



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

“Inter-relaciones entre la comunidad de peces herbívoros y la
comunidad macroalgal del Sistema Arrecifal Veracruzano”

T E S I S

Que para obtener el título de

BIÓLOGA

PRESENTA:

Lazuli Alejandra Piceno Ramírez

DIRECTOR:

Dr. Guillermo Javier Horta Puga



Los Reyes Iztacala Edo. de México, 2016.



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.

*“A todos los seres vivos,
desde el procariota más simple hasta la gigantesca ballena azul,
por su inexplicable y fascinante existencia que ha maravillado mi vida por completo”.*

AGRADECIMIENTOS

Al Proyecto “Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: II Etapa. CONABIO, GM005”, que tiene como responsable al Dr. Guillermo Horta-Puga y corresponsable al Biol. José Luis Tello-Musi, les doy las gracias por el aporte absoluto de los medios necesarios para culminar con éxito el presente trabajo, por el apoyo brindado en todo momento y por compartir tan bellos conocimientos.

Agradezco especialmente el apoyo de la Maestra en Ciencias Aura Aletse Morales Aranda quien me permitió establecer las bases lógicas que estructuran el trabajo. Gracias por estar al pendiente, por la confianza y los buenos consejos.

A los profesores José Antonio Martínez Pérez y Luis Fernando del Moral Flores por las críticas, las cuales me ayudaron a ampliar el panorama y desarrollar un pensamiento más analítico.

Sin embargo el desarrollo de este y todos los proyectos de mi vida no hubieran sido posible sin el apoyo, confianza y amor de mi familia, ¡infinitas gracias!.

PAPÁ

Eres el pilar que a dado soporte y estabilidad a mi vida, agradezco enormemente tu labor como padre, siempre me has brindado todas las satisfacciones posibles, he sido y soy muy feliz con la vida que me diste, vivo orgullosa de ti por que me has enseñado a tener conciencia y es lo que me ha llevado hasta donde ahora estoy gracias! te amo.

MAMÁ

El esfuerzo y el amor que haz invertido en mi desarrollo y el de mis hermanos para sacarnos adelante y enseñarnos siempre lo mejor, lo he visto desde que éramos niños, ya sea vendiendo cositas para darnos dinero, forrando nuestros cuadernos en la noche, o levantándonos para ir a la universidad, Mamá hoy te lo agradezco con toda el alma por que sentirlo me ha dado la fuerza para sacar lo mejor de mi y hacer realidad mis sueños, te amo.

CHUY

Amo tu compañía y la pasión con la que vives eres puro como un diamante, ya que existen muy pocas cosas que afecten tu esencia, gracias a ti conocí un mundo que cambió y sigue cambiando mi vida por completo, me has enseñado algo que nadie me habría enseñado jamás, eres grande! gracias por la música!

VENI

Siempre has sido mi más grande maestra, las mejores cosas de la vida las he aprendido y vivido a tu lado y los más grandes consejos que he escuchado han sido tuyos, siento un profundo amor y respeto hacia ti y en tu compañía no puedo sentir más que paz, confianza y apoyo eterno, hermana eres lo máximo.

CRIS

Siempre es agradable, divertido y provechoso platicar cualquier cosa contigo, compartimos miles de vivencias, desde juegos de pequeños hasta pensamientos críticos de adultos, gracias por brindarme compañía de calidad en todo momento y desde que lo recuerdo.

A mis amigos Karen Acevedo y Johan Gutiérrez por estar presente, por toda la ayuda académica, y por ser los mejores compañeros intelectuales.

A mis amigos de los pastos por hacer más relajado, divertido y real cada momento.

Y por último agradezco infinitamente a mi casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México por darme todo lo mejor que me ha pasado en la vida.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	6
ANTECEDENTES	9
OBJETIVOS	12
Objetivo general	12
Objetivos particulares.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Área de estudio	12
Programa de muestreo.....	15
<i>Comunidad Algal.....</i>	<i>16</i>
<i>Comunidad de Peces Herbívoros Arrecifales</i>	<i>16</i>
Parámetros biológicos y ecológicos de la comunidad de peces herbívoros.	17
<i>Abundancia relativa (%)</i>	<i>17</i>
<i>Frecuencia.....</i>	<i>18</i>
<i>Densidad.....</i>	<i>18</i>
<i>Biomasa.....</i>	<i>18</i>
<i>Biomasa por unidad de volumen</i>	<i>18</i>
<i>Diversidad ecológica.....</i>	<i>18</i>
<i>Índice de equitatividad de Pielou</i>	<i>19</i>
Análisis estadístico.....	19
<i>Relación entre la cobertura de gremios algales y la comunidad de peces herbívoros.....</i>	<i>19</i>
RESULTADOS.....	20
Estructura de la comunidad algal, campaña de monitoreo c-08.....	20
Comunidad de peces herbívoros, campaña de monitoreo c-08.....	21
<i>Biodiversidad</i>	<i>21</i>
<i>Abundancia.....</i>	<i>24</i>
<i>Densidad.....</i>	<i>25</i>
<i>Abundancia relativa por biomasa</i>	<i>26</i>
<i>Biomasa por unidad de volumen.....</i>	<i>27</i>
<i>Diversidad ecológica (índice de Shannon-Wiener)</i>	<i>28</i>

<i>Relación entre las comunidades algal e íctica</i>	29
Estructura de la comunidad algal, campaña de monitoreo c-09	31
Comunidad de peces herbívoros, campaña de monitoreo c-09	32
<i>Biodiversidad</i>	32
<i>Abundancia</i>	34
<i>Densidad</i>	35
<i>Abundancia relativa por biomasa</i>	35
<i>Biomasa por unidad de volumen</i>	36
<i>Diversidad ecológica</i>	37
<i>Relación entre las comunidades algal e íctica</i>	38
DISCUSIÓN	39
CONCLUSIONES	44
REFERENCIAS	45
ANEXOS	56

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos tropicales desarrollados en aguas someras, los cuales se forman debido al acúmulo de esqueletos calcáreos de organismos invertebrados, principalmente corales escleractinios y algas coralinas (Veron, 2000). Estos ecosistemas son considerados uno de los hábitats marinos más importantes de las aguas poco profundas, debido a que posiblemente son los más diversos del planeta, incluso mayor que los bosques tropicales (Chiappone, 2001).

Los sistemas coralinos proveen un gran número de servicios que sustentan a comunidades biológicas muy diversas (Enochs y Manzello, 2012), las cuales están integradas principalmente por corales, peces y algas (Tunnell et al., 2007). De ellos, los corales y los peces son uno de los componentes de mayor importancia dentro de estos ecosistemas; sin embargo, las algas bentónicas, son el grupo más diverso y pueden superar la biomasa conjunta de otros organismos (Adey, 1998). Debido a su alta diversidad han sido clasificadas en gremios o grupos funcionales de acuerdo a sus rasgos morfológicos. Así, es posible reconocer a algas coralinas encostrantes como todas aquellas formas que crecen sobre sustratos duros desarrollando costras de más de un centímetro de grosor (McCoy et al., 2015). Estas cubren gran parte de la superficie de algunos arrecifes del Atlántico, contribuyen directamente en la construcción del arrecife, pues aportan carbonato de calcio, ofreciendo un sustrato adecuado para el reclutamiento coralino (Vermeij, 2011) y algunas especies incluso producen señales químicas que inducen el asentamiento y metamorfosis de larvas coralinas (Oliveira et al., 2008; O'Leary et al., 2012). Mientras que las macroalgas o algas carnosas son conocidas por presentar un talo bien desarrollado y por ser uno de los organismos más comunes en muchos arrecifes del Atlántico y el Caribe, su abundancia puede superar la cobertura coralina y formar grandes parches que cubren áreas muy extensas (Costa et al., 2002). De igual manera las algas filamentosas forman praderas de pequeños filamentos que componen el césped algal, los cuales son reconocidos como hábitats sumamente productivos, ya que son la principal fuente de alimento de los herbívoros, además, por ser de rápido crecimiento tienen la capacidad de ocupar en periodos muy cortos grandes extensiones de sustrato (McClanahan et al., 2002; Oliveira et al., 2008). Es posible observar un gran número de relaciones entre la comunidad algal y la comunidad coralina; por ejemplo, tanto macroalgas como algas filamentosas son indirectamente las principales competidoras de los corales por sustrato, luz

y nutrientes (Chuch, 2011). Puesto que las floraciones de macroalgas carnosas, sin importar la forma que presenten, tienen la capacidad de disminuir el crecimiento y la reproducción de los corales al extenderse sobre el sustrato e inhibir el reclutamiento y supervivencia de larvas coralinas (Littler y Littler, 2007). Asimismo, las algas filamentosas son capaces de ocupar inmediatamente el sustrato que queda libre tras la muerte de los corales debido al estrés y las enfermedades del medio ambiente (McClanahan et al., 2002; Oliveira, 2008). Dichas relaciones entre corales y algas se ven controladas en gran parte por la actividad de los herbívoros, principalmente los peces, quienes determinan la composición y estructura de las comunidades algales, ya que al alimentarse de macroalgas y algas filamentosas, suprimen la colonización y crecimiento de éstas en el arrecife, y al evitar a las algas coralinas encostrantes por no formar parte de su dieta, proporcionan áreas de sustrato libre para el reclutamiento coralino (Littler y Littler 2000, Ceccarelli et al., 2005; Hughes et al., 2007). El pastoreo por parte de los peces herbívoros en las zonas tropicales puede ser tan intenso, que incluso se crean grandes parches de algas alrededor de los arrecifes, los cuales representan el límite en el que los herbívoros se mueven (DeLoach y Humann, 2003).

Algunos estudios realizados en el Caribe, demuestran que los peces de las familias Acanthuridae y Scaridae presentan un efecto positivo sobre los corales. Estas dos familias representan a los grandes consumidores de macroalgas y algas filamentosas, y son capaces de remover mayores cantidades de biomasa algal, en comparación con muchos otros organismos, para satisfacer sus demandas de energía (DeLoach y Humann, 2003; Lokrantz et al., 2008). Sin embargo, no son los únicos herbívoros en los arrecifes caribeños; las algas dominan la dieta de un gran número de especies de peces, entre las que destacan varias especies pertenecientes a la familia Pomacentridae. Estos peces, conocidos como damiselas, desempeñan un papel muy importante, ya que en lugar de forrajear libremente sobre el fondo, gastan considerables cantidades de energía en cultivar y defender territorios privados de algas filamentosas, los pequeños agricultores son capaces de eliminar a los organismos no deseados, como corales o algas encostrantes y establecer jardines de algas filamentosas sobre colonias coralinas completas (Chasqui-Velazco et al., 2007).

La densidad y la diversidad de la población de peces herbívoros permanecen estables durante todo el año. No obstante, durante el verano las tasas de pastoreo pueden ser hasta seis veces mayores que en el invierno. Se ha demostrado, a lo largo de los arrecifes del Caribe, que la

cobertura algal varía en función de la abundancia y riqueza de peces herbívoros, ya que aquellos arrecifes que presentan mayor abundancia y biomasa de peces tienden a presentar baja cobertura de macrolagas y algas filamentosas; así mismo, la reducción en la presión de forrajeo por la ausencia de peces favorece el crecimiento algal y afecta negativamente la supervivencia de los corales (Heenan y Williams, 2013). En la actualidad se reconoce en los arrecifes del Caribe una disminución en la biomasa y diversidad de los peces herbívoros, como resultado de la alta presión pesquera. Esto se correlaciona al observar una mayor cobertura algal y, una disminución de la cobertura coralina en arrecifes sometidos a sobrepesca (Durán y Claro, 2009). Mientras que en arrecifes protegidos de las presiones antropogénicas, el alto consumo de algas por parte de los grandes herbívoros, resulta un factor importante en el control de la expansión de éstas en el arrecife (Humphries et al., 2014). Desafortunadamente, las comunidades de peces herbívoros se ven cada vez más afectadas por la pesca excesiva, tanto en el Caribe como el Golfo de México, lo que ha provocado un cambio de fase en la comunidad, de arrecifes dominados por corales escleractinios a arrecifes dominados por abundantes algas bentónicas (McClanahan et al., 2002; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009). No obstante, a pesar de la importancia que representan las relaciones entre la comunidad de peces herbívoros y la comunidad de algas, estas han sido pobremente estudiadas en el Golfo de México (Mayakun et al., 2010), donde se ubica el complejo arrecifal más extenso de la región, el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV).

El SAV es considerado uno de los ecosistemas arrecifales con mayor grado de impacto en México. Estos impactos son tanto naturales como antropogénicos. De los primeros podemos mencionar que debido a que se ubica en un medio marino con influencia continental está sometido a la descarga de grandes ríos tales como la Antigua, el Jamapa y el Papaloapan, estos efluentes contribuyen con el aporte excesivo de nutrientes, los cuales son aprovechados por las algas para aumentar su productividad y biomasa. No obstante, los huracanes, la erosión de la costa, las enfermedades y el calentamiento global, son también factores naturales que afectan a los arrecifes del Golfo y por lo tanto a los arrecifes del SAV (Horta-Puga, 2007). Con respecto a los impactos directos relacionados con las actividades humanas, se observa un gran variedad, debido a que Veracruz es una de las zonas con mayor desarrollo urbano del país, entre ellas destaca la contaminación, el buceo recreativo, la construcción y ampliación de obras marítimas, entre otras. Sin embargo, es la sobrepesca uno de los impactos humanos más alarmantes, ya que representa un factor importante en la disminución de las poblaciones de peces herbívoros, en el

incremento de las comunidades algales y por lo tanto el desplazamiento de la cobertura coralina (Botello et al., 1992; Horta-Puga, 2007). Como se puede observar, la conservación de la biodiversidad arrecifal, a largo plazo, tanto en el Golfo de México como en el mundo, depende de que las poblaciones de cada uno de los arrecifes se encuentren en equilibrio; por lo tanto, comprender la influencia que tienen los peces herbívoros en la sucesión de algas en el SAV es fundamental para conocer su estado de conservación.

ANTECEDENTES

En la actualidad los arrecifes coralinos han sido objeto de estudios, debido a los cambios dramáticos presentes en la estructura de sus comunidades (Chiappone, 2001). Investigaciones señalan que estos cambios son el resultado de las presiones antrópicas. Como ejemplo Bellwood (2015) menciona que la sobrepesca resulta uno de los impactos humanos de mayor importancia en los arrecifes de coral, debido a que existe una relación clara entre la práctica de esta actividad y los cambios en la estructura de la comunidad arrecifal.

Un gran número de estudios; Steneck (1983), Mc-Clanahan (1988), Cheal et.al. (2010), O'Leary y McClanahan (2010), consideran que los peces herbívoros pueden desempeñar un papel muy importante en el proceso de recuperación de los arrecifes, ya que sus actividades pueden impedir el crecimiento de macroalgas y facilitar la proliferación de algas coralinas encostrantes, proporcionando áreas de sustrato libre para el reclutamiento coralino.

Otros autores Ceccarelli et al. (2006), Hughes et al. (2007) han demostrado que la actividad de forrajeo por parte de los peces herbívoros influye directamente en la abundancia, diversidad, distribución y productividad de las algas bentónicas. Otro ejemplo, es Lewis (1986) quien demostró que las macroalgas son capaces de aumentar drásticamente su cobertura en un periodo de dos meses, cuando los peces herbívoros son excluidos de los arrecifes. Sin embargo cuando a los peces se les permite volver a esta zona, la presión de forrajeo es tan intensa que el aumento en la biomasa algal es removido dentro de las primeras 48 h. Así mismo, Williams et al. (2001) observaron que la ausencia de peces herbívoros y el aumento de algas carnosas impiden la recuperación de los arrecifes que han sido sometidos a eventos dañinos como tormentas o enfermedades, debido a que cuando las macroalgas invaden el sustrato por la ausencia de los

peces herbívoros, los corales son incapaces de recuperar cobertura para colonizar de nuevo el arrecife. Mantyka y Bellwood (2007) estudiaron arrecifes donde la presión pesquera era ausente o nula, y afirman que los peces herbívoros mantienen comunidades más saludables en estos sitios, en particular los acantúridos y escáridos, los cuales, pueden alcanzar grandes cantidades de biomasa y eliminar hasta el 90 o 100% de la producción algal diaria. Sin embargo, las especies de peces herbívoros presentan diferente influencia cuantitativa y cualitativa sobre las algas. Hixon (1997) y Ceccarelli et al. (2001) demostraron que los herbívoros territoriales del género *Stegastes* tienen un efecto diferente, al de acantúridos o escáridos, sobre los corales y algas bentónicas, ya que éstos organismos defienden activamente a la comunidad algal filamentosa, dentro de sus territorios, hasta hacer crecer un césped denso del cual se alimentan, provocando el desplazamiento de la especie coralinas. Estudios realizados por Hata y Kato (2002, 2003) mostraron que la composición de la cobertura algal varía en los diferentes territorios de herbívoros agricultores, lo que sugiere que cada especie es capaz de utilizar un mecanismo diferente para incrementar la abundancia de algas apetecibles en sus territorios (Hata y Kato, 2004; Ceccarelli et al., 2005).

La realización de protocolos de evaluación rápida para determinar el estado de cualquier arrecife de coral a sido muy importante, dado que proporcionan información general sobre la estructura de la comunidad, incluyendo información primordial sobre las poblaciones de herbívoros. Horta Puga y Tello-Musi (2009) establecieron un programa de monitoreo permanente con base en la determinación de la estructura de la comunidad de corales escleractinios, la composición de la comunidad algal y la estructura de la comunidad de peces arrecifales, para determinar el estado de conservación del Sistema Arrecifal Veracruzano. Estos autores observaron que la ausencia de peces herbívoros por efecto de la actividad pesquera favorece el crecimiento de macroalgas y algas filamentosas, las cuales rápidamente ocupan el sustrato y suprimen el asentamiento de nuevos corales.

Es posible observar a lo largo de los arrecifes tropicales del mundo un deterioro progresivo de los corales, afectados cada vez más por las actividades humanas como la sobrepesca (Hughes et al., 2003; Pandolfi et al., 2003). La escasez de peces herbívoros en arrecifes sometidos a las actividades pesqueras, como es el caso de los arrecifes del Caribe, generalmente está vinculada a un aumento en la cobertura algal. Gardner et al. (2010) mencionan que toda la región del Caribe ha sufrido una disminución masiva en la cobertura coralina, del 50% al 10% en las últimas tres

décadas, debido principalmente la exclusión de peces herbívoros a causa de la sobrepesca, no obstante la disminución persiste, lo que en el futuro puede resultar como un obstáculo en la capacidad de los arrecifes caribeños para hacer frente a cambios del medio ambiente. Hughes (1994) representa el caso mejor documentado para el Caribe, del desplazamiento de la cobertura coralina y la invasión de macrolagas por efecto de la sobrepesca, donde la cobertura coralina disminuyó de más del 50% a menos del 5%, durante un periodo de 20 años. De manera general los arrecifes del Caribe y del Golfo de México exhiben grandes extensiones de terreno cubiertos por algas bentónicas (Cheal et al., 2010). En la planicie arrecifal a menudo se manifiestan como un césped de algas filamentosas por efecto de la colonización de herbívoros territoriales de la familia Pomacentridae que se encargan de su cultivo (Purcell y Bellwood, 1993; Steneck et al., 1997). En varios trabajos se han demostrado los diferentes efectos y la importancia de la herbivoría por parte de los peces sobre la comunidad de algas. Sin embargo, Mayakun et al. (2010) indican que la mayoría de los estudios se han realizado en las costas rocosas de clima templado, mientras que las costas rocosas tropicales y zonas intermareales siguen siendo poco estudiados. Tal es el caso del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) situado en el Golfo de México (Fig. 1), el cual presenta aproximadamente el 20% del sustrato cubierto por coral vivo, mientras que el resto está disponible y ha sido colonizado por algas bentónicas, lo cual se atribuye a las altas presiones pesqueras y a la disminución de las zonas de crianza de peces como áreas de manglar (Horta-Puga y Tello Musi, 2009).

Horta Puga et al. (2015) sugieren que el SAV se encuentra inmerso en un proceso de cambio de fase, ya que la cobertura algal total ha ido incrementando mientras que la cobertura coralina disminuye, debido a niveles altos de nutrientes, y a la disminución en las tasas de herbivoría a causa de la sobrepesca. De igual manera Pérez-España y Vargas-Hernández (2008), Granados-Barba et al. (2015) afirman que las tallas de los peces herbívoros en el SAV han sido afectadas por la pesca excesiva, ya que el mayor esfuerzo de pesca se realiza en los arrecifes del grupo sur, y precisamente es aquí donde se encuentran las menores tallas. Así mismo, las zonas con menor cobertura algal y protegidas de la presión pesquera presentan un predominio por parte de especies de peces con mayores tallas (Cobián et al., 2011). Debido a que éstas relaciones han sido muy poco estudiadas en el SAV es importante identificar cómo la comunidad peces herbívoros influye en la composición de los gremios algales y lo que esto significa en la prevención de los cambios en la comunidad coralina.

OBJETIVOS

Objetivo general:

- Determinar la relación cuantitativa entre la cobertura de los principales gremios macroalgales arrecifales y la composición y abundancia de las comunidades de peces herbívoros del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Objetivos particulares:

- Determinar la cobertura promedio por arrecife de cada gremio algal: algas carnosas, algas filamentosas y algas coralinas encostrantes.
- Determinar la riqueza específica, abundancia y biomasa total de las especies de peces herbívoros.
- Determinar si existe una relación cuantitativa entre la cobertura macroalgal y la abundancia y composición de peces herbívoros para determinar el estado de conservación del ecosistema Arrecifal con base en el estudio de las relaciones entre las comunidades algal y de herbívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) se sitúa frente al Puerto de Veracruz y al poblado de Antón Lizardo, en el sur del Golfo de México (Fig. 1). Constituye un área marina que comprende más de 25 arrecifes de diferentes tamaños, formas y profundidad. Es de gran importancia pues se considera el sistema arrecifal más extenso en el sur del Golfo de México (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993; Tunnell et al., 2007). El SAV tiene influencia continental por la descarga de los grandes sistemas fluviales que caracterizan esta región del golfo, como el río Jamapa, el cual incluso divide al SAV en dos grandes grupos, el Norte y el Sur. El grupo Norte conformado por los arrecifes: Punta Gorda, Punta Majagua, Galleguilla, Gallega, Anegada de Adentro, Blanquilla, Pájaros, Isla Verde, Hornos, Isla de Sacrificios y Punta Mocambo. El Grupo Sur lo conforman los

arrecifes: Anegada de Afuera, Topatillo, Santiaguillo, Anegadilla, Polo, Isla de Enmedio, Blanca, Chopas, Rizo y Cabezo. Estos arrecifes presentan una geomorfología arrecifal general (Horta-Puga y Carricart Ganivet, 1990; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009). Son considerados arrecifes de tipo plataforma, los cuales se ubican lejos de la línea de costa y se caracterizan por ser un promontorio aislado de la plataforma continental, el cual puede elevarse del piso marino de profundidades máximas de 40 m. Presentan un crecimiento coralino activo a partir de los 25 o 27 m hasta la superficie. Los arrecifes de plataforma presentan zonas geomorfológicas bien definidas: (1) talud de barlovento o arrecife frontal, situado hacia mar abierto, representado por un crecimiento más activo y mayor cobertura coralina, en general en esta zona las aguas son relativamente claras con pocos sólidos en suspensión; (2) cresta arrecifal, es una zona de bloques de coral muerto que sobresalen a superficie, se considera la zona de máxima energía debido a que en ella rompe el oleaje, su profundidad máxima es de 3 m y se ve ampliamente afectada por las fluctuaciones de la marea; (3) planicie arrecifal, representa la parte superior del arrecife donde se pueden localizar comunidades someras de corales, de pastos marinos y otras especies, las profundidades fluctúan entre 0.5 y 2.0 m, las aguas son claras y con escaso movimiento; (4) talud de sotavento, el cual se reconoce por ser una zona de crecimiento coralino activo, hasta los 20 m de profundidad aproximadamente, presenta menor cobertura pero mayor diversidad coralina que el talud frontal (Horta-Puga y Tello-Musi, 2009).

Para desarrollar el presente trabajo, se eligieron cinco arrecifes del grupo Norte y cinco del Sur, usando como criterios de selección: (1) Arrecifes de los que se tiene información sobre la comunidad coralina; (2) el grado de perturbación, partiendo del supuesto de que los arrecifes más cercanos a la costa son los más susceptibles a estar impactados y los más lejanos se encuentran poco o moderadamente perturbados; (3) la presencia de una fuente potencial de impacto; y finalmente (4) que representara homogéneamente al SAV.

Los arrecifes seleccionados son:

Grupo Norte: Galleguilla, Hornos, Isla de Sacrificios, Isla Verde, Pájaros.

Galleguilla (GL). Es un arrecife de tipo plataforma localizado cerca de la descarga de la planta de tratamiento de aguas residuales de la ciudad y de las instalaciones portuarias a los 19°13'53" N y 96°07'37" W a 2.0 km de la costa. Mide 1 km en su eje más largo (NW-SE) y 1 km de ancho.

Hornos (HO). Es un arrecife costero situado frente a la ciudad de Veracruz, 19°11'29" N y 96°07'19" W, abarca un 1 km de costa y su parte más ancha mide 250 m. Este arrecife es afectado directamente por la descarga de efluentes pluviales, tráfico de embarcaciones menores y turismo.

Isla de Sacrificios (IS). Arrecife de tipo plataforma poco impactado debido a que se encuentra protegido desde 1982. Se localiza a los 19°10'26" N y 96°05'326" W a 1.4 km de la costa, mide 1.0 km en su eje más largo (NW-SE) con 500 m de ancho. Presenta un cayó emergido conocido como Isla de Sacrificios.

Isla Verde (IV). Arrecife de tipo plataforma impactado principalmente por la actividad pesquera, se localiza a los 19°11'50" N y 96°04'06" W a 5.3 km de la costa. Mide 1.1 km en su eje más largo (NW-SE) con 750 m de ancho. Presenta un cayó emergido de 225 m de largo por 125 m de ancho conocido como Isla Verde.

Pájaros (PJ). Arrecife de tipo plataforma, moderadamente impactado por la actividad turística y el anclaje de embarcaciones menores, se localiza a los 19°10'50" N y 96°05'43" W a 2.5 km de la costa. Mide 1.8 km en su eje más largo (NW-SE) con 750 m de ancho. Presenta un pequeño cayó que emerge durante la bajamar conocido con el nombre de Cancuncito.

Grupo Sur: Anegada de Afuera, Cabezo, Chopas, Isla de Enmedio, La Blanca

Anegada de Afuera (AF). Es un arrecife de tipo plataforma, afectado principalmente por la actividad pesquera y el buceo recreativo, se localiza a los 19°10'14" N y 95°52'14", a 16.2 km de la costa. Mide 4.37 km en su eje más largo (NW-SE).

Cabezo (CA). Es un arrecife de tipo plataforma y se localiza a los 19°03'11" N y 94°48'15" W, a 15.2 km de la costa; su eje más largo tiene una longitud de 6.2 km (NW-SE), su principal fuente de impacto es la actividad pesquera y el buceo recreativo.

Chopas (CH). Es un arrecife de tipo plataforma que se localiza a los 19°04'37" N y 95°57'15" W, a 3.2 km de la costa; su eje más largo tiene una longitud de 2.2 km (NW-SE). Presenta un cayó emergido denominado Salmedina.

Isla de En medio (IE). Es un arrecife de tipo plataforma localizado a 19°16'00" N y 95°56'19" W, a 6.2 km de la costa; su eje más largo tiene una longitud de 2.2 km (NW- SE). Su principal fuente

de impacto es gracias a la actividad pesquera y el buceo recreativo.

La Blanca (BL). Es un arrecife de tipo plataforma, impactado por la descarga del Río Jamapa, y por la actividad pesquera de la comunidad de Antón Lizardo, se localiza a los $19^{\circ}05'06''$ N y $95^{\circ}59'57''$ W, a 2.6 km de la costa y su eje más largo mide 0.8 km (NW-SE).

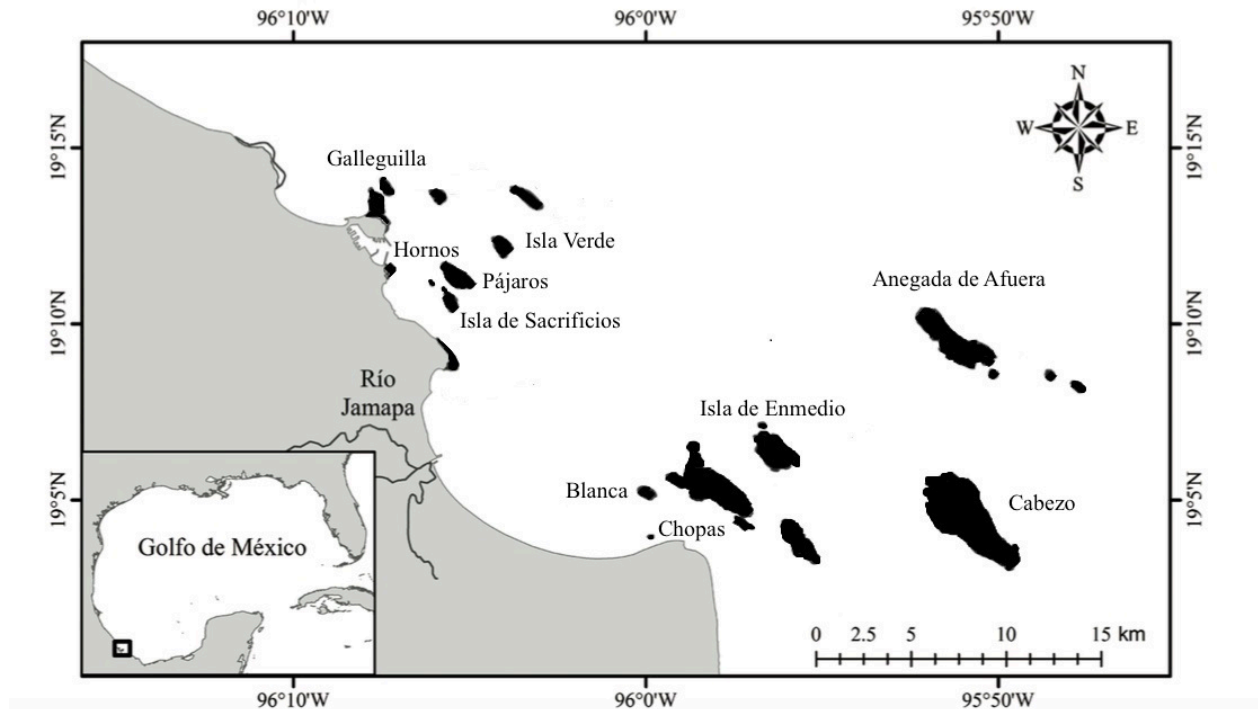


Figura 1. Localización del Sistema Arrecifal Veracruzano. Se indican los arrecifes seleccionados como parte del área de estudio.

Programa de muestreo

Para el presente estudio se contó con los datos de las campañas de monitoreo C-08 (septiembre-octubre del 2013) y C-09 (marzo 2014), del PROYECTO CONABIO GM005 “Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: II Etapa”. En las cuales se estableció un sitio de muestreo en el talud de sotavento de los diez arrecifes seleccionados a una profundidad entre 9 y 12 m, que es la profundidad con mayor diversidad y cobertura coralina en el SAV (Horta-Puga, 2003), excepto en los arrecifes La Blanca, Chopas y Hornos en los cuales por ausencia de esta zona el muestreo se llevó en el talud de barlovento.

Comunidad Algal

Los grupos algales a considerar son: algas coralinas encostrantes, algas filamentosas (césped algal) y algas carnosas o macroalgas. El muestreo consistió en determinar la cobertura de cada grupo algal mediante el uso de la técnica de fotocadrante, la cual consiste en tomar una fotografía del área libre de coral vivo, delimitada por un cuadrante fabricado con tubos de PVC de 25 x 25 cm (Fig. 2). Se capturó un total de 120 fotografías por sitio de muestreo (arrecife), lo que corresponde a un área de 7.5 m². Posteriormente se evaluó la imagen digitalizada mediante una estimación visual en la pantalla de una computadora, para obtener la cobertura en unidades porcentuales de cada grupo.

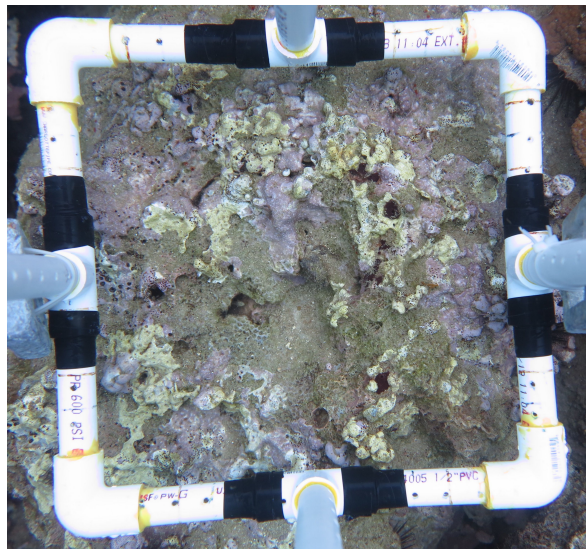


Figura 2. Imagen digitalizada de un fotocadrante.

Comunidad de Peces Herbívoros Arrecifales

Para la evaluación de la comunidad de peces herbívoros se utilizó el método de muestreo de censo estacionario visual (Bohnsack y Bannerot 1986) con algunas modificaciones, el cual es un método que aporta datos cuantitativos de frecuencia de aparición, tamaño (longitud), abundancia y composición de peces arrecifales.

Se realizaron 12 censos en puntos aleatorios de cada sitio de muestreo (arrecife). Cada censo, con duración de 5 minutos, se basó en registrar especie y talla de los peces observados (*in situ*) dentro

de un cilindro imaginario de 141 m^3 con 6 m de altura, partiendo del fondo, y un radio de 3 m en todas direcciones del observador (Fig. 3).

Para determinar las especies, previo al muestreo, se realizó un análisis documental (Ceccarelli, 2001; DeLoach y Humann, 2003; Froese y Pauly, 2014; Bellwood et al. 2015) con la finalidad de reconocer algunas características distintivas de cada pez registrado en el SAV durante campañas anteriores del proyecto CONABIO GM005, de igual manera se llevó a cabo un entrenamiento de indentificación mediante imágenes en una computadora, con lo que fue posible establecer familia o especie. Los datos se registraron en hojas sumergibles sujetas a un tubo de PVC colocado en el brazo del observador.

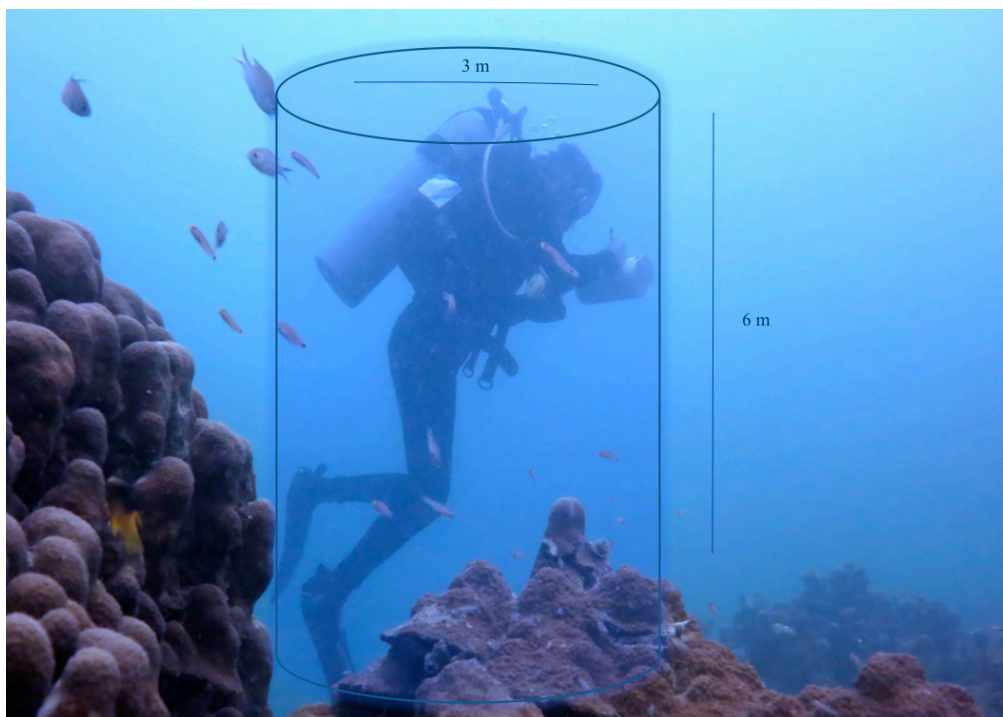


Figura 3. Esquema de un censo estacionario realizado durante la fase de muestreo.

Parámetros biológicos y ecológicos de la comunidad de peces herbívoros.

Abundancia relativa (%)

La abundancia relativa se refiere a una expresión porcentual, la cual deriva del número de individuos de una especie (ni) multiplicado por 100 y dividido por el número total de individuos de la muestra ($\sum ni$)

$$ni \times 100 / \sum ni$$

Frecuencia

La frecuencia (F) de una especie es el valor que indica la aparición de la especie con base en el número de veces que ésta es observada en la muestra.

$$\sum f$$

Densidad

La densidad se refiere al número de individuos (**ni**), dividido en el volumen total de la unidad muestral de **141 m³**. El valor es el promedio de 12 censos visuales por sitio. Por lo cual los resultados se presentan en la unidad: Ind/m³

$$ni/141$$

Biomasa

La biomasa es el cálculo del peso de cada individuo a partir de la estimación de la talla y usando el algoritmo que relaciona ambos parámetros (para cada especie), dividiendo el peso de cada individuo entre su abundancia.

$$P = aL^b$$

Donde:

P= es el peso en gramos del individuo en un censo visual.

L= es la longitud (talla) en cm del individuo.

a y b= son las constantes de la relación peso-longitud.

Biomasa por unidad de volumen

La biomasa por unidad de volumen se determinó mediante la sumatoria de los pesos de todos los individuos censados, biomasa total (**Σni**), entre el volumen total de la unidad muestral **141 m³**. El valor que se obtuvo es el promedio de los 12 censos por sitio.

$$\sum ni/141$$

Diversidad ecológica

Se estimó la diversidad ecológica con el índice de Shannon-Wiener, el cual se basa en las abundancias relativas, para poder medir el grado de incertidumbre y predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar en una muestra. Por lo tanto éste es igual a cero cuando

la muestra contenga solamente una especie, y es máximo cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno et al., 2011).

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde: p_i es la proporción de individuos en el total de la muestra pertenecientes a la especie i
 \ln es el logaritmo natural de p_i

Índice de equitatividad de Pielou

El índice de equitatividad de Pielou mide la proporción de la diversidad que se observa en relación a la máxima diversidad. El valor de éste índice va de cero a uno, de tal manera uno corresponde a momentos donde todas las especies son igualmente abundantes (Moreno et al., 2011).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}$$

Donde:

H'_{max} es el logaritmo del número de especies presentes en una muestra.

Análisis estadístico

Relación entre la cobertura de gremios algales y la comunidad de peces herbívoros

Para determinar si existe una relación cuantitativa entre la cobertura de los principales gremios algales y los parámetros ecológicos de la comunidad de peces herbívoros se utilizó el análisis de correlación lineal simple de Pearson, el cual tiene como objetivo medir el grado de relación que hay entre dos variables aleatorias cuantitativas. Esto se realizó con la ayuda del paquete de datos estadísticos Microsoft Excel.

RESULTADOS

Estructura de la comunidad algal, campaña de monitoreo c-08.

Durante el análisis visual de los fotocuadrantes se observó que las algas coralinas representan el gremio con mayor cobertura ($19.6\pm 12.2\%$), seguido por las algas filamentosas ($16.4\pm 16.1\%$) y las macroalgas ($12.6\pm 10\%$). De manera general, las algas dominan el sustrato del fondo arrecifal del SAV con un promedio de ($48.4\pm 16.8\%$) (Tabla 1).

Los arrecifes que presentan mayor cobertura de algas, tanto coralinas, filamentosas y de macroalgas, son respectivamente: Galleguilla (55.2%), Chopas (37.2%) y Cabezo (27.7%) (Fig. 4).

Tabla 1. Cobertura (%) de gremios algales en el SAV, campaña de monitoreo C-08

Arrecife	Macroalgas	Filamentosas	Coralinas	Total Algas
AF	8.6	19.6	10.5	38.7
BL	4.5	14.5	25.4	44.4
CA	27.7	19.5	10.2	57.4
CH	3.9	0.7	37.2	41.9
GL	15.6	55.2	12.8	83.5
HO	8.2	13.2	36.5	58.0
IE	1.2	23.7	21.1	46.0
IS	31.5	16.0	6.0	53.4
IV	12.3	0.0	5.6	17.9
PJ	12.4	1.1	30.2	43.7
Promedio	12.6±10	16.4±16.1	19.6±12.2	48.5±16.8

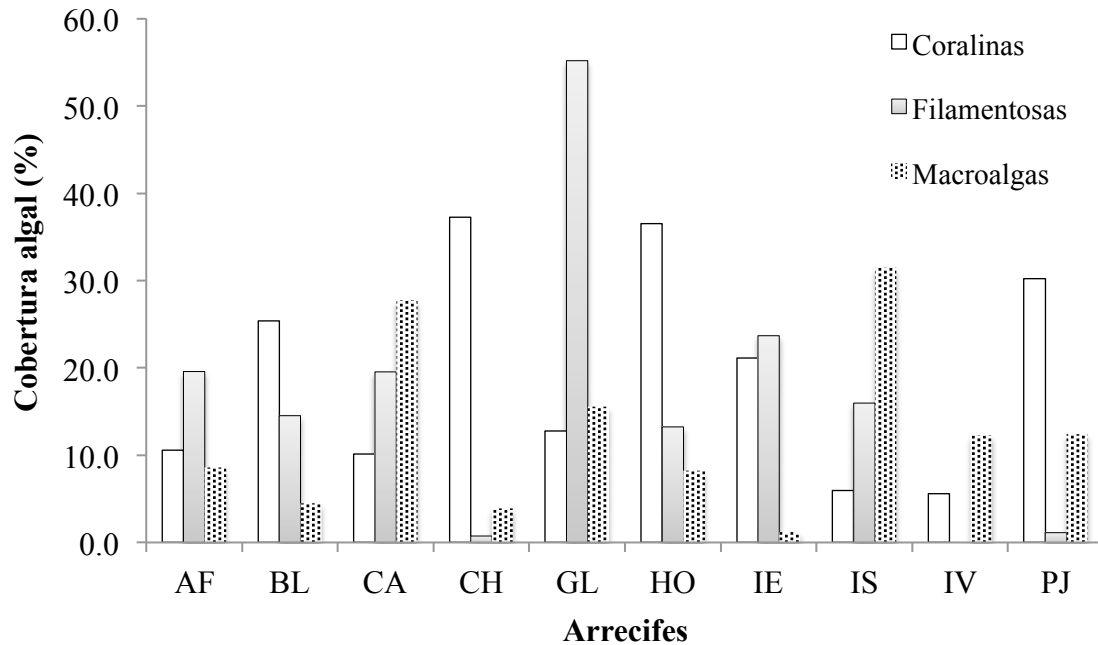


Figura 4. Cobertura en porcentaje de gremios algales, campaña de monitoreo C-08.

Comunidad de peces herbívoros, campaña de monitoreo c-08.

Biodiversidad

Durante la campaña C-08 se tiene un registro de 1,959 peces herbívoros que corresponden a 16 especies. Las especies más frecuentes en todos los sitios fueron: *Stegastes diencaeus* (Jordan y Rutter, 1897), *Stegastes leucostictus* (Müller y Troschel, 1848) y *Stegastes partitus* (Poey, 1868) (Tabla 2).

Tabla 2. Especies de peces herbívoros registradas en el Sistema Arrecifal Veracruzano

Especie		C-08	C-09
Filo	Chordata		
Clase	Actinopterygii		
Orden	Perciformes		
Familia	Acanthuridae		
Género	Acanthurus		
	<i>A. chirurgus</i> (Bloch, 1787)	•	•
	<i>A. coeruleus</i> Bloch y Schneider 1801	•	•
Familia	Gobiidae		
Género	Coryphopterus		
	<i>C. personatus</i> (Jordan y Thomson, 1905)		•
Familia	Haemulidae		
Género	Haemulon		
	<i>H. aurolineatum</i> Cuvier, 1830	•	•
Familia	Ostraciidae		
Género	Lactophrys		
	<i>L. trigonus</i> (Linnaeus, 1758)		•
Familia	Pomacanthidae		
Género	Pomacanthus		
	<i>P. paru</i> (Bloch, 1787)	•	•
Familia	Pomacentridae		
Género	Microspathodon		
	<i>M. chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	•	•
Género	Stegastes		
	<i>S. diencaeus</i> (Jordan y Rutter, 1897)	•	•
	<i>S. leucostictus</i> (Müller y Troschel, 1848)	•	•
	<i>S. partitus</i> (Poey, 1868)	•	•
	<i>S. planifrons</i> (Cuvier, 1830)		•
Familia	Scaridae		
Género	Scarus		

Continúa...

<i>S. coeruleus</i> (Edwards, 1771)		•
<i>S. iserti</i> (Bloch, 1789)	•	•
<i>S. taeniopterus</i> Lesson, 1829	•	•
<i>S. vetula</i> Bloch y Schneider, 1801	•	
Género	Sparisoma	
<i>S. aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	•	•
<i>S. chrysopterum</i> (Bloch y Schneider, 1801)	•	
<i>S. rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)		•
<i>S. viride</i> (Bonnaterre, 1788)	•	•
Orden	Tetraodontiformes	
Familia	Monacanthidae	
Género	Cantherhines	
<i>C. pullus</i> (Ranzani, 1842)	•	
Familia	Tetraodontidae	
Género	Canthigaster	
<i>C. rostrata</i> (Bloch, 1786)	•	•

La biodiversidad promedio por sitio de muestreo (arrecife) fue de 10 especies. Anegada de Afuera e Isla verde son los arrecifes tuvieron la mayor cantidad de especies 12 spp mientras que los arrecifes de menor diversidad fueron La Blanca y Hornos (7 spp.) (Tabla 3).

Tabla 3. Biodiversidad de peces herbívoros en el SAV, campaña de monitoreo C-08

Especies	Arrecifes										
	AF	BL	CA	CH	GL	HO	IE	IS	IV	PJ	F
<i>A. chirurgus</i>	1		1		1	1	1			1	6
<i>A. coeruleus</i>	1						1				2
<i>C. pullus</i>				1							1
<i>C. rostrata</i>	1		1				1	1	1	1	6
<i>H. aerolineatum</i>			1						1		2
<i>M. chrysurus</i>	1	1	1	1	1	1	1		1	1	9
<i>P. paru</i>	1			1	1	1	1	1	1	1	8
<i>S. iserti</i>	1	1	1	1					1		5
<i>S. taeniopterus</i>	1	1	1	1	1		1	1	1	1	9
<i>S. vetula</i>							1				1
<i>S. aurofrenatum</i>	1			1		1	1	1	1	1	7
<i>S. chrysopterum</i>					1					1	2
<i>S. viride</i>	1	1	1	1			1	1	1	1	8
<i>S. diencaeus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>S. leucostictus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>S. partitus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
No. Total de especies por arrecife	12	7	10	10	8	7	12	8	11	11	16

Abundancia

Destacan las siguientes especies de peces por su abundancia en términos del número de individuos en cada sitio: *Stegastes diencaeus*, *S. leucostictus* y *S. partitus*. De igual manera dichas especies representan el mayor porcentaje de abundancia en todos los sitios de muestreo (Tabla 4).

Tabla 4. Abundancia relativa (%) de peces herbívoros, campaña de monitoreo C-08

Especies	Arrecifes										
	AF	BL	CA	CH	GL	H	IE	IS	IV	PJ	ART
<i>A. chirurgus</i>	6.4		0.5		4.1	0.7	1.0			0.6	1.3
<i>A. coeruleus</i>	0.9						2.0				0.3
<i>C. pullus</i>				0.0							0.0
<i>C. rostrata</i>	3.1		9.2				0.5	6.0	2.6	1.3	2.3
<i>H. aerolineatum</i>			1.6						2.2		0.4
<i>M. chrysurus</i>	0.3	10.7	1.1	3.2	7.1	6.3	1.0		1.5	4.5	3.6
<i>P. paru</i>	1.8			0.3	1.0	2.1	1.5	3.0	0.4	1.3	1.1
<i>S. iserti</i>	18.7	11.8	4.3	11.4					21.6		6.8
<i>S. taeniopterus</i>	6.1	1.2	19.5	19.2	5.1		19.9	14.0	1.8	7.7	9.5
<i>S. vetula</i>							0.5				0.0
<i>S. aurofrenatum</i>	2.8			1.5		2.8	5.5	3.0	1.1	0.6	1.7
<i>S. chrysopterum</i>					2.0					0.6	0.3
<i>S. viride</i>	2.1	0.6	1.6	2.0			2.5	5.0	0.4	1.3	1.6
<i>S. diencaeus</i>	6.7	39.6	19.5	33.8	38.8	29.9	37.8	27.0	26.7	10.3	27.0
<i>S. leucostictus</i>	2.8	27.2	22.7	23.0	35.7	56.9	20.9	27.0	27.1	34.8	27.8
<i>S. partitus</i>	48.2	8.9	20.0	5.5	6.1	1.4	7.0	16.0	14.7	36.8	16.4
No. total de individuos	326	169	185	344	98	144	201	64	273	155	1959
Densidad total (Ind/m³)	0.2	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	

ART = Abundancia relativa total.

Densidad

La densidad promedio durante ésta campaña de monitoreo fue de 0.12 Ind/m³. La mayor densidad la presentó el arrecife Chopas (0.20 Ind/m³), seguido de Anegada de Afuera (0.19 Ind/m³). Mientras que Galleguilla e Isla de Sacrificios fueron los arrecifes con la menor densidad de peces herbívoros (0.06 Ind/m³) (Fig. 5).

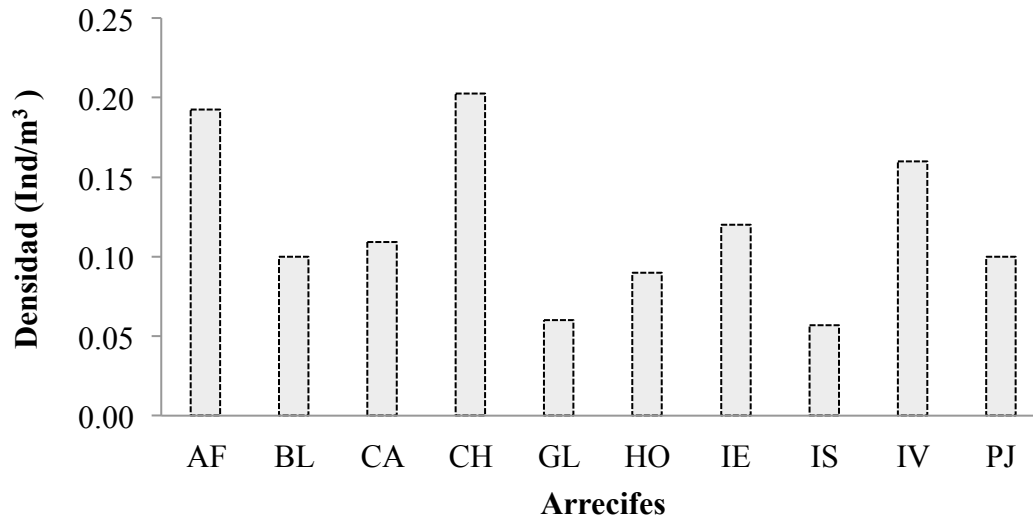


Figura 5. Densidad de peces herbívoros en el SAV, campaña de monitoreo C-08.

Abundancia relativa por biomasa

El arrecife Anegada de Afuera presentó la mayor biomasa total, con 31.4 kg. Las especies de peces con mayor biomasa en cada sitio son: *Acanthurus chirurgus* (Anegada de Afuera); *Microspathodon chrysurus* (La Blanca); *Sparisoma viride* (Cabezo); *Pomacanthus paru* (Chopas); *P. paru* (Isla de Enmedio); *P. paru* (Galleguilla); *Sparisoma aurofrenatum* (Hornos); *P. paru* (Isla de Sacrificios); *P. paru* (Isla Verde); y *P. paru* (Pájaros) (Tabla 5).

Tabla 5. Biomasa relativa (%) de las especies de peces en el SAV, campaña de monitoreo C-08

Especies	Arrecifes										
	AF	BL	CA	CH	GL	HO	IE	IS	IV	PJ	BRT
<i>A. chirurgus</i>	26.0		6.3		15.6	3.4	2.7			3.2	5.7
<i>A. coeruleus</i>	5.0						6.6				1.2
<i>C. pullus</i>											0.0
<i>C. rostrata</i>	0.3		4.0				0.2	0.7	1.4		0.7
<i>H. aerolineatum</i>			30.1						20.0		5.0
<i>M. chrysurus</i>	0.0	74.1		3.1	3.3	7.9	0.7		2.0	19.0	11.0
<i>P. paru</i>	20.3			41.5	40.6	26.4	40.1	63.7	41.8	44.7	31.9
<i>S. iserti</i>	3.9	2.1	3.5	3.8					5.9		1.9
<i>S. taeniopterus</i>	4.4		5.5	9.9	6.2		5.5	4.1	4.5	1.7	4.2
<i>S. vetula</i>							0.3		0.6		0.1
<i>S. aurofrenatum</i>	21.4			23.1		38.1	23.1	10.7	6.6	5.8	12.9
<i>S. chrysopterum</i>		3.7			27.3					0.6	3.2
<i>S. viride</i>	14.3	10.5	34.3	10.1			9.5	16.0	6.0	13.8	11.4
<i>S. diencaeus</i>	1.3	9.3	3.6	3.0	2.8	7.0	8.2	1.8	2.9	1.5	4.1
<i>S. leucostictus</i>	0.6		9.8	5.1	4.1	17.3	2.7	2.8	7.5	5.4	5.5
<i>S. partitus</i>	2.5		2.6				0.4		0.7	4.0	1.0
Biomasa total (kg)	31.4	3.4	5.6	10.0	10.2	15.5	14.2	12.0	9.9	5.0	

BRT = Biomasa relativa total.

Biomasa por unidad de volumen

La Biomasa por unidad de volumen (BM/V) promedio para el SAV fue de 8.4 g/m³. Los sitios con mayor BM/V fueron Anegada de Afuera (18.2 g/m³) y Hornos (14.7 g/m³), mientras que Pájaros (3.2 g/m³) presentó la menor densidad (Fig. 6).

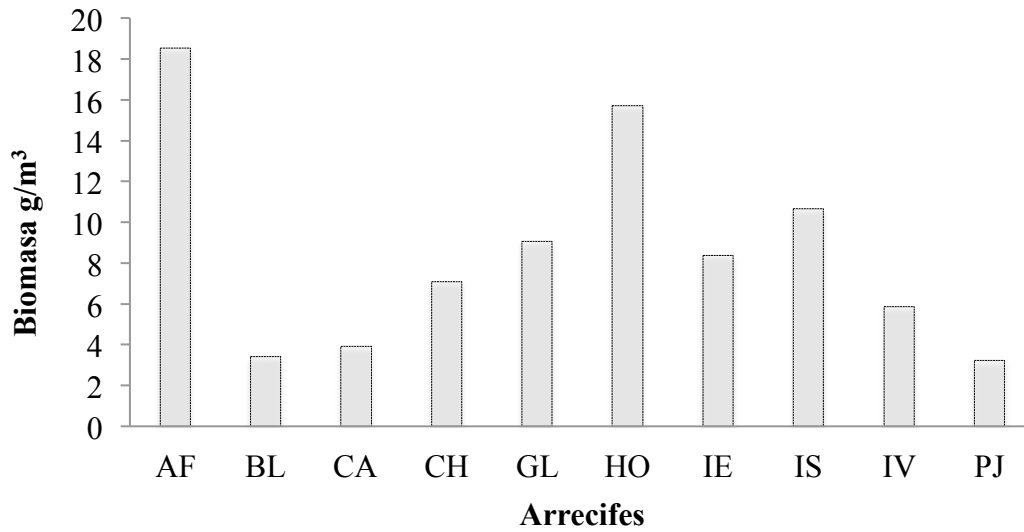


Figura 6. Biomasa por unidad de volumen de peces herbívoros en el SAV, campaña de monitoreo C-08.

Diversidad ecológica (índice de Shannon-Wiener)

La diversidad ecológica general promedio (índice de Shannon-Wiener) fue de ($H' = 1.6$), con Cabezo ($H' = 1.86$) como el sitio con mayor diversidad, Hornos ($H' = 1.13$) con la menor diversidad. Por lo que se refiere a equitatividad (índice de Pielou), el promedio fue de ($E = 0.7$); Isla de sacrificios ($E = 0.87$) y Cabezo ($E = 0.81$) presentaron los valores más altos, mientras que Hornos el más bajo ($E = 0.58$) (Tabla 6).

Tabla 6. Parámetros biológicos y ecológicos de la comunidad de peces herbívoros C-08

Arr	No. Ind	Spp.	D	BMT	BM/V	H'	H' _{max}	E
	#	#	Ind/m ³	kg	g/m ³			
AF	326	12	0.19	31.4	18.54	1.72	2.48	0.69
BL	169	7	0.10	3.4	3.43	1.51	1.95	0.78
CA	185	10	0.11	5.6	3.92	1.86	2.30	0.81
CH	343	10	0.20	10.0	7.09	1.70	2.20	0.77
GL	144	8	0.06	10.2	9.06	1.50	2.08	0.72
HO	201	7	0.09	15.5	15.70	1.13	1.95	0.58
IE	98	12	0.12	14.2	8.38	1.74	2.48	0.70
IS	64	8	0.06	12.0	10.67	1.80	2.08	0.87
IV	273	11	0.16	9.9	5.87	1.72	2.40	0.72
PJ	155	11	0.09	5.0	3.23	1.57	2.40	0.66
P	195.8±92.3	10±2	0.1±0.1	11.7±8	8.6±5.2	1.6±0.2	2.2±0.2	0.7±0.1

Arr= Arrecife. P = Promedio. No. Ind = Número total de individuos. Spp = Especies. D = densidad. BMT = Biomasa total. BM/V = Biomasa por unidad de volumen. H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener. H'_{max} = Diversidad máxima. E = Índice de equitatividad de Pielou.

Relación entre las comunidades algal e íctica

La relación de Biomasa, BM/V, densidad y abundancia de peces herbívoros con la cobertura de macroalgas mostró valores bajos ($r = -0.09, -0.09, -0.20, 0.14$ respectivamente). Lo mismo que la relación con las algas filamentosas ($r = 0.24, 0.23, -0.29, 0.25$) (Tabla 8) De manera general, la relación de los parámetros de la comunidad de peces herbívoros con la comunidad algal (macroalgas + algas filamentosas) presenta valores muy bajos.

Tabla 7. Datos empleados en el análisis de correlación, campaña de monitoreo C-08

Arrecife	Peces				Gremios algales		
	Abundancia	BM/V	Biomasa	Densidad	Macroalgas	Filamentosas	M+F
AF	8.3	18.5	2.6	0.19	8.6	19.6	28.2
BL	14.3	3.4	0.5	0.10	4.5	14.5	19.0
CA	10.0	3.9	0.6	0.11	27.7	19.5	47.2
CH	10.0	7.1	1.0	0.20	3.9	0.7	4.6
GL	12.5	9.1	1.3	0.06	15.6	55.2	70.8
H	14.3	15.7	2.2	0.09	8.2	13.2	21.4
IE	8.3	8.4	1.2	0.12	1.2	23.7	24.9
IS	12.6	10.7	1.5	0.06	31.5	16.0	47.5
IV	9.1	5.9	0.8	0.16	12.3	0.0	12.3
PJ	9.1	3.2	0.5	0.10	12.4	1.1	13.6

Tabla 8. Coeficiente de correlación (Pearson) entre peces herbívoros y gremios algales, campaña de monitoreo C-08

	Macroalgas	Filamentosas	Macroalgas + Filamentosas
Biomasa de Peces	-0.09	0.24	0.15
BM/V de peces	-0.09	0.23	0.14
Abundancia de peces	0.14	0.25	0.27
Densidad de peces	-0.20	-0.29	-0.14

Estructura de la comunidad algal, campaña de monitoreo c-09

Durante el análisis, visual de los fotocuadrantes de la campaña C-09, se observó que las algas filamentosas representaron el gremio con mayor cobertura ($36.4 \pm 15.1\%$), seguido por las algas coralinas ($11.7 \pm 5.8\%$) y las macroalgas ($1.8 \pm 4.2\%$) (Tabla 9). El arrecife que presentó mayor cantidad de algas filamentosas fue Galleguilla, mientras Chopas presentó la mayor cantidad de algas coralinas y Anegada de Afuera es el arrecife con mayor cantidad de macroalgas (Fig. 7). Es posible observar como las algas, en general, dominan el sustrato del fondo arrecifal del SAV con un promedio de ($49.8 \pm 13.6\%$).

Cabe mencionar que durante esta campaña se presentó un evento meteorológico conocido como “Norte” que impidió a los investigadores la recolección de datos de algas y peces en el arrecife Hornos, mientras que en el arrecife Isla Verde no fue posible realizar el muestreo de la comunidad de peces debido a la alta turbidez del agua por efecto del mismo evento.

Tabla 9. Cobertura (%) de gremios algales en el SAV, campaña de monitoreo C-09

Arrecife	Macroalgas	Filamentosas	Coralinas	Total Algas
AF	12.7	22.9	10.4	46.1
BL	0.0	44.9	15.0	59.9
CA	1.4	31.1	7.6	40.0
CH	0.0	21.1	23.1	44.2
GL	0.0	66.8	8.9	75.7
HO				
IE	2.0	25.0	15.3	42.2
IS	0.0	42.4	7.4	49.8
IV	0.0	26.4	3.4	29.8
PJ	0.0	47.1	13.8	60.9
Promedio	1.8±4.2	36.4±15.1	11.7±5.8	49.8±13.6

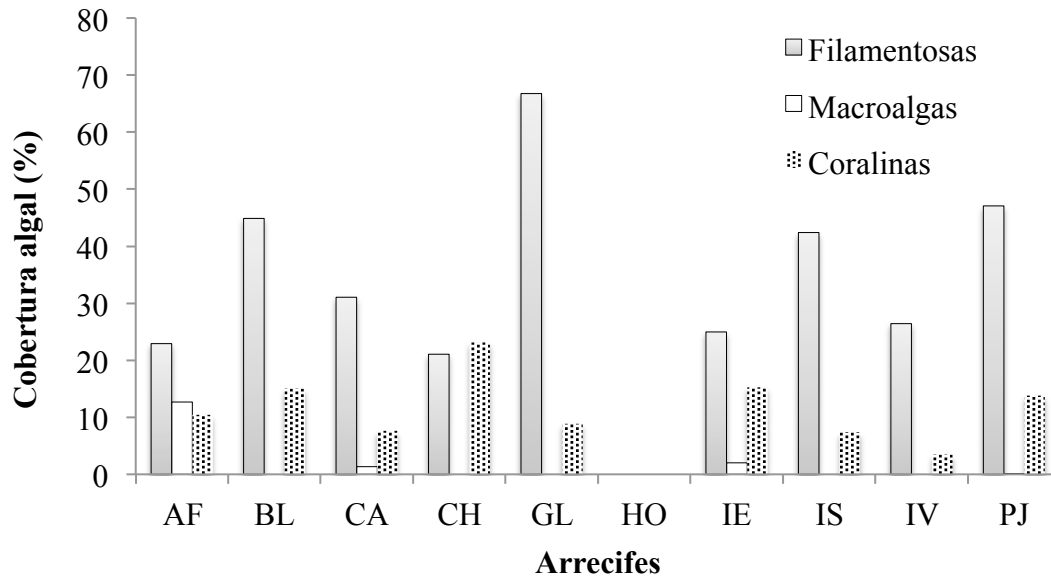


Figura 7. Cobertura en porcentaje de gremios algales, campaña de monitoreo C-09.

Comunidad de peces herbívoros, campaña de monitoreo c-09

Biodiversidad

Durante la campaña C-09 se tiene un registro de 2,040 herbívoros que corresponden a 18 especies (Tabla 2). La riqueza específica promedio por sitio de muestreo (arrecife) fue de 10 especies. Galleguilla presentó la mayor cantidad de especies (13 spp.) El arrecife con menor biodiversidad fue Pájaros (6 spp.). Las especies más frecuentes en todos los sitios fueron: *Stegastes diencaeus*, *S. leucostictus*, *S. partitus* (Tabla 10).

Tabla 10. Biodiversidad de peces herbívoros en el SAV, campaña de monitoreo C-09

Especies	Arrecifes								
	AF	BL	CA	CH	GL	IE	IS	PJ	F
<i>Acanthurus chirurgus</i>	1		1	1	1	1	1		6
<i>Acanthurus coeruleus</i>	1		1				1		3
<i>Canthigaster rostrata</i>			1		1				2
<i>Coryphopterus personatus</i>					1		1		2
<i>Haemulon aurolineatum</i>			1		1	1		1	4
<i>Lactophrys trigonus</i>						1			1
<i>Microspathodon chrysurus</i>		1		1	1				3
<i>Pomacanthus paru</i>	1		1	1	1		1	1	6
<i>Scarus coeruleus</i>					1				1
<i>Scarus iserti</i>							1		1
<i>Scarus taeniopterus</i>	1	1		1	1	1	1		6
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	1	1	1	1		1	1		6
<i>Sparisoma rubripinne</i>	1			1	1	1	1		5
<i>Sparisoma viride</i>	1	1	1		1		1	1	6
<i>Stegastes diencaeus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	8
<i>Stegastes leucostictus</i>	1	1	1	1	1	1		1	7
<i>Stegastes partitus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	8
<i>Stegastes planifrons</i>							1	1	2
No. Total de especies por arrecife	10	7	10	9	13	10	12	6	10

Abundancia

Las especies de peces más abundantes en términos del número de individuos en cada sitio fueron: *Stegastes diencaeus*, *S. leucostictus*, *S. partitus* (Tabla 11).

Tabla 11. Abundancia relativa (%) de peces herbívoros, campaña de monitoreo C-09

Especies	Arrecifes								
	AF	BL	CA	CH	GL	IE	IS	PJ	ART
<i>A. chirurgus</i>	3.6		10.7	2.1	0.7	14.3	3.4		4.3
<i>A. coeruleus</i>	4.3		6.7				1.1		1.5
<i>C. rostrata</i>			0.4		1.1				0.2
<i>C. personatus</i>					65.8		16.9		10.3
<i>H. aerolineatum</i>			19.7		0.4	3.0		47.6	8.8
<i>L. trigonus</i>						0.6			0.1
<i>M. chrysurus</i>		15.1		3.2	0.4			7.3	3.2
<i>P. paru</i>	2.7		1.8	0.5	1.9		2.2	0.5	1.2
<i>S. coeruleus</i>					0.4				0.0
<i>S. iserti</i>							9.0		1.1
<i>S. taeniopterus</i>	16.7	11.8		1.6	0.7	24.4	12.4		8.4
<i>S. aurofrenatum</i>	2.0	2.2	3.0	2.1		1.2	2.2		1.6
<i>S. rubripinne</i>	0.5			1.1	0.4	0.6	9.6		1.5
<i>S. viride</i>	2.9	1.1	2.8		1.5		7.9	3.1	2.4
<i>S. diencaeus</i>	4.5	25.8	3.6	38.9	12.6	4.8	11.8	13.6	14.5
<i>S. leucostictus</i>	5.0	37.6	5.5	50.0	2.6	3.6		25.7	16.2
<i>S. partitus</i>	57.9	6.5	46.0	0.5	11.5	35.7	17.4	2.1	22.2
<i>S. planifrons</i>						11.9	6.2		2.3
No. total de individuos	444	93	507	190	269	168	178	191	2040
Densidad total (Ind/m³)	0.26	0.05	0.30	0.11	0.16	0.10	0.11	0.11	

Densidad

La densidad promedio en el SAV durante la campaña C-09 es de (0.15 ind/m³). El arrecife Cabezo presentó la mayor densidad (0.30 ind/m³) mientras que La Blanca fue el arrecife con menor densidad (0.05 ind/m³) (Fig. 8).

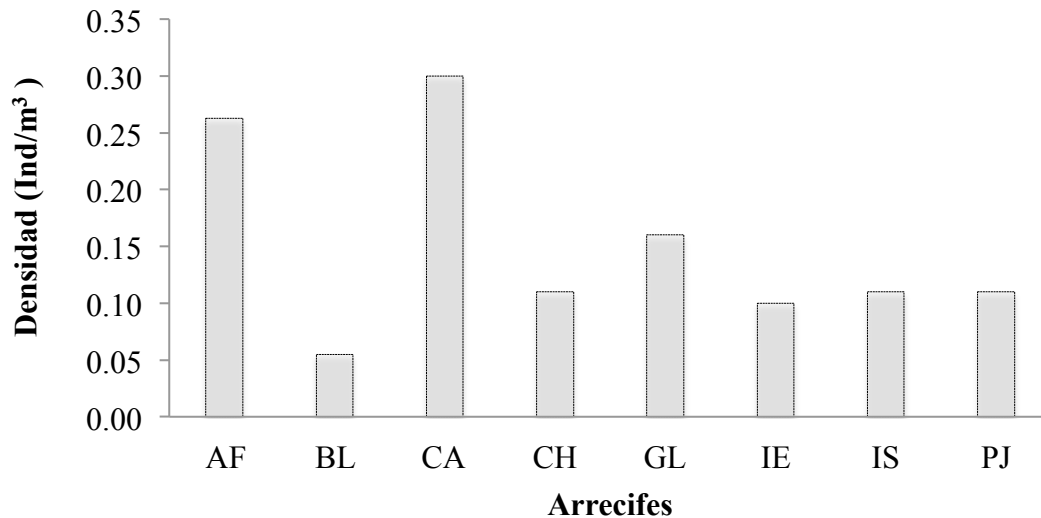


Figura 8. Densidad de peces herbívoros, campaña de monitoreo C-09.

Abundancia relativa por biomasa

Las siguientes especies de peces con mayor cantidad de biomasa en cada sitio, son: *Pomacanthus paru* (Anegada de Afuera); *Microspathodon chrysurus* (La Blanca); *Acanthurus chirurgus* (Cabezo); *Sparisoma aurofrenatum* (Chopas); *P. paru* (Galleguilla); *A. chirurgus* (Isla de Enmedio); *P. paru* (Isla de Sacrificios) y *Haemulon aurolineatum* (Pájaros) (Tabla 12).

Tabla 12. Biomasa relativa (%) de las especies de peces herbívoros en el SAV, C-09

Especies	Arrecifes								
	AF	BL	CA	CH	GL	IE	IS	PJ	BRT
<i>A. chirurgus</i>	5.3		28.2	20.1	2.2	16.0	36.3		13.5
<i>A. coeruleus</i>	9.4		14.3				0.1		3.0
<i>C. rostrata</i>			0.0		1.1				0.1
<i>C. personatus</i>					0.9		0.3		0.1
<i>H. aerolineatum</i>			18.8		1.2	2.8		47.6	8.8
<i>L. trigonus</i>						0.1			0.0
<i>M. chrysurus</i>		46.1		13.5	2.0			26.6	11.0
<i>P. paru</i>	37.1		12.6	4.6	49.4	54.4		3.8	20.2
<i>S. coeruleus</i>					1.6				0.2
<i>S. iserti</i>							8.4		1.0
<i>S. taeniopterus</i>	9.6	2.4		4.7	0.9	8.2	3.9		3.7
<i>S. aurofrenatum</i>	8.4	10.1	6.5	21.3		0.0	0.1		5.8
<i>S. rubripinne</i>	1.4			8.1	0.1	0.3	18.9		3.6
<i>S. viride</i>	16.1	21.2	14.1		26.5		24.4	16.7	14.9
<i>S. diencaeus</i>	1.1	7.4	0.7	10.5	9.4	0.6	2.3	1.5	4.2
<i>S. leucostictus</i>	2.5	11.9	1.8	17.2	2.6	1.0		3.5	5.1
<i>S. partitus</i>	9.0	0.9	3.0	0.1	2.1	14.0	1.9	0.3	3.9
<i>S. planifrons</i>						2.5	3.4		0.7
Biomasa total (kg)	29	9	56	10	9	16	10	18	

Biomasa por unidad de volumen

La biomasa por unidad de volumen (BM/V) promedio para el SAV fue de (14.6 g/m³). El sitio con mayor BM/V fue Cabezo (57.0 g/m³) y los sitios con menor BM/V corresponden a La Blanca con (8.5 g/m³) y La Galleguilla (8.7 g/m³) (Tabla 13).

Diversidad ecológica

La diversidad ecológica general promedio (índice de Shannon-Wiener) fue de ($H' = 1.6$), con Isla de Sacrificios ($H' = 2.26$) como el sitio con mayor diversidad, Chopas ($H' = 1.15$) con la menor diversidad. Por lo que se refiere a equitatividad (índice de Pielou), el promedio fue de ($E = 0.7$); Isla de Sacrificios ($E = 0.91$) presentó el valor más alto mientras Chopas el más bajo ($E = 0.53$) (Tabla 13).

Tabla 13. Parámetros biológicos y ecológicos de la comunidad de peces herbívoros en el SAV, campaña de monitoreo C-09

Arr	No.Ind	Spp.	D	BMT	BM/V	H'	H'max	E
	#	#	Ind/m ³	Kg	Ind/m ³			
AF	444	10	0.26	29.08	20.62	1.46	2.30	0.64
BL	93	7	0.05	8.57	8.68	1.56	1.95	0.80
CA	507	10	0.30	56.39	39.99	1.67	2.30	0.73
CH	190	9	0.11	10.44	8.23	1.15	2.20	0.53
GL	269	13	0.16	8.69	4.74	1.22	2.56	0.48
IE	168	10	0.10	16.44	5.32	1.73	2.30	0.75
IS	178	12	0.11	9.82	11.08	2.26	2.48	0.91
PJ	191	6	0.11	17.79	18.03	1.38	1.95	0.71
P	255±145.2	9.6±2.3	0.15±0.08	19.7±16.3	14.6±11.8	1.6±0.3	2.3±0.2	0.7±0.1

Arr = Arrecife. No. Ind = número total de individuos. Spp = especies. D = densidad. H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener. H' max = Diversidad máxima. E = Índice de equitatividad de Pielou. BMT = Biomasa total. BM/V = Biomasa por unidad de volumen. P = Promedio.

Relación entre las comunidades algal e ictica

La relación de la cobertura macroalgal con la biomasa, biomasa por unidad de volumen, densidad y abundancia de peces herbívoros mostró valores bajos ($r = -0.17, 0.26, 0.18, -0.15$ respectivamente). De igual manera la relación con las algas filamentosas arrojó valores bajos ($r = 0.03, 0.27, -0.25, 0.08$). Nuevamente la relación de los parámetros de la comunidad de peces herbívoros con la comunidad algal (Macroalgas + algas filamentosas) presenta valores muy bajos (Tabla 15)

Tabla 14. Datos empleados en el análisis de correlación, campaña de monitoreo C-09

Arrecifes	Peces				Gremios algales		
	Abundancia	BM/V	Biomasa	Densidad	Macroalgas	Filamentosas	M+F
AF	10.0	20.6	10.0	0.26	12.7	22.9	35.6
BL	14.3	8.7	14.3	0.05	0.0	44.9	44.9
CA	10.0	40.0	10.0	0.30	1.4	31.1	32.4
CH	11.1	8.2	11.1	0.11	0.0	21.1	21.1
GL	7.7	4.7	7.7	0.16	0.0	66.8	66.8
IE	10.0	5.3	9.1	0.10	2.0	25.0	26.9
IS	8.3	11.1	9.1	0.11	0.0	42.4	42.4
PJ	14.3	18.0	14.3	0.11	0.0	47.1	47.1

Tabla 15. Coeficiente de correlación (Pearson) entre peces herbívoros y gremios algales, campaña de monitoreo C-09

	Macroalgas	Filamentosas	Macroalgas + Filamentosas
Biomasa de Peces	-0.17	-0.03	-0.08
BM/V de peces	0.26	-0.27	-0.22
Abundancia de peces	-0.15	-0.08	-0.14
Densidad de peces	0.18	-0.25	-0.09

DISCUSIÓN

En la actualidad un gran número de estudios realizados en ambientes arrecifales se enfocan en identificar a los factores responsables del incremento en la cobertura algal y la disminución de la cubierta coralina (McCook, 1999; Szmant, 2002; Vroom et al., 2006) sobretodo en la región del Caribe, donde la cobertura de coral a disminuido de aproximadamente 50% al 10% en los últimos treinta años (McManus, 2000; Gardner et al., 2003). Dichos estudios reconocen que la cobertura y los patrones de crecimiento algal varían principalmente en función de dos factores; (1) el aumento de nutrientes en la columna de agua, y (2) la presencia o ausencia de peces herbívoros. No obstante algunos estudios que relacionan el aporte de nutrientes y la exclusión de herbívoros, muestran que el aumento de la cobertura algal no siempre responde al enriquecimiento de nutrientes y es únicamente moderado por la presión de forrajeo que ejercen los peces herbívoros sobre la comunidad algal (Burkepile y Hay, 2006; Humphries et al., 2014). Aunque se ha demostrado ampliamente que la reducción de la herbivoría y el enriquecimiento de nutrientes están asociados a las alteraciones locales en la estructura de la comunidad bentónica (Littler y Littler, 1984; Hughes, 1994; Jompa y McCook, 2002; Belliveau y Paul, 2002), recientemente se ha observado que a lo largo de los arrecifes del Caribe el recubrimiento algal no se explica con estos factores por si solos y se reconoce que existen otros factores de índole física, como los cambios ambientales, o biológica como el reclutamiento la dispersión y disponibilidad de propágulos, que intervienen en la colonización de los diferentes gremios algales (Airoldi, 1998; Aronson y Precht, 2000; Coleman, 2003; Ceccarelli et al., 2005). Por ejemplo, en arrecifes donde la cobertura coralina a disminuido, generalmente las algas coralinas son capaces de cubrir las áreas libres de coral y reducir el éxito de reclutamiento de macroalgas y algas filamentosas, evitando su crecimiento excesivo (Vermeij et al., 2011). Lo cual podría explicar que durante la campaña de monitoreo C-08 las algas coralinas sean el grupo mejor representado, mientras que las macrolagas representan el grupo con menor cobertura. Esto se atribuye a que el talo encostrante de las algas coralinas se extiende sobre el sustrato evitando el establecimiento de macroalgas, además de servir como refugio a microherbívoros que se alimentan de ellas y producir sustancias alelopáticas que previenen el asentamiento e inhiben la germinación de sus esporas (Kim et al., 2004). A esto se suma que las algas coralinas encostrantes son evitadas por la mayoría de los herbívoros, principalmente los peces, ya que no cumplen con el aporte energético

que éstos requieren, lo que las hace resistentes a la herbivoría (Hay, 1997; Poore et al., 2012) y podría contribuir con su crecimiento y expansión en el SAV.

Sin embargo el aporte de sólidos en suspensión por la descarga de los ríos que caracterizan al SAV y la acumulación de estos puede probablemente sofocar a las algas coralinas encostrantes y favorecer la dominancia de macroalgas y filamentosas (Steneck, 1997; Airoidi, 2003; Horta-Puga, 2007; Bellwood y Fulton, 2008; Rosales-Hoz et al., 2008). No obstante en ausencia de peces herbívoros, las algas filamentosas, por ser el alimento principal de estos organismos, son quienes tienden a ocupar rápidamente los espacios disponibles tras la muerte de los corales (Birrel et al., 2005; Hoey y Bellwood, 2011) además gracias a su morfología son capaces de asimilar más rápido los nutrientes que las algas coralinas y presentan ciclos de vida más acelerados que favorecen el reemplazo de tejidos perdidos (Littler y Littler, 1984), lo cual podría disminuir los efectos de la herbivoría a niveles que permitan que la producción algal supere el pastoreo (Yap y Gómez, 1988; Purcell y Bellwood, 2001). De esta manera se podría explicar que el grupo de la filamentosas superaran la cobertura de algas encostrantes durante la campaña C-09. Ya que en el SAV los herbívoros representan aproximadamente el 13% de la biomasa total de peces (Horta-Puga et al., 2014) y de manera general la diversidad promedio de peces herbívoros en el Caribe es baja (30 especies) (Sierra et al., 2001), comparada con más de tres docenas de especies de peces herbívoros presentes en los arrecifes del Pacífico (Adam et al., 2015). Asimismo, las especies más frecuentes y más abundantes en todos los arrecifes del SAV, durante las dos campañas de monitoreo, pertenecen al género *Stegastes*, y se reconoce que las especies de este género son herbívoros territoriales que defienden activamente bastas extensiones de sustrato donde establecen cultivos selectos de algas filamentosas para su consumo, evitando el establecimiento y proliferación de macroalgas o algas coralinas y expulsando de sus territorios a otros organismos que representan una amenaza, como erizos u otros peces herbívoros, mediante su conducta agresiva (Hata y Kato, 2003; Ceccarelli, 2001). De igual manera este grupo de organismos puede tener un efecto negativo sobre la comunidad coralina, principalmente cuando se habla de un ambiente sometido a estrés (Knowlton et al., 1990) como es el SAV (Horta-Puga et al., 2015), debido a que dichas especies muerden el tejido coralino para establecer sus territorios de algas filamentosas, causando mortalidad parcial y en algunos casos la muerte total de la colonia (Chasqui-Velazco et al., 2007). Así, esto último podría influir en el incremento de la cobertura de especies pertenecientes al gremio de las filamentosas dentro del SAV, pues se a

observado que este gremio algal es capaz de colonizar el sustrato hasta un 50% en arrecifes donde la presión de pastoreo es baja o ausente, y en aquellos donde los herbívoros territoriales de pequeñas tallas como las especies pertenecientes a la familia Pomacentridae (*Stegastes partitus*, *S. leucostictus* y *S. diencaeus*) son dominantes (Humphries et al., 2014). El impacto de pastoreo por parte de estos organismos probablemente puede ser insignificante ya que a pesar de ser las especies más abundantes éstas representan una porción muy pequeña de la biomasa total de herbívoros en el SAV, lo que coincide con Williams y colaboradores (2001) quienes mencionan que la biomasa de estos organismos es menor al 5% de la biomasa total de herbívoros y resulta insuficiente para el control del crecimiento algal.

Debido a que las diferentes especies de peces herbívoros presentan una gran variedad de hábitos alimenticios, éstos influyen de diferente manera sobre la comunidad algal, ya que algunas especies son más eficientes en el control del crecimiento algal que otras (Mayakun et al., 2010), de esta manera es posible reconocer que las especies pertenecientes a la familia Acanthuridae, Scaridae y Siganidae son herbívoros muy importantes en el mar Caribe, y por lo tanto en el Golfo de México, ya que su actividad de forrajeo puede presentar un efecto positivo sobre los corales, al ejercer una mayor presión de pastoreo y reducir la competencia con la comunidad de algas bentónicas, a diferencia de los herbívoros territoriales (Hughes, 1999; Lokrantz et al., 2008; Bellwood et al., 2012). Sin embargo, la biomasa y abundancia de peces pertenecientes a estas familias durante las dos campañas en el SAV es baja, lo que coincide con resultados reportados para el Caribe por (Hawkins y Roberts, 2003; Adam et al., 2015). Se considera que la disminución en la abundancia y biomasa de peces pertenecientes a estas familias, y la dominancia de herbívoros territoriales, tanto en el Caribe como en el Golfo de México, es consecuencia del alto nivel de estrés generado por la presión pesquera, ya que esta actividad afecta principalmente a las especies de mayor tamaño como cirujanos y loros (Floeter et al., 2006; Granados-Barba et al., 2007; Bender et al., 2013). Lo cual puede tener consecuencias catastróficas en la capacidad reproductiva de los peces, por la eliminación de organismos adultos, afectando así su biomasa y por lo tanto la sucesión algal, ya que especies pequeñas de peces loro como las que se encuentran en el SAV han demostrado ser incapaces de consumir masas maduras de macroalgas y grandes cantidades de filamentosas (Chasqui-Velazco et al., 2007; Bellwood et al., 2015). De igual manera en arrecifes intensamente explotados la exclusión de grandes piscívoros, los cuales son muy codiciados para el consumo humano, puede provocar efectos en cadena ya que la ausencia

de depredadores de alto valor tales como meros, pargos y jureles, por efecto de la sobrepesca, permite a los pequeños herbívoros establecer libremente sus territorios de algas filamentosas y desplazar a las especies coralinas (Bellwood et al., 2012; Rizzari et al., 2014). El fuerte efecto que ejercen los peces herbívoros sobre las comunidades algales sugiere que éstos organismos juegan un papel muy importante en el aumento de la cobertura algal y en la disminución de la cobertura coralina de muchos arrecifes, especialmente los del Caribe (Ceccarelli et al., 2005; Burkepile y Hay, 2006). Incluso existe evidencia de que en arrecifes con poblaciones saludables de peces herbívoros el consumo por parte de estos organismos a menudo coincide con bajas coberturas de algas, mientras que en arrecifes sometidos a la presión pesquera la producción algal es mayor (McCook, 1999).

A pesar de que la mayoría de los estudios realizados han demostrado que existe una correlación entre la abundancia de peces herbívoros y la cobertura de la comunidad algal (Ceccarelli et al., 2005; Burkepile y Hay, 2006; Bellwood et al., 2012), en el presente estudio las correlaciones entre los parámetros de la comunidad de peces herbívoros y la comunidad algal no muestran valores significativos que indiquen que en el SAV los peces herbívoros influyan en la cobertura de los gremios algales, es decir que no es posible observar un patrón claro de relación entre peces herbívoros y algas.

Se considera que las correlaciones entre el promedio de la abundancia, biomasa y densidad de peces herbívoros y la cobertura de macroalgas y algas filamentosas en el SAV presentaron valores muy bajos y poco significativos (>0.3), en comparación con otros autores como Hoey y Bellwood (2011) quienes encontraron una fuerte relación (<0.5) entre la biomasa de macroalgas y la biomasa de peces herbívoros, sin embargo, es importante tomar en cuenta que la actividad de estos organismos sobre la comunidad algal varía enormemente en espacio y tiempo (Pinheiro et al., 2013), por esta razón podría presentar una gran diversidad de respuestas en el SAV, dependiendo el hábitat donde se encuentran, las especies presentes, o el grupo algal del que se alimentan. Así mismo, tanto en el Caribe como en el SAV su actividad podría estar limitada por una serie de factores que incluyen; la profundidad, la disponibilidad de hábitat, la depredación natural y la sobrepesca (Pereira et al., 2014; Razzari et al., 2014; Adam et al., 2015).

Los resultados del presente estudio concuerdan con Williams y colaboradores (2001), quienes a pesar de encontrar una correlación entre los peces herbívoros y la comunidad algal, reconocen

que las poblaciones de peces herbívoros no son capaces de controlar el crecimiento excesivo de las algas tras la disminución de la cubierta coralina, y desafortunadamente la cobertura coralina del SAV a disminuido hasta abarcar el 20% o menos del sustrato (Williams et al., 2001; Horta-Puga et al., 2015), por efecto del calentamiento global, el intenso desarrollo costero, la sobrepesca, la contaminación ambiental y las perturbaciones naturales como huracanes o enfermedades (Hughes et al., 2003; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Horta-Puga, 2007). Lo que a contribuido con el aumento de otros organismos bentónicos, en particular algas filamentosas que colonizan rápidamente las superficies de coral muerto, formando céspedes algales, gracias a su alta productividad fotosintética (Birrel et al., 2005; Norstro et al., 2009).

Se reconoce que los peces herbívoros son organismos capaces de excluir a las algas bentónicas de un arrecife con altas coberturas coralinas, no obstante, en arrecifes sometidos a estrés y con bajas coberturas de coral, como lo es el SAV (Horta-Puga, 2003; Horta-Puga y Tello-Musi, 2009; Horta-Puga et al., 2015) el ramoneo por parte de los peces tiende a ser insuficiente para controlar el crecimiento algal, debido a las grandes extensiones de sustrato libre que rápidamente es ocupado por algas (Williams et al., 2001; Paddack et al., 2006; Mumby et al., 2007).

CONCLUSIONES

- Las especies de peces herbívoros más frecuentes y abundantes en el SAV pertenecen al género *Stegastes* (*Stegastes partitus*, *Stegastes leucostictus*, *Stegastes diencaeus*) los cuales se conocen por contribuir con el establecimiento de algas filametosas y presentar una baja eficiencia sobre el control de la expansión de macroalgas en el arrecife.
- Los peces herbívoros que caracterizan a un arrecife saludable, por mantener bajas coberturas algales y contribuir con el establecimiento de nuevos corales como acantúridos (cirujanos) y escáridos (loros) son escasos o ausentes.
- La correlación entre la cobertura de los principales gremios algales y la abundancia de la comunidad de peces herbívoros, en términos de abundancia y biomasa, resultó ser muy baja.
- Así, no se encontró evidencia cuantitativa que indique que los peces esten regulando la cobertura algal en el SAV.
- La ausencia de la relación entre los principales gremios algales y la comunidad de peces herbívoros es probablemente un indicativo de que el SAV es un ambiente seriamente impactado, donde la baja cobertura coralina a dado lugar a espacios libres que son ocupados inmediatamente por algas filamentosas y debido a su gran extensión, la diversidad abundancia y biomasa de peces herbívoros presentes resulta insuficiente para el control de la expansión de las algas en el arrecife.

REFERENCIAS

- Airoidi L. 1998. Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*. 79:2759-2770.
- Airoidi L. 2003. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41:161-236.
- Adam TC, Burkepile DE, Ruttenberg BI, Paddock MJ. 2015. Herbivory and resilience of Caribbean coral reefs: Knowledge gaps and implications for management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 520:1-20.
- Adey WH. 1998. Coral reefs: algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology*. 34: 393-406.
- Arias-González JE, Núñez-Lara E, Rodríguez-Zaragoza FA, Legendre P. 2011. Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe. *Cienc. Mar.* 37:87-96.
- Aronson RB, Precht WF. 2000. Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica. *Limnol. Oceanogr.* 45:251-255.
- Belliveau SA, Paul VJ. 2002. Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232:105-114.
- Bellwood DR, Fulton CJ. 2008. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change?. *Limnol. Oceanogr.* 53:2695-2701.
- Bellwood DR, Hoey AS, Hughes TP. 2012. Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proc. R. Soc. B.* 279:1621-1629.
- Bellwood DR, Bonaldo RM, Welsh JQ. 2015. Clustered parrotfish feeding scars trigger partial coral mortality of massive *Porites* colonies on the inshore Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 34:81-86.
- Bender MG, Floeter SR, Mayer F, Vila-Nova D, Longo GO, Hanazaki N, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL. 2013. Biological attributes and major threats as predictors of the

- vulnerability of species: a case study with Brazilian reef fishes. *Oryx*. 47:259-265.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar Pollut Bull*. 51:408-414.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*. 46:25-63.
- Bohnsack JA, Bannerot SP. 1986. A Stationary Visual Census Technique for Quantitatively Assessing Community Structure of Coral Reef Fishes. U.S. Department of Commerce Malcolm Baldrige. National Oceanic and Atmospheric Administration National Marine Fisheries Service, pp. 12-21.
- Botello AV, Ponce G, Toledo A, Díaz G, Villanueva S. 1992. Ecología, recursos costeros y contaminación en el Golfo de México. *Ciencia y Desarrollo*, CONACYT, México. 102:28-48.
- Burkepile DE, Hay ME. 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: context dependent effects. *Ecology*. 87:3128-3139.
- Burkepile DE, Hay ME. 2008. Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 105:16201-16206.
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ. 2001. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev*. 39:355-389.
- Ceccarelli DM, Jones PG, McCook JL. 2005. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs*. 24:606-620.
- Ceccarelli DM, Hughes TP, McCook LJ. 2006. Impacts of simulated overfishing on the territoriality of coral reef damselfish. *Mar Ecol Prog Ser* 309:255-262.

- Cobián RD, Claro MR, Chevalier MPP, Valderrama PS, Caballero AH. 2011. Structure of the Associations of Fish in the Coral Reef in the Guanahacabibes National Park. Cuba. *Rev. Mar. Cost.* 3:153-169.
- Coleman MA. 2003. The role of recruitment in structuring patterns of small-scale spatial variability in intertidal and subtidal algal turfs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 291:131-145.
- Chasqui-Velazco L, Alvarado CE, Acero PA, Zapata AF. 2007. Efecto de la herbivoría y coralivoría por peces en la supervivencia de corales trasplantados en el Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical.* 55:825-837.
- Chávez EA, Tunnell JW. 1993. Needs for management and conservation of the southern Gulf of Mexico. *Proc, eighth (eds.), Symp. Coastal Ocean Manag, New Orleans, Louisiana.*
- Cheal A, MacNeil MA, Cripps E, Emslie M, Jonker M, Schaffelke B, Sweatman H. 2010. Coral-macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the great barrier reef. *Coral Reefs* 29:1005-1015.
- Chiappone M. 2001. Conservación de arrecifes coralinos en áreas marinas protegidas: estudio del parque nacional del Este, República Dominicana. *Publications for Capacity Building, The Nature Conservancy Headquarters, Virginia, USA.* 237p.
- Chuc CA, Ortigón AI, Tuyub MAA, Suárez SJ. 2011. Cambio de Fase Coral-Algas en el Arrecife de Coral de Mahahual, en el Caribe Mexicano. *Universidad Autónoma de Yucatán. México,* pp. 28-31.
- Claro R, Cantelar K, Pina AF, García-Arteaga JP. 2007. Cambios en las comunidades de peces de los arrecifes coralinos del Archipiélago Sabana- Camagüey, Cuba. *Revista de Biología Tropical.* 55:537-547.
- DeLoach N, Humann P. 2003. *Reef Fish Behavior.* New World Publications, Inc. Pag.
- Durán A, Claro R. 2009. Actividad alimentaria de los peces herbívoros y su impacto en arrecifes con diferente nivel de degradación antrópica. *Instituto de oceanografía, Ministerio de*

Ciencia, Tecnología y Ambiente. Revista de Biología Tropical. 57:3-9.

Enochs IC, Manzello DP. 2012. Responses of cryptofaunal species richness and trophic potential to coral reef hábitat degradation. *Diversity*. 4: 94-104.

Figueiredo MAO, Horta PA, Gusmao AP, Castro JMN. 2008. Benthic marine algae of teh coral reefs of Brazil: a literature review. *Oecol Bras*. 12:258-269.

Floeter SR, Halpern BS, Ferreira CEL. 2006. Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biol Conserv*. 128:391-402.

Froese R, Pauly D. 2015. FishBase. World Wide Web electronic publication. <http://www.fishbase.org>.

Gardner TA, Côté MI, Gill AJ, Grant A, Watkinson RA. 2003. Long-Term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. *Science, New Series*. 301:958-960.

Granados-Barba A, Abarca ALG, Vargas HJM. 2007. *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche. International Standar Book Number. 326 p.

Granados-Barba A, Ortiz-Lozano LD, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), 2015. *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. 366 p.

Hata H, Kato M. 2002. Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 237:227-231.

Hata H, Kato M. 2003. Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263:159-167.

Hata H, Kato M. 2004. Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 313:285-296.

Hay ME. 1997. Calcified seaweeds on coral reefs: complex defenses, trophic relationships, and

- value as hábitats, in: Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium. Panamá, pp. 713-718.
- Hatcher BG. 1983. Grazing in coral reef ecosystems, in: Barnes DJ (eds.), Perspectives on coral reefs. Brian Clouston, Canberra, pp. 164-179.
- Hawkins JP, Roberts CM. 2003. Effects of fishing on sex-changing Caribbean parrotfishes. *Biol Conserv.* 115:213-226.
- Heenan A, Williams ID. 2013. Monitoring Herbivorous Fishes as Indicators of Coral Reef Resilience in American Samoa. *PLoS ONE.* 11:28-48.
- Hixon MA. 1997. Effects of reef Fishes on corals and algae, in: Birke-land C (eds.), Life and death of coral reefs. International Thomson, USA, pp. 230-248.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science.* 318:1737-1742.
- Hoey AS, Bellwood DR. 2011. Suppression of herbivory by macroalgal density: a critical feedback on coral reefs? *Ecol Lett.* 14:267-273
- Horta-Puga GJ, Carricart-Ganivet JP. 1993. Corales pétreos recientes (Milleporina, Stylasterina y Scleractinia) de México, in: Salazar-Vallejo, S.I., González, N.E. (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO/CIQRO. México, pp. 66-79.
- Horta-Puga GJ. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin.* 496:360-369.
- Horta-Puga GJ. 2007. Environmental impacts. in: Tunnell JW, Chávez EA, Withers K (eds.), Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Texas A&M Press, pp. 126-141.
- Horta-Puga GJ, Tello-Musi JL. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe Final SNIB. CONABIO proyecto No. DM005. México D.F. 128p.
- Horta-Puga GJ, Tello-Musi JL, Córdova-Morales A, Gutiérrez-Martínez JF, Morales-Aranda A. 2014. Reporte de las campañas de monitoreo C-09 y H-10. Proyecto Sistema Arrecifal

- Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: II Etapa. CONABIO, GM005. México, D.F, pp. 133-139.
- Horta-Puga GJ, Tello-Musi JL, Beltrán-Torres A, Carricart-Gavinet JP, Carriquiry JD, Villaescusa-Celaya J. 2015. Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment, in: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C. (eds.), Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Universidad Autónoma de Campeche. 366 p.
- Hughes TP. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*. 265:1547-1551.
- Hughes TP, Szmant AM, Steneck R, Carpenter R, Miller S. 1999. Algal blooms on coral reefs: what are the causes? *Geological Approaches to coral reef ecology*. 44:83-86.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*. 301:929-933.
- Hughes TP, Rodríguez MJ, Bellwood DR, Ceccarelli D, Hoegh-Guldberg O, McCook L, Moltchanivskyj N, Pratchett MS, Steneck RS, Willis B. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Curr. Biol*. 17:360-365.
- Humphries AT, McClanahan TR, McQuaid CD. 2014. Differential impacts of coral reef herbivores on algal succession in Kenia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 504:119-132.
- Jompa J, McCook L. 2002. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrical*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnol. Oceanogr.* 47:527-534.
- Kim MJ, Choi JC, Kang SE, Cho JY, Jin HJ, Chun BS, Hong YK. 2004. Multiple allelopathic activity of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* against settlement and germination of seaweed spores. *J Appl Phycol*. 16:175-179.
- Klomp KD, Clarke K, Marks K, Miller M. 2003. Condition of reef fish on Jamaica's north coast signals late stages of overexploitation. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries*.

- Knowlton N, Lang JC, Keller BD. 1990. Case study of natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaican staghorn corals. *Smithsonian Contributions Marine Science*. 41:31-31.
- Kramer PA. 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: results of the AGRA program (1997–2000). *Atoll Res Bull*. 496:1-57.
- Lang J, Alcolado P, Carricart-Ganivet JP, Chiappone M, Curran A, Dustan P, Gaudian G, Geraldes F, Gittings S, Smith R, Tunnell JW, Wiener J. 1998. Status of coral reefs in the northern areas of the wider Caribbean, in: Wilkinson, C. (eds.), *Status of coral reefs of the world: 1998*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, pp. 123-134.
- Lewis SM. 1986. The role of herbivorous Fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol Monogr*. 56:183-200.
- Lirman D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*. 19: 392-418.
- Littler MM, Littler DS. 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. *Progress Phycological Research*. 3:323-364.
- Littler MM, Littler DS, Lapointe BE. 1993. Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: the southwest coast of Martinique. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, University of Guam Press: Mangilao*. 1: 335-343.
- Littler MM, Littler DS. 1994. Arrecifes tropicales como hábitats complejos de diversas macroalgas, en: Lobban CS y Harrison PJ. (eds.), *Ecología de algas y Ficología*. Cambridge Univ. Press, Nueva York, pp. 72-75.
- Littler MM, Littler DS. 2000. Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. 17:195-215.

- Littler MM, Littler DS. 2007. Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. 17:195-215.
- Lokrantz J, Nystrom M, Thyresson M, Johnansson C. 2008. The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs*. 27:967-974.
- Mantyka CS, Bellwood DR. 2007. Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. *Coral Reefs*. 26:453-442.
- Mayakun J, Kim JH, Prathep A. 2010. Effects of herbivory and the season of disturbance on algal succession in a tropical intertidal shore, Phuket, Thailand. *Phycological Research*. 58:88-96.
- McCook LJ. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 18:357-367.
- McCoy, Sophie J, Kamenos AN. 2015. Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology* published by Wiley Periodicals. 51:6-24.
- McClanahan TR, Muthiga NA. 1988. Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*. 166:269-276.
- McClanahan TR, Muthiga NA, Mangi S. 2001. Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral Reefs* 19:380-391.
- McClanahan TRB, Cokos A, Sala E. 2002. Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers Reef, Belize. *Mar. Pollut. Bull.* 6:441-451.
- McClanahan TR, Sala E, Stickels PA, Cokos BA, Baker AC, Starger CJ, Jones SH. 2003. Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral

condition on Glover's Reef, Belize. *Mar Ecol Prog Ser.* 261:135-147.

McManus JW, Meñez LAB, Kesner-Reyes KN, Vergara SG, Ablan MC. 2000. Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status. *ICES Journal of Marine Science.* 57:572-578.

Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón PN. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 82: 1249-1261.

Mumby PJ, Hastings A, Edwards HJ. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature.* 450:98-101.

Norstrom AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke C. 2009. Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Mar Ecol Prog Ser.* 376:295-306.

O'Leary JK, McClanahan TR. 2010. Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology.* 91:3584-3597.

O'Leary J, Potts D, Braga J, McClanahan T. 2012. Indirect consequences of fishing: reduction of coralline algae suppresses juvenile coral abundance. *Coral Reefs.* 31:547-559.

Oliveira MAF, Horta PA, Gusmão, AP, Castro AJM. 2008. Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: a literature review. *Oecol. Bras.* 12:258-269.

Paddack MJ, Cowen RK, Sponaugle S. 2006. Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs.* 25:461-472.

Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science.* 301:955- 958.

Pereira PHC, Morales RL, Bezerra MV, Lippi DL, Feitosa JLL, Pedrosa M. 2014. The influence of multiple factors upon reef fish abundance and species richness in a tropical coral complex. *Ichthyol Res.* 10:1007-1022.

- Pérez España H, Vargas Hernández JM. 2008. Caracterización ecológica y monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Primera Etapa. Universidad Veracruzana. Centro de Ecología y Pesquerías Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM002. México.
- Pinheiro HT, Martins AS, Joyeux JC. 2013. The importance of small-scale environment factors to community structure patterns of tropical rocky reef fish. *J Mar Biol Assoc UK*. 93:1175-1185.
- Polunin NVC, Klumpp DW. 1992. Algal food supply and grazer demand in a very productive coral-reef zone. *J Exp Mar Biol Ecol*. 164:1-15.
- Poore AGB, Campbell AH, Coleman RA, Edgar GJ, Jormalainen V, Reynolds PL, Sotka EE, Stachowicz JJ, Taylor RB, Vanderklift MA, Duffy JE. 2012. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecol. Lett*. 15:912-922.
- Purcell SW, Bellwood DR. 1993. A functional analysis of food procurement in 2 surgeonfish species, *Acanthurus nigro-fuscus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae). *Environ Biol Fishes*. 37:139-159.
- Purcell SW, Bellwood DR. 2001. Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a winward coral reef. *Coral reefs*. 20:117-125.
- Rosales-Hoz L, Kasper-Zubillaga JJ, Carranza-Edwards A, Hernández OC. 2008. Geochemical composition of surface sediments near Isla de Sacrificios coral reef ecosystem, Veracruz, México. *Hidrobiológica*. 18:155-165.
- Rizzari JR, Frisch AJ, Hoey AS, McCormick MI. 2014. Not worth the risk: apex predators suppress herbivory on coral reefs. *Oikos*. 123:829-836.
- Sierra LM, Claro R, Popova OA. 2001. Trophic biology of the marine fishes of Cuba. in: Claro R, Lindeman KC, Parenti LR. (eds.), *Ecology of the marine fishes of Cuba*. Smithso. Instit. Press, Washington and London. 115-148 p.
- Steneck RS. 1983. Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts.

Paleobiology. 9:44-61.

Steneck RS. 1997. Crustose corallines, other algal functional groups, herbivores and sediments: complex interactions along reef productivity gradients. In: Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panamá, pp. 733-738.

Szmant AM. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline?. Estuaries. 25:743-766.

Tunnell JW, Chávez AE, Withers K. 2007. Coral reefs of the southern Gulf of México, fourth ed. Texas A&M University, College Station. University-Corpus Christi Texas.

Veron J. 2000. *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Science, PMB3, Townsville MC, Qld 4810. Australia. 463 p.

Vermeij MJA, Dailer ML, Smith CM. 2011. Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. Mar. Ecol. Prog. Ser. 422:1-7.

Vroom PS, Page KN, Kenyon JC, Brainard RE. 2006. Algae-dominated reefs: numerous reports suggest that reefs must be dominated by coral to be healthy, but many thriving reefs depend more on algae. Am Sci. 94:430-438.

Williams ID, Polunin NVC, Hendrick VJ. 2001. Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. Mar. Ecol. Prog. Ser. 222:187-196.

Wilson SK, Bellwood DR, Choat JH, Furnas M. 2003. Detritus in coral reef ecosystems and its use by coral reef fishes. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 41:279-309.

Yap HT, Gómez ED. 1988. Aspects of benthic recruitment on a northern Philippine reef. Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville. 2:279-283.

ANEXOS

Tabla 16. Valores de las constantes a y b utilizadas para el cálculo de la biomasa de peces herbívoros en el SAV

Especie	Relación longitud-peso		Fuente
	a	b	
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.0041	3.533	Froese y Pauly 2015
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0.0415	2.835	Froese y Pauly 2015
<i>Cantherhines pullus</i>	0.0684	2.563	Feingold et al.2003
<i>Canthigaster rostrata</i>	0.0729	2.500	Feingold et al.2003
<i>Coryphopterus personatus</i>	0.0093	3.030	Froese y Pauly 2015
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0.0100	3.208	Froese y Pauly 2015
<i>Lactrophrys trigonus</i>	0.0178	3.083	Froese y Pauly 2015
<i>Lagodon rhomboides</i>	0.0269	3.110	Froese y Pauly 2015
<i>Melichthys niger</i>	0.0067	3.187	Froese y Pauly 2015
<i>Microspathodon chrysurus</i>	0.0239	3.082	Feingold et al.2003
<i>Pomacanthus paru</i>	0.0203	3.126	Feingold et al.2003
<i>Scarus coeruleus</i>	0.0124	3.111	Feingold et al.2003
<i>Scarus iserti</i>	0.0147	3.055	Froese y Pauly 2015
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.0135	3.000	Froese y Pauly 2015
<i>Scarus vetula</i>	0.0124	3.111	Froese y Pauly 2015
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	0.0047	3.429	Froese y Pauly 2015
<i>Sparisoma chrysopteron</i>	0.0135	3.130	Claro 1997
<i>Sparisoma rubripinne</i>	0.0156	3.064	Froese y Pauly 2015
<i>Sparisoma viride</i>	0.0537	2.740	Claro 1997
<i>Stegastes diencaeus</i>	0.0324	2.836	Froese y Pauly 2010
<i>Stegastes leucostictus</i>	0.0303	2.887	Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes partitus</i>	0.0182	3.152	Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes planifrons</i>	0.0379	2.857	Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes variabilis</i>	0.0156	3.130	Froese y Pauly 2015

Tabla 17. Gremios algales consumidos por las especies de peces herbívoros presentes en el SAV

Especie	Algas Filamentosas	Algas carnosas	Fuente
<i>Acanthurus chirurgus</i>	<i>Chaetomorpha</i>	<i>Dictyota</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Cladophora</i>	<i>Wurdemannia sp.</i>	Duran y claro 2008
<i>Acanthurus coeruleus</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Amphiora</i>	
	<i>Ceramium</i>	<i>Caulerpa</i>	
	<i>Cladophora sp.</i>	<i>Dictyosphaeria</i>	
	<i>Coelothrix</i>	<i>Dictyota</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Ectocarpus</i>	<i>Enteromorpha</i>	Duran y claro 2008
	<i>Microcoleus</i>	<i>Galaxaura</i>	
	<i>Oscillatoria</i>	<i>Gelidium</i>	
	<i>Phormidium</i>	<i>Halimeda</i>	
<i>Cantherhines pullus</i>		<i>Hypnea</i>	
		<i>Caulerpa</i>	
	<i>Bryopsis</i>	<i>Dictyopteris</i>	
	<i>Ceramium sp.</i>	<i>Dictyota</i>	
	<i>Cladophora</i>	<i>Gelidium</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Coelothrix</i>	<i>Halimeda</i>	
	<i>Gracilaria</i>	<i>Jania</i>	
	<i>Polysiphonia</i>	<i>Liagora</i>	
<i>Canthigaster rostrata</i>		<i>Sargassum sp.</i>	
<i>Canthigaster rostrata</i>		<i>Laurencia</i>	Froese y Pauly 2015
<i>Coryphopterus personatus</i>	<i>Polysiphonia</i>		Froese y Pauly 2015
<i>Lactrophrys trigonus</i>		<i>Cymodocea</i>	
	<i>Acanthophora</i>	<i>Dictyota</i>	
	<i>Centroceras</i>	<i>Halimeda</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Ceramium</i>	<i>Laurencia</i>	
		<i>Spyridia</i>	
<i>Lagodon rhomboides</i>	No identificadas		Froese y Pauly 2015
<i>Melichthys niger</i>	No identificadas	<i>Sargassum sp.</i>	Froese y Pauly 2015

Continúa...

<i>Microspathodon chrysurus</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Enteromorpha</i> <i>Gelidium</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Ceramium</i>		
	<i>Coelothrix</i>		
	<i>Herposiphonia</i>		
	<i>Lyngbya</i>		
	<i>Microcoleus</i>		
<i>Pomacanthus paru</i>	No identificadas		Froese y Pauly 2015
<i>Scarus coeruleus</i>	<i>Centroceras</i>		Froese y Pauly 2015
	<i>Lyngbya</i>		Williams et al. 2001
<i>Scarus iserti</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Enteromorpha</i> <i>Gelidium</i>	Duran y claro 2008 Williams et al. 2001
	<i>Coelothrix</i>		
	<i>Herposiphonia</i>		
	<i>Lyngbya</i>		
<i>Scarus taeniopterus</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Enteromorpha</i> <i>Gelidium</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Lyngbya</i>		
	<i>Microcoleus</i>		
	<i>Oscillatoria</i>		
	<i>Rhizoclonium</i>		
	<i>Polysiphonia</i>		
<i>Scarus vetula</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Acanthophora</i> <i>Enteromorpha</i> <i>Laurencia</i>	Froese y Pauly 2015 Bellwood 2015
	<i>Ceramium</i>		
	<i>Cladophora</i>		
	<i>Coelothrix</i>		
	<i>Gelidium</i>		
	<i>Herposiphonia</i>		
	<i>Lyngbya</i>		
	<i>Polysiphonia</i>		
	<i>Rhizoclonium</i>		
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	<i>Centroceras</i>	<i>Gelidium</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Coelothrix</i>		
	<i>Herposiphonia</i>		
	<i>Lyngbya</i>		
	<i>Microcoleus</i>		
	<i>Polysiphonia</i>		
<i>Sparisoma chrysopterum</i>	No identificadas	No identificadas	Froese y Pauly 2015

Continúa...

<i>Sparisoma rubripinne</i>	<i>Acrochaetium</i>		
	<i>Centroceras</i>	<i>Dictyota</i>	
	<i>Ceramium</i>	<i>Enteromorpha</i>	
	<i>Coelothrix</i>	<i>Gelidium</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Herposiphonia</i>	<i>Halimeda</i>	
	<i>Lyngbya</i>	<i>Laurencia</i>	
	<i>Polysiphonia</i>	<i>Sphacelaria</i>	
<i>Sparisoma viride</i>	<i>Rhizoclonium</i>		
	<i>Centroceras</i>		
	<i>Ceramium</i>		
	<i>Herposiphonia</i>	<i>Enteromorpha</i>	Froese y Pauly 2015
	<i>Lyngbya</i>	<i>Gelidium</i>	Duran y claro 2008
	<i>Microcoleus</i>	<i>Laurencia</i>	
	<i>Polysiphonia</i>		
<i>Stegastes diencaeus</i>	<i>Rhizoclonium</i>		
	<i>Centroceras</i>		Froese y Pauly 2015
	<i>Herposiphonia</i>		Chasqui-Velasco et al. 2007
<i>Stegastes leucostictus</i>	<i>Polysiphonia</i>	<i>Amphiora</i>	Ceccarelli 2011
	<i>Rhizoclonium</i>		Ceccarelli 2005
	<i>Ceramium</i>		Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes partitus</i>	<i>Herposiphonia</i>		Ceccarelli 2007
	<i>Gelidium</i>		Chasqui-Velasco et al. 2007
	<i>Centroceras</i>		Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes planifrons</i>	<i>Ceramium</i>	<i>Gelidiopsis</i>	Chasqui-Velasco et al. 2007
	<i>Lobophora</i>	<i>Halimeda</i>	Ceccarelli 2007
	<i>Lyngbya</i>		
	<i>Ceramium</i>	<i>Avrainvillea</i>	Froese y Pauly 2015
<i>Stegastes variabilis</i>	<i>Herposiphonia</i>	<i>Enteromorpha</i>	Ceccarelli 2011
	<i>Polysiphonia</i>	<i>Fragilissima</i>	Chasqui-Velasco et al. 2007
		<i>Jania</i>	Duran y claro 2008