



Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

**PORCENTAJE DEL CORAL OCUPADO POR MACROALGAS
Y COMPOSICIÓN DE MACROALGAS SOBRE *ACROPORA PALMATA*
EN QUINTANA ROO**

TESIS

Para obtener el grado académico de:

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

presenta:

EDGARDO MANUEL LÓPEZ VALERIO

Director de Tesis: Dr. Julio Espinoza Ávalos
Comité Tutorial: Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas
Dr. Héctor Reyes Bonilla
Dra. Hilda Patricia León Tejera
Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Dr. Miguel Ángel Ruiz Zárate

México D.F., Junio, 2012

Dedicatoria

A las personas más importantes de mi vida:

**A papá, te extraño pero en algún momento volveremos a estar juntos,
este logro es para ti Pa.**

**A Marian, mi hermosa ángelita que me ha acompañado en este viaje,
siempre volaremos juntos.**

**A mamá, tu fortaleza me inspira a alcanzar mis sueños y
levantarme a las caídas.**

A Lau, gracias por ser tan fuerte y especial.

A Tere, tu paciencia y tu amor son únicos hermana.

Agradecimientos

Al Dr. Julio Espinoza Ávalos, por su apoyo, guía y consejos académicos a lo largo de este trabajo, desde la concepción del estudio y el trabajo de campo hasta la redacción del escrito de la tesis.

Al comité tutorial: Dra. Hilda P. León Tejera, Dra. Dení C. Rodríguez Vargas, Dr. Miguel Ángel Ruiz Zárate, Dr. Juan Pablo Carricart Gavinet y Dr. Héctor Reyes Bonilla, por sus valiosos comentarios a lo largo del desarrollo de la tesis.

A la Dra. Hilda P. León Tejera, por su ayuda en la identificación de cianobacterias, su apoyo y sus consejos, y por brindarme un espacio en su laboratorio cuando lo necesité.

A la Dra. Edith Ponce, por facilitarme un espacio en su Laboratorio.

Al Dr. Héctor A. Hernández Arana, por darme orientaciones con respecto a la selección de análisis estadísticos.

A la Dra. Alicia Cruz, por sus consejos acerca de los métodos estadísticos.

A José Agustín Batún Catzín, Guto, por su ayuda en Xcalak y Mahahual y por las pláticas acerca de la situación pesquera en Xcalak.

A la Biol. María del Carmen García Rivas y a todo personal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak y de la Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro, por las facilidades para realizar este trabajo.

Al M. en C. Fernando Durand Siller, (otrora) Director del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos y al personal actual del parque, por las facilidades para realizar este trabajo.

Al Dr. Jaime González Cano y el personal del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc, por las facilidades y el apoyo para realizar este trabajo.

Al Dr. Eloy Sosa Cordero, por sus consejos e información acerca de las pesquerías en el Caribe mexicano.

Al M. en C. Alejandro Vega Zepeda, por haber facilitado el contacto con las autoridades respectivas y el acceso a las Áreas Naturales Protegidas y por su apoyo en el campo.

Al M. en C. Francisco Aguilar Salazar director de INAPESCA Puerto Morelos, por su plática acerca de la situación pesquera en las distintas zonas del Caribe mexicano.

Al Dr. Julio Espinoza Ávalos, M. en C. Alejandro Vega Zepeda, M. en SIG Antonio Iturbe Posadas y M. en C. Neidy P. Cetz Navarro, por proporcionarme algunos de sus datos no publicados que fueron utilizados en este trabajo.

A El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, por proporcionar los recursos financieros, a través de Recursos Fiscales otorgados al Dr. Espinoza, así como su infraestructura para llevar a cabo este estudio.

A los profesores del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología y ECOSUR.

A mis compañeros de la unidad académica de Puerto Morelos, ECOSUR, Sisal y del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

A Fanny, Eli, Diana, Federico, Ramcés, Quetzalli, Josué, Brenda, Parmenio, Mario, Rebe, Juan Pablo, Dalia, Israel, Alicia, Nancy y demás amigos que compartieron conmigo este gran viaje.

Resumen

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos que están siendo degradados en todo el mundo, y los del Mar Caribe son de los más afectados, lo que ha provocado una disminución en la cobertura coralina y un aumento en la cobertura de macroalgas. El resultado más evidente del deterioro y la muerte de corales se manifiesta a través del sobrecrecimiento algal. En este trabajo evaluamos la composición de macroalgas que se encontraban en contacto con el tejido coralino y el porcentaje de las colonias que era ocupado por macroalgas en *Acropora palmata*, una de las principales especies de coral que proporciona complejidad estructural a los arrecife del Caribe, en cinco localidades de Quintana Roo; dos en el norte, Cancún y Puerto Morelos, y tres en el sur del estado, Mahahual, Xcalak y Banco Chinchorro. Todas las localidades representan áreas naturales protegidas, con la excepción de Mahahual. Estas localidades han estado expuestas a disturbios con distinta intensidad y frecuencia. Para comparar el porcentaje de coral ocupado por algas se realizó un análisis permutacional de varianza (PERMANOVA por su abreviatura en inglés) de una vía, y para la comparación de la composición de algas se realizaron análisis PERMANOVA y análisis de coordenadas principales, además de utilizar el promedio del índice de distinción taxonómica. Se determinaron 132 taxones de algas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata*; el grupo con más especies registradas fue el de Rhodophyta, con 83 especies, seguido de Chlorophyta, con 27, Phaeophyceae, con 13, y Cianobacteria, con 9 especies. La composición de macroalgas fue distinta en todas las localidades y no hubo diferencias en el promedio de distinción taxonómica. Es probable que la heterogeneidad específica encontrada entre localidades sea el resultado de las condiciones biológicas particulares de los corales y las algas al momento de recolectarlas, así como efectos diferenciales acumulados de disturbios y las características oceanográficas de cada localidad. El porcentaje promedio de coral ocupado por algas fue más bajo en las dos localidades del norte y en Banco Chinchorro, que en Xcalak y Mahahual. En otras palabras, las colonias de *A. palmata* de Cancún y Puerto Morelos (y Banco Chinchorro) tuvieron mayor proporción de tejido vivo, a pesar de que las dos localidades del norte son más visitadas por el turismo y los volúmenes de pesca extractiva son mayores; es probable que esto se deba a acciones efectivas de conservación implementadas en esas áreas naturales protegidas.

ÍNDICE

1 INTRODUCCIÓN...	11
1.1 MACROALGAS MARINAS BENTÓNICAS.....	13
1.2 ACROPORA PALMATA.....	14
1.3 FACTORES QUE AFECTAN LA PÉRDIDA DE ACROPORA PALMATA Y FAVORECEN EL CRECIMIENTO ALGAL.....	16
1.4 ÁREA NATURAL PROTEGIDA (ANP).....	18
1.5 INTERACCIONES MACROALGA-CORAL.....	19
2 ANTECEDENTES..	20
3 OBJETIVOS.....	22
3.1 OBJETIVO GENERAL..	22
3.1.1 OBJETIVOS PARTICULARES.....	22
4 ÁREA DE ESTUDIO.....	22
A) CARIBE MEXICANO NORTE.....	24
B) CARIBE MEXICANO SUR.....	25
5 MÉTODOS.....	27
5.1.1 PORCENTAJE DEL CORAL ACROPORA PALMATA OCUPADO POR MACROALGAS.....	27
5.1.2 MACROALGAS Y CIANOBACTERIAS.....	28
5.1.3 RIQUEZA Y PROMEDIO DEL ÍNDICE DE DISTINCIÓN TAXONÓMICA..	29
5.1.4 COMPOSICIÓN DE MACROALGAS QUE ESTÁN EN CONTACTO CON EL TEJIDO VIVO DE ACROPORA PALMATA.....	30
5.1.5 VARIABLES DE ESTADO.....	30
5.2 ANÁLISIS DE DATOS..	33
5.2.1 PORCENTAJE DEL CORAL ACROPORA PALMATA OCUPADO POR ALGAS.....	33
5.2.2 RIQUEZA DE ESPECIES DE MACROALGAS Y PROMEDIO DEL ÍNDICE DE DISTINCIÓN TAXONÓMICA.....	34
5.2.3 COMPOSICIÓN DE MACROALGAS QUE ESTÁN EN CONTACTO CON EL TEJIDO	

VIVO DE <i>ACROPORA PALMATA</i>	36
6 RESULTADOS	37
6.1 PORCENTAJE DEL CORAL <i>ACROPORA PALMATA</i> OCUPADO POR MACROALGAS	37
6.2 MACROALGAS Y CIANOBACTERIAS	41
6.3 PROMEDIO DEL ÍNDICE DE DISTINCIÓN TAXONÓMICA	49
6.4 COMPOSICIÓN DE MACROALGAS QUE ESTÁN EN CONTACTO CON EL TEJIDO	
VIVO DE <i>ACROPORA PALMATA</i>	51
6.5. VARIABLES DE ESTADO	53
6.5.1 ESTADO DEL CORAL <i>ACROPORA PALMATA</i>	53
6.5.2 VARIABLES DE USO.	56
6.1.3 CICLONES TROPICALES	57
6.5.4 ENFERMEDADES Y BLANQUEAMIENTO	59
6.5.5 RELACIÓN ENTRE EL PORCENTAJE DE CORAL OCUPADO PR ALGAS Y LAS	
VARIABLES DE ESTADO.	59
7 DISCUSIÓN	62
8 CONCLUSIONES	72
9 REFERENCIAS.	74
ANEXO PORCENTAJE DEL CORAL <i>ACROPORA PALMATA</i> OCUPADO POR ALGAS	90

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. PERMANOVA de una vía del porcentaje de coral ocupado por macroalgas sobre <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	40
Tabla 2. Prueba pareada del porcentaje de coral ocupado por macroalgas entre las localidades de estudio en Quintana Roo	40
Tabla 3. Especies de <i>Phaeophyceae</i> , <i>Chlorophyta</i> , <i>Rhodophyta</i> y <i>Cyanobacteria</i> registradas en contacto con el tejido vivo de <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo.	42
Tabla 4. ANOVA de una vía de la riqueza de macroalgas sobre <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	47
Tabla 5. PERMANOVA de una vía de la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de <i>Acropora palmata</i> en las distintas localidades de Quintana Roo	52
Tabla 6. Pruebas pareadas de la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	52
Tabla 7. Estado de <i>Acropora palmata</i> , variables de uso y variables ambientales en las cinco localidades de Quintana Roo	54
Tabla 8. Número de turistas que visitan el arrecife en cada localidad de Quintana Roo.....	57
Tabla 9. Ciclones tropicales que han impactado las cinco localidades de Quintana Roo en un rango de 30 km.....	58
Tabla A1. Parámetros y estimaciones utilizadas para determinar el esfuerzo de muestreo de las algas en contacto con el coral <i>Acropora palmata</i>	90
Tabla A2. Porcentaje de similitud en cada localidad y contribución de especies a la similitud en cada localidad.....	90
Tabla A3. Porcentaje de disimilitud entre localidades y contribución de especies a la diferencia entre localidades.....	91

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las localidades de estudio en las zonas norte y sur del Caribe mexicano.....	23
Figura 2. Medición de la longitud ocupada por las macroalgas sobre el coral <i>Acropora palmata</i>	27
Figura 3. Porcentajes promedio (\pm d.e.) de la longitud ocupada por macroalgas (barras claras) y de la longitud del tejido vivo (barras oscuras) de <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	37
Figura 4. Distribución de frecuencias del porcentaje de <i>Acropora palmata</i> ocupado por algas en las localidades de Quintana Roo.....	39
Figura 5. Riqueza de especies de macroalgas y cianobacterias en las cinco localidades de Quintana Roo.....	48
Figura 6. Curva de acumulación de especies de macroalgas y cianobacterias sobre <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	48
Figura 7. Índice de distinción taxonómica de las macroalgas encontradas en las cinco localidades de Quintana Roo.	49
Figura 8. nMDS de la composición de especies de macroalgas en contacto con el tejido vivo de <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	51
Figura 9. Ordenación CAP de la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de <i>Acropora palmata</i> en cinco localidades de Quintana Roo.....	52
Figura 10. Estado de <i>Acropora palmata</i> en las cinco localidades de Quintana Roo	55
Figura 11 Frecuencia e intensidad de ciclones tropicales que impactaron las localidades de este estudio, de 1988 a 2008 en un rango de 30 km	58
Figura 12. Porcentaje de coral ocupado por macroalgas y las variables de estado de <i>Acropora palmata</i> y uso.	60

1 INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos que poseen un alto grado de diversidad, mayor que cualquier otro sistema marino y muchos ecosistemas terrestres (Veron 1995); son estructuras tridimensionales que se encuentran en aguas someras dominadas principalmente por corales escleractinios (Bellwood *et al.* 2004). Estos ecosistemas pueden ser un medio de desarrollo sostenible para los residentes de la costa (McField *et al.* 2007) y aportan grandes beneficios económicos por el turismo y la pesca (Buddemeier *et al.* 2004). Sin embargo, el desarrollo humano en la zona costera y los eventos naturales catastróficos han provocado un decremento a nivel global en la cobertura coralina general, en los corales formadores de arrecifes y la pérdida de servicios ecosistémicos (Pandolfi *et al.* 2003, Gardner *et al.* 2003, Pandolfi 2005, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Ese decremento se puede observar a través del cambio del paisaje que principalmente estaba dominado por corales a un paisaje dominado por algas (Bellwood *et al.* 2004, Mumby *et al.* 2007, Bruno *et al.* 2009).

El decaimiento de los arrecifes de coral comenzó varios siglos atrás; sin embargo, a partir de 1900 fue más drástico, debido a la mayor intensidad de actividades antropogénicas (Pandolfi 2003, Mora 2008). El grado de decaimiento de los arrecifes se distingue por zonas del mundo; por ejemplo, el Caribe está más afectado en comparación con el Mar Rojo y el arrecife Gran Barrera (Pandolfi *et al.* 2003). El Caribe muestra una disminución en la cobertura coralina de ~50 % en los años 70s al ~10 % en el presente (Gardner *et al.* 2003).

La disminución drástica de la cobertura coralina y la dominancia de macroalgas en los arrecifes del Caribe comenzó hace 40 años; tres eventos fueron principalmente los que desencadenaron la pérdida de especies, como las de *Acropora*: la enfermedad de banda blanca, el paso del Huracán Allen en 1980 y la muerte masiva del erizo *Diadema antillarum* en 1983 (Steneck 1993, Mayor 2006, Bellwood *et al.* 2004).

Los arrecifes del Caribe mexicano no han estado exentos de la pérdida de cobertura coralina y el aumento de la cobertura algal. Este cambio se intensificó en los años 60's con la sobrepesca de peces arrecifales y siguió en los años 70's con el gran desarrollo turístico en la parte norte del Estado de Quintana Roo (Daltabuit *et al.* 2006). Estudios realizados por Bastida-Zavala *et al.* (2000) (zona sur), Kramer (2003) (zonas norte, centro y sur), Ruiz-Zárate *et al.* (2003) (zonas centro y sur), Roy (2004) (zona centro) y García-Salgado *et al.* (2006) (zonas norte, centro y sur), entre otros, muestran una pérdida de cobertura coralina de más del 50 %, un aumento en la cobertura algal (algas "turfs" y algas carnosas particularmente) y una disminución y/o estado de condición afectado de especies como *Acropora palmata* y *A. cervicornis*, siendo la zona sur la más afectada.

Las causas en el aumento de la cobertura algal en los arrecifes de Quintana Roo son las mismas que en todo el Caribe: diversas fuentes antropogénicas, como el desarrollo turístico costero; contaminación por exceso de nutrientes, sedimentación sobre el arrecife, sobrepesca; incremento en las actividades turísticas, uso de embarcaciones y algunos otros usos inapropiados de sus recursos (Ruiz Zárate *et al.* 2003, Roy 2004, García-Salgado *et al.* 2006, Bozec *et al.* 2008, Thomassiny 2010). Además, fenómenos ligados a la influencia antropogénica como la ocurrencia de fenómenos naturales periódicos (huracanes y tormentas tropicales), el aumento en la temperatura, el blanqueamiento y enfermedades en los corales (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Ruiz Zárate *et al.* 2003, Rodríguez-Martínez *et al.* 2010, Ward *et al.* 2010), factores que en conjunto han favorecido el crecimiento algal sobre las colonias de corales.

El crecimiento de las algas sobre los corales llega a provocar su muerte, problema que se presenta en todos los arrecifes del mundo incluyendo el Caribe mexicano. Por ello, es necesario conocer si las actividades humanas (*v.g.* turísticas), la ocurrencia de fenómenos naturales (*v.g.* huracanes), así como el grado de protección y conservación de los arrecifes coralinos se

relacionan con el estado de salud arrecifal, particularmente en cuanto a las interacciones coral-macroalgas.

Este trabajo se llevó a cabo en cinco localidades de Quintana Roo, cuatro de ellas con categorías de áreas naturales protegidas (ANPs). Los arrecifes coralinos en estas localidades han sido impactadas diferencialmente por diversos eventos, como la sobrepesca, los huracanes, el turismo y las enfermedades, que posiblemente hayan provocado la presencia de una distinta composición de algas y diferente grado de porcentaje ocupado por algas sobre colonias de *Acropora palmata*. Por lo tanto, el propósito de este trabajo fue conocer si la composición de especies de macroalgas y el espacio colonial ocupado por ellas sobre *A. palmata* pueden ser explicados localmente por la ocurrencia de eventos de disturbio antropogénicos y naturales, mencionados anteriormente.

1.1 Macroalgas marinas bentónicas

Las algas marinas son un grupo de organismos conformado por miembros de dos reinos y por lo menos cuatro Phyla en los que se incluye las Cianobacterias (algas verde-azules), Chlorophyta (algas verdes), *Phaeophyceae* (la cual incluye a las algas cafés, Clase *Phaeophyceae*) y Rhodophyta (algas rojas) (Fong y Paul 2011). Las algas marinas bentónicas tienen un papel importante en los ecosistemas de arrecifes de coral, aunque normalmente son poco evidentes en arrecifes bien desarrollados y en buen estado de salud (Tsai *et al.* 2004). Por ejemplo, las algas cespitosas contribuyen significativamente a la producción primaria y tienen un rol importante en la dinámica del arrecife, por su rápido crecimiento, ciclos de vida cortos y facilidad de propagación vegetativa en el sustrato (Diaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002). Por su parte, las algas calcáreas consolidan el material fragmentado del arrecife y contribuyen a la construcción de nuevo sustrato firme donde se pueden implantar otras algas, corales u otros organismos sésiles (Adey 1998, Diaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002, Diaz-Pulido y McCook 2004, Littler *et al.* 2006). En contraste, las algas marinas pueden actuar de modo perjudicial a las

comunidades coralinas, principalmente en zonas de disturbios naturales o antropogénicos, provocando un cambio de dominio de corales a un dominio (aumento de cobertura) de algas; entonces ocurre el fenómeno denominado cambio de fase (McManus y Polsenberg 2004). Este cambio de fase provoca una disminución en la diversidad de los arrecifes de coral, que repercute en una pérdida en los servicios económicos, sociales y culturales que ofrecen estos ecosistemas (Hughes *et al.* 2007).

El fenómeno de cambio de fase se ha incrementado en los últimos años en las comunidades arrecifales de todo el mundo (Pandolfi *et al.* 2003) y puede deberse a distintos factores: la sobrepesca de peces herbívoros (McManus *et al.* 2000, Pandolfi *et al.* 2003, Littler *et al.* 2006, Hughes *et al.* 2007), el blanqueamiento y otras enfermedades (Aronson *et al.* 2002), la pérdida de especies herbívoras clave como el erizo *Diadema antillarum*, así como el aumento en la temperatura del agua, la acidez del agua marina (Miller 1998, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007), los sedimentos en suspensión (Airoldi 1998) y los nutrientes disueltos en el agua, principalmente de nitrógeno y fósforo (Miller 1998, McClanahan *et al.* 2001, Diaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002), lo mismo que la ocurrencia de eventos naturales como huracanes y ciclones que provocan pérdida de la arquitectura coralina (Steneck 1993, Alvarez-Filip *et al.* 2009). En conjunto, esos factores y eventos favorecen el crecimiento de las algas cespitosas (“turf”) y probablemente la dominancia de algas frondosas y carnosas que compiten con el coral por el espacio en condiciones favorables para las algas (McClanahan *et al.* 2001, Littler *et al.* 2006, Hughes *et al.* 2007).

1.2 *Acropora palmata*

Acropora palmata (Lamarck, 1816) forma parte de las especies de corales que han sido dominantes en arrecifes actuales del Caribe mexicano, junto con *Montastraea annularis* y *M. faveolata* (Ruiz-Zárata *et al.* 2003), así como en muchos otros arrecifes de la provincia Caribeña (Kramer 2003). De tal forma, son especies consideradas constructoras de arrecifes, que en

conjunto tienen un papel estructural y ecológico que no puede ser cumplido por otros corales formadores de arrecifes en términos de resiliencia, tasas de crecimiento y la formación de arrecifes estructuralmente complejos (Lighty *et al.* 1982, Aronson y Precht 2002, Boulon *et al.* 2005, Alvarez-Filip *et al.* 2009, Blackwood 2012). Las especies estructuralmente complejas funcionan de manera importante como refugio de epifauna (p. ej. crustáceos, peces, equinodermos y moluscos) e infauna (p. ej. poliquetos, esponjas y moluscos), los cuales a su vez interactúan con una gran cantidad de algas bentónicas (Boulon *et al.* 2005). Esas especies de corales también tienen la capacidad de modificar el medio ambiente de sus alrededores, tal como la acumulación de sedimentos y patrones de circulación de corrientes marinas (Boulon *et al.* 2005). Además, el deterioro de estas especies origina una pérdida en servicios ecosistémicos para el humano, como la pesca y la protección costera (Alvarez-Filip *et al.* 2009); también, causa una disminución en las capacidades de la comunidad arrecifal de resistencia y resiliencia (Bellwood *et al.* 2004).

En cuanto a la permanencia de *Acropora* en el tiempo, datos paleoecológicos y ecológicos muestran que especies de *Acropora* dominaron la parte somera de los arrecifes del Caribe en el Pleistoceno y en el Holoceno (Pandolfi y Jackson 2006). Colonias de *A. palmata*, comúnmente, llamado coral cuerno de alce, dominaron la zona de alta energía debido a su plasticidad morfológica, rápido crecimiento (entre 5 y 10 cm anuales) y capacidad para formar colonias nuevas, además de rápida recuperación de lesiones en su esqueleto (Lirman 2000a), sin embargo, en los 70's comenzó su decaimiento y para 1984 disminuyó drásticamente (Jackson *et al.* 2001, Hughes *et al.* 2003, Alvarez-Filip *et al.* 2009, Bruno *et al.* 2009), ocasionando que el coral *Porites astreoides* lo remplazara en abundancia en los arrecifes someros del Caribe (Aronson y Precht 2001, Gardner *et al.* 2003, Green *et al.* 2008).

Las zonas (frente y rompiente arrecifal) donde se desarrolla *A. palmata* son de alta energía por el embate de las olas y corrientes; además, estas zonas reciben de manera directa y con mayor impacto los disturbios naturales y humanos, lo que provoca una serie de alteraciones que

combinadas ponen en riesgo la estructura y dinámica poblacional de esta especie (Boulon *et al.* 2005) y de la comunidad coralina somera en su conjunto.

Acropora palmata presenta reproducción tanto sexual como asexual; la primera le confiere un mayor intercambio genético y por lo tanto una mayor capacidad de respuesta a factores estresantes, sin embargo, en el ambiente se ha observado una disminución de esta forma de reproducción (Baums *et al.* 2006). La segunda (asexual) es la principal forma de reproducción; se da por la fragmentación de las ramas, principalmente provocada por el embate de huracanes o tormentas de menor intensidad, pero la viabilidad es muy baja dada la tasa baja de sobrevivencia de los fragmentos (Lirman 2000b).

1.3 Factores que afectan la pérdida de *Acropora palmata* y favorecen el crecimiento algal

Distintos son los factores que pueden afectar al coral *Acropora palmata*, y distintas las escalas a las que pueden actuar a lo largo del Caribe mexicano. Aquí, *A. palmata* es predominante en la composición de especies en la cresta arrecifal, pero la gran mayoría son estructuras de esqueletos muertos (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Kramer 2003, García-Salgado *et al.* 2006, Espinoza-Avalos *et al.* 2009). Las mortalidades relativamente recientes y puntuales que se han registrado en la parte norte fueron originadas principalmente por la enfermedad de la banda blanca (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003) y el paso del huracán Gilbert en 1988, contrario a la parte sur donde recientemente hubo una mayor mortalidad (en Banco Chinchorro) debida al huracán Dean en 2007 (Espinoza-Avalos *et al.* 2009).

Los distintos disturbios causan diversos daños en *Acropora palmata*, desde la muerte parcial del tejido coralino hasta la muerte total de colonias enteras; la muerte del tejido de *A. palmata* libera espacio en el esqueleto que es ocupado principalmente por algas (Lirman 2000a).

Ciclones tropicales

Uno de los principales factores estresantes que afectan *Acropora palmata* son los ciclones tropicales que, dependiendo de la frecuencia y la intensidad del evento, pueden afectar de manera diferencial la estructura poblacional del coral (Lirman 2003). Los ciclones pueden causar la pérdida de hasta el 40 % del tejido vivo (Gleason *et al.* 2007), además de ocasionar rompimiento de sus ramas, aunque *A. palmata* tiene la capacidad de regeneración gracias a la reproducción asexual (Boulon *et al.* 2005), sin embargo, se ha visto que su recuperación depende del tamaño del fragmento y la frecuencia e intensidad de los ciclones que han perturbado un sitio dado (Lirman 2003). La muerte del tejido vivo de los fragmentos del coral y las lesiones causadas por el rompimiento de las ramas provee espacio para nuevos reclutas de otros corales y organismos sésiles, incluyendo algas (Meesters y Bak 1995).

Enfermedades

La enfermedad de la banda blanca provocó la primera pérdida masiva de las especies de *Acropora* en 1983 en la región del Caribe (Aronson y Pritch 2001). Esta enfermedad se caracteriza por las bandas blancas de esqueleto expuesto alrededor de las ramas de *A. palmata*, bordeado en la parte superior por tejido vivo y en la parte inferior por algas que colonizaron el esqueleto (Mayor *et al.* 2006); sin embargo, esta no es la única enfermedad que ha atacado y provocado su disminución de éstos y otros corales (Boulon *et al.* 2005, Mayor *et al.* 2006). La enfermedad de la viruela blanca ("white pox"), reconocida en 1996, es exclusiva de *Acropora palmata*; causa lesiones en el tejido vivo desde la base del coral, provocando la pérdida del tejido a una velocidad de 2.5 cm² por día (Patterson *et al.* 2002, Boulon *et al.* 2005); a finales de los 90s esta enfermedad fue registrada en Puerto Morelos, Caribe mexicano, provocando una pérdida mayor al 30 % del tejido vivo, espacio que regularmente fue colonizado por algas filamentosas (Rodríguez-Martínez *et al.* 2001).

Pesca

La pesca puede ocasionar daños a los arrecifes. Uno de estos daños es ocasionando directamente por lesiones físicas (p. ej., fragmentando las ramas), y por el uso de distintos artes

de pesca y embarcaciones (CONANP); otra forma, indirecta, de causar daño a la comunidad arrecifal incluyendo a *Acropora palmata* es por medio de la sobrepesca, que libera a las macroalgas de ramoneadores y las deja en una ventaja competitiva para crecer sobre los corales, fenómeno que ha dañado a los arrecifes en el mundo pero principalmente los arrecifes del Caribe (Hughes 1994). A partir del decremento de *Diadema antillarum* (uno de los principales herbívoros), aumentó la importancia de los peces herbívoros en la función de reducir la abundancia de algas de los sistemas coralinos en esta zona, pero el bajo número de peces, provocado por la pesca artesanal, no es suficiente para evitar la disminución en la cobertura de corales y el incremento de la cobertura de las macroalgas (Hawkins y Roberts 2004). Esta situación impide la recuperación de arrecifes degradados, aún en áreas marinas protegidas (Koop *et al.* 2010).

Turismo

El Caribe es una zona altamente turística por su paisaje atractivo, lo que ha generado un alto desarrollo costero y una serie de amenazas para el sistema de arrecifes de coral, como la contaminación del mar por desechos sólidos y líquidos depositados por aguas residuales (CONANP, Mora 2008). Estas aguas tienen alto contenido de nutrientes que favorecen el crecimiento de macroalgas (Miller y Hay 1996, Vermeij *et al.* 2010); además, en los lugares altamente visitados hay afluencia de turistas que provocan lesiones y/o fragmentación a los corales al golpearlos con el cuerpo o con el equipo de buceo (Tratalos y Austin 2001).

En años recientes se ha observado una recuperación de *Acropora palmata* en algunos lugares del Mar Caribe, como Carrie Bow Cay, Belice (Macintyre y Toscano 2007); Los Roques, Venezuela (Zubillaga *et al.* 2005); St. John, Islas Vírgenes (Grober-Dunsmore *et al.* 2006); y (antes del huracán Dean) en Banco Chinchorro, México (Vega-Zepeda *et al.* 2007). *A. palmata* actualmente tiene estatus de protección especial por las normas mexicanas (Diario Oficial de la Federación 2005), y como especie en peligro crítico de extinción por la Unión Internacional de la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés, Carpenter *et al.* 2008).

1.4 Área Natural Protegida (ANP)

Como parte de las acciones de conservación de ambientes costeros se han adoptado diferentes estrategias, como el establecimiento de Áreas Naturales Protegidas (ANPs), donde la pesca y las actividades humanas se llegan a prohibir en algunas de sus zonas o se disminuyen en otras (CONANP 1998, 2000a, 2000b 2004, Rodríguez-Martínez 2008). Aunque el establecimiento de estas áreas no siempre garantizan una recuperación arrecifal, por ser pequeñas comparadas con las escalas de afectación por causas naturales y humanas, y porque la dispersión de larvas y las migraciones de adultos (en organismos vágiles) ocurren a grandes escalas espaciales (McClanahan *et al.* 2001, Bellwood *et al.* 2004).

1.5 Interacciones macroalga-coral

Las algas son un componente esencial en el ecosistema arrecifal coralino y responden a una amplia variedad de cambios en los factores bióticos y abióticos que ocurren en estos sistemas; sus adaptaciones fisiológicas y morfológicas reflejan distintas estrategias de sobrevivencia, como es la capacidad de crecimiento rápido, ciclos reproductivos complejos, tolerancia diferencial a cambios en el ambiente, resistencia a la depredación, y competencia eficaz por nutrientes, espacio y luz (Littler y Littler 1980, Steneck y Dethier 2003).

Se ha observado que las algas pueden competir por espacio o influir de manera desfavorable al crecimiento y sobrevivencia de los corales debido a las siguientes causas: las algas talosas pueden formar un dosel que reduce los niveles de luz, afectando el desempeño fotosintético de las zooxantelas y por lo tanto el crecimiento del coral; las porciones basales de las macroalgas pueden matar al coral directamente por invasión del tejido vivo; el movimiento de agua puede causar que los talos de las algas rocen la superficie de los corales y produzcan un daño físico por abrasión; la liberación de componentes orgánicos (aleloquímicos) por algas puede infligir un efecto potencialmente negativo en el crecimiento del coral; las algas reducen la velocidad de las corrientes y compiten por el sustrato y los nutrientes con los corales; además, pueden modificar

el movimiento del agua alrededor de los corales; limitan el espacio de los corales, no permitiendo el establecimiento de reclutas; y se fijan en sustratos adyacentes a pocos centímetros de los corales, cubriendo (sobrecreciendo) en varios puntos al tejido coralino, además de provocar el aumento de microbios que dañan al coral (Miller y Hay 1996, McCook *et al.* 2001, River y Edmunds 2001, Jompa y McCook 2003, Diaz-Pulido y McCook 2004, Nugues y Szmant 2006, Quan-Young y Espinoza-Ávalos 2006, Smith *et al.* 2006, Hoegh-Guldberg *et al.* 2007, Birrell *et al.* 2008, Cetz-Navarro 2008, Barott *et al.* 2009, Vermeij *et al.* 2009).

2 ANTECEDENTES

En el Caribe mexicano se han realizado diversos trabajos con *Acropora palmata* como objeto de estudio. Padilla (1996) estudió la demografía y dinámica poblacional de este coral en Quintana Roo; Padilla y Lara (1996) investigaron el crecimiento de *A. palmata* por medio del incremento del tejido coralino en tres partes del coral; Rodríguez-Martínez (1998) estudió la recuperación de *A. palmata* después del impacto del Huracán Gilberto en el arrecife de Puerto Morelos; Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez (1998) compararon la recuperación de *A. palmata* en dos arrecifes (uno localizado en Puerto Morelos y otro en Cancún) después del paso del Huracán Gilberto y una tormenta tropical. Rodríguez-Martínez *et al.* (2001) mostraron que manchas necróticas produjeron la muerte de tejido blando del *A. palmata*; Vega-Zepeda *et al.* (2007) evaluaron la distribución espacial de *A. palmata* en Banco Chinchorro; Espinoza *et al.* (2009) evaluaron la condición de *A. palmata* en distintos arrecifes del Caribe mexicano, midiendo parámetros como densidad poblacional, porcentaje de colonias con presencia de algas, el porcentaje del coral afectado por algas y el tamaño de las colonias.

Como se ha expuesto, muchos estudios se han llevado a cabo sobre la interacción alga-coral, y otros relacionados a los factores que afectan a dicha interacción, pero pocos trabajos se han realizado sobre la interacción de *A. palmata* y las macroalgas.

Con relación a trabajos con acropóridos interactuando con algas, Belk y Belk (1975) observaron la rápida colonización de algas cespitosas sobre el coral muerto de *Acropora aspera* y enlistaron las especies algales. Tanner (1995) mostró que la presencia de macroalgas influye negativamente en la cobertura y crecimiento de *A. bruegggenia* y *A. cuneata*, mientras que Littler y Littler (1997) demostraron la importancia de algas coralinas costrosas en el establecimiento de reclutas de *Acropora* y el efecto de la herbivoría para el control de las algas. Birrell *et al.* (2005) encontraron dos tipos de ensamblajes de algas cespitosas, que afectaron de manera diferente a *A. millepora*, y Hass *et al.* (2010) mostraron una estacionalidad en la competencia de *Acropora* sp. y ensamblajes de algas cespitosas.

Para *Acropora palmata*, Wanders (1977) observó el papel de los organismos herbívoros para la sobrevivencia de algas costrosas en esqueleto muerto del coral. Por su parte, McClanahan *et al.* (2002) realizaron experimentos con esqueleto muerto del coral, y encontraron diferencias entre la composición de especies de algas en tratamientos con fertilizantes, exclusión de herbívoros y el efecto de la presencia de otros corales. Navas *et al.* (1998) recolectaron e identificaron grupos de algas cespitosas, costrosas y macroalgas dependiendo de la posición de la colonia. Lirman (2000 b) observa la rápida colonización por algas cespitosas de lesiones en colonias de *A. palmata*.

En el Caribe mexicano (Mahahual y Xcalak), Quan-Young (2002) comparó la flora algal encontrada en *Acropora palmata*, a través de una lista de especies que estuvieron en contacto con el tejido vivo, donde las algas céspedes fueron las algas que prevalecieron, en su mayoría especies pertenecientes a Rhodophyta. También, Espinoza-Avalos *et al.* (2009) usaron el porcentaje de colonias con presencia de algas y el porcentaje del coral ocupado por algas como parámetros para observar el estado de salud de *A. palmata* en el Caribe mexicano, además presentaron un catálogo de especies de las algas que encontraron en contacto con el tejido vivo de, siendo nuevamente las algas cespitosas Rhodophyta las de mayor presencia.

3 OBJETIVOS

Los objetivos del trabajo son los siguientes:

3.1 Objetivo general

- Determinar si hay diferencias entre el porcentaje del coral ocupado por algas y la composición de algas creciendo sobre *A. palmata* en cinco localidades de Quintana Roo.

3.1.1 Objetivos particulares

- Determinar el porcentaje de coral ocupado por algas y el porcentaje de tejido vivo de *A. palmata* en cinco localidades de Quintana Roo.
- Determinar la composición taxonómica de las algas que están en contacto con el tejido vivo del coral *A. palmata* en cinco localidades de Quintana Roo.
- Conocer la relación entre el porcentaje ocupado por algas que crece sobre *A. palmata* y el estado de *A. palmata*, la pesca, ciclones tropicales, enfermedades y áreas naturales protegidas de cinco localidades arrecifales del Caribe mexicano.
- Conocer la relación entre la composición de algas que está en contacto con el tejido vivo de *A. palmata* y la pesca, ciclones tropicales, enfermedades y áreas naturales protegidas de cinco localidades de cinco localidades arrecifales del Caribe mexicano.

4 ÁREA DE ESTUDIO

Los arrecifes del Caribe mexicano de las cinco localidades que se incluyen en este estudio (Fig. 1) se encuentran ubicados dentro del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), el cual es un

conjunto mixto formado por arrecifes de barrera y bordeantes, los cuales tienen como característica conjunta la presencia de colonias de *A. palmata* en la cresta arrecifal a una profundidad de 1 a 5 m (Jordán-Dahlgren 1993). Banco Chinchorro es otro tipo de formación coralina, tipo atolón, y se encuentra en la parte sur del Caribe Mexicano (Jordán- Dahlgren 1993).

Hay colonias de *A. palmata* a lo largo del Caribe mexicano, sin embargo, se han localizado pocos parches con predominancia de colonias vivas, por lo que los sitios de medición y recolecta fueron establecidos tomando como base el trabajo de Espinoza-Ávalos *et al.* (2009).

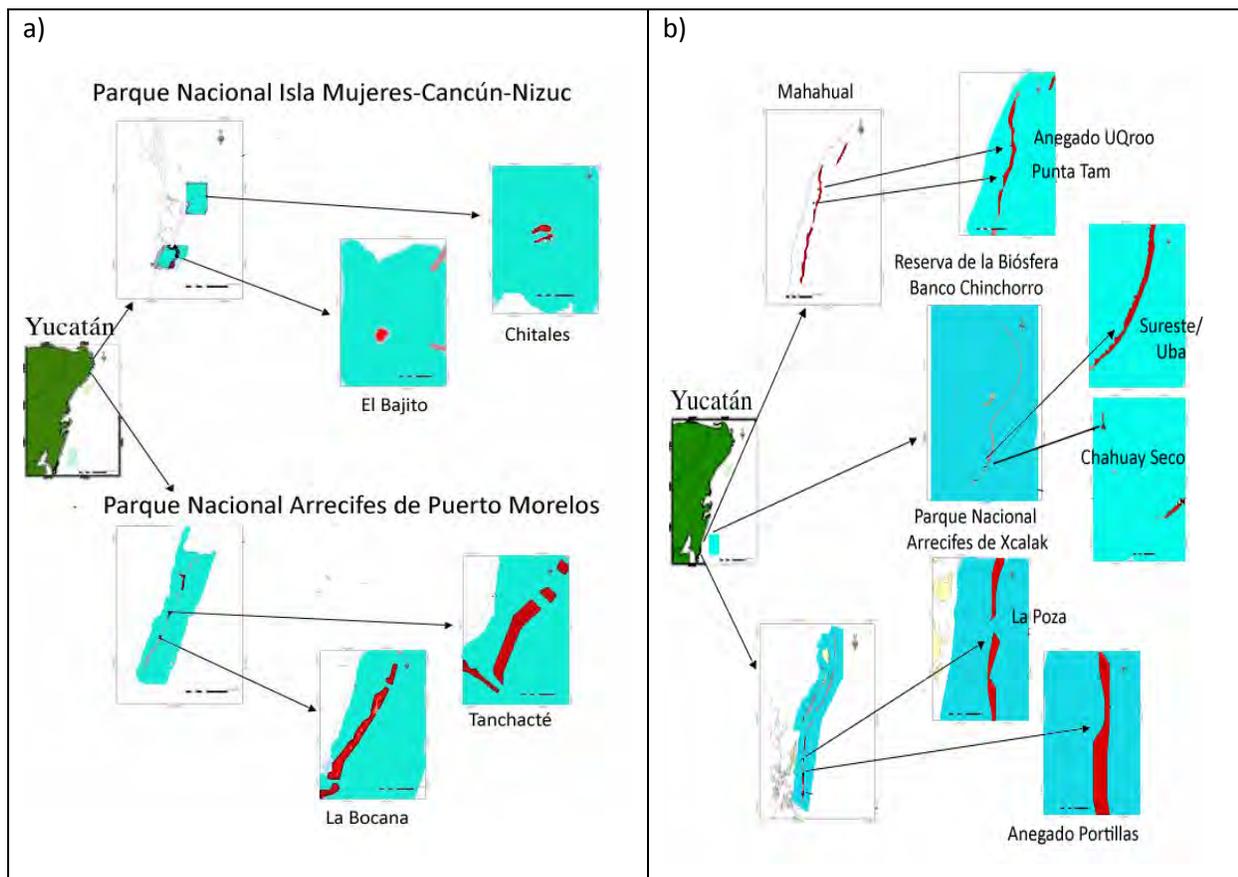


Figura 1. Ubicación de las localidades de estudio en las zonas norte y sur del Caribe mexicano (modificado de Espinoza-Avalos *et al.* 2009).

a) Caribe mexicano Norte

Cancún

En el municipio de Benito Juárez se encuentra Cancún, uno de los principales centros turísticos del país. Este municipio ha crecido enormemente en su población, y a partir de los años 70's ha habido un despegue en el desarrollo del turismo (CONANP 1998).

Los arrecifes de Cancún son de gran importancia económica por las actividades acuáticas, como buceo libre y con esnórquel, que ofrecen los prestadores de servicios en este desarrollo turístico. La pesca es la segunda actividad comercial en esta región (CONANP 1998).

Las colonias estudiadas se ubican en dos sitios, El Bajito (21° 01' 17.19" N y 86° 47' 09.5" O) y Chitales (21° 08' 56.18" N y 86°44' 46.59" O) (Fig. 1). En Chilates se encuentra un arrecife con colonias de *Acropora palmata* en recuperación debido al paso de los Huracanes Iván (2004), Emily (2005) y Wilma (2005); este sitio fue restaurado por personal de la CONANP en los años 2004-2005 (CONANP 2005, CONANP 2008), utilizando el transplante de pedazos de *A. palmata* fragmentados por los mismos huracanes.

Puerto Morelos

Puerto Morelos es una población costera que se localiza frente al Mar Caribe. Las colonias estudiadas fueron de los sitios de Tanchacté (20°54' 09.04" N y 86° 50' 28.99" O) y la Bocana (20°52' 13.18" N y 86° 51' 19.15" O).

Las principales actividades económicas en Puerto Morelos actualmente son el turismo y la pesca. El turismo está representado con mediana actividad hotelera, viajes de esnórquel, buceo autónomo, excursiones marinas y pesca deportiva. Los tipos de pesca que tradicionalmente se han practicado dentro del Parque son la comercial, de autoconsumo y la deportivo-recreativa; los principales productos extraídos son crustáceos, moluscos y peces (CONANP 1998).

En 1998 se creó el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, con el fin de conservar el área del arrecife y mantener los medios de desarrollo sostenible para la población (CONANP 1998). El arrecife de Puerto Morelos es de tipo bordeante extendido (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003), con poca acreción del Holoceno; la estructura basal ha sido determinada principalmente por eventos del Pleistoceno medio y tardío. La zona está constituida por seis sectores: orilla, laguna, arrecife Oeste o posterior, cresta arrecifal (o rompiente arrecifal), arrecife Este o frontal y plataforma arenosa (Jordán- Dahlgren 1993, CONANP 2000).

b) Caribe mexicano Sur

Xcalak

En la costa sur del estado de Quintana Roo se localiza Xcalak, las colonias estudiadas se encuentran en los sitios La Poza (18° 15' 39.3" N y 87° 49' 34.1" O) y Anegado Portillas (18° 13' 01.9" N y 87° 49' 58.1" O), las actividades económicas principales son la pesca y actualmente el desarrollo turístico de bajo impacto . El parque Nacional Arrecifes de Xcalak fue decretado como tal en 2004 con el fin de preservar los arrecifes de la zona (CONANP 2004).

El área arrecifal frente a la península de Xcalak se encuentra definida por tres zonas arrecifales; la primera y más cercana a la costa es la laguna arrecifal, siguiendo la cresta arrecifal (la cual se encuentra dividida en arrecife posterior, rompiente y transición barlovento); la siguiente es el arrecife frontal, el cual tiene dos subzonas (frontal interior y frontal exterior); frente al poblado de Xcalak se encuentra una estructura arrecifal poco común, la cual se conoce como "La Poza"; uno de los rasgos más significativos de esta estructura es la presencia de un sistema de macizos y canales, los cuales son típicos del arrecife frontal (López-Santos *et al.* 2000).

Mahahual

Mahahual se localiza al sur de Quintana Roo, tiene afluencia turística mucho menor a la zona norte. Existen algunos hoteles y cabañas a lo largo de la costa, no existe tratamiento alguno para las aguas residuales generadas por la población y actualmente recibe cruceros de gran calado. El arrecife coralino se encuentra muy cercano a la costa (ca. 300 m), su laguna arrecifal es somera (1-2 m de profundidad), con lechos de pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) y amplias zonas arenosas donde se ubican varios arrecifes parche. El arrecife anterior y la cresta arrecifal albergan la mayor diversidad biológica del sitio, mientras que el arrecife posterior está poco desarrollado en comparación con otras áreas del Caribe (Jordán-Dahlgren 1993, Bastida-Zavala *et al.* 2000). Las colonias de *Acropora palmata* estudiadas están ubicadas en los sitios Punta Tam (18° 41' 47.5" N y 87° 42' 41.9" O) y Anegado UQroo (18°42' 14.4" N y 87°42' 34.5" O).

Banco Chinchorro

Banco Chinchorro es un complejo arrecifal, que Chávez e Hidalgo (1988) lo clasificaron como de plataforma; está ubicado frente a la costa Sur de Quintana Roo. Los sitios donde se ubicaron las colonias de *Acropora palmata* estudiadas fueron Sureste Uba (18° 28' 19.3" N y 87°18' 48.6" O) y Xahuay Seco (18°24' 46.8" N y 87° 24' 39.3" O); separado 30 km del continente por un canal de ~100 m de profundidad (Aguilar-Perea y Aguilar-Dávila 1993). La langosta *Panulirus argus* y el caracol *Strombus gigas* fueron explotadas sin regulación hasta 1996, año en que el complejo arrecifal fue decretado como Reserva de la Biosfera (CONANP 2000).

El arrecife está constituido en la parte de barlovento por *Millepora complanata* y *A. palmata*, sin embargo, debido al paso del Huracán Dean esas poblaciones decrecieron notablemente (Espinoza-Avalos *et al.* 2009). En sotavento, las principales especies de corales presentes son *Montastrea annularis*, *M. cavernosa*, *Porites astreoides* y *Diploria strigosa* (Aguilar-Perea y Aguilar-Dávila 1993).

5 MÉTODOS

5.1.1 Porcentaje del coral *Acropora palmata* ocupado por macroalgas

Acropora palmata presenta una morfología arborescente compleja, además de una tendencia a mostrar mortalidad parcial de la colonia (Boulon *et al.* 2005). Ese tipo de características obligó el uso de un procedimiento particular para estimar la cobertura de algas con respecto al tejido vivo de la colonia.

La cobertura de algas se estimó como un porcentaje de la sumatoria de las extensiones correspondientes a distintos ejes longitudinales (base y ramas) de las colonias de *A. palmata*; las extensiones longitudinales fueron medidas con una cinta métrica flexible, con lo cual se obtuvo la longitud (cm) que ocupaban tanto el tejido vivo como las algas (Fig. 2 a y b).



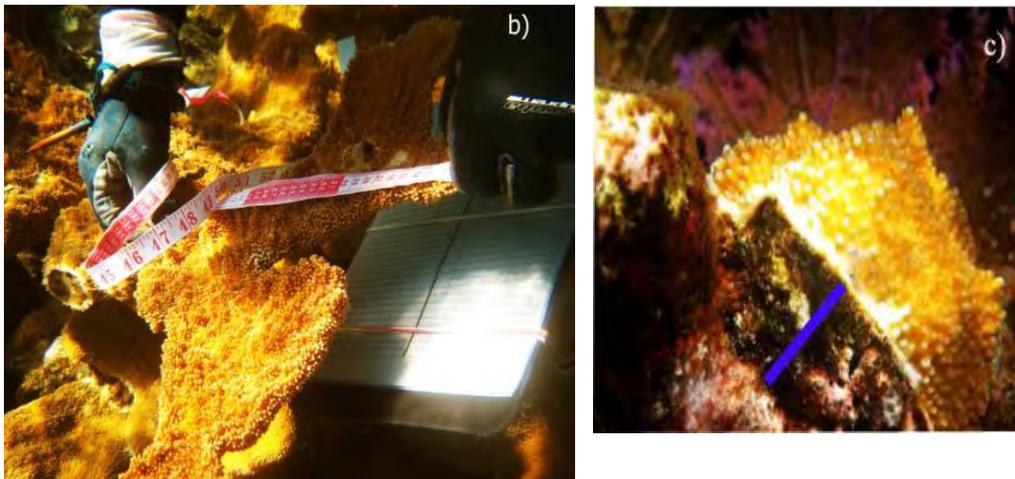


Figura 2. Colonias de *Acropora palmata* y elementos medidos en ellas a) Representación de extensiones longitudinales (base y ramas) medidas en las colonias; b) Medición de la longitud de tejido vivo y de esqueleto ocupado por algas (flecha azul) en una rama de *A. palmata*; c) Algas colectadas (≈ 1 cm) en contacto con el tejido vivo de *A. palmata*. (barra = 1 cm).

El porcentaje de la longitud ocupada por algas y tejido vivo de cada colonia, se obtuvo por una regla de tres, tomando como referencia la sumatoria total de las extensiones longitudinales de la colonia, como sigue.

Porcentaje de longitud ocupada por algas = $(\text{Longitud ocupada por algas} \times 100) / \Sigma_{\text{TOTAL}} \text{ extensiones longitudinales de la colonia}$.

Se midió un total de 34 colonias de *A. palmata* por localidad; cada localidad contó con dos sitios (17 colonias por cada sitio a excepción de La Poza, en Xcalak, donde se obtuvieron 15 datos).

5.1.2 Macroalgas y cianobacterias

En cada sitio (2) de cada localidad (5) de estudio, se seleccionaron aleatoriamente 5 colonias de coral (50 colonias=muestras en total) con presencia de macroalgas. Se recolectaron las macroalgas que se encontraban fijadas y en un cinturón de contacto con el tejido coralino vivo, a una distancia no mayor de 1 cm del tejido (Fig. 2c). Se asumió que en ese cinturón se presentan

las principales interacciones competitivas entre algas y *A. palmata* (Lirman 2001, Barott *et al.* 2009 Barott *et al.* 2012).)

Las algas se recolectaron con un cuchillo, de diferentes ramas de cada colonia, hasta que se obtuvo una muestra representativa, considerando estar representados los diferentes tipos de algas presentes en cada colonia por su forma de crecimiento, tamaño, arreglo en grupo, coloración y textura; las muestras se depositaron en una bolsa plástica con etiqueta y formol al 4 %, con agua de mar. En el laboratorio se separaron e identificaron por especie, utilizando la diagnosis de géneros de Joly (1967) y las claves taxonómicas de Taylor (1960), Schneider y Searles (1991) y Littler y Littler (2000), principalmente. Los nombres y autoridades de las especies de macroalgas se obtuvieron de la página electrónica AlgaeBase (Guiry y Guiry 2012). Ejemplares de referencia de especie de macroalgas y cianobacterias se depositaron en el herbario (CIQR) de ECOSUR.

5.1.3 Riqueza y Promedio del Índice de distinción taxonómica

Para comprobar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para tener representada la riqueza, se graficó una curva de acumulación de especies por localidad, y se estimó el esfuerzo de muestreo necesario para una mejor representatividad de la riqueza de especies, además de realizarse un ANOVA de una vía para identificar si hubo diferencia de la riqueza promedio entre localidades.

La diversidad es uno de los índices más utilizados para evaluar el cambio de las comunidades debido a impactos en el ambiente, sin embargo, los índices utilizados comúnmente tienen una dependencia del esfuerzo de muestreo (Bates *et al.* 2005). En su lugar, Clarke y Warwick (1998) propusieron el promedio del índice de distinción taxonómica ($\Delta+$), basado en el supuesto que ante un disturbio la composición taxonómica puede cambiar de una composición taxonómicamente diversa hacia una composición taxonómicamente relacionada. Este índice combina la riqueza de especies y las relaciones entre organismos de las diferentes muestras,

para lo cual solo se necesita tener listas de especies para comparar entre sitios. En este trabajo se aplicó el promedio del índice de distinción taxonómica a la composición algal (presencia-ausencia de especies) encontrada en un cinturón de contacto con el tejido coralino vivo, a una distancia no mayor de 1 cm del tejido vivo de *Acropora palmata* en las distintas localidades, bajo el supuesto que distintos disturbios pueden provocar una diferencia de la composición de algas de las localidades de Quintana Roo.

5.1.4 Composición de macroalgas que están en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata*

Una vez obtenida la composición algal de cada localidad, se buscaron diferencias entre ellas mediante un Análisis Permutacional de Varianza (PERMANOVA) de una vía, un Análisis no paramétrico Multidimensional (nMDS, por sus siglas en inglés), un Análisis de similitud porcentual (SIMPER) y el promedio del Índice de Distinción Taxonómica (A+).

5.1.5 Variables de estado

Se utilizaron distintas variables para tratar de explicar el porcentaje ocupado por algas sobre *A. palmata*. Estas variables se dividieron en tres: estado de las colonias de *A. palmata* en las localidades de estudio, variables del grado de uso del ambiente arrecifal y variables de fenómenos naturales.

Estado de Acropora palmata

Acropora palmata ha estado expuesta a una serie de disturbios que han disminuido su cobertura a lo largo del Caribe. Estos disturbios han dado como resultado la pérdida de abundancia y cobertura de tejido vivo de este coral en el Caribe mexicano. una forma de observar esta pérdida es mediante medidas que nos ayuden establecer el estado en que actualmente se encuentra en las localidades de este estudio.

- a) Densidad. Un parámetro para medir la abundancia de individuos en un sitio determinado es la densidad; parámetro que nos indica el número de individuos establecidos en un

sitio determinado, y puede ser un indicador de la salud de las poblaciones de *A. palmata* dado que estas poblaciones dominaron la cresta arrecifal en todo el Caribe durante miles de años (Hughes *et al.* 1994, Aronson y Pretch 2001, Jackson *et al.* 2001). Se utilizaron datos obtenidos por Espinoza-Avalos *et al.* (2009), mediante el uso de cuatro transectos (cada sitio) de cinco metros de largo y dos metros de ancho, posteriormente se obtuvo el promedio de densidad poblacional (colonias $\cdot 10 \text{ m}^{-2}$).

- b) Porcentaje de colonias del coral *A. palmata* con presencia de algas. Se utilizaron los datos obtenidos por Espinoza-Avalos *et al.* (2009), considerando el número de colonias con presencia de algas en algún lugar del esqueleto, con relación al total de las colonias de las colonias observadas en los transectos de cada sitio; posteriormente se obtuvo de porcentaje promedio de colonias de *A. palmata* (colonias $10 \cdot \text{m}^{-2}$) para cada localidad de estudio.
- c) Longitud de las colonias de *Acropora palmata*. Una forma de evaluar el impacto de disturbios fue el tamaño de las colonias de este coral. Durante el muestreo se registraron datos de longitud total (cm) de las colonias y se obtuvo el promedio para cada localidad.

Variables de Uso

En las localidades de este estudio se realiza una serie de actividades que benefician a los pobladores; estas actividades tienen un impacto hacia los arrecifes locales, sin embargo, ciertas medidas de protección pueden mitigar su impacto.

- a) Área Natural Protegida (ANP). La UINC define a una ANP como una superficie de tierra o mar especialmente dedicada a la protección y mantenimiento de la biodiversidad y de los recursos naturales y culturales asociados; manejada a través de medios legales, o de otros medios efectivos. Bajo estos términos un ANP tendrá en teoría mayor protección hacia los arrecifes coralinos y a las colonias de *Acropora palmata*, lo que repercutirá en un menor sobrecrecimiento algal de las colonias.

- b) Turismo: Se utilizaron registros del número de turistas que visitan el arrecife en cada localidad; los datos fueron proporcionados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (*com pers.* Durand-Siller, García-Rivas, González-Cano). Para el caso de Mahahual se obtuvo el número de turistas que arribaron en el año 2010; datos que se obtuvieron de la Secretaría de Turismo (www.sectur.gob.mx); con esa información se realizó una extrapolación tomando Cancún como referencia en cuanto a la proporción de turistas que arribaron a esa ciudad / número de turistas que visitaron el arrecife del Parque. Con esta proporción, y teniendo el número de turistas que arribaron a Mahahual, se obtuvo una estimación del número de turistas que visitaron el arrecife en dicha localidad.
- c) Pesca. La pesca es una actividad que puede facilitar el sobrecrecimiento algal, al causar daños físicos directos al coral debido a las embarcaciones y las artes de pesca, además de reducir la herbivoría de los peces hacia a las algas (ver introducción). Las localidades de estudio tienen diferentes regímenes de pesca que pueden ocasionar distinto porcentaje de sobrecrecimiento algal sobre *Acropora palmata*. Sin embargo, los datos de pesca son escasos debido al poco control y registro de las especies capturadas. En la zona arrecifal se utilizaron artículos de divulgación acerca de la captura de peces arrecifales (Sosa 2001, Sosa y Ramirez-González 2007, 2008, Sosa *et al.* 2009), así como información proporcionada por el Dr. Eloy Sosa y una plática con el M. en C. Francisco Aguilar Salazar, Director del Centro Regional de Investigación Pesquera de Puerto Morelos.

Ciclones tropicales

Uno de los disturbios que afectan a los arrecifes de coral y a *Acropora palmata* son los ciclones tropicales, los cuales provocan lesiones que originan la pérdida de tejido vivo. Se realizó una búsqueda de registro de ciclones tropicales que impactaron en el Caribe mexicano a partir de 1980 (NOOA, <http://csc.noaa.gov/hurricanes/>) y que impactaron las localidades estudiadas en un radio de 30 km de distancia.

Enfermedades y blanqueamiento

Las enfermedades y el blanqueamiento en *Acropora palmata*, son causantes de pérdida del tejido vivo de este coral, y son fenómenos que han ocurrido en los años recientes con mayor frecuencia (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007), afectando la resiliencia en los arrecifes coralinos.

- a) Banda blanca y viruela blanca: Se registraron las localidades en las cuales se observaron características de la banda blanca y la viruela blanca; también se realizó una búsqueda de información acerca de las localidades en que estas enfermedades se ha presentado en años recientes.
- b) Blanqueamiento: Durante el muestreo se revisó la presencia de blanqueamiento en colonias de *A. palmata*, y para completar el registro en las distintas localidades se realizó una búsqueda de información acerca de las localidades de estudio que sufrieron blanqueamiento en años recientes.

5.2 Análisis de datos

5.2.1 Porcentaje del coral *Acropora palmata* ocupado por algas

Para determinar la presencia de diferencias en el porcentaje de *A. palmata* ocupado por algas entre las cinco localidades de este estudio, se realizó un análisis permutacional de varianza (PERMANOVA). Este método no-paramétrico tiene como característica la falta de supuestos estadísticos; el estadístico de prueba utilizado es un análogo a la F de Fisher (*pseudo F*) calculado a partir de distancias euclidianas (Anderson 2001). Una vez determinadas las diferencias, se determinó qué localidades eran distintas mediante un análisis de muestras pareadas, también usando el PERMANOVA. Para realizar los análisis mencionados anteriormente se realizó una transformación de los datos por medio de arcoseno, la cual es la indicada por Sokal (1987) para porcentaje y proporciones. Este análisis se realizó usando el programa PRIMER VI (Clarke y Gorley, 2006).

5.2.2 Riqueza de especies de macroalgas y promedio del Índice de distinción taxonómica

Para estimar el esfuerzo de muestreo necesario para conseguir una riqueza de algas representativa, se obtuvo una curva suavizada basada en la adición del promedio de especies con el aumento del esfuerzo, para lo cual se utilizó el programa Estimates V8 (Colwell 2006). Con ayuda del software Statistica 6 (StatSoft, 2002) se obtuvo un ajuste de la curva por medio de la ecuación de Clench (Ecuación 1) ; este método es el más utilizado en ajustes de curvas en la mayoría de los taxones (Jiménez-Velarde y Hortal 2003). Además se obtuvo el coeficiente de determinación que nos indica el ajuste del modelo, la calidad del inventario de algas a partir de la pendiente de la curva (Ecuación 2) y el esfuerzo necesario si quisiéramos registrar el 80 % de la flora (Ecuación 3).

Ecuación 1

$$S_n = \frac{a * n}{1 + b * n}$$

Donde:

S_n = Número medio de especies

a = Tasa de incremento de las nuevas especies

b = Parámetro relacionado con la forma de la curva

Ecuación 2

$$Pendiente\ en\ un\ punto\ n = \frac{a}{(1 + b * n)^2}$$

Donde:

a y b son iguales que en la Ecuación 1

n = número de especies colectadas

Ecuación 3

$$n_{0.80} = \frac{0.80}{[b * (1 - 0.80)]}$$

Donde:

$n_{0.80}$ = Esfuerzo necesario para tener representado el 80 % de las especies

b = igual que ecuación 1

Para comprobar la normalidad de los datos de la riqueza de algas en contacto con el tejido vivo de *A. palmata*, se realizó la prueba de Shapiro Wilk; luego se llevó a cabo la prueba de Cochran para comprobar la homogeneidad de varianzas (Zar 1999). Una vez comprobadas la normalidad y la homogeneidad de varianzas de los datos, se llevó a cabo el ANOVA de una vía para comparar la riqueza promedio de algas encontradas en las colonias de *A. palmata* entre las cinco localidades de Quintana Roo usando el software STATISTICA 6 (StatSoft, 2002).

El promedio del índice de distinción taxonómica se realizó utilizando la lista taxonómica de las distintas localidades (presencia-ausencia); este índice fue definido por Clarke y Warwick (1998) como la doble sumatoria de todas las especies i y j (Ecuación 4):

Ecuación 4:

$$\Delta^+ = \frac{(\sum \sum_{i \neq j} \omega_{ij})}{[s (s - \frac{1}{2})]}$$

Donde:

ω = Relaciones filogenéticas a partir de una clasificación Lineana.

ω_{ij} = peso taxonómico otorgado a la longitud de la rama de las especies i y j (grado de parentesco entre especies)

S = número de especies de cada localidad

La evaluación de las diferencias de los valores del índice de distinción taxonómica fue realizada por medio del análisis propuesto por Clarke y Warwick (1998) usando el software PRIMER VI (Clarke y Gorley, 2006).

5.2.3 Composición de macroalgas que están en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata*

Para observar las diferencias en la composición de algas que se encontraron en contacto con el tejido vivo de *A. palmata* en cinco localidades de Quintana Roo, primeramente se hizo un Análisis no paramétrico Multidimensional (nMDS), para observar patrones de agrupamiento de las cinco localidades; luego se llevó a cabo el Análisis Permutacional de Varianza (PERMANOVA) colocando a las especies de macroalgas y cianobacterias como variables, para observar si hubo diferencias entre localidades. Para determinar qué localidades fueron diferentes entre ellas, se realizó una prueba de muestras pareadas. Después se realizó un análisis de coordenadas principales (CAP por sus siglas en inglés, Canonical Analysis of Principal Coordinates), para comprobar el ordenamiento de la composición de las cinco localidades de estudio. Como último análisis se realizó un análisis SIMPER, que permitió conocer el porcentaje de contribución de las especies a la similitud dentro de las localidades y el porcentaje de contribución de diferencia entre las localidades. Los análisis mencionados se realizaron con el software PRIMER VI (Clarke y Gorley, 2006).

6 RESULTADOS

6.1 Porcentaje del coral *Acropora palmata* ocupado por macroalgas

Las localidades con mayor porcentaje promedio de coral ocupado por algas fueron Mahahual y Xcalak, con 31.2 % y 28.4 %, respectivamente, mientras que la localidad con menor porcentaje de coral ocupado por algas fue Puerto Morelos con 13.0 % (Fig. 3). La distribución de frecuencias del porcentaje de las colonias de *A. palmata* ocupado por algas en Cancún, Puerto Morelos y Banco Chinchorro se encuentran entre el 0 y 50 %, contrario a lo mostrado en Mahahual y Xcalak, donde se encontró que hay colonias donde las algas ocuparon hasta el 80-90 % de las colonias (Fig. 4). La prueba de PERMANOVA indicó que hay diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 1) en el porcentaje de coral ocupado por algas entre las localidades de Quintana Roo, mientras que la prueba pareada (Tabla 2) indicó que Cancún, Puerto Morelos y Banco Chinchorro tienen diferencias significativas ($p < 0.05$) con respecto a las colonias de *A. palmata* de Mahahual y Xcalak (Tabla 2).

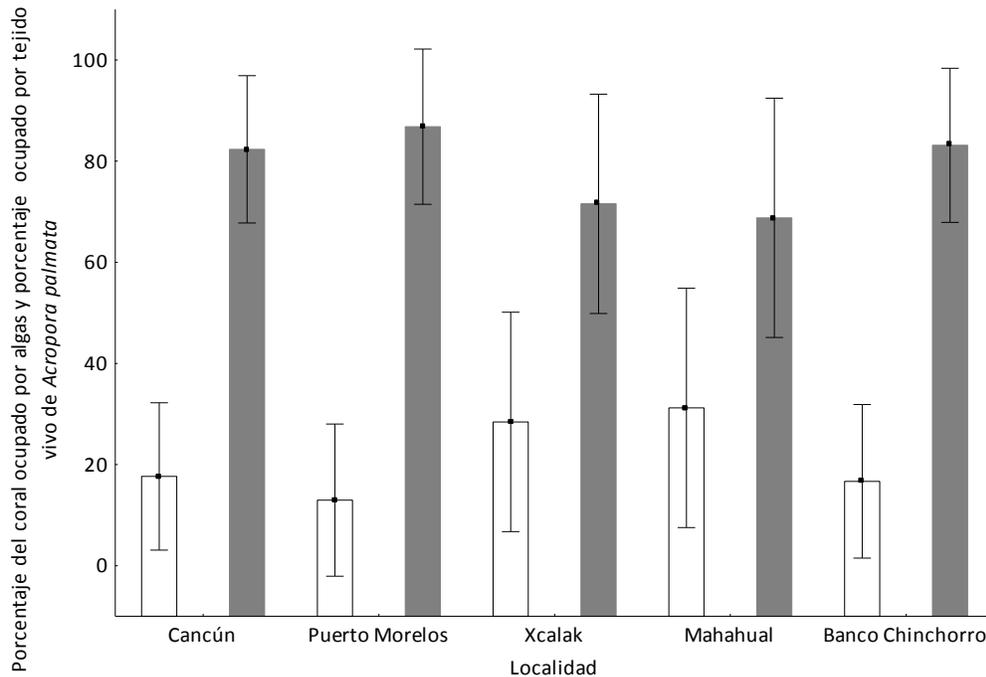
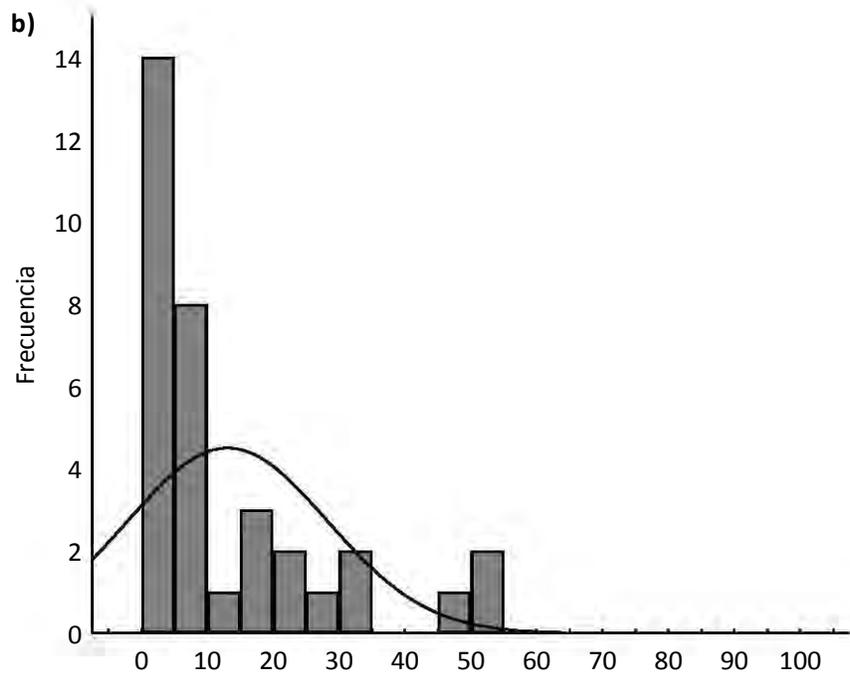
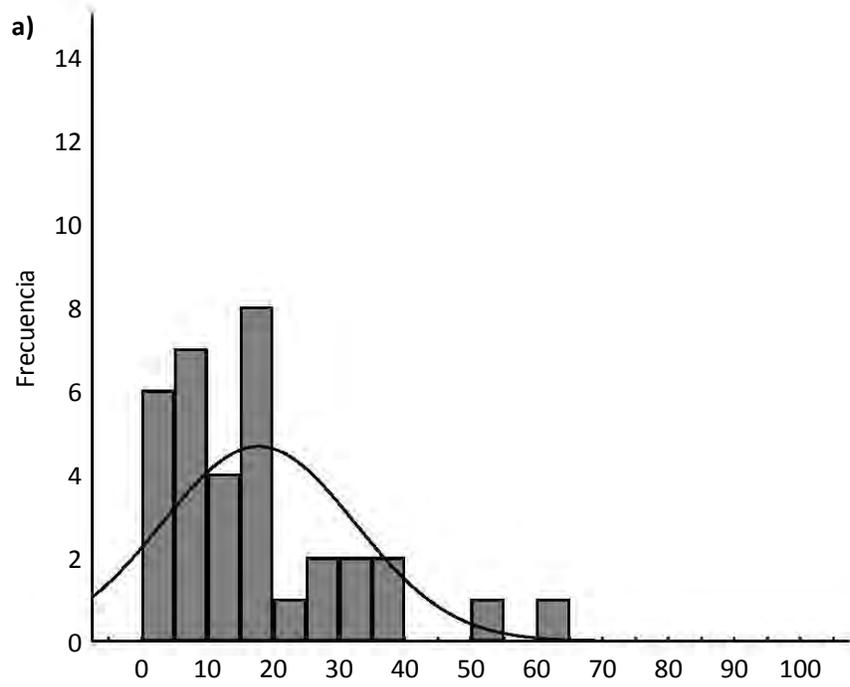
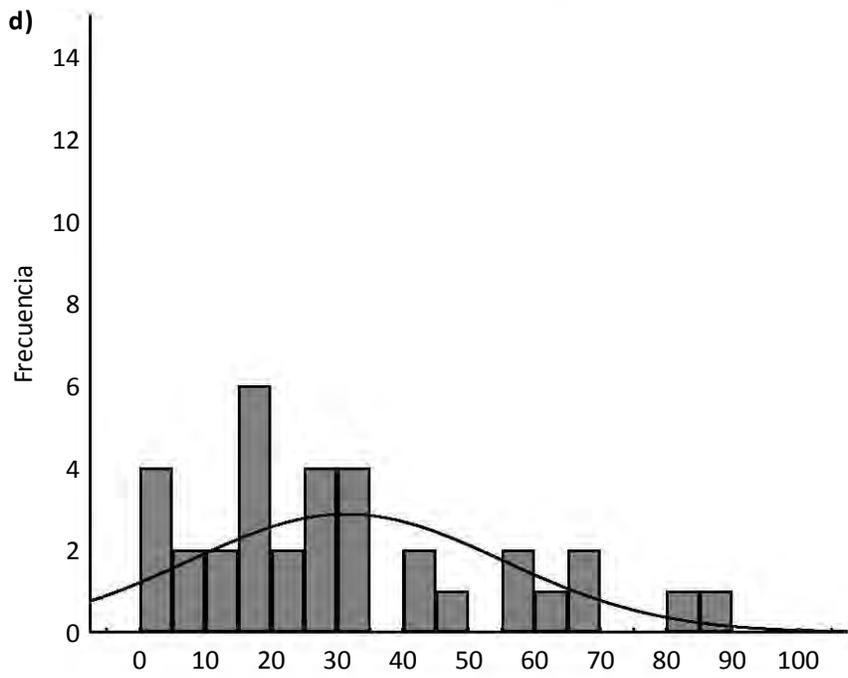
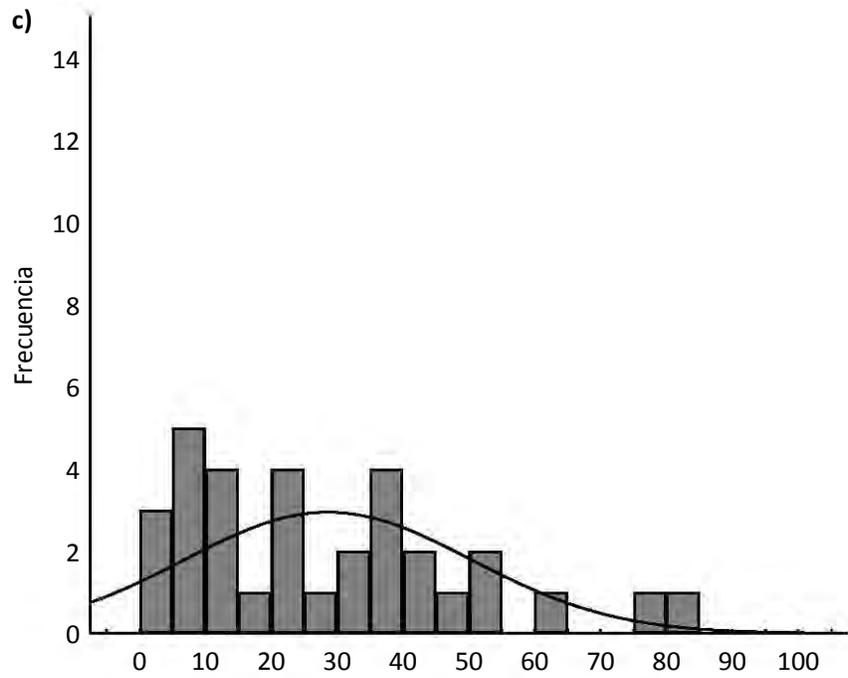


Figura 3. Porcentajes promedio (\pm d.e.) de la longitud ocupada por macroalgas (barras claras) y de la longitud del tejido vivo de *Acropora palmata* (barras oscuras) en las cinco localidades de Quintana Roo.





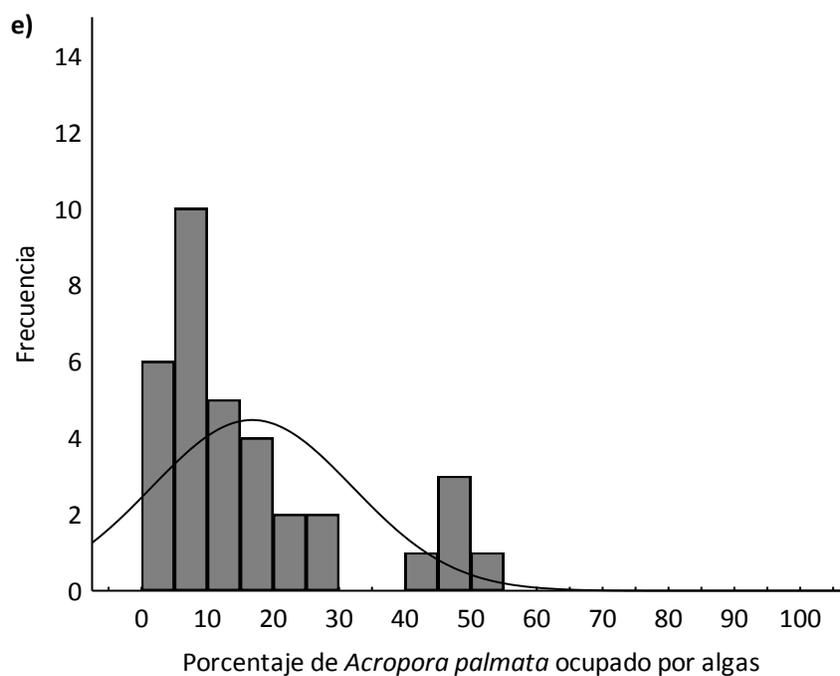


Figura 4: Distribución de frecuencias absolutas del porcentaje de *Acropora palmata* ocupado por algas en las localidades de Quintana Roo. a) Cancún, b) Puerto Morelos, c) Xcalak, d) Mahahual, e) Banco Chinchorro. Línea negra muestra la distribución hipotética de los datos bajo una distribución normal.

Tabla 1. PERMANOVA de una vía del porcentaje de coral ocupado por macroalgas sobre *A. palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	pseudo- F	p (permutacional)
Localidad	4	8500.9	2125.2	6.28	0.00
Error	163	55132	338.23		
Total	167	63633			

Valores en negritas significativamente diferentes

Tabla 2. Pruebas pareadas del porcentaje del coral ocupado por macroalgas entre las localidades de estudio en Quintana. Roo.

Localidad	Cancún	Puerto Morelos	Xcalak	Mahahual	Banco Chinchorro
Cancún					
Puerto Morelos	0.20				
Xcalak	0.01	0.00			
Mahahual	0.00	0.00	0.61		
Banco Chinchorro	0.79	0.31	0.01	0.00	

Valores en negritas, significativamente diferentes

6.2 Macroalgas y cianobacterias

Se determinó un total de 132 taxones encontrados en contacto con el tejido vivo de *A. palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo. El phylum con más especies fue Rhodophyta, con 83 especies, seguido de Chlorophyta con 27, Phaeophyceae con 13 y Cianobacteria con 9. El orden Ceramiales y la familia Rhodomelaceae fueron los que tuvieron más taxones representados (Tabla 3). En lo que se refiere a la riqueza total por localidad, Xcalak presentó la mayor riqueza de especies (78 taxones) y las más bajas fueron Mahahual y Banco Chinchorro, con 66 especies ambas (Tabla 3; Fig. 5); sin embargo, no hubo diferencias significativas (ANOVA; $p > 0.05$) para la riqueza de especies entre las cinco localidades de Quintana Roo (Tabla 4). Las curvas de acumulación de especies de cada localidad no llegaron a la asíntota (Fig. 6), lo que nos indica que se necesita un esfuerzo mayor para mejorar la representatividad de las especies de algas, ya que se obtuvieron pendientes de la curva entre 2.24 y 3.03 (Anexo Tabla A1) es decir, no hubo una buena calidad de inventario, para lo cual se necesitan valores de la pendiente de la curva de < 0.1 (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). Para tener representado el 80 % de las especies de algas, se necesitan muestrear alrededor de 22 a 24 colonias (Anexo Tabla A1). Esta posible escasa representatividad de especies de algas puede deberse a la forma de recolecta de algas, debido que se basó en la forma de crecimiento, tamaño, arreglo en grupo, coloración y textura de las algas, pudiendo sobrerrepresentar algunas especies por sus características al momento de realizar la colecta.

Tabla 3. Especies y grupos morfofuncionales (Steneck y Dethier 2003) de Heterokontophyta, Chlorophyta, Rhodophyta y Cyanobacteria registradas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo. Fi=filamentosas, Fo= Foliosa, FoC=Foliosas corticadas, Ca= coralinas articuladas, CC= Costrosa calcárea, MC= Macrofito corticada, MiA=Microalga

	Grupo morfofuncional	Cancún	Puerto Morelos	Xcalak	Mahahual	Banco Chinchorro
Clase Phaeophyceae						
Orden Dictyotales						
Familia Dictyotaceae						
<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kütz.) De Paula & De Clerck	FoC	X		X		
<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V. Lamour.	FoC	X	X	X	X	X
<i>Dictyota caribaea</i> Hörnig & Schnetter	FoC	X	X	X		X
<i>Dictyota friabilis</i> Setchell	FoC	X	X	X	X	X
<i>Dictyota pinnatifida</i> Kützing	FoC			X		
<i>Dictyota pulchella</i> Hörnig & Schnetter	FoC	X		X		
<i>Lobophora variegata</i> (J.V. Lamour.) Womersley & E.C. Oliveira	FoC	X	X	X	X	X
<i>Padina</i> fase Dictyerpa Adanson	FoC	X			X	
Orden Ectocarpales						
Familia Chordariaceae						
<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydrich) M. Balakrishnan & Kinkar	Fi	X				
Orden Sphacelariales						
Familia Sphacelariaceae						
<i>Sphacelaria tribuloides</i> Menegh	Fi	X	X	X	X	X
<i>Sphacelaria</i> sp.	Fi	X	X	X		X
Orden Sporochneales						
Familia Sporochneaceae						
<i>Sporochnus pedunculatus</i> (Hudson) C. Agardh	Fi	X	X	X		X
Orden Ralfsiales						
Familia Ralfsiaceae						
<i>Pseudolithoderma extensum</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) S. Lund	CC				X	
Total		11	5	10	6	7

Chlorophyta

Clase Bryopsidophyceae

Orden Bryopsidales

Familia Bryopsidaceae

<i>Bryopsis pennata</i> Lamouroux	Fi	X			X	X
Familia Caulerpaceae						
<i>Caulerpa racemosa</i> var. <i>peltata</i> J.V. Lamoroux	Fi		X		X	
<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh	Fi				X	X
<i>Caulerpa vickersiae</i> Borgensen	Fi		X	X	X	
<i>Caulerpella ambigua</i> (Okamura) Prud'homme & Lokhorst	Fi				X	X
Familia Derbesiaceae						
<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier	Fi	X			X	X
<i>Derbesia osterhoutii</i> (L.R. Blinks & A.C.H. Blinks) Page	Fi		X		X	X
<i>Derbesia</i> sp.	Fi	X		X		
Familia Halimedaceae						
<i>Halimeda goreau</i> W.R. Taylor	CA		X	X		X
<i>Halimeda tuna</i> (J.Ellis & Solander) J.V. Lamouroux	CA	X	X	X		
Familia Udoteaceae						
<i>Boodleopsis verticillata</i> E.Y. Dawson	Fi	X	X	X	X	
<i>Rhipocephalus oblongus</i> (Decaisne) Kützing	CA			X		
Clase Siphonocladophyceae						
Orden Cladophorales						
Familia Cladophoraceae						
<i>Cladophora albida</i> (Hudson) Kützing	Fi	X				X
<i>Cladophora liniformis</i> Kütz	Fi	X	X	X		X
<i>Cladophora vagabunda</i> (L.) C. Hoek	Fi	X		X		X
Orden Dasycladales						
Familia Dasycladaceae						
<i>Dasycladus vermicularis</i> (Scopoli) Krasser	Fi	X			X	X
<i>Neomeris cokeri</i> M.A. Howe	Fi			X		
Familia Polyphysaceae						
<i>Parvocaulis polyphysoides</i> (P.L. Crouan & H.M. Crouan) S. Berger, U. Fettweiss, S. Gleissberg, L.B. Liddle, U. Richter, H. Sawitsky, H.& G.C. Zuccarello	Fi			X		
<i>Parvocaulis pusillus</i> M. Howe) S. Berger, U. Fettweiss, S. Gleissberg, L. B. Liddle, U. Richter, H. Sawitsky, H. & G.C. Zuccarello	Fi		X	X	X	X
Orden Siphonocladales						
Familia Boodleaceae						
<i>Boodlea composita</i> (Harvey) F. Brand	Fo				X	
<i>Cladophoropsis macromeres</i> W.R. Taylor		X				
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgesen				X		
Familia Siphonocladaceae						
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forssk.) Børgesen	Fo	X		X	X	X
<i>Dictyosphaeria ocellata</i> (M.A.Howe) J.L. Olsen-Stojkovich	Fo		X			

<i>Siphonocladus rigidus</i> M.A. Howe	Fi			X		
Familia Valoniaceae						
<i>Valonia ventricosa</i> J. Agardh	Fo			X		X
Orden Ulvales						
Familia Ulvaceae						
<i>Ulva flexuosa</i> subs. <i>paradoxa</i> (C. Agardh) Bliding	Fi			X		X
Total		11	9	16	12	14

Rhodophyta

Clase Florideophyceae						
Orden Bonnemaisoniales						
Familia Bonnemaisoniaceae						
<i>Asparagopsis taxiformis</i> fase <i>Falkenbergia</i> (Delile) Trevis	Fi		X			
Orden Ceramiales						
Familia Callithamniaceae						
<i>Aglaothamnion herveyi</i> (M.A. Howe) N.E. Aponte, D.L. Ballantine & J.N. Norris	Fi	X		X		
<i>Crouania mayae</i> Mateo-Cid, Mendoza-González & Searles	Fi		X	X	X	
<i>Crouanophycus latiaxis</i> (I.A. Abbott) Athanas	Fi	X	X			
Familia Ceramiaceae						
<i>Antithamnionella glandifera</i> Wollaston	Fi				X	
<i>Antithamnionella graeffei</i> (Grunow) Athanasiadis	Fi	X			X	
<i>Ceramium brevizonatum</i> H.E. Petersen	Fi				X	
<i>Ceramium cimbricum</i> H.E. Petersen in Rosenv	Fi	X	X	X	X	X
<i>Ceramium</i> cf. <i>corniculatum</i> Montagne	Fi		X			
<i>Ceramium cruciatum</i> Collins & Herv	Fi	X	X		X	X
<i>Ceramium</i> sp. 1	Fi	X	X			X
<i>Ceramium</i> sp. 2	Fi					X
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh in Kunth) Mont	Fi	X	X	X	X	X
<i>Gayliella flaccida</i> (Harv. ex Kütz.) T.O. Cho & L.J. Mclvor	Fi	X	X	X	X	X
<i>Gayliella</i> sp. 1 T.O. Cho, L.J. Mclvor & S.M. Boo	Fi	X				
Familia Dasyaceae						
<i>Dasya rigidula</i> (Kützling) Ardissonne	Fi	X	X	X	X	
<i>Dasya spinuligera</i> F.S. Collins & Hervey	Fi				X	
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kütz	MC	X	X	X	X	X
<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Mont	MC			X	X	
Familia Delesseriaceae						
<i>Branchioglossum minutum</i> C.W. Schneider	Fo			X	X	X
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) F.S.Collins & Hervey	Fo	X			X	

<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	Fo	X		X		
<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i> Collins and Hervey	Fo		X	X	X	X
Familia Rhodomelaceae						
<i>Corallophila verongiae</i> (D.L. Ballantine & M.J. Wynne) R.E. Norris	Fi		X	X		X
<i>Chondria baileyana</i> (Mont.) Harv.	MC	X	X	X		X
<i>Chondria collinsiana</i> M. Howe	MC		X			
<i>Chondria curvilineata</i> Collins et Hervey	MC		X			X
<i>Chondria dasiphylla</i> (Woodward) C. Agardh	MC			X		
<i>Herposiphonia bipinnata</i> M. Howe	Fi	X	X	X	X	X
<i>Herposiphonia</i> cf. <i>parca</i>	Fi	X		X		X
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	Fi	X		X	X	X
<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>tenella</i> C. Agardh	Fi	X	X			X
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	Fi	X	X	X	X	
<i>Laurencia caraibica</i> P.C. Silva	MC		X		X	
<i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamouroux	MC		X	X	X	X
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	MC		X		X	
<i>Laurencia</i> sp. J.V. Lamour	MC	X			X	X
<i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg	Fi	X	X	X		
<i>Neosiphonia ferulacea</i> (Suhr ex J. Agardh) S.M. Guimarães & M.T. Fujii	Fi	X				
<i>Neosiphonia flaccidissima</i> (Hollenb.) M.S. Kim & I.K. Lee	Fi	X	X		X	X
<i>Neosiphonia gorgoniae</i> (Harvey) S.M. Guimarães & M.T. Fujii	Fi	X	X	X		
<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> (Børgesen) M.S. Kim & I.K. Lee	Fi	X		X		
<i>Palisada poiteaui</i> var. <i>gemmifera</i> (Harvey) Senties, Fujii & Díaz	MC		X	X		X
<i>Polysiphonia decussata</i> Hollenberg	Fi			X		
<i>Polysiphonia havanensis</i> Montagne	Fi		X			
<i>Polysiphonia howei</i> Hollenb.	Fi	X	X	X		X
<i>Polysiphonia pseudovillum</i> Hollenb	Fi		X			
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	Fi	X	X			X
<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne	Fi	X		X	X	X
<i>Yuzurua poiteaui</i> (J.V.Lamouroux) Martin-Lescanne	MC		X	X	X	X
Familia Spyridiaceae						
<i>Spyridia hypnoides</i> subsp. <i>complanata</i> (J. Agardh) M.J. Wynne	Fi		X			
Familia Wrangeliaceae						
<i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli	Fi	X	X			
<i>Grallatoria reptans</i> M.A. Howe	Fi				X	
<i>Griffithsia globulifera</i> Harv. & Kütz	Fi	X	X	X	X	X
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	Fi	X				X
<i>Lejolisia exposita</i> C.W. Schneider & Searles	Fi	X	X	X		X

<i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne	FI				X		
<i>Wrangelia bicuspidata</i> Børgesen	Fi					X	
Orden Corallinales							
Familia Corallinaceae							
<i>Amphiroa beauvoisii</i> J.V. Lamouroux	CA				X		
<i>Amphiroa brasiliana</i> Decne	CA					X	
<i>Amphiroa fragilissima</i> (L.) J.V. Lamour	CA	X	X	X	X	X	X
<i>Amphiroa rigida</i> J.V. Lamour	CA	X	X	X	X	X	X
<i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux	CA						X
<i>Jania capillacea</i> Harv	CA	X	X	X	X	X	X
<i>Jania pumila</i> J.V. Lamour	CA	X	X	X	X	X	X
<i>Jania rubens</i> J.V. Lamour	CA		X	X	X		
<i>Jania subulata</i> (Ellis & Solander)	CA				X		
Costra roja	CC		X	X	X	X	X
Orden Gelidiales							
Familia Gelidiaceae							
<i>Gelidium</i> sp.	MC		X			X	X
Familia Gelidiellaceae							
<i>Parviphycus setaceus</i> (Feldmann) J.Afonso-Carrillo, M.Sanson, C.Sangil & T.Diaz-Villa	MC		X	X	X		
<i>Parviphycus trinitatensis</i> (W.R.Taylor) M.J.Wynne	MC	X	X	X	X		
Familia Pterocladaceae							
<i>Pterocladia capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand	MC						X
Orden Gigartinales							
Familia Kallymeniaceae							
<i>Kallymenia</i> sp. J.Agardh	FoC				X		
Familia Solieriaceae							
<i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feldmann & G.Hamel	MC	X			X		
Orden Rhodymeniales							
Familia Champiaceae							
<i>Champia parvula</i> var. <i>prostrata</i> L.G. Williams	MC					X	
<i>Champia vieillardii</i> Kützing	MC	X				X	
<i>Champia salicornioides</i> Harvey	MC		X				X
Familia Lomentariaceae							
<i>Gelidiopsis intricate</i> (C. Agardh) Vickers	MC		X	X	X	X	X
<i>Gelidiopsis planicaulis</i> (Taylor) Taylor	MC	X	X	X			
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (Greville) Schmitz	MC		X			X	X
Familia Rhodymeniaceae							
<i>Botryocladia spinulifera</i> W.R. Taylor & I.A. Abbott	MC				X		
<i>Bryocladia cuspidata</i> (J. Agardh) De Toni	MC		X				

Clase Stylonematophyceae						
Orden Stylonematales						
Familia Stylonemataceae						
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	Fi		X			
Total		40	48	46	42	39
Cyanobacteria						
Clase Cyanophyceae						
Orden Nostocales						
Familia Rivulariaceae						
<i>Dichothrix</i> sp.	Fi		X	X	X	
<i>Calotrix</i> sp.	Fi	X				X
Orden Oscillatoriales						
Familia Oscillatoriaceae						
<i>Lyngbya</i> sp. 1	Fi	X	X	X	X	X
<i>Lyngbya</i> sp. 2	Fi	X	X	X	X	X
<i>Lyngbya</i> sp. 3	Fi		X		X	X
<i>Lyngbya</i> sp. 4	Fi				X	X
Familia Phormidiaceae						
<i>Phormidium</i> sp.	Fi	X	X	X	X	X
Cyanobacteria sp. 1	Fi	X	X	X		
Cyanobacteria sp. 2	MiA			X		
Total		5	6	6	6	6
Total especies		67	68	78	66	66

Tabla 4. ANOVA de una vía de la riqueza de macroalgas sobre *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	F	<i>p</i>
Localidad	4	33.92	8.48	0.803	0.529
Error	45	475.30	10.56		
Total	49	509.22			

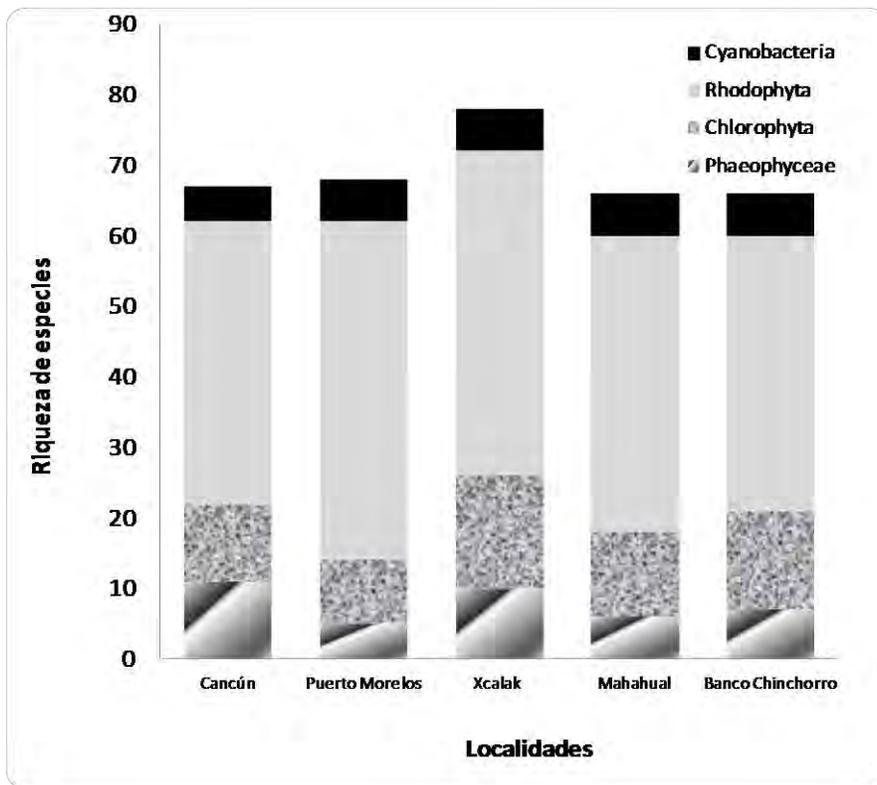


Figura 5. Riqueza de especies de macroalgas y cianobacterias en las localidades de Quintana Roo.

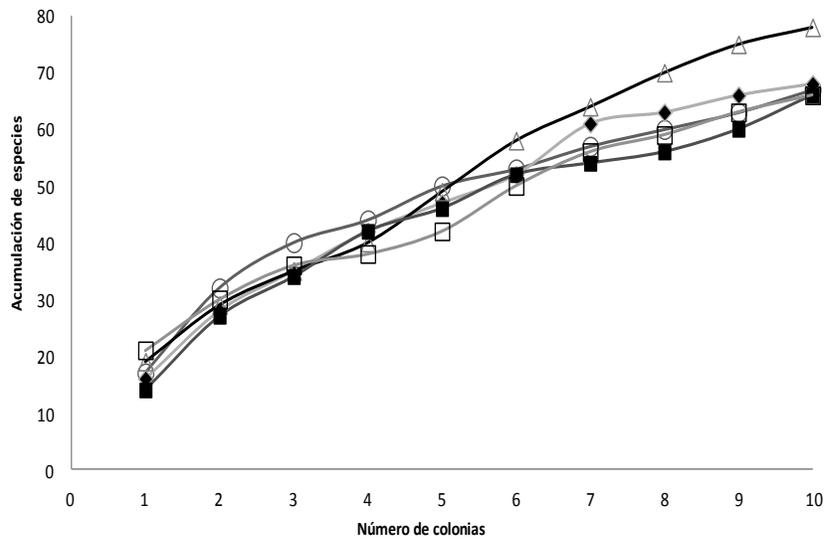
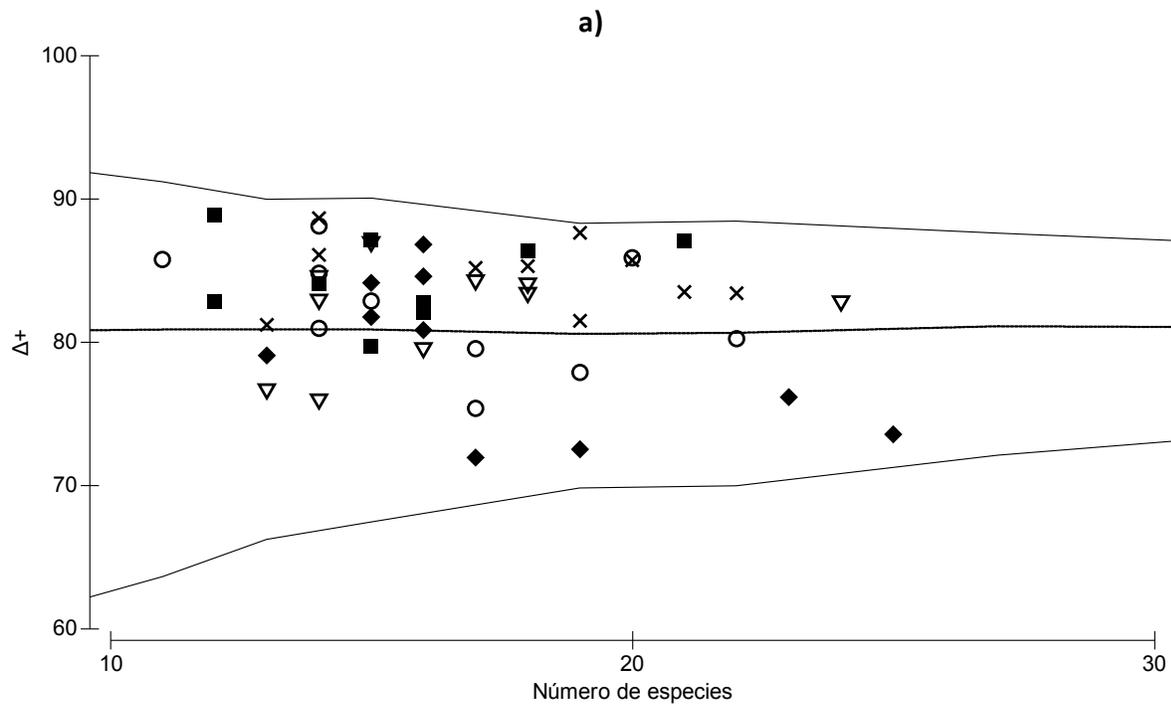


Figura 6. Curva de acumulación de especies de macroalgas y cianobacterias por colonias de *A. palmata* acumuladas, en las cinco localidades de Quintana Roo Cancún (○), Puerto Morelos (◆), Banco Chinchorro (□), Mahahual (■) y Xcalak (△).

6.3 Promedio del Índice de distinción taxonómica

Los valores del índice de diversidad de distinción taxonómica (Δ^+) de algas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* indican que todas las localidades se encontraron dentro del intervalo de confianza del 95 % (Fig. 7 a y b), lo cual señala que no hubo diferencias significativas en la diversidad taxonómica entre las localidades. El valor más bajo de diversidad se localizó en Puerto Morelos, con 79.1, y más alto se localizó en Xcalak, con 84.8 (Fig. 7b).



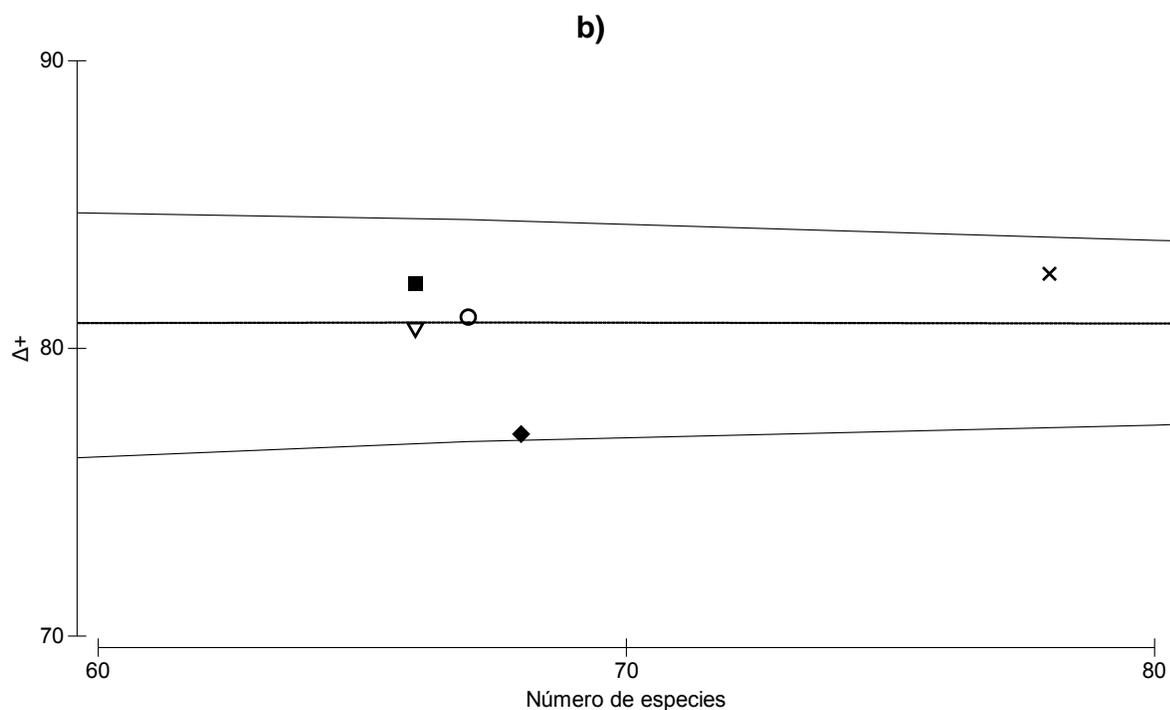


Figura 7. Índice de distinción taxonómica de las macroalgas encontradas en las cinco localidades de Quintana Roo. El embudo representa el 95 % intervalo de confianza. a) Análisis de cada muestra, b) Análisis por localidad. Cancún (O), Puerto Morelos (◆), Banco Chinchorro (■), Mahahual (▽), Xcalak (X).

6.4 Composición de macroalgas que están en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata*

El bajo porcentaje de similitud de especies de macroalgas y cianobacterias dentro y entre localidades mostrado en el análisis SIMPER (Anexo Tabla A2 y A3), indica que hay una relativa homogeneidad en la composición de especies en las localidades de Quintana Roo, lo que se pudo visualizar en el análisis nMDS (Fig. 8), que indica que no hay diferencias (o una mezcla) en la composición de macroalgas y cianobacterias entre localidades al usar las muestras como unidad de análisis (Fig. 8a), al usar las localidades podemos observar una clara separación en la composición entre todas las localidades resultados que se comprueban con los resultados del PERMANOVA de una vía (Tabla 5) y las pruebas pareadas (Tabla 6), que nos indican que existen diferencias significativas en la composición de algas y cianobacterias en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* entre todas las localidades. La comprobación de la diferencia entre todas las localidades la observamos con el análisis CAP, el cual también nos brinda una

visualización de la separación en la composición de macroalgas y cianobacterias de todas las localidades (Fig. 9).

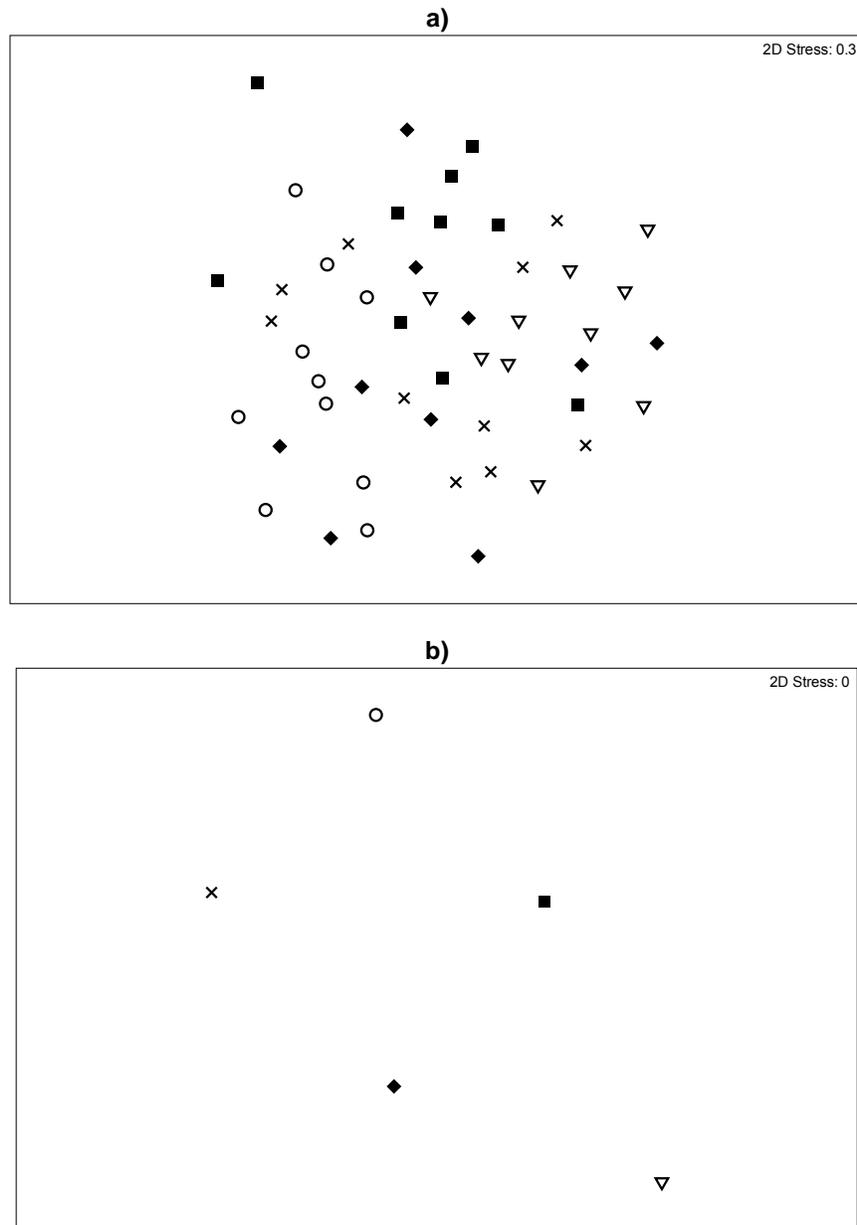


Figura 8. nMDS de la composición de especies de macroalgas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo. a) Usando las muestras como unidad de análisis. b) nMDS usando las localidades como unidad de análisis. Cancún (O), Puerto Morelos (◆), Banco Chinchorro (■), Mahahual (▽), Xcalak (X).

Tabla 5. PERMANOVA de una vía de la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo.

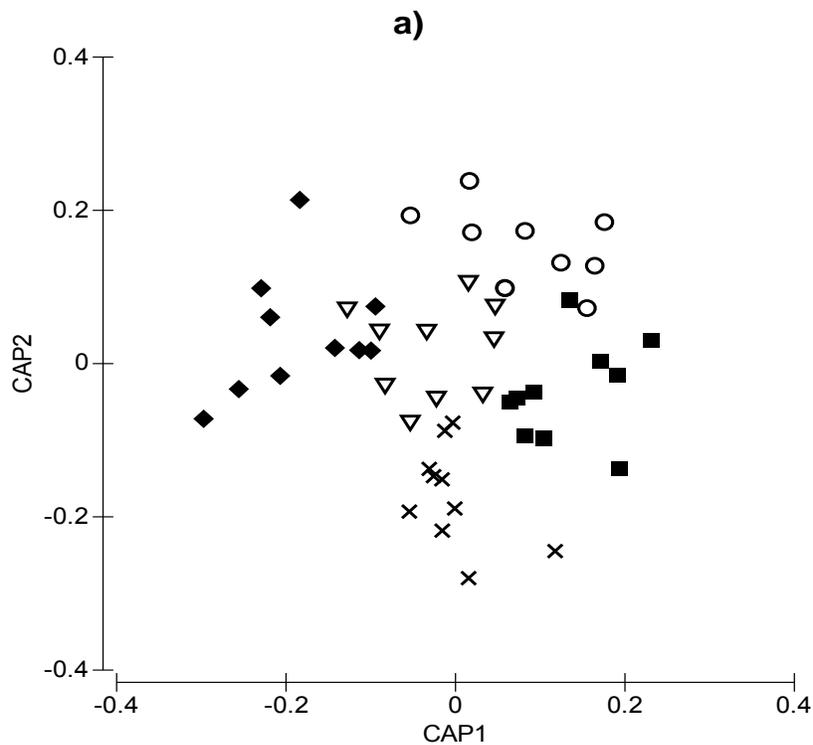
Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrados medios	Pseudo-F	p (permutación)
Localidad	4	25184	6296.1	2.5672	0.00
Error	45	110360	2452.5		

Valores en negritas, significativamente diferentes

Tabla 6. Pruebas pareadas para la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo.

	Cancún	Puerto Morelos	Xcalak	Mahahual	Banco Chinchorro
Cancún					
Puerto Morelos	0.00				
Xcalak	0.00	0.00			
Mahahual	0.00	0.00	0.00		
Banco Chinchorro	0.00	0.00	0.00	0.00	

Valores en negritas, significativamente diferentes



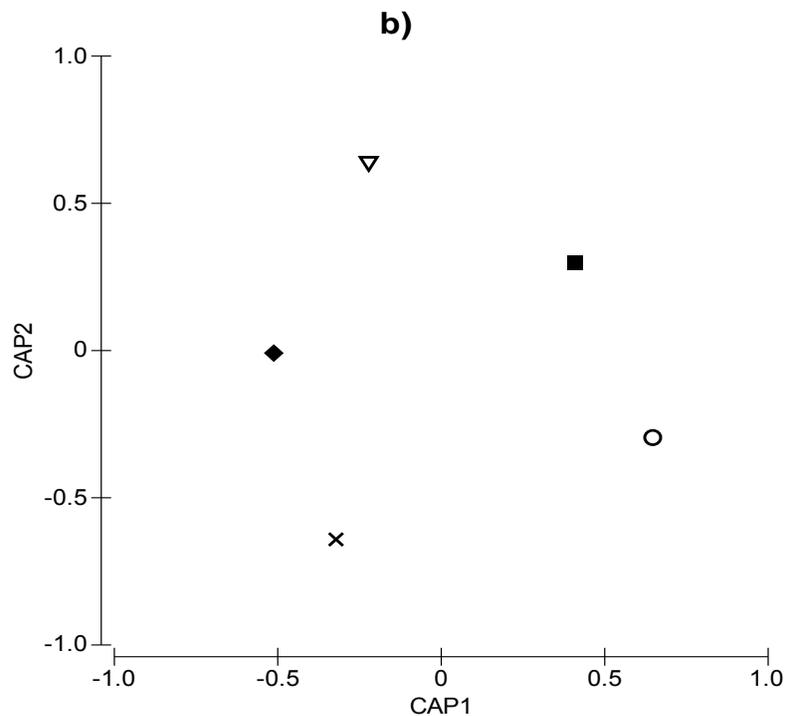


Figura 9. Ordenación CAP de la composición de macroalgas en contacto con el tejido vivo de *Acropora palmata* en cinco localidades de Quintana Roo. Cancún (O), Puerto Morelos (◆), Banco Chinchorro (■), Mahahual (▽), Xcalak (X).

6.5 Variables de estado

Cada una de las localidades ha estado expuesta a distintas perturbaciones con distintas frecuencias y distinta duración, sin embargo, no se logró separar el efecto de cada una de las variables sobre el porcentaje de coral ocupado por las algas. A continuación se muestra los resultados de las distintas variables utilizadas en este estudio.

6.5.1 Estado del coral *Acropora palmata*

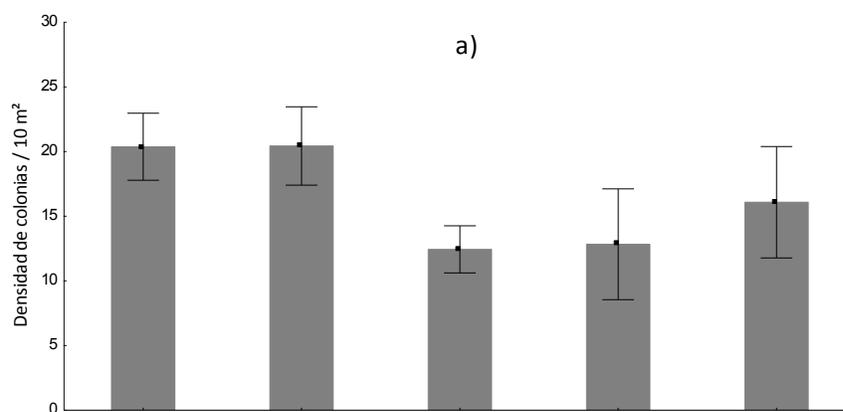
- a) Densidad: De acuerdo con el trabajo de Espinoza-Avalos *et al.* (2009), la mayor densidad (número de colonias $\cdot 10 \text{ m}^{-2}$) de colonias de *Acropora palmata* se localizó en la zona norte del estado, en Cancún y Puerto Morelos, con igual valor promedio de $20.4 \text{ colonias} \cdot 10 \text{ m}^{-2}$ en ambas, seguidas de Banco Chinchorro con $16.1 \cdot 10 \text{ m}^{-2}$, mientras que las

menores densidades se encontraron en la zona sur en las localidades de Xcalak y Mahahual con 12.4 y 12.8 colonias · 10 m⁻² para cada localidad (Tabla 7, Fig. 10a).

Tabla 7. Estado de *Acropora palmata*, variables de uso y variables ambientales en las cinco localidades de Quintana Roo.

Localidades	Estado de <i>A. palmata</i>			Variables de uso			Variables ambientales			
	Densidad (individuos 1 m ⁻²)	Porcentaje de colonias con presencia de algas	Longitud total de la colonia (cm)	ANP	Turismo (promedio)	Pesca	Número de ciclones tropicales	Viruela blanca	Blanqueamiento	Banda blanca
Cancún	20.4	17.8	342.6	✓	567,492	alta	2	✓		✓
Puerto Morelos	20.4	24.4	430.3	✓	134,751	alta	5	✓	✓	✓
Xcalak	12.4	26.4	642.4	✓	998	baja	2	✓	✓	✓
Mahahual	12.8	35.5	235.4		88,946	alta	2	✓	✓	
Banco Chinchorro	16.1	20.6	224.2	✓	411	baja	2	✓	✓	

- b) Porcentaje de colonias del coral *A. palmata* cubiertas por algas: las colonias de Mahahual fueron las más afectadas por la presencia de algas sobre las colonias (35 %); caso contrario fue en Cancún, donde el 17 % de colonias presentaron algas (Fig. 10b; Tabla 7).
- c) Longitud total promedio de *A. palmata*. Xcalak es la localidad donde se presentaron colonias con mayor longitud promedio (642.4 cm), mientras que Mahahual y Banco Chinchorro son las localidades con colonias cuyo valor promedio de longitud fue menor, con 235.4 y 224.2 cm, respectivamente (Fig. 10c; Tabla 7).



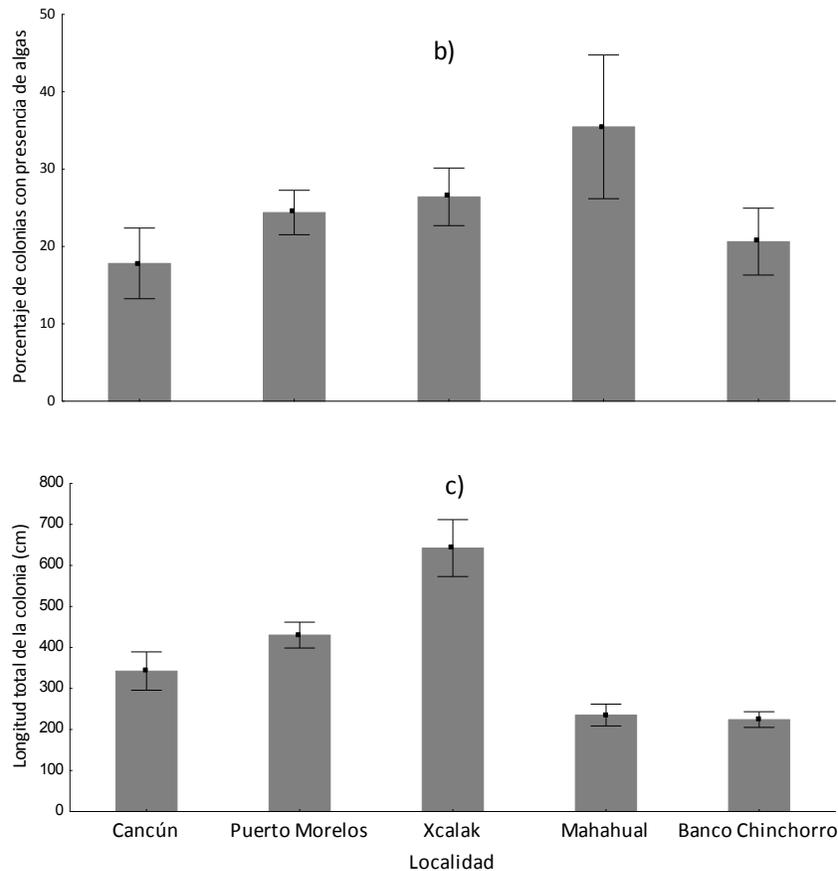


Figura 10. Estado de *Acropora palmata* en las cinco localidades de Quintana Roo. Valores promedio (\pm d.e.) de a) Densidad de colonias $\cdot 10 \text{ m}^{-2}$, b) Porcentaje de colonias con presencia de algas, c) Longitud total de las colonias de coral.

6.5.2 Variables de uso

a) Área Nacional Protegida: Cuatro de las cinco localidades empleadas en este trabajo se encuentran bajo estatus de protección por parte del gobierno federal o estatal (Tabla 7); Cancún, Puerto Morelos y Xcalak son parques nacionales que permiten la promoción del turismo educativo y recreativo sin afectar los esfuerzos de conservación. Banco Chinchorro es Reserva de la Biósfera que significa que es un área grande la cual incluye una porción terrestre y baja ocupación humana; esta categoría permite la utilización de

los recursos naturales como un medio de desarrollo sostenible ([http://en.wikipedia.org/wiki/IUCN Protected_Area Management Categories](http://en.wikipedia.org/wiki/IUCN_Protected_Area_Management_Categories)). Cancún y Banco Chinchorro fueron decretadas como ANP en el año 1996, Puerto Morelos fue decretada 1998 y por último Xcalak en el año 2004. Mahahual es la única localidad de este estudio que no tiene el estatus de Área Natural Protegida, por lo que no existe restricción alguna para que se realicen actividades turísticas y de pesca.

- b) Turismo: Con datos basados en cifras proporcionadas por las diferentes ANP en las distintas localidades (Tabla 8), observamos que las localidades del Norte de Quintana Roo y Mahahual son las localidades más visitadas y con más afluencia de turistas al arrecife; esta gran afluencia de turistas significa que estas localidades, particularmente las del norte del estado, cuentan con la infraestructura necesaria para recibirlos, lo que puede representar un mayor generación de aguas residuales vertidas al océano (Burke y Maidens 2005). En Mahahual el nulo control de las actividades acuáticas y subacuáticas provoca que los turistas fracturen y/o dañen los corales.

Tabla 8. Número de turistas que visitan el arrecife en cada localidad de Quintana Roo. np= dato no proporcionado (datos proporcionados por CONANP a excepción de Mahahual)

Año	Localidad				
	Cancún	Puerto Morelos	Xcalak	Mahahual	Banco Chinchorro
2002	np	32,108	np	np	np
2003	628,861	105,929	np	np	np
2004	665,765	170,037	np	np	np
2005	522,161	177,038	280	np	435
2006	443,817	151,369	1176	np	594
2007	555,186	153,193	927	102,420	426

2008	609,296	150,664	1,609	75,472	188
2009	547,360	137,668	np	np	np
Promedio	567,492	134,751	998	88,946	411

c) Pesca: En las dos localidades de la zona norte del estado y en Mahahual se encuentra la mayor intensidad de pesca de acuerdo con los datos obtenidos de las pláticas con el Dr. Eloy Sosa Cordero y el M. en C. Francisco Aguilar Salazar. Esta intensidad de pesca está ligada a la afluencia de turistas en cada localidad. En Mahahual esta actividad se intercala a lo largo del año con las relacionadas al turismo, siendo la pesca la actividad principal durante la temporada baja de turistas (Thomassiny 2010). En Xcalak la pesca es la principal fuente de ingresos. Esta información se tomó en cuenta para asignar un valor categórico de esta variable a cada localidad (Tabla 7).

6.5.3 Ciclones tropicales

Ciclones Tropicales: Nueve ciclones tropicales impactaron las localidades de este estudio en el periodo de 1988 al 2010 (<http://csc.noaa.gov/hurricanes/>), siendo Gilberto (1988) y Dean (2007) los de mayor y máxima categoría (5), alcanzando rachas de viento de alrededor de 268 km h⁻¹ y 277 km h⁻¹ respectivamente en ambos casos. Esos huracanes impactaron las localidades de Puerto Morelos y Banco Chinchorro-Mahahual, respectivamente, ocasionando alteraciones del medio y pérdidas económicas importantes en las zonas de impacto. En Puerto Morelos han impactado cinco ciclones tropicales, de los cuales dos son considerados de gran impacto (Gilberto y Wilma, categoría cinco y cuatro, respectivamente). Mahahual y Banco Chinchorro recibieron el impacto del último ciclón (huracán Dean) de gran intensidad en la región, en el 2007, mientras que Xcalak es la localidad impactada por solo dos ciclones, los cuales solo llegaron a ser una tormenta tropical y una depresión tropical (Tabla 9, Fig. 11).

Tabla 9. Ciclones tropicales que han impactado las cinco localidades de Quintana Roo en un rango de 30 km. DT= Depresión Tropical, TT= Tormenta Tropical, C4= Huracán categoría 4, C5= Huracán categoría 5.

Nombre	Año	Categoría	Velocidad del viento (km h ⁻¹)	Localidad impactada
Gilberto	1988	5	268	Cancún, Puerto Morelos
Keith	1988	TT	111	Cancún, Puerto Morelos
Katrina	1999	DT	46	Xcalak
Chantal	2001	TT	111	Xcalak
Claudette	2003	TT	92	Puerto Morelos
Cindy	2005	TT	55	Banco Chinchorro, Mahahual
Wilma	2005	C4	222	Puerto Morelos
Dean	2007	C5	277	Banco Chinchorro, Mahahual
Dolly	2008	TT	83	Puerto Morelos

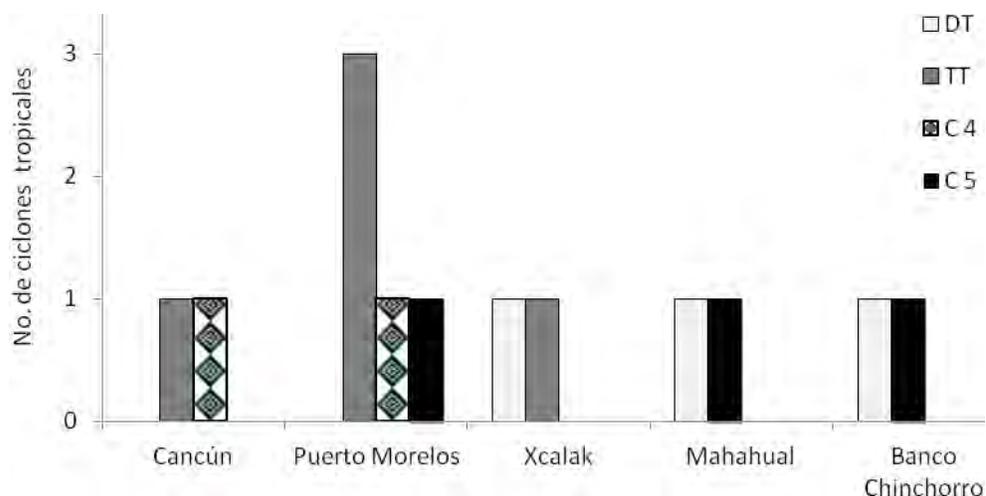


Figura 11. Frecuencia e intensidad de ciclones tropicales que impactaron las localidades de este estudio, de 1988 a 2008 en un rango de 30 km. DT=Depresión Tropical, TT= Tormenta Tropical, C4= Huracán categoría 4, C5= Huracán categoría 5.

6.5.4 Enfermedades y blanqueamiento

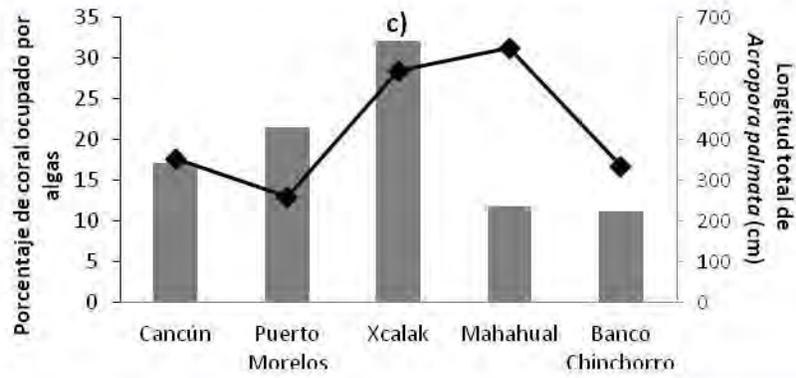
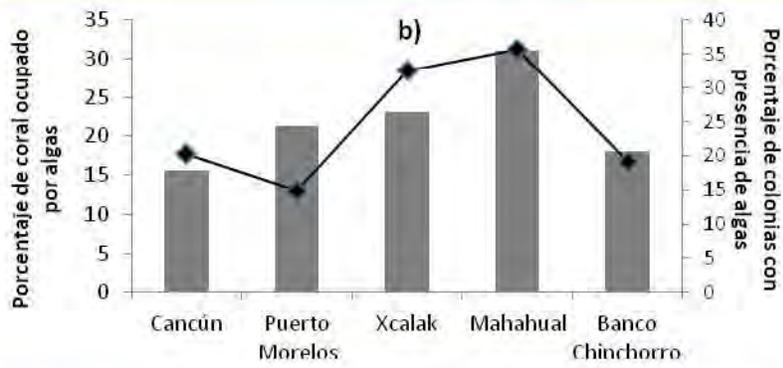
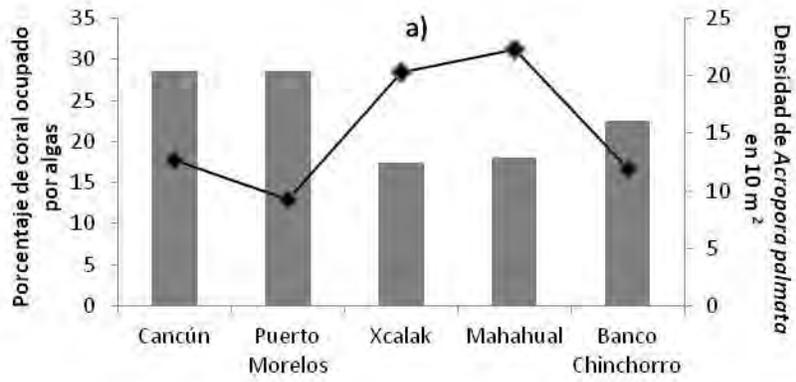
Durante el monitoreo se registró blanqueamiento en dos de 34 colonias de *Acropora palmata* en Banco Chinchorro y cuatro con síntomas de la enfermedad viruela blanca en esta misma localidad, mientras que la enfermedad banda blanca solo se registró en Puerto Morelos en

cuatro de las 34 colonias muestreadas. Al realizar una revisión en la literatura de estas enfermedades y el blanqueamiento, encontramos que las enfermedades viruela blanca ha sido registrada para todas las localidades (Burke y Maidens 2005, Jordán y Rodríguez-Martínez 2003, Rodríguez-Martínez *et al.* 2010) (Tabla 7). La enfermedad banda blanca ha sido registrada en tres de las cinco localidades; Mahahual y Banco Chinchorro no presentan registros de esta enfermedad (Carriquiry 2010, Rodríguez-Martínez *et al.* 2010) (Tabla 7).

El blanqueamiento es un fenómeno que ha ocurrido en un gran porcentaje en los arrecifes de todo el mundo, y en 1998 ocurrió un evento a lo largo del Caribe mexicano (Banaszak *et al.* 2003, Enríquez *et al.* 2005, García-Salgado *et al.* 2008). Otros eventos mayores de blanqueamiento en toda la zona de estudio ocurrieron el siglo pasado en 1900, 1942 y 1983 (Riegl *et al.* 2009), mientras que otros generalizados pero menos severos se presentaron en 1995 y 2005 (Kramer y Kramer 2002, Navarrete 2003, Steneck y Lang 2003, Burke y Maidens 2005, Hernandez-Arana 2005, García-Salgado *et al.* 2008, Wilkinson y Souter 2008, Rodríguez-Martínez *et al.* 2010).

6.5.5 Relación entre el porcentaje de coral ocupado por algas y las variables de estado

En general, solo se encontró que hay un patrón negativo entre el porcentaje de coral ocupado por algas y la densidad de colonias de *A. palmata* (Fig. 12a), y un patrón positivo entre el porcentaje de coral ocupado por algas y el porcentaje de colonias con presencia de algas (Fig. 12b). No se observó un patrón entre el porcentaje de coral ocupado por algas y la longitud total de *A. palmata* (Fig. 12c), si las localidades son parte de ANPs (Fig. 12d), la cantidad de turistas (Fig. 7e), ni si la pesca fue alta o baja en las localidades de estudio (Fig. 12f). Sin embargo, es importante notar que los valores bajos (entre 12 % y 31 %) en el porcentaje de las colonias de coral ocupado por algas que se registraron en Cancún y Puerto Morelos, con valores altos de turismo y pesca, fueron similares a los que ocurrieron en Banco Chinchorro, con valores de los más bajos en turismo y pesca (Figs. 12e y 12f).



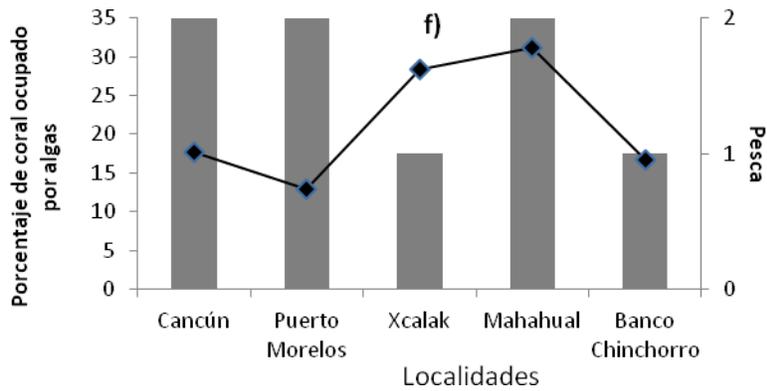
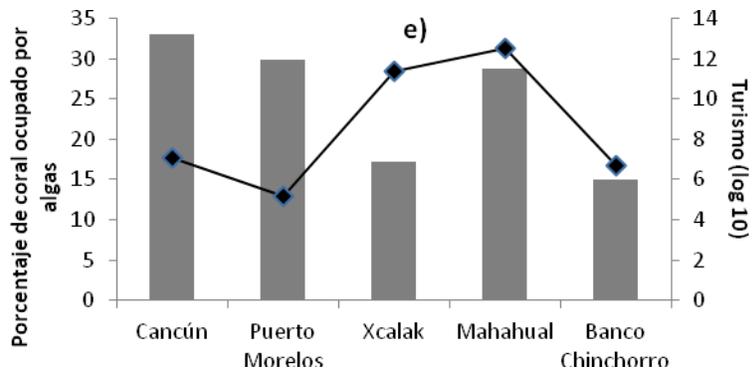
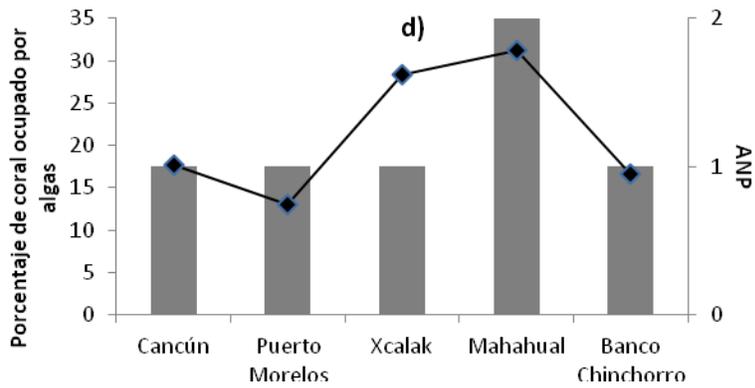


Figura 12. Porcentaje de coral ocupado por macroalgas (líneas) y las variables de estado de *Acropora palmata* (a= densidad de *A. palmata*, b= Porcentaje de colonias cubiertas por macroalgas y c= Longitud total de *A. palmata*), y uso (d= Área Natural Protegida e= Turismo, f= pesca) (barras).

7 DISCUSIÓN

El sobrecrecimiento algal es uno de los múltiples factores que han contribuido a la constante disminución de la cobertura de *Acropora palmata* en el Caribe (Precht *et al.* 2002); es provocado por la muerte del total o parcial del tejido coralino debido a diversos disturbios, y por la competencia alga-coral. En este estudio, el porcentaje de coral ocupado por algas resultó distinto al encontrado por Espinoza *et al.* (2009), quienes reportaron un mayor porcentaje del coral ocupado por algas en las localidades del Norte del Estado de Quintana Roo mientras que en este trabajo el menor porcentaje se localizó en estas localidades. La diferencia en porcentajes y en las localidades se debe principalmente a las distintas formas de muestreo aplicados para estimar la cobertura de algas sobre las colonias de *A. palmata*: Espinoza *et al.* (2009) midieron nueve colonias de coral por localidad, además hicieron una estimación visual, considerando a todo el tejido vivo de la colonia.

Los resultados de este trabajo indican que el sobrecrecimiento de algas sobre el coral *A. palmata* fue mayor en dos localidades del sur del Caribe mexicano (Mahahual y Xcalak), y menor en las dos localidades del Norte y en Banco Chinchorro. El sobrecrecimiento algal medido en este estudio es contrario a los resultados de cobertura algal en los estudios de Núñez-Lara *et al.* (2005), Bozec *et al.* (2008) y Arias-González *et al.* (2011), los cuales encontraron en la zona norte mayor cobertura algal que en la zona sur, las diferencias se deben, básicamente, a que en nuestro estudio revisamos el sobrecrecimiento algal sobre colonias de una especie de coral, de profundidades muy someras (< 2-3 m) y de la cresta arrecifal, mientras que en otros estudios se consideró las coberturas de algal y la cobertura de tejido coralino vivo de todas las especies de coral, de varias profundidades y de otros ambientes del arrecife, como de la laguna arrecifal y del arrecife anterior; también, porque los tiempos de estudio difieren entre estudios, y a que los arrecifes en una región pueden tener características particulares asociadas con gradientes ambientales locales (Núñez-Lara *et al.* (2005).

Cabe señalar, sin embargo, que recientemente Tomassiny (2010) encontró que Mahahual y Xcalak tienen altas tasas de pérdida anual de cobertura coralina, 8.7 %, tasa de degradación

exactamente igual a la calculada por Gardner *et al.* (2003) quienes la consideraron como una de las más altas de toda la región del Caribe.

Los resultados de este trabajo nos indican que Banco Chinchorro es la localidad con el menor porcentaje ocupado por algas en la zona sur. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por García-Salgado *et al.* (2006, 2008) quienes consideran a Banco Chinchorro un arrecife con mejores condiciones debido a su mayor cobertura coralina, menor cobertura algal y mayor densidad de peces herbívoros registrados desde 2004 al 2008; los autores también reportan un aumento significativo en la cobertura algal y una disminución en la cobertura coralina en el año 2007, debido al paso del huracán Dean, lo cual también se ve reflejado en la disminución de la longitud total de *A. palmata* reportado en este trabajo.

Connell (1997) define a un disturbio como “un evento que mata o daña a los residentes (corales en este caso) en un sitio dado” y los clasifica principalmente como crónicos y agudos; los primeros tienen una duración corta, mientras que los segundos tienen una duración larga. El efecto de un disturbio en particular está relacionado con la intensidad y frecuencia de disturbios previos impactando una localidad determinada. Los disturbios naturales han estado presentes a lo largo de la historia geológica de los corales, pero la presencia del hombre en zonas costeras ha causado nuevas formas de disturbio en los arrecifes (Connell 1997). La complejidad del estudio de la degradación de los arrecifes coralinos (Connell 1997, Hughes y Connell 1999) ha impedido tener un consenso sobre las causas que lo originan, y se han ofrecido diversas alternativas como las causas prioritarias o principales, como el blanqueamiento coralino (Aronson *et al.* 2002, Diaz-Pulido y McCook 2002, Wilkinson 2008), ciclones tropicales (Steneck 1993, Hughes y Connell 1999, Lirman 2000, Wilkinson 2008) sobrepesca (Jackson *et al.* 2001, Mumby 2006, Mumby *et al.* 2006) y enfermedades (Patterson *et al.* 2002, Muller *et al.* 2007). En este trabajo no se logró determinar cuál o cuáles son los disturbios que pueden haber causado la diferencia en el porcentaje del coral ocupado por macroalgas sobre *Acropora palmata*, que se presentó entre localidades. Esta imposibilidad se debe a que los disturbios en una localidad dada pueden ser múltiples y con un efecto sinérgico y se hace difícil determinar cuál(es) tiene(n)

un mayor efecto en las colonias de coral (Hughes *et al.* 1994, Hughes y Connell 1999, Precht y Aronson 2004). Además, para reconocer el efecto que tienen estos u otros disturbios y las medidas de prevención, es necesario realizar un estudio en diferentes tiempos para cuantificar el daño por los disturbios o el mejoramiento de la condición debido a las medidas de protección (Underwood 1994, Connell y Hughes 1999), sin embargo, este trabajo funciona como línea base para futuros trabajos sobre el conocimiento del comportamiento de las algas y su relación con *A. palmata*.

Entonces, la diferencia en el porcentaje de coral ocupado por algas encontrado en las localidades de este estudio estará determinada por la historial de disturbios y la interacción o suma de los disturbios en cada zona. Por ejemplo, Diaz-Pulido *et al.* (2009) muestran que hay variación regional en la recuperación del tejido vivo de *Acropora* spp. después de un fenómeno de blanqueamiento y una colonización algal. Ellos argumentan que la diferencia es debida al historial de disturbios y a los factores de estrés de cada localidad. Otro ejemplo de la interacción de los disturbios con la condición de los corales en un sitio dado lo observamos en *A. palmata* en los arrecifes de Jamaica (Steneck 1993, Hughes 1994, Connell 1997, Hughes y Connell 1999), donde sufrieron el impacto constante de ciclones de distinta magnitud a través del tiempo; los autores argumentan que los huracanes favorecen la colonización de espacio por parte de *A. palmata* debido a su alta capacidad de reproducción asexual, sin embargo, el efecto negativo vendría posterior al paso de un huracán, tras la muerte masiva del erizo *Diadema antillarum* que causó la disminución del porcentaje de tejido vivo, la disminución de la densidad y de la pérdida de la complejidad estructural del arrecife.

El efecto sinérgico de los disturbios puede haber ocurrido en las localidades de este estudio, disminuyendo la resiliencia de los arrecifes (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007), y la capacidad de respuesta de *Acropora palmata* a estos eventos. Mahahual, Banco Chincorro y Xcalak (en menor medida) sufrieron el reciente impacto de un disturbio agudo de gran intensidad, el paso del huracán Dean (2007), que ocasionó un mayor daño en las colonias de *A. palmata* o no

permitieron una recuperación del tejido de las colonias (respuesta fisiológica). Como lo sugiere Titlyanov *et al.* (2006), en las colonias de Mahahual y Xcalak el efecto de este último disturbio lo podemos observar en la menor densidad de colonias y el mayor porcentaje de algas que ocuparon el esqueleto de *A. palmata* en las localidades de Mahahual y Xcalak comparado con las colonias de Cancún y Puerto Morelos. En el caso de Banco Chinchorro, aunque recibió el impacto directo del Huracán Dean, el menor impacto de disturbios crónicos ocasionados por el hombre probablemente ha permitido una mayor resiliencia reflejándose en una mayor densidad de colonias, un menor porcentaje de colonias con presencia de algas y un menor porcentaje de *A. palmata* cubierto por algas. El porcentaje ocupado por algas, el porcentaje de colonias con presencia de algas y la densidad de colonias son variables que pueden usarse como indicadores del estado de condición de *Acropora palmata* (McField *et al.* 2007). Sin embargo, el uso de estas variables se tiene que tomar con cautela, porque para hacer un análisis más completo faltarían datos de otros parámetros poblacionales, como tasas de reclutamiento y mortalidad de *A. palmata* en las localidades de estudio.

Los mecanismos por los cuales las macroalgas y cianobacterias ocuparon la superficie del esqueleto de *Acropora palmata* en las localidades de estudio no es clara. La colonización de algas sobre los corales ocurre al menos por dos formas. 1). McCook *et al.* (2001) menciona que el crecimiento de algas sobre los corales es una consecuencia de la pérdida del tejido vivo por mortalidad de los corales, y hay ejemplos que muestran como las algas ocuparon el esqueleto coralino libre después de un fenómeno de blanqueamiento (Diaz-Pulido y McCook 2002), al morir el tejido debido a una enfermedad (Rodríguez-Martínez *et al.* 2001), y por lesiones provocadas por huracanes, botes de pesca o por golpes realizados por visitantes al arrecife (Steneck 1993, Lirman 2000). 2). El sobrecrecimiento algal también puede ser una causa directa debido a la competencia por espacio: en diversos trabajos se ha observado que las macroalgas tienen la capacidad de competir con distintos corales, con cada organismo avanzando o retrocediendo el espacio ocupado por el otro (Lirman 2001, McCook 2001, McCook *et al.* 2001, Jompa y McCook 2003a y 2003b, Roy 2004, Titlyanov *et al.* 2005, Titlyanov *et al.* 2006, Titlyanov

et al. 2008, Diaz-Pulido *et al.* 2009). Debido a ello, el futuro de los corales estaría influenciado por la interacción competitiva por el sustrato entre la comunidad algal y los pólipos del coral; si los corales ganan esta competencia ellos dominarían en las comunidades arrecifales (McCook *et al.* 2001, Lirman 2001). Es difícil establecer cuál de estas formas de colonización de las algas que encontramos próximas o en contacto con el tejido de *Acropora palmata* predominó en las colonias del coral, aunque es probable que ambas están presentes; aquellas en donde la colonización algal ocurre después de presentarse alguno o varios de los disturbios identificados en el estudio, y en aquellos casos en los cuales la colonización de macroalgas ocurre a pesar de que el tejido coralino aparenta estar en buenas condiciones o no estresado, esto es, por mecanismos de competencia.

Ciertamente, existen pocos trabajos donde se ha observado una competencia (o un efecto negativo) de las algas hacia *A. palmata*. Por ejemplo, Lirman (2000a), en un trabajo realizado acerca de la sobrevivencia de fragmentos de *A. palmata*, atribuyó la muerte parcial del coral a la competencia con algas. En contraparte, este mismo autor (Lirman 2000b) encontró que *A. palmata* regenera su tejido vivo después de una lesión aún con la presencia de algas filamentosas. Sin embargo, aún no se ha demostrado algún efecto de las macroalgas en *A. palmata* ya sea por efecto de competencia u otro tipo de interacción. Aunque no hay registros en el Caribe sobre la competencia directa entre *A. palmata* y algas, Haas *et al.* (2009) encontraron que, entre las interacciones de las comunidades de corales pétreos y macroalgas, la máxima pérdida de tejido ocurrió con especies de *Acropora* en presencia de algas cespitosas; también encontraron que como un mecanismo para evitar la colonización algal, el coral producía una barrera calcificada sin pólipos, que interpretaron como un mecanismo de contención del competidor. Este mecanismo de contención también ha sido observado en *A. palmata* en localidades de este estudio (Julio Espinoza Ávalos, com. pers.). Por su parte, Diaz-Pulido *et al.* (2009) registraron que un evento de blanqueamiento originó una alta mortalidad de colonias de especies de *Acropora* de la GBA, con la subsecuente colonización masiva del alga parda *Lobophora variegata*; sin embargo, un año posterior esa condición se revertió a causa del

crecimiento de tejido y esqueleto coralino que fue recubriendo a las algas. Lo anterior sugiere que el espacio que representa la matriz calcárea coralina (con tejido o sin él), puede ser ocupado tanto por macroalgas como por tejido coralino. Es probable que el resultado de la ocupación de ese espacio dependa de las circunstancias ambientales y la condición biológica o fisiológica de los propios organismos en competencia. Entonces, las circunstancias ambientales particulares encontrada en sitios y las condiciones biológicas y fisiológicas de las colonias de *A. palmata* y de las algas cespitosas probablemente originaron parte de las diferencias observadas en la composición de macroalgas y cianobacterias en las localidades de nuestro estudio.

Cuatro de las cinco localidades de este estudio tienen el estatus de Áreas Naturales Protegidas y solo una (Xcalak) de estas cuatro localidades presentó diferencias con las otras tres ANP, al presentar un mayor porcentaje de coral ocupado por algas. Las ANPs son creadas con la finalidad de reducir el impacto de los disturbios en los arrecifes coralinos (Mora 2008), sin embargo, pocas Áreas Naturales protegidas (menos del 3 % en la zona del Caribe) alcanzan medidas efectivas para reducir los efectos del uso de los recursos costeros (Burke y Maidens 2005), ya que para alcanzar a cumplir este objetivo se necesitan medidas efectivas de conservación y la infraestructura necesaria para monitorear y patrullar cada zona, además de la participación de la población y las autoridades involucradas en la protección (Burke y Maidens 2005, Rodríguez-Martínez 2008). Un caso particular de éxito en la protección de los arrecifes se presenta en la localidad de Puerto Morelos, donde se conjuntó la participación de la ciudadanía, investigadores científicos y autoridades encargadas de administrar el parque. Esta co-participación ha conseguido minimizar el deterioro y un daño creciente al arrecife por el incremento de la infraestructura hotelera y el turismo (Rodríguez-Martínez 2008). Para el caso de Cancún, lo que ocurre es una inspección cercana y permanente de las zonas arrecifales por parte de las autoridades del Parque, un involucramiento de los prestadores de servicio a turistas (principalmente con buceo vigilado) y un control de los visitantes (a través de un registro de ellos) a las mismas zonas arrecifales (Alejandro Vega-Zepeda, com. pers.). A diferencia de las otras ANPs (Puerto Morelos, Cancún y Xcalak), Banco Chinchorro es considerada una reserva de

la Biósfera, que ha permitido mantener esta zona protegida de un mayor impacto antropogénico al restringir y controlar las actividades como la pesca y el turismo en la localidad, además del asilamiento del arrecife por la distancia a tierra firme y a localidades humanas (CONANP 2000).

La pesca es considerada como uno de los principales disturbios que provocan el aumento en la cobertura algal en los arrecifes del mundo y en el Caribe (McManus *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2001, Knowlton 2001, Mumby 2006, Mumby *et al.* 2006, Melbourne *et al.* 2011). En el Caribe, a partir de la mortalidad masiva del erizo *Diadema antillarum*, la herbivoría fue realizada por los peces herbívoros (Hughes 1994, Gardner *et al.* 2003, Pandolfi *et al.* 2003, Pandolfi y Jackson 2006), pero debido a la sobrepesca de estos los peces la cobertura algal ha aumentado (Hughes 1994, Jackson *et al.* 2001, Gardner *et al.* 2003, Hughes 2007). Las localidades Xcalak y Mahahual sufrieron desde hace más de 10 años un cambio debido a la perturbación humana ocasionada por la explotación pesquera y el desarrollo turístico (Schmitter *et al.* 2007). Las dos localidades estuvieron poco pobladas hasta el año de 1990, y en el año 2000 comenzó el desarrollo turístico debido al proyecto denominado "Costa Maya". Se pensaría que estas localidades cambiarían de la pesca al turismo debido al proyecto turístico antes mencionado, sin embargo, la realidad es otra debido a la estacionalidad de las actividades turísticas (mayores en invierno), por lo que la pesca sigue siendo la principal actividad en Xcalak, mientras que en Mahahual se intercala con el turismo (Thomassiny 2010). En contraste, en las localidades del norte de Quintana Roo los pescadores tienen que navegar mar adentro para obtener sus productos ya que en los parques Nacionales de Puerto Morelos y Cancún está prohibida la pesca en el arrecife (com. pers. Francisco Aguilar Salazar). La constante pesca por parte de los pobladores de Xcalak y Mahahual en el arrecife puede provocar que las algas sigan creciendo sobre *A. palmata* sin el control de peces herbívoros (Mumby 2006, Mumby *et al.* 2006) y, por ello, encontrar colonias mas colonizadas por macroalgas y cianobacterias en estas dos localidades.

Composición algal

En este trabajo no evaluamos la interacción o el efecto de las macroalgas que están en contacto con el tejido vivo de *A. palmata*; nuestra intención fue conocer cuáles macroalgas están en contacto directo con el tejido de *A. palmata*, para en un futuro reconocer las posibles interacciones entre el coral y las macroalgas. La mayoría de las especies determinadas en este trabajo están consideradas dentro del grupo de algas cespitosas, grupo multiespecífico de algas y cianobacterias principalmente filamentosas de un tamaño menor a 2 centímetros (Littler y Littler 1997; Vermeij *et al.* 2010), que son las primeras colonizadoras de sustrato libre debido a su rápido crecimiento y generalmente se sitúan en las primeras etapas de sucesión (ejemplo, la cianobacteria *Lyngbya*, y las Rodofitas *Gayliella flaccidum* (Titlyanov *et al.* 2008), *Herposiphonia* spp., *Anotrichium tenue* y *Polysiphonia scopulorum*, y actualmente es el grupo con mayor cobertura en los arrecifes del Caribe mexicano (Bastida-Zavala *et al.* 2000, Ruiz-Zárate *et al.* 2003; Roy 2004, Rodríguez-Martínez *et al.* 2010). Las algas céspitosas comúnmente no eran consideradas como principales competidoras de las especies de corales, asignándoles este papel a las macroalgas (Vermeij *et al.* 2010), sin embargo, trabajos recientes con el coral *Montastraea faveolata* y *M. annularis* han demostrado que este grupo de algas compiten y tienen un efecto negativo en la salud de los corales (Roy 2004, Quan-Young y Espinoza-Ávalos 2006, Vermeij *et al.* 2010).

Dentro del cinturón de algas que están en contacto con el tejido vivo de *A. palmata* encontramos varias que han sido reportadas provocando un efecto negativo en las colonias de otras especies de coral; por ejemplo, *Lobophora variegata* coloniza espacios libres y crece sobre colonias de *Porites cylindrica* (Diaz-Pulido *et al.* 2009; Jompa y McCook 2002), especies del género *Dictyota* presentan sustancias aleloquímicas que provocan blanqueamiento de los pólipos adyacentes o tienen efecto de abrasión sobre los corales *Porites astreoides* (Box y Mumby 2007, Titlyanov 2007, Paul *et al.* 2011), *Anotrichium tenue* secreta sustancias químicas que matan el tejido vivo de *Porites* spp. (Jompa y Mccok 2003a), *Hypnea pannosa* (encontramos *H. spinella* y *H. valentiae*) daña al coral *Porites cylindrica* por medio de abrasión (Jompa y

McCook 2003b), y especies de cianobacterias pertenecientes al género *Lyngbya* no permiten la regeneración del tejido vivo en *Pocillopora damicornis* (Tsuchiya 1999). No todas las algas interactuando con el tejido coralino necesariamente pueden afectarlo; primero, porque el daño o perjuicio de los componentes de estos ensamblajes estará relacionada con la especie de coral y la condición del coral al momento de la colonización (Jompa y McCook 2003) y, segundo, no todas las especies compiten con los corales, ya que las epífitas y algas efímeras no participan en la competencia (Titlyanov 2008); además, varias especies de algas sirven como facilitadores de sustrato para otras (Paul *et al.* 2011).

La falta de datos sobre la abundancia de las especies de macroalgas y cianobacterias registradas en este trabajo nos limitó conocer cuáles son las algas dominantes o escasas en una zona o localidad particular, lo cual nos ayudaría a inferir aún más el impacto de las especies de algas en *Acropora palmata*. Aún con estas limitaciones, el uso de la presencia-ausencia de las especies nos permitió conocer las diferencias en composición en las macroalgas y cianobacterias. La composición de las algas que están interactuando con el tejido vivo estará influenciada por las especies de algas de distintas etapas sucesionales (Burkpile *et al.* 2010), la estación de año en la que se realiza la recolecta (Titlyanov y Titlyanova 2008), la composición de herbívoros y la tasa de herbivoría presente en la región (Littler *et al.* 2006, Mumby 2006, Mumby *et al.* 2007), el volumen de descarga de nutrientes en cada localidad (Littler *et al.* 2006, Sotka y Hay 2009, Vermeij *et al.* 2010, Diaz-Pulido y Garzón-Ferreira 2002), y las posibles interacciones alga-alga (Nugues *et al.* 2004, Bulleri y Benedetti-Cecchi 2008) y alga-coral (Lirman 2001, McCook 2001, McCook *et al.* 2001, Jompa y McCook 2003a, 2003b, Roy 2004, Titlyanov *et al.* 2005, Titlyanov *et al.* 2006, Titlyanov *et al.* 2008, Diaz-Pulido *et al.* 2009). Además, como ya se mencionó antes, la diferencia en la composición de especies en las localidades de Quintana Roo se puede deber al régimen de disturbios de cada localidad y en particular de cada sitio donde se obtuvieron las muestras de este estudio. Todas esas variables pudieron participar en un momento dado, y definir la gran variabilidad que observamos en la composición de especies dentro de las localidades. La riqueza de especies en las distintas localidades no fue diferente probablemente

porque todas las muestras se tomaron en la misma época del año y a profundidades similares (ver Fricke *et al.* 2011).

El mayor número de especies determinadas en las cinco localidades de este estudio pertenecen a Rhodophyta y, dentro de éstas, al orden Ceramiales lo que causa que no haya una diferencia en el promedio del índice de distinción taxonómica de las especies en todas las localidades (Bates *et al.* 2005). El no encontrar diferencias puede ser porque especies de algas marinas son funcionalmente similares (grupos funcionales) y responden de manera similar al estrés (Littler y Littler 1980, Steneck y Dethier 1994), pero no necesariamente están muy relacionadas taxonómicamente (Steneck y Dethier 1994), por lo que el uso de grupos funcionales puede ser más sensible para identificar sitios con distinta intensidad de perturbación (Littler 1980, Steneck y Dethier 1994, Bates *et al.* 2005, Ceschia *et al.* 2007). Para el caso de algas creciendo sobre *A. palmata*, no existe una lista taxonómica base que permita evaluar el cambio antes y después de un disturbio. Sin embargo, con el uso de grupos funcionales se perdería la identidad de las especies porque diferentes especies pueden responder de forma diferente a las condiciones ambientales y a disturbios (Phillips *et al.* 1997), también se perdería información acerca de distintas interacciones con los corales (p. ej. competencia), ya que se ha observado que distintos ensamblajes algales afectan de manera desigual a los corales al encontrar especies que los perjudiquen (Birrel *et al.* 2005, Titlyanov 2008, Hass *et al.* 2010). Otro problema es la dificultad para definir a ciertas especies dentro de un grupo, ya que las características de las especies pueden ser compartidas por dos grupos funcionales o más (Steneck y Dethier 1994, Phillips *et al.* 1997).

8. Conclusiones

El porcentaje ocupado por macroalgas y cianobacterias sobre las colonias de *Acropora palmata* fue diferente entre las localidades.

No se logró identificar algún disturbio que esté influenciando más el porcentaje de coral ocupado por algas, ya que el efecto de los disturbios en los arrecifes del Caribe mexicano probablemente actúan de forma sinérgica.

El porcentaje de coral ocupado por algas estará determinado por:

- a. Las diferencias en la frecuencia o intensidad de los disturbios que ocurren en cada localidad de este estudio.
- b. La pérdida de tejido vivo de las colonias de *A. palmata* por causa de los disturbios.
- c. La capacidad de respuesta de *A. palmata* a las condiciones ambientales.
- d. La colonización de espacio libre y la capacidad de competencia de las macroalgas y cianobacterias.

Hay una gran variación entre las localidades con respecto a la composición de macroalgas y cianobacterias que crecen sobre *A. palmata*.

Es probable que las diferencias anteriores sean el resultado del efecto causado por:

- a. La condición biológica o fisiológica de las colonias de *A. palmata* y los céspedes al momento de efectuar la recolecta de algas.
- b. Los múltiples disturbios acumulados a través del tiempo.
- c. Las características oceanográficas de cada localidad.
- d. Las condiciones a, b y c, que a su vez determinan el resultado de las interacciones algas-coral.

El uso del índice de distinción taxonómica no permitió mostrar diferencias significativas en la diversidad taxonómica entre las localidades de estudio.

En estudios futuros, el uso del índice de distinción taxonómica será útil para comparar la composición de macroalgas y cianobacterias si se cuenta con la abundancia y un registro de especies antes de que ocurra un disturbio.

Aparentemente, las acciones efectivas de conservación de las Áreas Naturales Protegidas de Cancún, Puerto Morelos y Banco Chinchorro han ayudado a disminuir y controlar el impacto por disturbios naturales y antropogénicos (pesca y turismo), lo cual se ve reflejado en colonias de *A. palmata* con mayor proporción de tejido vivo.

9 REFERENCIAS

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Adey, W.H. 1998. Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology* 34: 393-406.
- Aguilar-Perea, A. y Aguilar-Dávila, W. 1993. Banco Chinchorro: arrecife coralino en el Caribe. pp 807-816. In. Salazar-Vallejo, S. I. y González, N.E. (eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO.
- Airoldi, L. 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79: 2759-2770.
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Cote, I. M. y Watkinson, R. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276: 3019-3025.
- Arias-Gonzalez J, Núñez-Lara E, Rodriguez-Zaragoza F, Legendre P .2011. Reefscape proxies for the conservation of Caribbean coral reef biodiversity. *Ciencias Marinas* 37: 87-96.
- Aronson, R. B., y Precht, W. F. 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460: 25-38
- Aronson, R. B., Precht, W. F, Toscano, M. A. y Koltjes, K. H. 2002. The 1998 bleaching event and its aftermath on a coral reef in Belize. *Marine Biology* 141: 435-447.
- Banaszak, A.T., Ayala-Schiaffino, B. N, Rodriquez-Roman, A, Enriquez S, e Iglesias-Prieto R. 2003. Response of *Millepora alcicornis* (Milleporina: Milleporidae) to two bleaching events at Puerto Morelos reef, Mexican Caribbean. *Revista Biología Tropical* 51: 4-57.
- Bastida-Zavala, J. R., Beltrán-Torres, A. U., Gutierrez-Aguirre, M. A., y Fuente-Betancourt, G. 2000. Rapid assessment of reef patches in Majagual, Quintana Roo, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 48: 137-143.

- Barott, K., Smith, J., Dinsdale, E., Hatay, M., Sandin, S. y Rohwer, F. 2009. Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE* 4: e8043. doi: 10.1371/journal.pone.0008043
- Barott, K. L., Rodriguez-Mueller, B., Youle, M., Marhaver, K. L., Vermeij, M. J. A., Smith, J. E., y Rohwer, F. L. 2011. Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 279: 1655-1664.
- Bates, C.R., Saunders, G.W. y Chopin, T. 2005. An assessment of two taxonomic distinctness indices for detecting seaweed assemblage responses to environmental stress. *Botanica Marina* 48:231-243.
- Baums, I. B., Miller, M. W., y Hellberg, M. E. 2006. Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecological Monographs* 76: 503-519.
- Belk, S. M. y Belk, D. 1975. An observation of algal colonization on *Acropora aspera* killed by *Acanthaster planci*. *Hidrobiologia* 46: 29-32.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. y Nyström, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. y Diaz-Pulido, G. A. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46: 25-63.
- Blackwood, J., Hastings, A. y Mumby, P. 2012. The effect of fishing on hysteresis in Caribbean coral reefs. *Theoretical Ecology* 5: 105-114.
- Boulon, R., Chiappone, M., Halley, R., Jaap, W., Keller, B., Kruczynski, B., Miller, M. y Rogers, C. 2005. *Acropora* Biological Review Team. Atlantic *Acropora* status review document. *Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional*. 152 p.
- Bruno, J. F., Sweatman, H., Precht, W. F., Selig, E. R. y Schutte, V. G. W. 2009. Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* 90: 1478-1484.

- Box, S., J. y Mumby, P. J. 2007. The effect of macroalgal competition on the growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series* 342: 139-149.
- Bozec, Y.-M., Acosta-González, G, Núñez-Lara E y Arias-González J.E. (2008) Impacts of coastal development on ecosystem structure and function of Yucatan coral reefs, Mexico. *International Coral Reef Symposium* 11: 691-695.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A. y Aronson, R. B. 2004. Coral reefs and global climate change. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. *Pew Center on Global Climate Change, Arlington*. E.E.U.U. 44 p.
- Burke, L. y Maidens, J. 2005. Arrecifes en Peligro en El Caribe. World Resources Institute, Washington, D.C., 80 p.
- Carriquiry Beltrán, J. D. 2010. Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Primera Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM012. México, D.F.
- Carpenter, K. E., Abrar, M., Aeby, G., Aronson, R. B., Banks, S., Bruckner, A., Chiriboga, A., Cortes, J., Delbeek, J. C., DeVantier, L., Edgar, G. J., Edwards, A. J., Fenner, D., Guzman, H. M., Hoeksema, B. W., Hodgson, G., Johan, O., Licuanan, W. Y., Livingstone, S. R., Lovell, E. R., Moore, J. A., Obura, D. O., Ochavillo, D., Polidoro, B. A., Precht, W. F., Quibilan, M. C., Reboton, C., Richards, Z. T., Rogers, A. D., Sanciangco, J., Sheppard, A., Sheppard, C., Smith, J., Stuart, S., Turak, E., Veron, J. E. N., Wallace, C., Weil, E. y Wood, E. 2008. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* 321: 560-563.
- Ceschia, C., Falace, A. y Warwick, R. 2007. Biodiversity evaluation of the macroalgal flora of the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea) using taxonomic distinctness indices. *Hydrobiologia* 580: 43-56.

- Cetz-Navarro, N. P. 2008. Montaje de macroalgas sobre tres especies de corales en el Caribe mexicano. *Tesis de Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur-Unidad Chetumal*. 84 p.
- Chávez, E. e Hidalgo, E. 1988. Los arrecifes coralinos del Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM* 15: 167-176.
- Clarke, K. y Warwick, R., 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35: 523–531.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 192 pp.
- Colwell, R. K. 2006. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- CONANP. 1998. Programa de manejo Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. 159 p.
- CONANP. 2000. Programa de manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. 161 p.
- CONANP. 2000. Programa de manejo Reserva de la Biósfera Banco Chinchorro, México. 189 p.
- CONANP. 2004. Programa de manejo del Parque Nacional Arrecife de Xcalak. 225 p.
- CONANP. Proyecto de restauración de arrecifes 2004-2005.<
<http://pyucatan.conanp.gob.mx/restauracion2005.htm>> [Consulta : 17 mayo 2005].
- CONANP. 2008. Modificación del programa de manejo Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. 136 p.
- Connell, J., H. 1997. Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs* 16: S101–S113.
- Daltaubuit, M., Vázquez, L. M., Cisneros, H. y Ruiz, G. 2006. El turismo costero en la ecorregión del sistema Arrecifal Mesoamericano. México. UNAM-CRIM. 385 p.

- Diario Oficial de la Federación. 2008. Ley general de vida silvestre. Presidencia de la República. 47 p.
- Diaz-Pulido, G., McCook, L. J., Dove, S., Berkelmans, R., Roff, G., Kline, D. I., Weeks, S., Evans, R. D., Williamson, D. H., y Hoegh-Guldberg, O. 2009. Doom and Boom on a Resilient Reef: Climate Change, Algal Overgrowth and Coral Recovery. *PLoS ONE* 4, 9.
- Diaz-Pulido, G. y Garzón-Ferreira, J. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina* 45: 284-292.
- Diaz-Pulido, G. y McCook, L. J. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 232: 115-128.
- Diaz-Pulido, G. y McCook, L. J. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23: 225-233.
- Espinoza-Ávalos, J., Vega-Zepeda, A., Iturbe-Posadas, A. y Cetz-Navarro, N. 2009. Monitoreo del coral *Acropora* spp. en sitios de Quintana Roo con presión turística. *Informe Técnico Final, Fomix-Quintana Roo*. 137 p.
- Fong, P. y Paul, V. J. 2011. "Coral Reef Algae". pp. 241-272. *In* Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Dubinsky, Zvy and Stambler, Noga (eds.). Springer Science + Business Media B.V
- García-Salgado, M., Camarena-L. T., Gold-B., G., Vasquez, M., Galland, G., Nava-M, G., Alarcón-D., G. y Ceja-M., V. 2006. *Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Programa de monitoreo sinóptico 2004 y 2005. Documento Técnico del SAM*. 167 p.
- Fricke, A., Teichberg, M., Beilfuss, S. y Bischof, K. 2011. Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef. *Botanica Marina* 54: 111-126.
- Garcia-Salgado, M., Nava-Martínez, G., Bood, N., McField, M., Molina-Ramírez, A., Yáñez-Rivera, B., Yacobs, N. Shank, B., Vasquez, M., Majil, I., Cubas, A., Dominguez-Calderón, J., y Arrivillaga, A. 2008. Status of coral reefs on the Mesoamerican. pp. 253-264. *In*: Wilkinson (ed.) Status of Coral Reefs in the Mesoamerican Region. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Center Townsville, Australia.

- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. y Watkinson, A. R. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958-960.
- Gleason, A. C. R., Lirman, D., Williams, D., Gracias, N. R., Gintert, B. E., Madjidi, H., Pamela Reid, R., Chris Boynton, G., Negahdaripour, S., Miller, M., y Kramer, P. 2007. Documenting hurricane impacts on coral reefs using two-dimensional video-mosaic technology. *Marine Ecology* 28: 254-258.
- Green, D., Edmunds, P., y Carpenter, R. 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.
- Grober-Dunsmore, R., Bonito, V. y Frazer, T. K. 2006. Potential inhibitors to recovery of *Acropora palmata* populations in St. John, US Virgin Islands. *Marine Ecology-Progress Series* 321: 123-132.
- Guiry, M. D. y Guiry, G. M. 2012. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Hawkins, J.P. y Roberts M. C. 2004. Effects of artisanal fishing on Caribbean coral reefs. *Conservation Biology* 18: 215-226.
- Haas, A., el-Zibdah, M., y Wild, C. 2010. Seasonal monitoring of coral–algae interactions in fringing reefs of the Gulf of Aqaba, Northern Red Sea. *Coral Reefs* 29: 93-103
- Hernández Arana, H. 2010. Caracterización del ANP Parque Nacional Arrecifes de Xcalak y formulación de un programa de monitoreo. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Chetumal. *Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM015*. México D. F.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A. y Hatzioios, M. E. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742.
- Hughes, T, P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.

- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, J. M., Rosen, B. y Roughgarden, J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929-933.
- Hughes, T. P., and J. H. Connell. 1999. Multiple stressors on coral reefs: a long term perspective. *Limnology and Oceanography* 44:932-940.
- Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg O., McCook, L. J., Moltschaniwskyj, N., Pratchett, M. S., Steneck, R. S. y Willis, B. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17: 360-365.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J. y Warner, R. R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2001. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.
- Joly, A. B. 1967. *Generos de algas marinhas da costa atlantica latinoamericana*. Universidade de sao Paulo, Brasil, 461 p.
- Jompa, J. y McCook, L. J. 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 25-39.
- Jompa, J. y McCook, L. J. 2003a. Contrasting effect of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. *Marine Ecology Progress Series* 258: 79-86.
- Jompa, J., & McCook, L. 2003b. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.

- Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 64: 157-175.
- Jordán-Dahlgren, E., y Rodríguez-Martínez, R. E. 1998. Post-hurricane Initial Recovery of *Acropora palmata* in two reefs of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 63: 213-228
- Jordán-Dahlgren, E. y Rodríguez-Martínez, R. E. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. Pp. 131-158. In Cortés J. (ed.). *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Press, Amsterdam.
- Knowlton, N. 2001. The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 5419-5425.
- Koop, K., Booth, D., Broadbent, A., Brodie, J., Bucher, D., Capone, D., Coll, J., Dennison, W., Erdmann, M., Harrison, P., Hoegh-Guldberg, O., Hutchings, P., Jones, G. B., Larkum, W., O'Neil, J., Steven, A., Tentori, E., Ward, S y Williamson, J. 2001. *Marine pollution bulletin* 42:91-120.
- Kramer, P. A. y Kramer, P. R. 2002. Ecoregional Conservation Planning for the Mesoamerican Caribbean. EUA. Ed. Melanie McField y World Wildlife Fund.
- Kramer, P. A. 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRR program (1997-2000). *Atoll Research Bulletin* 496: 1-57.
- Lirman, D. 2000 a. Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 251: 41-57.
- Lirman, D., 2000 b. Lesion regeneration in the branching coral *Acropora palmata*: effects of colonization, colony size, lesion size, and lesion shape. *Marine Ecology Progress Series* 197: 209-215.
- Lirman, D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* 19: 392-399.

- Lirman, D., 2003. A simulation model of the population dynamics of the branching coral *Acropora palmata* Effects of storm intensity and frequency. *Ecological Modelling* 161(3): 169-182.
- Littler, M. M. y Littler, D. S. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of functional form model. *American Naturalist* 116: 25-44.
- Littler, M. M. y Littler, D. S. 1997. Disease-induced mass mortality of crustose coralline algae on coral reefs provides rationale for the conservations herbivorous fish stocks. *International Coral Reef Symposium* 8: 719–724.
- Littler, D. S. y M. M. Littler, 2000. *Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Offshore Graphics. Washington. U.S.A, 542 p.
- Littler, M.M., Littler, D. S. y Brooks, B. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom up eutrophication and top- down herbivory. *Harmful Algae* 5: 565-585.
- Lighty, R., Macintyre, I. y Stuckenrath, R. 1982. *Acropora palmata* reef framework: A reliable indicator of sea level in the western atlantic for the past 10,000 years. *Coral Reefs* 2:125-130.
- López-Santos, C., Vega-Zepeda, A. y Loreto-Viruel, R. M. 2000. Monitoreo de arrecifes coralinos de Xcalak, Quintana Roo, México: 2000-2001 *Reporte final. Amigos de Sian Ka'an, A.C.*, 40 p.
- Mayor, P. A., Rogers, C. S. y Hillis-Starr, Z. M. 2006. Distribution and abundance of elkhorn coral, *Acropora palmata*, and prevalence of white-band disease at Buck Island Reef National Monument, St. Croix, US Virgin Islands. *Coral Reefs* 25: 239-242.
- Macintyre, I. y Toscano, M. 2007. The elkhorn coral *Acropora palmata* is coming back to the Belize barrier reef. *Coral Reefs* 26: 757-757.
- McClanahan, T. R., Muthiga, N. A. y Mangi, S. 2001. Coral and algal response to the 1998 bleaching and mortality: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral Reefs* 19: 380–391.

- McClanahan, T. R., Cokos, B. A. y Sala, E. 2002. Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers Reef, Belize. *Marine Pollution Bulletin* 44: 441-451.
- McCook, L. J. 2001. Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the nearshore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19, 419-425.
- McCook, L. J., J. Jompa y Diaz-Pulido, G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.
- McField M., Kramer, P., Gómez, M. y McPherson, M. 2007. *Healthy reefs for healthy people: A guide to indicators of reef health and social well-being in the Mesoamerican reef region*. Healthy Reefs for Healthy People Initiative. Franklin Trade Graphics. EU, 208 p.
- McManus, J. W., Meñez, L. A. B., Kesner-Reyes, K. N., Vergara, S. G. y Ablan, M. C. 2000. Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status. *Journal of Marine Science* 57: 572-578.
- McManus, J. W. y Polsenberg, J. F. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* 60: 263-279.
- Meesters, E. y Bak, R. 1995. Age related deterioration of a physiological function in the branching coral *Acropora palmata*. *Marine Ecology Progress Series* 21:203-209.
- Miller, M. 1998. Coral-seaweed competition and the control of reef community structure within and between latitudes. *Oceanography and Marine Biology* 36: 65-96.
- Miller, M. W. y Hay, M. E. 1996. Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. *Ecological Monographs* 66: 323-344.
- Mora, C. 2008. A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275: 767-773.
- Mumby, P. J. 2006. The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean Coral Reefs. *Ecological Applications* 16:749-767.

- Mumby P. J., Dahlgren C. P., Harborne A. R., Kappel C. V., Micheli F., Brumbaugh D. R., Holmes K. E., Mendes J. M. Broad K., Sanchirica J. N. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* 311:98-101.
- Mumby, P. J. Hastings, A. y Edwards, H. J. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450: 98-101.
- Navarrete, A. 2003. Physical characterization of the reef lagoon at Banco Chinchorro, Mexico: An overview. *Bulletin of marine science* 73:5-14.
- Navas, G.R, Moreno-Forero, S.K, Solano, O.D,y Diaz-Pulido, G. 1998. Ensamblajes arrecifales epilíticos del coral *Acropora palmata* muerto, isla Grande, Islas del Rosario, Caribe Colombiano. *Caribbean Journal of Science* 34: 58-66
- Nugues, M. M., Smith, G. W., Hoodonk, R. J., Seabra, M. I., y Bak, R. P. M. 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters* 7: 919-923
- Nugues, M. M. y Szmant, A. M. 2006. Coral settlement onto *Halimeda opuntia*: a fatal attraction to an ephemeral substrate? *Coral Reefs* 25: 585-591.
- Núñez-Lara, E., Arias-González, J. y Legendre, P. 2005. Spatial patterns of Yucatan reef fish communities: Testing models using a multi-scale survey design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 324: 157-169.
- Padilla, C. 1996. Demografía y dinámica poblacional de *Acropora palmata* en Quintana Roo, México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 145pp.
- Padilla, C., y Lara, M. 1996. Efecto del tamaño de las colonias en el crecimiento de *Acropora palmata* en Puerto Morelos, Quintana Roo, México. *Hidrobiológica* 6: 17-24.
- Pandolfi, J. M. 2005. Are U.S. coral reefs on the slippery slope to slime? *Science* 308: 1742-1743.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdele, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. y Jackson, J. B. C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301: 955-958.

- Pandolfi, J. M. y Jackson, J. B. C. 2006. Ecological persistence interrupted in Caribbean coral reefs. *Ecology Letters* 9: 818-826.
- Patterson, K. L., Porter, J. W., Ritchie, K. E., Polson, S. W., Mueller, E., Peters, E. C., Santavy, D. L. y Smiths, G. W. 2002. The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 8725-8730.
- Paul, V. J., Kuffner, I., Walters, L. J., Ritson-Williams, R., Beach, K.S. y Becerro, M.A. 2011. Chemically mediated interactions between macroalgae Dictyota spp. and multiple life-history stages of the coral *Porites astreoides*, *Marine Ecology Progress Series* 426:161-170.
- Phillips, J. C., Kendrick, G., A, y Lavery, P. S. 1997. A test of a functional group approach to detecting shifts in macroalgal communities along a disturbance gradient. *Marine Ecology Progress Series* 153: 125-138.
- Precht, W. F., Bruckner, A. W., Aronson, R. B., y Bruckner, R. J. 2002. Endangered acroporid corals of the Caribbean. *Coral Reefs* 21: 41-42.
- Precht, W. F., y Aronson, R. B. 2004. Climate flickers and range shifts of reef corals. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 307-314.
- Quan-Young, L. I. 2002. Asociaciones alga-coral en dos sitios de la costa sur de Quintana Roo. *Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo*. 53 p.
- Quan-Young, L. I. y Espinoza-Avalos, J. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll *a* concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. 2006. *Limnology and Oceanography* 51: 1159-1166.
- Riegl, B., Bruckner A., Cole, S. L., Renaud, P. y Dodge, R.,E. 2009. Coral reefs: Threats and conservation in an era of global change. *The Year in Ecology and Conservation Biology, 2009: Annals of the New York Academy of Science* 1162: 136-186.

- River, G. y Edmunds, P. 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 159-172.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Banaszak, A. T. y Jordán-Dahlgren, E. 2001. Necrotic patches affect *Acropora palmata* (Scleractinia acroporidae) in the Mexican Caribbean. *Diseases of Aquatic Organisms* 47: 229-234.
- Rodríguez-Martínez. 2008. Community involvement in marine protected areas: the case of Puerto Morelos reef, México. *Journal of Environmental Management* 88: 1151-60.
- Rodríguez-Martínez, R.E., Ruíz-Rentería, F., van Tussenbroek, B., Barba-Santos, G., Escalante-Mancera, E., Jordán-Garza, G. y Jordán-Dahlgren, E. 2010. Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 58:23-43.
- Roy, E. 2004. Akumal's reefs: Stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *Revista de Biología Tropical* 52: 869-881.
- Ruiz-Zárate, M. A., Hernández-Landa, R. C., González-Salas, C., Nuñez-Lara, E. y Arias-González, J. E. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 1: stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin* 496: 318-337.
- Schneider, C. W. & R. B. Searles. 1991. *Seaweeds of the southeastern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral*. Durham & London, Duke University Press. 553 p.
- Schmitter-Soto J. J., Cruz-Martínez A., Herrera R., Hernández A. 2007. Los peces de la costa sur de Quintana Roo: una década de cambios. Fondo para el Sistema Arrecifal Mesoamericano y Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza. 32 p.
- Smith, J. E., Shaw, M., Edwards, R. A., Obura, D., Santos, O., Sala, E., Sandin, S. A., Smriga, S., Hatay, M. y Rohwer, F. L. 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835-845.
- Sosa, E. 2001. La Langosta: pesquería emblemática de Quintana Roo. *Estudios de caso de la conservación de la biodiversidad*. pp. 221-227. In Pozo, C., Armijo Canto, N. y Calmé, S. (ed.). 2011. Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, Tomo I.

El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (ppd). México, D. F.

- Sosa, E. y Ramirez-González, A. 2008. La pesca del mero en el Caribe mexicano. *Ecofronteras* 34: 14-17.
- Sosa, E. y Ramirez-González, A. 2007. Pesca Marina. Pp 183-189. In Pozo, C., Armijo Canto, N. y Calmé, S. (ed.). 2011. Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (ppd). México, D. F.
- Sosa-Cordero E., Ramírez A., Olivares J. 2009. Programa de ordenamiento pesquero en el estado de Quintana Roo. 1.- Pesquería de meros y especies afines. CONAPESCA-SAGARPA. 111 p.
- StatSoft, Inc. 2002. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Steneck R.S. 1993. Is herbivore loss more damaging to reefs than hurricanes? Case studies from two Caribbean reef systems (1978-1988). pp. 220-226. In R.N. Ginsberg (ed.) Proc. Colloq. Glob. aspects Coral reefs: Health, Hazards and History,. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Miami, U.S.A.
- Steneck, R. S. y Dethier, M. N. 2003. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Steneck, R.S. y Lang, J.C., 2003. Rapid assessment of México's Yucatán reef in 1997 and 1999: pre- and post-1998 mass bleaching and hurricane Mitch (stony corals, algae and fishes). *Atoll Research Bulletin* 496: 294-317.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1987. *Introduction to Biostatistics*. Freeman & Co. San Francisco, 363 p.
- Sotka, E. E., and Hay, M. E. 2009. Effects of herbivores, nutrient enrichment, and their interactions on macroalgal proliferation and coral growth. *Coral Reefs* 28: 555-568.

- Tanner, J. E. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190: 151-168.
- Taylor, W. R. 1960. *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. University of Michigan Press, Ann Arbor. 870 p.
- Thomassiny, A. 2010. Análisis de los modos de vida de Mahahual y Xcalak y su relación con el estado de conservación del arrecife de coral. *Tesis de Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur-Unidad Chetumal*. 149 p.
- Titlyanov, E., Titlyanova, T., Yakovleva, I., Nakano, Y. y Bhagooli, R. 2005. Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algal competition for newly formed substrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 323: 27-42.
- Titlyanov, E. A., Titlyanova, T. V., Yakovleva I.M., y Sergeeva, O.S. 2006. Three Stages of Injuries Regeneration on Scleractinian Corals, *Galaxea* 8:39–50.
- Titlyanov, E.A. & Titlyanova, T.V. 2008. Coral-algal competition on damaged reefs. *Russian Journal of Marine Biology* 34:199-219.
- Tsai, C., Wong, S., Chang, J., Hwang, R., Dai, C., Yu, Y., Shyu, Y., Sheu, F., y Lee, T. 2004. Macroalgal assemblage structure on a coral reef in Nanwan Bay in southern Taiwan. *Botanica Marina* 47: 439-453.
- Tratalos, J. y Austin, T. Impacts of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. *Biological Conservation* 126: 67-75.
- Underwood, A. J. 1994. On Beyond BACI: Sampling Designs that Might Reliably Detect Environmental Disturbances. *Ecological Applications* 4, 3.
- Vega-Zepeda, A., Hernández-Arana, H. y Carricart-Ganivet, J.P. 2007. Spatial and size-frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs* 26: 671-676.
- Vermeij, M., Smith, J., Smith, C., Vega Thurber, R. y Sandin, S. 2009. Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia* 159: 325-336.

- Vermeij M., van Moorselaar, I, Engelhard, S, Hörnlein, C, Vonk, S, y Visser, P. 2010. The Effects of Nutrient Enrichment and Herbivore Abundance on the Ability of Turf Algae to Overgrow Coral in the Caribbean. PLoS ONE 5(12): e14312. doi:10.1371/journal.pone.0014312
- Veron, J. 1995. Corals in space and time: *The biogeography and evolution of the scleractinia*. University of New South Wales Press, Sydney. 321 p.
- Wanders, J. 1977. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles) III: The significance of grazing. *Aquatic Botany* 3: 357-390.
- Ward, J. R., Rypien, K. L., Bruno, J. F., Harvell, C. D., Jordán-Dahlgren, E., Mullen, K. M., Rodríguez-Martínez, R. E., Sánchez, J., y Smith, G. 2006. Coral diversity and disease in Mexico. *Diseases Of Aquatic Organisms* 69: 23-31.
- Wilkinson, C. y Souter, D. 2008 Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre.
- Zubillaga, A., Márquez, L., Cróquer, A. y Bastidas, C. 2008. Ecological and genetic data indicate recovery of the endangered coral *Acropora palmata* in Los Roques, Southern Caribbean. *Coral Reefs* 27: 63-72.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis. Fourth edition* .Prentice Hall. 663 p.

ANEXO

Tabla A1. Parámetros y estimaciones utilizadas para determinar el esfuerzo de muestreo de algas en contacto con el coral *Acropora palmata*

	Cancún	Puerto Morelos	Xcalak	Mahahual	Banco Chinchorro
a =tasa de incremento de nuevas especies al inicio del inventario	18.624	20.242	19.386	17.760	17.354
b =Parámetro relacionado con la forma de la curva	0.178	0.200	0.152	0.172	0.165
Coefficiente de determinación (R^2)	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999
Pendiente al final de la curva	2.401	2.244	3.033	2.388	2.467
Esfuerzo de muestreo necesario para obtener 80 % de las especies	22	19	26	23	24

Tabla A2. Porcentaje de similitud en cada localidad y contribución de especies a la similitud en cada localidad.

Localidad	Porcentaje de Similitud	Especies	% Contribución	% Acumulado
Cancún	30.63	<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	12.45	12.45
		<i>Jania capillacea</i>	12.37	24.82
		<i>Lyngbya sp. 1</i>	9.63	34.45
		<i>Gayliella flaccida</i>	9.17	43.61
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	7.58	51.2
Puerto Morelos	31.99	<i>Lyngbya sp. 2</i>	11.07	11.07
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	10.91	21.98
		<i>Ceramium cimbricum</i>	8.8	30.78
		<i>Jania pumila</i>	8.14	38.92
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	5.93	44.85

		<i>Jania capillacea</i>	5.76	50.61
Xcalak	29.2	<i>Lyngbya</i> sp. 2	15.83	15.83
		<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	15.3	31.13
		<i>Jania capillacea</i>	11.72	42.85
		<i>Griffithsia globulifera</i>	6.22	49.07
		<i>Dichothrix</i> sp.1	6.22	55.29
Mahahual	33.7	<i>Griffithsia globulifera</i>	14.68	14.68
		<i>Lyngbya</i> sp. 3	11.11	25.79
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	8.82	34.61
		<i>Jania capillacea</i>	8.79	43.4
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	8.7	52.1
Banco Chinchorro	28.56	<i>Jania capillacea</i>	10.95	10.95
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	10.76	21.71
		<i>Lobophora variegata</i>	10.19	31.9
		<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	7.66	39.56
		<i>Calotrix</i> sp. 1	5.35	44.91
		<i>Dictyota friabilis</i>	5.22	50.14

Tabla A3. Porcentaje de disimilitud entre localidades y contribución de especies a la diferencia entre localidades

Localidades	Porcentaje de disimilitud	Especies	% Contribución	% Acumulado
Mahahual- Banco Chinchorro	73.63	<i>Lobophora variegata</i>	2.66	2.66
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	2.51	5.17
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.5	7.68
		<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i>	2.27	9.95
		<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	2.23	12.18
		<i>Griffithsia globulifera</i>	2.23	14.41
		<i>Calotrix</i> sp. 1	2.2	16.61
		<i>Lyngbya</i> sp. 3	2.18	18.78
		<i>Dictyota friabilis</i>	2.16	20.94
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.15	23.09
		<i>Dictyota caribaea</i>	2.15	25.24
		<i>Lyngbya</i> sp. 1	2.15	27.38
		<i>Dasya rigidula</i>	2.07	29.45
		<i>Gayliella flaccida</i>	1.89	31.34
		<i>Laurencia intricata</i>	1.86	33.19
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.84	35.04
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.81	36.85

		<i>Jania capillacea</i>	1.77	38.62
		<i>Laurencia sp. 1</i>	1.76	40.38
		<i>Derbesia osterhoutii</i>	1.75	42.13
		<i>Amphiroa rigida</i>	1.75	43.88
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	1.74	45.62
		<i>Gelidiopsis variabilis</i>	1.69	47.32
		<i>Gelidium sp.</i>	1.69	49.01
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.63	50.64
Mahahual -Puerto Morelos	73.36	<i>Griffithsia globulifera</i>	3.01	3.01
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.75	5.76
		<i>Jania pumila</i>	2.65	8.41
		<i>Ceramium cimbricum</i>	2.6	11.01
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	2.37	13.38
		<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i>	2.29	15.67
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	2.28	17.95
		<i>Lyngbya sp1.</i>	2.06	20.01
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.05	22.06
		<i>Neosiphonia flaccidissima</i>	2.04	24.1
		<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	2.04	26.14
		<i>Dasya rigidula</i>	2.01	28.14
		<i>Gayliella flaccida</i>	1.98	30.13
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.95	32.08
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.91	33.99
		<i>Jania capillacea</i>	1.91	35.9
		<i>Parviphycus setacea</i>	1.89	37.79
		<i>Dichothrix sp.1</i>	1.84	39.63
		<i>Parviphycus intricate</i>	1.82	41.46
		<i>Laurencia intricata</i>	1.77	43.23
		<i>Amphiroa rigida</i>	1.76	44.99
		<i>Lyngbya sp3.</i>	1.74	46.73
		<i>Centroceras clavulatum</i>	1.72	48.45
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.71	50.16
Banco Chinchorro - Puerto Morelos	76.28	<i>Heterosiphonia crispella</i>	3.17	3.17
		<i>Jania pumila</i>	2.48	5.65
		<i>Ceramium cimbricum</i>	2.36	8.01
		<i>Lobophora variegata</i>	2.33	10.34
		<i>Calotrix sp. 1</i>	2.07	12.41
		<i>Lyngbya sp.2</i>	2.05	14.46

		<i>Dictyota friabilis</i>	2.04	16.5
		<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	2.04	18.53
		<i>Dictyota caribaea</i>	2.02	20.56
		<i>Lyngbya sp.1</i>	2.02	22.58
		<i>Neosiphonia flaccidissima</i>	2.01	24.58
		<i>Gayliella flaccida</i>	1.99	26.57
		<i>Griffithsia globulifera</i>	1.97	28.54
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.89	30.43
		<i>Jania capillacea</i>	1.88	32.31
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	1.87	34.17
		<i>Centroceras clavulatum</i>	1.81	35.98
		<i>Parviphycus intricate</i>	1.81	37.79
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	1.71	39.5
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.7	41.2
		<i>Dichothrix sp.1</i>	1.68	42.88
		<i>Cladophora liniformis</i>	1.66	44.54
		<i>Parviphycus setacea</i>	1.64	46.18
		<i>Gelidiopsis variabilis</i>	1.64	47.82
		<i>Gelidium sp.</i>	1.64	49.45
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.6	51.05
Mahahual - Cancún	77.57	<i>Griffithsia globulifera</i>	2.99	2.99
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	2.69	5.68
		<i>Gayliella flaccida</i>	2.44	8.12
		<i>Lyngbya sordida</i>	2.44	10.55
		<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i>	2.3	12.86
		<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	2.25	15.11
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	2.11	17.22
		<i>Jania pumila</i>	2.02	19.24
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.01	21.25
		<i>Dasya rigidula</i>	1.97	23.22
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.97	25.19
		<i>Lyngbya sp. 1</i>	1.89	27.09
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	1.86	28.94
		<i>Polysiphonia subtilissima</i>	1.83	30.77
		<i>Amphiroa rigida</i>	1.72	32.49
		<i>Parviphycus trinitatensis</i>	1.7	34.19
		<i>Laurencia intricata</i>	1.67	35.86
		<i>Dictyota friabilis</i>	1.67	37.52
		<i>Cyanobacteria sp. 1</i>	1.66	39.19
		<i>Derbesia osterhoutii</i>	1.55	40.73

		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.53	42.27
		<i>Jania capillacea</i>	1.53	43.8
		<i>Anotrichium tenue</i>	1.53	45.32
		<i>Lobophora variegata</i>	1.51	46.83
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.49	48.32
		<i>Hypnea spinella</i>	1.35	49.67
		<i>Herposiphonia secunda</i>	1.31	50.98
Banco Chinchorro-Cancún	76.05	<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.81	2.81
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	2.66	5.48
		<i>Lobophora variegata</i>	2.4	7.88
		<i>Gayliella flaccida</i>	2.27	10.15
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.27	12.42
		<i>Calotrix</i> sp. 1	2.13	14.55
		<i>Dictyota friabilis</i>	2.11	16.66
		<i>Jania pumila</i>	2.11	18.77
		<i>Dictyota caribaea</i>	2.1	20.88
		<i>Lyngbya confervoides</i>	2.1	22.97
		<i>Lyngbya sordida</i>	2.08	25.06
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	2.06	27.12
		<i>Griffithsia globulifera</i>	2.04	29.16
		<i>Polysiphonia subtilissima</i>	1.85	31.01
		<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	1.85	32.86
		<i>Cyanobacteria</i> sp. 1	1.74	34.6
		<i>Laurencia</i> sp. 1	1.71	36.31
		<i>Parviphycus trinitatensis</i>	1.69	38
		<i>Sporochnus pedunculatus</i>	1.64	39.63
		<i>Sphacelaria</i> sp.	1.63	41.26
		<i>Ceramium cimbricum</i>	1.61	42.88
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.59	44.47
		<i>Jania capillacea</i>	1.59	46.06
		<i>Anotrichium tenue</i>	1.59	47.65
		<i>Gelidiopsis variabilis</i>	1.58	49.23
		<i>Gelidium</i> sp.	1.58	50.81
Puerto Morelos - Cancún	74.4	<i>Ceramium cimbricum</i>	2.54	2.54
		<i>Lyngbya</i> sp. 2	2.46	5
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.35	7.36
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.34	9.7
		<i>Gayliella flaccida</i>	2.07	11.78

		<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	2.07	13.85
		<i>Lyngbya confervoides</i>	2.06	15.91
		<i>Jania pumila</i>	2.02	17.93
		<i>Neosiphonia flaccidissima</i>	2.01	19.94
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.98	21.92
		<i>Anotrichium tenue</i>	1.89	23.81
		<i>Parviphycus trinitatis</i>	1.85	25.66
		<i>Jania capillacea</i>	1.83	27.49
		<i>Cyanobacteria sp. 1</i>	1.82	29.31
		<i>Ceramium cruciatum</i>	1.81	31.12
		<i>Polysiphonia howei</i>	1.73	32.85
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	1.73	34.58
		<i>Polysiphonia subtilissima</i>	1.72	36.3
		<i>Lobophora variegata</i>	1.7	38
		<i>Dichothrix sp.1</i>	1.68	39.68
		<i>Centroceras clavulatum</i>	1.68	41.36
		<i>Cladophora liniformis</i>	1.66	43.03
		<i>Gelidiopsis intricate</i>	1.66	44.68
		<i>Gelidiella setacea</i>	1.65	46.33
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.6	47.93
		<i>Sphacelaria sp.</i>	1.58	49.51
		<i>Dictyota friabilis</i>	1.53	51.04
Mahahual & Xcalak	72.27	<i>Sphacelaria tribuloides</i>	2.58	2.58
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.4	4.98
		<i>Phormidium cf. dimorphum</i>	2.39	7.38
		<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i>	2.31	9.68
		<i>Dichothrix sp.1</i>	2.28	11.96
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.07	14.02
		<i>Lyngbya confervoides</i>	2.06	16.09
		<i>Dasya rigidula</i>	2.03	18.11
		<i>Gayliella flaccida</i>	2.01	20.13
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	2	22.12
		<i>Laurencia intricata</i>	1.91	24.03
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.86	25.9
		<i>Hypnea valentiae</i>	1.81	27.71
		<i>Griffithsia globulifera</i>	1.79	29.5
		<i>Amphiroa rigida</i>	1.78	31.27
		<i>Heterosiphonia crispella</i>	1.75	33.02
		<i>Dictyota friabilis</i>	1.74	34.76
		<i>Hypnea spinella</i>	1.69	36.45

		<i>Derbesia osterhoutii</i>	1.59	38.04
		<i>Jania capillacea</i>	1.58	39.63
		<i>Centroceras clavulatum</i>	1.58	41.21
		<i>Sphacelaria</i> sp.	1.58	42.79
		<i>Lobophora variegata</i>	1.53	44.32
		<i>Herposiphonia secunda</i>	1.51	45.83
		<i>Jania pumila</i>	1.51	47.33
		<i>Branchioglossum minutum</i>	1.42	48.75
		<i>Gelidiella trinitatis</i>	1.35	50.1
Banco Chinchorro - Xcalak	75.22	<i>Dichothrix</i> sp.1	2.37	2.37
		<i>Lobophora variegata</i>	2.33	4.7
		<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.16	6.86
		<i>Calotrix</i> sp. 1	2.08	8.94
		<i>Lyngbya</i> p. 3	2.07	11.02
		<i>Griffithsia globulifera</i>	2.04	13.06
		<i>Dictyota friabilis</i>	2.04	15.1
		<i>Dictyota caribaea</i>	2.03	17.13
		<i>Lyngbya</i> sp. 1	2.03	19.16
		<i>Gayliella flaccida</i>	2.01	21.17
		<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.84	23.01
		<i>Sphacelaria</i> sp.	1.74	24.76
		<i>Centroceras clavulatum</i>	1.73	26.48
		<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.72	28.2
		<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	1.71	29.91
		<i>Dictyopteris delicatula</i>	1.7	31.61
		<i>Jania pumila</i>	1.6	33.22
		<i>Hypnea valentiae</i>	1.59	34.81
		<i>Laurencia</i> sp. 1	1.56	36.37
		<i>Jania capillacea</i>	1.55	37.92
		<i>Ceramium cimbricum</i>	1.53	39.45
		<i>Sphacelaria tribuloides</i>	1.53	40.98
		<i>Gelidiopsis variabilis</i>	1.53	42.51
		<i>Gelidium</i> sp.	1.53	44.04
		<i>Hypnea spinella</i>	1.48	45.51
		<i>Cladophora vagabunda</i>	1.42	46.93
		<i>Palisada poiteau</i> var. <i>gemma</i>	1.41	48.34
		<i>Nitophyllum wilkinsoniae</i>	1.4	49.74
		<i>Cladophora liniformis</i>	1.36	51.1

**Puerto Morelos-
Xcalak**

73.49	<i>Heterosiphonia crispella</i>	2.89	2.89
	<i>Ceramium cimbricum</i>	2.49	5.37
	<i>Jania pumila</i>	2.22	7.6
	<i>Griffithsia globulifera</i>	2.16	9.76
	<i>Amphiroa fragilissima</i>	2.03	11.79
	<i>Dichothrix</i> sp.1	2.03	13.81
	<i>Phormidium</i> cf. <i>dimorphum</i>	2.02	15.83
	<i>Lyngbya confervoides</i>	1.97	17.8
	<i>Gayliella flaccida</i>	1.96	19.76
	<i>Neosiphonia flaccidissima</i>	1.95	21.7
	<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.9	23.61
	<i>Cladophora liniformis</i>	1.79	25.4
	<i>Jania capillacea</i>	1.77	27.17
	<i>Centroceras clavulatum</i>	1.77	28.94
	<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.75	30.69
	<i>Sphacelaria</i> sp.	1.69	32.38
	<i>Gelidiopsis intricate</i>	1.69	34.07
	<i>Parviphycus setacea</i>	1.66	35.73
	<i>Lobophora variegata</i>	1.64	37.37
	<i>Ceramium cruciatum</i>	1.63	39.01
	<i>Parviphycus trinitatensis</i>	1.59	40.6
	<i>Hypnea valentiae</i>	1.54	42.14
	<i>Boodleopsis verticillata</i>	1.54	43.68
	<i>Sphacelaria tribuloides</i>	1.53	45.21
	<i>Dictyota friabilis</i>	1.52	46.73
	<i>Anotrichium tenue</i>	1.42	48.15
	<i>Hypnea spinella</i>	1.42	49.57
	<i>Palisada poiteaui</i> var. <i>gemmaifera</i>	1.37	50.94

Cancún-Xcalak

74.21	<i>Lyngbya sordida</i>	2.61	2.61
	<i>Heterosiphonia crispella</i>	2.45	5.07
	<i>Dichothrix</i> sp.1	2.36	7.43
	<i>Griffithsia globulifera</i>	2.22	9.65
	<i>Dictyopteris delicatula</i>	2.17	11.82
	<i>Gayliella flaccida</i>	2.05	13.87
	<i>Jania pumila</i>	2.02	15.89
	<i>Lyngbya</i> sp. 1	1.99	17.88
	<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1.98	19.86
	<i>Parviphycus trinitatensis</i>	1.84	21.7
	<i>Sphacelaria</i> sp.	1.84	23.54

<i>Cyanobacteria</i> sp. 1	1.79	25.33
<i>Polysiphonia subtilissima</i>	1.77	27.1
<i>Amphiroa fragilissima</i>	1.75	28.86
<i>Caulerpa vickersiae</i>	1.71	30.56
<i>Lobophora variegata</i>	1.71	32.27
<i>Dictyota friabilis</i>	1.69	33.96
<i>Hypnea valentiae</i>	1.58	35.54
<i>Sporochnus pedunculatus</i>	1.55	37.1
<i>Anotrichium tenue</i>	1.53	38.63
<i>Centroceras clavulatum</i>	1.53	40.15
<i>Herposiphonia</i> cf. <i>parca</i>	1.49	41.64
<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>	1.49	43.13
<i>Polysiphonia howei</i>	1.43	44.56
<i>Cladophora vagabunda</i>	1.37	45.93
<i>Lejolisia exposita</i>	1.36	47.29
<i>Jania capillacea</i>	1.35	48.64
<i>Dasya rigidula</i>	1.35	49.98
<i>Cladophora liniformis</i>	1.34	51.32
