



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA MARINA

TESIS

**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD CORALINA DEL ARRECIFE
DE ISLA LOBOS, VERACRUZ, MÉXICO**

**QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRO EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS**

PRESENTA:

ECOL. CAROLINA ESCOBAR VÁSQUEZ

DIRECTOR:

DR. HÉCTOR REYES BONILLA

CO-DIRECTOR:

DR. ERNESTO A. CHÁVEZ

LA PAZ, B.C.S; ENERO DE 2015

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Autónoma de Baja California Sur (UABCS) y al Posgrado de Ciencias Marinas y Costeras (CIMACO), por darme la oportunidad de iniciar mi carrera como investigadora y obtener una valiosa formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (No. 350473) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional, por otorgarme las becas para realizar mis estudios de maestría.

A mi director de tesis, el Dr. Héctor Reyes Bonilla por ser un ejemplo como investigador y especialmente porque en el momento más difícil me brindó la oportunidad de pertenecer en el laboratorio de Sistemas Arrecifales a su cargo, con todo su apoyo académico, económico y sobretodo moral. Gracias!!!

Al Dr. Ernesto Chávez, por darme la oportunidad de desarrollar esta tesis dentro del marco de su proyecto, por su paciencia y aportes a este trabajo. Al Dr. Oscar Arizpe por aceptar ser parte de mi comité y por todos los comentarios y sugerencias realizadas a la realización de este trabajo.

A la Universidad Veracruzana y al Dr. Horacio Pérez España por su apoyo en la toma de las muestras fotográficas; Al Dr. Guillermo Horta-Puga y Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet, por permitirme realizar la estancia d investigación en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales ICMYL – UNAM, por su apoyo y aclaración de dudas en las fotografías.

A los doctores Francisco Arreguín Sánchez y José Manuel Borges, del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), por su apoyo, comentarios y enseñanzas. Especialmente al Dr. Arreguín por el apoyo económico otorgado por el proyecto CB- 2008-01-104974.

A mis compañeros del laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS, por las divertidas y constructivas charlas durante la hora de la comida.....las cuales han ampliado mi léxico colombo-mexicano y me han introducido al doble sentido de la vida.....

A todas las personas con quienes he compartido este largo viaje en México de crecimiento personal y profesional; a Cris y Juanma, por su amor y apoyo durante mis primeros años en la Paz, por ser inspiración, motivación y ejemplo. A Andre, Flor, Lauri y Juan Carlos por siempre tener palabras de aliento, por su increíble apoyo cuando más lo he necesitado y por todos los momentos de risas y alegrías. Gracias!!!!!!

A mis muy queridas tías Pilar y Patricia, a mi prima Adriana, a quienes les debo una muy buena parte de este logro cumplido.....gracias por siempre estar ahí para apoyarme, por sus palabras, por compartir sus experiencias de vida y sobre todo por creer que es posible....

Y finalmente, a mi amada familia: ustedes son el sentido de vida y la única constante: a mis padres, mi hermano Andrés, Elisa y mi Juan Andrés.... Gracias porque pacientemente creen en mí y en mis capacidades.....incluso en momentos en los que yo dudaba.....gracias por ser siempre refugio de amor, tranquilidad y alegría. Los amo con todo mi corazón....

TABLA DE CONTENIDO

GLOSARIO	III
INDICE DE FIGURAS	V
INDICE DE TABLAS	VI
RESUMEN	VII
1 INTRODUCCIÓN	1
2 ANTECEDENTES	4
3 JUSTIFICACIÓN	10
4 OBJETIVOS	11
4.1 GENERAL	11
4.2 PARTICULARES	11
5 MATERIAL Y MÉTODOS	12
5.1 ÁREA DE ESTUDIO	12
5.2 METODOLOGÍA.....	16
5.2.1 Transectos fotográficos.....	16
5.2.2 Diseño de muestreo.....	17
5.2.3 Análisis de transectos fotográficos	18
5.3 ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD CORALINA	19
5.4 ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL.....	24
5.5 IDENTIFICACIÓN DE PATRONES DE ZONACIÓN.....	26
6 RESULTADOS	27
6.1 COBERTURA DE GRUPOS TAXONÓMICOS Y SUSTRATO LIBRE	27
6.2 ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD CORALINA	29
6.2.1 Atributos ecológicos.....	32
6.2.2 Distinción taxonómica	35
6.2.3 Análisis de clasificación y ordenación.....	37
6.2.4 Análisis del porcentaje de similitud (SIMPER)	38
6.3 ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL.....	40

6.3.1	Atributos ecológicos funcionales.....	41
7	DISCUSIÓN.....	45
7.1	ESTRUCTURA GENERAL DEL ARRECIFE.....	45
7.2	ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD CORALINA.....	48
7.2.1	Riqueza y cobertura.....	48
7.2.2	Composición de especies.....	51
7.2.3	Atributos ecológicos de la comunidad coralina.....	53
7.2.4	Atributos funcionales de la comunidad coralina.....	54
8	CONCLUSIONES.....	60
9	REFERENCIAS.....	62

GLOSARIO

Algas coralinas: son algas que construyen o cementan la estructura arrecifal; pueden indicar buenas condiciones para el reclutamiento de larvas de coral (Lang *et al.*, 2010).

Algas filamentosas: son algas densamente compactadas que no se extienden a más de un centímetro sobre el substrato en el que crecen, formando un césped algal. También llamadas cespitosas (Rogers *et al.*, 2001; Lang *et al.*, 2010).

Arrecife coralino: son estructuras complejas con características tanto biológicas como geológicas. Su formación es el resultado de la acumulación de restos calcáreos de organismos como corales, algas, moluscos y foraminíferos, que se elevan desde el fondo marino y frecuentemente llegan a la superficie del océano (Kleypas *et al.*, 2001).

Arrecife de plataforma: Banco arrecifal que emerge del fondo marino; generalmente está alejado de la costa y forma una explanada subsuperficial que puede o no contener uno o más cayos arenosos; así mismo, puede contener una laguna generalmente poco profunda en su interior (Chávez & Hidalgo, 1988).

Barlovento: Con referencia a la zonación estructural del arrecife, esta es la zona expuesta a la acción del viento.

Comunidad: Conjunto de poblaciones de diferentes especies que habitan en un área determinada (Margalef, 1979).

Diversidad funcional: Es el número de grupos funcionales representados por las especies en una comunidad (Naeem & Li, 1997).

Estabilidad: Ausencia de fluctuaciones en las poblaciones; capacidad para soportar las perturbaciones sin cambios importantes en la composición (Krebs, 1978).

Hábitat: Totalidad de las características ambientales de las localidades y las localidades mismas donde se puede encontrar una especie determinada (Krebs, 2003).

Hexacorales: Son organismos que producen un esqueleto de carbonato de calcio, generalmente se les encuentra formando colonias y rara vez son miembros solitarios. Son denominados corales pétreos, escleractinios o madreporicos (Barnes, 1992).

Índice de similitud: Proporción del número de especies presentes en dos comunidades con relación al número total de especies que estén presentes en ambas (Krebs, 1978).

Macroalgas: algas que se extienden a más de un centímetro sobre el sustrato; tales como *Dictyota* y *Halimeda* (Rogers *et al.*, 2001).

Nicho ecológico: Es un hipervolumen n-dimensional, en el que cada punto corresponde a un estado del ambiente que permite a las poblaciones de una especie existir indefinidamente. Se considera como nicho fundamental al conjunto de factores abióticos en los cuales una especie es capaz de persistir, mientras que el nicho realizado se refiere a las condiciones en las que la especie realmente existe considerando las interacciones con otros organismos (Hutchinson, 1957; Begon *et al.*, 2006).

Sotavento: Se refiere a la zona protegida de la acción del viento en la zonación estructural del arrecife.

Zooxantelas: algas dinoflageladas y fotosintéticas que habitan en simbiosis en los tejidos de ciertos invertebrados marinos, incluyendo a los corales que forman arrecifes (Rogers *et al.*, 2001).

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (modificado de Ortiz-Lozano <i>et al.</i> , 2013).....	13
Figura 2. Mapa del arrecife de Lobos con representación de las localidades de muestreo (Modificado de Tunnell <i>et al.</i> , 2007)	17
Figura 3. Cobertura (+ES) por grupos taxonómicos y sustrato por zonas de exposición al oleaje.	28
Figura 4. Cobertura (+ES) por grupos taxonómicos y sustrato entreniveles de profundidad (somero: 5-10m y profundo: 10-15m)	28
Figura 5. Comparación de las abundancias de las especies dominantes por zonas.	31
Figura 6. Comparación de las abundancias de las especies dominantes por estratos.	32
Figura 7. Comparación de atributos ecológicos de riqueza (S), equidad (J'), diversidad (H') y dominancia (λ), por (a) zonas y (b) estratos.....	34
Figura 8. Índice de distinción taxonómica promedio por zonas por transecto y su valor esperado (límites del 95% de probabilidad) derivado de 1000 iteraciones de la lista de 22 especies presentes en el arrecife.	35
Figura 9. Índice de distinción taxonómica promedio por a) zonas y b) estratos por transecto y su valor esperado (límites del 95% de probabilidad) derivado de 1000 iteraciones de la lista de 22 especies presentes en el arrecife.....	36
Figura 10. Promedio del Índice de distinción taxonómica promedio por a) zonas y b) estratos.	37
Figura 11. Escalamiento multidimensional no métrico (MDS) por zonas (a) y estratos (b).....	38
Figura 12. Cobertura de grupos funcionales por zonas (promedio + error típico).	41
Figura 13. Cobertura de grupos funcionales por estratos (promedio + error típico). .	41
Figura 14. Comparación de los índices de diversidad funcional: riqueza (S), equidad (J') y diversidad (H') por (a) zonas y (b) estratos.....	42

Figura 15. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de los transectos por grupos funcionales por zonas y estratos. BP: barlovento profundo, BS: barlovento somero, SP: sotavento profundo, SS: sotavento somero. 43

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies presentes por grupo funcional de acuerdo a la clasificación de Darling <i>et al.</i> , 2012.	25
Tabla 2. Cobertura promedio (\pm ES) por grupos taxonómicos y sustrato.....	27
Tabla 4. Pruebas estadísticas de atributos ecológicos de riqueza (S), equidad (J'), diversidad (H') y dominancia (λ), por zonas y estratos. H= Kruskal-Wallis y p-valor	33
Tabla 5. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER). Se indica la contribución de la especie a la similitud promedio en términos absolutos (similitud promedio y DS), relativos (%contribución) y acumulados (% acumulado).	39
Tabla 6. Pruebas estadísticas de la cobertura de cada grupo funcional por zonas y nivel de profundidad.H= Kruskal-Wallis y p-valor	40
Tabla 7. Pruebas estadísticas de atributos ecológicos: Riqueza (S), equidad (J'), y diversidad (H') de grupos morfo-funcionales por zonas y estratos.H= Kruskal-Wallis y p-valor	42
Tabla 8. Concentración promedio de nutrientes en arrecifes coralinos. Tomado se Kleypas <i>et al.</i> 1999.....	46
Tabla 9. Cobertura coralina promedio para el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y el Atlántico occidental tropical (ATO).	47
Tabla 10. Riqueza total de corales escleractinios en los arrecifes del sur del Golfo de México.....	49

RESUMEN

El arrecife de coral es un ecosistema de gran importancia ecológica, económica y cultural, se caracteriza por su alta diversidad de especies, heterogeneidad espacial y complejidad estructural. En el presente trabajo se describió la estructura de la comunidad coralina del arrecife de Lobos (Veracruz). Se realizó un muestreo en agosto del 2010 en el talud arrecifal de la isla, por medio de transectos fotográficos (50m) en dos niveles de profundidad: 1) somero (5-10m) y 2) profundo (10-15m) tanto en la zona expuesta (barlovento) como en la zona protegida (sotavento) del arrecife. Se analizó información de 40 fototransectos (n=600 fotos) estimando parámetros de abundancia por medio del software *Coral Point Count w/Excel V3.4*. Se identificaron en total 22 especies de corales: 21 escleractinios (Clase: Anthozoa, Orden: Scleractinia) y un hidrozoario (Clase: Hydrozoa, Orden: Milleporina, *Millepora alcicornis*). De 432m² de área arrecifal muestreada, 18.39 % (promedio) pertenece a cobertura coralina. Las especies dominantes del arrecife fueron: *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *Pseudodiploria strigosa* y *Orbicella annularis* las cuales se distribuyen de manera generalizada en todas las zonas del arrecife. De los atributos ecológicos analizados, únicamente la riqueza y abundancia presentaron diferencias significativas por zonas de exposición al oleaje, encontrándose los mayores valores a sotavento; así mismo, la prueba SIMPER señaló que *Colpophyllia natans* y *Montastraea cavernosa* son las especies que contribuyen de mayor manera en la diferenciación por zonas. El grupo funcional que presentó la mayor abundancia fue el tolerante al estrés tanto por zonas como por profundidad. Las características de este grupo como son un lento crecimiento, grandes colonias en forma de domo, grandes coralites y alta fecundidad, les confiere ciertas ventajas en las condiciones ambientales en las que se encuentran de baja luminosidad, alta sedimentación y turbiedad.

1 INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son estructuras complejas resultado de la acumulación de restos calcáreos de organismos como corales, algas, moluscos y foraminíferos, que se elevan desde el fondo marino y frecuentemente llegan a la superficie del océano (Kleypas *et al.*, 2001). El desarrollo de un arrecife coralino es un proceso que tarda de cientos a miles de años y es el resultado de la acción colectiva de múltiples organismos y de complejos procesos físicos y geológicos (Díaz *et al.*, 2000). El resultado final de este, es un ecosistema que resguarda entre uno y nueve millones de especies que viven en principal o exclusivamente asociación con ellos (Bryant *et al.*, 1998; Spalding *et al.*, 2001; NOAA, 2002; Spalding & Bunting, 2004); la alta diversidad, heterogeneidad espacial y complejidad estructural, los sitúan como uno de los ecosistemas más importantes del planeta.

Aunque los arrecifes coralinos solo ocupan un 0.2 % del área total de los océanos (Bryant *et al.*, 1998), poseen una importante función ecológica en el balance de la producción de carbono orgánico e inorgánico, mediante la fijación de iones de carbonato disueltos en el agua para la producción, mantenimiento y reproducción de los organismos arrecifales y de las estructuras de carbonato de calcio en sus esqueletos (Mc Clanahan *et al.*, 2001); adicionalmente, se estima que proveen de un hábitat crítico para el 25% de las especies marinas (Buddemeier *et al.*, 2004). Sin embargo la importancia de los arrecifes no se limita al ámbito ecológico. Estos proporcionan una gran variedad de recursos aprovechables para el ser humano; se estimó en el 2008, que 500 millones de personas dependían de los arrecifes de coral para alimentación, protección costera, materiales de construcción e ingresos derivados del turismo (Wilkinson, 2008). Para el año 2000, se estimó que las pesquerías asociadas a los arrecifes coralinos de la región del Caribe proveen ingresos anuales netos estimados en 310 millones de dólares norteamericanos, mientras en la industria turística, los beneficios netos del turismo de buceo totalizaron \$2.1 mil millones de dólares (Buddemeier *et al.*, 2004).

Cerca de 100 países y estados insulares cuentan con arrecifes de coral (McManus, 1995). Estos, se encuentran distribuidos en las zonas tropicales y subtropicales del planeta e idealmente se desarrollan en ambientes de aguas templadas (entre 18° - 36°C), transparentes, poco profundas, con baja carga de sedimentos, oligotróficas y con corrientes y oleajes relativamente fuertes que favorezcan la alta concentración de oxígeno (Chávez e Hidalgo, 1988; Verón, 2000; Spalding & Bunting, 2004). Estos sistemas forman estructuras tridimensionales características, que son determinantes en la creación de múltiples microambientes, al generar diferentes condiciones de luminosidad y al modificar el curso e intensidad de las corrientes. Así mismo, producen gradientes de temperatura y de concentración de nutrientes y oxígeno entre las diferentes zonas del arrecife y entre este y las aguas circundantes (Díaz *et al.*, 2000).

La estructura comunitaria coralina es muy variable espacial y temporalmente (Glynn, 1976); se ha establecido que la distribución, composición y estructura de los organismos que componen al arrecife coralino, son el reflejo de las variaciones en las condiciones ambientales, procesos históricos, la dinámica de sus comunidades y de las complejas relaciones ecológicas entre las especies coexistentes (Díaz-Pulido *et al.*, 2004). Por tanto el estudio de esta, permite identificar los factores bióticos y abióticos que afectan la abundancia, cobertura y densidad poblacional de las especies sésiles que lo conforman (Glynn, 1976). Se ha establecido que la energía del oleaje y las corrientes pueden afectar la vida bentónica en la zona costera, ya que la acción de las olas erosiona y remueve sustrato arrecifal hasta los 50m de profundidad produciendo cambios en la biota (Graus *et al.*, 1989).

Los arrecifes coralinos del sur oeste del Golfo de México se localizan en la periferia de la subprovincia biogeográfica del Caribe, representando el límite occidental de distribución de las formaciones coralinas en el Atlántico Tropical (Tunnell 1988; Carricart-Ganivet & Horta-Puga, 1993). Son considerados arrecifes de ambientes marginales por estar en una zona de transición tropical - subtropical y porque su desarrollo se encuentra influenciado por la alta descarga fluvial, tormentas

tropicales, huracanes y frentes fríos invernales (nortes) (Horta-Puga *et al.*, 2007). Durante la mayor parte del año los vientos en dirección oeste prevalecen pero de septiembre a abril, masas de aire provenientes del polo, llegan al golfo de México y el Caribe generando fuertes vientos en dirección sur a suroeste con velocidad de 120 Km/h (Tunnell, 1988). El principal efecto de los frentes fríos o “nortes” es reducir la temperatura atmosférica y del agua, incrementar la turbiedad e incrementar el oleaje (Jordan-Dalhgren & Rodríguez-Martínez, 2003).

El arrecife de Isla Lobos es considerado como un arrecife de interés ecológico, debido a sus características biogeográficas y su desarrollo en condiciones de tensión ambiental. Aunque en las últimas décadas se han realizado algunos estudios en esta área, hasta el momento no se cuenta con información publicada, integral y actualizada acerca de la comunidad coralina. Por esta razón, se considera que el alcance de este estudio, es contribuir al conocimiento de la estructura de la comunidad coralina del arrecife Isla Lobos, como información base y de referencia para posteriores estudios.

2 ANTECEDENTES

Comúnmente, para describir los cambios en la estructura de las comunidades se han utilizado descriptores ecológicos tradicionales (riqueza, diversidad y dominancia) y análisis multivariados de clasificación y ordenación (Clarke & Warwick, 2001); sin embargo, enfoques más recientes han incorporado la información de las características funcionales de las especies, en búsqueda del entendimiento de estas basado en lo que los organismos hacen, más que en su identidad taxonómica e historia evolutiva (Naeem *et al.*, 2009; Petchey & Gaston, 2006). Por tanto, permiten tener una comprensión más mecanicista de estas, su ensamblaje, organización, y coexistencia de las especies, en respuesta al cambio climático global y pérdida de biodiversidad (Darling *et al.*, 2012).

Hasta el momento, la mayoría de los estudios realizados sobre estructura comunitaria en el sur del Golfo de México, se han ejecutado principalmente en los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y Banco Campeche.

Los arrecifes coralinos de Veracruz se desarrollan bajo condiciones ambientales especiales o “atípicas” que les suponen cierto grado de estrés; Chávez e Hidalgo (1988) describen algunos arrecifes del Caribe y el golfo de México, afirman que de la distribución de las especies se identifican zonas ecológicas marcadas, las cuales son el resultado de la acción de factores ambientales y respuestas adaptativas de las especies que los constituyen. De esta manera, la variación de la intensidad de estos entre sitios, generan características fisiográficas particulares de los arrecifes del Golfo de México.

Por otra parte, Tunnell (1988) en la comparación de 20 arrecifes al suroeste del Golfo de México y sugiere la importancia ecológica de estos ecosistemas debido a su ubicación en la periferia del Atlántico Occidental Tropical y por consiguiente, el que estén expuestos a una gran cantidad de agua dulce durante las épocas de invierno. Así mismo, establece que los factores ambientales que controlan el crecimiento y

desarrollo de los arrecifes de la zona son la temperatura, viento, y dirección y fuerza de las corrientes, la afluencia de agua dulce y la consecuente baja salinidad ($\geq 30.1\text{‰}$) y alta turbiedad.

Quintana & Molina (1991) determinan y describen los principales rasgos fisiográficos de los arrecifes Veracruzanos y de sus poblaciones macrobentónicas. Definen al talud arrecifal como la porción más característica de estos arrecifes por su riqueza y diversidad de organismos. Encontraron un total de 35 especies de corales escleractinios (incluido el hidrocoral, *Millepora alcicornis*), correspondiendo a un 8.4% de los organismos arrecifales. Así mismo, en cuanto a la organización coralina, registran la presencia de especies como *Plexaurella homomalla* y *Plexaura flexuosa* y de corales ramificados como *Acropora cervicornis* en zonas protegidas del arrecife (sotavento), mientras que en la zona expuesta (barlovento) se encuentran formas masivas como *Orbicella annularis* (citado como *Montastraea annularis*), *Montastraea cavernosa* (en zonas profundas) y *Acropora palmata* (zonas someras). Plantea la presencia de *Pseudodiploria spp.* (citado como *Diploria spp.*) en disposición escalonada en el talud arrecifal y de *Undaria agaricites* (citado como *Agaricia agaricites* como la especie dominante de zonas profundas (12-25 m) de todos los arrecifes del SAV.

Jordan- Dahlgren (1992) clasifica a los arrecifes del SAV como arrecifes de ambientes “marginales”, porque su desarrollo en un área con una fuerte descarga terrígena estacional, los lleva a tener pocas especies y posiblemente pocas interacciones complejas. Lo anterior cobra importancia ya que se plantea que la diversidad genera resistencia a los cambios al proveer flujos alternativos para la energía. En comunidades de baja diversidad, la pérdida de especies debido a cualquier razón ocasiona la pérdida de los pocos flujos de energía presentes (MacArthur, 1955).

Lara *et al.* (1992) describen los patrones de zonación de la comunidad de escleractinios, encontrando tres grupos posiblemente asociados a factores como la profundidad, pendiente y tasas de sedimentación. En la pendiente a barlovento el crecimiento arrecifal se da en surcos y crestas con formas coralinas masivas y

aplanadas principalmente. Hacia el talud a sotavento, el material terrígeno tiene una gran influencia en el crecimiento coralino en las partes profundas. Plantean que en zonas profundas (10-40 m) se registra mayor abundancia de corales hermatípicos, siendo *Montastraea spp.*, *Colpophyllia natans*, *Porites astreoides* y *Siderastrea siderea* las más comunes. Mientras que en aguas someras, las formas masivas son reemplazadas por las ramificadas como en el caso de *Acropora palmata* hacia barlovento y *Pseudodiploria spp.* hacia sotavento. Postulan que los vientos dominantes (SE) y los “Nortes” en Veracruz inducen corrientes costeras que interactúan con los deltas de los ríos. De esta forma, afirman que la variabilidad en el patrón espacial de depositación de sedimentos es la principal causa de la variabilidad en el desarrollo de la comunidad en el talud a sotavento.

Beltran-Torres & Carricart-Ganivet (1999), listan 57 especies de corales (tres especies de milleporinos y 54 de escleractinios) para aguas someras del Atlántico mexicano diferenciando tres regiones: 1) Veracruz Norte, Veracruz Sur y Banco de Campeche. Clasifican la abundancia relativa de las especies para las localidades estudiadas, según cuatro categorías: abundante, común, ocasional y rara. Plantean que de manera general el número de géneros, especies, especies abundantes o comunes es menor en el Golfo de México que en el Caribe. Asimismo, que las especies comunes en las tres zonas (Veracruz, sonda Campeche y Caribe), presentan una distribución batimétrica más amplia en el Caribe que en el Golfo de México. Sugieren que esto puede ser reflejo de las limitaciones de los muestreos en términos espaciales y temporales y/o del menor desarrollo arrecifal que se da en el Golfo de México, producto de las condiciones ambientales prevalecientes en este.

Por otro lado, Jordan-Dahlgren (2002) evalúa la distribución de gorgonáceos en los arrecifes del sur Golfo de México y sugiere en sus resultados dos patrones generales: 1) un gradiente decreciente hacia oeste en la abundancia y diversidad de estos organismos tanto a nivel supra específico como específico, desde Yucatán hasta el sur del Golfo; y 2) un gradiente decreciente hacia el norte en la abundancia y diversidad de gorgonáceos solo para los grupos de los arrecifes del sur del Golfo de México. El autor sugiere que los patrones encontrados en la riqueza y abundancia de

las especies no pueden ser únicamente explicadas por factores como la morfología del arrecife, hábitat adecuado, el efecto de las tormentas y los impactos antropogénicos, sino que tal vez podrían estar reflejando la limitada conectividad ecológica a meso escala.

Jordan-Dahlgren & Rodríguez-Martínez (2003), hacen un resumen de las principales características de los arrecifes del Atlántico mexicano; en su estudio, describen cuatro grupos: Isla Lobos, Tuxpan, Veracruz y Antón Lizardo. Señalan que los bancos arrecifales que constituyen dichos grupos son generalmente inferiores a 10 km² en área, se encuentran cercanos a la costa y están distintivamente aislados. Así mismo, afirman que estos arrecifes se encuentran directamente afectados por la descarga de ríos, particularmente intensos durante la época de lluvias de junio a septiembre, pero que a pesar de esta aparente situación de estrés, los arrecifes se desarrollan en buen estado y la riqueza de escleractinios es relativamente alta a excepción del arrecife Lobos donde se ha encontrado una menor riqueza de especies que los demás arrecifes el sur.

En la evaluación de la condición de seis arrecifes del SAV, Jones *et al.* (2008) encontraron que la combinación tanto de factores de presión naturales como antropogénicos acelera los impactos de disturbios en el arrecife y reduce la cobertura coralina. Así mismo, se halló una alta la dominancia de algas en todos los arrecifes en todas las profundidades. En lo que respecta a las comunidades coralinas, los autores registran la dominancia de *Orbicella annularis* (citado como *Montastraea annularis*), *Pseudodiploria strigosa* (citado como *Diploria strigosa*), *Colpophyllia natans*, *Siderastrea siderea*, *Agaricia spp* y *Montastraea cavernosa*.

Horta-Puga & Tello- Musi (2009), señalan que en diez arrecifes de Veracruz analizados, se registraron un total de 26 especies de corales hermatípicos, 25 escleractinios y un milleporino. Las especies más abundantes fueron especies masivas, altamente resistentes a la sedimentación (*S. radians*, *C. natans*, *M. cavernosa*, *S. siderea*, y *P. strigosa*) e indican al igual que el estudio anterior, que las algas fueron el componente dominante de estos arrecifes.

Particularmente para la comunidad coralina del arrecife de Isla Lobos, los estudios realizados y la información publicada acerca de ellos ha sido escasa.

Rigby & McIntire (1966) caracterizan topográficamente al arrecife de Isla Lobos y describen las comunidades macrobentónicas de este. Describe 16 especies de escleractinios y las comunidades de *Pseudodiploria clivosa* (citado como *Diploria clivosa*), *Acropora palmata*, *Orbicella annularis*, *Pseudodiploria strigosa* y *Montastraea cavernosa* tanto en las laderas a barlovento como a sotavento. Como característica del arrecife, señala que el desarrollo a sotavento se diferencia por surcos amplios de fondo plano y crestas empinadas, en contraste con los surcos estrechos y en forma de “V” a barlovento.

Chávez *et al.* (1970). Describen la distribución y composición de los elementos más conspicuos de Isla Lobos. El crecimiento coralino a barlovento registra en la parte somera, una dominancia de especies masivas hemisféricas o aplanadas, siendo *Pseudodiploria strigosa*, *S. siderea*, *Pseudodiploria clivosa* y *Orbicella Annularis* (citadas como *D.strigosa*, *D.clivosa* y *M. annularis*) las especies más predominantes. A profundidades mayores a 17 m, se identifica una dominancia de *M. cavernosa* y colonias de corales hemisféricos y aplanados o incrustantes. A sotavento, *P.strigosa* presenta en las áreas someras un menor crecimiento y de forma aplanada. En aguas más profundas, *O annularis* se muestra como la especie dominante.

La Universidad Veracruzana (2003) realizó un documento justificativo para declarar a los arrecifes del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT) como Área Natural Protegida; en él se reconocen las diferencias ambientales en cada zona del arrecife. Describen a barlovento como una zona que presenta sustrato rocoso, alto relieve e inclinación, alta energía del oleaje y baja sedimentación; mientras que sotavento es caracterizada por ser una zona con bajo relieve, baja energía del oleaje, parches de arena y constante aporte de sedimentos.

Aunque en las últimas cuatro décadas se han realizado algunos estudios sobre organismos arrecifales como: gasterópodos (De la Cruz & González-Gándara, 2006),

macroalgas (González-Gándara *et al.*, 2007), y peces (González-Gándara, 2009), en el SALT, en lo que corresponde a las comunidades coralinas no se ha publicado información actualizada de este.

Por otro lado, dado que los estudios acerca de la estructura comunitaria han estado enfocados hacia el análisis de los atributos ecológicos convencionales (riqueza, diversidad y dominancia), los enfoques más recientes han incorporado la información de las características funcionales de las especies.

Se ha definido a la diversidad funcional como el número, tipo y distribución de funciones realizadas por los organismos en un ecosistema (Naeem *et al.*, 2009); por tanto, los grupos funcionales estarán compuestos por aquellas especies que comparten rasgos funcionales similares, coincidiendo en su labor en el sistema (Petchey & Gaston, 2006). Este tema ha sido ampliamente estudiado para ciertos grupos como en el caso de las plantas (Simberloff & Dayan, 1991; Díaz & Cabido, 1997; Petchey & Gaston, 2002a). Sin embargo, para el caso de los arrecifes de coral, hasta ahora se está generando información acerca de la temática.

Los primeros acercamientos tuvieron en cuenta los aspectos morfológicos de los corales tales como: el diámetro del coralite, tamaño y forma de la colonia, estrategia reproductiva, forma de alimentación, profundidad de hábitat y edad. Reyes-Bonilla (2004) relacionó las características biológicas y morfológicas de los corales con su distribución geográfica, basándose en la idea de que cada especie tiene propiedades ecológicas únicas definidas por su morfología, fisiología e historia de vida, lo cual les permite colonizar y sobrevivir en ciertas áreas.

Así mismo, Darling *et al.* (2011) realizaron la clasificación funcional de corales escleractinios, a partir de información de las historias de vida de 847 especies (101 del atlántico y Caribe y 746 del Indo Pacífico). Se tomaron datos de: formas de crecimiento, solitarias o coloniales, tamaño de la colonia, diámetro del coralite (cáliz), rango de profundidad, fecundidad y tasa de crecimiento, de las diferentes especies y se realizó un análisis de clasificación. Como resultado de este, se identificaron cuatro estrategias de historia de vida de las especies en: competitivas,

oportunistas, tolerantes a estrés y generalistas las cuales son consistentes en las especies de corales escleractinios a nivel global.

3 JUSTIFICACIÓN

El conocimiento de los atributos estructurales del arrecife de Isla Lobos hasta el momento ha sido insuficiente y no ha permitido obtener información comparable en el tiempo. El arrecife de Isla Lobos, recientemente forma parte del Sistema de Áreas Naturales Protegidas bajo la categoría de Área de Protección de Flora y Fauna, razón por la cual se hace importante y necesario conocer las características ecológicas del arrecife de manera detallada, para poder identificar oportunamente cambios funcionales que en él pueden suceder. Así mismo, este tipo de estudios permite obtener conocimientos objetivos que ayudan a la toma de decisiones dentro del plan de manejo del Área Protegida.

4 OBJETIVOS

4.1 General

Describir y comparar las características de la estructura de la comunidad coralina en el arrecife de Lobos, Veracruz, México.

4.2 Particulares

- * Cuantificar la abundancia de los corales y otros elementos del bentos en dos niveles de profundidad: somero (5-10 m) y profundo (10-15 m).
- * Estimar y describir los principales atributos ecológicos (riqueza, diversidad, dominancia y equidad) y funcionales de la comunidad coralina.
- * Comparar los atributos de la comunidad coralina e identificar patrones de zonación por zonas de exposición al oleaje y estratos de profundidad.

5 MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El arrecife de Isla Lobos se localiza aproximadamente a 11.26 Km frente a las costas de Cabo Rojo (Rigby & McIntire, 1966), al sur oeste del Golfo de México y forma parte de la recientemente declarada (2009) Área de Protección de Fauna y Flora del Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT) (Figura 1). Se ubica cerca del límite septentrional del cinturón tropical a 21° 27' de latitud Norte y 97° 13' longitud W (Rigby & McIntire, 1966; Tunnell *et al.*, 2007) y es considerado como el más grande y el mejor desarrollado de todos los arrecifes frente a la región de Tuxpan. Es un arrecife de tipo plataforma que se eleva del fondo marino a unos 25 metros aproximadamente, tiene forma semilunar y su eje mayor está orientado en dirección norte-sur con 2.25 km aproximadamente y un ancho máximo de 1.1 km. Este arrecife se caracteriza por poseer un cayo arenoso (Lobos) único del SALT, situado cerca del extremo sur, el cual se eleva a dos metros y medio de la superficie del mar aproximadamente; tiene una extensión aproximada de 650 m de largo por 300 m de ancho (Chávez *et al.*, 1970). De igual manera, este arrecife posee un canal artificial construido por PEMEX en la década de los sesenta, con el propósito de facilitar el acceso de personal y materiales a la Isla, este canal divide en dos la laguna arrecifal de Lobos y tiene una profundidad de 3 m y una longitud de 1.5 km (Universidad Veracruzana, 2003).

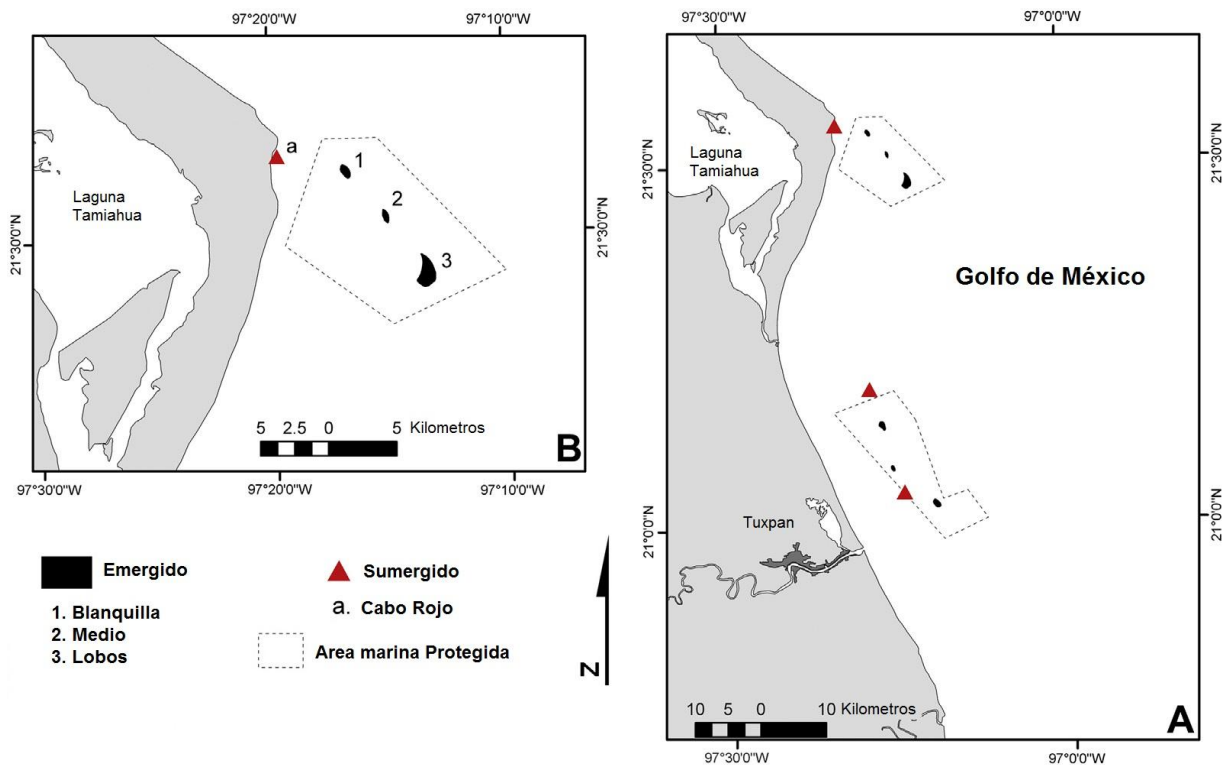


Figura 1. Área de estudio Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (modificado de Ortiz-Lozano *et al.*, 2013).

Los arrecifes de la región (SALT) presentan características descritas para algunas de sus zonas: la laguna arrecifal, generalmente somera y extensa con profundidades entre 0.5 a 2.0 m, altas tasas de sedimentación, alta luminosidad y reducido movimiento del agua. Diversos tipos de algas y pastos marinos cubren grandes áreas y se alternan con cabezos formados por restos de corales y parches de arenas gruesas y finas. El talud arrecifal a barlovento y sotavento, los cuales han sido descritos como notablemente variables; descienden desde la laguna y pueden llegar hasta los 30 m de profundidad, aunque generalmente llegan a los 15 m. En cuanto a su relieve, pueden ser suaves y prolongados como en la sección Sur del arrecife Lobos y abrupta y estrecha como en la zona a sotavento (Universidad Veracruzana, 2003).

Una de las características más importantes de las comunidades coralinas del SALT es su elevada cobertura coralina en el talud a sotavento y la baja cobertura de octocorales, esponjas y otros organismos bentónicos. La estructura comunitaria en las zonas de talud está dominada por los corales de las familias Faviidae y Siderastreidae. En las zonas someras (a menos de 15 m de profundidad) *Montastrea annularis*, *Colpophyllia natans*, *Diploria clivosa* y *D. strigosa* son las especies de mayor importancia, mientras que en las zonas profundas (a más de 15 m) destacan *C. natans*, *S. siderea* y *S. intersepta*. Hay evidencias de que *A. palmata* formaba una barrera en zonas de 3 a 5 m de profundidad inclusive en sotavento, pero actualmente las frondas de la especie se concentra en los sitios al sur de cada arrecife (Universidad Veracruzana, 2003).

Tunnell (1988) hace referencia a que los arrecifes del sur del Golfo de México se encuentran en la zona de transición entre las provincias Carolineana (incluye las aguas estadounidenses del Golfo de México, hasta Cabo Rojo en la Laguna de Tamiahua) y la Provincia Caribeña (que incluye a Cabo Cañaveral y Cabo Romano en Florida y Cabo Rojo en México, por todo el Caribe hacia el límite norte del delta del río Orinoco), de acuerdo con la regionalización de Espejel & Bermúdez (2009).

El clima de la zona costera de Veracruz, está regulado principalmente por los cambios en el régimen de vientos; en esta área domina el clima cálido húmedo y subhúmedo (Peresbarbosa, 2005), la temperatura promedio del aire es mayor en agosto (promedio de 28°C) y la más baja en febrero (promedio de 22.6°C). Así mismo la temperatura superficial del mar sigue este mismo patrón, con promedios de 29.1°C en agosto y 23.5°C en febrero. Esta región se encuentra en el cinturón de los vientos alisios y aunque se presentan precipitaciones durante todas las estaciones, el verano es la estación más lluviosa (junio-octubre) siendo septiembre el mes en que se alcanza el nivel máximo de pluviosidad (104.2 mm mes⁻¹). Así mismo, entre otoño e invierno la incursión de masas de aire del ártico genera frentes fríos invernales, los cuales pueden causar la caída en la temperatura del aire de hasta 10°C. La temporada seca se extiende durante la primavera, siendo abril es el mes más seco con una precipitación promedio de 12.8 mm mes⁻¹ (Carrillo *et al.*, 2007)

Se han observado variaciones estacionales en la salinidad de las áreas arrecifales del sur del Golfo; de manera general, se han encontrado valores de salinidad más bajos durante el verano (estación lluviosa) en comparación con la temporada seca de primavera. Así mismo, se ha asociado este factor con la alta descarga fluvial debido a la gran cantidad de ríos en el área, aportando además de agua dulce, sedimentos de origen terrígeno (Carrillo *et al.*, 2007). En esta región desembocan dos ríos: la cuenca del Pánuco (área de 84956 km²) con una descarga de 18.9×10^9 m³ año⁻¹ y el río Tuxpan (área de 5 899 km²); así mismo en sus inmediaciones se encuentran las lagunas de Pueblo Viejo con 93.7 km² de superficie, una longitud de 15 km y una anchura de 9.5 km; la laguna de Tamiahua, con un área de 88 000 hectáreas aproximadamente, su longitud es de 85 km² y la anchura máxima de 18 km, es la tercera más grande en el país; por último, la laguna de Tampamachoco, la cual ocupa un área de 1500 hectáreas y tiene una profundidad media de 1.5 m (Universidad Veracruzana, 2003).

5.2 Metodología

La descripción de la composición y la estructura del arrecife de Isla Lobos se realizaron por medio de la obtención de datos de abundancia (a partir de % de cobertura) por transectos fotográficos.

5.2.1 Transectos fotográficos

El uso de la tecnología digital se ha incrementado en años recientes para el monitoreo de los arrecifes coralinos (Wilkinson 2004). En el caso de los transectos fotográficos, estos se han logrado desarrollar como uno de los métodos que ofrece múltiples ventajas para la determinación de la composición específica y la estructura de comunidades arrecifales (Nakajima *et al.*, 2010); entre estas, se encuentran la gran velocidad del método, el que proveen un registro permanente de las muestras, que puede hacerse fácilmente por buzos sin experiencia en taxonomía de corales, el análisis de las fotografías se puede hacer posteriormente por un experto en identificación, puede ser aplicado a cualquier sistema arrecifal y que es un método no invasivo o destructivo (Drew, 1977; Done, 1981; Litter & Litter, 1984; Wilkinson, 2004).

Para este estudio y por medio de buceo autónomo, en agosto de 2010 se dispusieron 40 transectos fotográficos de 50 m lineales (n=600 fotos) a lo largo del talud arrecifal de Isla Lobos. Se eligieron dos zonas principales de muestreo según su exposición al oleaje: barlovento (n=240 fotos) y sotavento (n=360 fotos), subdivididas en localidades norte (n=120) y sur (n=120) en el caso a barlovento y norte (n=120), centro (n=120) y sur (n=120) en el caso de sotavento. Estas fueron a su vez subdivididas por dos niveles de profundidad: somero de 5 a 10m (n=60) y profundo de 10 a 15m (n=60; Figura 2). Las fotografías se tomaron con dos cámaras digitales marca Olympus: E-520 (8 megapíxeles, cubrían 1m² aprox.) y uD-600 (6 megapíxeles cubrían 0.37 m²aprox.), perpendicularmente al sustrato a una distancia de 1.20m controlada por un bastón fijado a la cámara. A partir de estas, se analizó la distribución de la abundancia de la comunidad coralina.

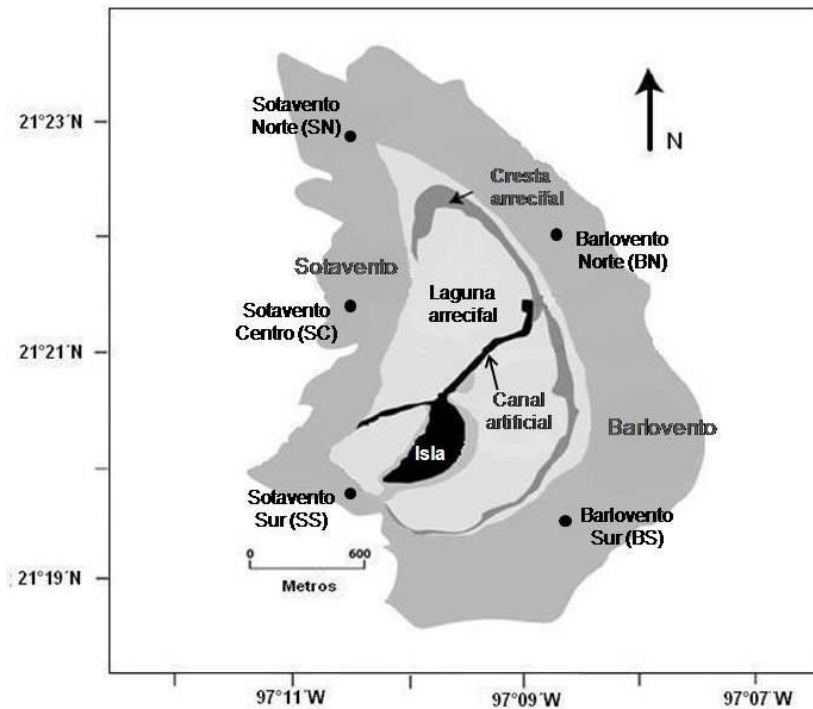


Figura 2. Mapa del arrecife de Lobos con representación de las localidades de muestreo (Modificado de Tunnell *et al.*, 2007)

5.2.2 Diseño de muestreo

Con el fin de determinar el tamaño mínimo de muestras requerido para un inventario adecuado de especies en el área muestreada, se realizó un análisis exploratorio mediante una curva de acumulación de especies basada en el modelo no lineal de Clench. Esta curva acumulada además de servir para una mejor planificación del muestreo, permite extrapolar el número de especies observado para estimar el total de especies que estarían presentes en la zona (Moreno, 2001; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). La ecuación de Clench está recomendada para estudios en sitios de área extensa y para protocolos en los que, cuanto más tiempo se pasa en el campo (es decir, cuanta más experiencia se gana con el método de muestreo y con el grupo taxonómico), mayores la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón & Llorente, 1993).

Función no lineal de Clench (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003)

$S(n)$ = número encontrado de especies

n = unidades del esfuerzo de muestreo

a = la ordenada al origen, la intersección en Y. Representa la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario

b = la pendiente de la curva

La curva fue construida a partir de las abundancias de las especies por transecto ($n=40$), de las cuales se hicieron 1000 combinaciones aleatorias sin reemplazo por medio del programa EstimateS Win V 7.51 (Colwell, 2006). Una vez que se alcanzó la asíntota de la curva (S_T), se consideró que el número de muestras analizadas es el adecuado para tener una buena representación de la comunidad coralina. Finalizado este proceso, se determinó que la riqueza acumulada de las especies está explicada en un 93% indicando una adecuada representación de la comunidad coralina.

5.2.3 Análisis de transectos fotográficos

Cada una de las fotografías obtenidas fueron analizadas utilizando el programa CPCe.v3.6 (Kohler & Gill, 2006). La identificación de los corales fue realizada hasta nivel de especie por medio de claves de identificación fotográficas (Humann & Deloach, 2001) y del programa Coralpedia v 1.0 (Sheppard, 2007). Para la corroboración de las especies identificadas se contó con la asesoría y colaboración del Dr. Guillermo Horta-Puga de la Unidad de Sistemas Arrecifales: ICMYL – UNAM.

Una vez realizado esto, se estimó la cobertura (m^2) que ocupa cada organismo en el plano bidimensional de la fotografía de las especies por grupo taxonómico:

hexacorales, hidrocorales, octocorales, esponjas erectas e incrustantes, algas filamentosas, algas calcáreas y macroalgas). Así mismo se obtuvo la cobertura del sustrato libre o inerte de la siguiente manera: basamento arrecifal, coral muerto reciente y arena. El dato empleado en las comparaciones estadísticas por nivel de exposición al oleaje y profundidad (efectuadas con ANOVA o su equivalente no paramétrico), fue la cobertura relativa (%) obtenida por transecto.

Con el fin de simplificar el análisis de estos componentes se determinaron grandes grupos de la siguiente forma: hexacorales (sumatoria de hexacorales e hidrocorales), algas (sumatoria de algas filamentosas, coralinas y macroalgas), esponjas (sumatoria de esponjas erectas e incrustantes) y sustrato (sumatoria de arena, basamento y coral muerto reciente).

Se evaluó la existencia de diferencias significativas de las abundancias de los transectos por zonas y estratos de profundidad, por medio del análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$), dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad por medio del programa estadístico Statistica v.8 (StatSoft, 2007).

5.3 Análisis de la estructura de la comunidad coralina

La descripción de la estructura de la comunidad coralina se realizó a partir de las abundancias de las especies presentes, a través de la estimación de los datos de cobertura de coral vivo (porcentaje de fondo) y los principales atributos ecológicos tales como riqueza, diversidad, dominancia y equidad, por medio de programa Primer V6.1.6 (Clarke & Gorley 2006).

Se estimó la riqueza ya que es uno de los descriptores más utilizados en el estudio de la diversidad y se basa en el número de las especies presentes de una muestra sin tener en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno, 2001).

Riqueza de especies (S)

Se calculó el número total de especies por transecto de muestreo (Brower *et al.*, 1998).

De igual manera, se analizó la diversidad de la comunidad con base en el índice de Shannon-Wiener; la cual está definida en función del número de especies presentes y la distribución de sus abundancias (Margalef, 1979; Pielou, 1966; Ludwig & Reynolds 1988). Este índice mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección. Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Puede adquirir valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001; Magurran, 2004):

Índice de diversidad de Shannon - Wiener (H') (Moreno, 2001).

S = Número de especies en la muestra

= Proporción de la abundancia de la especie i (n_i) en la muestra total (N)

También se utilizó el índice de equidad de Pielou (J') ya que representa el grado de homogeneidad en las abundancias relativas de las especies (Alcolado, 1998). Está basado en el índice de diversidad de Shannon- Wiener, con valores máximos cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos (Brower *et al.*, 1998).

Índice de Equidad de Pielou (J')(Moreno, 2001)

H' = Indices de Shannon- Wiener (bits/ind)

$$H'_{max} = \ln (s)$$

Índice dominancia de Simpson

La dominancia toma en cuenta la representatividad de las especies, se calculó por medio del índice de Simpson (λ), el cual calcula la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie y es fuertemente influenciado por la importancia de la especie dominante. Este índice puede variar desde $1/S$ (todas las especies tienen la misma abundancia) hasta 1 (una especie domina completamente la comunidad) (Magurran, 1988). Se calcula como:

p_i = Proporción de cada especie con respecto al total de individuos dentro de la comunidad.

Se evaluó la existencia de diferencias estadísticas de los transectos por zonas y estratos de profundidad de los índices estimados, por medio del análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$), dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad por medio del programa estadístico Statistica v.8 (StatSoft, 2007).

Se realizó un análisis de diversidad taxonómica para considerar no sólo el número de especies y la proporción de sus abundancias, sino también la variedad taxonómica que representan dichas comunidades. Estos análisis están basados en las propuestas de Warwick & Clarke (1995; 1998) quienes diseñaron una serie de índices de diversidad taxonómica (Δ) que son una generalización del índice de diversidad de Simpson, pero que incorporan información de la relación taxonómica entre especies. Estos índices, además de la riqueza, evalúan la distancia taxonómica entre cada par de individuos, definida a través de un árbol de clasificación linneana. Ambos índices son independientes del número de especies, por tanto no están influenciados por el tamaño de muestra ni el esfuerzo de muestreo, además de que se le considera un indicador más preciso de la biodiversidad (Warwick & Clarke, 1995; Clarke & Warwick, 1998; 2001).

Los niveles taxonómicos usados fueron filo, clase, orden, familia, género y especie, para ello se consideró la nomenclatura propuesta por Veron (2000), con las actualizaciones correspondientes para las especies presentes de acuerdo a los protocolos de AGRRA V5.5, 2013.

Índice de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$)

Este índice es utilizado cuando solo existen datos de presencia/ausencia (Warwick & Clarke, 1998) y representa la distancia taxonómica media entre los brazos de dos especies de una muestra en una clasificación linneana. Se asumen las mismas distancias entre una jerarquía taxonómica a otra (e.g. especie a género, género a familia, etc.), de tal forma que cada nivel superior tiene un peso relativo mayor al anterior en una escala de 0 a 100 (Clarke & Warwick, 1998; Clarke & Gorley, 2006).

La distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) se calculó al sumar la longitud de las rutas a través del árbol taxonómico, hasta donde convergen todos los pares de especies en la lista, y dividido por el número de rutas (Clarke & Warwick, 2001). Está definido por la fórmula:

donde S es el número de especies en la muestra y ω_{ij} es la distancia taxonómica entre la especie i y j en la clasificación jerárquica, esto es, cada nivel jerárquico recibe un valor proporcional escalado a 100. Así para las mismas especies, el valor de nivel jerárquico (ω_{ij}) será de 16.7, de 33.3 para especies diferentes del mismo género, de 50 para diferentes géneros en la misma familia, de 66.7 para diferentes familias en el mismo orden, de 83.3 para diferentes órdenes pero la misma clase y de 100 para diferentes clases pero el mismo filo.

Para reflejar la desigualdad en el árbol taxonómico de una determinada lista de especies, se creó el índice de variación de la distinción taxonómica.

El cálculo del índice taxonómico se realizó mediante la rutina TAXDTEST incluido en el programa Primer V6.1.6 (Clarke & Gorley 2006). Para esto, se elaboró una matriz de agregación taxonómica general de todas las especies ordenadas jerárquicamente (desde especie hasta Phylum); este procedimiento contrasta los valores de los índices obtenidos por zonas y estratos y genera submuestras provenientes de 1000 selecciones aleatorias sin remplazo de la lista completa. Estas simulaciones generan una distribución de probabilidad, con la que son contrastados los valores de los índices obtenidos para cada zona (Clarke & Warwick, 2001). Se aplicó un análisis de varianza de una vía para evaluar la existencia de diferencias en la diversidad taxonómica.

5.4 Análisis de la diversidad funcional

Cada una de las especies registradas en el muestreo fue asignada a un grupo funcional (GF) de acuerdo al trabajo de Darling *et al.* (2012), en donde se definieron cuatro tipos basados en las características de la historia de vida propia de las especies, tomando en cuenta aspectos como: formas de crecimiento, solitarias o coloniales, tamaño de la colonia, diámetro del coralite (cálice), rango de profundidad, fecundidad y tasa de crecimiento. La clasificación incluye cuatro niveles: competitivas (especies con altas tasas de crecimiento, con formas ramificadas y en plato, que encuentran generalmente en aguas someras y se reproducen por desove); oportunistas (“weedy”) (especies incubadoras, con tamaños pequeños en sus colonias y bajas tasas de fecundidad); tolerantes al estrés (especies liberadoras de gametos, que poseen formas de crecimiento en domo, coralites grandes y alta fecundidad); y generalistas (especies con tasas moderadas de crecimiento y que pueden alcanzar tamaños grandes en sus colonias en forma de plato, domo o inclusive ramificadas) (Tabla 1). Los valores de diversidad funcional por transecto fueron definidos por la suma de los porcentajes de las especies presentes en cada grupo.

A partir de estos se calcularon los índices de riqueza y diversidad funcional de Shannon-Wiener (H') y uniformidad de Pielou (J') definidos como:

Riqueza

Se calculó por el número total de grupos funcionales por transecto de muestreo.

Índice de Shannon-Wiener (H')

Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir que dos individuos del mismo grupo funcional aparezcan en censos consecutivos (Clarke & Warwick, 2001). El índice es adimensional y varía desde cero en comunidades con uno o ningún GF, hasta un valor máximo equivalente al logaritmo (natural) de la riqueza de tres GF, cuando todos los GMF están representados por el mismo número de individuos (Warwick & Clarke, 1998).

Uniformidad o Uniformidad de Pielou (J')

Este índice, mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada; es decir, evalúa qué tan homogéneamente se distribuyen los individuos a través de los GF presentes en cada muestra. La ventaja de este índice es que estandariza el valor de H' en una escala definida que va de 0 a 1, de tal forma que uno corresponde a la máxima diversidad, en donde todos los GF son igualmente abundantes (Clarke & Gorley, 2006).

Se evaluó la existencia de diferencias estadísticas de la diversidad funcional de los transectos por zonas y estratos de profundidad de los índices estimados, por medio del análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$), dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad por medio del programa estadístico Statistica v.8 (StatSoft, 2007).

Tabla 1. Especies presentes por grupo funcional de acuerdo a la clasificación de Darling *et al.*, 2012.

Espece	Oportunista	Generalista	Tolerante al estrés
<i>Agaricia fragilis</i>	X		
<i>Colpophyllia natans</i>			X
<i>Madracis decactis</i>	X		
<i>Montastraea cavernosa</i>			X
<i>Mycetophyllia ferox</i>	X		
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	X		
<i>Orbicella annularis</i>			X
<i>Orbicella faveolata</i>		X	
<i>Orbicella franksi</i>		X	
<i>Porites astreoides</i>	X		
<i>Porites colonensis</i>	X		
<i>Porites furcata</i>	X		
<i>Porites porites</i>	X		
<i>Pseudoiploria sp</i>			X
<i>Pseudodiploria clivosa</i>			X
<i>Pseudodiploria strigosa</i>			X
<i>Scolymia cubensis</i>	X		
<i>Siderastrea radians</i>			X
<i>Siderastrea siderea</i>			X
<i>Stephanocoenia intercepta</i>			X
<i>Undaria agaricites</i>	X		

5.5 Identificación de patrones de zonación

Los análisis estadísticos multivariados de clasificación y ordenación se han utilizado ampliamente para la detección de patrones en comunidades coralinas (Somerfield *et al.*, 2008).

La técnica considerada para el análisis de clasificación, se basó en el índice cuantitativo de Bray-Curtis (1957), construida a partir de los datos de abundancia de las especies por transecto (n=40) mediante el programa Primer V6.1.6 (Clarke & Gorley 2006). Para objeto de este estudio, los datos fueron transformados a raíz cuadrada para disminuir el efecto de las especies más abundantes y minimizar la variabilidad de los datos (Field *et al.*, 1982; Clarke & Warwick, 2001). A partir de estos, se construyó el dendrograma de similitud, producto final de un proceso aglomerativo jerárquico, utilizando el promedio ponderado de los grupos como método de agrupamiento, ya que produce poca distorsión a las afinidades originales (Herrera-Moreno, 2000). Posteriormente, se realizó un análisis de similitudes SIMPER de una vía (por zona y estrato de profundidad como factores), para determinar cuáles especies son las principales responsables de los patrones observados en el análisis de similitud de Bray-Curtis, examinando la contribución de las especies al promedio de similitud dentro de grupos y al promedio de disimilitud entre estos (Clarke & Warwick, 2001). Por otro lado, se realizó otra exploración de la similitud de los datos, por el método de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), el cual intenta representar las distancias entre las muestras provenientes de la matriz de similitud (en este caso Bray-Curtis). En esta técnica, se busca minimizar el estrés, el cual mide la distorsión de la representación en dos dimensiones; de esta manera, a medida que el valor del estrés decrece, la ordenación resultante está menos distorsionada y por lo tanto es más adecuada (Ramírez-González, 2005). Clarke & Warwick, 2001, sugieren que el éxito de la técnica se mide por un valor de coeficiente de stress por debajo de <0.1.

6 RESULTADOS

6.1 Cobertura de grupos taxonómicos y sustrato libre

Se analizó un total de 600 fotografías encontrando que de 432.89 m² de área muestreada, 18.39 ± 0.05% (promedio ± error típico) del total presentó cobertura coralina (entre escleractinios, hidrozoarios y octocorales). En el resto del sustrato, se presentó dominancia de algas filamentosas (49.21 ± 0.91%) seguida de macroalgas, algas coralinas, esponjas y sustrato libre (Tabla 2).

Tabla 2. Cobertura promedio (±ES) por grupos taxonómicos y sustrato.

Grupo	Cobertura de fondo	ES
Alga filamentosas	49.21 ±	0.91
Hexacorales/hidrocorales	18.26 ±	0.50
Basamento	16.92 ±	0.58
Macroalgas	8.01 ±	0.31
Alga coralina	4.81 ±	0.12
Esponjas incrustantes	2.04 ±	0.05
Arena	0.45 ±	0.04
Esponjas erectas	0.17 ±	0.00
Octocorales	0.13 ±	0.01
Coral muerto reciente	0.01 ±	0.00
Total	100.00	

En la comparación de la cobertura por grupos taxonómicos y del sustrato entre zonas, se encontró evidencia de diferencias significativas en la cobertura relativa de hexacorales ($H_{(1,40)}= 12.10$, $p=0.0005$), algas ($H_{(1,40)}= 12.88$, $p=0.0003$) y sustrato libre ($H_{(1,40)}= 6.77$, $p=0.009$); por otro lado, las esponjas ($H_{(1,40)}= 2.39$, $p=0.12$) y los octocorales ($H_{(1,40)}= 0.30$, $p=0.57$) no presentaron diferencias significativas a nivel de zonas. La mayor cobertura de hexacorales y sustrato libre ocurrió a sotavento, mientras barlovento se caracteriza la presencia de algas. Las esponjas se encontraron en las dos zonas, pero con una baja cobertura (<5%) (Figura 3).

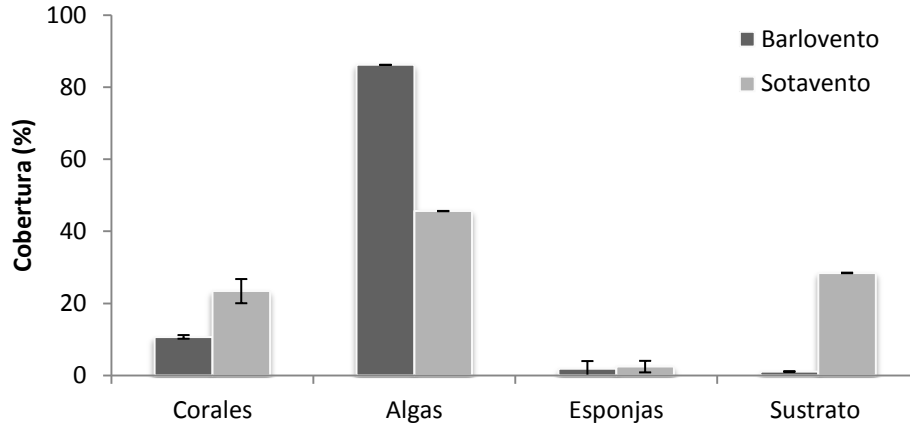


Figura 3. Cobertura (\pm ES) por grupos taxonómicos y sustrato por zonas de exposición al oleaje.

Por estratos de profundidad, no se encontraron diferencias significativas en la cobertura de corales ($H_{(1,40)} = 0.38$, $p=0.53$), algas ($H_{(1,40)} = 0.65$, $p=0.41$), esponjas ($H_{(1,40)} = 0.32$, $p=0.57$) y sustrato ($H_{(1,40)} = 0.92$, $p=0.33$); únicamente, los octocorales presentaron diferencias significativas por estrato ($H_{(1,40)} = 4.31$, $p=0.037$). Se presentó una mayor superficie cubierta por corales y sustrato libre en el estrato somero, mientras que el nivel profundo presentó una mayor cantidad de algas y esponjas (Figura 4).

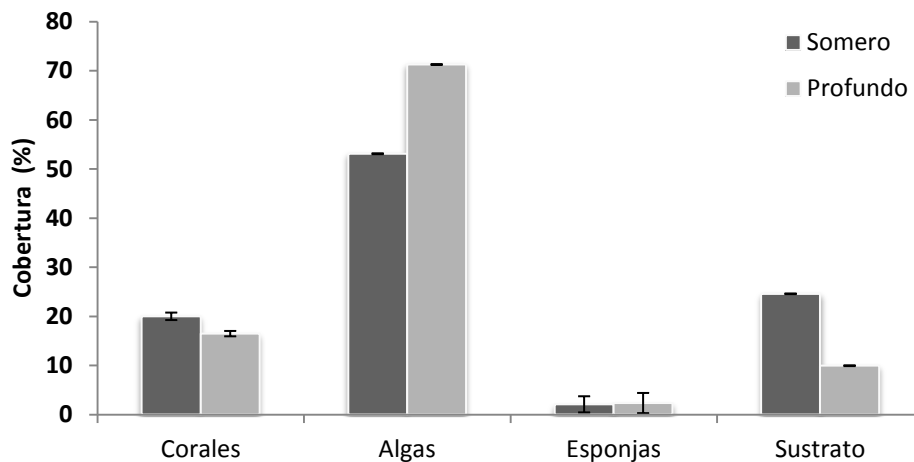


Figura 4. Cobertura (\pm ES) por grupos taxonómicos y sustrato entre niveles de profundidad (somero: 5-10m y profundo: 10-15m)

6.2 Análisis de la estructura de la comunidad coralina

Se registró un total de 22 especies de corales, pertenecientes a 13 géneros y 8 familias: 21 especies de escleractinios (Clase: Anthozoa, Orden: Scleractinia) y un Hidrozoario (Clase Hydrozoa, Orden: Milleporina, *Millepora alcicornis*; Cuadro 1). Las familias Faviidae y Poritidae presentaron el mayor número de especies con 8 y 4 respectivamente, de las cuales *Colpophyllia natans* ($6.18 \pm 0.13\%$), *Montastraea cavernosa* ($4.03 \pm 0.09\%$), *Siderastrea siderea* ($3.42 \pm 0.10\%$), *Pseudodiploria strigosa* ($2.21 \pm 0.08\%$), *Orbicella annularis* ($0.83 \pm 0.03\%$) y *Porites astreoides* ($0.52 \pm 0.01\%$) aportan el 95% de la abundancia total coralina, mientras que el 5% restante está conformado por las demás 15 especies (ANEXO II). Dado el bajo porcentaje de cobertura de: *Undaria agaricites*, *Agaricia fragilis*, *Mycetophyllia ferox*, *Porites colonensis*, *Porites furcata*, *Porites porites*, *Scolymia cubensis*, *Stephanocoenia intercepta*, *Orbicella faveolata*, *Mycetophyllia lamarckiana*, *Siderastrea radians*, *Orbicella franksi*, *Orbicella annularis*, *Pseudodiploria sp*, *Madracis decactis* y *Millepora alcicornis* estas especies fueron agrupadas en la categoría “otras” para la mejor apreciación de las siguientes figuras.

Cuadro 1. Listado sistemático de las especies de corales escleractinios registrados en el arrecife Lobos, Veracruz.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Genero	Especie	
Hydrozoa	Anthoathecatae	Milleporidae	Millepora	Millepora	<i>Millepora alcicornis</i>	
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Agariciidae	Undaria	<i>Undaria agaricites</i>	
				Agaricia	<i>Agaricia fragilis</i>	
			Astrocoeniidae	Stephanochoenia	<i>Stephanochoenia intersepta</i>	
				Faviidae	Colpophyllia	<i>Colpophyllia natans</i>
			Pseudodiploria	<i>Pseudodiploria sp</i>		
				<i>Pseudodiploria clivosa</i>		
				<i>Pseudodiploria strigosa</i>		
				Orbicella	<i>Orbicella annularis</i>	
				Montastraea	<i>Montastraea cavernosa</i>	
				Orbicella	<i>Orbicella faveolata</i>	
				Orbicella	<i>Orbicella franksi</i>	
				Mussidae	Mycetophyllia	<i>Mycetophyllia ferox</i>
					Mycetophyllia	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>
					Scolymia	<i>Scolymia cubensis</i>
			Pocilloporidae	Madracis	<i>Madracis decactis</i>	
			Poritidae	Porites	<i>Porites astreoides</i>	
				Porites	<i>Porites colonensis</i>	
				Porites	<i>Porites porites</i>	
				Porites	<i>Porites furcata</i>	
			Siderastreidae	Siderastrea	<i>Siderastrea radians</i>	
				Siderastrea	<i>Siderastrea siderea</i>	

En la comparación por exposición al oleaje, *Colpophyllia natans* ($9.31 \pm 0.11\%$) presenta los mayores valores de cobertura a sotavento, mientras que *Montastraea cavernosa* ($5.15 \pm 0.19\%$) domina a barlovento (Figura 5). Se encontró evidencia de diferencias significativas en la cobertura de 10 de las 22 especies registradas para este estudio (Anexo III); especies como *C. natans* ($H_{(1,40)}= 19.73$, $p=0.00001$), *P. clivosa* ($H_{(1,40)}= 3.76$, $p=0.05$), *O. annularis* ($H_{(1,40)}= 14.49$, $p=0.001$), *P. astreoides* ($H_{(1,40)}= 11.16$, $p=0.008$), *S. cubensis* ($H_{(1,40)}= 3.69$, $p=0.05$), *S. siderea* ($H_{(1,40)}= 5.50$, $p=0.01$), *S. intersepta* ($H_{(1,40)}= 5.14$, $p=0.02$) y *M. alcicornis* ($H_{(1,40)}= 4.04$, $p=0.04$) presentan diferencias significativas a nivel de zonas y mayores abundancias a sotavento.

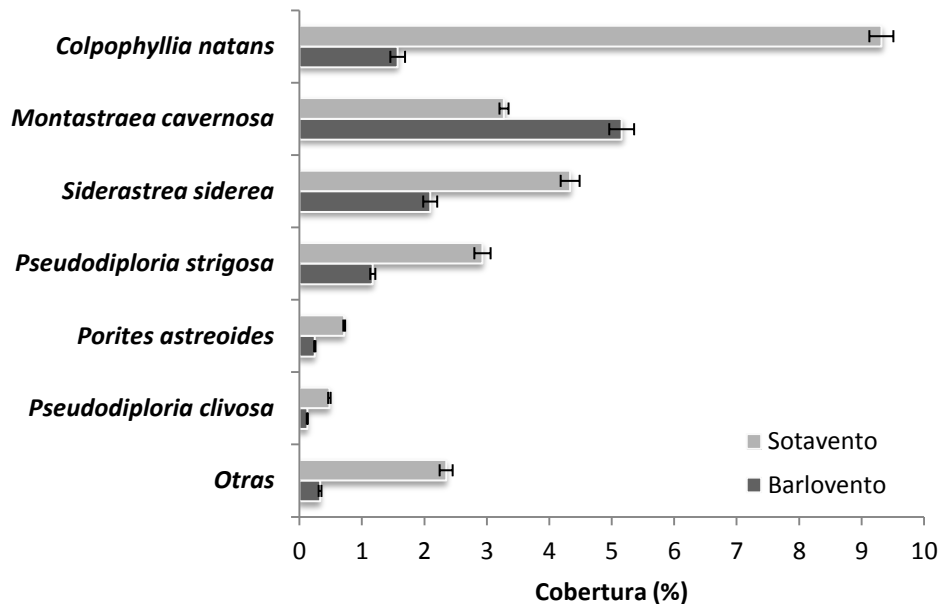


Figura 5. Comparación de las abundancias de las especies dominantes por zonas.

Por otro lado, especies como *U. agaricites*, *A. fragilis*, *M. ferox*, *P. colonensis*, *P.furcata*, *P. porites* fueron especies que se localizaron en una sola zona arrecifal (sotavento), mientras que todas las especies presentes a barlovento también lo estuvieron a sotavento.

Por estrato de profundidad se observa la contribución de *Colpophyllia natans* (7.36% \pm 0.23%) como la especie dominante en el estrato somero, mientras *Siderastrea siderea* (5.18 \pm 0.17%) fue la más abundante en el profundo (Figura 6). Se encontró evidencia de diferencias significativas de *A. fragilis* ($H_{(1,40)}= 4.31$, $p=0.03$), *P. strigosa* ($H_{(1,40)}= 4.97$, $p=0.02$) y *O. faveolata* ($H_{(1,40)}= 4.31$, $p=0.03$) quienes se distribuyen principalmente en el nivel profundo.

Algunas de las especies como *O. faveolata*, *M. ferox* y *P.furcata*, aunque se registraron con bajas coberturas, se localizaron en un solo nivel de profundidad (somero), mientras que *A. fragilis* solo se encontró en el estrato profundo. Esto no quiere decir necesariamente que estas especies estén restringidas a estas zonas o

profundidades, sino que durante los muestreos éstas no fueron registradas dentro de los transectos.

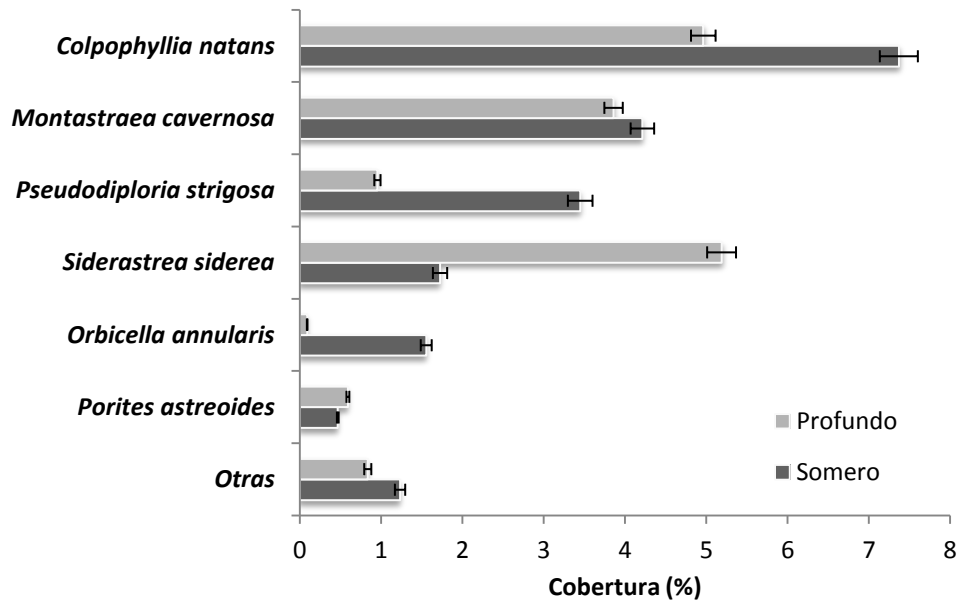


Figura 6. Comparación de las abundancias de las especies dominantes por estratos.

6.2.1 Atributos ecológicos

En general, se halló un total de 8.00 ± 0.46 especies/transecto (promedio \pm error típico) para el arrecife de Isla Lobos (Figura 7) presentándose la mayor riqueza en la zona expuesta del arrecife (9.71 ± 0.56 spp) con evidencia de diferencias significativas con respecto a la zona protegida (Tabla 3); por otra parte, aunque la mayor riqueza se presentó en el nivel somero (8.45 ± 0.82 spp), no existen diferencias significativas por profundidad.

La diversidad de Shannon promedio para el arrecife fue de 1.84 ± 0.08 bits/ind, mientras la equidad y la dominancia promedio fueron de $0.64 (\pm 0.02)$ y $0.37 (\pm 0.02)$ respectivamente. Ninguno de los descriptores ecológicos (excepto la riqueza) presentó diferencias significativas ni por zonas ni por estratos, ya que presentan valores relativamente homogéneos (Tabla 3; Figura 7). Sin embargo, se encontraron valores superiores de equidad ($J' = 0.68 \pm 0.04$) y dominancia ($\lambda = 0.40 \pm 0.05$) a

barlovento, mientras que sotavento presentó la mayor diversidad de Shannon ($H' = 1.93 \pm 0.09$ bits/ind). De igual forma, en la comparación por niveles de profundidad, la parte somera presentó valores promedio de equidad ($J' = 0.65 \pm 0.03$) y diversidad ($H' = 1.89 \pm 0.11$ bits/ind) más altos que en el nivel profundo; mientras que el nivel profundo presenta un valor promedio superior de dominancia de especies ($\lambda = 0.38 \pm 0.04$).

Tabla 3. Pruebas estadísticas de atributos ecológicos de riqueza (S), equidad (J'), diversidad (H') y dominancia (λ), por zonas y estratos. H= Kruskal-Wallis y p-valor

Índice	Zonas		Profundidad	
	H	p	H	p
S	13.2	0.0003	0.074	0.78
J'	1.98	0.15	0.00073	0.97
H'	1.83	0.36	0.84	0.35
λ	0.012	0.91	0.00073	0.97

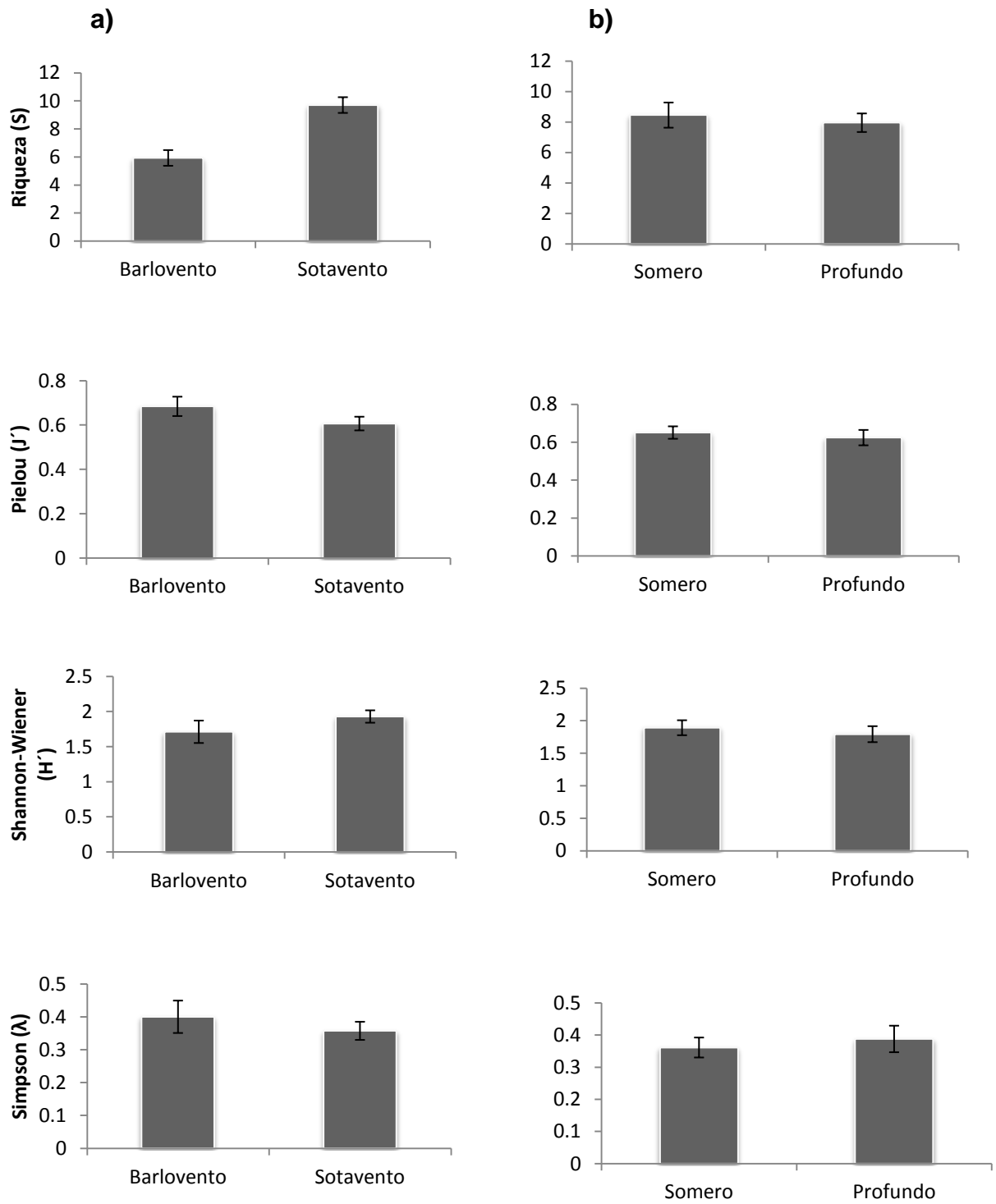


Figura 7. Comparación de atributos ecológicos de riqueza (S), equidad (J'), diversidad (H') y dominancia (λ), por (a) zonas y (b) estratos.

6.2.2 Distinción taxonómica

Por transectos, el índice de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) indicó que los valores estuvieron alrededor de la media (50.52 ± 0.90) y dentro de la distribución de probabilidad del 95%, lo cual sugiere que la mayoría de los transectos tienen una distinción taxonómica semejante a la esperada. En general, los valores promedio tienden a aumentar de barlovento a sotavento (Figura 8) y se hace evidente que siete puntos a sotavento se encuentran por fuera del límite de probabilidad del 95% (Anexo III). Por su parte, los valores promedio por profundidad revelan tres puntos someros y cuatro profundos por fuera de los límites del 95% (Figura 9). Esto implica que los transectos que se encuentran por fuera del intervalo de probabilidad ya sea por encima o por debajo de la media, presentan especies raras o poco relacionadas con las demás encontradas en promedio.

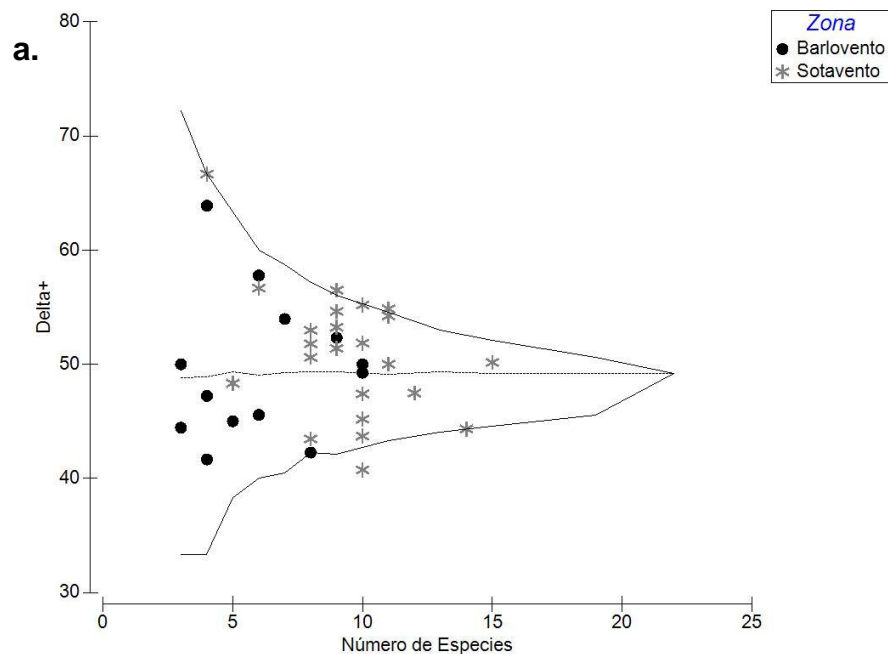


Figura 8. Índice de distinción taxonómica promedio por zonas por transecto y su valor esperado (límites del 95% de probabilidad) derivado de 1000 iteraciones de la lista de 22 especies presentes en el arrecife.

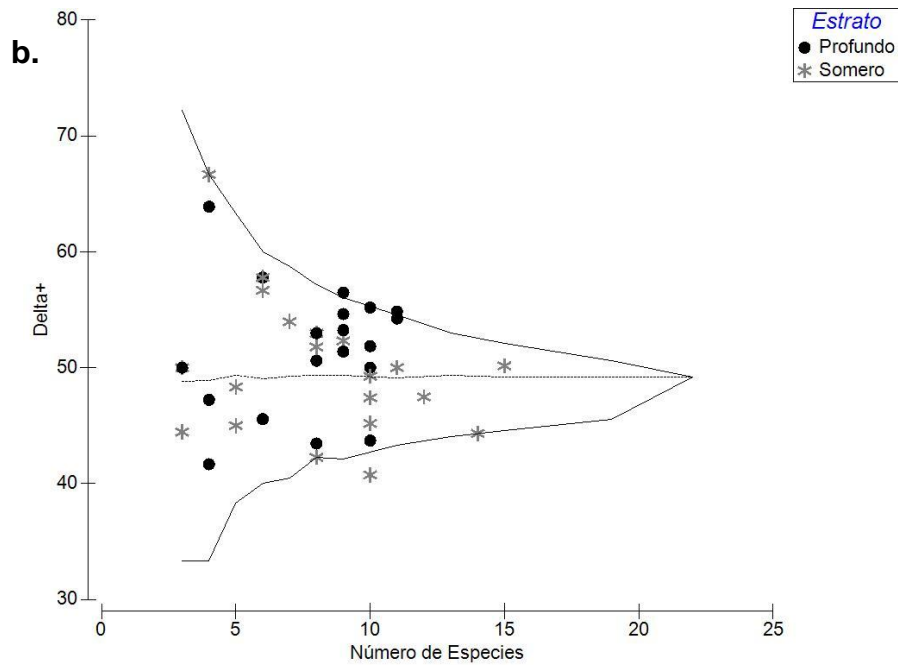


Figura 9. Índice de distinción taxonómica promedio por a) zonas y b) estratos por transecto y su valor esperado (límites del 95% de probabilidad) derivado de 1000 iteraciones de la lista de 22 especies presentes en el arrecife.

Los promedios del índice señalan que no existen diferencias significativas por zonas ($F_{(1,38)} = 0.42$, $p=0.51$) ni por estratos ($F_{(1,38)} = 0.56$, $p=0.45$), presentándose ligeramente una mayor diversidad taxonómica a sotavento y en el nivel profundo (Figura 10).

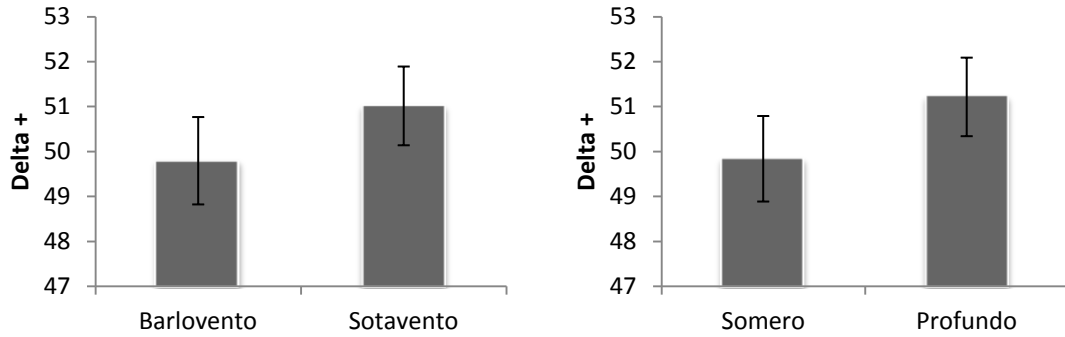


Figura 10. Promedio del Índice de distinción taxonómica promedio por a) zonas y b) estratos.

6.2.3 Análisis de clasificación y ordenación

En el análisis de ordenación (nMDS) utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis, no fue significativo (estrés > 0.05) y por lo tanto no se evidenció un ordenamiento claro por zonas ni por estratos. Cabe destacar que en el análisis por zonas, se nota una ligera separación de los transectos a barlovento (a la izquierda) respecto a los de sotavento (a la derecha), lo cual no ocurrió en el análisis por estrato de profundidad (Figura 11 a y b).

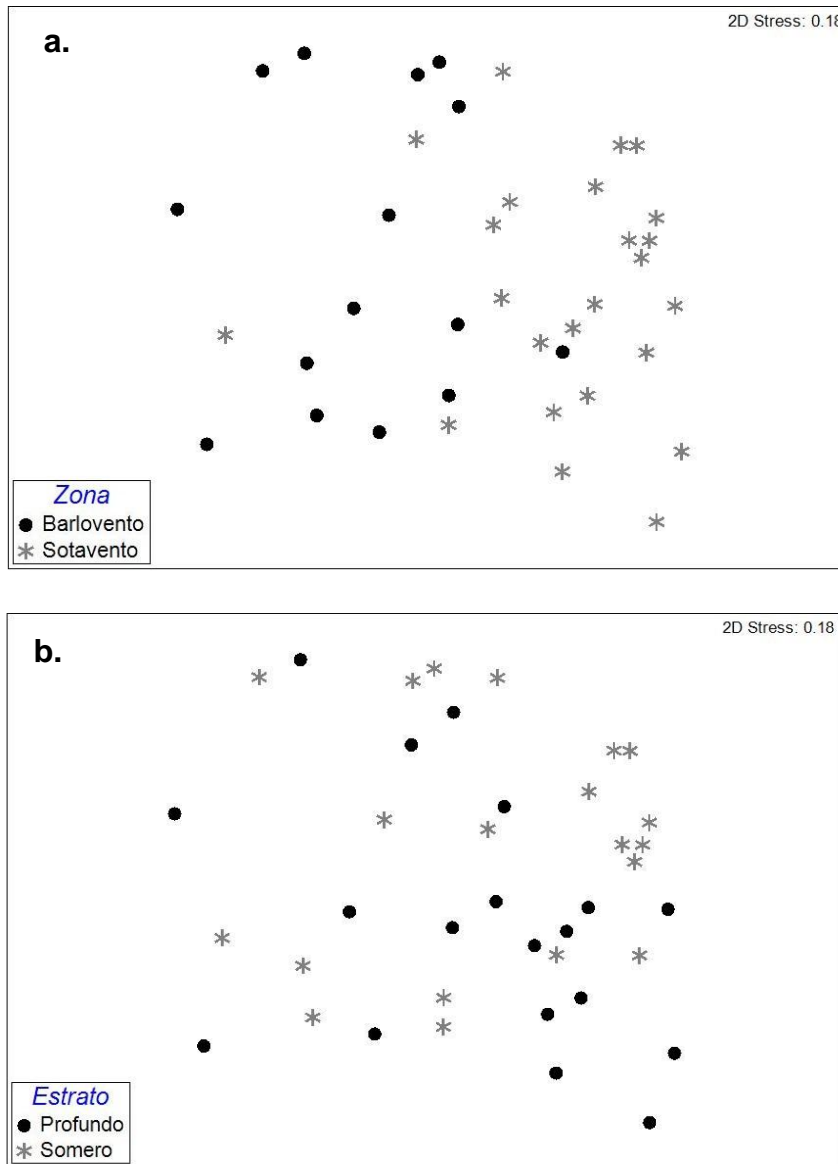


Figura 11. Escalamiento multidimensional no métrico (MDS) por zonas (a) y estratos (b).

6.2.4 Análisis del porcentaje de similitud (SIMPER)

De acuerdo a los resultados anteriores, se procedió a realizar la prueba SIMPER para detectar las especies que determinan los grupos observados. Se evidencia la contribución de cinco especies a la diferenciación del grupo a barlovento, siete a sotavento, seis para el estrato somero y seis para el estrato profundo. Las especies que hicieron un mayor aporte a la separación de los grupos

fueron *Montastraea cavernosa* y *Colpophyllia natans*; la primera para barlovento y el nivel profundo, mientras la segunda tipifica para sotavento y el estrato somero (Tabla 4). Así mismo, se denota la importante contribución de otras especies como *Pseudodiploria strigosa* y *Siderastrea siderea* a la diferenciación de grupos principalmente por zonas.

Tabla 4. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER). Se indica la contribución de la especie a la similitud promedio en términos absolutos (similitud promedio y DS), relativos (%contribución) y acumulados (% acumulado).

Grupos	Especies	Similitud Promedio	Desv. Típica	% Contribución	% Acumulado
Barlovento	<i>Montastraea cavernosa</i>	20.13	1.75	44.76	44.76
	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	7.74	0.89	17.21	61.97
	<i>Siderastrea siderea</i>	7.07	1.23	15.72	77.69
	<i>Porites astreoides</i>	5.11	1.02	11.37	89.06
	<i>Colpophyllia natans</i>	2.69	0.52	5.99	95.05
Sotavento	<i>Colpophyllia natans</i>	16.80	2.22	30.77	30.77
	<i>Siderastrea siderea</i>	10.27	1.37	18.80	49.57
	<i>Montastraea cavernosa</i>	9.32	1.37	17.08	66.65
	<i>Porites astreoides</i>	5.80	2.40	10.62	77.26
	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	3.68	0.66	6.74	84.01
	<i>Orbicella annularis</i>	3.20	0.66	5.86	89.87
	<i>Millepora alcicornis</i>	2.34	0.71	4.28	94.15
Somero	<i>Colpophyllia natans</i>	12.03	1.29	24.08	24.08
	<i>Montastraea cavernosa</i>	11.62	1.25	23.26	47.34
	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	7.06	0.96	14.14	61.48
	<i>Siderastrea siderea</i>	6.40	1.70	12.81	74.29
	<i>Porites astreoides</i>	5.14	1.42	10.29	84.58
	<i>Orbicella annularis</i>	3.71	0.65	7.43	92.02
Profundo	<i>Montastraea cavernosa</i>	13.47	1.32	25.16	25.16
	<i>Colpophyllia natans</i>	13.17	1.37	24.61	49.78
	<i>Siderastrea siderea</i>	12.23	1.45	22.85	72.62
	<i>Porites astreoides</i>	6.04	1.93	11.3	83.92
	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	2.72	0.48	5.07	88.99
	<i>Millepora alcicornis</i>	2.06	0.86	3.85	92.84

6.3 Análisis de la diversidad funcional

Basados en el enfoque, se encontró que de los cuatro posibles grupos funcionales (competitivas, oportunistas, tolerantes al estrés, y generalista), solo el de las especies oportunistas y tolerantes al estrés, presentaron una mayor representatividad en cuanto a número de especies que lo conforman (oportunistas: 10 = especies y tolerantes al estrés = nueve especies). Los otros dos grupos presentaron una escasa y nula representación (generalistas = 2 especies y competitivas ninguna).

Por otra parte, el grupo funcional que presentó la mayor cobertura fue el tolerante al estrés con 16.74 ± 2.24 % (promedio \pm error típico), seguida de las especies oportunistas (0.75 ± 0.12 %) y generalistas (0.02 ± 0.01 %).

En la comparación de la cobertura de los grupos funcionales por zonas y estratos, se encontraron diferencias significativas en los grupos de las especies oportunistas ($H_{(1,40)} = 10.79$, $p=0.001$) y tolerantes a estrés ($H_{(1,40)} = 11.53$, $p=0.0007$) por zonas, mientras que el grupo de las generalistas ($H_{(1,40)} = 4.68$, $p=0.03$) por estratos (Tabla 5). Por otro lado, se encontró que a sotavento (22.68 ± 3.48 %) y en el estrato somero (18.16 ± 3.38 %) existe una mayor cobertura por el grupo tolerante al estrés (Figuras 12 y 13).

Tabla 5. Pruebas estadísticas de la cobertura de cada grupo funcional por zonas y nivel de profundidad. H= Kruskal-Wallis y p-valor

Índice	Zonas		Profundidad	
	H	p	H	p
Oportunistas	10.79	0.001	0.23	0.62
Generalistas	0.50	0.47	4.68	0.03
Tolerantes al estrés	11.53	0.0007	0.29	0.58

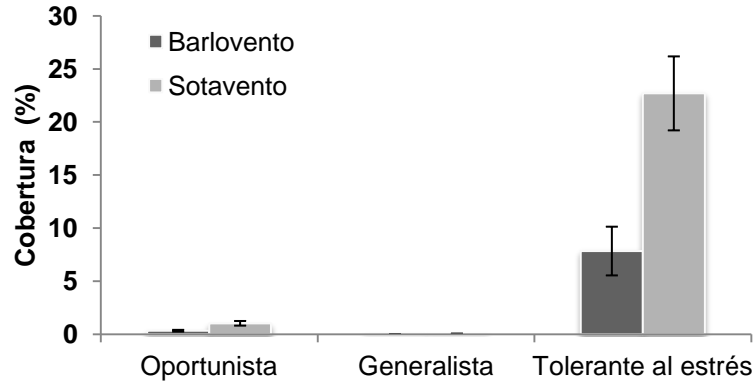


Figura 12. Cobertura de grupos funcionales por zonas (promedio \pm error típico).

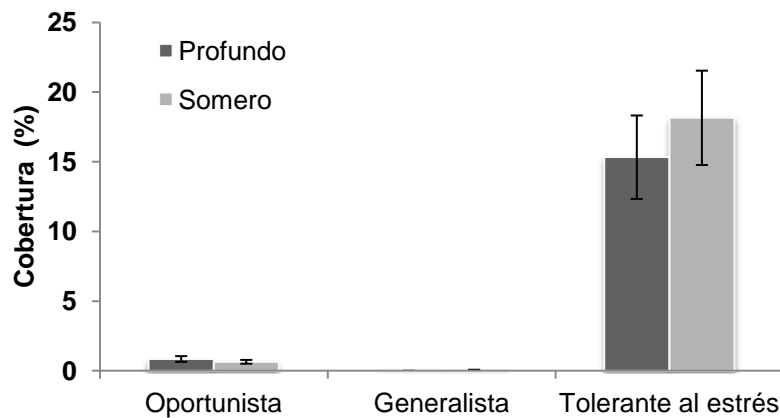


Figura 13. Cobertura de grupos funcionales por estratos (promedio \pm error típico).

6.3.1 Atributos ecológicos funcionales

En cuanto a los índices ecológicos por grupo funcional, no se encontraron diferencias significativas por zonas (Tabla 6), y por estrato, únicamente la riqueza funcional presentó diferencias significativas ($H_{(1,40)} = 3.79$, $p=0.05$) (Figura 14). Aún así, los valores del índice de riqueza funcional fueron más altos a sotavento (2.20 ± 0.08 GF/Transecto) y en el estrato somero (2.25 ± 0.12 GF/Transecto); mientras que la equidad (0.37 ± 0.09) y la diversidad (0.38 ± 0.14) presentaron valores superiores a barlovento y en el nivel profundo.

Tabla 6. Pruebas estadísticas de atributos ecológicos: Riqueza (S), equidad (J'), y diversidad (H') de grupos morfo-funcionales por zonas y estratos. H= Kruskal-Wallis y p-valor

Índice	Zonas		Profundidad	
	H	p	H	p
S	2.63	0.10	3.79	0.05
J'	3.52	0.06	2.25	0.13
H'	0.01	0.91	0.45	0.49

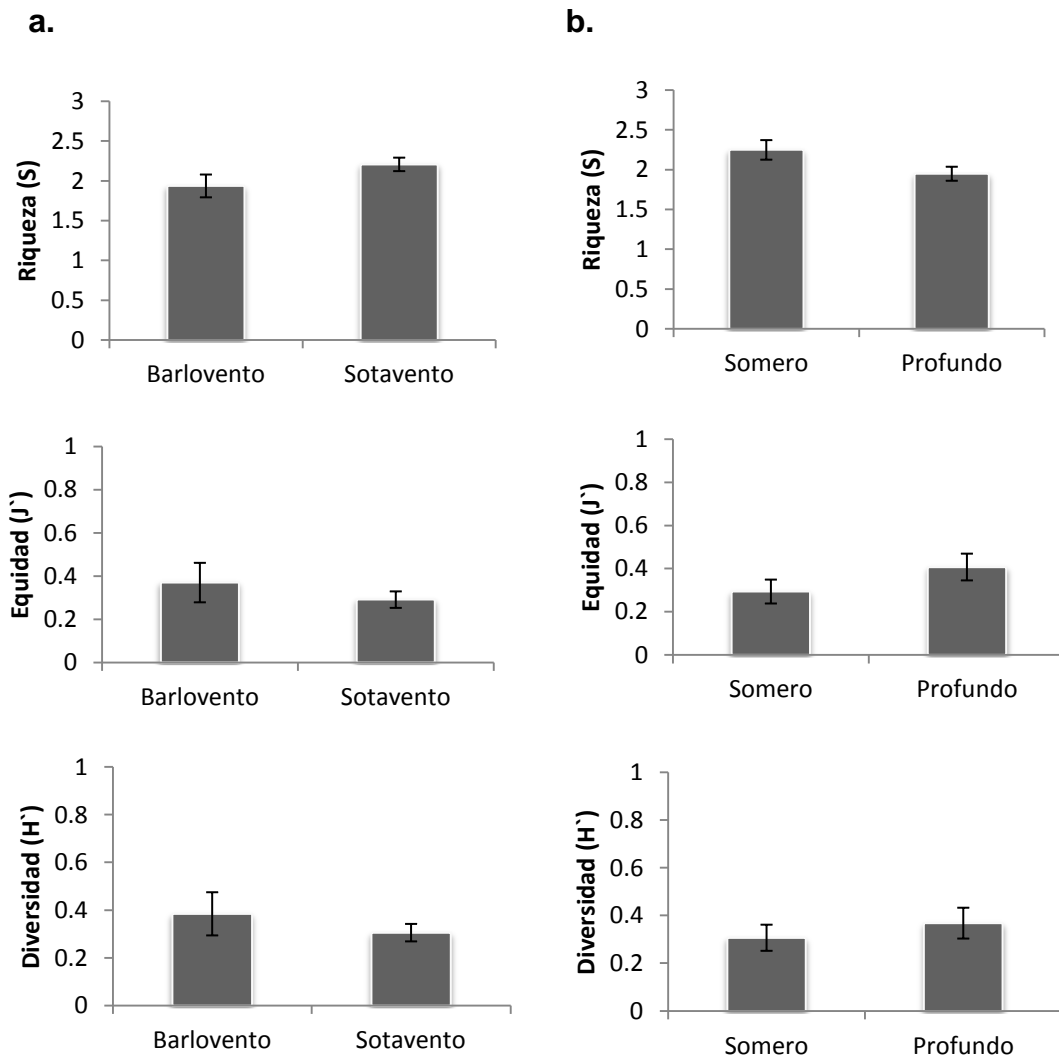


Figura 14. Comparación de los índices de diversidad funcional: riqueza (S), equidad (J') y diversidad (H') por (a) zonas y (b) estratos.

En términos del análisis de ordenación (nMDS) utilizando el coeficiente de similitud de Bray-Curtis, este fue significativo (estrés < 0.05) para ambos casos pero no se evidenció un ordenamiento claro de los grupos funcionales ni por zonas ni por estratos. Aunque en el análisis por zonas (Figura 15), se nota una ligera separación de los transectos a barlovento (a la derecha) con puntos relativamente más dispersos con respecto a los de sotavento (a la izquierda). Lo cual sugiere que las distancias de las muestras por grupos funcionales a barlovento son mayores, indicando una baja similitud entre estas. En el caso del análisis por estratos, los transectos no presentan ningún patrón definido, pero igual que en el caso anterior, las muestras en el nivel somero señalan una mayor dispersión indicando una menor similitud entre estas.

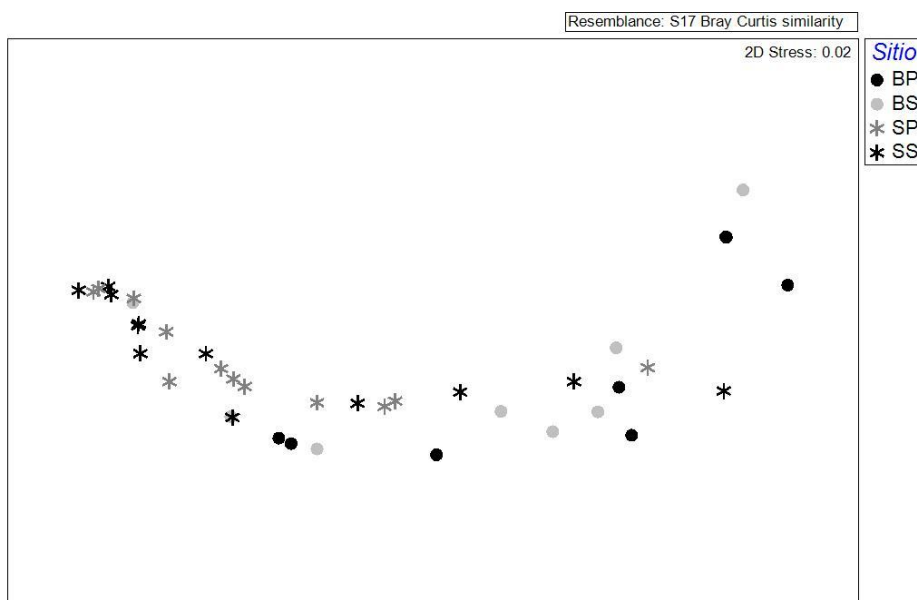


Figura 15. Escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) de los transectos por grupos funcionales por zonas y estratos. BP: barlovento profundo, BS: barlovento somero, SP: sotavento profundo, SS: sotavento somero.

De manera complementaria, el análisis de similitud (ANOSIM) indicó que existen variaciones significativas en la composición de los grupos por zonas ($R = 0.29$; $p = 0.01$), pero no por niveles de profundidad ($R = -0.027$; $p = 0.78$).

Finalmente, el análisis de similitud porcentual (SIMPER), indicó que la similitud de grupos en promedio a barlovento (46.95%) y en el nivel somero (51.65%) es menor; así mismo, se evidencia que la diferenciación de los grupos funcionales por zonas y estratos, está dada por el grupo tolerante al estrés, cuyos porcentajes de contribución fueron superiores al 90% en todos los grupos.

7 DISCUSIÓN

7.1 Estructura general del arrecife

En el presente trabajo se encontró que los grupos dominantes para el arrecife Lobos, fueron principalmente algas y hexacorales. El 18.39% del sustrato está cubierto por coral vivo y el 62.03% del sustrato (roca coralina) ha sido colonizado por algas, particularmente por algas filamentosas alcanzando coberturas de hasta 49.21% (Figura 3 y 4).

Estos últimos valores concuerdan con lo publicado en otros estudios para la región de Veracruz; Jones y colaboradores (2008) registran la alta dominancia algal en las comunidades bentónicas de los arrecifes de Veracruz en todas las zonas y profundidades de estudio y reportan datos cercanos a los registrados en el arrecife de Isla Lobos (Norte: 69.4% y Sur: 66.2%). Sin embargo nuestros resultados difieren a los descritos por Kramer (2003) para el Atlántico tropical oriental, en donde si bien se encontraron porcentajes promedio similares para algas filamentosas (48.0%), se reportan diferencias para macroalgas (23.0%) y algas calcáreas (29.0%).

La alta dominancia de algas en los arrecifes actuales se ha reportado anteriormente en estudios en todo el Atlántico tropical oriental (Hughes, 1994; Szmant, 2002; Kramer, 2003; Jones *et al.*, 2008). Estos organismos son fuertes competidores de los corales (McCook *et al.*, 2001) al colonizar rápidamente espacios disponibles e impiden el crecimiento de corales adultos y el asentamiento de nuevos reclutas (Rogers & Miller, 2006). Algunas condiciones tales como: las bajas tasas de herbivoría (de peces y erizos) originan el incremento de algas filamentosas (Litter *et al.*, 1991; Hughes, 1994, Horta-Puga & Tello-Musi, 2009), así como el aumento o disminución en la disponibilidad de nutrientes como nitrógeno (N) y fosforo (P) (Tomascik & Sander, 1987). El que exista una dominancia de algas filamentosas con baja cobertura de macroalgas en el arrecife de Lobos puede estar indicando, un ambiente con altas tasas de herbivoría o una disponibilidad baja de nutrientes principalmente N y P (Litter *et al.*, 1991; Horta Puga & Tello Musi, 2009). Para aclarar

esto, se revisaron las bases de datos proporcionadas por el World Ocean Atlas (WOA09) de la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), donde se indica que los promedios anuales para el área protegida de Lobos-Tuxpan, son cercanos a los promedios generales en arrecifes coralinos (Kleypas, 1999; Tabla 7); sin embargo el valor de fosfatos (0.22 $\mu\text{mol/l}$) se encuentra muy por encima del promedio, mientras que el de nitratos (0.22 $\mu\text{mol/l}$) está ligeramente por debajo (Tabla 7). Dado que los nitratos y fosfatos son los dos nutrientes que co-limitan el crecimiento de las algas filamentosas (McClanahan *et al.*, 2007), la presencia de fosfatos de manera abundante en el área, podría estar favoreciendo el crecimiento de estas algas en particular para el arrecife Lobos.

Tabla 7. Concentración promedio de nutrientes en arrecifes coralinos. Tomado se Kleypas *et al.* 1999.

Variable	WOA09	Promedio	Máximo	Mínimo
Fosfatos ($\mu\text{mol/l}$)	0.22	0.13	0.54	<0.001
Nitratos ($\mu\text{mol/l}$)	0.22	0.25	3.34	<0.001

Por otro lado, la baja cobertura de algas coralinas puede sugerir un ambiente menos propicio para el reclutamiento de corales, ya que se ha demostrado que estas constituyen el cemento que mantiene unido al arrecife (Lehman, 2007) y su presencia es necesaria para el asentamiento de las plánulas coralinas (Horta Puga & Tello Musi, 2009).

En relación a los corales duros, se ha estimado que históricamente, la cobertura coralina para el área de Veracruz no ha sobrepasado el 40% (Lang *et al.*, 1998). Los principales limitantes de la distribución y el desarrollo de estos sistemas arrecifales son los aspectos ambientales, entre ellos la temperatura, ya que se ha encontrado una baja tolerancia de las especies por debajo de los 18°C y por encima de 33°C

(Gutiérrez *et al.*, 1993). Los arrecifes del Golfo de México, se desarrollan en un área donde estacionalmente (septiembre a abril), las masas de aire provenientes del polo generan fuertes vientos (“nortes”), los cuales reducen la temperatura atmosférica hasta 8-10°C (Liddell, 2007) y la superficial del mar (TSM) hasta un mínimo de 21.9°C para la región de Tuxpan (Carrillo *et al.*, 2007). Esta situación de bajas temperaturas, podrían estar generando un lento crecimiento de los corales (Carricart-Ganivet, 2004) reduciendo de esta forma la cobertura coralina total. Así mismo, efectos secundarios de los “nortes” como el incremento en la turbiedad del agua y del oleaje (Tunnell, 1988; Jordán – Dahlgren & Rodríguez-Martínez, 2003; Horta-Puga, 2003), pueden contribuir a que se limite el asentamiento y crecimiento de especies (Horta-Puga, 2007).

Pese a esta situación, los resultados presentados para la cobertura coralina de Lobos (18.39%) se encuentran dentro del promedio para el SAV y el Atlántico occidental tropical (Tabla 8). Esto indica que la dominancia de pocas especies bien adaptadas a los factores físicos, han permitido que la cobertura coralina se encuentre en buen estado de manera general y dentro de lo esperado para el área.

Tabla 8. Cobertura coralina promedio para el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) y el Atlántico occidental tropical (ATO).

Arrecifes	Fuente	Cobertura coralina
SAV	Horta-Puga, 2003	17.0 ± 13.5%
SAV	Rangel-Avalos <i>et al.</i> 2007	14.2± 2.8%
SAV	Horta-Puga & Tello-Musi, 2009	19.1 ± 14.8
ATO	Schutte <i>et al.</i> 2010	16.0 ± 0.4%
ATO	Jackson <i>et al.</i> 2014	14.3 ±2.0

7.2 Estructura de la comunidad coralina

7.2.1 Riqueza y cobertura

La riqueza total de corales pétreos encontrada para el área de muestreo fue de 22 especies (Anexo II). Rigby & McIntire (1966) mencionan 16 especies de escleractinios para el arrecife Lobos y posteriormente Chávez *et al.* (1970) coinciden con este resultado. Otras investigaciones han reconocido la existencia de 31 especies de escleractinios y dos hidrocorales (*Millepora alcicornis* y *Stylaster roseus*) para el Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (Universidad Veracruzana, 2003), mientras Beltrán-Torres & Carricart Ganivet (1999) registran 27 especies para la zona de Tuxpan. Dado que el SALT posee seis arrecifes de tipo plataforma (Blanquilla, Medio, Lobos, Tanguijo, En medio y Tuxpan), la diferencia presentada en el número de especies vista en campo para la tesis, es posiblemente atribuida a dos factores: 1) a que los distintos autores tomaron en cuenta datos de varios de los arrecifes que conforman el sistema (aumentando el número de especies observadas) y 2) a que el muestreo en este estudio únicamente tomó en cuenta las especies de las pendientes arrecifales hasta los 15 m y esto podría no estar incluyendo corales que habitan a mayor profundidad o que residen en zonas del arrecife como la laguna y la cresta arrecifal (e.g., *Acropora* spp.). Por tanto, se puede afirmar que el número de especies presentes en este estudio, es representativo para la comunidad coralina de Lobos.

Algunos de los determinantes de la riqueza coralina, son la competencia, temperatura, nutrientes, área arrecifal y grado de disturbio (Huston, 1994; Bellwood & Hughes, 2001). Sin embargo, el bajo número de especies presentes para el arrecife Lobos ha sido atribuido principalmente, al ambiente marginal en el que se desarrollan donde hay frecuentes eventos climáticos deletéreos (frentes fríos y huracanes) y un constante aporte de sedimentos de origen terrígeno (Jordán - Dahlgren & Rodríguez - Martínez, 2003; Horta-Puga *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2008). Todo ello limita el asentamiento y crecimiento de especies sensibles y poco resistentes a los cambios en el ambiente.

Además, es posible que haya un efecto de baja conectividad larval entre los arrecifes de la región, que afecta la riqueza de Lobos. Las investigaciones concuerdan en que si bien existe proximidad a las fuentes de larvas como es el caso del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Chávez *et al.*, 2007), la conectividad entre ellos y Tuxpan es baja y esporádica dado los eventos oceanográficos (como la Corriente de Lazo y el giro anticiclónico permanente de Banco de Campeche) existentes en el área (Jordan-Dahlgren, 2002; Chávez-Hidalgo *et al.*, 2009; Reyes-Bonilla & Jordán - Dahlgren, 2013).

Tabla 9. Riqueza total de corales escleractinios en los arrecifes del sur del Golfo de México.

Área de estudio	Riqueza	Referencia
Isla Lobos	16	Rigby & McIntire (1966); Chávez <i>et al.</i> (1970)
Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan	28	Horta-Puga <i>et al.</i> (2007)
Isla Lobos	13	De la Cruz (2013)
Sistema Arrecifal Veracruzano	27	Beltran-Torres & Carricart Ganivet (1999)
Sistema Arrecifal Veracruzano	15	Horta – Puga (2003)
Sistema Arrecifal Veracruzano	35	Horta-Puga <i>et al.</i> (2007)
Sistema Arrecifal Veracruzano	19	Jones <i>et al.</i> (2008)
Banco de Campeche	37	Reyes-Bonilla & Jordán – Dahlgren (2013)
Sistema Arrecifal Mesoamericano	47	Reyes-Bonilla & Jordán – Dahlgren (2013)
Bancos de Flower Gardens	22	Reyes-Bonilla & Jordán - Dahlgren (2013)

En relación a la zonación local, se encontraron diferencias significativas en la riqueza y cobertura de corales, presentándose los mayores valores en la zona protegida que en la zona expuesta al oleaje (Figura 3).

En esa zona, el arrecife a sotavento es de baja energía del oleaje y pendientes moderadas ($> 20^\circ$), mientras que la zona expuesta presenta alta energía de oleaje, corrientes y pendientes suaves ($<20^\circ$) (Rigby & McIntire, 1966; Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez, 2003). Algunos autores mencionan que en las zonas protegidas de los arrecifes de la región de Veracruz, la intensidad del oleaje, las corrientes y la sedimentación es menor y por tanto, bajas tasas de erosión permiten un mayor crecimiento coralino (PEMEX, 1987; Horta-Puga & Tello-Musi, 2009).

Por tanto, *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea* y *Pseudodiploria strigosa* se distribuyen en todas las zonas de muestreo con altas abundancias (Tabla 4; Anexo II). Estas mismas especies fueron reportadas como dominantes en otros trabajos realizados en los arrecifes del litoral veracruzano (Chávez *et al.*, 1985; Jordán - Dahlgren, 1992; Jordán – Dahlgren& Rodríguez-Martínez, 2003; Jones *et al.*, 2008).

Varios autores han sugerido que la mayoría de las especies meandroides (e.g., *Pseudodiploria* spp), y otras como *M. cavernosa*, *S. siderea* y *P. astreoides*, son especies exitosas en ambientes subóptimos con alta turbiedad, sedimentación y poca luminosidad (Tunnell, 1988; Jordán - Dahlgren & Rodríguez - Martínez, 2003; Horta-Puga *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2008). Esto es de relevancia, ya que en la región de Veracruz existen varios sistemas fluviales que transportan una alta carga de sedimentos (Pemex, 1987; Tunnell, 1988; Horta-Puga, 2007) y es posible que las especies presentes hayan logrado desarrollarse de manera óptima gracias a sus propiedades de tolerancia a la sedimentación. Existen cuatro mecanismos por los cuales las colonias de coral rechazan las partículas de sedimento: (1) expansión de pólipos (incremento en 300-400%) por absorción y expulsión de agua, (2) movimiento de tentáculos, (3) acción ciliar, y (4) secreción de mucus (Hubbard & Pocock, 1972; Bak & Elgershuizen, 1976; Riegl & Branch, 1995). Estas características las presentan las especies dominantes del arrecife Lobos tales como: *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea* y *Pseudodiploria strigosa* (Loya, 1976; Lasker, 1980; Rogers, 1990; Torres & Morelock, 2002) lo cual ha de favorecerles para que sean ahora comunes y abundantes.

Con respecto a las diferencias por estratos, no se encontraron diferencias significativas en las coberturas de las especies en relación con la profundidad (Figura 6). Esto puede ser explicado por la presencia de diferentes tipos de *Symbiodinium*, pues se ha descrito que el éxito de los corales en diferentes regímenes de luz depende en la capacidad fisiológica de estos simbiositos (Frade *et al.*, 2008). Iglesias-Prieto & Trench (1994) sugieren que esta asociación juega un papel importante en la ocupación del nicho ecológico de los corales y se ha discutido que la diversidad funcional de *Symbiodinium*, regula la distribución vertical de los corales. Apprill & Gates (2007) postulan que dentro de las implicaciones funcionales de albergar diferentes tipos de simbiositos, está que los cambios en las condiciones ambientales promueven la pérdida de los simbiositos sensibles y la repoblación por otros que mejor se adapten al nuevo entorno y que sean capaces de interactuar favorablemente con el coral hospedero como una especie más tolerante (Buddemeier & Fautin, 1993). Por lo tanto, se puede inferir que las especies presentes en ambos estratos (*C. natans*, *M. cavernosa*, *S. siderea*, *P. strigosa* y *P. astreoides*) poseen adaptaciones fisiológicas que les han permitido estar presentes y mantener su abundancia relativamente homogénea hasta los 15m de la distribución vertical del arrecife.

7.2.2 Composición de especies

Los análisis multivariados (Figura 10), corroboran además que hay cierta uniformidad en la composición de especies de la comunidad coralina en el arrecife Lobos, ya que el nMDS no fue significativo (estrés > 0.05) y no presentó un ordenamiento claro ni por zonas ni por estratos de profundidad.

Esto puede deberse a que comparativamente por zonas, las especies presentes en los diversos ambientes, presentan características morfológicas tales como un lento crecimiento, forma de domo en sus colonias, grandes coralites y una alta fecundidad, lo cual les ha permitido sobrellevar las condiciones propias de los dos ambientes de manera óptima (e.g. *M. cavernosa*, *C. natans*, *S. siderea*, *P. astreoides*, *P. strigosa*, *O.annularis*).

En comparación con los sistemas arrecifales más cercanos (Sistema Arrecifal Veracruzano, Banco de Campeche y los bancos de Flower Gardens), se ha encontrado que la composición de las especies de este sistema es más cercana a la de los arrecifes de Triángulos, Cayo Arenas, Cayo Arcas y los del Caribe mexicano, que a los del sistema Lobos-Tuxpan (Reyes-Bonilla & Jordán-Dahlgren, 2013).

Sin embargo, el análisis de similitud (ANOSIM), indicó que existen variaciones significativas por zonas ($R = 0.43$; $p = 0.01$), pero no por niveles de profundidad ($R = 0.10$; $p = 0.19$).

Lo anterior se debe a que *C. natans* y *M. cavernosa* son las especies que contribuyen en mayor medida en la separación de grupos por zonas y por niveles de profundidad (Tabla 4), como lo indica el análisis del porcentaje de similitud (SIMPER); y la presencia de especies como *O. annularis* y *M. alcicornis* a sotavento, puede estar indicando una posible susceptibilidad de estos organismos a condiciones de alto oleaje y fuertes corrientes propias de la zona expuesta del arrecife.

En relación a los niveles de profundidad, se ha observado algunas especies poseen diferentes tipos de *Symbiodinium* adaptados a condiciones de alta o baja irradiancia y asociados a cambios en los niveles de profundidad (Finney *et al.*, 2010). Particularmente para el caso de *C. natans* y *M. cavernosa* se ha identificado la presencia de seis (B1, B6, B9, C1, C3L, D1a) y siete tipos (C1, C3, C3b, C3d, C3e, C21, C3g) de simbiosis respectivamente (LaJeunesse, 2002; Warner *et al.*, 2006; Correa *et al.*, 2009; Finney *et al.*, 2010; Lesser *et al.*, 2010). El clado C es uno de los más diversos y ocupa condiciones de alta sedimentación, donde se disminuye la luminosidad y por tanto, normalmente hay bajas tasas de calcificación de los corales ya que estos dependen de las zooxantelas y la luz para llevar a cabo el proceso de depositación de carbonato de calcio (Rogers, 1990; Castillo *et al.*, 2014). Así mismo, el clado D1 tiene la capacidad de reducir la tasa de mortalidad coralina por estrés térmico, aunque al costo de una tasa de crecimiento entre un 50-60% más baja (Ortiz *et al.*, 2014). De la fisiología de las zooxantelas se podría inferir que las especies dominantes del arrecife (*C. natans* y *M. cavernosa*), poseen relaciones simbióticas

que han favorecido su adaptación, haciéndolas más abundantes en el Sistema arrecifal de Lobos-Tuxpan

7.2.3 Atributos ecológicos de la comunidad coralina

Los patrones observados para los atributos comunitarios (riqueza, diversidad, equidad y dominancia), muestran que no existen diferencias significativas ni por zonas ni por estratos (Figura 7), a excepción de la riqueza por zonas en donde sotavento presenta los mayores valores (Tabla 3).

Además, dado que la comunidad coralina de Isla Lobos está compuesta principalmente por cuatro especies dominantes (*Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea* y *Pseudodiploria strigosa*) las cuales se distribuyen en todas las zonas de muestreo, es de esperarse que el sistema presente una baja diversidad (1.84 bits/ind) con respecto a la diversidad encontrada en el Caribe (dada la dependencia del índice a la riqueza y su abundancia). También baja dominancia (0.37) y una equidad intermedia (0.64), indicando una relativa homogeneidad en los ambientes del arrecife (Figura 10 a y b).

Se ha considerado a la diversidad como una medida que sintetiza la estructura, complejidad y estabilidad de una comunidad (He *et al.*, 1996). Así mismo, se asocia una alta diversidad a una alta complejidad de la comunidad, ya que una mayor variedad de especies permite una mayor interacción entre estas (Magurran 2004) y por tanto mayor transferencia de energía (Hatcher, 1997; Brower *et al.*, 1998). Los resultados que se presentan para el arrecife de Lobos, indican que este sistema posee una baja diversidad debido a su baja riqueza de especies y la distribución poco equitativa de estas (Brower *et al.*, 1998). Ecológicamente, este hecho implica que el arrecife Lobos, por tener pocas especies y presentar la dominancia de solo cuatro de ellas, debe ser un sistema de baja complejidad, en donde se realizan pocas funciones a escala comunitaria.

En cuanto a la distinción taxonómica ($\Delta+$), los resultados de este trabajo encontraron valores cercanos al promedio (50.52 ± 0.90) encontrado en la mayoría de los censos en Lobos, sin diferencias significativas por zonas o estratos, aunque presentando una mayor diversidad a sotavento y en el estrato profundo (Figura 9).

Este tipo de índices han sido ampliamente utilizados para estudiar comunidades bentónicas marinas, y se consideran medidores precisos de la biodiversidad (Warwick & Clarke, 1995; 1998; Clarke & Warwick, 1998; 2001). Así mismo, se ha discutido que áreas en buen estado de conservación presentan gran diferenciación taxonómica, mientras que sus bajos valores se asocian a ambientes perturbados (Warwick & Clarke, 2001). La distinción taxonómica está relacionada con la composición y por lo tanto, la distancia taxonómica de las especies presentes dentro de cada grupo, será alta si su relación filogenética es baja y viceversa. Así, la presencia de un género con muchas especies, tiende a reducir los valores del índice (Warwick & Clark, 2001). Por lo anterior, ya que no se encontraron diferencias significativas del índice ni por zonas ni por estratos, es posible que el valor promedio encontrado responda a que las especies presentes en el arrecife de Lobos se reparten de manera relativamente homogénea en diversas familias y géneros (Warwick & Clark, 2001; Cuadro 1). Ecológicamente, esto es relevante bajo el enfoque de la redundancia ecológica, dado que se ha encontrado que las especies pertenecientes a un mismo género comparten las mismas historias de vida y posiblemente la misma función (Darling *et al.*, 2011), permitiendo que existan múltiples vías para que se lleven a cabo los procesos ecológicos en caso de la pérdida de otra (Clarke & Warwick, 1998).

7.2.4 Atributos funcionales de la comunidad coralina

El enfoque reciente de la diversidad funcional en los estudios de las comunidades, ha permitido tener una comprensión más mecanicista de estas, su ensamblaje, organización y coexistencia entre especies (Darling *et al.*, 2012). De esta manera permite su rápida caracterización, reduciendo ecosistemas complejos

en grupos de especies (grupos funcionales) con equivalencia ecológica, facilitando los estudios comparativos de comunidades (Simberloff & Dayan, 1991; Petchey & Gaston, 2002a). Es decir, que a partir de datos de fácil acceso como la riqueza y abundancia, se puede lograr entender lo que está sucediendo a nivel de ecosistema (Naeem *et al.*, 2009). Dentro de las características que se pueden detectar a través del análisis de la diversidad funcional es la redundancia ecológica, la cual constituye la manera más sencilla de tener una aproximación del nivel de resiliencia de un ecosistema (Hughes *et al.*, 2007).

Dado que los grupos funcionales se forman mediante el análisis de diversos rasgos funcionales (características morfológicas, fisiológicas y fenológicas) las especies que los integran, son aquellas que sobreponen el mayor número de variables dentro del nicho multidimensional (Petchey & Gaston, 2006). Por tanto, la presencia de múltiples especies dentro de cada grupo, incrementa la redundancia funcional y contribuye a la resiliencia del ecosistema (Naeem *et al.*, 1994), pues a mayor número de especies funcionalmente similares, mayor es la probabilidad de que al menos una sobreviva ante perturbaciones. En caso contrario no hay redundancia funcional, entonces la pérdida de una sola especie puede resultar en la pérdida completa de un grupo funcional (Naeem, 1998; Loreau *et al.*, 2001).

En este trabajo se encontró que el grupo funcional con la mayor cobertura fue el de las especies “tolerantes al estrés” (16.74%). Estas fueron descritas por Darling y colaboradores (2012) como especies de crecimiento lento, con grandes colonias en forma de domo, grandes coralites y alta fecundidad. Algunos autores mencionan que se espera que especies con dichas características, sean más tolerantes a los ambientes variables y/o con estrés crónico (Jackson & Hughes 1985). A este grupo pertenecen *C. natans*, *M. cavernosa* y *P. strigosa* y sus características físicas (ya mencionadas en otras secciones), les otorgan ciertas ventajas en condiciones de baja luminosidad y alta sedimentación (Darling *et al.*, 2012). En el aspecto reproductivo, las especies liberadoras de gametos presentan un incremento en la heterogocidad genética lo cual puede contribuir en condiciones de alta competitividad (Darling *et al.*, 2012). Por tanto, se puede deducir que estrategias de las especies

dominantes como del tipo “tolerante al estrés” favorecen que este grupo sea el que colonice más exitosamente el arrecife de Lobos y les permita tener las mayores abundancias en los diversos ambientes y zonas.

Entre los ambientes de estudio, los resultados muestran diferencias significativas entre las zonas de exposición al oleaje para los grupos funcionales de las especies “tolerantes al estrés” y las “oportunistas” (Figura 11), presentándose los mayores valores a sotavento. Las especies “oportunistas” se han descrito como aquellas que tienen tamaños pequeños en sus colonias, corta longevidad, incubadoras, y capaces de colonizar rápidamente hábitats recientemente perturbados (Darling *et al.*, 2012), a este grupo pertenecen *Undaria agaricites*, *Porites astreoides* y *Mycetophyllia ferox*. Se ha encontrado que las especies incubadoras como *U. agaricites* y *P. astreoides*, tienen altas tasas de reclutamiento en el Caribe (Bak & Engel 1979; Chiappone & Sullivan 1996) debido a que invierten menor energía en mantenimiento y sobrevivencia, y más en reproducción y asentamiento (Bak & Engel 1979). Por tanto, el liberar plánulas bien desarrolladas al medio, les confiere una característica ventajosa de dispersión (Bak & Engel, 1979; Hughes & Tanner, 2000). Dadas estas características, es posible que las estrategias de historia de vida de estas especies, les hayan permitido ser más abundantes a sotavento, donde las condiciones de intensidad del oleaje, corrientes y sedimentación son menores y más estables (Horta-Puga & Tello-Musi, 2009).

Contrario a esto, el grupo “generalista” (Figura 12) presenta diferencias por estrato de profundidad (Tabla 5) registrando los mayores valores en el nivel somero. Las especies “generalistas” pueden tener formas en domo o plato (algunas incluso ramificadas), con tasas de crecimiento moderadas y pueden alcanzar grandes tamaños en sus colonias; a este grupo pertenecen especies como *Orbicella faveolata* y *Orbicella franksi* (Darling *et al.*, 2012). En este grupo funcional, las historias de vida poseen características traslapadas de los demás tipos funcionales existentes. Las especies pertenecientes al género *Orbicella* (anteriormente nombradas *Montastraea*) han sido reconocidas como unas de las más importantes y abundantes constructoras de la región Caribe (Weil & Knowlton 1994, Hughes & Tanner 2000). Se ha descrito

que poseen una gran capacidad de recuperación y son altamente competitivas por alimento, ya que sus pólipos son de gran tamaño incrementando su capacidad de heterotrófica (Hughes & Jackson 1985; Hughes & Tanner 2000). De igual forma, poseen habilidad de autolimpieza y supervivencia en aguas calientes, turbias y eutróficas (Hughes & Tanner, 2000).

Dado que las diferencias presentadas para este grupo son por nivel de profundidad, es posible inferir que algunas de las variables que pueden estar influyendo son la luminosidad y su asociación con la sedimentación y turbiedad del área, confinándolas a un desarrollo mayor en los niveles someros del arrecife (Toller *et al.*, 2001). Esto puede ser explicado debido a la simbiosis con *Symbiodinium* de los clados A, B, C y E (Toller *et al.*, 2001), los cuales se asocian a condiciones de alta irradiancia (clados A y B), aumento en la tasa de calcificación (clado C) y tolerancia al estrés (clado E) (Rowan *et al.*, 1997; Toller *et al.*, 2001, Green *et al.*, 2014). Por tanto, las relaciones simbióticas de *O. faveolata* y *O. franksi* con *Symbiodinium* de diversos clados, han permitido que estas dos especies se adapten a las condiciones presentes en el nivel somero del arrecife.

Ya que el sistema del arrecife Lobos esta principalmente conformado por especies “tolerantes al estrés”, es de esperarse que los índices ecológicos funcionales de riqueza, diversidad y equidad no presentaran diferencias significativas por zonas y estratos (Tabla 6), únicamente la riqueza funcional presentó diferencias significativas por niveles de profundidad siendo mayor en el nivel somero (Figura 14). Por otro lado, como resultado del análisis de ordenación (nMDS) no se evidencia ningún patrón diferencial entre zonas y niveles de profundidad (Figura 15). Ya que las diferencias presentadas en la riqueza funcional son por nivel de profundidad, se podría atribuir este hecho a que las condiciones ambientales de mayor luminosidad y poca turbiedad en el nivel somero, pueden ser más favorables para el desarrollo de otros grupos más sensibles a estos factores, considerando que a mayor profundidad posiblemente exista una menor luminosidad y mayor turbiedad del agua limitando el asentamiento de especies pertenecientes a grupos relativamente más sensibles como los “generalistas” y “oportunistas”. Por otro lado, no se presentaron diferencias

significativas de la riqueza funcional por zonas, posiblemente debido a que la acción del oleaje y las corrientes no ejercieron una presión considerable para limitar el asentamiento de especies con estrategias de vida “generalistas” y “oportunistas”.

Aunque las condiciones ambientales del arrecife Lobos han sido consideradas como marginales (Horta-Puga *et al.*, 2007; Jones *et al.* 2008; Ortiz-Lozano *et al.*, 2013), el sistema cuenta con la presencia de tres de los grupos funcionales, siendo los más redundantes los grupos de las especies “tolerantes al estrés” (9 spp.) y “oportunistas” (10 spp.) (Tabla 1), ya que la presencia de múltiples especies dentro de un grupo funcional incrementa la redundancia funcional y contribuye a la resiliencia del sistema (Naeem *et al.*, 1994; Naeem, 1998; Hooper *et al.*, 2005). Esto implica que en caso de una perturbación (e.g., huracanes), el grupo funcional que posea la mayor redundancia (mayor número de especies) posee a su vez el mayor potencial de compensación de especies frente al cambio (Hughes *et al.*, 2005). Si en caso contrario no hay redundancia funcional (como es el caso del grupo de las “generalistas” donde solo hay dos especies), entonces aumenta la probabilidad de que la pérdida de una sola especie pueda resultar en la pérdida completa de un grupo funcional (Naeem, 1998; Loreau *et al.*, 2001). Aún se desconoce el efecto que podría ocasionar esta situación en arrecifes coralinos; sin embargo, un caso en el que se ejemplifica algo similar fue el de la mortalidad masiva del género *Acropora* en la década de los 70-80’s en el Atlántico, a causa de la enfermedad de la banda blanca (Aronson & Precht, 2001; Alvarez *et al.*, 2009). Luego de esto, estas especies han estado sometidas a la combinación de perturbaciones de diverso origen (e.g., huracanes, blanqueamiento, depredación y enfermedades), modificando la estructura coralina en todo el Atlántico y el Caribe hasta la actualidad (Aronson & Precht, 2001; Alvarez *et al.*, 2009). Dado que los arrecifes en el pasado estaban principalmente compuestos por especies “competitivas” (*Acropora* spp. en el Atlántico), se ha encontrado evidencia de que los arrecifes en la actualidad están siendo dominados por especies “tolerantes al estrés” y “oportunistas” (Aronson *et al.* 2004; Alvarez *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2012).

Por otro lado, la mortalidad coralina ha sido asociada con la pérdida de la complejidad estructural (Alvarez *et al.*, 2009; Alvarez *et al.*, 2011); algunos autores han expuesto las consecuencias ecológicas, sociales y económicas de esto, siendo algunas de las más discutidas, la pérdida de hábitat y refugio para otras especies asociadas, pérdida de diversidad, así como de algunos servicios ambientales para los humanos como la protección costera (Graham *et al.*, 2007; Alvarez *et al.*, 2009; Alvarez *et al.*, 2011).

Por tanto, se podría decir que el arrecife Lobos es un sistema que aunque posee una alta redundancia de especies “tolerantes a estrés” y “oportunistas”, presenta cierto riesgo a que el grupo funcional de las “generalistas” (y las “competitivas” si aún están presentes) ante un evento de disturbio muy fuerte, pueda simplificar el sistema a uno o dos de las funciones de los grupos más redundantes.

Finalmente, siendo el arrecife Lobos parte del Área Natural de Protección de Flora y Fauna de Tuxpan, es oportuno y de gran importancia la realización de este tipo de trabajos que permiten contribuir al conocimiento, entendimiento y manejo de la ANP. Así mismo, la información generada como resultado de la investigación permite establecer zonas y especies prioritarias de conservación.

Por otro lado, el enfoque funcional en comunidades coralinas deber ser explorado a futuro, teniendo en cuenta resoluciones de clasificación más finas y a escalas local y regional.

8 CONCLUSIONES

- Los grupos dominantes para el arrecife Lobos, fueron principalmente las algas filamentosas y los hexacorales.
- La dominancia de algas filamentosas y la baja cobertura de macroalgas en el arrecife Lobos puede indicar un ambiente con tasas bajas de herbivoría y una disponibilidad baja de nutrientes.
- La cobertura coralina se encontró dentro del promedio para el Golfo de México y el Atlántico occidental tropical, ya que la dominancia de pocas especies bien adaptadas a los factores físicos (principalmente la temperatura), han permitido que esta se encuentre en buen estado de manera general y que tengan valores dentro del promedio para el área.
- La comunidad coralina está constituida por un total de 22 especies de corales hermatípicos, pertenecientes a 13 géneros y 8 familias.
- La baja riqueza de especies para el arrecife ha sido atribuida principalmente, al ambiente marginal en el que se desarrollan de frecuentes eventos climáticos (frentes fríos y huracanes) y un constante aporte de sedimentos de origen terrígeno, lo cual limita el asentamiento y crecimiento de especies sensibles y poco resistentes a los cambios en el ambiente.
- Las especies coralinas más abundantes fueron: *Colpophyllia natans*, *Montastraea cavernosa*, *Siderastrea siderea*, *Pseudodiploria strigosa*, *Orbicella annularis* y *Porites astreoides*, las cuales aportaron el 95% de la abundancia total coralina.
- Sotavento presenta los mayores valores de cobertura y riqueza coralina debido a que la intensidad del oleaje, las corrientes y la sedimentación son menores y por tanto, la escasa influencia directa de estos en las comunidades arrecifales, da lugar a tasas de erosión más bajas y por tanto condiciones ambientales propicias para el desarrollo coralino.
- En relación a la distribución de las especies en función de la profundidad, no se encontraron diferencias significativas entre los estratos somero y profundo,

posiblemente debido a factores como la plasticidad y adaptación de las especies dominantes, los cuales les permitieron colonizar los diferentes microambientes entre los 5-15 m del arrecife.

- Los atributos ecológicos de diversidad, equidad y dominancia no señalaron diferencias significativas ni por zonas ni por estratos, indicando una relativa homogeneidad en los ambientes del arrecife.
- Los bajos valores de cobertura, riqueza, diversidad, y la distribución poco equitativa de las especies, pueden estar indicando una baja complejidad estructural en el sistema.
- El grupo funcional que presentó la mayor cobertura fue el de las especies tolerantes al estrés, las cuales son especies de lento crecimiento, con grandes colonias en forma de domo, grandes coralites y alta fecundidad, lo cual les confiere ciertas ventajas en las condiciones ambientales en las que se encuentran de baja luminosidad y alta sedimentación y turbiedad.
- La presencia de nueve especies dentro del grupo funcional dominante, puede sugerir una moderada redundancia de estas, permitiendo que este grupo tenga un mayor potencial de compensación funcional ante la pérdida de especies por eventos de disturbio.

9 REFERENCIAS

- Alcolado, P.M. 1998. Conceptos e índices relacionados con la diversidad. *Avicennia* 8: 7-21
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., & Watkinson, A. R. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Alvarez-Filip L, Côté IM, Gill JA, Watkinson AR, Dulvy NK .2011. Region-wide temporal and spatial variation in Caribbean reef architecture: is coral cover the whole story? *Global Change Biology* 17:2470–2477
- Alvarez-Filip, L., Gill, J. A., Dulvy, N. K., Perry, A. L., Watkinson, A. R., & Côté, I. M. 2011. Drivers of region-wide declines in architectural complexity on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 30(4), 1051-1060.
- Apprill A.M, & Gates R.D. 2007. Recognizing diversity in coral symbiotic dinoflagellate communities. *Molecular Ecology*. 16, 1127–1134
- Aronson, R. B. & Precht, W. F. 2001 White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* 460, 25–38.
- Aronson, R.B., Macintyre, I.G., Wapnick, C.M. & O'Neill, M.W. 2004. Phase shifts, alternative states, and the unprecedented convergence of two reef systems. *Ecology*, 85, 1876–1891.
- Bak, R.P.M. & M.S. Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral communities. *Marine Biology* 54:341-352.
- Bak, R.P.M. & J.H.B.W Elgershuizen. 1976. Patterns of oil-sediment rejection in corals. *Marine Biology* 37, 105– 113.
- Barnes, R.D. 1992. *Zoología de invertebrados*. McGraw-Hill, 5 ed. 957 p
- Beltran-Torres, A. & J.P Carricart-Ganivet. 1999. Lista revisada y clave para los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. *Rev. Biol. Trop* 47(4):813-829
- Bellwood, D.R. & T.P Hughes. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292, 1532–1534

- Begon M, Townsend C.R, Harper J.L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. In Blackwell Publishing 4th ed. Oxford, UK: Blackwell Publishing
- Brower, J.E, J.H Zar & C. V. Ende. 1998. Field and Laboratory Methods for General Ecology. McGraw-Hill.273 p.
- Bryant, D; L. Burke, J. McManus & M. Spaulding. 1998. Reefs at Risk: A Map-Based Indicator of Threats to the World's Coral Reefs. WRI/ICLARM/WCMC/UNEP. World Resources Institute, Washington, D.C., 56p.
- Buddemeier RW & Fautin DG .1993. Coral bleaching as an adaptive mechanism a testable hypothesis. Bioscience, 43, 320–326.
- Buddemeier, R.W., J.A. Kleypas, & R.B Aronson. 2004. Coral Reefs and Global Climate Change: Potential Contributions of Climate Change to Stresses on Coral Reef Ecosystems. Pew Centre on Global Climate Change, Arlington, Virginia, USA.
- Caballero, H., Varona, G., & García, Y. 2012. Estructura ecológica de las comunidades de corrales de la costa oriental de Bahía de Cochinos, Cuba.
- Carricart-Ganivet J.P. & G. Horta-Puga.1993. Arrecifes de coral en México. pp 80-92. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Comisión Nacional Biodiversidad y CIQRO, México, 865 p.
- Carricart-Ganivet, J.P., 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 302, 249-260.
- Carrillo, L; G. Horta-Puga, & J.P Carricart-Ganivet. 2007. Clima y oceanografía. En: Tunnell, J.W; E.A. Chávez y K. Withers. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Edición en español del libro Coral reefs of the Southern Gulf of México, Harte Research Institute, Texas A y M University-Corpus Christi. 293 p.
- Chapman, M.G. & A.J. Underwood, 1999. Ecological patterns in multivariate assemblages: information and interpretation of negative values in ANOSIM test. Marine Ecology Progress Series 180 (3): 257–265.

- Chávez, E. A, E. Hidalgo & M. L Sevilla. 1970. Datos acerca de las comunidades bentónicas del arrecife Lobos, Veracruz. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 31:211–281.
- Chávez E. A & E. Hidalgo. 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM 15(1):167-176.
- Chávez-Hidalgo A, G. De la Cruz-Agüero, E.A Chávez .2009. Indirect evidences on the connectivity of coral reefs of the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean. In: *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft. Lauderdale, Florida, USA. Pp. 420-423.
- Chávez, E.A; J.W.Tunnell & K. Withers. 2010. Zonación y ecología de los arrecifes: Plataforma Veracruzana y Banco Campeche. En: Tunnell, J.W; E.A. Chávez & K. Withers. *Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Edición en español del libro *Coral reefs of the Southern Gulf of México*, Harte Research Institute, Texas A&M University-Corpus Christi. 293 p.
- Chiappone, M. & K.M. Sullivan. 1996. Distribution, Abundance and Species Composition of Juvenile Scleractinian Corals in the Florida Reef Tract. *Coral Reefs* 58(2): 555-569.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523–531.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E Ltd, Plymouth Marine Laboratory. UK, 86 p.
- Clarke, K. R, & R.N Gorley.2006. PRIMER v6.1. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Comisión Nacional del Agua (CNA). 2000. *Compendio básico del agua*. CNA, SEMARNAP, México.
- Colwell, R. 2006. Estimate S Win V 7.51. *Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*.

- Darling, E.S; L. Alvarez-Filip; T.A Oliver; T.R McClanahan & I.M Coté. 2012. Evaluating life history strategies of reefs corals from species traits. *Ecology Letters*, (15): 1378–1386
- De la Cruz, F & C. González-Gándara. 2006. Lista actualizada de los gasterópodos de la planicie del Arrecife Lobos, Veracruz, México. *Revista Científica UDO Agrícola* 6 (1): 128-137
- De la Cruz, F. 2013 Estructura de las comunidades macrobentónicas y nectónicas asociadas a los sustratos rocosos coralinos del arrecife Lobos, Veracruz, México. Tesis de Maestría en Manejo de Ecosistemas Marinos y Costeros. Universidad Veracruzana, Campus Tuxpan. 97p
- Drew, E. A.1977. A photographic survey down the seaward reef front of Aldabra. *Atoll Research Bulletin*, 193: 1-17
- Díaz-Pulido, G., J.A. Sánchez, S. Zea, J.M. Díaz, & J. Garzón. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*,28 (108): 337-347
- Díaz, J.M; Barrios, L.M; Cendales, M.H; Garzón-Ferreira, J; Geister, J; López-Victoria, M; Ospina, G.H; Parra-Velandia, F; Pinzon, J; Vargas-Angel, B; Zapata, F.A & Zea, S. 2000. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie de publicaciones Especiales No. 5, Santa Marta, 175 p.
- Diaz, S. & M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463-474.
- Done, T. J. 1981. Photogrammetry in coral ecology: a technique for the study of change in coral communities. *Proc.4thInt. Coral Reef Sym*, 2: 315-320.
- Edmunds, P. J. 1999. The role of colony morphology and substratum inclination in the success of *Millepora alcicornis* on shallow coral reefs. *Coral Reefs*, 18(2): 133-140.
- Espejel, I & R. Bermúdez. 2009. Propuesta metodológica para la regionalización de los mares mexicanos. En: Córdova, A; F. Rosete; G. Enríquez; B. Hernández de la Torre. *Ordenamiento ecológico marino: visión*

integrada de la regionalización. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F. 232 p.

- Field, J.G., K.R. Clarke & R.M. Warwick. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 37–52.
- Finney JC, Pettay DT, Sampayo EM, Warner ME, Oxenford HA, LaJeunesse TC. 2010. The relative significance of host habitat, depth, and geography on the ecology, endemism, and speciation of coral endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. *Microbial Ecology*, 60, 250–263.
- Frade PR, P. Bongaerts, A.J.S., Winkelhagen, L.Tonk, R.P.M. Bak.2008. In situ photobiology of corals over large depth ranges: A multivariate analysis on the roles of environment, host, and algal symbiont. *Limnology and Oceanography* 53: 2711–2723.
- Glynn, P. 1976. Some Physical and Biological Determinants of Coral Community Structure in the Eastern Pacific. *Ecological Monographs*, 46:431-456.
- González-Gándara, C; M. Cruz-Arellano; C. Domínguez-Barradas; A. Serrano-Solis; &A. Basañez-Muñoz. 2007. Macroalgas asociadas a cuatro hábitats del arrecife Tuxpan, Veracruz, México. *Revista UDO Agrícola* 7 (1): 252-257
- González-Gándara, C. 2009. Ictiofauna de los arrecifes coralinos del norte de Veracruz. *Anales del Instituto de biología. Serie zoología. UNAM.* 74(2):163-177
- Graham, N. A. J., Wilson, S. K., Jennings, S., Polunin, N. V. C., Robinson, J., Bijoux, J. P. & Daw, T. M. 2007. Lag effects in the impacts of mass coral bleaching on coral reef fish, fisheries, and ecosystems. *Conservation Biology* 21,1291–1300
- Graus, R. R., G. MacIntyre, & B. E. Herchenroder. 1989. Computer simulation of the reef zonation at Discovery Bay, Jamaica: Hurricane disruption and long-term physical oceanographic controls. *Coral Reefs* 359-68.

- Green, E. A., S.W. Davies, M.V. Matz, & M. Medina. 2014. Quantifying cryptic Symbiodinium diversity within *Orbicella faveolata* and *Orbicella franksi* at the Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. PeerJ2.
- Grime, J.P. & S. Pierce. 2012. The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems, 7thedn. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Hatcher BG. 1997. Coral reef ecosystems: how much greater is the whole than the sum of the parts? Coral Reefs, 16, S77–S91.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 75, 3–35.
- Horta-Puga, G. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). Pages 360-369 in: J.C. Lang (ed.) Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program. Atoll Research Bulletin 496
- Horta-Puga, G; J.M Vargas-Hernández & J.P Carricart-Ganivet. 2007. Corales de los Arrecifes. En: Tunnell, J.W; E.A. Chávez y K. Withers. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Edición en español del libro Coral reefs of the Southern Gulf of México, Harte Research Institute, Texas A&M University-Corpus Christi. 293 p.
- Horta-Puga, G. 2007. Impactos ambientales. En: Tunnell, J.W; E.A. Chávez y K. Withers. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Edición en español del libro Coral reefs of the Southern Gulf of México, Harte Research Institute, Texas A&M University-Corpus Christi. 293 p.
- Horta Puga, G. & J. L. Tello Musi. 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. 126p.

- Hubbard, J.A.Y.P. Pocock.1972. Sediment rejection by recent scleractinian corals: a key to the palaeo-environmental reconstruction. *Geologische Rundschau*. 61(2), 598– 626.
- Hughes, T. P., & Jackson, J. B. C. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecological Monographs*, 142-166.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase-shifts, and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547–1551.
- Hughes, T. P., & Tanner, J. E. 2000. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology*, 81(8), 2250-2263.
- Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Folke, C., Steneck, R. S., & Wilson, J. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 380-386.
- Hughes, T. P., M. J. Rodriguez, D. R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L. McCook, N. Moltschanivskyj, M. S. Pratchett, R. S. Steneck, & B. Willis. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17(4):360–365.
- Huston, M.A., 1994. *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–427
- Humman P. & N. Deloach. 2001. *Reef Creature Identification*. Florida Caribbean Bahamas. Paramount Miller Graphics, Inc. 320p.
- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R. K. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 113(1), 163-175.
- Iglesias-Prieto, R., V. H. Beltran, T. C. Lajeunesse, H. Reyes-Bonilla, & P. E. Thome. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*. 271: 1757–1763.

- Jackson, J. & Hughes, T. 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. *American Scientist*, 73, 265–274
- Jackson J.B.C., M.K. Donovan, K.L. Cramer, W. Lam (editors). 2014. Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Jiménez-Valverde, A. & J. Hortal, 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8(31):151–161.
- Jones, J.; K. Withers, J.W. Tunnell Jr. 2008. Comparison of Benthic Communities on Six Coral Reefs in the Veracruz Reef System (Mexico). *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 18:757-760
- Jordán - Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: Evidence of sporadic ecological connectivity. *Coral Reefs* 21:205-15.
- Jordán - Dahlgren, E., & R. E. Rodríguez- Martínez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. En: *Latin American Coral Reefs*. J. Cortés (Ed.). Elsevier. 131-158p.
- Kaehler, S. & G. A. Williams. 1998. Early development of algal assemblages under different regimes of physical and biotic factors on a seasonal tropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 172: 61 – 71.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., & L.A.B Meñez. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American Zoologist*, 39(1), 146-159.
- Kleypas J.A; R.W Buddemeier; J.P Gattuso. 2001. The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90; 426-437
- Kohler, K.E. & S.M. Gill, 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences*. 32(9):1259-1269
- Krebs, C. J. 1978. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 2nd edition. Harper & Row (New York). 678 p.

- Krebs, C. J. 2003. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. 2da. Edic. Oxford University Press, México. 753 pp.
- Lang, J, P. Alcolado, J.P. Carricart-Ganivet, M. Chiappone, A. Curran, P. Dustan, G. Gaudian, F. Geraldés, S.Gittings, R. Smith, W. Tunnell, J. Wiener. 1998. Status of coral reefs in the northern areas of the wider Caribbean. In Wilkinson C (ed) Status of coral reefs of the world: 1998. Townsville: Global Coral Reef Monitoring Network, pp 123-134
- Lang, J. C., Marks, K. W., Kramer, P. A., Kramer, P. R., & Ginsburg, R. N. 2010. AGRRA protocols version 5.4. Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment Program, Florida, USA.
- Lara, M; C Padilla; C. García& J.J Espejel. 1992. Coral Reef of Veracruz México I. Zonation and Community. Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium,1:535-544
- Lasker, H.R., 1980. Sediment rejection by reef corals: the roles of behavior and morphology in *Montastrea cavernosa* (Linnaeus). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 47, 77–87.
- Lesser, MP, M. Slattery, M. Stat, M. Ojimi, R.D Gates, A. Grotoli. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the Mesophotic Zone: Light, food, and genetics. Ecology, 91(4), 990-1003.
- Lehman, R. L. 2007. Algas de los arrecifes. En: Tunnell Jr., J. W., E. A. Chávez & K. Withers (eds.). Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Edición del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. pp. 129-140.
- Lewis, J. B. 2006. Biology and Ecology of the Hydrocoral (*Millepora*) on Coral Reefs. Advances in marine biology, 50, 1-55.
- Liddell, W, D. 2007. Origen y geología. En: Tunnell Jr., J. W., E. A. Chávez & K. Withers (eds.). Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Edición del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. pp. 129-140.

- Littler, M. M., & D. S. Littler. 1984. Models of tropical reef biogenesis: The contribution of algae. In *Progress in Phycological Research*, ed. F. E. Round and D. J. Chapman, 3:323- 63. Bristol: Biopress Ltd.
- _____ . 1988. Structure and role of algae in tropical reef communities. In: *Algae and Human affairs*. Ed. C.A Lembi and J.R Waland, 29-56. Cambridge: Cambridge University Press.
- Littler, M. M., Littler, D. S., & Titlyanov, E. A. 1991. Comparisons of N-and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. *Coral Reefs*, 10(4), 199-209.
- Loya, Y. 1976. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bulletin of Marine Science* 26, 450–466
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A.Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D.Tilman & D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294:804-808.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford. 256p.
- MacArthur, R.1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*,36 (3): 533-536
- Margalef, 1979. *Ecología*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 951p.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. MyT–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 p.
- Naeem, S. F., J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368:734-737.
- Naeem, S., & Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(6659), 507-509.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12:39–45.

- Naeem, S., D.E., Bunker, A. Hector, M. Loreau, & C. Perrings. 2009. Biodiversity, ecosystem, functioning, & human wellbeing. New York, NY, Oxford University Press.
- Nakajima, R., A. Nakayama, T. Yoshida, M.R.M. Kushairi, B.H. Othman & T. Toda. 2010. An evaluation of photo line-intercept transect (PLIT) method for coral reef monitoring. *Galaxea, Journal Coral Reefs Studies* 12:37-44
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). 2002. A National Coral Reef Action Strategy. Report to Congress on Implementation of the Coral Reef Conservation Act of 2000 and the National Action Plan to Conserve Coral Reefs in 2002 -2003. National Oceanic and Atmospheric Administration. Silver Spring, Maryland.
- Odum, E.P., 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *BioScience* 35, 419–422
- Ortiz-Lozano, L., H. Pérez-España, A. Granados-Barba, C. González-Gándara, A. Gutiérrez-Velázquez, & J. Martos. 2013. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean y Coastal Management*, 86, 22-32.
- Ortiz, J. C., M. González-Rivero, & P. J. Mumby. 2014. "An Ecosystem-Level Perspective on the Host and Symbiont Traits Needed to Mitigate Climate Change Impacts on Caribbean Coral Reefs. *Ecosystems* 17.1 (2014): 1-13.
- Petróleos Mexicanos (PEMEX). 1987. Evaluación de los corales escleractinios del sistema arrecifal del Puerto de Veracruz. GPTA-E-01187. México D.F. 119p
- Petchey, O.L & K.J. Gaston. 2002a. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London, series B* 269; 1721-1727.
- Petchey, O.L. & K.J. Gaston. 2002b. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402-411.
- Petchey, O. L. & K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758.
- Peresbarbosa Rojas, E. 2005. Planeación para la Conservación de la Costa de Veracruz. Pronatura Veracruz y The Nature Conservancy. Xalapa, Ver.

- Quintana, J & Molina. 1991. Resultados del programa de investigaciones en arrecifes Veracruzanos del Laboratorio de sistemas bentónicos litorales. *Hidrobiológica* 1(1): 73-86
- Ramírez-González, A. 2005. *Ecología aplicada. Diseño y análisis estadístico.* Universidad de Bogotá. Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, D.C.325p
- Reed, J. K. 1985. Deepest distribution of Atlantic hermatypic corals discovered in the Bahamas. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Symposium* 6:249–254.
- Reyes-Bonilla, H. & E. Jordán - Dahlgren E. 2013. Southwestern Gulf of México Reefs. Connectivity, Biogeographical Relationships and Management Implications. Chap. 16. In: Day, J. & A. Yáñez-Arancibia (eds.). *The Gulf of Mexico: Ecosystem Based Management. Vol. 4. The Gulf of Mexico, Its Origin, Waters, Biota y Human Impacts. (Series).* Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A y M University- Corpus Christi, Texas AyM University Press. 460 p.
- Riegl, B., & G.M. Branch. 1995. Effects of sediment on the energy budgets of four scleractinian (Bourne 1900) and five alcyonaceans (Lamouroux 1816) corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 186, 259–275.
- Rigby, J. K., & W. G. McIntire. 1966. The Isla de Lobos and associated reefs, Veracruz, Mexico. *Brigham Young University Geology Studies* 13:3-46.
- Rogers, C .1990, Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series*62 (4):185-202
- Rogers, C.S., Garrison, G., Grober, R., Hillis, Z-M. & Franke, M.A. 2001. *Manual para el monitoreo de arrecifes de coral en el Caribe y el Atlántico Occidental.* US National Park Service. 96 pp.
- Rowan R, N. Knowlton, A. Baker, J. Jara.1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature* 388:265–269
- Sanders, D., & R.C. Baron-Szabo. 2005. Scleractinian assemblages under sediment input: their characteristics and relation to the nutrient input concept. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 216, 139–181

- Sheppard, C. 2007. Coralpedia v 1.0: A guide to Caribbean corals, octocorals and sponges.
- Simberloff, D., & T. Dayan. 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22:115-143.
- Smith, S.V. & R.W. Buddemeier. 1992. Global change and coral reef ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:89-118.
- Somerfield, P.J., K.R. Clarke, R.M. Warwick & N.K. Dulvy. 2008. Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. – *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1462–1468.
- Spalding, M. D., C. Ravilios, and E. P. Green. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. Berkeley: University of California Press.
- Spalding, M., & Bunting, G. 2004. *A guide to the coral reefs of the Caribbean*. Univ of California Press.
- Soberón, J. & J. Llorente 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Somerfield, PJ, W.C Jaap, K.R. Clarke. 2008. Changes in coral reef communities among the Florida Keys, 1996-2003. *Coral Reefs* 27, 951-965
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0.
- Todd, P. A. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews* 83:315–337.
- Toller, W. W., Rowan, R., & Knowlton, N. 2001. Zooxanthellae of the *Montastraea annularis* species complex: patterns of distribution of four taxa of Symbiodinium on different reefs and across depths. *The Biological Bulletin*, 201(3), 348-359.
- Tomascik, L. & F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef - building corals. III. Reproduction of the reef building coral *Porites porites*. *Marine Biology* 94: 77 - 94.
- Torres, J. L., & J. Morelock. 2002. Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *Caribbean Journal of Science*, 38(3–4), 222 – 229.

- Tunnell, J. W. Jr. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. In Proceedings of the sixth International Coral Reef Symposium. 3:303-308
- Universidad Veracruzana. 2003. Área de protección de flora y fauna silvestre "Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan." Documento técnico justificativo para la creación de un área natural protegida en el sistema arrecifal Lobos-Tuxpan. Tuxpan, Veracruz, México.
- Verón, J.E.N. 2000. Corals of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia. Tomo I. 463p.
- Warwick, R.M. & K.R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Marine Ecology Progress Series 129: 301 -305.
- _____ & _____. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. Journal of Applied Ecology, 35: 532–543.
- _____ & _____. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. Oceanography and Marine Biology, Annual Review, 39: 207–231.
- Weil E. & N. Knowlton. 1994. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis & Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis & Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). Bulletin of Marine Science 55: 151-175.
- Wilkinson, C. 2004. Status of coral reefs of the world: 2004. Global coral reef Monitoring Network. Australian Institute of Marine Science. 316p
- Wilkinson, C. 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Center. Australian Institute of Marine Science. 296p
- Wittenberg, M. & W. Hunte. 1991. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. Marine Biology 112:131-138.
- Wyman, K. D., Z. Dubinsky, J. W. Porter, & P. G. Falkowski. 1987. Light absorption and utilization among hermatypic corals: a study in Jamaica, West Indies. Marine Biology 96:283–292.

ANEXO I. Listado Taxonómico de especies de corales del arrecife Lobos. Se consultaron claves de identificación de Human y Deloach (2002), Verón (2000) y actualizaciones del Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA).

Phylum Cnidaria

Clase Hydrozoa

Orden Milleporina

Familia Milleporidae (Fleming, 1828)

Millepora alcicornis (Linnaeus, 1758)

Clase Anthozoa

Orden Scleractinia

Familia Agariciidae (Gray, 1847)

Undaria agaricites (Linnaeus, 1758)

Agaricia fragilis(Dana, 1846)

Familia Astrocoeniidae

Stephanocoenia intercepta (Lamarck, 1816)

Familia Faviidae (Gregory, 1900)

Colpophyllia natans (Houttuyn, 1772)

Pseudodiploria clivosa (Ellis y Solander, 1786)

Pseudodiploria strigosa (Dana, 1846)

Orbicella annularis(Ellis y Solander, 1786)

Orbicella faveolata(Ellis y Solander, 1786)

Orbicella franksi (Gregory, 1895)

Montastraea cavernosa(Linnaeus, 1767)

Familia Mussidae (Ortmann, 1890)

Mycetophyllia ferox (Wells, 1973)

Mycetophyllia lamarckiana (Milne-Edwards y Haime, 1848)

Scolymia cubensis (Milne-Edwards y Haime, 1849)

Familia Pocilloporidae (Gray, 1842)

Madracis decactis(Lyman, 1859)

Familia Poritidae (Gray, 1842)

Porites astreoides (Lamarck, 1816)

Porites colonensis(Zlatarski 1990)

Porites furcata(Lamarck, 1816)

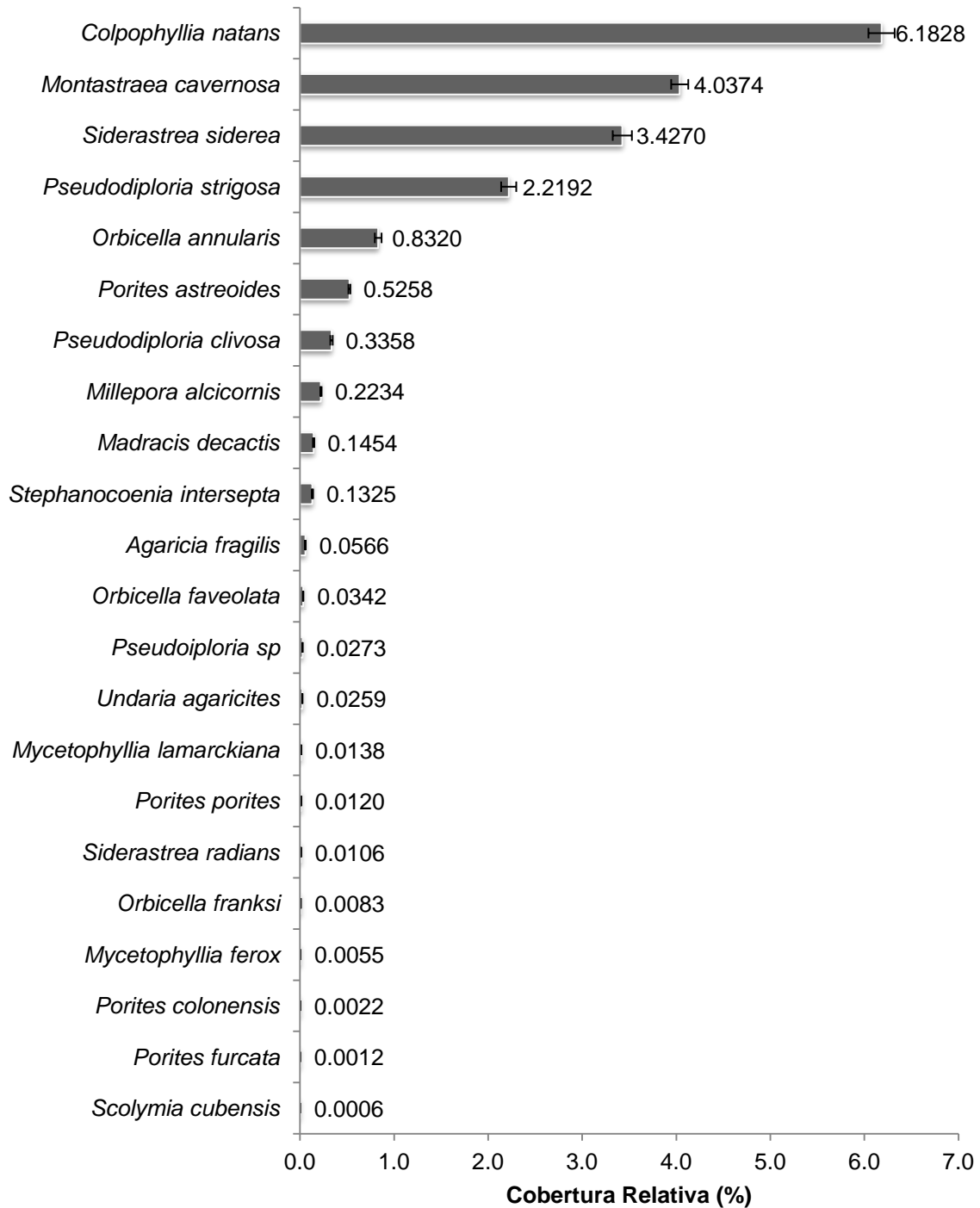
Porites porites(Pallas, 1866)

Familia Siderastreidae (Vaughan y Wells, 1943)

Siderastrea siderea (Ellis y Solander, 1786)

Siderastrea radians (Pallas, 1766)

ANEXO II Abundancia total coralina



ANEXO III

Transecto	S	Delta+	Sig %	Lambda+	Sig %	
BNPT1		4	63.89	25.2	408.95	17
BNPT2		10	50	87.3	370.37	8.4
BNPT3		4	41.67	23.6	69.44	100
BNPT4		6	45.56	50	91.36	91.5
BNST1		8	42.26	8.6	128.61	86.5
BNST2		9	52.31	76.7	341.86	16.2
BNST3		3	44.44	84.7	61.73	100
BNST4		3	50	100	0	96.1
BSPT1		4	47.22	100	38.58	100
BSPT2		6	57.78	38.2	365.43	26.6
BSPT3		3	50	100	0	95.5
BSPT4		6	45.56	51.7	91.36	91.5
BSST1		10	49.26	86.9	394.51	2.4
BSST2		7	53.97	56.9	420.76	12.8
BSST3		5	45	62.9	113.89	80.5
BSST4		6	57.78	39.6	365.43	29.8
SCPT1		11	54.24	7.8	224.43	93.1
SCPT2		10	55.19	2.6	220.03	91.9
SCPT3		11	54.85	1	208.82	99.3
SCPT4		9	56.48	2.6	220.34	85.5
SCST1		14	44.32	6.6	105.13	56.7
SCST2		15	50.16	93.5	256.59	28.4
SCST3		5	48.33	81.9	25	51.7
SCST4		12	47.47	91.9	52.55	3.6
SNPT1		8	50.6	69.7	465.92	1.8
SNPT2		9	51.39	82.5	376.16	8
SNPT3		8	43.45	21.8	86.1	66.3
SNPT4		9	53.24	66.5	336.72	24.8
SNST1		8	51.79	69.9	403.56	9.2
SNST2		6	56.67	44.4	437.04	15
SNST3		8	52.98	68.9	417.73	7.4
SNST4		4	66.67	20.8	277.78	40.8
SSPT1		10	43.7	14.8	114.68	91.1
SSPT2		10	51.85	74.7	323.73	26
SSPT3		8	52.98	67.5	397.89	8.6
SSPT4		9	54.63	36	271.78	67.7
SSST1		10	40.74	0.6	117.97	92.9
SSST2		10	47.41	94.5	419.2	0.8
SSST3		10	45.19	37.2	81.76	52.1
SSST4		11	50	97.1	343.43	7.8

