta/cadena y el índice de rugosidad	7
Escalas de medición	8
Factores que determinan la complejidad estructural de los arrecifes	8
Factores que influyen en el declive de la complejidad estructural de los arrecifes	9
Reporte del estado de la complejidad estructural en arrecifes mexicanos	10
Objetivos	11
Objetivos particulares	11
Materiales y métodos	11
Área de estudio	11
Arrecifes	12
Muestreo de campo	13
Análisis de datos	17
Resultados	20
ICR general de arrecifes	20
ICR de las especies por arrecife	21
Fluctuación en el tiempo del ICR	22
Discusión	35
Índice de contribución a la rugosidad (ICR) en los tres arrecifes	35
Aporte a la complejidad estructural de diferentes especies coralinas	36
¿La complejidad estructural de los arrecifes del SAV está disminuyendo?	39
Conclusiones	39
Referencias	40

Introducción

Los arrecifes de coral son una geoestructura formada por el acumulo y consolidación de capas de esqueletos calcáreos que, en su mayoría, pertenecen a organismos del orden Scleractinia/Cnidaria (Verón *et al.*, 2016), también conocidos como corales hermatípicos, pétreos o duros. El área principal de distribución de los arrecifes es en la zona intertropical, en regiones cercanas a la costa con aguas claras y someras (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993), sin embargo, pueden encontrarse excepciones de las condiciones de crecimiento (Horta-Puga *et al.*, 2015). Estas zonas brindan parámetros ambientales esenciales para el desarrollo de los arrecifes, como el nivel del mar, temperatura, luz, sustrato, y la exposición a la aragonita (Veron *et al.*, 2016).

Debido a su compleja estructura geomorfológica los arrecifes de coral son ecosistemas relevantes dentro de los ambientes marinos ya que contribuyen enormemente a la biodiversidad y conservación del propio sistema, además de proporcionar servicios ecosistémicos de importancia antropogénica (Tunnell *et al.*, 2007; Graham y Nash, 2013). La diversidad y la conservación son términos que están profundamente vinculados ya que los cambios en la biodiversidad pueden influir en el suministro de servicios ecosistémicos (FAO, 2021), por tanto, la conservación de los ecosistemas y su biodiversidad es fundamental para seguir obteniendo tales beneficios. Asociado a lo anterior, la complejidad tridimensional de un arrecife se ha designado como un factor ecológico indispensable para el mantenimiento de la diversidad, composición y abundancia de especies, el aporte de servicios ecosistémicos, la conservación (Álvarez-Filip *et al.*, 2009; Graham y Nash, 2013) y la propia resiliencia del ecosistema coralino (Rogers *et al.*, 2015).

Complejidad estructural tridimensional

La complejidad tridimensional se define como “los niveles de heterogeneidad e irregularidad de los elementos estructurales que componen los contornos topográficos de un sitio a estudiar” (Taniguchi *et al.*, 2003) sin embargo, este término no es de uso universal, ya que existen varios sinónimos para este concepto, tales como; complejidad estructural, complejidad arquitectónica, complejidad topográfica, heterogeneidad de hábitat, diversidad de hábitat, heterogeneidad del sustrato, heterogeneidad espacial o irregularidad del sustrato, igualmente existen variedad de definiciones y métodos para medir la complejidad (Yanovski *et al.*, 2017). En este trabajo para efectos prácticos se referirá a la complejidad tridimensional del sistema solo como **complejidad estructural**.

Importancia de la complejidad estructural

Actualmente muchas investigaciones han hecho un llamado a prestar más atención al papel de la complejidad estructural, ya que su degradación afecta distintos procesos y dinámicas dentro del ecosistema (Arias-González *et al.*, 2011; Almany, 2004; Álvarez-Filip *et al.*, 2009, Graham y Nash., 2013; Magel *et al.*, 2019; Rogers *et al.*, 2015). La razón de que este factor sea tan determinante se basa en que la heterogeneidad estructural del hábitat proporciona un sinnúmero de microhábitats, a mayor complejidad del sustrato, aumenta la formación de nichos y refugios los cuales disminuyen las tasas de encuentro entre competidores, así como entre depredadores y sus presas y, en consecuencia, reduce los efectos de la depredación y la competencia (Almany, 2004). La complejidad estructural también está fuertemente relacionada con la densidad y biomasa de peces que son aprovechados por el sector pesquero (Álvarez-Filip *et al.*, 2009; Graham y Nash, 2013).

Por otra parte, se ha reportado que entre más complejas estructuralmente sean las crestas y llanuras arrecifales, el efecto amortiguador de la erosión del propio arrecife y la costa es mayor, ya que la complejidad del arrecife funge como una barrera para que la energía de las olas se disipe antes de llegar a la línea del litoral (Sherppard *et al.*, 2005).

Para el caso del sector turístico, el buceo y el snorkel son las actividades recreacionales que representan inversiones económicas millonarias. Se sobrentiende que estas actividades se desarrollan preferentemente en arrecifes en buen estado de conservación en donde, la complejidad del hábitat está fuertemente asociada con el aumento de la abundancia de peces y otros organismos, lo cual ha sido identificada como una cualidad ecológica que los buceadores y turistas desean ver (William y Polunin, 2000). En cuanto a la resiliencia del sistema, Rogers *et al.*, (2015) señalan que niveles altos de complejidad estructural influyen en la velocidad de recuperación de los arrecifes tras perturbaciones fuertes, a diferencia de zonas cuya complejidad es baja.

Cuantificación de la complejidad estructural

A causa de que la complejidad del hábitat es un factor ecológico fundamental dentro y fuera del ecosistema, muchos investigadores han desarrollado métodos para medir los niveles de complejidad estructural de los arrecifes. A continuación, se presentan algunos de los métodos e índices más usados y citados dentro de las publicaciones científicas que abordan el tema de complejidad estructural o sus sinónimos:

- Método de Walking Dividers (Mandelbrot, 1967), utilizado para la obtención del índice de dimensión fractal (DF). Fue propuesto para medir la complejidad arrecifal (Bradbury y Reichelt, 1983) y consiste en medir el cambio de la rugosidad del sustrato

con respecto al cambio de escala de medición (McCormick, 1994). Se pretende obtener la proporción de valor de cómo varía la medida del contorno según el tamaño del elemento de medición utilizado. Esta proporción se conoce como la aproximación de la dimensión fractal.

- Método de la cadena y cinta (chain-and-tape method) (Risk, 1972), donde se obtiene el índice de rugosidad el cual se expresa como la relación entre un transecto medido con una cinta recta y la distancia que recorre una cadena fina flexible cuando se moldea a la superficie de un arrecife. A través de este método también puede obtenerse el índice DF (Yanovski *et al.*, 2017).
- Fotografía 3D. Consiste en la toma de fotografías de las superficies arrésciales para después procesar las imágenes por fotogrametría. El producto final son imágenes y modelos tridimensionales. A pesar de su precisión, su costo es elevado y se necesita personal técnico para el procesamiento de datos. Burns *et al.*, (2015) dan un ejemplo de su utilización.
- Imagen acústica. Este método consiste en la creación de imágenes y modelos tridimensionales al procesar ondas sonoras que revotan en superficies o contornos, dando una imagen del relieve, ofrece precisión y procesamiento de datos en un corto periodo de tiempo, sin embargo su costo es elevado y se necesita personal técnico (Yanovski *et al.*, 2017).

El avance tecnológico ha brindado herramientas más eficientes para medir la complejidad estructural, sin embargo, el costo de estos nuevos métodos sigue siendo una limitante para la mayoría de estudios de complejidad. Por otra parte, más investigadores están proponiendo métodos alternativos de bajo costo, eficientes y versátiles (Yanovski *et al.*, 2017).

Método de la cinta/cadena y el índice de rugosidad

A pesar de las nuevas propuestas, el método de la cinta y cadena (Risk, 1972), sigue siendo la estrategia más empleada para cuantificar la complejidad estructural de los arrecifes, principalmente por contar con una metodología simple, ser económico y capturar la rugosidad en una relación sencilla (Dustan *et al.*, 2013). La ecuación más común para explicar la relación entre la longitud constante de la cadena (a) y la longitud lineal entre los extremos de la cadena moldeada al sustrato (b) es; $r = a / b$, donde “r” es el índice de rugosidad. Para esta ecuación, una superficie arrecifal plana tenderá un valor de 1, mientras que una superficie con más relieves tenderá a 0 (McCormick, 1994). Algunos artículos utilizan un índice modificado $r = 1 - (b / a)$, donde, una superficie perfectamente plana tendría un índice de rugosidad igual a 0, mientras que valores que tienden a 1 indicarían sustratos con mayor complejidad estructural (Álvarez-Filip, 2010).

Escalas de medición

Es importante recalcar que los resultados de todos los métodos para medir la complejidad estructural, dependen de la escala de medición (McCormick, 1994). La complejidad estructural se puede medir en diversas escalas espaciales, desde nanómetros hasta kilómetros. A menudo la escala normalmente se define por el tipo de estudio ecológico y los organismos a estudiar que dependen de la heterogeneidad estructural (Yanovski *et al.*, 2017). Sin embargo, aún no existe un consenso de la escala espacial más relevante y general para medir o evaluar la complejidad del hábitat (Knudby y LeDrew, 2007), por lo cual se ha dejado a consideración del investigador y el tipo de estudio a realizar. Para el método de “cadena y cinta”, la longitud de la cadena y tamaño de los eslabones son los que determinan la escala y por lo tanto los valores del índice de rugosidad (McCormick, 1994).

Factores que determinan la complejidad estructural de los arrecifes

La complejidad estructural de los arrecifes está determinada por el tipo de especies que conforman la comunidad coralina, así como de sus respectivas abundancias y cobertura de tejido vivo (Álvarez-Filip *et al.*, 2011). Aunado a ello, se ha encontrado que las características morfológicas del coral, la tasa de crecimiento y el tamaño de la colonia pueden predecir el grado de complejidad estructural del sistema (Álvarez-Filip *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2017). Álvarez-Filip *et al.*, (2011), señalaron, para el Caribe Mexicano, que la velocidad de aumento de la complejidad dependió de la cobertura coralina determinada por la composición de la comunidad de corales, así esta complejidad aumento considerablemente en sitios donde dominan corales del género *Montastraea* y *Orbicella* spp, y en general donde dominaban especies con morfologías grandes y masiva (Álvarez-Filip *et al.*, 2009). Sin embargo, es importante recalcar que la cobertura de coral por sí sola no es un indicador fidedigno de la complejidad estructural, por diferentes motivos: 1) la pérdida de la cobertura de coral vivo no resulta inmediatamente en la pérdida de la complejidad del hábitat (Magel *et al.*, 2019), es necesario eventos de abrasión física fuertes para que la estructura calcárea reduzca significativamente su rugosidad, y 2) la cobertura de coral en un sitio puede estar determinada por especies “maleza” (ej. *Agaricia* y/o *Porites*) caracterizadas por ser colonias más pequeñas y estructuralmente menos complejas (Álvarez-Filip *et al.*, 2013).

Adicionalmente, el aporte de carbonato de calcio (CaCO_3), por parte de la comunidad coralina a la estructura arrecifal, mantienen en gran medida la complejidad estructural (Perry *et al.*, 2013). Los denominados “corales constructores de arrecifes” son un grupo de corales hermatípicos que más contribuye con el CaCO_3 al hábitat, a través del proceso de calcificación coralina (Sheppard *et al.*, 2017). Para que las estructuras arrecifales subsistan, la comunidad calcificadora debe de tener un crecimiento continuo para mantener las tasas de

acreción de CaCO_3 mayores a las de disolución y bioerosión (Chave *et al.*, 1972). Álvarez-Filip y colaboradores en (2013) reportaron, en los arrecifes del mar Caribe, que el género con mayores tasas de calcificación y extensión media (crecimiento) es *Acropora* spp. con $22.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $8.84 \pm 4.33 \text{ cm año}^{-1}$ respectivamente. Es importante recalcar que, en esta región, ninguna otra especie tiene valores tan altos de crecimiento y calcificación como *Acropora* spp, a pesar de ello, los géneros *Montastraea* y *Orbicella* spp, así como las especies *Porites astreoides*, *Agaricia agaricites* y *Siderastrea siderea* también se reconocen como importantes taxones calcificadores en el Golfo y Caribe Mexicano (Norzagaray-López *et al.*, 2018).

Estableciendo que la acumulación de CaCO_3 sostiene la complejidad estructural, este factor por sí solo no determina que una especie coralina contribuya más o menos a la complejidad, sino que, tiene que estar relacionada con los atributos morfológicos y fisiológicos de la especie (estrategia de historia de vida), para que las especies puedan ser efectivas en el mantenimiento e incluso el aumento de la complejidad estructural (Álvarez-Filip *et al.*, 2013; Darling *et al.*, 2012).

Factores que influyen en el declive de la complejidad estructural de los arrecifes

A escala global, el incremento de temperatura y la acidificación de los océanos han provocado fenómenos generalizados que afectan directa o indirectamente las estructuras tridimensionales en los arrecifes (Magel *et al.*, 2019), tal es el caso del “blanqueamiento de corales” que ha debilitado o destruido la cobertura coralina en muchas áreas del mundo, y la cual tiene una estrecha relación en la conservación de la forma y estructura física de un arrecife (Graham & Nash, 2013), ya que el tejido vivo del coral, entre otras funciones, tiene la capacidad de proteger los esqueletos calcáreos de la erosión física y biológica (Aronson y Precht, 2001). Por otra parte, los cambios en el pH de los océanos dan como resultado tasas más bajas de producción de CaCO_3 en el arrecife y su disolución, lo que potencialmente, conducirá a un colapso de estructuras arrecifales (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Sin embargo, el aumento de nutrientes y fertilizantes a los océanos los cuales llegan a través de las aguas residuales o escorrentías, el incremento de los sedimentos y turbidez, la contaminación, el turismo destructivo, la pesca excesiva, y la extracción de sustrato coralino como material de construcción, son factores locales de estrés que pueden ser igualmente destructivos (Álvarez-Filip, 2010), por ejemplo, se han reportado cambios en la comunidad coralina, donde los principales taxones constructores de arrecifes, están siendo sustituidos por corales estructuralmente menos complejos, pero al ser tolerantes al estrés, comienzan a dominar los arrecifes, tal es el caso de *Agaricia* spp. (Darling *et al.*, 2012 y Álvarez-Filip *et al.*, 2013). También se ha observado que cada vez más arrecifes están siendo dominados por macroalgas las cuales compiten con los corales por el espacio y la luz, registrándose en arrecifes más

perturbados un cambio de especies de coral a macroalgas, sustituyendo en gran medida a los corales constructores de arrecifes (Horta-Puga *et al.*, 2020).

Reporte del estado de la complejidad estructural en arrecifes mexicanos

Actualmente la cuantificación de la complejidad estructural puede ser una herramienta de seguimiento decisiva para la conservación y la gestión de los ecosistemas arrecifales (Yanoski *et al.*, 2017), teniendo en cuenta que en los últimos años la estructura de los arrecifes ha ido en declive (Perry *et al.*, 2013). En el Caribe Mexicano se reportaron tres fases de aplanamientos entre 1969 a 2008, donde el índice de rugosidad paso de 2.5 a 1.2, los valores cercanos a 1 representan superficies completamente planas. Se destaca que las fases de aplanamiento coinciden con eventos a gran escala que han afectado a los arrecifes del Caribe (blanqueamiento, calentamiento de las aguas marinas) y la desaparición de especies que contribuyen altamente a la rugosidad, tal es el caso de corales ramificados grandes como *Acropora spp.* (Green *et al.*, 2008; Álvarez-Filip *et al.*, 2009).

Considerando el aumento de estudios de la complejidad estructural a nivel mundial (anteriormente citados), en México, los trabajos que consideran la determinación de la complejidad estructural se han realizado mayoritariamente en la región del Caribe Mexicano (Álvarez-Filip *et al.*, 2009, 2011, 2013), sin embargo, otra región fundamental de ecosistemas arrecifales se encuentra en el Golfo de México, donde hasta la fecha, no se tienen investigaciones que aborden el estado de la complejidad estructural de los arrecifes.

Los estudios respecto a la complejidad estructural se vuelven imperativos ya que los arrecifes del Golfo de México, en concreto los del Estado de Veracruz, han sufrido pérdidas significativas de su comunidad coralina, donde se ha reportado la pérdida de más del 80% de la población de *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* (SEMARNAT, 2018). Recientemente varios arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) han presentado un cambio en el dominio de especies, de corales hermatípicos a macroalgas, el cual ha determinado su grado de conservación (Horta-Puga *et al.*, 2020). Además, estos arrecifes se desarrollan en condiciones ambientales particulares, y por su localización, están sometidos a diferentes y constantes perturbaciones antropogénicas (Horta-Puga *et al.*, 2015). Todo este conjunto de condiciones pudiera estar afectando, en mayor o menor grado, la composición de su comunidad coralina y por lo tanto su complejidad estructural.

Por tales motivos en este trabajo se plantea que los arrecifes con diferente grado de conservación presentarán diferencias en su complejidad estructural, sin embargo, ¿La complejidad estructural será significativamente diferente entre todos los niveles de conservación que presentan los arrecifes en el SAV?, ¿Cuáles son las especies coralinas que contribuyen positivamente a la complejidad estructural en arrecifes con diferente grado de

conservación? y, de acuerdo con los resultado obtenidos, ¿La complejidad estructural de los arrecifes Veracruzanos está disminuyendo?

Objetivos

- Determinar el grado de contribución de la comunidad coralina a la complejidad estructural en el SAV, en tres arrecifes con diferente estado de conservación.

Objetivos particulares

- Calcular a través de un índice el valor de la contribución de la comunidad coralina a la rugosidad del arrecife.
- Comparar el índice de contribución de la comunidad coralina entre arrecifes con diferente grado de conservación.
- Identificar las especies coralinas que más contribuyen a la complejidad estructural en tres arrecifes con diferente grado de conservación.
- Identificar si la contribución de la comunidad coralina a la complejidad estructural disminuyo a través del de tiempo en tres arrecifes con diferente grado de conservación.

Materiales y métodos

Área de estudio

Por su localización geográfica e importancia ecológica, mediante Decreto Oficial Mexicano en 1992, el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) fue declarado como área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional (DOF, 1992). Sin embargo, en el año 2012 se declaró Parque Nacional y se modificó el polígono de delimitación y superficie de extensión (DOF, 2012). Actualmente este sistema está localizado sobre la plataforma continental al centro-Sur del Golfo de México, frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado, entre 19° 02' - 19° 15' N y los 95° 47' - 96° 12' O. Cuenta con una superficie 65,516 hectáreas (DOF, 2012). Está compuesto por 23 arrecifes emergentes que en su gran mayoría son de tipo plataforma (Ortiz-Lozano *et al.*, 2018). Cada arrecife presenta cuatro zonas geomorfológicas bien desarrolladas: talud posterior (sotavento), cresta arrecifal, planicie arrecifal y talud frontal (barlovento) (Lara *et al.*, 1992; Tunnell *et al.* 2007). Los

arrecifes del SAV se dividen en dos grupos, Norte y Sur, debido a la desembocadura del río Jamapa, lo que determina que la zona marina reciba grandes descargas fluviales, las cuales arrastran grandes cantidades de nutrientes, materia orgánica, sedimentos y contaminantes provenientes de la porción continental del Estado de Veracruz (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993; Horta-Puga, 2007; Tunnell *et al.*, 2007). En cuanto a la riqueza de especies, dentro del SAV se han registrado un total de 37 especies de corales hermatípicos, 36 escleractinios y 1 mileporino (Horta-Puga *et al.*, 2007).

Los arrecifes del SAV están sometidos a factores de estrés locales, tanto naturales como antropogénicos, tal es el caso de altas concentraciones de sedimentos suspendidos en la columna de agua, mortandad masiva de *Acropora* y *Diadema antillarum* (herbívoro), contaminación química, reciente ampliación del Puerto de Veracruz que implica dragado y relleno de tierras de fondo y tráfico marítimo, también hay amenaza por la sobrepesca y la realización de actividades recreativas no sustentables, que en la mayoría de los casos, implican el uso de transporte en lanchas motorizadas (Gutiérrez-Ruíz *et al.*, 2011; Horta Puga *et al.*, 2015), debido a estas perturbaciones el crecimiento y el desarrollo arrecifal actualmente se encuentran amenazados. Los efectos de las perturbaciones antropogénicas se han visto reflejados en el decremento general de la riqueza específica, abundancia, densidad y cobertura de las comunidades que habitan el ecosistema arrecifal, sin embargo, destaca la disminución de las principales especies de corales constructores de los arrecifes (Horta-Puga *et al.*, 2017). A pesar de lo anterior, se ha registrado que la cobertura coralina promedio se ha mantenido estable $\approx 19.1\%$, el cual en general, es más alta que en los arrecifes del Caribe Mexicano, no obstante, presenta un menor número de especies (Horta-Puga *et al.*, 2007, 2015, 2020).

Arrecifes

Para este proyecto fueron seleccionados tres arrecifes bien desarrollados de tipo plataforma y con diferente estado de conservación (Fig. 1); Isla de Enmedio (IE), Isla Verde (IV) e Isla de Sacrificios (IS) (Fig. 2 A-C). El grado de conservación de los arrecifes se estableció de acuerdo a la escala de conservación/degradación propuesta por Horta-Puga y colaboradores (2020), (Tabla 1). Dicha escala está en función de la cobertura de 2 grupos funcionales; 1) “RB” organismos constructores de arrecifes (corales y algas coralinas crustosas) y 2) “FM” macroalgas carnosas sin capacidad de calcificación (Smith *et al.*, 2016). Los arrecifes dominados por RB están antropogénicamente menos impactados por lo tanto se encuentran activamente creciendo o acumulando una estructura de CaCO_3 , considerándose arrecifes sanos o con mejor estado de conservación. Por el contrario, un arrecife degradado está dominado por el FM (Horta-Puga *et al.*, 2020).

Tabla 1
Características de los arrecifes de estudios dentro del Sistema Arrecifal Veracruzano (Horta Puga *et al.*, 2017)

Arrecife	Localización	Distancia a la costa (Km)	Grupo	Grado de conservación
Isla de Enmedio	19°11'50" N 96°04'06" O	6.2	Sur	Conservado
Isla Verde	19°11'50" N 96°04'06" O	5.3	Norte	Moderado
Isla Sacrificios	19°10'26" N 96°05'32" O	1.4	Norte	Degradado



Figura 1. Localización de los tres arrecifes de estudio dentro del SAV (señaladas con estrellas blancas), Google Earth®.

Muestreo de campo

La metodología de muestreo y los datos utilizados en el presente trabajo, fueron obtenidos del proyecto CONABIO No. GM005: Sistema Arrecifal Veracruzano, Condición Actual y Programa Permanente de Monitoreo, segunda etapa (Horta-Puga *et al.*, 2017). La base de

datos puede consultarse en la página web de CONABIO: <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos.cgi?Letras=GM&Numero=5>

Se realizaron 12 campañas de muestreo ecológico (C01-C13), entre los años 2009 y 2015, con una periodicidad aproximada de 6 meses, efectuándose cada año preferentemente en las temporadas de secas (marzo-abril) y lluvias (septiembre-octubre) (Tabla 2). Para todos los arrecifes la campaña “C06” no se realizó por problemas logísticos. En el arrecife Isla Sacrificios no se efectuaron los muestreos de la campaña “C11” debido a condiciones, meteorológicas y oceanográficas, adversas. La ubicación de las estaciones de muestreo ecológico para cada arrecife se ilustra en la (Fig.2 A-C). El esfuerzo de muestreo implicó 120 h/hombre de trabajo subacuático (6 buzos x 2 inmersiones diarias x 10 días efectivos de trabajo, uno por arrecife), lo cual significó un estimado de 1540 h/hombres totales acumuladas de trabajo subacuático.

Tabla 2
Fechas de realización de las campañas de muestreo (2009-2015)

Campaña	Fecha	Año
C01	21/Sep–02/Oct	2009
C02	20–26/Abr	2010
C03	18–27/Oct	2010
C04	18–21/Jun	2011
C05	10–22/Oct	2011
C07	14–24/Oct	2012
C08	13–22/Mar	2013
C09	23/Sep–03/Oct	2013
C10	18–27/Mar	2014
C11	17–20/Oct	2014
C12	18–26/Mar	2015
C13	18–26/Sep	2015



Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo ecológico en los arrecifes A) Isla Verde, B) Isla Sacrificios y C) Isla de Enmedio, SAV. Google Earth®.

Los muestreos ecológicos se realizaron en la zona del talud de sotavento, entre una profundidad de 9 a 12 m (Fig. 3). Para determinar la composición de la comunidad coralina, en cada estación de muestreo se utilizó un transecto en línea con una longitud de 10 m. Se realizó un número de transectos que alcanzaran a cubrir al menos 100 colonias de coral vivo, número mínimo considerado representativo para estudios de comunidades coralinas (Horta-Puga *et al.*, 2015). Los transectos se ubicaron paralelamente a la línea de cresta y/o al contorno del talud arrecifal. De cada colonia coralina se efectuaron mediciones con un tubo de PVC de 1 m de largo, marcado cada 5 cm. Por cada colonia de coral bajo el transecto, se obtuvieron los siguientes datos; especie, longitud de intercepción (distancia, en cm, bajo la línea del transecto) y altura (Fig. 4 A-B).

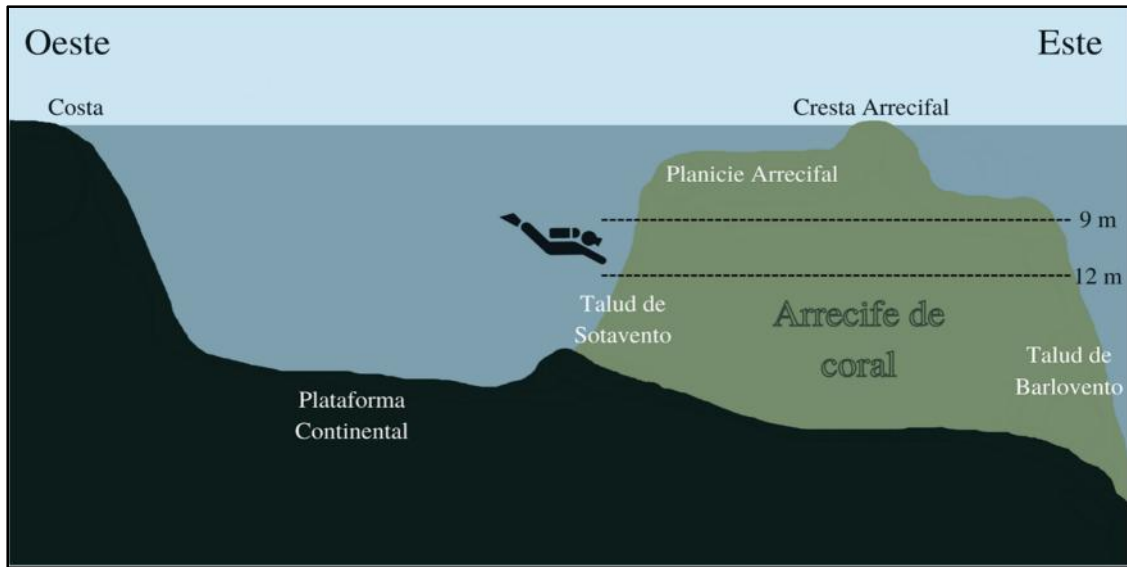


Figura 3. Geomorfología arrecifal de un arrecife de tipo plataforma y profundidad de las estaciones de muestreo efectuadas en los arrecifes del SAV.

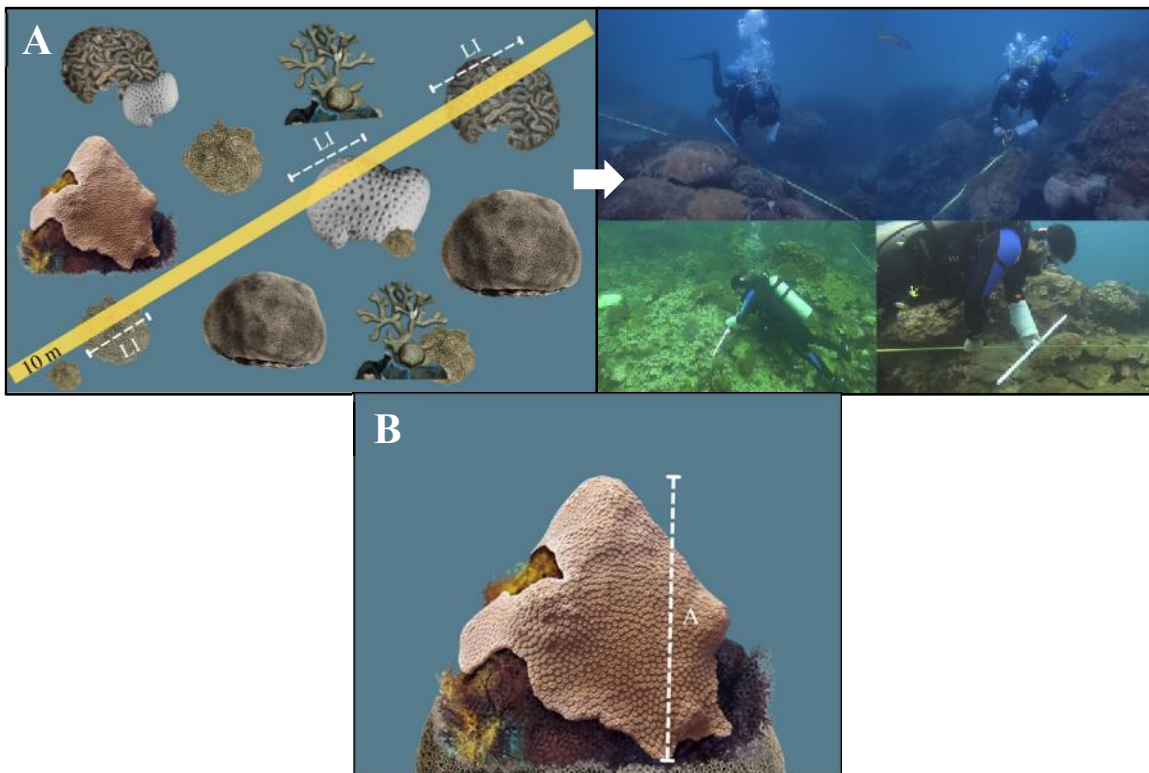


Figura 4. A) Transecto en línea utilizado en el muestreo ecológico y toma de datos de longitud de intercepción "LI". B) medición de altura "A" por cada colonia coralina. Imagen modificada de Horta-Puga *et al.*, (2017).

Análisis de datos

Por cada transecto se procesaron los datos de longitud de intercepción (LI) y altura (A) para obtener; (1) **circunferencia del hemicírculo**, y a partir de ello (2) la aproximación al **índice de contribución a la rugosidad (ICR)**.

- 1) **Circunferencia del hemicírculo (C)**. Los corales presentan formas irregulares, pero bajo el supuesto de que a esta profundidad los corales crecen a la misma velocidad en todas direcciones (excepto hacia el sustrato), para efectos prácticos, en este trabajo se consideró que un coral crece y posee una forma hemiesférica. Para calcular la hemicircunferencia del coral, se obtuvo un *diámetro promedio (D)*, considerando las medidas tomadas en campo. “LI” representó el diámetro de la colonia, y “A” representó el radio de la colonia. Así “D”, para cada colonia, se determinó con la siguiente fórmula.

$$D = (LI + 2A) / 2$$

Nota: La razón por la que se consideró el radio dos veces fue para completar el diámetro, de esta manera, se tenía el “diámetro 1” (LI) y el “diámetro 2” (representado por 2 veces la altura del coral). Finalmente se obtuvo un promedio de ambos diámetros.

Para el cálculo de la circunferencia del hemicírculo (C) se empleó la fórmula para determinar la circunferencia de un círculo, dividida entre dos para obtener el perímetro del hemicírculo. Este cálculo se efectuó para cada colonia coralina. La fórmula utilizada es la siguiente:

$$C = (2\pi (D/2))/2$$

$$C = (\pi D)/2$$

- 2) **Aproximación al Índice de Contribución a la Rugosidad (ICR)**. Este índice se calculó, considerando una modificación del método de la cadena (Risk, 1972). A través de esta modificación, el índice de rugosidad (IR) se calcula como el inverso de la relación entre la **longitud de la cadena (a)**, la cual se amolda al contorno de la superficie coralina y cuyo largo tiene una medida constante, y la **longitud lineal (b)** que es la medida de la longitud de la cadena de un extremo a otro una vez amoldada al contorno. La medida de “b” se determina con ayuda de una cinta métrica graduada (Álvarez-Filip, 2010), (Fig. 5 A). La fórmula modificada se muestra a continuación:

$$IR = 1 - (b/a)$$

Para este trabajo se sustituyeron las variables de la fórmula de IR con equivalentes. Por lo tanto, la aproximación al índice de rugosidad (**ICR**) se calculó considerando como **longitud lineal** la longitud constante del transecto empleado en campo (**LL=10m**), y lo que varía es la **longitud de una cadena hipotética (LC)** (Fig. 5 B). Por lo tanto:

$$\begin{aligned} b &\Leftrightarrow LL \\ a &\Leftrightarrow LC \end{aligned}$$

La longitud de la cadena hipotética se calculó bajo el supuesto de que el sustrato marino es plano y, dado que se conoce el número las colonias que interceptaron el transecto, además de la circunferencia de los hemicírculos de cada una de ellas. Por lo tanto, **LC** se determinó sumando a la longitud lineal (**LL**); la sumatoria de las hemicircunferencias (**C**) de todas las colonias en el transecto, menos la sumatoria de la longitud de intercepción (**LI**) de las mismas colonias. Así el valor de la aproximación del índice de rugosidad (**ICR**) para cada transecto se calculó usando las siguientes fórmulas:

$$LC = LL + \Sigma C - \Sigma LI$$

$$ICR = 1 - (LL/LC)$$

Los valores de **ICR** se ubican entre cero y uno, mientras más alto es el valor de **ICR** ($\Rightarrow 1$), mayor es la complejidad tridimensional. Una superficie plana tendrá un valor de 0.

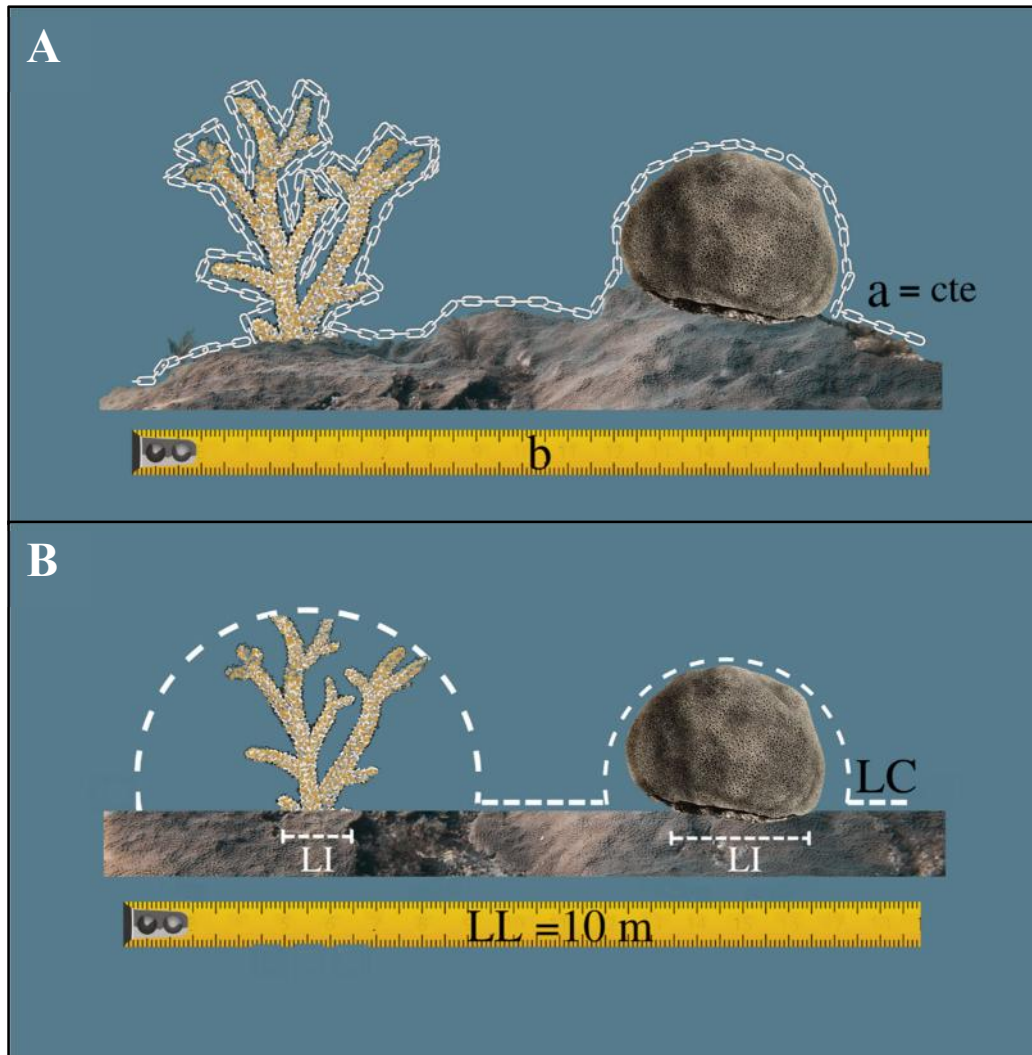


Figura 5. A) Representación del método de la cadena para medir la complejidad estructural en un arrecife (Risk, 1972). B) Metodología utilizada en el presente trabajo. a = longitud constante de la cadena, b = longitud lineal, LC = la cadena hipotética que debe contornear el sustrato coralino y LL = longitud lineal del transecto.

Para el análisis de datos utilizaron los programas Microsoft Excel y PAST (Paleontological Statistics). Se determinaron los índices para las siguientes líneas de trabajo:

- ICR general de Arrecifes

Se obtuvo el ICR por cada uno de los transectos que conformaban cada campaña, por lo tanto, en la sumatoria de los hemicírculos solo se consideró el número de corales bajo el respectivo transecto. Para obtener el ICR por campaña se promedió el ICR de los transectos que comprendían cada campaña de muestreo. Este procedimiento se realizó para cada uno de los arrecifes.

Finalmente se determinaron estadísticamente diferencias entre medias de los ICR generales por medio de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. *Post hoc*, se aplicó la prueba de Mann-Whitney para encontrar diferencias entre pares de medias.

- ICR de las especies por campañas

En los respectivos transectos se realizó la sumatoria de los hemicírculos considerando los corales pertenecientes a una misma especie. Para obtener el ICR de las especies por campaña, se promedió el ICR de la especie en particular a lo largo de todos los transectos que comprendían dicha campaña.

- ICR de las especies por arrecife

Se promediaron los ICR por especie de todas las campañas que conformaron los respectivos arrecifes.

- Declive del ICR

Por medio de un gráfico se analizará la fluctuación de los ICR a través del tiempo.

Resultados

Durante el periodo 2009-2015 se realizaron un total de 12 campañas de muestreo ecológico, mismas en las que se efectuaron un total de 274 transectos y se contabilizaron 5,694 colonias coralinas. Los arrecifes donde se contabilizaron las campañas con más colonias coralinas (cc) fueron; Isla de Enmedio (C09 - 375cc), Isla Verde (C13 - 248 cc) e Isla de Sacrificio (C13 - 202cc). En el arrecife Isla de Sacrificios se realizó el mayor número de transectos con un total de 101, sin embargo, en este arrecife se contabilizó el menor número de colonias coralinas, 1,546 en su totalidad. En contraste, en el arrecife Isla de Enmedio se realizaron un menor número de transectos (76), sin embargo, se contabilizó el mayor número de colonias coralinas, 2,206 en su totalidad. El número de transectos realizados varía en cada arrecife, sin embargo, en promedio se efectuaron 8 ± 1.4 transectos por campaña y, en promedio se encontraron 162 ± 21.6 colonias coralinas por arrecife (Tabla 3).

ICR general de arrecifes

Los valores más altos del ICR fueron registrados durante el año 2011, en las campañas C04 y C05, donde; Isla de Enmedio C04 (0.34 ± 0.11), en Isla Verde C4 (0.46 ± 0.18) e Isla Sacrificios C5 (0.34 ± 0.12). Por otra parte, los valores más bajos de ICR se registraron en diferentes años, donde; Isla de Enmedio 2009, C01 (0.20 ± 0.08), Isla Verde 2010, C02 (0.18 ± 0.10) e Isla Sacrificios 2015, C13 (0.16 ± 0.08). Tabla 4-6.

Para cada arrecife se determinaron los ICR generales a través del promedio de los ICR de todas sus respectivas campañas, es así como el ICR general más alto se generó en Isla Verde (0.32 ± 0.10), seguido de Isla de Enmedio (0.28 ± 0.05) e Isla Sacrificios (0.22 ± 0.05). (Fig. 6). A través de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis se determinó que existen diferencias significativas entre los ICR generales de los arrecifes, donde $p = 0.009353 \leq \alpha = 0.05$. *Post hoc*, a través de la prueba de Mann-Whitney, se determinó que el ICR general del arrecife Isla Sacrificios es estadísticamente diferente respecto a los ICR generales de los arrecifes Isla de Enmedio e Isla Verde, por lo tanto, se puede concluir que la comunidad coralina de Isla Sacrificios es la que menos aporta a la complejidad estructural del arrecife.

ICR de las especies por arrecife

En el conjunto de arrecifes la comunidad coralina estuvo conformada por un total de 26 especies de coral scleractinio, y 1 meliporino, de las cuales 21 especies fueron compartidas entre arrecifes. (Tablas 7- 9). Dentro del arrecife Isla Verde se contabilizaron 23 especies de coral, de las cuales, a diferencia del arrecife Isla de Enmedio, no se registraron las especies *A. cervicornis* ni *M. ferox* (Tabla 7). En el arrecife Isla de Enmedio se contabilizaron 24 especies de coral, donde la especie *A. cervicornis* solo se encontró en este sitio, mientras que, no se presentaron las especies *P. clivosa* ni *O. diffusa*, además de que no se identificaron varias especies del genero *Agaricia* (Tabla 8). Dentro del arrecife Isla Sacrificios se encontraron 24 especies coralinas (Tabla 9). Es importante recalcar que todas las especies registradas en las Tablas 7-9 fueron contabilizadas en los transectos, sin embargo, muchas de ellas tuvieron un ICR muy bajo con valores cercanos a 0.

Dentro de la comunidad coralina *C. natans*, *M. cavernosa*, *O. faveolata*, *O. annularis*, *O. franksi*, *S. siderea* y *S. intersepta*, son las especies que presentan una mayor contribución a la complejidad estructural en los arrecifes del SAV (Fig. 7).

Observando el aporte de las especies a la complejidad estructural, se encontró que la especie *O. faveolata* generó una mayor contribución a la rugosidad en los dos arrecifes más conservados, Isla de Verde (0.16 ± 0.09) e Isla de Enmedio (0.12 ± 0.04), mientras que en Isla Sacrificios su contribución fue notablemente menor (0.02 ± 0.03). Por otra parte, la especie con mayor ICR en Isla Sacrificios fue *M. cavernosa* (0.08 ± 0.06). La especie *S. intersepta* presentó el menor ICR en los arrecifes Isla Verde (0.03 ± 0.02) e Isla Sacrificios (0.02 ± 0.01), mientras que *O. franksi* (0.02 ± 0.02) contribuyó menos en el arrecife Isla de Enmedio. Resalta que los ICR de los arrecifes Isla Verde e Isla Sacrificios fueron producto de las mismas 5 especies coralinas, sin embargo, en el arrecife Isla de Enmedio los ICR estuvieron determinados por todas las especies del genero *Orbicella* reportadas en este trabajo, además de que no destacaron las especies *S. siderea* ni *S. intersepta* las cuales si se encontraron en los demás arrecifes (Fig. 7).

Aunque en este trabajo solo se destacaron las 5 especies con mayor ICR, en las tablas 7-9 se pueden encontrar los índices de contribución a la complejidad de cada una de las especies registradas para cada arrecife.

Fluctuación en el tiempo del ICR

Los tres arrecifes en estudio presentaron fluctuaciones en sus ICR a través del tiempo, lo cual nos indica que la complejidad estructural no tendió al declive en este periodo (Fig. 8). Durante el año 2011 las campañas, C04 y C05, registraron los mayores ICR para los arrecifes Isla Verde (0.46 ± 0.18) e Isla de Enmedio (0.34 ± 0.11), mientras que, el ICR más alto para el arrecife Isla Sacrificios (0.28 ± 0.11) se presentó durante la campaña C08 en el año 2013. Por el contrario, los ICR más bajos se presentaron en las campañas; C02 en Isla Verde (0.18 ± 0.10) en el año 2010, C01 en Isla de Enmedio (0.20 ± 0.08) en el año 2009 y C13 en Isla Sacrificio (0.16 ± 0.08) en el año 2015. Como se puede observar, los valores de ICR por campañas tampoco muestran una tendencia clara.

Es importante aclarar que al no realizarse la campaña C06, fue necesario promediar los datos de ICR de los muestreos C05 y C07, de igual modo, para Isla Sacrificios se promediaron los ICR de C10 y C12 para obtener un valor en C11, sin embargo, estas cifras solo se estimaron para efectos prácticos del gráfico (Fig. 8).

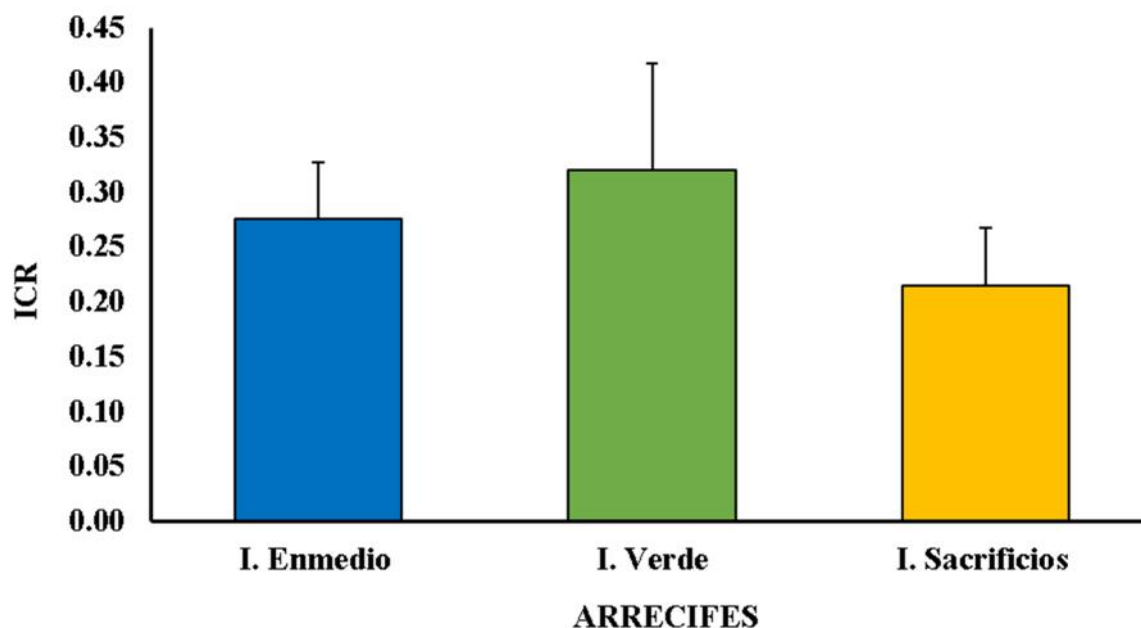


Figura 6. Índice de contribución general de la comunidad coralina a la rugosidad por arrecifes del SAV.

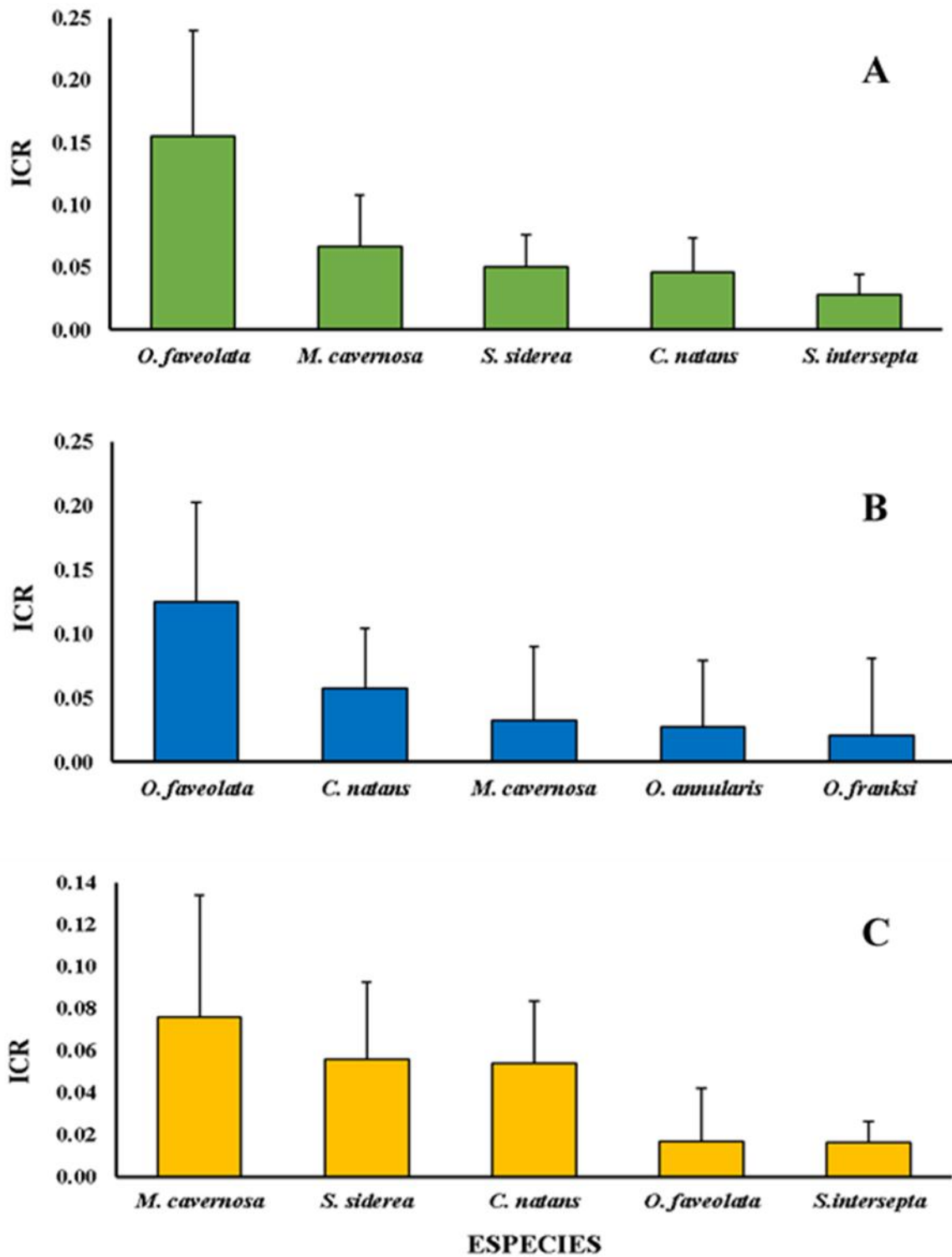


Figura 7. Especies de la comunidad coralina con mayor índice de contribución a la rugosidad arrecifal. Isla Verde (A), Isla de Enmedio (B) e Isla de Sacrificios (C).

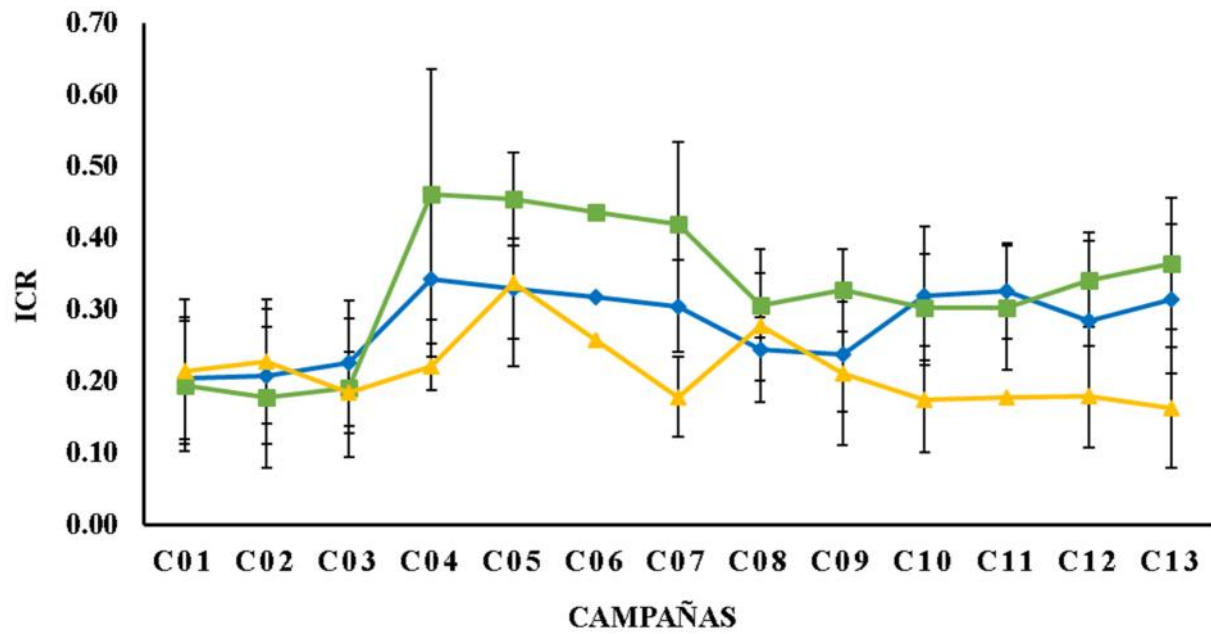


Figura 8. Índice de contribución a la rugosidad (ICR), en los arrecifes Isla de Enmedio (azul), Isla verde (verde) e Isla Sacrificios (amarillo), a través de las campañas de muestreo.

Tabla 3

Número de transectos ^a y número total de colonias coralinas ^b contabilizadas durante las campañas de muestreo en tres arrecifes del SAV

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08
I. Enmedio	5 (120)	8 (163)	6 (148)	6 (154)	7 (175)	6 (122)	9 (221)
I. Verde	8 (103)	9 (125)	6 (100)	7 (149)	14 (238)	6 (149)	9 (172)
I. Sacrificios	13 (160)	8 (118)	13 (140)	6 (121)	6 (115)	12 (138)	9 (164)
Total	26 (383)	25 (406)	25 (388)	19 (424)	27 (528)	24 (409)	27 (557)

^a El conteo de transectos se muestra fuera de los paréntesis.

^b El conteo de corales se muestra dentro del paréntesis.

Continuación Tabla 3

Número de transectos ^a y número total de colonias coralinas ^b contabilizadas durante las campañas de muestreo en tres arrecifes del SAV

	C09	C10	C11	C12	C13	Promedio	Total
I. Enmedio	7 (315)	6 (178)	6 (197)	4 (182)	6 (231)	6 ± 1.3 (184 ± 53.6)	76 (2206)
I. Verde	9 (233)	7 (119)	6 (139)	6 (167)	10 (248)	8 ± 2.4 (162 ± 52.0)	97 (1942)
I. Sacrificios	6 (88)	8 (108)		9 (192)	11 (202)	9 ± 2.7 (141 ± 35.7)	101 (1546)
Total	22 (636)	21 (405)	12 (336)	19 (541)	27 (681)	8 ± 1.4 (162 ± 21.6)	274 (5694)

^a El conteo de transectos se muestra fuera de los paréntesis.

^b El conteo de corales se muestra dentro del paréntesis.

Tabla 4

Índice de contribución a la rugosidad (ICR) de la comunidad coralina en el arrecife Isla Verde

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08	C09	C10	C11	C12	C13	Promedio
T1	0.08	0.29	0.09	0.78	0.33	0.53	0.29	0.29	0.17	0.29	0.42	0.20	
T2	0.16	0.24	0.06	0.20	0.43	0.30	0.29	0.34	0.34	0.17	0.33	0.40	
T3	0.30	0.06	0.18	0.46	0.40	0.25	0.33	0.20	0.33	0.30	0.26	0.37	
T4	0.32	0.06	0.27	0.40	0.50	0.45	0.30	0.37	0.39	0.30	0.32	0.30	
T5	0.18	0.21	0.29	0.48	0.52	0.45	0.28	0.39	0.25	0.44	0.42	0.23	
T6	0.08	0.04	0.25	0.50	0.49	0.53	0.22	0.33	0.29	0.31	0.30	0.45	
T7	0.17	0.20		0.40	0.44		0.33	0.31	0.36			0.40	
T8	0.25	0.26			0.38		0.34	0.39				0.47	
T9		0.24			0.47		0.37	0.33				0.44	
T10					0.45							0.37	
T11					0.44								
T12					0.42								
T13					0.50								
T14					0.59								
ICR	0.19±0.09	0.18±0.10	0.19±0.10	0.46±0.18	0.45±0.06	0.42±0.12	0.31±0.05	0.33±0.06	0.30±0.07	0.30±0.09	0.34±0.07	0.36±0.09	0.32±0.10

T₁₋₁₄ = transectos. C = campaña. ICR = Promedio del índice de contribución a la rugosidad.

Tabla 5

Índice de contribución a la rugosidad (ICR) de la comunidad coralina en el arrecife Isla de Enmedio

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08	C09	C10	C11	C12	C13	Promedio
T1	0.16	0.18	0.22	0.38	0.35	0.35	0.33	0.25	0.16	0.23	0.24	0.31	
T2	0.13	0.09	0.37	0.30	0.42	0.36	0.26	0.38	0.38	0.34	0.15	0.24	
T3	0.17	0.12	0.25	0.23	0.37	0.24	0.23	0.15	0.31	0.30	0.33	0.31	
T4	0.23	0.13	0.16	0.24	0.34	0.25	0.30	0.28	0.29	0.29	0.41	0.17	
T5	0.34	0.21	0.11	0.42	0.30	0.38	0.18	0.18	0.45	0.38		0.44	
T6		0.33	0.24	0.50	0.32	0.24	0.24	0.27	0.34	0.42		0.42	
T7		0.25			0.20		0.20	0.16					
T8		0.34					0.24						
T9							0.39						
ICR	0.20±0.08	0.21±0.09	0.23±0.09	0.34±0.11	0.33±0.07	0.30±0.06	0.24±0.04	0.24±0.08	0.32±0.10	0.33±0.07	0.28±0.11	0.32±0.10	0.28±0.05

T₁₋₉ = transectos. C = campaña. ICR = Promedio del índice de contribución a la rugosidad.

Tabla 6
Índice de contribución a la rugosidad (ICR) de la comunidad coralina en el arrecife Isla Sacrificios

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08	C09	C10	C11	C12	C13	Promedio
T1	0.25	0.22	0.22	0.23	0.28	0.26	0.30	0.30	0.12		0.14	0.10	
T2	0.15	0.26	0.20	0.25	0.20	0.20	0.34	0.22	0.24		0.15	0.06	
T3	0.16	0.34	0.20	0.23	0.42	0.13	0.24	0.35	0.09		0.09	0.11	
T4	0.15	0.09	0.26	0.21	0.23	0.07	0.34	0.16	0.21		0.26	0.13	
T5	0.42	0.20	0.18	0.24	0.41	0.23	0.32	0.14	0.14		0.18	0.04	
T6	0.21	0.16	0.25	0.16	0.49	0.18	0.41	0.10	0.16		0.19	0.22	
T7	0.11	0.34	0.16			0.22	0.28		0.13		0.30	0.22	
T8	0.25	0.21	0.27			0.19	0.23		0.31		0.09	0.20	
T9	0.35		0.18			0.22	0.04				0.21	0.31	
T10	0.30		0.16			0.17						0.25	
T11	0.15		0.11			0.10						0.16	
T12	0.06		0.11			0.16							
T13	0.23		0.10										
ICR	0.21±0.10	0.23±0.09	0.18±0.06	0.22±0.03	0.34±0.12	0.18±0.06	0.28±0.11	0.21±0.10	0.17±0.07		0.18±0.07	0.16±0.08	0.22±0.05

T₁₋₁₃ = transectos. C = campaña. ICR = Promedio del índice de contribución a la rugosidad.

Tabla 7
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla Verde

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08
<i>Agaricia agaricites</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00
<i>Agaricia fragilis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia humilis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.01±0.02	0.00±0.01
<i>Colpophyllia natans</i>	0.03 ±0.03	-0.01 ±0.04	0.07 ±0.13	0.06±0.05	0.09±0.06	0.05±0.05	0.02±0.02
<i>Leptoseria cucullata</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Madracis decactis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.02±0.02	0.00±0.00	0.02±0.02	0.03±0.05
<i>Manicina areolata</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.02	0.00±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.07 ±0.07	0.07 ±0.08	0.00 ±0.00	0.09±0.12	0.16±0.10	0.07±0.09	0.04±0.05
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Oculina diffusa</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Orbicella annularis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.02±0.06	0.01±0.04	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Orbicella faveolata</i>	0.08 ±0.11	0.06 ±0.06	0.06 ±0.17	0.25±0.11	0.31±0.09	0.27±0.12	0.07±0.07
<i>Orbicella franksi</i>	0.00 ±0.00	0.05 ±0.09	0.00 ±0.01	0.00±0.00	0.02±0.06	0.04±0.05	0.07±0.09
<i>Porites astreoides</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.01
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.02
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.02±0.05	0.00±0.00	0.01±0.03	0.04±0.07
<i>Siderastrea siderea</i>	0.03 ±0.03	0.01 ±0.02	0.04 ±0.04	0.04±0.05	0.04±0.04	0.07±0.03	0.07±0.05
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.01 ±0.01	0.01 ±0.02	0.01 ±0.02	0.02±0.02	0.02±0.03	0.06±0.06	0.04±0.03

C = Campaña.

Continuación Tabla 7
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla Verde (PNSAV)

	C09	C10	C11	C12	C13	ICR <i>sp.</i>
<i>Agaricia agaricites</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia fragilis</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia humilis</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.01±0.01	0.00 ±0.01	0.01±0.02	0.02±0.04	0.02±0.05	0.01±0.01
<i>Colpophyllia natans</i>	0.05±0.03	0.06 ±0.03	0.03±0.04	0.03±0.03	0.07±0.08	0.05±0.03
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Madracis decactis</i>	0.01±0.01	0.01 ±0.01	0.02±0.02	0.03±0.03	0.01±0.01	0.01±0.01
<i>Manicina areolata</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.08±0.10	0.06 ±0.10	0.04±0.06	0.02±0.05	0.11±0.10	0.07±0.04
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Oculina diffusa</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Orbicella annularis</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01
<i>Orbicella faveolata</i>	0.15±0.09	0.16 ±0.10	0.10±0.12	0.19±0.09	0.17±0.12	0.16±0.09
<i>Orbicella franksi</i>	0.01±0.02	0.00 ±0.00	0.04±0.09	0.00±0.01	0.05±0.08	0.02±0.02
<i>Porites astreoides</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.01±0.03	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.00±0.01	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.01±0.02	0.01 ±0.02	0.00±0.00	0.01±0.02	0.00±0.00	0.01±0.01
<i>Siderastrea siderea</i>	0.07±0.06	0.05 ±0.05	0.08±0.06	0.09±0.05	0.02±0.02	0.05±0.03
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.03±0.04	0.02 ±0.01	0.05±0.04	0.04±0.03	0.04±0.04	0.03±0.02

C = Campaña, ICR *sp.* = Promedio del índice contribución a la rugosidad por especie.

Tabla 8
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla de Enmedio

	C01	C02	C03	C04	C05	C07	C08
<i>Acropora cervicornis</i>	0.01 ± 0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia agaricites</i>	0.00 ± 0.01	0.00±0.00	0.01 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00±0.00	0.01±0.01
<i>Agaricia fragilis</i>	0.01 ± 0.02	0.00±0.00	0.01 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.01±0.02
<i>Agaricia humilis</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.01	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.01 ±0.02	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.02±0.04
<i>Agaricia sp.</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Colpophyllia natans</i>	0.06 ± 0.03	0.05±0.04	0.04 ±0.06	0.05 ±0.04	0.03 ±0.04	0.08±0.05	0.03±0.03
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Madracis decactis</i>	0.01 ± 0.02	0.01±0.01	0.02 ±0.02	0.02 ±0.03	0.03 ±0.03	0.01±0.01	0.02±0.02
<i>Manicina areolata</i>	0.01 ± 0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.01±0.01	0.00±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.01 ± 0.01	0.00±0.01	0.01 ±0.01	0.00 ±0.01	0.01 ±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.01 ± 0.01	0.01±0.02	0.01 ±0.02	0.09 ±0.09	0.08 ±0.08	0.09±0.04	0.00±0.01
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00 ± 0.01	0.00±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00
<i>Orbicella annularis</i>	0.02 ± 0.04	0.03±0.05	0.02 ±0.05	0.05 ±0.07	0.03 ±0.07	0.03±0.04	0.01±0.01
<i>Orbicella faveolata</i>	0.08 ± 0.08	0.07±0.06	0.11 ±0.08	0.16 ±0.09	0.18 ±0.07	0.13±0.08	0.12±0.09
<i>Orbicella franksi</i>	0.00 ± 0.00	0.03±0.06	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.01±0.02	0.05±0.06
<i>Porites astreoides</i>	0.02 ± 0.01	0.01±0.01	0.03 ±0.03	0.01 ±0.01	0.01 ±0.01	0.00±0.00	0.01±0.01
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.01 ± 0.02	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.03±0.06	0.00±0.00
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea siderea</i>	0.00 ± 0.01	0.01±0.02	0.01 ±0.02	0.05 ±0.04	0.02 ±0.02	0.00±0.00	0.01±0.02
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.00 ± 0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.01 ±0.01	0.02 ±0.06	0.00±0.00	0.01±0.03

C = Campaña

Continuación Tabla 8
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla de Enmedio

	C09	C10	C11	C12	C13	ICR <i>sp.</i>
<i>Acropora cervicornis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia agaricites</i>	0.04±0.02	0.01±0.02	0.01±0.01	0.02±0.01	0.03±0.02	0.01±0.01
<i>Agaricia fragilis</i>	0.01±0.01	0.01±0.01	0.01±0.01	0.06±0.09	0.01±0.02	0.01±0.02
<i>Agaricia humilis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.02±0.02	0.00±0.01	0.00±0.01
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01
<i>Agaricia sp.</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Colpophyllia natans</i>	0.06±0.05	0.08±0.08	0.11±0.08	0.05±0.05	0.06±0.05	0.06±0.02
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Madracis decactis</i>	0.03±0.05	0.04±0.05	0.00±0.01	0.03±0.03	0.03±0.04	0.02±0.01
<i>Manicina areolata</i>	0.00±0.01	0.00±0.01	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.00±0.01	0.00±0.01	0.02±0.03	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.01
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.00±0.01	0.04±0.04	0.03±0.04	0.02±0.03	0.00±0.00	0.03±0.03
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Orbicella annularis</i>	0.00±0.01	0.04±0.04	0.04±0.04	0.02±0.03	0.04±0.06	0.03±0.02
<i>Orbicella faveolata</i>	0.09±0.11	0.09±0.06	0.16±0.06	0.11±0.07	0.19±0.09	0.12±0.04
<i>Orbicella franksi</i>	0.02±0.04	0.08±0.11	0.03±0.04	0.02±0.03	0.01±0.02	0.02±0.02
<i>Porites astreoides</i>	0.01±0.01	0.03±0.04	0.01±0.01	0.02±0.02	0.01±0.01	0.01±0.01
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.01±0.02	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea siderea</i>	0.01±0.01	0.01±0.02	0.00±0.01	0.00±0.01	0.01±0.03	0.01±0.01
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.02	0.00±0.01

C = Campaña, ICR *sp.* = Promedio del índice contribución a la rugosidad por especie.

Tabla 9
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla Sacrificios

	C01	C02	C03	C04	C05	C07
<i>Agaricia agaricites</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Agaricia fragilis</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Agaricia humilis</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Colpophyllia natans</i>	0.04 ±0.04	0.06±0.04	0.05±0.05	0.06 ±0.04	0.10 ±0.06	0.03 ±0.04
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Madracis decactis</i>	0.00 ±0.01	0.00±0.00	0.01±0.01	0.02 ±0.02	0.02 ±0.03	0.01 ±0.03
<i>Manicina aerolata</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.13 ±0.12	0.12±0.12	0.01±0.02	0.04 ±0.07	0.14 ±0.16	0.02 ±0.03
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00
<i>Oculina diffusa</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.02 ±0.02	0.00 ±0.00	0.01 ±0.01
<i>Orbicella annularis</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.04 ±0.06	0.00 ±0.00
<i>Orbicella faveolata</i>	0.00 ±0.01	0.03±0.05	0.01±0.01	0.02 ±0.02	0.09 ±0.07	0.01 ±0.02
<i>Orbicella franksi</i>	0.00 ±0.00	0.01±0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Porites astreoides</i>	0.00 ±0.00	0.01±0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.01	0.00 ±0.00
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.01 ±0.02	0.00 ±0.00
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.00 ±0.01	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00 ±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00	0.00 ±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.01 ±0.03	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00 ±0.00	0.01 ±0.02	0.00 ±0.00
<i>Siderastrea siderea</i>	0.04 ±0.05	0.02±0.02	0.11±0.06	0.07 ±0.04	0.02 ±0.03	0.09 ±0.05
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.01 ±0.01	0.00±0.01	0.01±0.01	0.03 ±0.03	0.01 ±0.02	0.03 ±0.04

C = Campañas

Continuación Tabla 9
Índice de contribución a la rugosidad por especie dentro del arrecife Isla Sacrificios

	C08	C09	C10	C12	C13	ICR <i>sp.</i>
<i>Agaricia agaricites</i>	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia fragilis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia humilis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Agaricia lamarcki</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Colpophyllia natans</i>	0.11±0.07	0.04±0.04	0.05±0.05	0.04±0.05	0.01±0.03	0.05±0.03
<i>Leptoseria cucullata</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Madracis decactis</i>	-0.01±0.03	0.01±0.02	0.01±0.01	0.03±0.04	0.01±0.02	0.01±0.01
<i>Manicina aerolata</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Millepora alcicornis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.16±0.08	0.08±0.12	0.10±0.05	0.01±0.02	0.02±0.06	0.08±0.06
<i>Mycetophyllia daniana</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia ferox</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Oculina diffusa</i>	0.00±0.00	0.02±0.02	0.00±0.01	0.01±0.01	0.02±0.01	0.01±0.01
<i>Orbicella annularis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01
<i>Orbicella faveolata</i>	0.01±0.02	0.01±0.02	0.01±0.01	0.01±0.02	0.00±0.00	0.02±0.03
<i>Orbicella franksi</i>	0.01±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Porites astreoides</i>	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Pseudodiploria clivosa</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	0.00±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Scolymia cubensis</i>	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
<i>Siderastrea radians</i>	0.00±0.00	0.03±0.06	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.01
<i>Siderastrea siderea</i>	0.04±0.04	0.03±0.03	0.02±0.04	0.08±0.05	0.10±0.08	0.06±0.04
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.01±0.01	0.03±0.03	0.01±0.01	0.02±0.02	0.02±0.02	0.02±0.01

C = Campaña, ICR *sp.* = Promedio del índice contribución a la rugosidad por especie.

Discusión

Índice de contribución a la rugosidad (ICR) en los tres arrecifes

Se comprobó la hipótesis de que los arrecifes del SAV con diferente grado de conservación presentarían diferentes ICR generales, sin embargo, estas diferencias solo fueron significativas entre el arrecife más degradado Isla Sacrificios, y los arrecifes conservados, Isla Verde e Isla de Enmedio respectivamente. A pesar de que de manera general los arrecifes del SAV están sometidos a diversos factores de estrés locales, tanto naturales como antropogénicos, dentro del mismo sistema arrecifal se puede presentar una heterogeneidad de los impactos antropogénicos, es decir, existen arrecifes más deteriorados que otros, donde el grado de perturbación ambiental está asociado con la distancia a las fuentes de alteración (Horta-Puga *et al.*, 2007; Bakker *et al.*, 2019). Es así como el arrecife Isla Sacrificios, cuya localización es cercana a las fuentes de perturbación, presentó el ICR más bajo del conjunto, debido a que los factores que determinan la complejidad estructural se han visto comprometidos por el deterioro ambiental más que en los otros arrecifes (Horta-Puga, 2003; Gutiérrez–Ruiz *et al.*, 2011; Horta Puga *et al.*, 2015; Horta- Puga *et al.*, 2020). Por ejemplo, si bien una alta cobertura de coral viva no determina por si sola la complejidad estructural, cuando esta proviene de especies coralinas dominantes y con morfologías complejas (ramificadas, masivas y con tamaños grandes), se presenta un aumento en la complejidad estructural en un arrecife (Álvarez-Filip *et al.*, 2011). Por lo tanto, la baja complejidad estructural en el arrecife Isla Sacrificios puede ser explicada por; 1) la baja cobertura de coral reportada para este sitio, la cual es significativamente menor que en los demás arrecifes (Horta- Puga *et al.*, 2020), y 2) por que los porcentajes de cobertura de los corales hermatípicos con morfologías complejas son relativamente más bajos, en comparación con los arrecifes Isla Verde e Isla de Enmedio (Horta-Puga *et al.*, 2015). Asimismo, la pérdida de la cobertura coralina viva aumenta las posibilidades de invasión de los bioerosionadores, y mayores tasas de pérdida de la estructura calcárea (lo que directamente compromete a la complejidad estructural) (Glynn y Manzello, 2015). A diferencia de los arrecifes Isla de Enmedio e Isla Verde, el arrecife de Isla Sacrificios presenta una mayor cobertura de organismos no calcificadores, macroalgas carnosas (Horta-Puga *et al.*, 2022). El reemplazo de la comunidad coralina afecta la acumulación de CaCO_3 (Smith *et al.*, 2016) y acelera la bioerosión de la estructura calcárea (Glynn y Manzello, 2015). A pesar de que no se cuentan con estudios de la pérdida de la estructura calcárea en el SAV, Bekker *et al.*, (2019) detectaron en arrecifes de la isla de Bonaire del Caribe, que la variabilidad de las tasa de acreción, en diferentes sitios de muestro, puede ser atribuido al grado de impacto antropogénico, ya que las tasas de producción bruta de CaCO_3 están fuertemente vinculadas a la pérdida de la cobertura de coral viva de las últimas décadas, donde las tasas de acreción fueron menores en sitios con alto grado de impacto.

Por otra parte, Magel *et al.*, 2019, indican que la perturbación humana local es un fuerte predictor de la complejidad estructural, ellos observaron que después de un evento de blanqueamiento coralino, la complejidad de los arrecifes disminuyó con el aumento de los niveles de perturbación humana local, ya que lugares donde se presentaban factores estresantes como, la pesca, la contaminación y la infraestructura costera, tenían niveles sustancialmente más bajos de complejidad estructural en comparación con los arrecifes con muy poca perturbación humana local.

Finalmente, los impactos antropogénicos también promueven significativamente más enfermedades y otros síndromes los cuales contribuye a la pérdida de tejido vivo (Glynn y Manzello, 2015), y fomentan el cambio en la dominancia de especies (Gutiérrez–Ruiz *et al.*, 2011). En este sentido, el arrecife de Isla Sacrificios presenta mayores afectaciones por enfermedades a diferencia del resto de los arrecifes (Horta-Puga *et al.*, 2003, Horta-Puga *et al.*, 2017). Gutiérrez–Ruiz *et al.*, (2011) observaron que el arrecife Isla Sacrificios presentaba mayor incidencia de enfermedades y síndromes, a diferencia del arrecife Santiaguillo ubicado en el grupo sur del SAV. Gutiérrez–Ruiz *et al.*, (2011) también reportaron una menor riqueza de especies en el arrecife Isla Sacrificios, pero mayor dominancia en el arrecife Sacrificios, en estos estudios se resalta que el parámetro de análisis fue la cercanía de los arrecifes con el puerto de Veracruz, México.

El cambio en la dominancia de especies es relevante, ya que no todas las especies contribuyen de igual forma a la complejidad estructural, y al elevarse las malas condiciones de los arrecifes, comienzan a dominar corales oportunistas (también llamadas malezas) ej. *Agaricia* spp, los cuales tiene la facultad de colonizar ambientes perturbados pero, al no tener crecimientos complejos ni alcanzar grandes tallas, reducen drásticamente la capacidad de los conjuntos de coral para depositar CaCO_3 a tasas superiores a la tasa de erosión, lo cual, comprometería en un futuro la complejidad estructural del ecosistema (Álvarez Filip *et al.*, 2013).

En síntesis, los factores de estrés antropogénico, han desencadenado un aumento en las malas condiciones de salud de los corales, lo cual ha provocado una mayor mortalidad, disminución de la cobertura de coral viva y cambios en la dominancia de especies de coral, sin embargo, la heterogeneidad de estos impactos perjudica más a unos arrecifes que otros (Chavez *et al.*, 2007).

Aporte a la complejidad estructural de diferentes especies coralinas

De los tres arrecifes analizados, se destacaron las 7 especies más importantes que contribuyen a la complejidad estructural, las cuales son; *C. natans*, *M. cavernosa*, *O. annularia*, *O. faveolata*, *O. franksi*, *S. sidérea* y *S. intersepta*. Todas estas especies se han clasificado en el grupo morfo-funcional de corales masivos, los cuales pueden desarrollar

tamaños de medianos (10-30 cm) a grandes (>30 cm), (Alvarez-Filip *et al.*, 2011; Yranzo, 2020). Que la mayor contribución a la rugosidad estuviera determinada por especies masivas, concuerda con los datos obtenidos en varios arrecifes del mundo después de los eventos de mortalidad de Acroporidos (Alvarez-Filip *et al.*, 2011; Rodríguez-Zaragoza y Arias-González., 2015; Agudo-Adriani *et al.*, 2019; Magel *et al.*, 2019), donde se ha constatado que los arrecifes dominados por especies morfo-funcionales masivas determina una mayor complejidad estructural. Sin embargo, históricamente las especies del genero *Acropora* son las que más contribuyen a la complejidad estructural de los arrecifes, tanto del SAV, como del Caribe, debido a su compleja morfología ramificada y a sus altas tasas de crecimiento ($8,84 \pm 4,33$ cm año⁻¹) y tasas de calcificación estimada (22.30 kg m⁻² año⁻¹), las cuales no son superados ni igualados por ninguna otra especie coralina en esta región de estudio (Álvarez- Filip *et al.*, 2013). En la actualidad, para los arrecifes del SAV, las especies de *Acropora* no contribuyen a la rugosidad de los arrecifes debido a que la abundancia de estas especies se ha reducido drásticamente desde los eventos de mortalidad masiva durante los años de 1970- 1980 debido a enfermedades (Tunell, 1992).

Las especies *C. natans*, *M. cavernosa*, *O. annularis*, *S. interspta* y *S. sidérea*, son taxones que crecen bajo condiciones de estrés (ambientes con poca luz y alta sedimentación), aunque su estrategia de vida es la supervivencia en ambientes adversos, su crecimiento es lento, en comparación con las especies de estrategias competitivas (*Acropora spp*), cuyo crecimiento es rápido, pero son altamente susceptibles a factores estresantes (Darling *et al.*, 2012). Estas estrategias de vida explican la permanencia y el desarrollo de estas especies bajo el ambiente de los arrecifes de SAV, y aunque su crecimiento es relativamente lento, la morfología masiva y las tallas que desarrollan siguen aportando a la complejidad estructural del sistema (Álvarez- Filip *et al.*, 2011).

Por otro lado, las especies *O. franksi* y *O. faveolata* son catalogadas como especies con estrategias de vida generalistas (Darlin *et al.*, 2012), sin embargo, Cramer *et al.*, (2021) consideran a las especies del género *Orbicella* como taxones de estrategias de vida igualmente tolerantes al estrés. *O. faveolata* se destacó por ser la especie con más contribución a la complejidad estructural en los arrecifes Isla Verde e Isla de Enmedio. Para el arrecife Isla de Enmedio el ICR de *O. faveolata* se puede adjudicar a que, de acuerdo con Horta-Puga *et al.*, (2015), es la segunda especie más abundante en este sitio (abundancia relativa 30.3%), además de que es la especie con el mayor porcentaje de cobertura coralina (23%) (Horta-Puga *et al.*, 2020). Estas afirmaciones coinciden con los estudios realizados en el arrecife de Cozumel, México, donde los sitios dominando por especies de *Orbicella* tenían mayor complejidad estructural para una cobertura de coral determinada (Alvarez-Filip *et al.*, 2011).

Por el contrario, el ICR de *O. faveolata* en Isla Verde puede estar determinada por las tallas de las especies más que por la abundancia o cobertura coralina, ya que *O. faveolata* presenta una abundancia relativa y una cobertura de tejido incluso inferior que en el arrecife Isla

Sacrificios, de acuerdo con datos de Horta-Puga *et al.*, (2015, 2020). La comunidad coralina del arrecife Isla Verde se considera de tallas grandes, donde en promedio los corales pueden alcanzar tallas de 34.6 cm, en contraste, las tallas de la comunidad coralina de Isla Sacrificios son consideradas bajas, 24.7 cm en promedio (Horta-Puga *et al.*, 2017). Además, el ICR de *O. faveolata* pudo no ser determinante en Isla Sacrificios debido a que es una especie más susceptible a perturbaciones, a diferencia de especies como *S. sidérea* o *M. cavernosa* las cuales presentaron el ICR más alto en este arrecife. El complejo de especies *O. faveolata* y *O. annularis* ha sido considerado más susceptible al efecto de los sedimentos y otros contaminantes, en contraste con la especie *S. sidérea*, la cual se adaptada a la remoción de sedimentos y es más tolerante a ambientes turbios (González-Ferrer *et al.*, 2007). También se ha reportado, por experimentos, que el estrés térmico afecta de manera diferente a los simbiontes algales de los corales, donde *O. faveolata* experimento una mortalidad del 100%, mientras que *S. sidérea* no presentó mortalidad significativa (Palacio-Castro *et al.*, 2021), este argumento puede vincularse con que Isla Sacrificios es el arrecife con la más alta proporción de corales blanqueados en el SAV (10.2%) (Horta-Puga *et al.*, 2017), valores que pueden ser un indicio de estrés térmico. A pesar de que falta más investigación de cómo y a qué grado las perturbaciones naturales u antropogénicas afectan a las diferentes especies de coral con estrategias de vida “resistentes al estrés”, podemos suponer que *O. faveolata* no tiene un desarrollo óptimo en el ambiente deteriorado del arrecife Isla Sacrificios, y por lo tanto, no aporta a la complejidad estructural como en otros sitios menos impactados, además, existen evidencias de que las tasas de crecimiento varían espacial y temporalmente, en gran parte en respuesta a la luz, y la calidad del agua (turbidez), la temperatura y el estado de saturación del aragonito (Pratchett *et al.*, 2015). Esta suposición puede sustentarse a partir de que la especie más abundante y con mayor cobertura de coral en Isla Sacrificios es *S. sidérea* (Horta-Puga *et al.*, 2015, 2020), la cual puede ser más competitiva en ambientes con alto deterioro, pero es una especie que presenta un crecimiento lento respecto a otras especies resistentes al estrés, Cramer *et al.*, (2021) indica que la tasa de crecimiento de *Siderastrea* spp es de 3.7 mm/año, mientras que *M. cavernosa* exhibe un crecimiento moderado de 5.8 mm/año, este último atributo puede explicar su mayor contribución a la rugosidad en Isla Sacrificios.

Los resultados en este trabajo coinciden con más reportes de la contribución de las especies de coral a la complejidad estructural del sistema, Rodríguez-Zaragoza y Arias-González, (2015) recalcan la importancia de *O. faveolata* y *O. annularis* en la porción sur del Sistema Arrecifal Mesoamericano, puesto que la complejidad fue más alta en sitios de arrecifes dominados por *Orbicella* spp. Estos resultados vuelven a coincidir para los arrecifes venezolanos, donde se determinó que solo unas pocas especies de corales masivos como *O. faveolata*, *O. annularis* y *C. natans* contribuyeron a la cobertura de coral vivo mientras aumentaban la complejidad estructural del hábitat (Agudo-Adriani *et al.*, 2019). Por otra parte, en el Caribe Mexicano, se registró que los sitios dominados por *Montastraea cavernosa* y *Orbicella* spp, tenían mayor complejidad estructural dada la cobertura de coral

(Alvarez- Filip *et al.*, 2011). Sin embargo, para las especies *S. siderea* e *S. intersepta* no se encontraron estudios que recalquen su importancia a la contribución de la complejidad estructural de los arrecifes.

¿La complejidad estructural de los arrecifes del SAV está disminuyendo?

No se encontró una tendencia clara en la fluctuación de los ICR lo largo de las 12 campañas de muestreo (2009-2015), sin embargo, es pertinente señalar que dentro del programa de monitoreo GM005 (Horta-Puga *et al.*, 2017), no se contempló una metodología para la cuantificación de complejidad estructural de los arrecifes. Los análisis para determinar el ICR fueron obtenidos mediante una metodología única, no empleada antes en otros estudios, y se basó exclusivamente en el proceso matemático de los datos de altura y longitud de intercepción de los corales muestreados durante las campañas. Este es un aporte importante de este estudio. Además, es sabido que el registro de cualquier cambio físico en cualquier sitio determinado, se analiza a través de comparaciones del mismo sitio a lo largo del tiempo. Respaldando este argumento en estudios previos, (Magel *et al.*, 2019) cuantificaron el cambio en la complejidad estructural del arrecife de Kiritimati antes y después de un evento de mortalidad masiva de coral y el fenómeno de El Niño 2015- 2016, en donde su metodología precisa el uso de foto-cuadrantes permanentes donde se capturaron fotografías exactamente de la misma área antes y después de la perturbación a la complejidad estructural. Los resultados obtenidos en dicho estudio si mostraron claras reducciones a la complejidad estructural.

El presente trabajo ofrece una metodología para obtener una aproximación de la complejidad estructural de un arrecife. Esta aproximación es pertinente utilizarla cuando no se tiene acceso a la obtención de índices de rugosidad por métodos que requieran implementarse en campo. Por su facilidad de cálculo, una aproximación del índice de rugosidad puede ser utilizado como herramienta para el monitoreo de la complejidad estructural de los arrecifes.

En general, las especies que realizan un mayor aporte a la rugosidad se mantienen con coberturas y abundancias estables, sin embargo, el arrecife Isla de Sacrificios es un claro ejemplo de que las especies importantes para la conservación del ICR pueden estar amenazadas incluso cuando se desarrollan en ambientes perturbados.

Conclusiones

- La comunidad coralina de Isla Sacrificios tiene una menor contribución a la complejidad estructural. Por el contrario, la comunidad coralina en Isla Verde e Isla de Enmedio presentó el mayor ICR promedio de los tres arrecifes analizados.

- El bajo ICR registrado en el arrecife Isla de Sacrificios se adjudicó al continuo impacto de actividades antropogénicas y naturales, ambos factores acentuados por la localización del arrecife, cercana a la fuente de impacto.
- En ninguno de los tres arrecifes se observó una tendencia clara del ICR a través del tiempo.
- En los tres arrecifes, las especies que más contribuyeron al ICR desarrollan morfologías grandes y masivas las cuales contribuyen significativamente al aumento y conservación de la complejidad estructural de los arrecifes.
- La identidad de las especies que más contribuyen al ICR dentro de los arrecifes estudiados fueron; *C. natans*, *M. cavernosa*, *O. annularia*, *O. faveolata*, *O. franksi*, *S. sidérea* y *S. intersepta*.
- La especie que más contribuyó al ICR de los arrecifes Isla Verde e Isla de En medio fue *O. faveolata*, mientras que el mayor ICR en el arrecife Isla de Sacrificios estuvo determinado por *M. carvernosa*.
- Los análisis para determinar el ICR fueron obtenidos con una metodología única, basada en el proceso matemático de los datos de altura, diámetro y longitud de intercepción de los corales muestreados. Este es un aporte importante ya que de una forma sencilla se puede obtener una aproximación del índice de rugosidad de un arrecife en estudio.

Referencias

Agudo-Adriani, E. A., Cappelletto, J., Cavada-Blanco, F., y Cróquer, A. (2019). Structural Complexity and Benthic Cover Explain Reef-Scale Variability of Fish Assemblages in Los Roques National Park, Venezuela. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00690>

Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juvenile and adult coral reef fishes. *Ecología*, 141, 105–113. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1617-0>

Álvarez-Filip, L. (2010). Habitat complexity in coral reefs: patterns of degradation and consequences for biodiversity. University of East Anglia. Tesis, 10-12

Álvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G. y Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, 3(1), 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>

Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Cote, I. M. y Watkinson, A. R. (2009). Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>

Álvarez-Filip, L., Cote, I. M., Gill, J.A., Watkinson, A. R. y Dulvy N. K. (2011). Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology*, 17, 2470-2477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02385.x>

Arias-González, J. E., Núñez-Lara, E., Rodríguez-Zaragoza, F. A. y Legendre, P. (2011). Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe. *Ciencias marinas*, 37(1). ISSN 0185-3880

Aronson, R. B. y Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38. <https://doi.org/10.1023/A:1013103928980>

Bakker, D. M., Duyl, F.C., Perry, C. T., Meesters, E. H. (2019). Extreme spatial heterogeneity in carbonate accretion potential on a Caribbean fringing reef linked to local human disturbance gradients. *Global Change Biology*, 25 (12), 4092-4104. <https://doi.org/10.1111/gcb.14800>

Bradbury, R. y Reichelt, R. (1983). Fractal dimension of a coral reef at ecological scales. *Marine Ecology Progress Series*, 10, 169-171.

Burns, J. H. R., Delparte, D., Gates, R. D., y Takabayashi, M. (2015). Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ*, 3, 1077. <https://doi.org/10.7717/peerj.1077>

Carricart-Ganivet, J. P. y Horta-Puga, G. (1993). Arrecifes de coral en México. En Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. (Eds.), *Biodiversidad marina y costera de México* (pp. 80–

90). México: CONABIO y CIQRO. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad (CONABIO), 82-90

Chave, K. E., Smith, S. V. y Roy, K. J. (1972). Carbonate production by coral reefs. *Marine Geology*, 12, 123-140.

Chávez, E. A., Tunnell, J. W., y Whithers, K. (2007). Reef zonation and ecology: Veracruz shelf and Campeche Bank. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez, & K. Whithers (Eds.), *Coral reefs of the southern Gulf of Mexico*, 41–67. College Station, TX: Texas A&M University Press.

Cramer, K., Donovan, M., Jackson, J., Greenstein, B., Korpanty, C., Cook, G. y Pandolfi, J. (2021). The transformation of Caribbean coral communities since humans. *Ecology and Evolution*, 1-21. <https://doi:10.1002/ece3.7808>

Darling, E. S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R., y Côté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378-1386. <https://doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>

Darling, E.S., Graham, N.A.J. y Januchowski-Hartley, F.A. (2017). Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs* 36, 561–575 <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1539-z>

Diario Oficial de la Federación (DOF). (1992). DECRETO 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, con superficie de 52,238-91-50 hectáreas. 1992. Secretaría de Gobernación. Estados Unidos Mexicanos. DOF. 29/11/2012, disponible en https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5280548&fecha=29/11/2012#gsc.tab=0

Diario Oficial de la Federación (DOF). (2012). DECRETO que modifica al diverso por el que se declara Area 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, con una superficie de 52,238-91-50 hectáreas, publicado los días 24 y 25 de agosto de 1992. Secretaría de

Gobernación. Estados Unidos Mexicanos. DOF 29/11/2012, disponible en https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5280548&fecha=29/11/2012#gsc.tab=0

Dustan, P. A., Doherty, O., y Pardede, S. (2013). Digital Reef Rugosity Estimates Coral Reef Habitat Complexity. PLoS ONE, 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057386>

Glynn, P.W. y Manzello, D.P. (2015). Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance. In: Birkeland, C. (eds) Coral Reefs in the Anthropocene. Springer, Dordrecht. https://doi-org.pbidi.unam.mx:2443/10.1007/978-94-017-7249-5_4

González-Ferrer, S., Caballero, H., Alcolado, P. M., Jiménez, A., Martín, F. y Cobián, D. (2007). Diversidad de corales pétreos en once sitios de buceo recreativo de “María la Gorda”, Cuba. *Revista Investigaciones Marinas*, 28(2), 121-130.

Graham, N. A. J. y Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32, 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>

Green D. H., Edmunds P. J., Carpenter R. C. (2008). Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series* 359, 1–10.

Gutiérrez-Ruiz, C.V., Román-Vives, M. A., Vergara, C. y Badano, E.I. (2011). Impact of anthropogenic disturbances on the diversity of shallow stony corals in the Veracruz Reef System National Park. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 249-260. <https://doi:10.22201/ib.20078706e.2011.1.382>

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C., Sale, P., Edwards, A., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R., Dubi, A. y Hatzitolos, M. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318 (5857), 1737–1742. <https://doi:10.1126/ciencia.1152509>

Horta-Puga, G. (2003). Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 496, 360–369.

Horta-Puga, G. (2007). Environmental impacts. In J. W. Tunnell, E. A. Chávez, & K. Whithers (Eds.), *Coral reefs of the Southern Gulf of Mexico*. College Station, Texas A&M University Press, 126–142.

Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Beltrán-Torres, A., Carricart-Ganivet, J. P., Carriquiry, J. D., y Villaescusa-Celaya, J. (2015). Veracruz Reef System: A hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. En. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, D. Salas-Monreal, y González-Gándara, C. (Eds.), *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* (pp. 181–208). México, Mexico: Universidad Autónoma de Campeche. Campeche.

Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Córdova-Morales, A. D., Gutiérrez-Carrillo, G. A., Gutiérrez-Martínez, J. F. y Morales-Aranda, A. (2017). Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: 2da Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe Final SNIB-CONABIO, proyecto No. GM005, Ciudad de México.

Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Cordova, A., Gutiérrez-Carrillo, A., Gutiérrez-Martínez, J. y Morales-Aranda, A. (2020). Spatio-temporal variability of benthic macroalgae in a coral reef system highly influenced by fluvial discharge: Veracruz, Gulf of Mexico. *Marine Ecology*, 41(4). <https://doi:10.1111/maec.12596>

Knudby, A. y LeDrew, E. (2007). Medición de la complejidad estructural en los arrecifes de coral, en *Actas del 26° Simposio de la Academia Estadounidense de Ciencias Subacuáticas (AAUS)*, eds NW Pollock y JM Godfrey (Miami, FL), 181–188.

Lara M., Padilla C., García C. y Espejel, J. J. (1992). Coral reef of Veracruz Mexico I. Zonation and community. *Proceeding 7th International Coral Reef Symposium Guam*, 1, 535–544.

Magel, J. M., Burns, J. H., Gates, R.D., y Baum, J.K. (2019). Effects of bleaching-associated mass coral mortality on reef structural complexity across a gradient of local disturbance. *Scientific Reports*, 9(1), 2512. <https://doi: 10.1038/s41598-018-37713-1>

Mandelbrot, B. B. (1967). How long is the coast of Britain? *Science*, 156, 636–638

McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress*, 112, 87–96.

Norzagaray-López, O., Calderon-Aguilera, L., Alvarez-Filip, L., Barranco, L., Cabral-Tena, R., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A., Horta-Puga, G., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H., Rodríguez-Troncoso, A. y Tortolero-Langarica, A. (2018). Base de datos de almacenes de carbonato de calcio en arrecifes coralinos de México. *Elementos para Políticas Públicas*, 2 (3), 147-163

Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). (2021). Servicios ecosistémicos y biodiversidad. Recuperado de <http://www.fao.org/ecosystem-services-biodiversity/es/>

Ortiz-Lozano, L., Colmenares-Campos, C., y Gutiérrez-Velázquez, A. (2018). Submerged Coral Reefs in the Veracruz Reef System, Mexico, and its implications for marine protected area management. *Ocean & Coastal Management*, 158, 11-23. <https://doi:10.1016/j.ocecoaman.2018.03.012>

Palacio-Castro, A. M., Dennison, C. E., Rosales, S. M. (2021). Variation in susceptibility among three Caribbean coral species and their algal symbionts indicates the threatened staghorn coral, *Acropora cervicornis*, is particularly susceptible to elevated nutrients and heat stress. *Coral Reefs*, 40, 1601–1613. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02159-x>

Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S. y Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature communications*, 4, 1402. <https://doi.org/10.1038/ncomms2409>

Pratchett, M., Anderson, K., Hoogenboom, M., Widman, E., Baird, A., Pandolfi, J. Edmunds, P., Lough, J. (2015). Spatial, Temporal and Taxonomic Variation in Coral Growth—Implications for the Structure and Function of Coral Reef Ecosystems. *Oceanography and marine biology*. ISBN 9780429162350.

Risk, M.J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153, 1–7. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.153.1>

Rodríguez-Zaragoza, F. A. y Arias-González, J. E. (2015). Coral biodiversity and bio-construction in the northern sector of the mesoamerican reef system. *Frontiers in Marine Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00013>

Rogers, A., Harborne, A. R., Brown, C. J., Bozec, Y. M., Castro, C., Chollett, L., Hock, K., Knowland, C. A., Marshall, A., Ortiz, J. C., Razak T., Roff, G., Samper-Villarreal, J., Saunders, M.I., Wolff, N. H. y Mumby, P. J. (2015). Anticipative management for coral reef ecosystem services in the 21st century. *Global Change Biology*. 21, 504–514. <https://doi.org/10.1111/gcb.12725>

Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2018). Programa de Acción para la Conservación de las Especies Acropora (Cuerno de Ciervo *Acropora cervicornis* y Cuerno de Alce *Acropora palmata*), SEMARNAT/CONANP, México, 1-60

Sheppard, C., Dixon, D. J., Gourlay, M., y Sheppard, A. y Payet, R. (2005). Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: Examples from the Seychelles. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64(2-3), 223-234. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.016>

Sheppard, C. R. C., Davy, S. K., Pilling, G. M. y Graham, N. A. J. (2017). The main reef builders and space occupiers. En Sheppard, C., Davy, S., Pilling, G. y Graham, N. (Eds.). *The biology of coral reefs* (2nd ed.). Oxford: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198787341.003.0002>

Smith, J. E., Brainard, R., Carter, A., Grillo, S., Edwards, C., Harris, J. y Sandin, S. (2016). Re-evaluating the health of coral reef communities: Baselines and evidence for human impacts across the central Pacific. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 10151985. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1985>

Taniguchi, H., Nakano, S., y Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, 48, 718–728. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x>

Tunnell, J.W. 1992. Natural versus human impacts to Southern Gulf of Mexico coral reef resources. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, 1:300-306.

Tunnell, J.W., Chávez, A. E. y Whithers, K. (2007). Coral reefs of the southern Gulf of Mexico. College Station, TX: Texas A&M University Press, 14-22

Veron J. E. N., Stafford-Smith M.G., Turak E. y DeVantier L.M. (2016). Corals of the World. Sitio web version 0.01. <http://www.coralsoftheworld.org/page/home/?version=0.01><http://coralsoftheworld.org>

Williams, I. y Polunin, N.V.C. (2000). Differences between protected and unprotected reefs of the western Caribbean in attributes preferred by dive tourists: Environmental Conservation. Environmental Conservation, 27(4), 382-391

Yranzo, A. (2020). Estatus y plan de acción para la conservación del coral pilar estrella, *Orbicella annularis* y el coral estrella montañoso, *Orbicella faveolata*. Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Venezuela, Sociedad Zoológica de Londres, Londres, UK.

Yanovski, R., Nelson, A. P. y Abelson, A. (2017). Structural Complexity in Coral Reefs: Examination of a Novel Evaluation Tool on Different Spatial Scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5 (27), 1-9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00027>