



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CORALES ESCLERACTINIOS-ENSAMBLES ALGALES EN LAS GATAS, ZIHUATANEJO,
GUERRERO, MÉXICO: ¿UNA INTERACCIÓN DE COMPETENCIA?**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Norma Angélica Corado Nava

Directora de Tesis: Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas
Facultad de Ciencias, UNAM

Comité Tutorial:

Dr. Zenón Cano Santana

Facultad de Ciencias, UNAM

Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán UNAM

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CORALES ESCLERACTINIOS-ENSAMBLES ALGALES EN LAS GATAS, ZIHUATANEJO,
GUERRERO, MÉXICO: ¿UNA INTERACCIÓN DE COMPETENCIA?**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Norma Angélica Corado Nava

Directora de Tesis: Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas
Facultad de Ciencias, UNAM

Comité Tutorial:

Dr. Zenón Cano Santana
Facultad de Ciencias, UNAM
Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán UNAM

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2015.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/471/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **10 de junio de 2013**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **CORADO NAVA NORMA ANGÉLICA** con número de cuenta **87144846** con la tesis titulada: "**Corales escleractinios-ensambles algales en Las Gatas, Zihuatanejo, Guerrero, México: ¿Una interacción de competencia?**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. DENI CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS:**

Presidente: DR. GUSTAVO ALBERTO MONTEJANO ZURITA
Vocal: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
Secretario: DR. ZENÓN CANO SANTANA
Suplente: DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA
Suplente: DR. JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (9 octubre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 17 de agosto de 2015.


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/mnm

Agradezco el apoyo para el desarrollo de este trabajo al Programa de Posgrado en Ciencias
Biológicas, UNAM.

También agradezco a CONACyT por la beca que me ayudó a cursar el posgrado y terminar
este trabajo.

Agradezco la paciencia infinita a la Directora de esta Tesis, la Dra. Dení Rodríguez Vargas,
así como el apoyo incondicional del Dr. Zenón Cano Santana y las excelentes
recomendaciones del Dr. Juan José Luis Carballo Cenizo.

Agradecimientos

Terminar este trabajo me ha costado un trabajo enorme. Este esfuerzo ha sido compartido con mis padres y hermanos, así como por mi familia extendida, mis amigos y compañeros. Especialmente les estoy agradecida porque durante el último año soportaron mi ausencia y mis malos ratos para concentrarme en escribir “LA TESIS”.

Agradezco a Gus (Henanez) por su apoyo y su cariño durante tantos años, en las buenas y en las no tan buenas te considero una parte importante de mi vida, gracias por todo.

A mis hermanos, Miriam y Roberto, les agradezco su paciencia y me disculpó por todas las veces que no pude estar con ustedes y con sus hermosas familias. Amo a mis sobrinos Diego, Anna y Daniela y agradezco que sean parte de mi vida, disfruto su presencia y compañía, y tengan por seguro que el amor que les tengo me ayuda en los momentos más críticos. Gracias a Jorge e Ileana por hacer felices a mis hermanos.

También agradezco a Dení Rodríguez por ser la directora de esta tesis, por atreverse a trabajar un tema que nos era un tanto ajeno, pero qué con su interés y dedicación, logramos concretar, además de ser un gran ejemplo de fortaleza e integridad y por tener una enorme paciencia. A los miembros de mi comité tutorial Zenón Cano y José Luis Carballo, gracias por su constante disposición para resolver mis dudas y trabajar conmigo en un proceso que parecía interminable y por impulsarme a terminar. A los miembros de mi jurado, Gustavo Montejano, Irma Trejo e Hilda León, agradezco su confianza y sus valiosísimos comentarios a la última versión del manuscrito.

Este trabajo se ha beneficiado del apoyo de diversas personas a lo largo de su desarrollo. En el campo recibí la ayuda de Manuel Oseguera, Cecilia Piaggio, Norma López y Carlos Candelaría, este último ideó conmigo todas las formas para montar experimentos en condiciones que nunca fueron las ideales ¡gracias Carlitos! Así también, agradezco a Carlo SCUBA en Zihuatanejo, y en

especial a Jean Claude Duran† y a Thierry Durand que además de ofrecer un gran servicio de buceo, nos brindaron su amistad y cariño.

Mil gracias a Gerardo Rivas por su disposición para escucharme y ayudarme a echar andar los análisis de mis datos, los cuales se salvaron gracias a sus conocimientos y mi terquedad. Gracias amigo (carnal) y ahora colega.

Todo trabajo de esta naturaleza es también el resultado de muchas interacciones personales que de alguna manera me han enriquecido y por lo tanto a mi trabajo. En primer lugar agradecer al Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias (EBC) por todo lo que he aprendido, pero aún más por la oportunidad de conocer a muchas personas valiosas a lo largo de todo este tiempo: Emman, Luis, Rich, Benja, Rafa, Marco, Manuel, Andrés, Silvia, Ana, Rex, Mau, Quetza, Loray, Lau, Diego, David e Iván. Además de generaciones pasadas como Brian, Bárbara, Miguel, Martha, Alexa, Yuri, Arturo, Juan Carlos, Guille, Alejandra, Rodrigo, Paola, Bety, Amaya, Augusto y Jena. En especial le agradezco a Magui su cariño, apoyo y calma, mi admiración y respeto para ti. Y por si esto fuera poco, agradezco conocer a grandes personas que primero fueron alumnos y que ahora son hermosos amigos como el Dr. Solís, Luz, Mariel, Andy y Miguel. Y por supuesto al super Doc. Javier García, porque sin él y sus cuidados hubiera enloquecido. Agradezco a todos, de forma infinita por su apoyo, amistad, cariño y compañía. Seguro que se me pasa alguien, pero no es porque no haya sido importante, sino porque mi cabeza es ahora un torbellino de emociones. Todos han sido y son mi familia extendida, esa que uno escoge y que a veces parece que sufre, pero que en muchas más de las ocasiones disfruta en grande.

Agradezco además a otra familia también elegida: Mari, Aileen, Cinthya, Doraldina y Fer Román, además de Andy y del Chino y muchos más que me han animado más allá de lo posible. Gracias por su cariño, saben que es reciproco.

Agradezco el apoyo de mis amigos y compañeros de la DGDC, que es donde ahora trabajo para la UNAM, en especial a Claudia por invitarme a participar en el mejor trabajo que podía pedir y a Libia por apoyarme con en los trámites, a ambas les agradezco sobre todo su cariño y amistad.

También agradezco a Brenda y a Conni por su compañerismo y aventuras de viaje. A Lourdes, porque creyo en mi trabajo en un momento muy importante, y a todos mis compañeros de trabajo que me han animado a seguir adelante.

Por último, y no menos importante agradezco a mi papá, que aunque ya se adelantó a echar burbujas en otros mares, seguro me está viendo y sabe que sin el apoyo que me brindaron él y mi mamá, nada, nada hubiera alcanzado, gracias Don Roberto. Gracias Doña Cata y vamos a seguir disfrutando mucho la mutua compañía. ¡Te quiero má!

PD: le agradezco a alguien que cambio mi vida en este periodo de tiempo, mi Karra. Me ha enseñado a ser responsable de otro ser, además de estar cierta que siempre, siempre hay alguien que te ama y para quien eres lo más importante de su vida.

México, septiembre 2015.



**A mis padres, Roberto y Catalina;
a mis hermanos, Miriam y Roberto;
a mis sobrinos, Diego, Anna y Daniela;
a mis amigos, a mis compañeros;
a la UNAM, a mi país.**

ÍNDICE

Agradecimientos.....	5
Dedicatoría.....	8
Resumen.....	11
Abstract.....	12
Presentación general	13
Planteamiento del problema.....	16
Objetivos e hipótesis.....	17
Literatura citada.....	19
Introducción General	21
La interacción coral-algas: ¿una interacción de competencia?.....	21
La dinámica de la interacción coral-alga.....	23
Tipos de competencia coral-alga.....	25
Los mecanismos de competencia coral-algas.....	27
El contacto directo: la competencia coral-algas.....	30
El ambiente: homogéneo o heterogéneo.....	33
¿Competencia o coexistencia? la interacción alga-coral.....	31
Resiliencia de los arrecifes de coral.....	34
Literatura citada.....	37
Capítulo 1. Interacción <i>Pocillopora capitata</i> versus céspedes algales	48
Resumen.....	48
Introducción.....	49
Materiales y métodos.....	53
Resultados	56
Discusión.....	62
Literatura citada.....	68
Capítulo 2. Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de <i>Pocillopora capitata</i> (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano.	
Resumen.....	76
Introducción.....	78

Materiales y métodos.....	80
Resultados.....	84
Discusión.....	85
Literatura citada.....	90
Discusión y conclusiones generales.....	96
Literatura citada.....	103
Apéndices.....	107
Apéndice 1: Método de las esferas de escayola.....	108
Apéndice 2: Artículo de publicación.....	110

RESUMEN

El presente estudio se realizó en Las Gatas, Zihuatanejo, Guerrero con el fin de analizar si el tipo de interacción biológica que tienen el coral *Pocillopora capitata* y los céspedes algales es de competencia. Se implementaron dos diseños experimentales que se condujeron de abril de 2005 a septiembre de 2006.

En ambos experimentos se analizó el efecto de la remoción de los céspedes algales sobre la tasa de crecimiento del coral *P. capitata*. En uno de los experimentos se infringieron además lesiones en las ramas coralinas para valorar si el grado de estrés aumentaba la vulnerabilidad del coral a ser colonizado por los céspedes algales.

La primera conclusión de ambos experimentos es que el coral aumenta su cobertura sobre el sustrato (tasa de crecimiento) mucho más rápido en donde se remueve de manera constante el césped algal que en donde no se remueve. Esta tasa de crecimiento resultó ser mayor a la reportada en otras localidades del pacífico tropical mexicano. Asimismo se observó que la tasa de crecimiento del coral no se vio afectada por la presencia de lesiones y que también fue mayor a la que investigadores en diferentes localidades reportan para las ramas de coral *P. capitata*.

En ninguno de los tratamientos para ambos experimentos se observó sobrecrecimiento del césped algal sobre el coral.

Los resultados de ambos experimentos no son concluyentes para afirmar o desechar la pregunta inicial con respecto a si la interacción que tiene *P. capitata* y los céspedes algales es una interacción de competencia. Sin embargo, podemos concluir que es mayor la probabilidad de una interacción de coexistencia y que ésta puede ser un estado alterno a la competencia en una comunidad heterogénea con una multitud de factores que pueden estar mediando esta interacción.

ABSTRACT

The present study took place in Las Gatas, Zihuatanejo, Guerrero. The aim was to analyze whether the biological interaction between coral species of *Pocillopora capitata* and turf algae could be classified as competition. We implemented two experimental designs between April 2005 and September 2006.

In both experiments we analyzed how *P. capitata* growth rate was modified by the removal of turf algae. In one of the experiments lesions on coral branches were also inflicted in order to evaluate if stress augmented the coral's vulnerability to being colonized by turf algae.

In both experiments we observed that coral increases its covering on the substrate (growth rate) much faster where turf algae was constantly removed than where it wasn't removed at all. This growth rate resulted greater than those reported in other locations of the tropical Mexican Pacific. It was also noted that coral growth rate was not affected by the presence of lesions and that it also was greater than others reported for *P. capitata* by different researchers.

We observed no overgrowth of turf algae in coral formations in neither set of experiments.

Results of both experiments were not conclusive to neither prove nor refute the initial question of whether the biological interaction between these two organisms could be classified as competition. We can however assert that there is a greater probability of it being an interaction of coexistence and that it could be considered an alternative state within a heterogeneous community where a multitude of factors are involved in this interaction.

PRESENTACIÓN GENERAL

El estudio de las interacciones biológicas es un tema crucial en la ecología de las comunidades. La ecología, como ciencia, ha demostrado que los organismos cambian el medio en el que viven (Begon et al., 2006). Estos pueden alterar el ambiente, tanto positiva como negativamente al modificar las condiciones microambientales y al añadir o sustraer recursos, con lo que alteran su disponibilidad para otros organismos. Una de estas es la competencia, que afecta la reproducción y la supervivencia de la otra especie y tiene gran importancia para comprender el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas (Begon et al., 2006).

Estudiar las interacciones biológicas en las comunidades marinas es una tarea difícil pero muy importante para comprender los mecanismos que estructuran a las comunidades marinas. Los arrecifes de coral, por ejemplo, son a menudo llamados las selvas tropicales de los océanos (Hugues et al., 2007). La importancia de ambos tipos de ecosistemas radica no sólo en la diversidad que albergan, sino por las muchas especies que viven sobre y exclusivamente asociados en estos (Veron, 1995; Glynn y Ault, 2000). Los arrecifes de coral representan los sistemas marinos más diversos del planeta y se encuentran en las costas de los tres grandes océanos: Pacífico, Atlántico e Índico, incluyendo más de 100 países. En ellos coexisten especies de algas, peces, equinodermos, moluscos, crustáceos y anélidos entre otros (Hugues et al., 2007).

Desafortunadamente, para los arrecifes de coral, la civilización moderna produce severos impactos con graves consecuencias sobre éstos. La mayoría de las actividades que hacemos (pesca, deforestación y quema de combustibles fósiles, entre otros) dañan directa o indirectamente a los corales, al modificar las relaciones al interior del sistema y

particularmente las interacciones entre depredadores, patógenos y competidores (Knowlton, 2001).

Para los arrecifes de coral, los cambios, ya sean graduales o rápidos, a menudo se asocian con un cambio en la cobertura de coral, a un estado donde las algas se torna la comunidad dominante (McClanahan et al., 2001; McCook, 2001). Este estado es llamado el cambio de fase coral-algas y se ha documentado para los arrecifes de los tres océanos mencionados anteriormente (McCook et al., 2001; Mumby et al., 2001; Jompa y McCook, 2002).

La competencia en ambientes marinos es una interacción importante que influye en la composición de las comunidades coralinas (Lang y Chornesky, 1990). Conocer cómo es la interacción entre los corales duros (escleractineos y hermatípicos) y las macroalgas es fundamental para evaluar el estado en que se encuentra la comunidad (Done, 1992; Hughes, 1994). Se considera que las macroalgas compiten con el coral principalmente por el espacio manteniendo, en opinión de muchos autores cierta superioridad (McCook et al., 2001; Díaz-Pulido et al., 2011). Por lo anterior McCook (1999) discute que la competencia entre corales y macroalgas es un proceso crítico que determina la recuperación de una comunidad arrecifal.

El estudio que a continuación se presenta, se llevó a cabo dentro de la bahía de Zihuatanejo, Gro., en playa Las Gatas, y tiene como objetivo principal conocer las interacciones entre el coral *Pocillopora capitata* y el césped algal presente en esa comunidad coralina. Se evalúa la interacción a través de una serie de experimentos para evaluar el comportamiento coralino a través de su tasa de crecimiento, principalmente.

Esta tesis está estructurada con una presentación general donde se expone el planteamiento del problema, los objetivos generales y particulares y la hipótesis de trabajo.

Enseguida se presenta una introducción general o marco teórico sobre la competencia como interacción biológica y la importancia de esta interacción entre los corales y las algas.

A continuación se presenta el capítulo 1, donde se analizan las tasas de crecimiento del coral *P. capitata* y del césped algal, cuando este último es retirado del contacto con el coral. El diseño experimental propone la evaluación de las diferencias a través del tiempo, en la tasa de crecimiento del coral ante los ensamblajes algales después de que se clareó su área de contacto y bajo condiciones ambientales diferentes.

En el capítulo 2, por su parte se enfoca en el estudio del sobrecrecimiento algal en las ramas de *P. capitata* con diferentes grados de lesiones causadas experimentalmente y se discuten las posibles causas por las que las ramas de *P. capitata* no fueron sobrecrecidas por algas.

Por último se presenta la Discusión General de ambos experimentos. Para terminar con la Conclusión general y las recomendaciones.

Para ubicar mejor el contexto general de este trabajo se describe a continuación el Marco teórico que contextualiza a la pregunta central del estudio: ¿Existe competencia entre los corales y algas? ¿Puede existir otro tipo de interacción biológica entre ambos grupos?

Planteamiento del problema

El estudio de la relación coral-alga puede tener diversos enfoques. El enfoque seleccionado para este trabajo, fue el asociado a la competencia por espacio, lo que parece ser uno de los recursos limitantes más importantes en las comunidades bentónicas. Existen múltiples factores que pueden alterar la forma como interaccionan corales y algas, por lo que resulta sumamente simplista explicar con una sola interacción biológica, (la competencia), lo que sucede al interior de una comunidad bentónica local.

Se evaluó si existe una competencia entre corales y algas, y si alguno de los dos se vería afectado al remover al otro. De no ser este el caso, entonces se analiza la interacción desde diversos enfoques el contexto ambiental y al los niveles de estrés que se someten los corales..

Se diseñaron dos experimentos: (1) la exclusión del césped algal en el espacio de contacto con el coral para medir la magnitud de afectación en el crecimiento de los corales, bajo el supuesto que con la ausencia de las algas el coral crecerá sin restricciones; y (2) el incremento de estrés a las ramas de coral poniéndolo en contacto con el césped algal de diversas formas (lateral y apical) y asumiendo que el coral puede ser sobrecrecido por el césped algal en alguna de las condiciones, lo que sustentaría una competencia directa entre ellos.

Objetivos e Hipótesis.

El objetivo general de este trabajo es determinar si la interacción entre el coral *Pocillopora capitata* y los céspedes algales es una interacción de competencia en la comunidad coralina Las Gatas Zihuatanejo, Guerrero en el Pacífico mexicano tropical. Los objetivos particulares planteados, por su parte, son los siguientes:

1. Cuantificar y comparar la tasa de crecimiento de *P. capitata* y del césped algal en la comunidad coralina de Las Gatas, Zihuatanejo.
2. Determinar el efecto de la presencia del césped algal en una comunidad coralina, en la tasa del crecimiento de *P. capitata*.
3. Determinar la tasa de crecimiento de los ensambles algales cuando se aclarea la zona de contacto con el coral *P. capitata*.
4. Conocer la tasa de crecimiento del coral *P. capitata* cuando se le expone de dos formas con el césped algal.

Hipótesis

Para este trabajo se plantea la siguiente hipótesis: Si existe competencia entre el coral *Pocillopora capitata* y el césped algal, y con base en el supuesto de que el sustrato es un recurso limitante en una comunidad coralina, es posible entonces reconocer la competencia entre este coral y el césped algal a partir de comparar la tasa de crecimiento de cada uno en presencia o ausencia del césped algal. Una menor tasa de crecimiento del coral, y una mayor tasa de crecimiento de los céspedes algales indicará un proceso de competencia a favor del césped algal dentro de la comunidad de Las Gatas, Zihuatanejo, México, bajo las condiciones ambientales específicas presentes en el tiempo de estudio.

Literatura citada

Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology: from the individuals to ecosystems. Editorial Blackwell Publishing. 360 pp.

Diaz-Pulido, G., M. Gouezo, B. Tlibrook, S. Dove y R.N. Kenneth. 2011. High CO₂ enhances the competitive strength of seaweeds over corals. Ecology Letters 14: 156-162.

Done, T. J. 1992. Phase Shift in coral reef communities and their ecological significance. Hydrobiologia 247: 121-132.

Glynn, P.W. y J.S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. Coral Reefs 19: 1-23.

Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shift and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science 265: 1547-1551.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and Brown alga (*Lobophora variegata*). Limnology Oceanography 47: 527-534.

Lang, J.C., y E.U. Chornesky. 1990. Competition between scleractinian reef corals – a review of mechanisms and effects. In: Dubinsky Z. (ed) Ecosystems of the world, vol 25. Coral Reefs. Elsevier Amsterdam. 209-252 pp.

McCook, L.J., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.

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

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.

McManus, J.W. y J.F. Polsenberg. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400- 417.

Steneck, R.S. y M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La interacción coral-algas: ¿una interacción de competencia?

La mayoría de los estudios de invertebrados bentónicos coloniales analiza la competencia directa desde la perspectiva de la dinámica de la comunidad (por ejemplo, Connell, 1976; Ray y Keough, 1981; Karlson y Schenk, 1983; Chernosky, 1989; Day y Young, 2004). La capacidad competitiva generalmente se evalúa como la capacidad de dañar y crecer más que los oponentes (Chesson, 2000a). Es entonces que a las especies se les clasifica por su capacidad competitiva en relación a la manera en la que se estructuran las redes y jerarquías de las especies dentro de la comunidad (Connell, 1976; Chesson, 2000b). La competencia directa puede afectar la fecundidad, la supervivencia y el crecimiento de los competidores, todo lo cual es importante en la determinación de la distribución y la abundancia de estas especies (Day y Young, 2004). La influencia de la competencia puede, por lo tanto, tener un papel importante en la estructura de toda la comunidad (Day y Young, 2004).

La competencia es un proceso que modela la estructura y la composición de las comunidades bentónicas en un arrecife de coral o en una comunidad coralina (Lang y Chornosky, 1990). En particular, la competencia entre los corales duros y las macroalgas es fundamental para conocer el estado en que se encuentra el arrecife (Done, 1992; Hughes, 1994; McManus y Polsenberg, 2004). Se considera que las macroalgas compiten con el coral principalmente por el espacio y esta competencia ha sido interpretada en términos del aumento del crecimiento de las algas, el cual se explica por procesos como la baja de herbivoría o el aumento de los nutrientes en el sistema (McCook et al., 2001). McCook (1999) sugiere que la interacción de competencia entre corales y macroalgas es un proceso crítico dentro de la degradación o recuperación de una comunidad arrecifal.

Lamentablemente, la experimentación directa para demostrar esta interacción de competencia es muy escasa, y existen aún discrepancias en relación a si se trata de una interacción directa de competencia o si es el caso de algún otro mecanismo que determina el comportamiento de los corales y las algas (McCook, 2001; Jompa y McCook, 2002; Díaz-Pulido y McCook, 2003; Box y Mumpy, 2007; Connell et al., 2011; Barott y Rohwer, 2012).

Mucha de la evidencia comúnmente citada para la competencia coral-algas está basada en el efecto de factores ambientales como la concentración de ciertos nutrientes que favorecen el aumento de las macroalgas sobre áreas que antes eran ocupadas por corales duros (McCook 2001). Pero, esta evidencia no demuestra ni que los corales sean substituidos por las algas. Asimismo esto no demuestra, totalmente exclusión competitiva de las algas sobre el coral, ya que se puede tratar de colonizaciones masivas temporales de las algas (*blooms*) o la posterior colonización sobre coral muerto el cual pudo haber muerto por otros múltiples factores como tormentas y blanqueamiento (McCook et al., 2001). Muchos de estos estudios donde se correlaciona el aumento de macroalgas con la muerte del coral, pueden ser, en mayor medida un hecho casual más que causalidad (Jompa y McCook 2002). En algunas circunstancias, como enfermedades sobre los corales, la abundancia de algas es más una consecuencia que una causa de la muerte de los corales (McCook, 2001; Díaz-Pulido et al., 2009). Sin embargo, es importante distinguir los procesos en los que interactúan los corales y las algas para entender el funcionamiento del sistema y, eventualmente, comprender las consecuencias del impacto ocasionado por el hombre sobre los ambientes marinos (McCook, 1999; Hughes et al., 2007; Smith et al., 2010).

Existe una gran diversidad taxonómica en ambos grupos por lo que posiblemente la interacción no es homogénea y puede depender de los taxa, los grupos funcionales y las formas de vida involucradas (Steneck y Dethier, 1994; Nugues y Bak, 2006; Vermeji et al., 2010), así como de las condiciones ambientales prevalecientes (McCook, 2001), sin dejar de lado impacto que tienen los seres humanos sobre los ambientes marinos (Hughes et al., 2010).

A continuación se explora la evidencia y las diferentes posturas en relación a la interacción corales-macroalgas con tres propósitos específicos: (1) resumir la información generada hasta el momento sobre la relación coral-macroalgas, especialmente en la interacción de competencia; (2) conocer las diferentes posturas conceptuales en relación a esta interacción y explorar las evidencias; y (3) sugerir hipótesis alternas para comprender el proceso de interacción de corales-macroalgas.

La dinámica de la interacción coral-alga

Basados en los conceptos de Connell (1983), Schoener (1983), Underwood (1986) y McArdle (1996), la interacción coral-alga se ha calificado en diferentes niveles como competencia interespecífica: esto es, la presencia de alguno de los competidores reduce la presencia del otro. Aquí se distinguen datos emanados de: (1) experimentos directos manipulando la presencia y la abundancia de alguno de los competidores; (2) experimentos donde se manipula la presencia de los herbívoros, asumiendo la manipulación indirecta de la abundancia algal; (3) “experimentos naturales” que correlacionan las observaciones de la abundancia de los corales y de las algas; (4) y observaciones directas de la interacción coral-algas a pequeña escala (McCook, 2001; Barott y Rohwer, 2012).

Probar la competencia requiere de evidencia inequívoca, donde por la presencia de uno de los organismos el otro se vea afectado o inhibido en su crecimiento o reproducción (Connell, 1983; Lang y Chornesky, 1990). Esta evidencia solo se puede obtener manipulando directamente a uno de los competidores; utilizando diferentes tratamientos que miden los efectos en la abundancia de un competidor sobre el otro y reconocer la respuesta –directa o indirecta- de ambos interactuantes (Underwood, 1986; MaCook et al., 2001; Barott et al., 2012).

Es importante reconocer las consecuencias directas de la competencia pues en ocasiones puede ser confundida con otros factores, tal como ya se ha mencionado. En algunos casos la evidencia del reemplazo o el sobrecrecimiento de las algas o del coral vivo no se relaciona por la interacción directa. En este sentido, cuando las algas sobrecrecen a los corales hay varias posibles explicaciones: el coral pudo haber muerto por diversas causas (blanqueamiento, presencia de coralívoros, daño por huracanes o tormentas, eutroficación y enfermedades) en consecuencia, las algas pueden tener un incremento en su abundancia que puede o no afectar al coral de manera directa (McCook, 2001; Hughes et al., 2007).

En general, existe mucha ambigüedad en los experimentos para demostrar la competencia entre corales y algas de manera directa. La mayor parte de esta evidencia es indirecta y anecdótica, con pocos elementos para entender el proceso por el cual hay reemplazo del tejido de coral por algas en las comunidades arrecifales (McCook et al., 2001; Jompa y McCook, 2003). Existen algunas otras hipótesis del sobrecrecimiento de las algas en los corales, algunas de ellas apuntan a un recambio cíclico (*phase shift*), o al crecimiento bajo diferentes condiciones climáticas o de disturbios (Done, 1992; McManus y Polsenberg, 2004). Ante este hecho, mientras algunos autores identifican la presencia de

las algas costrosas como invasivas y particularmente agresivas con el coral, para algunos otros, pueden jugar un importante papel en facilitar el establecimiento de los pólipos de coral (Heyward y Negri, 1999; Lirman, 2001; Jompa y McCook, 2003; Vermeji et al., 2010). En este sentido, para determinar la competencia coral-algas se necesita conocer más sobre los factores que afectan a ambos grupos en tiempos y espacios específicos.

Tipos de competencia coral-algas. Las algas de las comunidades bentónicas se agrupan de forma convencional en grupos morfofuncionales (GMF), incluyendo a todas las algas desde las microscópicas hasta las macroalgas. Dos de estos grupos son las coralinas incrustantes (CCA) , el segundo grupo son las especies formadoras de céspedes algales (Steneck y Dethier, 1994). Cada uno de estos GMF contiene muchas especies diferentes, pero todas ellas con algunas particularidades específicas que las distinguen (Litler et al., 2006).

Uno de los GMF más ampliamente distribuidos son el de las algas coralinas no geniculadas o costrosas (CCA), las cuales están comúnmente asociadas con arrecifes saludables y se considera que tienen interacciones positivas con los corales. Este grupo de algas ayuda a cimentar la estructura del arrecife y juega un papel importante porque facilita el establecimiento de nuevos reclutas y la supervivencia de las larvas del coral al cambiar las superficies de asentamiento (Price, 2010; Arnold y Steneck, 2011), es decir, promueven el crecimiento del arrecife (Adey, 1998). También son importantes para el arrecife a través de las interacciones con corales adultos porque las CCA pueden prevenir, a veces, la colonización del espacio por céspedes algales y algunas otras especies de macroalgas que, de otro modo, dañan a los juveniles de los corales y pueden inhibir su asentamiento y supervivencia (Vermeji et al., 2011). Además, los corales adultos no se ven afectados de forma negativa por la cercanía con las CCA como lo son por el césped algal y las macroalgas (Jompa y McCook, 2002; Vermeji et al., 2010). Todo lo anterior sugiere que el

mantenimiento de las CCA en un arrecife promoverá el éxito del coral en sus múltiples fases de vida (Barott et al., 2012).

Las macroalgas son las más estudiadas en relación con la competencia en los arrecifes de coral (McCook, 2001). Se ha demostrado que una variedad de especies de macroalgas (principalmente del grupo morfofuncional de las carnosas) inhiben el crecimiento del coral (Lirman, 2001; River y Edmunds, 2001; Titlyanov et al., 2007), causan blanqueamiento (Barott et al., 2009; Titlyanov et al., 2007; Rasher y Hay, 2010), hipoxia (Barott et al., 2009, 2012; Smith et al., 2006; Díaz-Pulido et al., 2011) y una menor eficiencia fotosintética en el contenido de clorofila α de las algas simbiotes en las colonias de coral (Titlyanov et al., 2007; Díaz-Pulido et al., 2009). La competencia con macroalgas también puede reducir la fecundidad del coral (Tanner, 1995; Foster et al., 2008) sobre todo cuando se ponen en contacto los bordes de las colonias con las macroalgas (Foster et al., 2008). Las macroalgas también afectan el reclutamiento de los corales ocupando el sustrato disponible e inhibiendo el establecimiento o reduciendo el crecimiento y la supervivencia de las larvas (Box y Mumby, 2007; Hughes et al., 2007). En algunas situaciones muy particulares, algunas especies de macroalgas no perjudican a los corales ya que pueden proteger los corales durante un evento de blanqueamiento, además de que algunas macroalgas estacionales no dañan visiblemente el tejido del coral (Jompa y McCook, 2003).

Por su parte, los céspedes algales son ensamblajes heterogéneos compuestos por algas filamentosas cortas, juveniles de macroalgas y cianobacterias (Fricke et al., 2011). Los céspedes son hogar de diversos grupos de comunidades microbianas no caracterizados aún, así como de algunos virus (Barott et al., 2011). La heterogeneidad de los ensamblajes en el

césped algal significa que tiene diferentes efectos sobre el coral (Jompa y McCook, 2003), aunque la mayoría de los que se han estudiado tienen efectos negativos. El césped algal inhibe el crecimiento e influye negativamente en la integridad del tejido de coral con el que se encuentra en contacto (Quan-Young y Espinoza-Ávalos, 2006; Barott et al., 2009; Vermeji et al., 2010; Wangpraseurt et al., 2012), afectando su fisiología y su fecundidad o reproducción (Foster et al., 2008; Vermeji et al., 2011). Por otra parte el césped algal inhibe el establecimiento de los reclutas coralinos y su supervivencia al colonizar los espacios (Birell et al., 2005; Hughes et al., 2007; Linares et al., 2012).

En arrecifes con poca o nula intervención humana, como los ubicados en áreas protegidas, los corales resisten mucho mejor el daño que ocasiona la presencia de los céspedes algales (Barott et al., 2012). Por el contrario, en arrecifes muy cercanos a zonas habitadas y con alto impacto por actividades humanas, los corales resisten mucho menos y tienden a ser desplazados por el césped algal (Díaz-Pulido et al., 2009; Barott et al., 2012). Esto es especialmente importante porque los céspedes algales están ampliamente distribuidos en todos los litorales y generalmente son muy abundantes, lo que sugiere que la dinámica de esta forma de crecimiento algal es un punto clave en la ecología de los arrecifes de coral (Vermeji et al., 2010).

Los mecanismos en la competencia coral-algas. Los estudios iniciales de la competencia coral-alga se han centrado en revisar los mecanismos físicos que causan daño a los corales y las algas (revisado por McCook en 2001). Las algas causan el sombreado por el crecimiento del dosel y abrasión, cuando las frondas rozan las superficies coralinas, y los corales tienen mecanismos fisiológicos de respuesta como la generación de mesenterio y la acción de los nematocistos al producir sustancias paralizantes y tóxicas (Nugues et al., 2004). Estudios más recientes han demostrado que factores biológicos aumentan las

posibilidades de ambos grupos para afectar negativamente al otro, en algunos casos la acción de competencia implica recursos metabólicos que producen efectos nocivos sobre los competidores (Barott et al., 2012).

En la competencia coral-alga, la disponibilidad de recursos depende del tamaño y la forma de los dos organismos y la zona de interacción entre ellos (Diaz-Pulido et al., 2009). El perímetro de una colonia de coral, por ejemplo, es el región que más a menudo participa en la competencia con las algas. Los recursos obtenidos por los corales alimentando la colonia se concentran en el centro, donde no hay competencia (al menos de manera directa con las algas), entonces el tejido a lo largo del perímetro de una colonia, posiblemente, podría tener condiciones que no permitan el sobrecrecimiento o desplazamiento de las algas contra el coral, debido a la composición química del tejido que lo hace más fuerte. (Nugues et al., 2004). Además, generalmente, el perímetro de una colonia crece mucho más lentamente que el centro de la colonia en grandes corales, principalmente en corales ramificados (Cita). Por lo anterior, una colonia grande tendrá más recursos para defender su perímetro que una colonia pequeña (Barott et al., 2009). La forma de la colonia también es importante porque un coral masivo tendrá un mayor perímetro en relación a su área, con más superficie susceptible de estar en contacto y, por lo tanto necesitará más recursos para evitar el daño que los ramificados (Barott et al., 2011). En los corales ramificados, el crecimiento de la colonia se desarrolla hacia arriba y su mesenterio para ganar espacio crece de forma lenta y paulatina sobre el sustrato (Buenau et al., 2011). Para el césped algal las circunstancias son diferentes, se ve afectado simultáneamente por la presión de herbivoría al que está expuesto y por la vecindad con el coral de tal forma que las algas que componen este ensamble se mantienen a un cierto tamaño (López et al., 2004).

Un aspecto que se dejó de lado durante mucho tiempo en el estudio de la interacción entre corales y algas es el papel que juegan los virus, las bacterias y los hongos en esta interacción. Las comunidades microbianas, incluyendo un gran número de patógenos potenciales asociados a enfermedades del coral, cambian las condiciones en la competencia coral-alga (Nugues et al., 2004; Barott et al., 2011), pues estos patógenos de los corales los debilitan, enferman e incluso lo pueden matar (Nugues et al., 2004).

Diferentes grupos de algas tienen distintos efectos sobre el coral y su holobionte, esto es, el ensamblaje de protistas, bacterias, arqueas hongos y virus que acompañan a un coral (Knowlton y Rhwer, 2003; Barott et al., 2011). El césped algal, por ejemplo, afecta a las comunidades bacterianas que viven en el perímetro del coral y que albergan especies potencialmente patógenas para el coral, de modo que ante la ausencia de algunos nutrientes como el azufre orgánico y algunos antibióticos naturales los corales sufren mortandad (Barott et al., 2012). Por el contrario, las CCA tienen una comunidad bacteriana distinta en la interfaz coral-alga que no es patógena para el coral (Smith et al., 2010). Un evento fisiológico que diferencia claramente a las algas CCA con otras macroalgas (como las del césped algal) es que estas últimas suelen producir hipoxia tejido del coralino, mientras que las CCA no (Smith et al., 2006; Barott et al., 2009; Barott et al., 2011). Bajos niveles de oxígeno a lo largo de la zona de contacto entre los corales y el césped algal pueden ser controlados si se elimina mecánicamente este tipo de alga (Barott et al., 2012) o con un tratamiento con antibióticos (Smith et al., 2006). Aunque la hipoxia puede ser la causa de la muerte de los corales, es posible que existan otros elementos aún no identificados y que esta hipoxia sea el resultado de microbios que colonizan y se alimentan del tejido en descomposición de un coral que sufre deterioro (Barott et al., 2012).

Por otr parte, las alteraciones ambientales, como el aumento de la temperatura, disminución en la claridad del agua, la eutrofización, la sobrepesca y el aumento de potenciales patógenos en la columna de agua disminuyen el crecimiento y la reproducción de los corales y aumenta la oportunidad de las algas para colonizar encima del coral enfermo o muerto (Vermeji et al., 2010). Es así que se han propuestos nuevos modelos que explican la interacción de diversos factores en el debilitamiento de los corales y el aumento de la población de algas que, además, exponen la complejidad de la interacción.

Con este punto de vista es que se ha propuesto el modelo DDAM (dissolved organic matter [DOM], direct contact, disease, algal and microbes), según el cual, la materia orgánica (OM) hidrófila e hidrófoba que aportan las algas interrumpe la función del holobionte del coral y promueve la invasión de patógenos oportunistas que provocan la muerte del coral (Barott et al., 2009; Vermeji et al., 2011; Barott et al., 2012).

El contacto directo: la competencia coral-algas. Durante las interacciones físicas entre los corales y las algas se infligé daño directo al competidor y potencialmente se libera espacio que permite avanzar creciendo sobre la contraparte (McCook, 2001). Experimentalmente se ha probado esta hipótesis introduciendo piezas de plástico entre ambos grupos para simular la colonización en condiciones controladas dentro de un laboratorio lo que puede resultar artificial, pues no se simula el efecto que tienen los organismos vivos (holobionte) debido a que no hay transferencia de productos químicos entre el coral-alga, además de no contemplar el efecto ambiental local en esta compleja interacción (Smith et al., 2006). El daño físico al coral como resultado del contacto directo con las algas puede ocasionar lesiones en el tejido que permite que elementos químicos y microbios puedan invadir el tejido coralino. Las macroalgas que se balanceán en la corriente sobre el coral son capaces de trasferir compuestos a los corales, mientras que el césped algal, al estar en contacto

directo con el perímetro del coral aporta muchos elementos que pueden terminar por matar al coral (Vermeji et al., 2011).

¿Competencia o coexistencia? la interacción coral-algas. Un objetivo central de la ecología evolutiva es entender el papel de los diferentes procesos ecológicos en los patrones de diversificación de especies y en la forma como se estructuran estas especies en una comunidad (Day y Young, 2004). La controversia sobre la competencia como la principal fuerza que estructura a una comunidad es un tema actual entre los ecólogos (Chesson, 2000b). Se considera que la competencia ha intervenido directamente en la diversificación de las especies a través de la evolución y se estudia desde el punto de vista de la ecología evolutiva. El principal resultado de la competencia es la exclusión competitiva de una especie hacia otra, sobre todo cuando son muy cercanos filogenéticamente (Day y Young, 2004). Sin embargo, se considera que la constante competencia entre dos especies es muy costoso para ambas, y que a la larga una terminará por desaparecer, es así que mecanismos alternos como la coexistencia y la competencia intransitiva pueden ayudar a explicar la prevalencia de dos especies que aparentemente compiten todo el tiempo (Chesson, 2000a; Amarasekare, 2003; Laird y Schamp, 2015). Conceptos como el nicho ecológico multidimensional, la exclusión competitiva y el límite de similitud son la evidencia de que existen un sin número de formas en que se puede dar la diversificación de las especies y que cualquiera de estas variables puede permitir una interacción diferente a la competencia, como la coexistencia (Tilman, 1994).

El espacio es un recurso crítico para los organismos sésiles y la competencia por este espacio modifica la composición en las comunidades bentónicas marinas (Buenau et al., 2012). Existen muchas explicaciones sobre el fenómeno de la coexistencia de las especies cuya supervivencia está ligada a la ocupación del espacio (Amarasekare, 2003),

incluyendo el desarrollo de la historia de vida de cada una de las especies (Cadotte et al., 2006), la separación del nicho espacial (Chesson, 2000a), las interacciones intransitivas (Laird y Schamp, 2006), y las perturbaciones medias (Shea et al., 2004). Crowley et al. (2005) propusieron que la coexistencia depende de los mecanismos por los cuales las especies se establecen en el espacio abierto y ocupado. La competencia local por el espacio involucra principalmente tres mecanismos: la expansión del hábitat desocupado, la sustitución de los competidores muertos y el crecimiento que invade el espacio de los competidores a lo largo de la zona de contacto (Crowley et al., 2005).

Por otro lado, es posible que en un momento de su ciclo de vida de dos especies que compitan por un recurso, en otro momento, coexistieran (Chesson, 2000b). Los organismos con ciclos de vida complejos (que pasan por varios estadios) presentan coeficientes de interacción diferentes asociados a cada etapa de vida, dependiendo de las fuerzas de competencia intraspecifica o interespecifica, y podran estar en tres posibles estados: la coexistencia, un estado estable o la exclusión (Chesson, 2000a; (Moll y Brown, 2008).

La mayor parte de la teoría de competencia por el espacio se ha centrado en un solo mecanismo: la exclusión (Tilman et al., 1994; Amarasekare y Nisbet, 2001), y muy pocos estudios han considerado mecanismos alternativos para especies que compiten por el espacio, de forma que este enfoque ha limitado la retroalimentación entre la teoría y los datos y no ha sido suficiente para explicar estados alternativos (Amarasekare, 2003).

La coexistencia entre especies que compiten por el espacio en un entorno homogéneo pueden compensarse desarrollando estrategias competitivas que promuevan el desplazamiento y no la exclusión (Amarasekare, 2003). La coexistencia requiere que las especies desarrollen diversos mecanismos biológicos para usar el recurso limitante o evadir a los enemigos naturales de tal forma que la competencia interespecífica sea menos fuerte

que la intraespecífica (Chesson, 2000a). La base principal de la teoría de coexistencia contra la teoría de la competencia y la exclusión final de uno de los participantes integra conceptos fundamentales como la teoría de nicho, la homogeneidad o no del ambiente y la escala espacial, local o regional (Anarasekare, 2003).

El ambiente: homogéneo o heterogéneo. En los ambientes homogéneos, las especies no se ven afectadas de manera determinante por el cambio de condiciones locales y la fuerza que afecta la interacción es mayor al interior de las especies que con otras especies, mientras que en los ambientes heterogéneos, las especies responden a los cambios ambientales y la presión más importante es la que existe entre las especies, más que la que se ejerce entre individuos de la misma especie (Chesson, 2000a).

En un hábitat homogéneo, un grupo de algas puede desarrollar mecanismos de colonización que les permita resistir el efecto del competidor más fuerte y así evitar la exclusión y mantener la coexistencia a nivel local, tal como tomar la forma de un césped (Dethier y Steneck, 2001, Cadotte et al., 2006). Por el contrario, si el hábitat se presenta heterogéneo, aumenta la temperatura, desaparecen los herbívoros o aumentan las enfermedades y si las estrategias de cualquiera de los competidores no fueran adecuadas o lo suficientemente rápidas, es posible que se presente la exclusión de alguno de los grupos (Buenau et al., 2012).

Las diferencias ecológicas entre especies que llevan a dividir un nicho puede ocurrir en tres formas básicas: 1) diferentes especies pueden especializarse en recursos distintos (reparto de recursos; Tilman, 1994); 2) diferentes especies pueden estar limitadas por los mismos recursos o el mismo enemigo, pero difieren en el período de tiempo que explotan un recurso o se enfrentan al enemigo natural (nicho temporal; Chesson, 2000b); o 3) las especies pueden diferir en el hábitat que ocupan en un paisaje (nicho espacial; Chesson,

2000a). Por lo tanto, una definición útil para el nicho consiste de cuatro dimensiones principales: recursos, enemigos naturales, el espacio y el tiempo. El nicho puede entonces ser pensado como diversas respuestas de las especies y sus efectos en cada una de las dimensiones (Chesson, 2000a; Amarasekare, 2003).

Es así que ante un relación de competencia entre dos especies, en la que una es más exitosa que otra (y las condiciones ambientales se mantienen,) con el tiempo una se excluirá (Chesson, 2000b). Pero existen mecanismos (bióticos o abióticos) que median esta interacción, que hacen posible que ambas especies coexistan por largo tiempo (Laird y Schamp, 2006). Asimismo, existen estados alternos como la competencia intransitiva o los disturbios intermedios (Chesson, 2000b; Shea et al., 2004). Esto explica lo complejas que pueden ser las comunidades biológicas y la diversidad de mecanismos para sortear la competencia directa entre especies o grupos de especies por medio de estados alternos pero estables, y la coexistencia es una explicación factible para comunidades en ambientes homogéneos (Chesson, 2000b; Moll y Brown, 2008; Laird y Schamp, 2015).

Resiliencia de los arrecifes de coral

En los arrecifes saludables, el establecimiento y la supervivencia de los corales está facilitada por las altas tasas de herbivoría que suprimen a los céspedes algales y que disminuyen la presión de competencia (Hughes et al., 2007). Sin embargo, recientemente se ha producido un importante descenso a nivel mundial de los peces herbívoros y una consecuente pérdida de corales y, por tanto, de la complejidad topográfica y la biodiversidad del arrecife en general (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2010). Existe un amplio debate sobre el papel del calentamiento global, la acidificación de los océanos, las enfermedades en corales, la sobrepesca de los peces herbívoros y otros factores que

ocasionan la pérdida del coral y de su cobertura en los arrecifes (McCook, 2001; Hughes et al., 2007; Diaz-Pulido et al., 2009). Estos factores, combinados con otros más, ocasionan la muerte del coral y la dominancia de las algas (Bellwood et al., 2004). La habilidad de los corales para recuperarse del disturbio en presencia de las macroalgas es uno de los puntos más críticos de la resiliencia del arrecife (Hughes et al., 2007).

Debido a que la degradación de los arrecifes de coral se asocia con la pérdida de vida asociada a la cobertura del coral, muchos estudios han analizado la capacidad de recuperación de los arrecifes y han encontrado que esta capacidad de recuperación está asociada a que los corales vuelvan a dominar (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2010; Mumby y Harborne, 2010). En la mayor parte de los estudios observaron que los corales pueden recuperarse mejor si se mantienen las comunidades de peces herbívoros que ayudan a controlar a las algas (Díaz-Pulido et al., 2010; Mumby y Harborne, 2010).

Una vez más, el estudio de las interacciones biológicas entre las diferentes especies que se encuentran en un momento y espacio determinado permite reconocer los factores que modelan a estas comunidades (Chesson, 2000b) y predecir las consecuencias de los cambios súbitos para que se mantengan funcionando (Bellwood et al., 2004). El estudio de las interacciones biológicas, y en particular de la competencia, es importante para entender los procesos de resiliencia de las comunidades arrecifales y con ello saber como se puede mantener la alta biodiversidad, la heterogeneidad de hábitats y las fuerzas y redes de sostén de todo el sistema (Hughes et al., 2007).

El reconocimiento de la importancia de estudiar las interacciones que hay entre los corales y las algas y la comprensión de los mecanismos claves y los procesos dentro de los arrecifes ayuda a tomar decisiones para mantener y recuperar los arrecifes de coral, sobre

todo en un contexto de cambio climático, sobre explotación de especies y aumento en la contaminación (Hoegh-Guldberg et al., 2007).

Literatura citada

Adey, W. H. 1998. Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal Phycology* 34: 393- 406.

Amarasekare, P y R. Nisbet. 2001. Spatial heterogeneity, source sink dynamics and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist* 158: 572-584.

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.

Arnold, S.N. y R. S. Steneck. 2011. Settling into an increasingly hostile world: the rapidly closing 'recruitment window' for corals. *PLoS ONE* 6: e28681.

Barott K, J. Smith, E. Dinsdale, M. Hatay, S. Sandin y F. Rohwer. 2009. Hyperspectral and Physiological Analyses of Coral-Algal Interactions. *PLoS ONE* 4(11):e8043.

Barott K. L., G. J. Williams, M. J. A. Vermeij, J. Harris, J. E. Smith, F. L. Rohwer y S. A. Sandin. 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series* 460: 1-12.

Barott K. L., G. J. Williams, M. J. A. Vermeij, J. Harris, J. E. Smith, F. L. Rohwer y S. A. Sandin. 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series* 460: 1-12.

Barott, K.L y F.L. Rohwer. 2012. Unseen players shape benthic competition on coral reefs. *Trends in Microbiology* 20(12): 621-628.

Barott, K.L., B. Rodriguez-Mueller, M. Youle, K.L. Marhaver, M.J.A. Vermeji, J.E. Smith y F.L. Rohwer. 2011. Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proceedings of the Royal Society Brithis*. Falta

Bellwood, D.R, T.P. Hughes, C. Folke y M. Nystrom. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827–833

Birrell, C.L, L.J. McCook y B.L. Willis. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Marine Pollution Bullett* 51: 408–414.

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

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2011. Local interactions drive size dependent space competition between coral and crustose coralline algae. *Oikos* 120: 941-949.

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2012. Size dependence, facilitation, and microhabitats mediate space competition between coral and crustose coralline algae in a spatially explicit model. *Ecological Modelling* 237-238: 23-33.

Cadotte, M.W., D.V. Mai, S. Jantz, M.D. Collins, M. Keele y J.A. Drake. 2006. On testing the competition-colonization tradeoff in a multispecies assemblage. *American Naturalist* 168: 704-709.

Chesson, P. 2000a. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211-237.

Chesson, P. 2000b. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review Ecology Systems* 31: 343-366.

Chornesky, E. 1989. Repeated reversals during spatial competition between corals. *Ecology* 70(4): 843-855.

Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122:661-696.

Connell, J.H. 1976. Competitive interactions and the species diversity of corals. in G.O. Mackie, Ed., *Coelenterate Ecology and Behavior* . Plenum Press, Nueva York. pp. 51-68

Connell, S.D., B.D. Russell y A.D. Irving. 2011. Can strong consumer and producer effects be reconciled to better forecast “catastrophic” phase-shift in marine ecosystems? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 296-301.

Crowley, P.H., H.M. Davis, A.L. Ensminger, L.C. Fuselier, J.K. Jackson y D.N. McLetchie. 2005. A general model of local competition for space. *Ecology Letters* 8: 176-188.

Day, T y K.A. Young. 2004. Competitive and facilitative evolutionary diversification. *Bioscience* 54: 2 101-109.

Dethier, M.N. y Steneck R.S. 2001. Growth and persistence of diverse intertidal crust: survival of the slow in a fast-paced world. *Marine Ecology Progress Series* 223: 89-100.

Diaz-Pulido, G., L. McCook, S. Dove, R. Berkelmans, G. Roof, D.I. Kline, S. Weeks, R.D. Evans, D.H. Williamson y O. Hoegh-Guldberg. 2009. Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. *PLoS ONE* 4(4):e5239.

Diaz-Pulido, G., S. Harii, L.J. McCook y O. Hoegh-Guldberg. 2010. The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs* 29:203–208.

Díaz-Pulido, G. y L.J. McCook. 2003. Relative role of herbivory and nutrients in the recruitment of coral-reef seaweeds. *Ecology* 84: 2026-2033.

Diaz-Pulido, G., M. Gouezo, B. Tilbrook, S. Dove y R.N. Kenneth. 2011. High CO² enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecology Letters* 14: 156–162.

Done, T. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247: 121-132.

Foster, N., S.J. Box y P.J. Mumby. 2008. Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. Marine Ecology Progress Series 367: 143-152.

Fricke, A., M. Teichberg, S. Beilfuss y K. Bischof. 2011. Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef. Botanica Marina 54: 111-126.

Heyward, A.J. y A.P. Negri. 1999. Natural inducers for coral larval metamorphosis. Coral Reefs 18: 273-279.

Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gómez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubo y M.E. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science 318: 1737-1742.

Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shift, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science 265: 1547-1551

Hughes, T.P., A.J.N. Graham, J.B.C. Jackson, P.J. Mumby y R.S. Steneck. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. Trends in Ecology and Evolution 25 (11): 633-642.

Hughes, T.P., M.J. Rodrigues, D.R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L. McCook, N. Moltschaniwskyj, M.S. Pratchett, R.S. Steneck y B. Willis. 2007. Phase Shifts, Herbivory, and the Resilience of Coral Reefs to Climate Change. *Current Biology* 17: 360–365.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 25–39.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and Brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47: 527-534.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2003. Contrasting effects 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. y L.J. McCook. 2003. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.

Karlson, R.H. y M.A. Shenk. 1983. Epifaunal abundance, association, and overgrowth patterns on large hermit crab shells. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology* 70: 55-64.

Knowlton, N. y F. Rohwer. 2003. Multispecies microbial mutualisms on coral reefs: the host as a habitat. *American Naturalist* 162: S51–S62.

Laird, R.A. y B.S. Schamp. 2015. Competitive intransitivity, population interaction structure and strategy coexistence. *Journal of Theoretical Biology* 365: 149-158.

Laird, R.A. y B.S. Schamp. 2006. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *American Naturalist* 168: 182-193.

Lang, J.C. y E. A. Chornesky. 1990. Competition between scleractinian reef corals: a review of mechanisms and effects. *Ecosystems World* 25: 209–252.

Linares, C., E. Cebrian y R. Coma. 2012. Effects of turf algae on recruitment and juvenile survival of gorgonian corals. *Marine Ecology Progress Series* 452: 81-88.

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.

Litler, M.M., D.S. Litler y B.J. Brooks. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 4: 1092-1105.

López, N., D. Rodríguez y C. Candelaria-Silva. 2004. Intraespecific morphological variation in turf-forming algal species. *Universidad y Ciencia Número especial I*: 7-15.

McArdle, B.H.1996. Levels of evidence in studies on competition, predation and disease. *New Zealand Journal of Ecology* 20:7-15.

McCook L.J., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.

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

McManus, J.W. y J.F. Polsenberg. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400- 417.

Moll, J.D. y J.S. Brown. 2008. Competition and coexistence with multiple life-history stages. *American Naturalist* 171(6): 839-843.

Mumby, P.J y A. R. Harborne. 2010. Marine Reserves Enhance the Recovery of Corals on Caribbean Reefs. *PLoS ONE* 5(1): e8657.

Nugues, M.M. y R.P.M. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a Brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Marine Ecology Progress Series* 315: 75-86.

Nugues, M.M., G.W. Smith, R.J. van Hooidonk, M.I. Seabra y R.P.M. Bak. 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters* 7: 919-923.

Price, N. 2010. Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. *Oecologia* 163: 747-758.

Quan-Young, L.I. y J. Espinoza-Ávalos. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography* 51:1159-1166.

Rasher, D.B. y M.E. Hay. 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 9683-9688.

River, G.F. y P.J. Edmunds. 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 159-172.

Shea, K., S.H. Roxburgh y E.S.J. Rauschert. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491-508.

Smith, J.E., M. Shaw, R.A. Edwards, D. Obura y O. Pantos. 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835-845.

Smith, J.E., C.L. Hunter y C.M. Smith. 2010. The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia* 163: 497–507.

Steneck, R.S. y M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.

Tanner, J.E. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experiment Marine Biology and Ecology* 190: 151-168.

Titlyanov, E.A., I.M. Yakoleva y T.V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbyabouillonii*, *Dictyotadichotoma*) and scleractian coral *Poritesluteain* direct contact. *Journal of Experiment Marine Biology and Ecology* 342: 282-291.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.

Tilman, D., R.M. May, C.L. Lehman y M.A. Nowak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.

Underwood, A.J. 1986. The analysis of competition by field experiments. In: Kikkawa J. y D.J. Anderson (eds) *Community ecology: pattern and process*. Blackwell, Oxford, pp 240–268.

Vermeji, M.J.A., I. van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hornlein, S.M. Vonk y P.M. Visserl. 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.

Vermeji, M.J.A., M.L. Dailer y C.M. Smith. 2011. Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 442: 1-7.

Wangpraseurt, D., M. Weber, H. Roy, L Polerecky, D de Beer, Suharsono y M.M. Nugues. 2012. *In situ* oxygen dynamics in coral-algal interactions. *PLoS ONE* 7(2): 1-8.

CAPÍTULO 1

Interacción *Pocillopora capitata* versus céspedes algales

Resumen

Cada vez más frecuentes y graves disturbios están causando perturbaciones de diferentes magnitudes en los arrecifes y comunidades coralinas hasta llevar a la muerte de los corales, por lo general seguida de la colonización y dominancia de macroalgas. La capacidad de los corales para recuperarse en estos hábitats dominados por las algas dependerá de la gravedad de las afecciones causadas por las algas durante el crecimiento, la supervivencia de los corales y los factores ambientales que se presentan. Nosotros evaluamos experimentalmente los efectos de la interacción entre las colonias de *Pocillopora capitata* y los céspedes algales sobre su crecimiento en una comunidad arrecifal del Pacífico mexicano en Zihuatanejo, Guerrero (México). También exploramos si esos efectos dependen de la temporada y de las condiciones climáticas locales a lo largo de un año. Para los céspedes algales las tasas de crecimiento no variaron por lo que suponemos que no son afectados al ser removidos. Sin embargo, los céspedes algales tienen efectos negativos sobre el crecimiento de las colonias de coral, pues al eliminar su presencia de manera continua se registró una mayor tasa de crecimiento del coral que en las que sólo se removieron al inicio o no se movió. Suponemos que en una comunidad local la presencia de estos céspedes algales, si no inhibe por completo, sí hace más lento el crecimiento de las colonias de coral. La relación coral-céspedes algales es compleja y su comprensión ayudará a entender mejor los mecanismos de recuperación de los corales.

Introducción

Las comunidades de coral son ecosistemas de gran importancia biológica y comercial que en los últimos años se han visto seriamente dañados (Glynn y Ault, 2000; Hoegh-Guldberg, 2007). Se ha observado una continua disminución de la cobertura de coral en los arrecifes, muy probablemente debido a los efectos combinados de la sobrepesca, la contaminación, el aumento en la temperatura del agua y la acidificación de los océanos, además de la presencia más frecuente de enfermedades entre los corales (Harvell et al., 1999; Hoegh-Guldberg et al., 1999; Nugues et al., 2004; Hoegh-Guldberg et al., 2007). En un arrecife coralino la cobertura de coral es el principal elemento de la comunidad, sin embargo, cuando algunas condiciones ambientales cambian, el arrecife puede cambiar su cobertura para ser dominado por las macroalgas, en un proceso al que se le conoce como cambio de fase “fphase shift” (Done, 1992; Hughes, 1994; McManus y Polsenberg, 2004; Ledlie et al., 2007). Desde hace tiempo, se ha buscado documentar el fenómeno para entender la dinámica de los mecanismos por los que las algas sobrecrecen y compiten con los corales por el espacio que constituye el principal recurso limitante en estas comunidades (McCook et al., 2001; Connell et al., 2004).

Varios investigadores sostienen que la competencia entre corales y algas es probablemente una de las principales interacciones que estructura las comunidades arrecifales (Mumby et al., 2007). En arrecifes donde los corales dominan en su cobertura, la topografía, la cantidad de hábitats, la dinámica de las cadenas alimenticias y la diversidad son más ricos y complejos que en los que no (Birell et al, 2008; Barott et al., 2009). Sin embargo, esta diversidad y complejidad de ambientes pueden no ser exclusivos de la competencia con el resultado de la exclusión de algunas de las especies se puede deber a

variantes estables de esta interacción como la coexistencia (Chesson, 2000; Amaresakure, 2003; Barrott y Fisher, 2012).

Connell et al. (2005) propusieron que la competencia a escala local depende de la disponibilidad de los hábitats y de los mecanismos de cada una de las especies implicadas para poder ocupar los espacios y mantener su crecimiento y reproducción. La competencia entre especies diferentes puede tener como resultado el desplazamiento de alguna de ellas por parte del competidor más agresivo o que cuenta con estrategias más eficientes. Si una de las especies desplaza a la otra del nicho principal, la especie inferior puede resistir la exclusión y colonizar espacios más reducidos del nicho, permitiendo la coexistencia (Dethier y Steneck, 2001; Cadotte et al., 2006). En ambientes homogéneos, la posibilidad de que la especie excluida sobreviva es limitada pero por el contrario, si existen mecanismos que vuelven el hábitat heterogéneo (cambios ambientales, presencia de predadores o disturbios antropogénicos) la especie que podría ser excluida, sobrevive (Buenau et al., 2011).

Debido a la importancia que tiene la interacción entre los corales y las algas se han hecho múltiples trabajos para conocerla (Jompa y McCook, 2003; Diaz-Pulido et al., 2010; Buenau et al., 2012). A una pequeña escala, Smith et al., (2006) determinaron que existe una pequeña barrera en la zona de contacto entre los corales y las algas donde se lleva a cabo el mayor intercambio de metabolitos y sugirieron la posibilidad de que en esa zona se diera la mayor competencia entre ambos contendientes. A su vez, Wangpraseurt et al. (2012) examinaron la competencia por el espacio entre *Porites* spp. y dos grupos muy comunes, las algas cespitosas y las algas coralinas con el fin de conocer el tipo de interacción y el posible efecto de estos grupos algales en contacto con la colonia de coral. Concluyeron que existe una interacción interespecífica dependiendo del coral y el grupo

funcional de algas de las que se trate. Este hecho ha sido estudiado enfatizando la relación de los corales en sus primeras fases de vida y las algas coralinas como facilitadoras en el establecimiento de las larvas de coral sobre los escasos espacios abiertos en la comunidad (Steneck y Dethier, 1994; Vermeji et al., 2011).

La investigación sobre la interacción alga-coral ha tenido diversos resultados. Existen investigaciones que demuestran la presencia de algas filamentosas en el esqueleto de los corales y que no involucra un daño para estos (Titlyanov et al., 2007). Sin embargo, también se conoce que diferentes especies de coral pueden ser susceptibles a determinados grupos de algas que inducen cambios en su crecimiento, dependiendo de las condiciones fisiológicas y ambientales (Jompa y McCook, 2003; Nugues y Bak, 2006).

Los corales ramificados, como *Pocillopora capitata*, constituyen importantes poblaciones en las comunidades bentónicas en el Pacífico tropical mexicano y tienen rápido crecimiento (Reyes Bonilla et al., 2005). La distribución y abundancia de las especies de corales ramificados depende de las estrategias iniciales para ocupar el lugar, la habilidad para establecer a varios individuos y el mantenimiento y control de ese espacio (Chesson, 1998; Glynn y Ault, 2000). En este tipo de corales la posibilidad de crecer de manera lateral y ocupar el espacio es importante para la maduración y la sobrevivencia de las colonias (Connell et al., 2005).

Por otra parte, los céspedes algales conforman un grupo funcional con diferentes estrategias de crecimiento dependiendo de las condiciones ambientales (Airoldi, 2001). López et al. (2001) describen los céspedes algales del Pacífico mexicano como ensambles multiespecíficos con talos fuertes, de tamaño compacto con hasta 2 cm de altura y una riqueza de 65 especies, en las que se incluyen algas carnosas como *Grateloupia* sp., especies filamentosas como *Ceramium* sp., coralinas geniculadas y no geniculadas (como

Amphiroa sp., *Lithophyllum* sp.) y algunas especies foliosas como *Caulerpa sertularioides* y *Padina* spp. Este césped algal normalmente se encuentra cubierto por una capa de sedimento (arena) que se reemplaza constantemente dando la apariencia de una comunidad homogénea y con pocas especies (López et al., 2004).

En el Pacífico tropical mexicano la estructura general de las comunidades arrecifales presenta baja riqueza y abundancia coralina, y es comúnmente perturbada por tormentas tropicales y por el evento de El Niño Oscilación Sur (ENSO, Reyes-Bonilla et al., 2005). Dentro de los arrecifes del Pacífico tropical mexicano, los de Ixtapa-Zihuatanejo están entre los mejor preservados (Leyte-Morales et al., 2006). En esta región también se han registrado alrededor de 189 especies de algas, incluidas aquellas formadoras de céspedes (CONABIO, 2010). Las especies dominantes de coral pertenecen al género *Pocillopora* (Lamarck 1818) y los arrecifes son pequeños, muy someros, y considerando su pequeño espesor, deben haberse establecido muy recientemente en tiempo geológico (Reyes-Bonilla et al., 2005; Reyes-Bonilla et al., 2013). Los corales ramificados de este género extienden su cobertura a través del proceso de fragmentación, cuyos trozos una vez que se fijan, crecen rápidamente (Jompa y McCook, 2002).

El presente estudio tiene como objetivo analizar la interacción entre *Pocillopora capitata* y los céspedes algales para determinar si existe algún efecto sobre las tasa de crecimiento del coral con un espacio libre del césped algal bajo el supuesto de que esta interacción está mediada por el espacio como recurso limitante, de tal forma que si existe la oportunidad, los corales crecerán más rápido.

Materiales y métodos

Área de estudio. El trabajo se llevó a cabo en playa Las Gatas ($17^{\circ}37'16.8''$ N, $101^{\circ}33'08.55''$ O), localizada en la porción sur de la bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México (Fig. 1). El clima en la región es de tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano y se observan dos temporadas climáticas bien marcadas: la de secas, de noviembre a abril y la de lluvias, de mayo a octubre (Salcedo-Martínez et al., 1988).

Playa Las Gatas alcanza 600 m de amplitud con orientación E-O y está dividida por un enrocamiento (pretil) que encierra la porción sureste de la ensenada (parte interna) y la separa de la porción noroeste (parte externa). La comunidad de corales se encuentra aproximadamente a unos 150 m al noreste del pretil, siendo *P. capitata* la especie de coral ramificado dominante. El área de muestreo está delimitada por el pretil en la porción más cercana a la costa y por el arenal en el otro extremo, con profundidades entre 3 y 5 m.

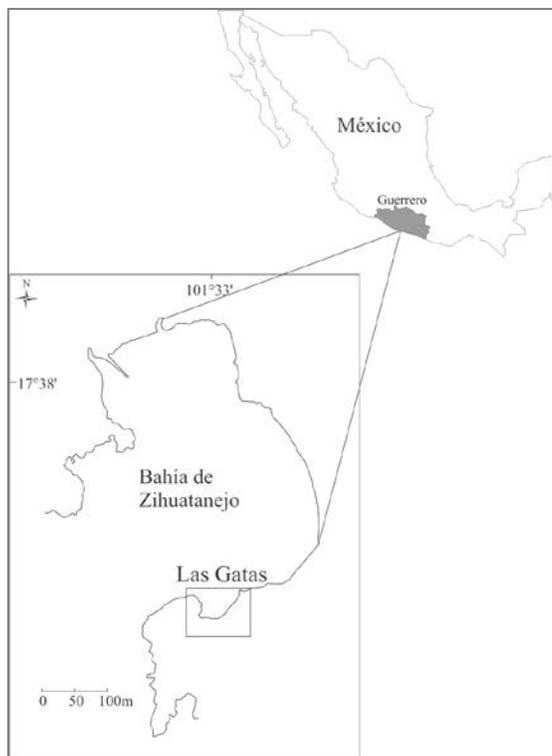


Figura 1. Mapa del área de estudio en playa Las Gatas, bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México.S

Diseño experimental. El trabajo experimental para evaluar el crecimiento de las colonias de coral de *P. capitata* y de los céspedes algales se llevó a cabo a través de tres tratamientos, cada uno aplicado a ocho colonias de coral. Paracada tratamiento las colonias y/o todas estaban en condiciones ambientales similares de profundidad y de sedimento. Para el tratamiento 1 (T1) se removió la capa de césped algal en un área de un cuadro de 20 x 20 cm que estaba en contacto con el coral y se repitió el clareo en cada evento de muestreo; en el tratamiento 2 (T2) sólo se removió el césped algal al inicio de los muestreos y se dejó que el césped siguiera su curso sucesional, finalmente en el tratamiento 3 (T3), sólo se monitoreó el crecimiento del coral sin alterar el césped algal. Todos los tratamientos se montaron en abril del 2005 y fueron monitoreados durante un poco más de un año con cinco muestreos (septiembre 2005, noviembre 2005, febrero 2006, abril 2006 y junio 2006). El crecimiento de corales y algas fue medido mediante fotografías obtenidas en cada muestreo (Fig. 2)

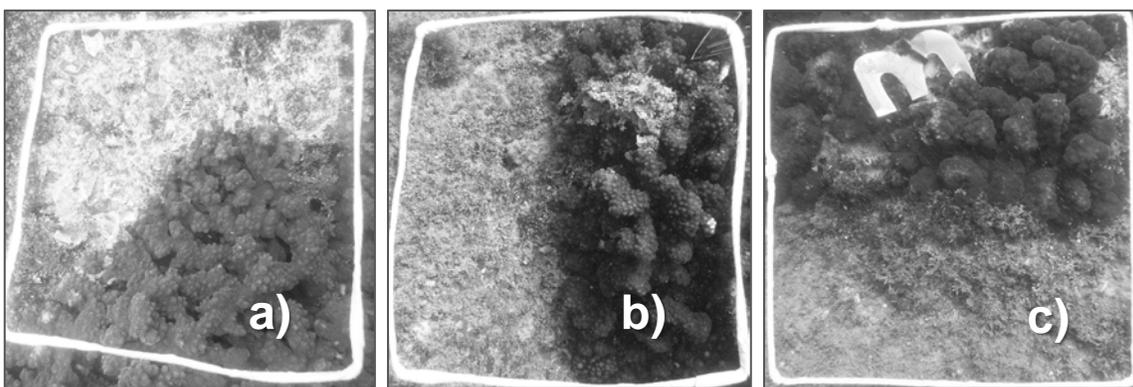


Figura 2. Tratamientos en las colonias de *Pocillopora capitata*. a) tratamiento 1 (T1) remoción continua del césped algal; b) tratamiento 2 (T2) remoción inicial del césped algal y c) tratamiento 3 (T3) sin remoción del césped algal. El cuadro mide 20x20 cm.

Las colonias de coral que usaron para llevar a cabo el trabajo, se eligieron a partir de una prospección general de la zona submareal de Las Gatas. No se requirió el permiso de recolecta, debido a que el coral *P. capitata* no es una especie protegida; sin embargo, con el fin de no impactar la comunidad, se hicieron las réplicas mínimas necesarias para que fueran representativas.

Obtención de datos. Las fotografías obtenidas se analizaron para estimar la tasa de crecimiento tanto del coral como del césped algal utilizando el software Sigma Scan Pro versión 5.0. Se calculó el total de la superficie de crecimiento del coral y del césped algal en centímetros cuadrados y después se dividió entre el número de días que duró cada muestreo por tratamiento para tener el crecimiento diario, el cual se multiplicó por 30 días y obtener la tasa de crecimiento mensual ($\text{cm}^2 \text{mes}^{-1}$). Adicionalmente se midieron los siguientes parámetros ambientales: temperatura, profundidad, cantidad de luz y movimiento de agua. Para estimar la variación estacional de la temperatura del agua, durante la temporadas de muestreo se registró la temperatura con un HOBO data logger (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) colocado a la profundidad de 5 m; los datos se promediaron para cada muestreo. El índice de extinción de luz se tomó con un Li-Cor a la profundidad donde se encontraban las zonas de muestreo. Los datos de intensidad lumínica se reportan en lux/día. El movimiento de agua se evaluó por 24 hrs. con el método de las esferas de escayola (Anexo). El trabajo de campo se realizó con ayuda de equipo autónomo de buceo (SCUBA) y técnicas de buceo científico y muestreo subacuático (Fig. 3).

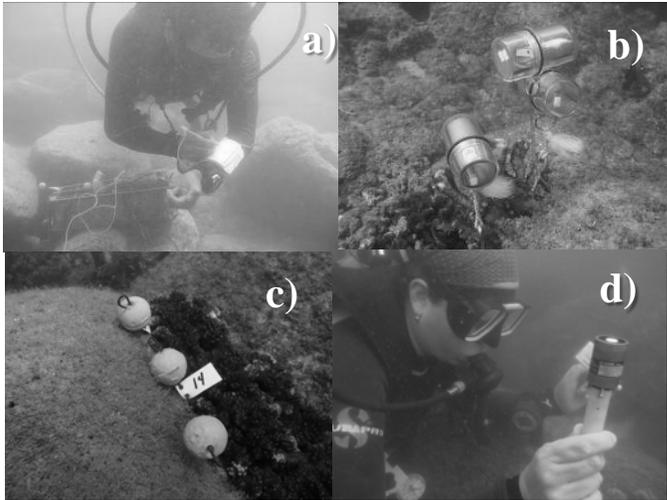


Figura 3. Toma de datos ambientales, (a) profundidad, (b) temperatura y luz, (c) movimiento de agua (Carballo et al., 1996) y (d) cantidad de luz.

Análisis estadísticos. Las diferencias significativas de las tasas de crecimiento tanto para el coral como para el césped algal fueron evaluadas para los distintos tratamientos a través de un análisis de varianza no paramétrico con la prueba de Friedman. Para evaluar el diferencial de tasas de crecimiento de los distintos muestreos dentro de un mismo tratamiento se evaluó a través de un análisis de varianza no paramétrico con la prueba de Kruskal-Wallis. Se evaluó la eventual significancia de la correlación entre las tasas de crecimiento de los distintos tratamientos con los valores de los parámetros ambientales (temperatura, cantidad de luz y movimiento) a través de una correlación no paramétrica de Spearman. Todos los análisis se realizaron en el software Statistica versión 10.

Resultados

Las condiciones ambientales variaron poco a lo largo de los muestreos (Cuadro 1). Para septiembre del 2005 la temperatura se encontró en 32°C, manteniéndose estable en noviembre del 2005 y febrero del 2006 (29°C), sin embargo en abril del 2006 hubo una

disminución de la temperatura (21°C) regresando a 29°C hasta junio del mismo año. Sin embargo, los Hobos que registraron la temperatura de los sitios de muestreo, sólo se colocaron por un intervalo de 8 a 10 horas de tres a cuatro días durante el muestreo. Se registró una mayor cantidad de luz en noviembre del 2005 (23.91 luxes/día), la menor fue para febrero del 2006 (15.82 luxes/día). El índice de mayor movimiento de agua se registró durante noviembre de 2005 con $30.07\% \pm 1.56$, el menor índice registrado fue en junio del 2006 con un 10.66 ± 6.64 .

Cuadro 1. Parámetros ambientales promedio para cada uno de los muestreos de cobertura de coral.

	Septiembre 2005	Noviembre 2005	Febrero 2006	Abril 2006	Junio 2006
Temperatura (°C)	32	29	29	21	29
Cantidad de luz (lux/día)	22.87	23.91	15.82	21.91	16.56
Mov. de agua (%)	$19.8\% \pm 6.02$	$30.07\% \pm 1.56$	$14.86\% \pm 3.59$	$23.3\% \pm 9.88$	$10.66\% \pm 6.64$

En los tres tratamientos se registró crecimiento del *P. capitata* y de los céspedes algales. En ninguno de los muestreos se registraron espacios sin crecimiento del coral o del césped.

Crecimiento de coral. La tasa del crecimiento de *P. capitata* varió a lo largo de los muestreos y para los diferentes tratamientos, sus incrementos denotan un crecimiento diferencial ante las distintas condiciones experimentales.

Los incrementos en el crecimiento del coral tuvieron diferencias significativas en los tres tratamientos experimentales y en cada una de las fechas de muestreo (Cuadro 2). Observamos que el crecimiento de *P. capitata* fue mayor en cada uno de los muestreos para el Tratamiento 1 (remoción continua).

Cuadro 2. Tasas de crecimiento ($\text{cm}^2 \text{mes}^{-1} \pm \text{e.e.}$) de *P. capitata* en los distintos tratamientos (T1=remoción continua del césped algal, T2=remoción inicial del césped algal y T3=sin remoción).

	Septiembre 2005	Noviembre 2005	Febrero 2006	Abril 2006	Junio 2006
T1	10.05±1.06	8.18±2.65	6.35±1.16	7.19±1.7	8.0±1.39
T2	12.09±1.68	3.37±1.15	3.35±1.20	2.52±0.52	2.20±0.74
T3	01.49±0.28	3.73±1.39	3.98±0.92	3.79±0.08	2.57±0.82
<i>H</i>	11.18	6.32	7.74	10.64	9.98
<i>p</i>	0.0037	0.0424	0.0242	0.0049	0.0068

Al no cumplir los datos la normalidad y la homogeneidad de varianza se recurrió a realizar la prueba analoga no paramétrica.

Durante los cinco muestreos, las tasas de crecimiento de *P. capitata* mostraron diferencias significativas para el tratamiento 1 ($\chi^2=14.49$, g.l.=4, $p=0.0059$), para el tratamiento 2 ($\chi^2=12.42$, g.l.=4, $p=0.0144$) y para el tratamiento 3 ($\chi^2=9.97$, g.l.=4, $p=0.0408$).

Al comparar para cada muestreo los tratamientos encontramos que para el tratamiento 1 (T1) ($\chi^2=11.72$, g.l.=20, $p=0.0195$), para el tratamiento 2 ($\chi^2=11.30$, g.l.=20, $p=0.0234$) y para el tratamiento 3 ($\chi^2=8.95$, g.l.=20, $p=0.0622$). De tal forma que sólo en T1 y T2, hubo diferencias significativas.

Para la remoción continua (T1) hubo un incremento inicial en la tasa de crecimiento del coral en las colonias de más de $10 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-1}$ el cual se mantuvo entre 8 y $6 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-1}$ durante todos los muestreos, la tasa más baja fue de $6.35 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-1}$ en febrero 2006. En el tratamiento donde se hizo remoción inicial (T2), tuvimos una tasa de $12 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-1}$ en el primer muestreo, sin embargo se mantuvo estable para los siguientes con una tasa de entre

2 y 3 $\text{cm}^2 \text{m}^{-1}$ hasta el nivel más bajo en el último muestreo con $2.20 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ (junio 2006). Mientras que en el que no se removió el césped algal (T3) obtuvimos la tasa de crecimiento inicial del coral de $1.49 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$, variando entre $3.98 \pm 0.92 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ en su crecimiento más alto durante febrero del 2006, y $2.57 \pm 0.82 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ para junio del 2006 (Cuadro 2). En nuestro estudio, no registramos ningún caso del coral sobrecreciendo al césped algal y viceversa. No hubo correlación significativa entre las tasas de crecimiento del coral y los parámetros ambientales.

Los céspedes algales. Las tasas de crecimiento del césped tuvieron diferencias significativas entre los tres tratamientos para las cinco temporadas de muestreo (Cuadro 3).

Para los cinco muestreos, las tasas de crecimiento del césped algal mostraron diferencias significativas en cada tratamiento, el tratamiento 1 ($\chi^2=17.92$, $df=4$, $p=0.00128$), para el tratamiento 2 ($\chi^2=15.52$, $df=4$, $p=0.0037$) y para el tratamiento 3 ($\chi^2=11.2$, $df=4$, $p=0.02441$).

Cuadro 3. Tasa de crecimiento del césped algal ($\text{cm}^2 \text{mes}^{-1} \pm \text{e.e.}$) en los distintos tratamientos (T1=remoción continua del césped algal, T2=remoción inicial del céped algal y T3=sin remoción) para los cinco muestreos.

	Septiembre 2005	Noviembre 2005	Febrero 2006	Abril 2006	Junio 2006
T1	36.571 ± 9.559	68.784 ± 20.902	41.716 ± 13.66	38.675 ± 18.701	60.772 ± 23.116
T2	34.425 ± 12.91	-1.862 ± 3.723	-3.348 ± 1.341	-2.513 ± 0.578	-2.192 ± 0.822
T3	-3.533 ± 3.97	0.582 ± 16.891	-3.985 ± 1.029	-3.784 ± 0.898	-2.563 ± 0.913
<i>H</i>	15.405	15.471	12.719	12.181	9.98
<i>p</i>	0.0005	0.0004	0.0017	0.0023	0.0068

En los céspedes algales encontramos diferentes tasas de crecimiento para los tres tratamientos. Para el tratamiento 1 (T1) la tasa de crecimiento mayor es 68.784 ± 20.902

$\text{cm}^2 \text{m}^{-1}$ en noviembre del 2005 y $36.571 \pm 9.559 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ para septiembre del 2005. En el tratamiento 2 (T2) se registró la mayor tasa de crecimiento en el primer muestreo (septiembre del 2005) con $34.425 \pm 12.91 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$, las posteriores tasas son negativas, donde la mayor de todas se observó en febrero del 2006 con $-3.348 \pm 1.341 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$. Finalmente en el tratamiento (T3) las tasas de crecimiento variaron entre $0.582 \pm 16.891 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ en noviembre del 2005 y $-3.985 \pm 1.029 \text{ cm}^2 \text{m}^{-1}$ para febrero del 2006 (Fig. 2), lo que cuál plantea una disminución del espacio donde crece el césped algal. No hubo correlación significativa entre las tasas de crecimiento del césped algal y los parámetros ambientales.

Se intentó realizar el análisis de varianza para los datos de la tasa de crecimiento de coral y las tasas de crecimiento algal, pero dado que los conjuntos de datos no cumplían los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se aplicaron pruebas no paramétricas.

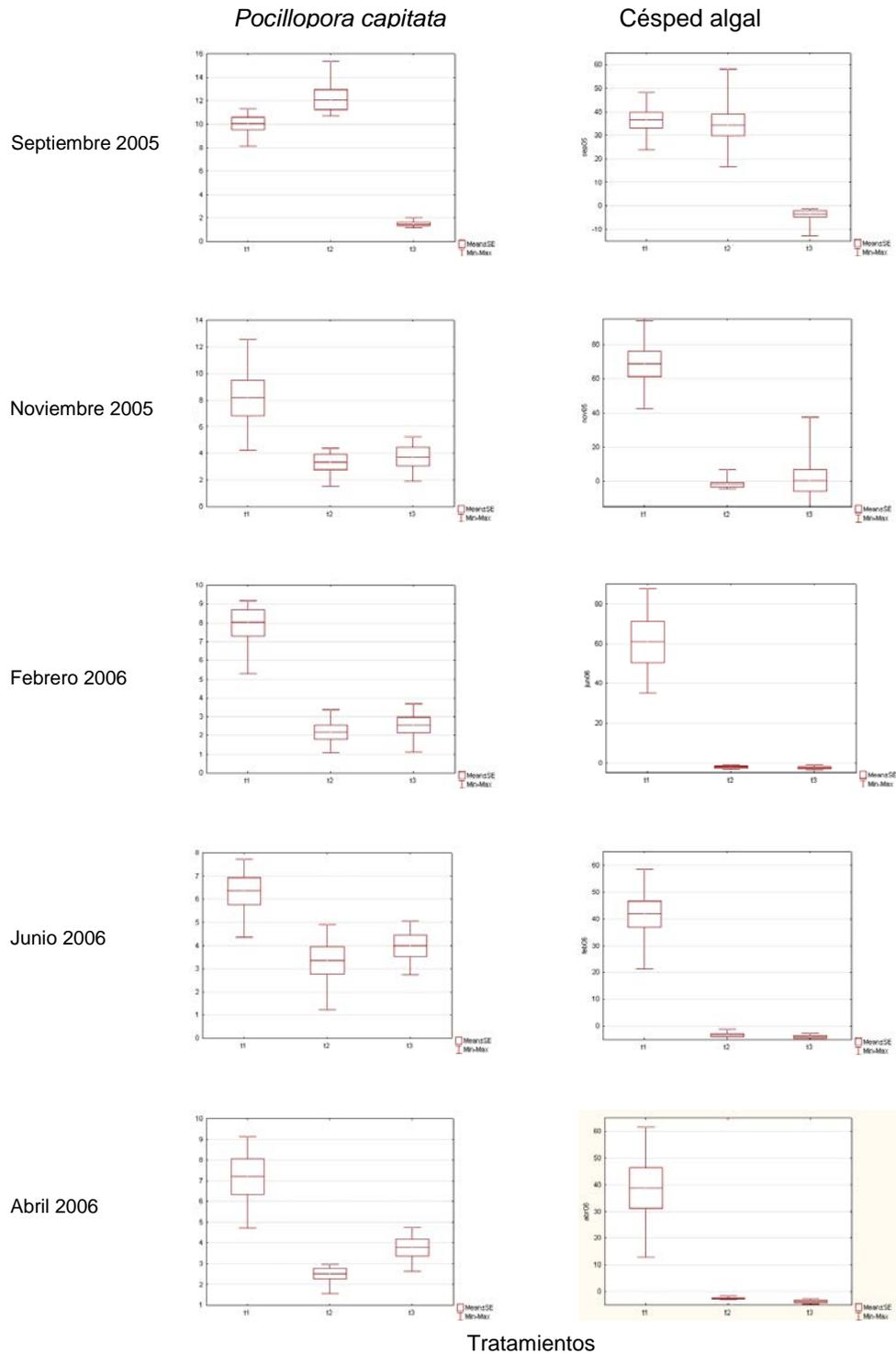


Figura 2. Tasas de crecimiento para *Pocillopora capitata* y los céspedes algales (cm² mes⁻¹ ± e.e.). Se muestran los tres tratamientos (T1: remoción continua del césped algal; T2: remoción inicial del césped algal; T3: sin remoción) para cada uno de los muestreos.

Discusión

Un proceso ecológico que probablemente juegue un papel importante en la interacción entre los corales y las macroalgas es la competencia (Mumby et al., 2007; Birrell et al., 2008). Aunque cada vez hay más información sobre los efectos de la competencia entre los corales y las algas (MacCook et al., 2001; Kuffner et al., 2006; Vermeij et al., 2009; Díaz-Pulido et al., 2010), no se conocen del todo los mecanismos por los que las macroalgas compiten con los corales de manera directa o indirecta (Birell et al., 2008), pero sí se reconoce que las condiciones ambientales pueden favorecer la competencia de las algas sobre los corales (McManus y Polsenberg, 2004). Existen grupos de macroalgas que, bajo condiciones de baja herbivoría o alta eutrofización, tienen efectos negativos sobre corales ramificados como *Porites* sp. (Venera-Paton et al., 2011). En este estudio observamos que la remoción del césped algal tiene efectos variados en el crecimiento de los corales. En los tratamientos donde hubo presencia de ambos grupos (*Pocillopora capitata* y césped algales) –T2 y T3– se mantuvo el crecimiento del coral y algas; en T2, después de la remoción inicial, la tasa fue muy similar a la observada en el T1 (remoción continua), sin embargo, para los siguientes muestreos se observó que la tasa fue mucho menor, similar a la obtenida para T3, donde no se removió el césped algal (Fig. 2). En tanto, para el T1 (remoción continua del césped algal) la tasa de crecimiento siempre estuvo por arriba de T2 y T3. Este resultado coincide con nuestra hipótesis, es decir, el coral crece más rápido cuando el espacio está disponible, (limpio) que cuando se encuentra ocupado por el césped algal. El espacio es un recurso limitante y por lo tanto crítico para los organismos sésiles, la disponibilidad por el espacio determina la composición y la estructura de las comunidades bentónicas marinas (Buenau, 2011).

En todos los casos, el césped algal creció con una tasa variable (Fig. 2 x), sin embargo, para T1, su tasa fue mayor que para T2 y T3, indicando que si se libera el espacio (por remoción) el césped algal tiene una tasa de crecimiento mayor que en la que se encuentra colonizado por el mismo césped. En particular en el tratamiento 3 (T3), el césped algal presenta una tasa de crecimiento negativo, lo que se relaciona con la tasa de crecimiento del coral. En este tratamiento, el coral creció desplazando al césped algal de manera sostenida, pero sin sobrecrecer al césped algal. Esto sugiere que el coral *P. capitata* no detuvo su crecimiento, aún con los céspedes algales presentes, lo que es consistente con lo propuesto por Diaz-Pulido et al. (2009).

El césped algal puede tener efectos negativos (inhibe la velocidad crecimiento) en el tejido coralino, por lo que al no estar presente hay una mejor posibilidad de crecimiento del coral (Mc Cook, 2001; Barott et al., 2009). Diversos autores sostienen que esta interacción entre los corales y las algas constituye una relación de competencia que favorece a los corales (Steneck y Dethier, 1994; McCook, 2001; Amarasekare, 2003; Wangpraseurt et al., 2012), lo cual es coincidente con nuestros resultados pues los corales siguen creciendo en presencia de los céspedes (la tasa de crecimiento del coral aumenta al remover el césped algal).

Existen muchas explicaciones acerca de la forma como coexisten las diferentes especies para ocupar el espacio (Amarasekare, 2003). Estas explicaciones incluyen la historia de vida y los mecanismos de equilibrio ecológico (Cadotte et al., 2006), la separación espacial de nichos (Chesson, 2000) y los disturbios ambientales que ayudan a mediar la competencia (Shea et al., 2004).

Connell et al. (2005) discuten que la interacción de dos especies depende de la disponibilidad de los hábitats y del mecanismo de cada una de las especies implicadas para

poder ocupar los espacios y mantener su crecimiento y reproducción. Esta interacción entre especies que compiten por un recurso limitante, como lo es el espacio, puede tener como resultado el desplazamiento de alguna de las especies por parte del competidor que tiene estrategias más eficientes para garantizar su crecimiento y reproducción (Chesson, 2000). Si este desplazamiento no excluye al competidor más débil y las condiciones ambientales son estables, es posible que se transite hacia otro estado de la interacción biológica, en este caso la coexistencia (Chesson, 2000; Shea et al., 2004).

El crecimiento de las colonias de coral donde se mantuvo el césped algal en este estudio es similar a la observada para *Porites asteroides* en el Mar Caribe (Huston, 1985; Chornesky y Peters, 1987; Logan y Tomascik, 1991), en el que se observó que en las colonias de *P. asteroides* a las que se les retiró el césped algal que rodeaba el tejido de coral crecieron casi el doble de aquellas a las que no se les retiró. Esta alta tasa de crecimiento puede deberse, en parte, a la regeneración de tejidos de manera libre sin la presencia del césped algal. Sin embargo, una vez que el césped algal se establece sin que haya ningún factor externo que lo limite, el crecimiento del coral disminuye su velocidad, pero nunca decrece el área del coral (Venera-Panton et al., 2011).

Barott et al. (2009) concluyeron que algunas algas (incluyendo a los céspedes algales) pueden tener ventajas competitivas frente al crecimiento más lento de los corales, sobre todo de corales constructores de arrecifes. En este caso las algas pueden perjudicar el tejido del coral causando hipoxia, sobre todo si el coral se encuentra en una fase de estrés por las condiciones ambientales o alguna enfermedad (Jompa y McCook, 2003)

Por otro lado, los resultados de nuestro experimento con relación a las condiciones ambientales locales describe un ambiente muy homogéneo con pocos cambios. En este tipo de ambientes se favorece el dominio de las especies más fuertes (Hoegh-Guldberg et al.,

1999; Amarasekare, 2003). Sin embargo, en nuestros datos, el césped algal sigue manteniendo su tasa de crecimiento independientemente de las condiciones ambientales, mientras que el coral sigue creciendo. Es posible que existan fuerzas descendentes y ascendentes que ayudan a que ambas especies puedan coexistir sin desplazar completamente una a la otra (Chornesky y Peters, 1987; Done, 1992; Ledlie et al., 2007). Estas fuerzas son las que estructuran la comunidad bentónica y que regula la intensidad de las interacciones entre los grupos que ahí se encuentran (Smith et al., 2010). Y en este caso, estas pueden controlar la intensidad de la competencia entre *P. capitata* y el césped algal, de tal forma que se considera otro tipo de interacción biológica más factible: la coexistencia entre ambos grupos (Cadotte et al., 2006; Conell et al., 2004).

Los investigadores sostienen que, dependiendo de las especies de algas de las que se trate y la fase de crecimiento del coral, su interacción puede ser variable, mientras que algunas especies inhiben el crecimiento de las colonias, otras promueven su establecimiento (Birrell et al., 2008; Diaz-Pulido et al., 2010; Rasher y Hay, 2010). En el caso del césped algal, los investigadores reportan transferencia de metabolitos y aumento en la concentración de sedimento cerca del coral (McCook et al., 2001; Nugues y Roberts, 2006; Birrell et al., 2008; Rasher y Hay, 2010). Titlyanov et al. (2007) demuestran que la presencia de algas filamentosas entre el esqueleto del coral no necesariamente daña su estructura y por lo tanto, no inhibe su crecimiento (Bonaldo y Hay, 2014).

En un caso más, Venera-Ponton et al. (2011) encontraron que la presencia de algas filamentosas alrededor de los corales juveniles evitan en gran medida que sean depredados por peces loros, pues éstos no pueden acceder de forma directa a los juveniles, lo cual beneficia a las poblaciones de coral.

Ante el aumento de las actividades antropogénicas, incluyendo la contaminación y la sobreexplotación de los recursos marinos, que afectan severamente los ecosistemas arrecifales y conducen a menudo a una sustitución progresiva de las poblaciones coralinas por comunidades de algas (Steneck y Dethier, 1994; McCook, 2001, Jompa y McCook, 2003a; Hoegh-Guldberg, 2007), muchos arrecifes de coral han experimentado grandes fases de degradación ecológica (Hughes 1994; Hoegh-Guldberg, 2007), lo que resalta la importancia de conocer la forma como interactúan dos de los principales componentes de un sistema arrecifal: los corales y las algas. La tasa de crecimiento de los corales se reduce dependiendo del tamaño de la colonia (Raymundo y Maypa, 2004; Box y Mumby, 2007; Buenau et al., 2011). Para descartar esta variable, tomamos colonias casi todas del mismo tamaño, suponiendo que esto es una estimación de su estado de vida (Nugues y Back, 2006). Al evaluar el crecimiento de *P. capitata*, observamos que el crecimiento no se inhibe por la presencia del césped algal, sin embargo, cuando éste es removido, el coral crece con una tasa mucho mayor a la que tiene cuando está en contacto con el césped algal. De tal forma, que si el césped puede ser controlado (implica disminución) en su crecimiento por factores como una mayor herbívora, podría favorecer el aumento del crecimiento del coral y posiblemente de su cobertura en el arrecife. Por el contrario, si se intensifican los impactos antropogénicos en la zona, el crecimiento de los corales se vería afectado, disminuyendo la cobertura de coral en la zona y cambiando la dinámica funcional de la comunidad bentónica (Birell et al., 2008, Barott et al., 2009; McClanahan et al., 2011; Buenau et al., 2012)

Este estudio aporta información sobre la importancia de mantener la cobertura coralina como principal elemento en las comunidades coralinas. La capacidad de crecimiento que tienen algunos corales como *P. capitata* en el Pacífico tropical mexicano,

pueden ayudar a entender como las comunidades arrecifales pueden mantener esa cobertura y resistir mejor los efectos de las algas como el sobrecrecimiento en los posibles escenarios de acidificación de los océanos, alta eutrofización y aumento de temperatura, la mayor parte relacionados con el cambio climático (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Díaz-Pulido et al., 2010).

La comprensión de la complejidad de los efectos directos e indirectos de las algas en el crecimiento y supervivencia de los corales contribuirá a entender la variabilidad en la recuperación de las poblaciones de corales y la resiliencia de los arrecifes.

Literatura Citada

Airoidi, L. 2001. Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. *Marine Biology* 138: 1233-1239.

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.

Barott K.L., G.J. Williams, M.J.A. Vermeij, J. Harris, J.E. Smith, F.L. Rohwer y S.A. Sandin. 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series* 460: 1-12.

Birrell, C.L., L.J. McCook, B.L. Willis y G.A. Diaz-Pulido. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology* 46: 25-64.

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

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2011. Local interactions drive size dependent space competition between coral and crustose coralline algae. *Oikos* 120: 941-949.

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2012. Size dependence, facilitation, and microhabitats mediate space competition between coral and crustose coralline algae in a spatially explicit model. *Ecological Modelling* 237-238: 23-33.

Cadotte, M.W., D.V. Mai, S. Jantz, M.D. Collins, M. Keele y J.A. Drake. 2006. On testing the competition-colonization tradeoff in a multispecies assemblage. *American Naturalist* 168: 704-709.

Carballo, J.L., S.A. Naranjo y J.C. García-Gómez. 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series* 135: 109-122.

Chesson, P. 1998. Recruitment limitation: a theoretical perspective. *Australian Journal of Ecology* 23: 234-240.

Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-vary in environments. *Theoria Popular Biology* 58: 211-237.

Connell J.H., H.M. Davis, A.L. Ensminger, L.C. Fuselier, J.K. Jackson y D.N. McLetchie. 2005. A general model of local competition for space. *Ecology Letters* 8: 176-188.

Connell, J.H., T.P. Hugues, C.C. Wallace, J.E. Tanner, K.E. Harms y M. Kerr. 2004. A long-term study of competition and of diversity of corals. *Ecological Monographs* 74: 179-210.

Dethier, M.N. y Steneck R.S. 2001. Growth and persistence of diverse intertidal crust: survival of the slow in a fast-paced world. *Marine Ecology Progress Series* 223: 89-100.

Diaz-Pulido, G., S. Harii, L.J. McCook y O. Hoegh-Guldberg. 2010. The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs* 29: 203-208.

Done, T.J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* 247: 121-132.

Gambi, M. C., M. C. Buia, E. Casola y M. Scardl. 1989. Estimate of water movement in *Posidonia oceanica* beds. In: Bouderesque, C.F., A. Meinesz, E. Fresi y V. Galver (eds): A first approach International Workshop of Posidonia Beds France 2:101-112.

Glynn, P.W. y J.S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19: 1-23.

Harvell, C.D., K. Kim, J.M. Burkholder, R.R. Colwell y R.R. Epstein. 1999. Emerging marine diseases – Climate links and anthropogenic factors. *Science* 285: 1505-1510.

Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research* 50: 839-866.

Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gómez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubo y M.E Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 18: 1737-1742.

Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shift, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Poritescylindrica*) and Brown alga (*Lobophoravariegata*). *Limnology and Oceanography* 47: 527-534.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2003a. Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichiumtenue*. *Marine Ecology Progress Series* 258: 79-86.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2003b. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.

Kim K, P.D. Kim, A.P. Alker y C.D. Harvell. 2000. Chemical resistance of gorgonian corals against fungal infections. *Marine Biology* 137: 393-401.

Kuffner, I.B., L.J. Walters, M.A. Becerro, V.J. Paul, R. Ritson-Williams y K.S. Beach. 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series* 323: 107- 117.

Ledlie, M.H., N.A.J. Graham, J.C. Bythell, S.K. Wilso y S. Jennings. 2007. Phase shift and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. *Coral Reefs* 26: 641-653.

Leyte-Morales, G.E., L.M. Hernández-Ballesteros, R.A. López- Pérez, H. Reyes-Bonilla y L.E. Calderón-Aguilera. 2006. Arrecifes coralinos de las costas de Guerrero: Ixtapa-Zihuatanejo. *Memorias del III Congreso Mexicano de Arrecifes de Coral, Sociedad Mexicana de Arrecifes Coralinos (SOMAC), Cancún, Quintana Roo.* 92 pp.

Logan, A. y T. Tomascik. 1991. Extension growth rates in two coral species from high-latitude reefs of Bermuda. *Coral Reefs* 10:155-160.

López, N. 2001. Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de playa La Ropa, Zihuatanejo, Gro. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 169 pp.

López, N., D. Rodríguez, C. Candelaria-Silva. 2004. Intraespecific morphological variation in turf-forming algal species. *Universidad y Ciencia número especial 1:* 7-15.

McCook L.J., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.

McManus, J.W. y J.F. Polsenberg. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400- 417.

Mumby, P.J., A. Hastings y H.J. Edwards. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450: 98-101.

Nugues, M.M. y C.M. Roberts. 2003. Coral mortality and interaction with algae in relations to sedimentation. *Coral Reefs* 22: 507-516.

Nugues, M.M. y R.P.M. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a Brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Marine Ecology Progress Series* 315: 75-86.

Nugues, M.M., G.W. Smith, R.J. van Hooidonk, M.I. Seabra y R.P.M. Bak. 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters* 7: 919-923.

Rasher, D.B. y M.E. Hay. 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 9683-9688.

Raymundo, L.J. y A.P. Maypa. 2004. Getting bigger faster: meditation of size-specific mortality via fusion in juvenile coral transplant. *Ecological Applications* 14: 281-295

Reyes-Bonilla, H., L. E. Escobosa-González, A. L. Cupul-Magaña, P. Medina-Rosas y L. E. Calderón-Aguilera. 2013. Estructura comunitaria de corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) en el arrecife de Carrizales, Pacífico mexicano. *Revista Biología Tropical* 61: 583-594.

Reyes-Bonilla, H., L. E. Calderón-Aguilera, G. Cruz-Piñon, P. Medina-Rosas, R. A. López-Pérez, M. D. Herrero-Pérezrul, G. E. Leyte-Morales, A. L. Cupul-Magaña y J. D. Carriquiry-Beltrán. 2005. Atlas de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico mexicano. CICESE. 124 pp.

Rodríguez, D., C. Candelaria y N. López. 2010. Macroalgas marinas de la Región de Zihuatanejo, Gro. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. Proyecto FE014. Informe Final SNIB-CONABIO. México, D.F.

Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15:73-96.

Shea, K., S.H. Roxburgh y E.S.J. Rauschert. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491-508.

Smith, J.E., M. Shaw, R.A. Edwards, D. Obura y O. Pantos. 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835-845.

Smith, J.E., S. Morigan, R.A. Edwards, D. Obura, O. Pantos, E. Sala, S. A. Sanding, S. Smriga, M. Hatay y F.L. Rohwer. 2010. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835–845.

Steneck, R.S. y M.N. Dethier. 1994. A functional group approach to the structure of algal dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.

Titlyanov, E.A., I.M. Yakoleva y T.V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbyabouillonii*, *Dictyotadichotoma*) and scleractian coral *Poriteslutea* in direct contact. *Journal Experiment Marine Biology Ecology* 342: 282-291.

Venera-Ponton, D.E., G. Díaz-Pulido, L.J. McCook y A. Rangel-Campo. 2011. Macroalgae reduces growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series* 421:109-115.

Vermeji, M.J.A., M.L. Dailer y C.M. Smith. 2011. Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 442: 1-7.

Wangpraseurt, D., M. Weber, H. Roy, L. Polerecky, D. de Beer, Suharsono y M.M. Nugues. 2012. *In situ* oxygen dynamics in coral-algal interactions. *PLoS ONE* 7(2): 1-8.



**Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de
Pocillopora capitata (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano**

Algal turfs colonization effect on *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) growth at Mexican tropical Pacific

Norma A. Corado-Nava¹, Dení Rodríguez² y Gerardo Rivas³

¹*Programa de Doctorado en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.*

²*Laboratorio de Ficología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.*

³*Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.*
normacrd@gmail.com

Resumen. Los disturbios ocurridos en los arrecifes coralinos incrementan la competencia por espacio entre organismos. Nuestro estudio evaluó el efecto de los céspedes algales en el crecimiento y supervivencia del coral *Pocillopora capitata* al unir ramas muertas — colonizadas por algas— y vivas con ramas vivas del coral en 2 tipos de adhesión —lateral y apical—, en 2 temporadas —lluvias y secas—, en el Pacífico tropical mexicano. La información se obtuvo a través de la comparación de fotografías entre el inicio y final del experimento para cada temporada. Los resultados muestran que el crecimiento de las ramas de *P. capitata* no cambió de manera significativa, a pesar de la manipulación, las lesiones

—corte y adhesión apical— y el contacto con los céspedes algales. Obtuvimos valores de supervivencia para las ramas de coral entre el 65 y el 100%. Así, en nuestros resultados y en los de otros trabajos se ha encontrado que el rápido crecimiento, la capacidad de resistir a la manipulación y al sobrecrecimiento de los céspedes algales, e incluso sobrecrecerlos con tejido coralino nuevo, además de que nuestra especie proviene de una familia útil en la recuperación de los arrecifes, sugieren que *P. capitata* puede ser utilizada en proyectos de restauración en las comunidades coralinas degradadas del Pacífico tropical mexicano.

Palabras clave: competencia alga-coral, algal, corales ramificados, interacciones ecológicas.

Abstract. The disturbances on coral reefs increase the competition for space between organisms. This study evaluated the effect of algal turfs on the growth and survival of the coral *Pocillopora capitata*. The experimental work was to unite dead branches —colonized by algae— and live with live coral branches in 2 types of adhesion —lateral and apical—, in 2 seasons —rainy and dry— in the Mexican tropical Pacific. The information was obtained through comparative pictures between the start and end of the experiment for each season. The results show that the coral branches growth did not change significantly despite the manipulation, the injuries —apical cut and adhesion— and by contact with algal turfs, survival values obtained for the branches of coral between 65 and 100%. Thus, the results presented here, and the results of other studies have found some qualities of *P. capitata* as rapid growth, ability and to manipulation resistance, also the turf algae overgrow resistance, and in addition their membership to a family used in the recovery of reefs make to this species useful in restoration projects, in degraded coral communities of the Mexican tropical Pacific.

Key words: coral-algal competition, algal, branching corals, ecological interactions.

Introducción

Los disturbios naturales y antropogénicos a los que están expuestos los arrecifes de coral disminuyen los microhábitats y refugios para los diferentes habitantes de estos ecosistemas, lo que aumenta la posibilidad de que los diversos grupos de organismos compitan por los pocos espacios disponibles (Bell et al., 1991), afectando la composición de las especies en la comunidad. Por ejemplo, los disturbios disminuyen la cobertura de los corales escleractínios, ya sea por pérdida de tejido vivo y la mortalidad parcial o total de las colonias (Mumby et al., 2005).

Las respuestas de las interacciones entre corales y algas pueden ser variables, dependiendo de los mecanismos involucrados y de la morfología y la fisiología de ambos organismos (Jompa y McCook, 2002a; Titlyanov et al., 2007). Generalmente, se asume que las algas pueden colonizar a los corales si éstos se encuentran fisiológicamente debilitados por diversos disturbios (Jompa y McCook, 2002b; Titlyanov et al., 2007). Por ejemplo, si la proliferación de las algas debida a la ausencia de herbívoros y/o a cambios bruscos en el ambiente se mantienen por mucho tiempo, también es posible la muerte parcial de los corales con muy poca probabilidad de recuperación (Díaz-Pulido y McCook, 2002, 2004; Jompa y McCook, 2003). Sin embargo, las algas pueden ser capaces de estresar y colonizar a los corales (Quang-Young y Espinoza-Avalos, 2006). Las algas pueden afectar directa o indirectamente el crecimiento de los corales a través de diversos mecanismos como la abrasión, el sobrecrecimiento, el sombreado y la alelopatía (Jompa y McCook, 2003; Nugues y Bak, 2006; Titlyanov et al., 2007; Venera-Ponton et al., 2011), y es muy probable que los efectos sean especie-específicos (Nugues y Bak, 2006).

Otra condición que debilita a los corales es el aumento de lesiones; es decir, la remoción de tejido o esqueleto coralino, provocada por agentes físicos y/o biológicos como

tormentas, incremento de la temperatura del agua, aumento de la turbidez, altas tasas de sedimentación, ramoneo de herbívoros y aumento de actividades humanas, por mencionar algunos ejemplos, lo que puede promover la colonización algal o producir la mortalidad parcial o total de las colonias (Box y Mumby, 2007; Fung et al., 2011). Por ejemplo, las lesiones artificiales infringidas en *Montastraea annularis* (taxón denominado actualmente como *Orbicella annularis*) fueron principalmente colonizadas por céspedes algales (Alvarado y Acosta, 2009).

En contraparte, los corales también pueden afectar el crecimiento de las algas (Jompa y McCook, 2002a; Nugues et al., 2004). El coral *Porites cylindrica* afecta el crecimiento del alga *Lobophora variegata* (Jompa y McCook, 2002a), mientras que *O. annularis* fue capaz de crecer sobre los céspedes algales (Vermeij et al., 2010).

En el Pacífico tropical mexicano la estructura general de las comunidades arrecifales es bastante homogénea y está constituida, principalmente, por colonias del género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla, 1993, 2003). Dentro de los arrecifes del Pacífico tropical mexicano, los de la región de Ixtapa-Zihuatanejo están entre los mejor preservados (Leyte-Morales et al., 2006). En esta región también se han registrado alrededor de 150 especies de algas, incluidas aquellas formadoras de céspedes (Salcedo-Martínez et al., 1988; López, 2001).

Los corales del género *Pocillopora* son ramificados, resistentes y de rápido crecimiento. El crecimiento de las partes apicales de las ramas —con yemas de crecimiento— son estimuladas al ser consumidas o ramoneadas (Glynn y Wellington, 1983; Reyes-Bonilla, 2003; Reyes-Bonilla et al., 2005). Estos corales ramificados extienden su cobertura a lo largo de la fragmentación y una vez que los fragmentos se fijan, éstos crecen rápidamente al inicio del proceso (Jompa y McCook, 2002b). García-Ocampo (2005)

estudió en esa misma región de Ixtapa-Zihuatanejo, la dinámica y estructura de tallas de reclutas, y determinó una distribución mayoritariamente aleatoria de las colonias, dominando las de talla pequeña, sugiriendo una baja sobrevivencia de las colonias grandes de las especies del género *Pocillopora*, como resultado de las múltiples actividades que se realizan en esta zona.

En la localidad de Las Gatas, Zihuatanejo, debido a su fácil acceso, se realizan múltiples actividades turísticas y de recreo, así como acciones de desprendimiento de las colonias de coral para obtener bivalvos (obs. pers.), por lo que es considerada como una de las playas con mayor impacto negativo (Zamorano y Leyte-Morales, 2009).

El objetivo de este estudio fue evaluar experimentalmente el efecto de los céspedes algales en la supervivencia y el crecimiento, en una de las especies de corales más abundantes en el Pacífico tropical mexicano, *P. capitata*, con base en el supuesto de que las colonias de corales sometidas a fuertes y diversos impactos serían más susceptibles a la colonización algal.

Materiales y métodos

Área de estudio. El trabajo se llevó a cabo en playa Las Gatas (17°37'16.8" N, 101°33'08.55" O), localizada en la porción sur de la bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México (Fig. 1). El clima en la región es de tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano y se observan 2 temporadas climáticas bien marcadas: la de secas, de noviembre a abril y la de lluvias, de mayo a octubre (Salcedo-Martínez et al., 1988).

Playa Las Gatas alcanza 600 m de amplitud con orientación E-O y está dividida por un enrocamiento (pretil) que encierra la porción sureste de la ensenada (parte interna) y la separa de la porción noroeste (parte externa). La comunidad de corales se encuentra

aproximadamente a unos 150 m al noreste del pretil, siendo *P. capitata* la especie de coral ramificado dominante. El área de muestreo está delimitada por el pretil en la porción más cercana a la costa y por el arenal en el otro extremo, con profundidades entre 3 y 5 m.



Figura 1. Mapa del área de estudio en playa Las Gatas, bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México.

Diseño experimental. El trabajo experimental para evaluar la supervivencia y el crecimiento de *P. capitata* al competir por espacio con los céspedes algales, se llevó a cabo con base en 4 tratamientos durante las temporadas de lluvias (de julio a noviembre de 2007) y secas (de noviembre de 2007 a junio de 2008). El crecimiento y la supervivencia fueron evaluados con fotografías obtenidas al inicio y al final del experimento para cada temporada.

El proceso consistió en fijar lateral y apicalmente fragmentos de coral vivo —sin algas— y muerto — cubiertos por céspedes algales— a ramas de coral sano, basado en 4

tratamientos (Fig. 2). En el tratamiento 1 (T1), fue adherido lateralmente un fragmento muerto colonizado por algas a una rama sana (Fig. 2B); en el tratamiento 2 (T2), fue unido de manera lateral un fragmento con tejido coralino vivo y sin algas a una rama sana; en el tratamiento 3 (T3), un fragmento muerto colonizado por algas fue adherido a la parte apical de una rama sana (Fig. 2A); y en el tratamiento 4 (T4), un fragmento con tejido coralino vivo fue unido a la parte apical de una rama sana (Figs. 2B, C). Para los tratamientos donde se unió apicalmente el fragmento, se hizo un corte en la punta de la rama de coral de la colonia. El número de unidades experimentales para cada tratamiento se presenta en el cuadro 1.

Los fragmentos de coral muerto y colonizados por algas fueron obtenidos del fondo, mientras que los fragmentos de coral vivos se extrajeron de otra colonia de la misma especie. Los fragmentos o ramas de corales vivos y muertos midieron entre 5 y 15 cm de largo. No se requirió permiso de recolecta, debido a que no es una especie protegida; sin embargo, con el fin de no impactar la comunidad, se hicieron las réplicas mínimas necesarias para que fueran representativas.

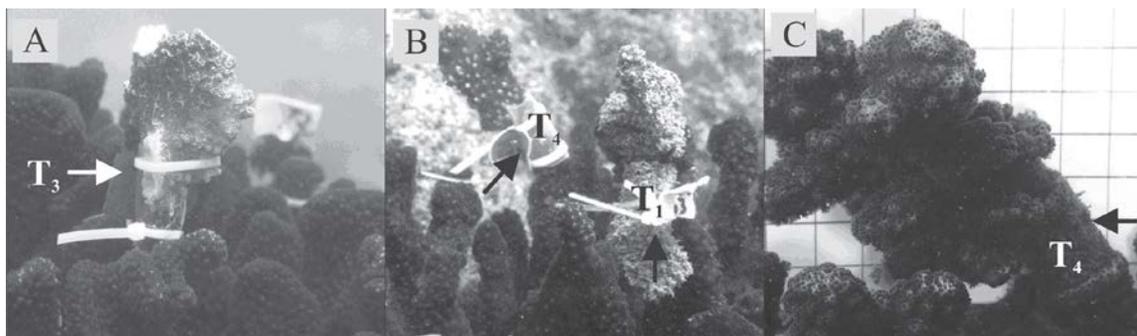


Figura 2. Tratamientos en las colonias de *Pocillopora capitata*. A) Tratamiento T₃; B) tratamiento T₄ y T₁; C) tratamiento T₄, crecimiento de tejido coralino sobre la superficie de la manguera de plástico que une una rama viva a una rama de la colonia de coral con lesión apical.

Obtención de datos. En las fotografías obtenidas se utilizó una tabla de poliestireno reticulada para determinar la línea inicial del crecimiento del tejido coralino en las ramas de coral vivo y el crecimiento algal para el caso de los tratamientos con fragmentos muertos. La comparación de las fotografías —inicio y final del experimento— fue evaluada para lluvias (140 días) y secas (190 días). Las fotografías fueron analizadas con el software Sigma Scan Pro versión 5.0 para estimar el área de crecimiento del tejido coralino o el avance de las algas. Con las fotografías se calculó el total de la superficie de crecimiento coralino o algal en centímetros cuadrados y después se dividió entre el número de días que duró cada tratamiento para obtener el promedio del crecimiento diario. Posteriormente, se multiplicó por 30 días para obtener el crecimiento mensual y, así, estandarizar los datos para ambas temporadas en $\text{cm}^2 \text{mes}^{-1}$.

Cuadro 1. Efectos de los céspedes algales en las ramas de *P. capitata* para ambas temporadas (lluvias y secas)

<i>Tipo de adhesión</i>	<i>Lluvias</i> †				<i>Secas</i> ‡			
	<i>Lateral</i>		<i>Apical</i>		<i>Lateral</i>		<i>Apical</i>	
	<i>muerto</i>	<i>vivo</i>	<i>muerto</i>	<i>vivo</i>	<i>muerto</i>	<i>vivo</i>	<i>muerto</i>	<i>vivo</i>
<i>Tipo de fragmentos</i>								
Tratamiento	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
Número de unidades experimentales	8	8	8	8	16	16	16	16
Supervivencia %	87.5	88	100	88	75	65	65	87.5
Promedio crecimiento de coral ($\text{cm}^2 \text{mes}^{-1}$)	2.01±0.13	2.02±0.26	0.78*±0.05	4.06*±0.36	1.92±0.08	3.63±0.19	3.32±0.26	6.09±0.53
Promedio crecimiento de coral ($\text{cm} \text{mes}^{-1}$)	1.41	1.42	0.8	2.01	1.4	1.9	1.8	2.5

†Lluvias: junio-noviembre, 2007 (140 días); ‡ secas: noviembre, 2007-julio, 2008 (190 días); * Diferencias entre tratamientos.

Análisis estadísticos. Los porcentajes de supervivencia de cada temporada fueron analizados a través de una prueba de comparación de proporciones. Los datos de crecimiento se evaluaron con un análisis de varianza de una vía no paramétrico (Prueba de

Kruskal-Wallis) y, posteriormente, con una prueba de comparación múltiple de rangos (Prueba de Dunn). Todos los análisis se realizaron en el software Statistica versión 10.

Resultados

Supervivencia y crecimiento del coral. La supervivencia de la temporada de lluvias (90.6%; $n= 32$) fue mayor a la temporada de secas (73%; $n= 64$; $p= 0.05$) (Cuadro 1). Respecto al crecimiento de tejido coralino, en la temporada de lluvias hubo un efecto significativo de las condiciones experimentales —tipo de adhesión de fragmentos con y sin colonización algal— en el crecimiento del coral ($p< 0.05$); es decir, las ramas del T4 —fragmento vivo colocado apicalmente— tuvieron un mayor crecimiento coralino que las del T3 —fragmento muerto con algas colocado apicalmente—, con un crecimiento de $4.06 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ vs. $0.78 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$, respectivamente ($p< 0.05$) (Fig. 2B). En la temporada de secas también se obtuvo una diferencia significativa en las condiciones experimentales entre el tipo de adhesión del fragmento con y sin colonización algal, en el crecimiento del coral, donde son significativamente distintos ($p< 0.05$). Las ramas del tratamiento T1 —fragmento muerto adherido lateralmente— tuvieron un menor crecimiento comparado a las ramas del T4 —fragmento vivo adherido apicalmente—, con crecimientos de $1.92 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ vs. $6.09 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$, respectivamente ($p<0.05$) (Fig. 2C).

Crecimiento algal. En las 96 ramas de coral de los 4 tratamientos experimentales no hubo colonización algal sobre el tejido coralino. En 82 ramas se mantuvo la cobertura algal sin cambios aparentes —respecto al inicio de cada experimento— y en los 14 restantes hubo crecimiento de tejido coralino que incluso cubrió a las algas de los fragmentos muertos adheridos.

Discusión

La interacción entre los corales y las algas es variable y compleja; por un lado las algas, en su carácter de oportunistas, pueden sobrecrecer al coral sólo en condiciones de debilitamiento causado por factores de estrés externos (McCook, 2001), favoreciendo su proliferación (Díaz-Pulido y McCook, 2002; 2004; Jompa y McCook, 2003).

En este estudio, a pesar de que sobre las ramas del coral *P. capitata* se introdujeron factores estresores —adhesión y corte, según fuera el tratamiento—, para provocar el debilitamiento del coral y promover la colonización algal, en ninguno de los tratamientos se observó colonización algal sobre las ramas de coral. Estos resultados sugieren que *P. capitata* es altamente resistente a la adhesión y fragmentación, como sucede con *Acropora palmata* que, a pesar de los continuos impactos antropogénicos y/o ambientales, mantiene su crecimiento relativamente constante (Jordan-Dahlgren, 1992). Estudios en corales masivos han mostrado resultados no concluyentes sobre la superior capacidad competitiva de los corales sobre las algas en ausencia de estresores o disturbios (McCook, 2001). Por ejemplo, se ha observado que *M. annularis* (taxón actualmente denominado como *O. annularis*), una importante especie constructora de arrecifes en el Caribe, fue capaz de desplazar a las algas con una tasa de crecimiento promedio de $0.12 \text{ mm } 3 \text{ semanas}^{-1}$, pero en el tratamiento con adición de nutrientes el efecto se revirtió y el césped algal sobrecreció a los corales en una tasa mayor de $0.34 \text{ mm } 3 \text{ semanas}^{-1}$, mostrando que a altas concentraciones de nutrientes las algas son los competidores dominantes (Vermeij et al., 2010).

Estudios con manipulación experimental han mostrado que los resultados de la interacción competitiva entre corales y algas pueden ser variables y específicos entre las especies involucradas (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; Vermeij et al., 2010;

Venera-Ponton et al., 2011). Por ejemplo, el coral *Montastraea faveolata* (taxón denominado actualmente como *O. faveolata*) fue completamente sobrecrecido por un césped mixto de algas en aproximadamente 6-9 meses después de que las algas fueron adheridas al esqueleto del coral, probablemente por el sombreado producido por el césped y quizá por la acumulación de sedimento que ocasiona una especie de enterramiento del coral (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006). Otras especies como *Montastraea franski* (taxón denominado actualmente como *Orbicella franski*) y *Mycetophyllia aliciae* tuvieron alta capacidad competitiva, con bajo sobrecrecimiento por algas, no obstante, no se puede despreciar el hecho de que toda la información disponible sobre las interacciones coral-alga, es parcial y que no se puede extrapolar a largo plazo (Tanner, 1995; Nugues y Bak, 2006).

Por otra parte, los fragmentos con tejido de *P. capitata* que se fijaron con una técnica de mínima manipulación —adhesión de los fragmentos a ramas— tuvieron una supervivencia de hasta el 97%, mientras que en los que se usó una técnica más invasiva —corte apical y adhesión de fragmentos a ramas—, la supervivencia fue del 83% y con una tasa promedio del 80% para ambas temporadas. Además, estos corales tuvieron un crecimiento promedio de $2.21 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ (aproximadamente $1.4 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$) en época de lluvias y $3.74 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ (aproximadamente $1.9 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$) en secas. Nuestros resultados son menores a los registrados por Liñán-Cabello et al. (2011), donde la supervivencia de los fragmentos de *Pocillopora* spp. fue de 95.5% y la tasa de crecimiento coralino de aproximadamente $3.52 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ para una localidad de Colima con condiciones muy parecidas a las de nuestro sitio de estudio. Sin embargo, la tasa de crecimiento en *P. capitata* es mucho mayor a la documentada por Guzmán y Cortez (1989) para *P.*

damicornis que fue de 21.3 mm en la estación seca (aproximadamente $0.42 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$) que fue la estación de mayor rendimiento en isla Caño en Costa Rica.

En las ramas de coral donde se adhieren fragmentos de coral vivo y muerto —sobrecrecidos por céspedes algales—, se observó que los que tenían fragmentos de coral vivo (T2 y T4) tuvieron un mayor crecimiento coralino, a diferencia de los que tenían fragmentos de coral muerto (T1 y T3) para ambas temporadas (Fig. 2). También, se observó un proceso de fusión entre el fragmento vivo implantado y la rama de coral receptora. Nuestros resultados fueron similares a los registrados por Liñán-Cabello et al. (2011) para la misma especie y por Díaz-Pulido et al. (2011) para *Acropora intermedia*. Ambos trabajos sugieren que este mecanismo de fusión puede ser una estrategia de fijación mecánica para la colonia, lo que promueve la ampliación de espacios para el establecimiento de organismos asociados a los corales.

En los tratamientos T3 y T4 (con lesión apical), los corales que tuvieron mayor crecimiento fueron los de T4 en ambas temporadas (Figs. 3, 4) con respecto a los de la adhesión lateral. Esta respuesta puede ser resultado del corte apical, debido a que este tipo de lesión estimula las “yemas” que crecen mucho más rápido que el resto de las ramas (Reyes-Bonilla, 2003; Reyes-Bonilla et al., 2005). Dicho fenómeno se produce en condiciones naturales cuando el coral se fragmenta o cuando es ramoneado por herbívoros (Guzmán y Cortés, 1993).

En la temporada de secas se encontró un mayor crecimiento coralino con respecto a la temporada de lluvias, excepto para el T1 de la temporada de secas, con menor crecimiento. Este resultado concuerda con lo hallado para *P. damicornis* por Guzmán y Cortez (1989). Este hecho, se puede correlacionar con una reducción de la turbidez del agua

en la época de secas, lo cual promueve el crecimiento coralino (Roy y Smith, 1971; Jompa y McCook, 2002b; Titlyanov et al., 2007).

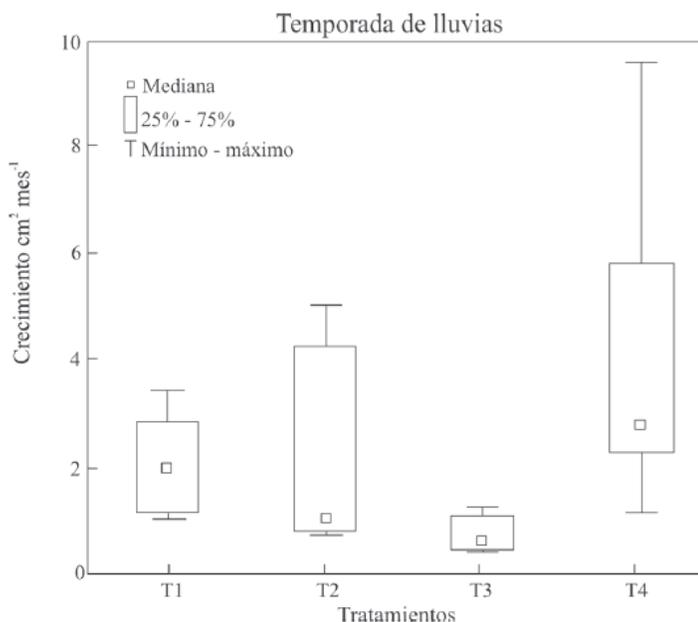


Figura 3. Crecimiento de tejido de *Pocillopora capitata* para los diferentes tratamientos. T₁) Adhesión lateral de una rama con algas a una rama sana; T₂) adhesión lateral de una rama viva a otra rama sana; T₃) adhesión apical de una rama con algas en una rama sana; T₄) adhesión apical de una rama viva a una rama sana. Datos de la temporada de lluvias (junio a noviembre del 2007).

Los resultados del presente estudio muestran que el crecimiento del tejido coralino de *P. capitata* no fue inhibido por el tipo de lesión y adhesión ni por la presencia de céspedes algales, ya que éstos no fueron capaces de colonizar al coral. Esta especie de coral puede ser altamente competitiva como se ha registrado para el resto de las especies del género *Pocillopora* en el Pacífico mexicano (Reyes-Bonilla, 2003). El coral *P. capitata* es una especie que responde favorablemente a los trasplantes y a diferentes tipos de

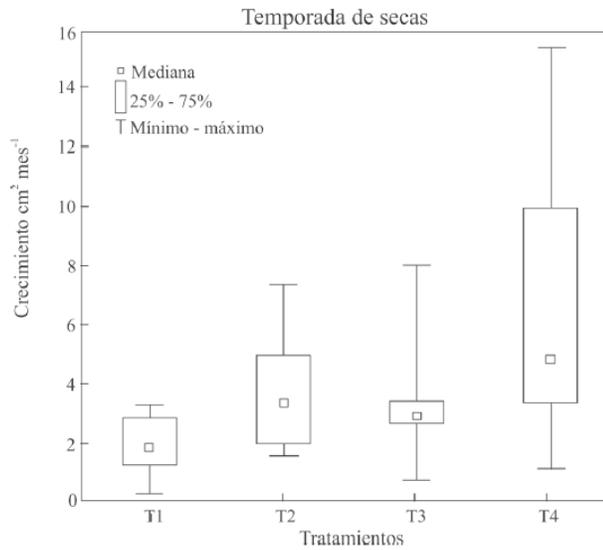


Figura 4. Crecimiento de tejido de *Pocillopora capitata* para los diferentes tratamientos. T₁) Adhesión lateral de una rama con algas a una rama sana; T₂) adhesión lateral de una rama viva a una rama sana; T₃) adhesión apical de una rama con algas en una rama sana; T₄) adhesión apical de una rama viva a una rama sana. Temporada de secas (de noviembre de 2007 a junio de 2008).

manipulación, con una alta tasa de crecimiento (Liñán-Cabello et al., 2011). Además, las especies de la familia *Pocilloporidae* son usadas para la recuperación de las comunidades arrecifales, debido a su rápido crecimiento (Edwards y Gomez, 2007). El rápido crecimiento y la capacidad de resistir a la manipulación y de resistir al sobrecrecimiento de los céspedes algales, e incluso sobrecrecerlos con tejido coralino nuevo, así como provenir de una familia que contribuye a la recuperación de los arrecifes, sugieren que *P. capitata* puede ser utilizada en proyectos de restauración para la región de Zihuatanejo. En síntesis, nuestro trabajo contribuye al conocimiento de la diversidad de respuestas encontradas en las interacciones entre corales y algas, donde los corales tuvieron la capacidad de sobrecrecer a las algas y resaltar la capacidad de esta especie de coral para resarcir el deterioro de las comunidades coralinas del Pacífico mexicano.

Agradecimientos

Estamos en deuda con C. Candelaria, J. M. Oseguera, G. Hernández y N. A. López por la considerable ayuda con el trabajo de campo; con la Dra. M. B. I. Escandón, por la revisión del manuscrito y con I. Ruiz-Boijseauneau por el apoyo técnico brindado en la elaboración de esta publicación. Agradecemos al Programa de Doctorado del Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM. NACN agradece al Conacyt por la beca de doctorado otorgada. Este manuscrito forma parte de la tesis doctoral de la primera autora y constituye un requisito para la obtención del grado de Doctora en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Asimismo, los autores agradecen el trabajo cuidadoso y constructivo que hicieron los revisores anónimos y el editor de la revista.

Literatura citada

Alvarado, C. E. y A. Acosta. 2009. Lesiones naturales y regeneración de tejido en ramets del coral *Montastraea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en un arrecife degradado del Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical* 57: 939-954.

Bell, S. S., E. D. McCoy y H. R. Mushinsky. 1991. *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, New York. 438 pp.

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

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

Díaz-Pulido, G. y L. J. McCook. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23:225-233.

Díaz-Pulido, G., M. Gouezo, B. Tilbrook, S. Dove y K. Anthony. 2011. High CO₂ enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecology Letters* 14:156-162.

Edwards, A. J. y E. D. Gomez. 2007. Reef restoration concepts and guidelines: making sensible management choices in the face of uncertainty. *Coral Reef Targeted Research and Capacity Building for Management Program*, St. Lucia, Queensland. 44 pp.

Fung, T., R. M. Seymour y C. R. Johnson. 2011. Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. *Ecology* 92:967-982.

García-Ocampo, M. R. 2005. Patrones de reclutamiento de las colonias juveniles de coral del género *Pocillopora* Lamarck 1816 (Anthozoa: Scleractinia) en cinco localidades de Ixtapa- Zihuatanejo, Guerrero. México. Tesis, Universidad del Mar. Oaxaca. 56 pp.

Glynn, P. W y G. M. Wellington. 1983. *Corals and coral reefs of the Galápagos*. University of California Press, Berkeley. 312 pp.

Guzmán, H. M. y J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinia corals in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science* 44:1186-1194.

Guzmán, H. M. y J. Cortés. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical* 41:535-557.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002a. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrical*) and brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47:527-234.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002b. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a Brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271:25-39.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2003. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258:87-95.

Jordán-Dahlgren, E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bulletin of Marine Science* 51:104-117.

Leyte-Morales, G. E., L. M. Hernández-Ballesteros, R. A. López- Pérez, H. Reyes- Bonilla y L. E. Calderón-Aguilera. 2006. Arrecifes coralinos de las costas de Guerrero: Ixtapa-Zihuatanejo. *Memorias del III Congreso Mexicano de Arrecifes de Coral, SOMAC, Cancún, Quintana Roo*. 92 pp.

Liñán-Cabello, M., L. A. Flores-Ramírez, M. A. Laurel-Sandoval, E. García, O. Soriano y M. A. Delgadillo-Nuño. 2011. Acclimation in *Pocillopora* spp. during a coral restoration program in Carrizales Bay, Colima, Mexico. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 44: 61-72.

López, N. 2001. Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de playa La Ropa, Zihuatanejo, Gro. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 169 pp.

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.

Mumby, P. J., N. L. Foster y E. A. Glynn. 2005. Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reef* 24:681-692.

Nugues, M. M., L. Delvoye y R. P. M. Bak. 2004. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Marine Ecology Progress Series* 278:103-114.

Nugues, M. M. y R. P. M. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Marine Ecology Progress Series* 315: 75-86.

Quan-Young, L. I. y J. Espinoza-Avalos. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography* 51: 1159-1166.

Reyes-Bonilla, H. 1993. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos del Pacífico. *In Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds). Conabio/CIQRO, Chetumal. 207-222pp.

Reyes-Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. *In Latin American coral reefs*, J. Cortés (ed.). Elsevier, Amsterdam. p. 331-349.

Reyes-Bonilla, H., L. E. Calderón-Aguilera y G. Cruz-Piñón. 2005. Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. CICESE, Conabio, Conacyt, DBM/UABCS, CUC/UdeG, UMar. México, D. F. 124 pp.

Roy, K. J. y S. V. Smith. 1971. Sedimentation and coral reef development in turbid water: Fanning lagoon. *Pacific Science* 25: 234-248.

Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 15:73-96.

Tanner, J. E. 1995. Competition between hard corals and macroalgae: an experimental analysis of growth, survival, and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:151-168.

Titlyanov, E. A., I. M. Yakovleva y T. V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:282-291. doi:10.1016/j.jembe.2006.11.007.

Venera-Ponton, D. E., G. Díaz-Pulido, L. J. McCook y A. Rangel- Campo. 2011. Macroalgae reduces growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series* 421:109-115.

Vermeij, M. J. A., I. Van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hörnlein, S. M. Vonk y P. M. Visser. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *Plos ONE* 5:1-7.

Zamorano, P. y G. E. Leyte-Morales. 2009. Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 38:7-28.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

El dominio geológico e histórico de los corales demuestra que no son fácilmente superados por las algas (Pandolfi, 1999). Sin embargo, los recientes disturbios dentro de los arrecifes de coral (pesca, eutrofización y el cambio climático) han llevado a el dominio de las algas sobre los corales en los arrecifes degradados (Hughes et al., 2007). Los impactos locales ocasionados por el hombre como la pesca y la eutrofización en los ambientes marinos afectan de forma sustancial la biomasa, la abundancia y la composición de las especies (Burkepile y Hay, 2006; Vermeji et al., 2010; Smith et al., 2010). Es evidente que estos factores alteran las interacciones con las algas en los arrecifes (McCook, 1999; Jompa y McCook, 2002). Este hecho también es importante, porque la mayoría de los estudios se han realizados sobre arrecifes que han experimentado significativos impactos humanos a nivel local, dejando una clara falta de información sobre cómo son las interacciones biológicas en un sistema intacto. La gran biodiversidad de los arrecifes de coral de todo el mundo complica aún más la investigación, ya que cada especie de coral o de alga tiene probablemente una respuesta única a cualquier factor de estrés particular (Barott et al., 2011). La interacción microbiana coral-alga es una complicación que apenas ha sido abordada en estudios sobre la competencia coral-alga y que es de suma importancia para detallar la relación entre ambos componentes (Bonaldo y Hay, 2014).

Varios investigadores han establecido que el recurso limitante entre los organismos bentónicos es el espacio y que la competencia por este recurso juega un importante papel en la forma como se estructuran estas comunidades biológicas (Lang y Chornesky, 1990; McCook, 1999; Jompa y McCook, 2002). También reconocen que entre los corales y algas

es posible se encuentre el rol más importantes para establecer la dinámica de la comunidad (Jompa y McCook, 2003; Bonaldo y Hay, 2014). Es así que en este estudio tomamos como punto focal la interacción entre el coral *P. capitata* y los céspedes algales para conocer si esta interacción es de competencia o no.

En este trabajo, comparamos las tasas de crecimiento de *P. capitata* y de los céspedes algales, que de manera natural se encuentran en contacto, bajo diferentes condiciones, con el fin de caracterizar los efectos de cada una de estas variables, y al final contestar la pregunta sobre si hay competencia en coral-alga y en particular si existe la competencia entre *P. capitata* y los céspedes algales en Las Gatas, Zihuatanejo.

Esta tesis describe principalmente dos aspectos generales de esta interacción *P. capitata* y el césped algal: el efecto que tiene sobre la tasa de crecimiento que se presente un espacio clareado entre ambos grupos a lo largo de un año de muestreos y el efecto sobre la tasa de crecimiento de las ramas de *P. capitata* después de ser expuestas a diferentes grados de estrés con el césped algal.

Se encontró que los datos no son concluyentes para afirmar que la interacción entre *P. capitata* y los céspedes algales es de competencia. En ambos experimentos observamos que *P. capitata* mantiene su crecimiento aun cuando está en contacto con los céspedes algales. Barott et al. (2012) observaron que los céspedes algales pueden transferir metabolitos que inhiben el crecimiento del coral y que bajo ciertas condiciones de estrés ambiental o de posibles enfermedades en el coral, es cuando el césped algal puede sobrecrecer al coral. Nosotros, a lo largo de los experimentos, no observamos sobrecrecimiento del césped algal sobre el coral. Lo que indicaría, según McCook et al. (2001), que el coral *P. capitata* es el competidor dominante en esta comunidad coralina. Sin

embargo, al evaluar el crecimiento del césped algal, éste mantiene su tasa de crecimiento sin, aparentemente, verse afectado por la presencia del coral *P. capitata*.

Connell (1983) y Lang y Chernosky (1990) determinaron que la interacción entre corales y algas es del tipo de la competencia interespecífica, es decir, la presencia de alguno de los competidores reduce el crecimiento del otro. Para probar esta aseveración era necesario manipular a ambas especies o grupos involucrados, de forma directa y constatar que se veían afectados ante la presencia del competidor. Sin embargo, con el surgimiento de nuevas metodologías, y conociendo y aceptando que existen múltiples factores que pueden afectar a ambos competidores (corales y algas), se han planteado nuevas explicaciones a la presencia de ambos competidores dentro de una comunidad (Buenau et al., 2011; Barott y Rohwer, 2012).

Los datos sugieren que, si existe la competencia entre *P. capitata* y los céspedes algales, ésta está mediada por un factor que no se pudo alcanzar a en este trabajo. Es posible, entonces, que la interacción que tienen corales y algas sea la coexistencia. Si esto es así, es también posible que haya algún factor que permite que ambos (coral-alga) no tengan efecto directo sobre el otro como lo predice la competencia clásica (Chesson, 2000).

Explicar la coexistencia entre especies que aparentemente han competido durante mucho tiempo es un punto importante para la ecología de comunidades. La coexistencia puede ser el resultado de la competencia de dos especies que no se encuentran en su punto más crítico en el ambiente. Comprender que las especies coexistan, en lugar de ser excluidas, puede ser un punto crucial y una aparente paradoja en las interacciones biológicas para las comunidades (Laird y Schamp, 2006). Para los corales y las algas, factores como la herbivoría, podrían explicar que la presión de competencia entre ambos no

es tan grande como para excluir al otro y que permita la coexistencia como un estado de la competencia (Cadotte et al., 2006). Sin embargo, es posible que no sea el único de los factores que ayude a mediar esta competencia (Amarasekare, 2003; Cadotte et al., 2006; Buenau et al., 2012).

Amarasekare (2003) dice que la Teoría de la competencia por el espacio ha hecho grandes avances en la comprensión de la coexistencia competitiva en los ambientes a nivel teórico, pero que aún falta mucho por avanzar en la fase empírica o experimental, por lo que sugiere trabajar con los modelos biológicos que pueden ayudar a explicar mucha de la teoría de la competencia y la coexistencia, y sugiere que las comunidades bentónicas, en especial los corales, son excelentes modelos para hacerlo.

Por otro lado, existen factores microambientales que no consideramos en este estudio que pueden ser vitales para describir la interacción entre corales y algas y que podrían explicar mejor el proceso de competencia que aún sostienen muchos investigadores (Barott y Rohwer, 2012). Al dañar el holobionte del coral se promueve la invasión y crecimiento de uno sobre el otro, invadiendo con microbios el tejido coralino debilitado, lo que permite el crecimiento de algas filamentosas (Vermeji et al., 2010). Esta ocurrencia se ha asociado en mayor medida con arrecifes de coral que se encuentran en una degradación clara. Sería interesante la evaluación del papel de los microbios en la competencia coral-alga e incorporar la dinámica microbiana en la ecología de los arrecifes bentónicos para ayudar a identificar las estrategias para detener y revertir el daño del coral (Barott y Rohwer, 2012).

Uno de los puntos más relevantes del trabajo aquí presentado es la implementación experimental en el campo. Este tipo de experimentos se ven constantemente amenazados por la posibilidad de perder muestras, pues al encontrarse en el ambiente están expuestos a

fuertes corrientes o a visitantes curiosos. En nuestro primer año de experimentos, se perdió casi la mitad de las unidades experimentales debido a la presencia de turistas y pescadores de abulón. Esto disminuyó nuestros seguimientos. Sin embargo, consideramos de relevancia el trabajo *in situ* ya que nos permite tener un mejor panorama de lo que está ocurriendo, sin embargo, para futuras investigaciones sugerimos algunos cambios en el diseño experimental, como aumentar el número de unidades muestrales y en el seguimiento de los datos, aumentando la frecuencia de la toma de los datos.

Otro punto importante a considerar en el diseño experimental es la importancia de evaluar el establecimiento de las larvas del coral *P. capitata* en los espacios que se encuentran clareados, pues es posible que la competencia directa se encuentre en un estado de vida diferente al que nosotros evaluamos. En organismos con estadios de vida largos, la competencia puede darse en uno de esos estadios de vida como el de larva para los corales. Una vez que se ha superado este estadio, es entonces que los adultos coexisten en lugar de competir (Moll y Brown, 2008; Laird y Schamp, 2015).

Sin duda el trabajo futuro para conocer las dinámicas de interacción en las comunidades bentónicas, no sólo se va a limitar a la interacción coral-alga, sino que empezará a centrarse en el papel que juega la interacción alga-alga, alga-esponja y varias otras más, en los que los corales son el principal componente de una compleja red de interacciones biológicas en los arrecifes de coral (Barott y Rohwer, 2012).

Las comunidades marinas de aguas poco profundas están siendo gravemente afectadas en todo el mundo por la contaminación, la destrucción del hábitat y la pesca excesiva entre otros más (Hughes et al., 2007). Los estudios de las interacciones entre corales y algas son importantes para conocer la dinámica local de estas comunidades bentónicas. Nuestros resultados tienen implicaciones importantes para la comprensión de

las fuerzas que dan forma a la variación espacial de las comunidades coralinas, así como para la conservación y gestión de los elementos que ayudan a mantener la diversidad (Witman et al., 2004).

1. Por lo anterior, se formulan las siguientes conclusiones finales: Nuestros datos no fueron concluyentes para evaluar la interacción entre el coral *P. capitata* y los céspedes algales, como una interacción de competencia directa por contacto.
2. El coral *P. capitata* no fue inhibido en su tasa de crecimiento en ninguno de los tratamientos de ambos experimentos. Sin embargo, cuando se encontraba frente a una zona clareada (donde se removió el césped algal o sobre un espacio de plástico sin algas) la tasa de crecimiento fue mayor a la de cuando está en contacto con el césped algal.
3. La tasa de crecimiento de los céspedes algales se mantuvo constante, y únicamente aumentaba cuando se clareaba (remoción del césped algal), pero sólo hasta que se encontraba en contacto con el coral *P. capitata*. Una vez que estaba en contacto con el coral, su tasa de crecimiento se torna constante.
4. Las situaciones de estrés a las que expusimos al coral *P. capitata* no afectaron su tasa de crecimiento y tampoco facilitaron el crecimiento del césped algal sobre el tejido coralino.

Para trabajos futuros se sugiere que se considere el microambiente y el holobionte particular de cada especie de coral y de algas, así como aumentar el número de réplicas y disminuir el tiempo de toma de datos.

Realizar trabajo de campo en estudios como el que nosotros planteamos, involucra una gran cantidad de recursos humanos y económicos, por lo tanto su contribución al conocimiento científico es ayudar a enriquecer la experiencia de futuros investigadores en

este campo. Muchas veces el trabajo de campo se considera solo como el proceso de búsqueda de datos, sin embargo involucra el desarrollo de conocimiento previo para obtener los mejores resultados.

Particularmente, esta investigación aporta a la comprensión de la dinámica de dos de los principales elementos que conviven en una comunidad arrecifal, y ante problemas relacionados con el aumento de las actividades humanas a nivel local y los posibles cambios regionales en un inminente escenario de cambio climático, este estudio abona en la importancia de ir conociendo a cada población de individuos para detectar cambios que pueden ser importantes para todos.

Literatura Citada

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.

Barott, K.L y F.L. Rohwer. 2012. Unseen players shape benthic competition on coral reefs. *Trends in Microbiology* 20(12): 621-628.

Barott, K.L., B. Rodriguez-Mueller, M. Youle, K.L. Marhaver, M.J.A. Vermeji, J.E. Smith y F.L. Rohwer. 2011. Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Environmental Microbiology* 13(5): 1192-1204.

Bonaldo, R.M. y M.E. Hay. 2014. Seaweed-Coral interactions: variance in seaweed allelopathy, coral susceptibility, and potential effects on coral resilience. *PLoS ONE* 9 (1): e85786.

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2011. Local interactions drive size dependent space competition between coral and crustose coralline algae. *Oikos* 120: 941-949.

Buenau, K.E., N.N. Price y R.M. Nisbet. 2012. Size dependence, facilitation, and microhabitats mediate space competition between coral and crustose coralline algae in a spatially explicit model. *Ecological Modelling* 237-238: 23-33.

Burkepile, D.E. y M.E. Hay. 2006. Herbivore vs. nutrient control or marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology* 87: 3128-3139.

Cadotte, M.W., D.V. Mai, S. Jantz, M.D. Collins, M. Keele y J.A. Drake. 2006. On testing the competition-colonization tradeoff in a multispecies assemblage. *American Naturalist* 168: 704-709.

Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211-237.

Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*. 122:661-696.

Hughes, T.P., M.J. Rodrigues, D.R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L. McCook, N. Moltschaniwskyj, M.S. Pratchett, R.S. Steneck, y B. Willis. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17: 360-365.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and Brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47: 527-534.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and Brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47: 527-534.

Jompa, J. y L.J. McCook. 2003. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.

Laird, R.A. y B.S. Schamp. 2006. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *American Naturalist* 168: 182-193.

Laird, R.A. y B.S. Schamp. 2015. Competitive intransitivity, population interaction structure and strategy coexistence. *Journal of Theoretical Biology* 365: 149-158.

Lang, J.C. y E. A. Chornesky. 1990. Competition between scleractinian reef corals: a review of mechanisms and effects. *Ecosystems World* 25: 209–252.

McCook L.J., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.

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

Moll, J. D. y J.S. Brown. 2008. Competition and coexistence with multiple life-history stages. *The American Naturalist* 171(6): 839-843.

Pandolfi, J.M. 1999. Response of Pleistocene coral reefs to environmental change over long temporal scales. *American Zoology* 39:113-130.

Smith, J. E., S. Murrain, R. A. Edwards, D. Obura, O. Santos, E. Sala, S. A. Sanding, S. Smriga, M. Hatay y F. L. Rohwer. 2010. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835–845.

Vermeji, M. J. A., I. van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hornlein, S. M. Vonk y P. M. Visserl. 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.

Witman, J.D., R.J. Etter y F. Smith. 2004. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: A global perspective. *PNAS*. 101(44): 15664-15669.

APÉNDICES

Apéndice 1

Método de esferas de escayola.

Para medir el movimiento del agua se utilizó el método de las esferas de escayola, el cual ha sido empleado con anterioridad en el estudio de comunidades bentónicas como fanerógamas marinas (Gambi et al., 1989) esponjas (Carballo et al., 1996) entre otros.

Estas esferas se prepararon en el laboratorio usando una mezcla de yeso piedra “super dent” tipo alfa, se dejaron secar a 60 °C durante 24 h, se codificaron, y se pesaron. Posteriormente, durante cada muestreo, se sujetaron 4 esferas de escayola de 5 cm diámetro en cada una de las estructuras (Fig. I). Después de dejarlas expuestas por un periodo de tiempo que osciló de 1 a 2 días, se llevaron al laboratorio y tras secarlas nuevamente, se registró su peso final.

El movimiento de agua se calculó mediante la pérdida de peso de las esferas de escayola provocada por el movimiento del agua durante un periodo de tiempo determinado (estandarizado a 24 h), para calcular así el desgaste promedio en cada hábitat. Para esto, asumimos que la disminución de la masa de cada esfera está linealmente relacionada con el movimiento de agua, y que la diferencia entre el peso inicial y el final es independiente de la dirección y velocidad del flujo. Adicionalmente, se tuvo especial cuidado en descartar la pérdida de masa de las esferas debido a su capacidad de disolución en agua a una temperatura dada.

Se calibró el desgaste a diferentes temperaturas y en ausencia de corriente, mediante un experimento en el que se sumergieron en agua de mar las esferas durante 24 h a temperaturas constantes de 21, 25 y 30 °C (datos no publicados), de manera que se pudo construir la siguiente ecuación:

$$Mt = 0.0178(T^{\circ}) + 3.7337$$

Donde: Mt = la pérdida de masa de las esferas debido a su disolución; T° = temperatura del medio donde fueron expuestas.

Posteriormente, en cada esfera se restó el valor de Mt a su pérdida de su masa, y de esta manera, se obtuvo el desgaste neto causado por el movimiento de agua. Este desgaste fue transformado a porcentaje, considerando el peso inicial de la esfera como el 100%.

El parámetro calculado fue desgaste (% día⁻¹) promedio por cada hábitat y época muestreada.



Figura.1. Bolitas de escayola en las zonas de muestreo. Bahía Las Gatas Zihuatanejo, Guerrero México.

Carballo, J.L., S.A. Naranjo y J.C. García-Gómez. 1996. Use of marine sponges as stress indicators in marine ecosystems at Algeciras Bay (southern Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress Series* 135: 109-122.



Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano

Algal turfs colonization effect on *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) growth at Mexican tropical Pacific

Norma A. Corado-Nava^{1✉}, Dení Rodríguez² y Gerardo Rivas³

¹Programa de Doctorado en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

²Laboratorio de Ficología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

³Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

✉ normacr@gmail.com

Resumen. Los disturbios ocurridos en los arrecifes coralinos incrementan la competencia por espacio entre organismos. Nuestro estudio evaluó el efecto de los céspedes algales en el crecimiento y supervivencia del coral *Pocillopora capitata* al unir ramas muertas —colonizadas por algas— y vivas con ramas vivas del coral en 2 tipos de adhesión —lateral y apical—, en 2 temporadas —lluvias y secas—, en el Pacífico tropical mexicano. La información se obtuvo a través de la comparación de fotografías entre el inicio y final del experimento para cada temporada. Los resultados muestran que el crecimiento de las ramas de *P. capitata* no cambió de manera significativa, a pesar de la manipulación, las lesiones —corte y adhesión apical— y el contacto con los céspedes algales. Obtuvimos valores de supervivencia para las ramas de coral entre el 65 y el 100%. Así, en nuestros resultados y en los de otros trabajos se ha encontrado que el rápido crecimiento, la capacidad de resistir a la manipulación y al sobrecrecimiento de los céspedes algales, e incluso sobrecrecerlos con tejido coralino nuevo, además de que nuestra especie proviene de una familia útil en la recuperación de los arrecifes, sugieren que *P. capitata* puede ser utilizada en proyectos de restauración en las comunidades coralinas degradadas del Pacífico tropical mexicano.

Palabras clave: competencia alga-coral, algal, corales ramificados, interacciones ecológicas.

Abstract. The disturbances on coral reefs increase the competition for space between organisms. This study evaluated the effect of algal turfs on the growth and survival of the coral *Pocillopora capitata*. The experimental work was to unite dead branches —colonized by algae— and live with live coral branches in 2 types of adhesion —lateral and apical—, in 2 seasons —rainy and dry— in the Mexican tropical Pacific. The information was obtained through comparative pictures between the start and end of the experiment for each season. The results show that the coral branches growth did not change significantly despite the manipulation, the injuries —apical cut and adhesion— and by contact with algal turfs, survival values obtained for the branches of coral between 65 and 100%. Thus, the results presented here, and the results of other studies have found some qualities of *P. capitata* as rapid growth, ability and to manipulation resistance, also the turf algae overgrowth resistance, and in addition their membership to a family used in the recovery of reefs make to this species useful in restoration projects, in degraded coral communities of the Mexican tropical Pacific.

Key words: coral-algal competition, algal, branching corals, ecological interactions.

Introducción

Los disturbios naturales y antropogénicos a los que están expuestos los arrecifes de coral disminuyen los microhábitats y refugios para los diferentes habitantes

de estos ecosistemas, lo que aumenta la posibilidad de que los diversos grupos de organismos compitan por los pocos espacios disponibles (Bell et al., 1991), afectando la composición de las especies en la comunidad. Por ejemplo, los disturbios disminuyen la cobertura de los corales escleractínios, ya sea por pérdida de tejido vivo y la mortalidad parcial o total de las colonias (Mumby et al., 2005).

Las respuestas de las interacciones entre corales y algas pueden ser variables, dependiendo de los mecanismos involucrados y de la morfología y la fisiología de ambos organismos (Jompa y McCook, 2002a; Titlyanov et al., 2007). Generalmente, se asume que las algas pueden colonizar a los corales si éstos se encuentran fisiológicamente debilitados por diversos disturbios (Jompa y McCook, 2002b; Titlyanov et al., 2007). Por ejemplo, si la proliferación de las algas debida a la ausencia de herbívoros y/o a cambios bruscos en el ambiente se mantienen por mucho tiempo, también es posible la muerte parcial de los corales con muy poca probabilidad de recuperación (Díaz-Pulido y McCook, 2002, 2004; Jompa y McCook, 2003). Sin embargo, las algas pueden ser capaces de estresar y colonizar a los corales (Quang-Young y Espinoza-Avalos, 2006). Las algas pueden afectar directa o indirectamente el crecimiento de los corales a través de diversos mecanismos como la abrasión, el sobrecrecimiento, el sombreado y la alelopatía (Jompa y McCook, 2003; Nugues y Bak, 2006; Titlyanov et al., 2007; Venera-Ponton et al., 2011), y es muy probable que los efectos sean especie-específicos (Nugues y Bak, 2006).

Otra condición que debilita a los corales es el aumento de lesiones; es decir, la remoción de tejido o esqueleto coralino, provocada por agentes físicos y/o biológicos como tormentas, incremento de la temperatura del agua, aumento de la turbidez, altas tasas de sedimentación, ramoneo de herbívoros y aumento de actividades humanas, por mencionar algunos ejemplos, lo que puede promover la colonización algal o producir la mortalidad parcial o total de las colonias (Box y Mumby, 2007; Fung et al., 2011). Por ejemplo, las lesiones artificiales infringidas en *Montastraea annularis* (taxón denominado actualmente como *Orbicella annularis*) fueron principalmente colonizadas por céspedes algales (Alvarado y Acosta, 2009).

En contraparte, los corales también pueden afectar el crecimiento de las algas (Jompa y McCook, 2002a; Nugues et al., 2004). El coral *Porites cylindrica* afecta el crecimiento del alga *Lobophora variegata* (Jompa y McCook, 2002a), mientras que *O. annularis* fue capaz de crecer sobre los céspedes algales (Vermeij et al., 2010).

En el Pacífico tropical mexicano la estructura general de las comunidades arrecifales es bastante homogénea y está constituida, principalmente, por colonias del género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla, 1993, 2003). Dentro de los arrecifes del Pacífico tropical mexicano, los de la región de Ixtapa-Zihuatanejo están entre los mejor preservados (Leyte-Morales et al., 2006). En esta región también se han registrado alrededor de 150 especies de algas, incluidas aquellas formadoras de céspedes (Salcedo-Martínez et al., 1988; López, 2001).

Los corales del género *Pocillopora* son ramificados, resistentes y de rápido crecimiento. El crecimiento de las partes apicales de las ramas —con yemas de crecimiento— son estimuladas al ser consumidas o ramoneadas (Glynn y Wellington, 1983; Reyes-Bonilla, 2003; Reyes-Bonilla et al., 2005). Estos corales ramificados extienden su cobertura a lo largo de la fragmentación y una vez que los fragmentos se fijan, éstos crecen rápidamente al inicio del proceso (Jompa y McCook, 2002b). García-Ocampo (2005) estudió en esa misma región de Ixtapa-Zihuatanejo, la dinámica y estructura de tallas de reclutas, y determinó una distribución mayoritariamente aleatoria de las colonias, dominando las de talla pequeña, sugiriendo una baja sobrevivencia de las colonias grandes de las especies del género *Pocillopora*, como resultado de las múltiples actividades que se realizan en esta zona.

En la localidad de Las Gatas, Zihuatanejo, debido a su fácil acceso, se realizan múltiples actividades turísticas y de recreo, así como acciones de desprendimiento de las colonias de coral para obtener bivalvos (obs. pers.), por lo que es considerada como una de las playas con mayor impacto negativo (Zamorano y Leyte-Morales, 2009).

El objetivo de este estudio fue evaluar experimentalmente el efecto de los céspedes algales en la supervivencia y el crecimiento, en una de las especies de corales más abundantes en el Pacífico tropical mexicano, *P. capitata*, con base en el supuesto de que las colonias de corales sometidas a fuertes y diversos impactos serían más susceptibles a la colonización algal.

Materiales y métodos

Área de estudio. El trabajo se llevó a cabo en playa Las Gatas (17°37' 16.8" N, 101°33' 08.55" O), localizada en la porción sur de la bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México (Fig. 1). El clima en la región es de tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano y se observan 2 temporadas climáticas bien marcadas: la de secas, de noviembre a abril y la de lluvias, de mayo a octubre (Salcedo-Martínez et al., 1988).

Playa Las Gatas alcanza 600 m de amplitud con orientación E-O y está dividida por un enrocamiento (pretil) que encierra la porción sureste de la ensenada (parte interna) y la separa de la porción noroeste (parte externa). La comunidad de corales se encuentra aproximadamente a unos 150 m al noreste del pretil, siendo *P. capitata* la especie de coral ramificado dominante. El área de muestreo está delimitada por el pretil en la porción más cercana a la costa y por el arenal en el otro extremo, con profundidades entre 3 y 5 m.

Diseño experimental. El trabajo experimental para evaluar la supervivencia y el crecimiento de *P. capitata* al competir por espacio con los céspedes algales, se llevó a cabo con



Figura 1. Mapa del área de estudio en playa Las Gatas, bahía de Zihuatanejo, Guerrero, México.

base en 4 tratamientos durante las temporadas de lluvias (de julio a noviembre de 2007) y secas (de noviembre de 2007 a junio de 2008). El crecimiento y la supervivencia fueron evaluados con fotografías obtenidas al inicio y al final del experimento para cada temporada.

El proceso consistió en fijar lateral y apicalmente fragmentos de coral vivo —sin algas— y muerto —cubiertos por céspedes algales— a ramas de coral sano, basado en 4 tratamientos (Fig. 2). En el tratamiento 1 (T_1), fue adherido lateralmente un fragmento muerto colonizado por algas a una rama sana (Fig. 2B); en el tratamiento 2 (T_2), fue unido de manera lateral un fragmento con tejido coralino vivo y sin algas a una rama sana; en el tratamiento 3 (T_3), un fragmento muerto colonizado por algas fue adherido a la parte apical de una rama sana (Fig. 2A); y en el tratamiento 4 (T_4), un fragmento con tejido coralino vivo fue unido a la parte apical de una rama sana (Figs. 2B, C). Para los tratamientos donde se unió apicalmente el fragmento, se hizo un corte en la punta de la rama de coral de la colonia. El número de unidades experimentales para cada tratamiento se presenta en el cuadro 1.

Los fragmentos de coral muerto y colonizados por algas fueron obtenidos del fondo, mientras que los fragmentos de coral vivos se extrajeron de otra colonia de la misma especie. Los fragmentos o ramas de corales vivos y muertos midieron entre 5 y 15 cm de largo. No se requirió permiso de recolecta, debido a que no es una especie protegida; sin embargo, con el fin de no impactar la comunidad, se hicieron las réplicas mínimas necesarias para que fueran representativas.

Obtención de datos. En las fotografías obtenidas se utilizó una tabla de poliestireno reticulada para determinar la línea inicial del crecimiento del tejido coralino en las ramas de coral vivo y el crecimiento algal para el caso de los tratamientos con fragmentos muertos. La comparación de las fotografías —inicio y final del experimento— fue evaluada para lluvias (140 días) y secas (190 días). Las fotografías fueron analizadas con el software Sigma Scan Pro versión 5.0 para estimar el área de crecimiento del tejido coralino o el avance de las algas. Con las fotografías se calculó el total de la superficie de crecimiento coralino o algal en centímetros cuadrados y después se dividió entre el número de días que duró cada tratamiento para obtener el promedio del crecimiento diario. Posteriormente, se multiplicó por 30 días para obtener el crecimiento mensual y, así, estandarizar los datos para ambas temporadas en $\text{cm}^2 \text{mes}^{-1}$.

Análisis estadísticos. Los porcentajes de supervivencia de cada temporada fueron analizados a través de una prueba de comparación de proporciones. Los datos de crecimiento se evaluaron con un análisis de varianza de una vía no paramétrico (Prueba de Kruskal-Wallis) y, posteriormente, con una prueba de comparación múltiple de rangos (Prueba de Dunn). Todos los análisis se realizaron en el software Statistica versión 10.

Resultados

Supervivencia y crecimiento del coral. La supervivencia de la temporada de lluvias (90.6%; $n=32$) fue mayor a la temporada de secas (73%; $n=64$; $p=0.05$) (Cuadro 1). Respecto al crecimiento de tejido coralino, en la temporada de lluvias hubo un efecto significativo de las condiciones experimentales —tipo de adhesión de fragmentos con y sin colonización algal— en el crecimiento del coral ($p<0.05$); es decir, las ramas del T_4 —fragmento vivo colocado apicalmente— tuvieron un mayor crecimiento coralino que las del T_3 —fragmento muerto con algas colocado apicalmente—, con un crecimiento de $4.06 \text{ cm}^2 \text{mes}^{-1}$ vs. $0.78 \text{ cm}^2 \text{mes}^{-1}$, respectivamente ($p<0.05$) (Fig. 2B). En la temporada de secas también se obtuvo una diferencia significativa en las condiciones experimentales entre el tipo de adhesión del fragmento con y sin colonización algal, en el crecimiento del coral, donde son significativamente

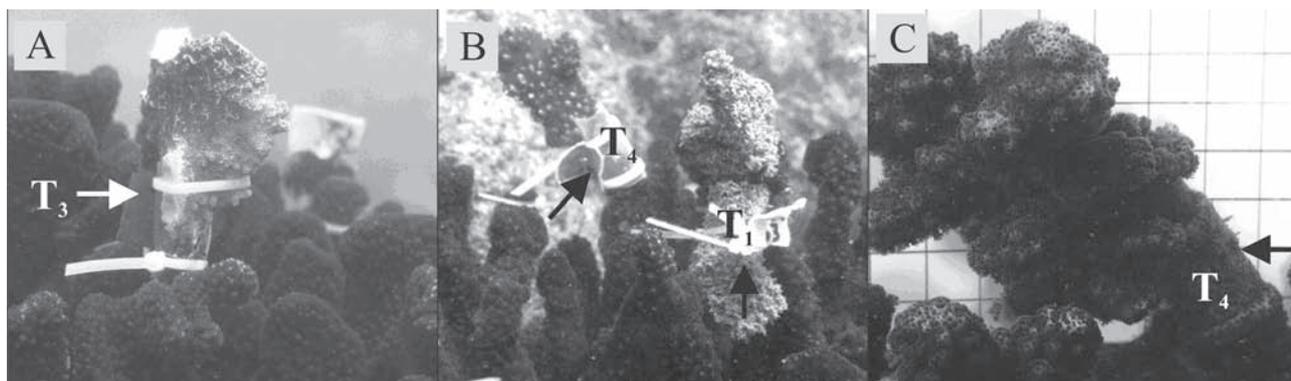


Figura 2. Tratamientos en las colonias de *Pocillopora capitata*. A) Tratamiento T₃; B) tratamiento T₄ y T₁; C) tratamiento T₄, crecimiento de tejido coralino sobre la superficie de la manguera de plástico que une una rama viva a una rama de la colonia de coral con lesión apical.

distintos ($p < 0.05$). Las ramas del tratamiento T₁ —fragmento muerto adherido lateralmente— tuvieron un menor crecimiento comparado a las ramas del T₄ —fragmento vivo adherido apicalmente—, con crecimientos de $1.92 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ vs. $6.09 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$, respectivamente ($p < 0.05$) (Fig. 2C).

Crecimiento algal. En las 96 ramas de coral de los 4 tratamientos experimentales no hubo colonización algal sobre el tejido coralino. En 82 ramas se mantuvo la cobertura algal sin cambios aparentes —respecto al inicio de cada experimento— y en los 14 restantes hubo crecimiento de tejido coralino que incluso cubrió a las algas de los fragmentos muertos adheridos.

Discusión

La interacción entre los corales y las algas es variable y compleja; por un lado las algas, en su carácter de

oportunistas, pueden sobrecrecer al coral sólo en condiciones de debilitamiento causado por factores de estrés externos (McCook, 2001), favoreciendo su proliferación (Díaz-Pulido y McCook, 2002; 2004; Jompa y McCook, 2003). En este estudio, a pesar de que sobre las ramas del coral *P. capitata* se introdujeron factores estresores —adhesión y corte, según fuera el tratamiento—, para provocar el debilitamiento del coral y promover la colonización algal, en ninguno de los tratamientos se observó colonización algal sobre las ramas de coral. Estos resultados sugieren que *P. capitata* es altamente resistente a la adhesión y fragmentación, como sucede con *Acropora palmata* que, a pesar de los continuos impactos antropogénicos y/o ambientales, mantiene su crecimiento relativamente constante (Jordan-Dahlgren, 1992). Estudios en corales masivos han mostrado resultados no concluyentes sobre la superior capacidad competitiva de los corales sobre las algas en ausencia de estresores o disturbios (McCook,

Cuadro 1. Efectos de los céspedes algales en las ramas de *P. capitata* para ambas temporadas (lluvias y secas)

Tipos de adhesión	Temporadas							
	Lluvias†				Secas‡			
	Lateral		Apical		Lateral		Apical	
Tipos de fragmentos	muerto	vivo	muerto	vivo	muerto	vivo	muerto	vivo
Tratamiento	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
Número de unidades experimentales	8	8	8	8	16	16	16	16
Supervivencia %	87.5	88	100	88	75	65	65	87.5
Promedio crecimiento de coral ($\text{cm}^2 \text{ mes}^{-1}$)	2.01 ± 0.13	2.02 ± 0.26	$0.78^* \pm 0.05$	$4.06^* \pm 0.36$	1.92 ± 0.08	3.63 ± 0.19	3.32 ± 0.26	6.09 ± 0.53
Promedio crecimiento de coral (cm mes^{-1})	1.41	1.42	0.8	2.01	1.4	1.9	1.8	2.5

†Lluvias: junio-noviembre, 2007 (140 días); ‡ secas: noviembre, 2007-julio, 2008 (190 días); * Diferencias entre tratamientos.

2001). Por ejemplo, se ha observado que *M. annularis* (taxón actualmente denominado como *O. annularis*), una importante especie constructora de arrecifes en el Caribe, fue capaz de desplazar a las algas con una tasa de crecimiento promedio de $0.12 \text{ mm } 3 \text{ semanas}^{-1}$, pero en el tratamiento con adición de nutrientes el efecto se revirtió y el césped algal sobrecreció a los corales en una tasa mayor de $0.34 \text{ mm } 3 \text{ semanas}^{-1}$, mostrando que a altas concentraciones de nutrientes las algas son los competidores dominantes (Vermeij et al., 2010).

Estudios con manipulación experimental han mostrado que los resultados de la interacción competitiva entre corales y algas pueden ser variables y específicos entre las especies involucradas (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; Vermeij et al., 2010; Venera-Ponton et al., 2011). Por ejemplo, el coral *Montastraea faveolata* (taxón denominado actualmente como *O. faveolata*) fue completamente sobrecrecido por un césped mixto de algas en aproximadamente 6-9 meses después de que las algas fueron adheridas al esqueleto del coral, probablemente por el sombreado producido por el césped y quizá por la acumulación de sedimento que ocasiona una especie de enterramiento del coral (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006). Otras especies como *Montastraea franski* (taxón denominado actualmente como *Orbicella franski*) y *Mycetophyllia aliciae* tuvieron alta capacidad competitiva, con bajo sobrecrecimiento por algas, no obstante, no se puede despreciar el hecho de que toda la información disponible sobre las interacciones coral-alga, es parcial y que no se puede extrapolar a largo plazo (Tanner, 1995; Nugues y Bak, 2006).

Por otra parte, los fragmentos con tejido de *P. capitata* que se fijaron con una técnica de mínima manipulación—adhesión de los fragmentos a ramas— tuvieron una supervivencia de hasta el 97%, mientras que en los que se usó una técnica más invasiva—corte apical y adhesión de fragmentos a ramas—, la supervivencia fue del 83% y con una tasa promedio del 80% para ambas temporadas. Además, estos corales tuvieron un crecimiento promedio de $2.21 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ (aproximadamente $1.4 \text{ cm } \text{mes}^{-1}$) en época de lluvias y $3.74 \text{ cm}^2 \text{ mes}^{-1}$ (aproximadamente $1.9 \text{ cm } \text{mes}^{-1}$) en secas. Nuestros resultados son menores a los registrados por Liñán-Cabello et al. (2011), donde la supervivencia de los fragmentos de *Pocillopora* spp. fue de 95.5% y la tasa de crecimiento coralino de aproximadamente $3.52 \text{ cm } \text{mes}^{-1}$ para una localidad de Colima con condiciones muy parecidas a las de nuestro sitio de estudio. Sin embargo, la tasa de crecimiento en *P. capitata* es mucho mayor a la documentada por Guzmán y Cortez (1989) para *P. damicornis* que fue de 21.3 mm en la estación seca (aproximadamente $0.42 \text{ cm } \text{mes}^{-1}$) que

fue la estación de mayor rendimiento en isla Caño en Costa Rica.

En las ramas de coral donde se adhieren fragmentos de coral vivo y muerto—sobrecrecidos por céspedes algales—, se observó que los que tenían fragmentos de coral vivo (T_2 y T_4) tuvieron un mayor crecimiento coralino, a diferencia de los que tenían fragmentos de coral muerto (T_1 y T_3) para ambas temporadas (Fig. 2). También, se observó un proceso de fusión entre el fragmento vivo implantado y la rama de coral receptora. Nuestros resultados fueron similares a los registrados por Liñán-Cabello et al. (2011) para la misma especie y por Díaz-Pulido et al. (2011) para *Acropora intermedia*. Ambos trabajos sugieren que este mecanismo de fusión puede ser una estrategia de fijación mecánica para la colonia, lo que promueve la ampliación de espacios para el establecimiento de organismos asociados a los corales.

En los tratamientos T_3 y T_4 (con lesión apical), los corales que tuvieron mayor crecimiento fueron los de T_4 en ambas temporadas (Figs. 3, 4) con respecto a los de la adhesión lateral. Esta respuesta puede ser resultado del corte apical, debido a que este tipo de lesión estimula las “yemas” que crecen mucho más rápido que el resto de las ramas (Reyes-Bonilla, 2003; Reyes-Bonilla et al., 2005). Dicho fenómeno se produce en condiciones naturales cuando el coral se fragmenta o cuando es ramoneado por herbívoros (Guzmán y Cortés, 1993).

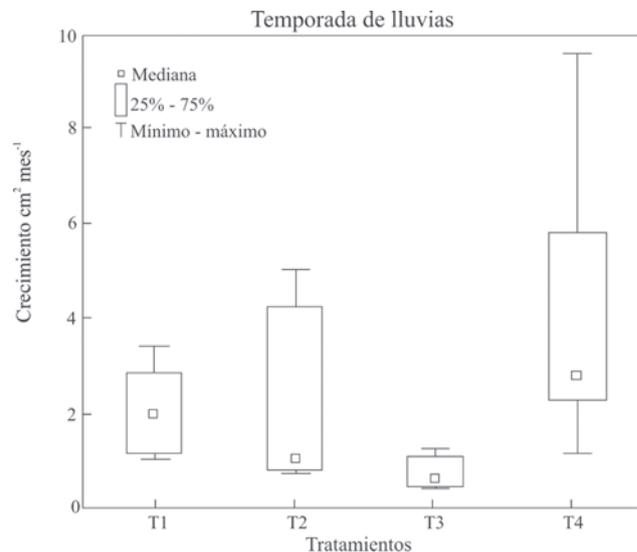


Figura 3. Crecimiento de tejido de *Pocillopora capitata* para los diferentes tratamientos. T_1) Adhesión lateral de una rama con algas a una rama sana; T_2) adhesión lateral de una rama viva a otra rama sana; T_3) adhesión apical de una rama con algas en una rama sana; T_4) adhesión apical de una rama viva a una rama sana. Datos de la temporada de lluvias (junio a noviembre del 2007).

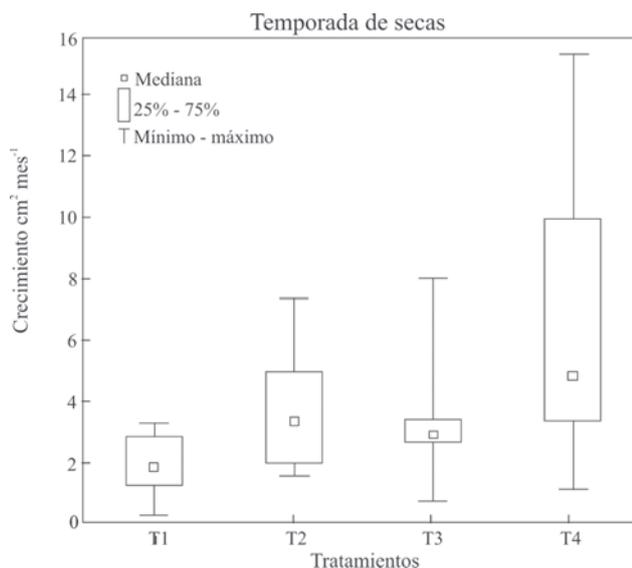


Figura 4. Crecimiento de tejido de *Pocillopora capitata* para los diferentes tratamientos. T₁) Adhesión lateral de una rama con algas a una rama sana; T₂) adhesión lateral de una rama viva a una rama sana; T₃) adhesión apical de una rama con algas en una rama sana; T₄) adhesión apical de una rama viva a una rama sana. Temporada de secas (de noviembre de 2007 a junio de 2008).

En la temporada de secas se encontró un mayor crecimiento coralino con respecto a la temporada de lluvias, excepto para el T₁ de la temporada de secas, con menor crecimiento. Este resultado concuerda con lo hallado para *P. damicornis* por Guzmán y Cortez (1989). Este hecho, se puede correlacionar con una reducción de la turbidez del agua en la época de secas, lo cual promueve el crecimiento coralino (Roy y Smith, 1971; Jompa y McCook, 2002b; Titlyanov et al., 2007).

Los resultados del presente estudio muestran que el crecimiento del tejido coralino de *P. capitata* no fue inhibido por el tipo de lesión y adhesión ni por la presencia de céspedes algales, ya que éstos no fueron capaces de colonizar al coral. Esta especie de coral puede ser altamente competitiva como se ha registrado para el resto de las especies del género *Pocillopora* en el Pacífico mexicano (Reyes-Bonilla, 2003). El coral *P. capitata* es una especie que responde favorablemente a los trasplantes y a diferentes tipos de manipulación, con una alta tasa de crecimiento (Liñán-Cabello et al., 2011). Además, las especies de la familia Pocilloporidae son usadas para la recuperación de las comunidades arrecifales, debido a su rápido crecimiento (Edwards y Gomez, 2007). El rápido crecimiento y la capacidad de resistir a la manipulación y de resistir al sobrecrecimiento de los céspedes algales, e incluso sobrecrecerlos con tejido coralino nuevo, así como

provenir de una familia que contribuye a la recuperación de los arrecifes, sugieren que *P. capitata* puede ser utilizada en proyectos de restauración para la región de Zihuatanejo. En síntesis, nuestro trabajo contribuye al conocimiento de la diversidad de respuestas encontradas en las interacciones entre corales y algas, donde los corales tuvieron la capacidad de sobrecrecer a las algas y resaltar la capacidad de esta especie de coral para resarcir el deterioro de las comunidades coralinas del Pacífico mexicano.

Agradecimientos

Estamos en deuda con C. Candelaria, J. M. Oseguera, G. Hernández y N. A. López por la considerable ayuda con el trabajo de campo; con la Dra. M. B. I. Escandón, por la revisión del manuscrito y con I. Ruiz-Boijseaneau por el apoyo técnico brindado en la elaboración de esta publicación. Agradecemos al Programa de Doctorado del Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM. NACN agradece al Conacyt por la beca de doctorado otorgada. Este manuscrito forma parte de la tesis doctoral de la primera autora y constituye un requisito para la obtención del grado de Doctora en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. Asimismo, los autores agradecen el trabajo cuidadoso y constructivo que hicieron los revisores anónimos y el editor de la revista.

Literatura citada

- Alvarado, C. E. y A. Acosta. 2009. Lesiones naturales y regeneración de tejido en ramets del coral *Montastraea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en un arrecife degradado del Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical* 57:939-954.
- Bell, S. S., E. D. McCoy y H. R. Mushinsky. 1991. Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, New York. 438 p.
- Box, S. J. y P. J. Mumby. 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series* 342:139-149.
- Díaz-Pulido, G. y L. J. McCook. 2002. The fate of blanched corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 232:115-128.
- Díaz-Pulido, G. y L. J. McCook. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23:225-233.
- Díaz-Pulido, G., M. Gouezo, B. Tilbrook, S. Dove y K. Anthony. 2011. High CO₂ enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecology Letters* 14:156-162.
- Edwards, A. J. y E. D. Gomez. 2007. Reef restoration concepts and guidelines: making sensible management choices in the face of uncertainty. *Coral Reef Targeted Research and Capacity Building for Management Program*, St. Lucia, Queensland. 44 p.

- Fung, T., R. M. Seymour y C. R. Johnson. 2011. Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. *Ecology* 92:967-982.
- García-Ocampo, M. R. 2005. Patrones de reclutamiento de las colonias juveniles de coral del género *Pocillopora* Lamarck 1816 (Anthozoa: Scleractinia) en cinco localidades de Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero, México. Tesis, Universidad del Mar. Oaxaca. 56 p.
- Glynn, P. W y G. M. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galápagos. University of California Press, Berkeley. 312 p.
- Guzmán, H. M. y J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinia corals in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science* 44:1186-1194.
- Guzmán, H. M. y J. Cortés. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Revista de Biología Tropical* 41:535-557.
- Jompa, J. y L. J. McCook. 2002a. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrical*) and brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47:527-234.
- Jompa, J. y L. J. McCook. 2002b. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271:25-39.
- Jompa, J. y L. J. McCook. 2003. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258:87-95.
- Jordán-Dahlgren, E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bulletin of Marine Science* 51:104-117.
- Leyte-Morales, G. E., L. M. Hernández-Ballesteros, R. A. López- Pérez, H. Reyes- Bonilla y L. E. Calderón-Aguilera. 2006. Arrecifes coralinos de las costas de Guerrero: Ixtapa-Zihuatanejo. *Memorias del III Congreso Mexicano de Arrecifes de Coral, SOMAC, Cancún, Quintana Roo*. 92 p.
- Liñán-Cabello, M., L. A. Flores-Ramírez, M. A. Laurel-Sandoval, E. García, O. Soriano y M. A. Delgadillo-Nuño. 2011. Acclimation in *Pocillopora* spp. during a coral restoration program in Carrizales Bay, Colima, Mexico. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology* 44:61-72.
- López, N. 2001. Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de playa La Ropa, Zihuatanejo, Gro. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 169 p.
- 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.
- Mumby, P. J., N. L. Foster y E. A. Glynn. 2005. Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reef* 24:681-692.
- Nugues, M. M., L. Delvoye y R. P. M. Bak. 2004. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Marine Ecology Progress Series* 278:103-114.
- Nugues, M. M. y R. P. M. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Marine Ecology Progress Series* 315:75-86.
- Quan-Young, L. I. y J. Espinoza-Avalos. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography* 51:1159-1166.
- Reyes-Bonilla, H. 1993. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos del Pacífico. *In Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds). Conabio/CIQRO, Chetumal. p. 207-222.
- Reyes-Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of Mexico. *In Latin American coral reefs*, J. Cortés (ed.). Elsevier, Amsterdam. p. 331-349.
- Reyes-Bonilla, H., L. E. Calderón-Aguilera y G. Cruz-Piñón. 2005. Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. CICESE, Conabio, Conacyt, DBM/UABCS, CUC/UdeG, UMar. México, D. F. 124 p.
- Roy, K. J. y S. V. Smith. 1971. Sedimentation and coral reef development in turbid water: Fanning lagoon. *Pacific Science* 25:234-248.
- Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados benthicos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15:73-96.
- Tanner, J. E. 1995. Competition between hard corals and macroalgae: an experimental analysis of growth, survival, and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:151-168.
- Titlyanov, E. A., I. M. Yakovleva y T. V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:282-291. doi:10.1016/j.jembe.2006.11.007.
- Venera-Ponton, D. E., G. Díaz-Pulido, L. J. McCook y A. Rangel-Campo. 2011. Macroalgae reduces growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series* 421:109-115.
- Vermeij, M. J. A., I. Van Moorselaar, S. Engelhard, C. Hörnlein, S. M. Vonk y P. M. Visser. 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *Plos ONE* 5:1-7.
- Zamorano, P. y G. E. Leyte-Morales. 2009. Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 38:7-28.