

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

CICESE@ 2022. Todos los derechos reservados

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Abundancia y riqueza de especies de la familia Dictyotaceae
(Phaeophyta) en dos arrecifes de la costa norte de Quintana
Roo**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias

Presenta:

Andrea Michelle Ramírez Castillo

Ensenada, Baja California, México
2022

Tesis defendida por
Andrea Michelle Ramírez Castillo

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Ernesto García Mendoza
Codirector de tesis

Dr. Antonio Almazán Becerril
Codirector de tesis

Dra. María Asunción Lago Lestón

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marinas

Dr. Pedro Negrete Regagnon
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Andrea Michelle Ramírez Castillo** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina

Abundancia y riqueza de especies de la familia Dictyotaceae (Phaeophyta) en dos arrecifes de la costa norte de Quintana Roo

Resumen aprobado por:

Dr. Ernesto García Mendoza

Codirector de tesis

Dr. Antonio Almazán Becerril

Codirector de tesis

Los arrecifes coralinos se encuentran entre los ecosistemas marinos más diversos a nivel mundial que han sido impactados por procesos locales y globales desde finales de los años setenta. En consecuencia, se ha producido un cambio de fase hacia el dominio de macroalgas carnosas. En el Caribe Mexicano dominan especies de la familia Dictyotaceae, pero la identificación taxonómica de ellas no es clara, por lo que existe un desconocimiento de sus relaciones ecológicas. En este trabajo se identificó las especies de este grupo taxonómico, se estimaron sus abundancias en términos de cobertura y biomasa en dos arrecifes coralinos de la costa norte de Quintana Roo durante la temporada de secas y lluvias. Así mismo, se caracterizó la estructura de la comunidad bentónica y la condición ambiental de ambos arrecifes. En cada arrecife se colocaron aleatoriamente 50 cuadrantes de 0.0484 m². Se tomaron fotografías, se recolectaron muestras de los taxones reconocidos de la familia Dictyotaceae para evaluar la biomasa y para su identificación taxonómica. La identificación se realizó mediante características morfológicas, morfométricas y con los marcadores moleculares *psbA* y *rbcl*. Las coberturas se estimaron mediante el programa *ImageJ* y las biomásas se obtuvieron en peso húmedo y seco. Se registró una dominancia de macroalgas carnosas en ambos arrecifes durante las dos temporadas climáticas. Se identificaron las especies *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota pinnatifida*, *Dictyota c.f. ciliolata*, *Dictyopteris c.f. plagiogramma* y *Dictyopteris c.f. justii*. La especie más dominante en ambos arrecifes y en las dos temporadas climáticas fue *C. cervicornis*, ya que representó alrededor del 90 % de la cobertura total y hasta 1330 gr/m² en peso húmedo dentro de la familia Dictyotaceae. La abundancia de esta macroalga representa una condición ambiental degradada en ambos arrecifes estudiados, por lo que es necesario continuar trabajando con su ecología y en la caracterización de su impacto en estos ecosistemas.

Palabras clave: *Canistrocarpus cervicornis*, familia Dictyotaceae, arrecifes de la costa norte de Quintana Roo, comunidad bentónica

Abstract of the thesis presented by **Andrea Michelle Ramírez Castillo** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Abundance and species richness of the Dictyotaceae family (Phaeophyta) in two reefs of the northern coast of Quintana Roo.

Abstract approved by:

Dr. Ernesto García Mendoza
Codirector de tesis

Dr. Antonio Almazán Becerril
Codirector de tesis

Coral reefs are among the most diverse marine ecosystems worldwide that have been impacted by local and global processes since the late 1970s. Consequently, there has been a phase shift towards the dominance of fleshy macroalgae. In the Mexican Caribbean, species of the Dictyotaceae family dominate, but their taxonomic identification is not clear, so there is a lack of knowledge of their ecological relationships. In this work we identified the species of this taxonomic group, estimated their abundances in terms of cover and biomass in two coral reefs of the northern coast of Quintana Roo during the dry and wet seasons. Likewise, the benthic community structure and environmental condition of both reefs were characterized. Fifty 0.0484 m² quadrats were randomly placed on each reef. Photographs were taken and samples of the recognized taxa of the Dictyotaceae family were collected for biomass assessment and taxonomic identification. Identification was made by morphological and morphometric characteristics and with the molecular markers *psbA* and *rbcl*. Coverages were estimated using ImageJ software and biomasses were obtained in wet and dry weight. A dominance of fleshy macroalgae was recorded on both reefs during the two climatic seasons. The species identified were *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota pinnatifida*, *Dictyota* c.f. *ciliolata*, *Dictyopteris* c.f. *plagiogramma* and *Dictyopteris* c.f. *justii*. The most dominant species on both reefs and in both climatic seasons was *C. cervicornis* as it accounted for about 90 % of the total cover and up to 1330 gr/m² in wet weight within the Dictyotaceae family. The abundance of this macroalgae represents a degraded environmental condition in both reefs studied, therefore it is necessary to continue working with its ecology and impact on these ecosystems.

Keywords: *Canistrocarpus cervicornis*, Dictyotaceae family, reefs of the northern coast of Quintana Roo, benthic community

Dedicatoria

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el soporte económico que durante dos años agilizó el desarrollo de mi tesis y facilitó mis estancias en Ensenada, Baja California y en Cancún, Quintana Roo.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por brindarme las herramientas y los conocimientos necesarios para formarme como una estudiante profesional, con ética y con sentido humano.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) por permitirme aprender, realizar y disfrutar en sus instalaciones la parte más importante de mi trabajo de tesis.

Le doy las gracias a mi director el Dr. Antonio Almazán por ayudarme a optimizar mis tiempos, su compromiso y sobretodo por enseñarme que la ciencia es para gozarla

Agradezco también a mi director el Dr. Ernesto García por darme la oportunidad de formar parte de su equipo.

Al Dr. Rafael Cabral por sus oportunos comentarios que fortalecieron y brindaron nuevas perspectivas a mi trabajo. Igualmente valoro la comprensión que como coordinador del posgrado y como profesor nos ofrece a los estudiantes.

Me gustaría agradecer a la Dra. Asunción Lagos por formar parte de mi comité y abrirme las puertas de su laboratorio y equipos para que pudiera cumplir la parte crucial de los objetivos del trabajo.

Le extiendo las gracias a los técnicos de laboratorio que estuvieron asistiéndome en todo momento con el procesamiento de las muestras del trabajo. A la M. en C. Yamne Ortega y al Dr. Rigel Castañeda del CICESE por enseñarme y guiarme en los trabajos experimentales dentro del laboratorio. Al M. en C. Benjamín Delgado y al M. en C. Jorge Peniche del CICY por su apoyo en la recolección de las muestras, la logística y el trabajo en campo.

De la misma manera me siento agradecida con las chicas tan lindas de Biología Algal por asesorarme y suavizar con risas el posgrado. Melisa, Ángeles, Gabriela y Yessica.

Y finalmente, me gustaría agradecer a todas las personas que con mucho amor dedican su tiempo para cuidar y proteger los océanos. La determinación de sus acciones me han inspirado mucho a lo largo de mi carrera académica.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	4
1.1.1 Arrecifes coralinos de la costa de Quintana Roo	4
1.1.2 Familia Dictyotaceae en arrecifes coralinos de la costa de Quintana Roo	6
1.2 Justificación	10
1.3 Hipótesis.....	10
1.4 Objetivos	10
1.4.1 Objetivo general	10
1.4.2 Objetivos específicos.....	11
Capítulo 2. Metodología.....	12
2.1 Localización de la zona de estudio	12
2.2 Recolección de muestras.....	13
2.3 Estructura de la comunidad bentónica	14
2.3.1 Análisis de cobertura de los grupos de organismos bentónicos.....	14
2.3.2 Análisis de correlación entre grupos de organismos bentónicos	14
2.3.3 Análisis de la condición ambiental del arrecife.....	14
2.4 Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae	15
2.4.1 Análisis morfológico y morfométrico	15

2.4.2	Análisis molecular.....	15
2.4.2.1	Extracción del ADN.....	16
2.4.2.2	Amplificación del ADN.....	16
2.4.2.3	Alineamiento de las secuencias	17
2.5	Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae	17
2.5.1	Análisis de cobertura.....	17
2.5.2	Análisis de biomasa	18
2.5.3	Análisis de correlación entre indicadores ecológicos	18
Capítulo 3.	Resultados	19
3.1	Estructura de la comunidad bentónica	19
3.1.1	Cobertura de los grupos de la comunidad bentónica	19
3.1.2	Correlaciones entre grupos de la comunidad bentónica	23
3.1.3	Condición ambiental de los arrecifes	24
3.2	Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae	25
3.2.1	Análisis morfológico y morfométrico	25
3.2.2	Análisis de secuencias	29
3.3	Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae	29
3.3.1	Análisis de cobertura.....	29
3.3.2	Análisis de biomasa	31
3.3.3	Correlaciones entre indicadores ecológicos	34
Capítulo 4.	Discusión.....	36
4.1	Estructura de la comunidad bentónica	36
4.2	Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae	39
4.3	Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae	41
4.4	Escenarios y trabajos futuros sobre <i>C. cervicornis</i> en el ecosistema arrecifal	45
Capítulo 5.	Conclusiones	46
	Literatura citada	47

Lista de figuras

Figura	Página
1. Descripción gráfica de la situación actual en los arrecifes del Caribe Mexicano. Un sistema arrecifal sano dominado por la mayor cobertura de corales (a), es sometido a presiones ambientales de naturaleza local por lo que pierde cobertura coralina, biodiversidad y servicios ecosistémicos (b). Como consecuencia del espacio libre en el arrecife, las macroalgas comienzan a establecerse en él y se produce un cambio de fase. Específicamente en los arrecifes del Caribe Mexicano, se incrementa la presencia de Dictyotaceae.....	1
2. Características de la familia Dictyotaceae. a) características anatómicas y morfológicas de <i>Dictyota</i> sp. y b) ciclo de vida mediante alternancia isomórfica de generaciones. Figura modificada de Bogaert et al. (2020).....	7
3. Zona de estudio ubicada en la costa norte de Quintana Roo, México.	12
4. Proceso de recolección de muestras: a) y b) posición y tamaño del cuadrante utilizado para medir la cobertura, c) recolección de los morfotipos en tubos falcon y d) recolecta de todo el tejido algal dentro del cuadrante.....	13
5. Ejemplo del proceso de limpieza de las muestras. a) tejido algal total recolectado de un cuadrante y b) separación de las algas por género correspondientes a la familia Dictyotaceae. Los especímenes de <i>Canistrocarpus</i> sp. se encontraron creciendo frecuentemente entre los talos de <i>Halimeda</i> sp. y otras especies de macroalgas.	18
6. Cobertura de los grupos de la comunidad bentónica en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas	21
7. Correlación de Spearman entre grupos de la comunidad bentónica. a) arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias, b) arrecife Jardines durante la temporada de lluvias, c) arrecife Ixlaché durante la temporada de secas y d) arrecife Jardines durante la temporada de secas.	23
8. Especímenes de <i>Canistrocarpus cervicornis</i> recolectados en el arrecife Ixlaché y Jardines durante dos temporadas climáticas. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo lisa y margen con pelos feofíceos y d) vista de la medula y corteza del talo.....	26
9. Espécimen de <i>Dictyota pinnatifida</i> recolectado en el arrecife Jardines durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo lisa y margen con proliferaciones y d) vista de la médula del talo	26
10. Espécimen de <i>Dictyota</i> c.f <i>ciliolata</i> recolectado en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo con proliferaciones y margen liso y d) vista de la médula del talo	27

11. Especímenes de *Dictyopteris* c.f *polypoidoide* recolectados en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. a) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda, c) nervio central o nervadura y d) vista de la médula del talo. 28
12. Espécimen de *Dictyopteris* c.f *membranacea* recolectado en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y sin célula apical plana, c) bandas oscuras en la superficie y d) vista de la médula del talo. 28
13. Cobertura de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas 30
14. Biomasa húmeda de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas 32
15. Biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas 33
16. Correlación de Spearman entre grupos de la comunidad bentónica. a) arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias, b) arrecife Jardines durante la temporada de lluvias, c) arrecife Ixlaché durante la temporada de secas y d) arrecife Jardines durante la temporada de secas. 35
17. Distribución de *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota pinnatifida* y *Dictyopteris* c.f *plagiogramma* en México. Información recuperada del Sistema de información del banco de genes del IPK Gatersleben (GBIS/I) 42

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Lista de los caracteres taxonómicos utilizados para la identificación morfológica y morfométrica de las especies recolectadas en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas	15
2. Oligonucleótidos utilizados para la amplificación y secuenciación de dos genes en especies Dictyotaceae.....	16
3. Condiciones utilizadas para la amplificación y secuenciación de dos genes en especies Dictyotaceae. Las letras abrevian desnaturalización inicial: DI, desnaturalización: DE, alineación: AL, elongación: EL y extensión final: EF	17
4. Diferencias estadísticas en la cobertura de los grupos bentónicos entre el arrecife Ixlaché y Jardines en la temporada de lluvias y secas.....	20
5. Diferencias estadísticas en la cobertura de los grupos bentónicos entre la temporada de lluvias y secas en el arrecife Ixlaché y Jardines	20
6. Coberturas de los grupos calcificadores y no calcificadores, y el valor del índice que indica el estado ambiental del arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas.....	24
7. Presencia de cinco especies de la familia Dictyoceae en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas. El color rojo indica las especies registradas en un cuadrante	25
8. Resultados del análisis de secuencias de las especies <i>C. cervicornis</i> y <i>D. pinnatifida</i>	29
9. Diferencias estadísticas de la cobertura entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae	31
10. Diferencias estadísticas de la biomasa húmeda entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae	31
11. Diferencias estadísticas de la biomasa seca entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae	33
12. Diferencias estadísticas entre la cobertura, biomasa húmeda y biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae durante la temporada de lluvias en el arrecife Ixlaché	34
13. Diferencias estadísticas entre la cobertura, biomasa húmeda y biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae durante la temporada de lluvias en el arrecife Jardines	34

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes de coral son ecosistemas que se construyen a partir de la capacidad de los corales para acumular carbonato de calcio y formar estructuras tridimensionales complejas mediante su crecimiento (Álvarez-Filip et al., 2009; 2011). En ellos se aloja una alta diversidad de organismos ya que ofrecen protección y espacio para que lleven a cabo sus funciones básicas como el asentamiento, el desove y la alimentación (Graham y Nash, 2013). El conjunto de interacciones entre especies y sus procesos ecológicos, generan un equilibrio de energía a través de la cadena trófica que mantiene con éxito la funcionalidad y la productividad del sistema, proporcionando a su vez múltiples bienes y servicios ecosistémicos (p. ej. actividades recreativas, turismo y protección a la línea de costa) (Graham y Nash, 2013). Pese a esto, actualmente los arrecifes coralinos a nivel mundial se encuentran amenazados debido al incremento en la frecuencia e intensidad de algunos factores globales (p. ej. calentamiento y acidificación de los océanos), pero sobretodo presiones locales como la sobrepesca y el aumento en descargas antropogénicas con exceso de nutrientes (Wilkinson, 2008; Birkeland, 2019; Souter et al., 2020). Ecológicamente, una de las consecuencias de la pérdida de cobertura coralina en los arrecifes, es que el espacio disponible para el asentamiento y colonización de los pólipos de corales, es ocupado por otros organismos oportunistas de crecimiento rápido, como las macroalgas. El reemplazo de corales por macroalgas (sobre todo carnosas) en el sistema arrecifal se conoce como cambio de fase (Figura 1) y ocasiona una reducción en la biodiversidad y en los servicios ecosistémicos que normalmente se encontrarían en un sistema arrecifal no impactado (Done, 1992; McCook, 1999; McManus y Polsenberg, 2004; Dudgeon et al., 2010).



Figura 1. Descripción gráfica de la situación actual en los arrecifes del Caribe Mexicano. Un sistema arrecifal sano dominado por la mayor cobertura de corales (a), es sometido a presiones ambientales de naturaleza local por lo que pierde cobertura coralina, biodiversidad y servicios ecosistémicos (b). Como consecuencia del espacio libre en el arrecife, las macroalgas comienzan a establecerse en él y se produce un cambio de fase (c). Específicamente en los arrecifes del Caribe Mexicano, se incrementa la presencia de Dictyotaceae

Específicamente se ha reportado un incremento de aproximadamente el 12 % en la cobertura de macroalgas carnosas de los arrecifes del Caribe Mexicano, principalmente de individuos de la familia Dictyotaceae (Delgado-Pech, 2016; Arredondo-Chávez et al., 2017; Contreras-Silva et al., 2020; McField et al., 2020). No obstante, hasta la fecha no existe una identificación taxonómica detallada de las especies debido a que presentan una plasticidad fenotípica significativa, que es la capacidad que tiene un genotipo para producir distintos fenotipos cuando se expone a diferentes condiciones ambientales (Yñiguez et al., 2015). Por ello, su identificación actualmente suele incorporar tanto análisis morfológicos como moleculares. Los análisis moleculares utilizan marcadores moleculares que son una secuencia del ADN ubicada dentro del genoma del organismo en cuestión y la posición de cada nucleótido se considera como un carácter único e independiente para cada individuo, por lo que su uso facilita la diferenciación entre especies que son morfológicamente similares (Patwardhan et al., 2014).

El resultado de este problema taxonómico origina una falta de conocimiento sobre cómo influye la ecología de cada especie involucrada en los cambios de fase en los arrecifes del Caribe Mexicano. Por lo tanto, en este trabajo se identificaron mediante una serie de características morfológicas, morfométricas y dos marcadores moleculares las especies de la familia Dictyotaceae en el arrecife Ixlaché y el arrecife Jardines durante la temporada de lluvias y secas.

Los arrecifes seleccionados se ubican dentro de la costa de Quintana Roo, también conocida como la región del Caribe Mexicano (CM). Esta región es una reserva de la biosfera en donde se protege y se preserva toda la diversidad de sus ecosistemas marinos y terrestres. Se presentan tres temporadas climáticas características en la región: una temporada fría (de noviembre a febrero) cuando se presentan frentes fríos del norte con vientos de hasta 90 km/h, una temporada de secas, de marzo a mayo y una temporada de lluvia que se presenta entre junio a octubre, cuando comúnmente se forman tormentas tropicales y huracanes. Las temperaturas máximas de la superficie del mar ocurren en agosto con un promedio de 29.1 °C y las temperaturas más bajas se presentan en febrero con un promedio de 23.5 °C. Geológicamente, los suelos de la zona tienen características kársticas (CONANP, 2018), por lo que se produce mucha filtración de agua por el suelo y no existen escorrentías superficiales. Oceanográficamente la circulación a lo largo del CM está dominada por la Corriente de Yucatán, que es una corriente estrecha de límite occidental, rápida y con dirección hacia el noreste. En la parte norte del CM se produce una intensificación en las velocidades de la corriente debido a la batimetría y se ha reportado la formación de remolinos de mesoescala (Cetina et al., 2006).

En el CM existe una franja arrecifal con arrecifes semicontinuos que se distribuyen paralelamente a la costa. La franja tiene una extensión aproximadamente de 400 km y es parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM). El perfil arrecifal se divide comúnmente en una laguna amplia que alberga manglares y pastos marinos, una parte posterior, una cresta arrecifal y una parte frontal (CONANP, 2018; Medina et al., 2021). Dentro de la diversidad biológica de los arrecifes del CM, destacan algunas especies de corales duros de los géneros *Diploria*, *Millepora*, *Agaricia* y *Siderastrea*; particularmente *Orbicella* spp., *Montastraea cavernosa* y *Acropora palmata* son especies que se consideran valiosas, ya que contribuyen sustancialmente en la complejidad estructural de los arrecifes (Rojo-Nieto y Álvarez-Filip, 2018; Carriquiry et al., 2013). También están presentes peces de las familias Scaridae y Acanthuridae, invertebrados de importancia comercial como la langosta *Panulirus argus* y el caracol *Lobatus gigas*; esponjas del género *Cliona*, macroalgas calcáreas de los géneros *Udotea* y *Halimeda*, macroalgas carnosas de los géneros *Dictyota* y *Lobophora*, y diferentes especies de tortugas y delfines, entre otros más (Ardisson et al., 2011; CONANP, 2018; Martínez-Rendis et al., 2019).

De acuerdo con la estructura geomorfológica de sus arrecifes, el CM se puede dividir en cinco regiones: la parte norte abarca de la Isla Contoy a Tulum; una parte insular en la isla de Cozumel que se ubica frente a la costa de la Península de Yucatán, la parte central que incluye parte de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, la segunda región insular la constituye el atolón Banco Chinchorro y por último, la región Sur que incorpora el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (Rojo-Nieto y Álvarez-Filip, 2018). Los sistemas arrecifales del CM están menos desarrollados y con menor grado de conservación en la zona norte (Rojo-Nieto y Álvarez-Filip, 2018; Guimaraes et al., 2021).

En la parte norte del CM se localizan los dos arrecifes que se estudiaron en este trabajo. Ambos arrecifes están categorizadas como Áreas Naturales Protegidas (ANP) con carácter de Parques Nacionales (CONANP, 1997; 2000) y presentan condiciones biológicas diferentes. Por un lado, Ixlaché, que se encuentra adyacente en la Isla Contoy (IC), fue la primer ANP establecida en la región y se ubica en la zona más septentrional del CM, donde se presenta además el límite del Mar Caribe y el Golfo de México (CONANP, 2015). El arrecife es de tipo bordeante y estaba conformado por especies de corales *Orbicella annularis*, *Acropora palmata*, *Siderastrea siderea* y *Porites astreoides* (CONANP, 2015). El arrecife tiene profundidades menores a 2 m y su estructura se presenta en pequeños parches, por lo que se considera un arrecife poco desarrollado. En la zona no existe desarrollo urbano, pero son comunes las actividades de pesca y el turismo. Por otro lado, Jardines que se encuentra frente al poblado de Puerto Morelos (PM), se distingue ser un arrecife que soportan un alto desarrollo urbano y turístico (CONANP, 2000). Cuenta con profundidades de 2 a 5 m, se caracteriza por tener una alta complejidad estructural y estaba

conformado por géneros de corales como *Acropora*, *Orbicella*, *Agaricia*, *Porites*, *Siderastrea*, *Pseudodiploria* y corales Gorgonáceos (Caballero-Aragón et al., 2020). Desde 1980 la mayoría de la cobertura coralina en estos sistemas arrecifales se perdió y actualmente comparten un estado de degradación de regular a mal (Rojo-Nieto y Álvarez-Filip, 2018).

De acuerdo con la literatura, la dinámica ambiental asociada a variaciones estacionales de temperatura, salinidad, cantidad de luz y algunas veces, eventos de surgencia (Brown, 1997), determinan las abundancias y la composición de especies de la familia Dictyotaceae en sistemas arrecifales (Díaz-Pulido et al., 2002; Beach et al., 2006; Renken et al., 2010; Ferrari et al., 2012). Por ello, se midieron además las variaciones en la abundancia en términos de cobertura y de biomasa húmeda y seca de las especies identificadas en ambos arrecifes y durante la temporada de lluvias y secas. Asimismo, se caracterizó la cobertura de cinco grupos de organismos fotosintéticos bentónicos para determinar la estructura de la comunidad bentónica. Estos valores posteriormente fueron utilizados para determinar el estado de salud de cada arrecife.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Arrecifes coralinos de la costa de Quintana Roo

Los arrecifes coralinos a nivel mundial se encuentran en declive y bajo amenaza debido a algunos procesos globales y locales (Wilkinson, 2008; Souter et al., 2020). A escala global, las principales amenazas que sufren los corales son el incremento de la temperatura y acidificación de los océanos, las cuales derivan del cambio climático. El resultado de temperaturas más altas en el agua de mar provoca estrés y blanqueamiento en los corales, además de volverlos más susceptibles a enfermedades. Con la disminución del pH marino, se reduce su capacidad de calcificar sus esqueletos de carbonato. Junto con esto, la frecuencia de huracanes y tormentas, la propagación de enfermedades y la presencia de patógenos también han sido amenazas que han provocado altas tasas de mortalidad en los corales o en otros organismos claves (Wilkinson, 2008; Birkeland, 2019).

En el CM a inicios de 1980, las especies de corales *Acropora cervicornis* y *A. palmata* sufrieron un colapso debido a la enfermedad de la banda blanca. Además, entre 1983 y 1984, debido a un patógeno, se perdieron muchas poblaciones del erizo *Diadema antillarum*, que es una especie de herbívoro clave en la

zona (Rojo-Nieto y Álvarez-Filip, 2018; Souter et al., 2020). En años posteriores se presentaron eventos de blanqueamiento masivo como el que ocurrió en 2005, y recientemente en 2018 surgió una nueva enfermedad llamada pérdida de tejido de coral pétreo, que también afecta gravemente la salud de los corales, provocando la mortalidad de más del 30 % de las colonias coralinas (Álvarez Filip et al., 2019).

En algunos trabajos se ha documentado que los corales pueden llegar a recuperarse tras este tipo de perturbaciones debido a su alta resiliencia (Bellwood et al., 2004; Gilmour et al., 2013; Elfáz-Ilosvay et al., 2020). Sin embargo, algunos factores locales como las actividades antropogénicas debilitan su capacidad de recuperación y acentúan su estado de degradación (Suchley y Álvarez-Filip, 2018). El CM es una de las regiones que, por su alta diversidad biológica, soporta una gran variedad de actividades socioeconómicamente importantes para millones de personas y, a nivel mundial, es una de las regiones más visitadas por turistas al año. Por tal motivo, el intensivo desarrollo urbano ha generado un incremento en descargas de aguas contaminadas que desembocan en la zona costera y provocan una disminución en la calidad de agua; junto con esto, se han intensificado las actividades recreativas, el turismo y la sobrepesca. La falta de un manejo adecuado de estas actividades, junto con los eventos de gran escala, están situando a los sistemas arrecifales de la región en un estado grave de vulnerabilidad (Suchley y Álvarez-Filip, 2018; Díaz-Osorio et al., 2021; Guimaraes et al., 2021).

La composición, la identidad y los rasgos funcionales de las especies son factores determinantes en la complejidad estructural y, por lo tanto, en la productividad y funcionalidad del sistema arrecifal (Graham y Nash, 2013; Álvarez-Filip et al., 2009, 2011). Las interacciones y procesos ecológicos que ocurren entre los organismos dentro del arrecife generan un equilibrio trófico que sostiene la alta productividad del sistema. Partiendo de esto, para evaluar el estado ecológico de un arrecife, se utilizan como indicadores ecológicos grupos de organismos funcionales, como por ejemplo las especies de corales constructores de arrecifes, peces herbívoros y depredadores (o comerciales), algunos invertebrados, algas coralinas costrosas, macroalgas carnosas y el tapete algal. Dependiendo de la cobertura o biomasa de cada grupo, se determina un índice cuantitativo que se traduce después en un estado cualitativo que define la salud del arrecife (Almada-Villela et al., 2003; AGRRRA, 2022; HRI, 2022). Generalmente en los arrecifes sanos se observa una alta cobertura de corales, altas biomásas de peces comerciales y herbívoros, una baja abundancia de macroalgas frondosas y un porcentaje moderado de tapete algal (HRI, 2022).

Para los arrecifes del SAM, la Iniciativa Arrecifes Saludables desde 2008 realiza análisis estandarizados de varios indicadores para medir la salud de los arrecifes utilizando un Índice de Salud Arrecifal (ISA). El ISA

tiene una escala de ponderación de cinco puntos, donde 1 representa una salud crítica y 5 una salud muy buena (HRI, 2022).

A finales de los años 90s, en el CM, la cobertura de corales se encontraba alrededor del 30 % y la cobertura de macroalgas era aproximadamente de 17 %, Actualmente, la cobertura de coral es de 12 % y de macroalgas carnosas es de 24 % (McField et al., 2020). En los arrecifes de la región norte se han registrado coberturas de coral promedio de 14 % y 19 % de macroalgas (McField et al., 2020). De acuerdo con el último ISA los arrecifes de CM se encuentran en un estado de salud regular (2.3), principalmente por el aumento de las macroalgas carnosas (Caballero-Aragón et al., 2020; McField et al., 2020).

La disminución de la cobertura coralina y el aumento de macroalgas carnosas es una tendencia general que se ha observado desde 1990 en los arrecifes coralinos de la región (Contreras-Silva et al., 2020; McField et al., 2020; Souter et al., 2020). La presencia de perturbaciones que provocan altas tasas de mortalidad en los corales deja mayor disponibilidad de sustrato libre en donde las macroalgas carnosas aprovechan para asentarse (Done, 1992; Dudgeon et al., 2010; McCook, 1999; McManus y Polsenberg, 2004). Las macroalgas carnosas son componentes esenciales en los arrecifes coralinos ya que se encargan de la absorción, retención y reciclado de nutrientes (Fong y Paul, 2011). Sin embargo, son organismos oportunistas de crecimiento rápido y su respuesta frente a condiciones ambientales favorables es inmediata y se refleja en sus altas abundancias (D'Archino y Piazzini, 2021). La dominancia de macroalgas en un arrecife coralino representa un cambio de fase. Los arrecifes que experimentan este fenómeno por lo general reflejan una disminución en la complejidad estructural del ecosistema. La reducción de esta complejidad afecta todos los servicios ecosistémicos y la biodiversidad que normalmente brindan los arrecifes no perturbados, lo que conlleva a pérdidas ecológicas y socioeconómicas (Graham y Nash, 2013; Bruno et al., 2014).

1.1.2 Familia Dictyotaceae en arrecifes coralinos de la costa de Quintana Roo

Dictyotaceae es una familia del grupo de las macroalgas del orden Dictyotales y se encuentra dentro de la clase Phaeophyceae (Bogaert et al., 2020). Comprende más de diez géneros, algunos de ellos son *Dictyota*, *Canistrocarpus*, *Dictyopteris*, *Lobophora*, *Sargassum*, *Rugulopteryx*, entre otros (Guiry y Guiry, 2021).

Morfológicamente, las macroalgas Dictyoceae son muy similares. En general tienen un tejido formado por un parénquima compuesto por una capa cortical y una medular (Figura 2a), en donde está bien

diferenciado el meristemo apical (Bogaert et al., 2020). En esta parte del meristemo (que puede tener una forma truncada, redondeada o aguda) su célula apical, en forma de lente, crece y se divide longitudinalmente. Esta división da lugar a otras dos células apicales y en consecuencia a una ramificación dicotómica del talo. Las ramificaciones pueden tener formas iguales (isotómicas) o desiguales (anisotómicas). Los patrones de ramificación, característicos del género *Canistrocarpus*, se pueden presentar como ramas curvadas hacia atrás, falcadas (sirven como estructuras de fijación adicionales) o cervicornios (con ejes retorcidos en espiral) (Figura 2a). Asimismo, algunas células corticales de los individuos pueden desarrollar pequeños dientes al momento de diferenciarse en células meristemáticas de la corteza de sus márgenes o pueden desarrollar ramas adventicias desde el centro de su corteza. La fijación del talo del alga se presenta con un único o varios puntos de fijación, dando lugar a crecimientos con talos erectos, postrados, rastreros o heterótricos. Se adhieren al sustrato mediante rizoides hialinos que cuentan en la parte terminal con discos de fijación. Entre otras de sus características, se encuentra la variación de sus colores como el color marrón-verdoso y algunas especies muestran iridiscencia de color amarillento o azul-verde intenso que se pierde al sacar a los especímenes del agua. También se ha identificado la aparición de mechones de pelo de entre 20-50 μm de diámetro en algunos individuos (Bogaert et al., 2020).

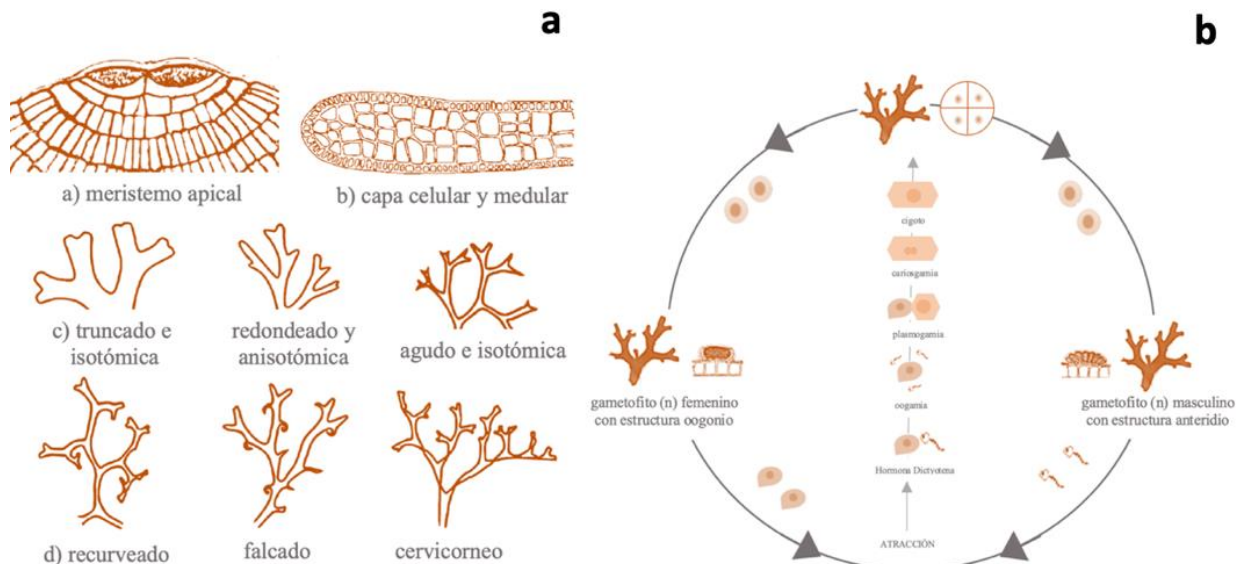


Figura 2. Características de la familia Dictyotaceae. a) características anatómicas y morfológicas de *Dictyota* sp. y b) ciclo de vida mediante alternancia isomórfica de generaciones. Figura modificada de Bogaert et al. (2020)

El ciclo de vida de la familia presenta una reproducción mediante la alternancia isomórfica de generaciones y por fragmentación vegetativa. En la primera se producen dos tipos de generaciones, una con gametos (sexual) y otra con esporas (asexual) que son morfológicamente iguales y se diferencian solamente por sus estructuras reproductivas (Figura 2b). El segundo tipo de reproducción sucede cuando un fragmento del

talo se rompe por condiciones ambientales o herbívora y al asentarse en un sustrato libre, es capaz de desarrollar nuevas ramificaciones como otro nuevo individuo (clones). Esta cualidad, junto con la expresión de una serie de compuestos orgánicos como los diterpenos, le confiere al género una gran ventaja ecológica sobre otros organismos (Bogaert et al., 2020). Se considera que la estructura de los esporangios es una característica distintiva entre especies (De Clerk et al., 2006). En *Dictyota* spp. los esporangios pueden estar rodeados de un mechón de pelos central, sin un involucro desarrollado de células estériles, contrario a especies de *Canistrocarpus* sp. o *Rugulopteryx* sp. (De Clerk et al., 2006).

La identificación de las especies de la familia se realiza mediante las estructuras reproductivas y algunas características morfológicas mencionadas anteriormente, pero debido a la alta plasticidad fenotípica que presentan las especies, recientemente se utilizan, además, análisis con marcadores moleculares. Este análisis es más robusto y ofrece resultados más precisos. Los genes ampliamente utilizados y de los cuales se ha obtenido más información dentro de especies de la familia Dictyotaceae son el *psbA*, *rbcL* y *cox1* (De Clerk et al., 2006; Secq et al., 2006; Tronholm et al., 2010; Tronholm et al., 2013; Lozano Orozco, 2016; Bringloe et al., 2020). El gen *psbA* se encuentran en el genoma cloroplástico y codifica la proteína D1 dentro del fotosistema II y forma parte de cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis. El gen *rbcL* también se encuentran en el genoma cloroplástico y codifica la subunidad grande de la Rubisco que se encarga de la fijación del dióxido de carbono. El *cox1* está presente en el genoma mitocondrial y es un componente de la citocromo c oxidasa que impulsa la fosforilación oxidativa (Patwardhan et al., 2014).

En cuanto a cuestiones ecológicas, se conoce que las especies de la familia, como muchas otros organismos fotosintéticos, requieren de una adecuada disponibilidad de luz o temperatura para que puedan mantener un crecimiento favorable (Graham y Nash, 2013). Los arrecifes coralinos debido a su complejidad de formas, ofrecen un entorno heterogéneo en donde los organismos tienen un mayor espectro de estos recursos naturales, y aunque en arrecifes sanos la abundancia de las macroalgas carnosas está presente, suele estar limitada por la depredación por parte de los herbívoros y la competencia con los corales por el espacio. (McCook et al., 2001; Vieira et al., 2016). No obstante, debido a las amenazas que sufren actualmente los ecosistemas arrecifales en el CM, los corales se han vuelto competidores débiles y algunas especies de macroalgas miembros de los géneros *Lobophora*, *Dictyota* y *Styopodium* han aprovechado el espacio disponible para asentarse e incrementar su abundancia (Theophilus et al., 2020). Se ha estimado que *Dictyota* es el género de la familia Dictyotaceae más común y dominante (coberturas hasta el 70 %) dentro de los arrecifes del Caribe (González et al., 1999; Beach, 2000; Lirman y Biber, 2000; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002; Beach et al., 2003; 2006; Renken et al., 2010; Suchley et al., 2016; Cox et al., 2017;

Alfonso et al., 2022), pero la mayoría de estos trabajos no reportan las especies involucradas debido a la dificultad que conlleva la identificación de las Dictyotaceae.

Se documenta que una vez establecidas, las algas ejercen estrategias que les confiere ventajas ecológicas frente a otros organismos. Algunas de éstas reducen la recuperación del coral mediante la abrasión constante (Titlyanov et al., 2006; Box y Mumby, 2007), efectos alelopáticos (Beach et al., 2003; Ortiz Ramírez et al., 2013), acciones de sombreado o crecimiento excesivo que viene acompañado del incremento de la comunidad bacteriana patógena (Brandt et al., 2012; Olsen et al., 2015), y en alguna situación su capacidad por reproducirse mediante fragmentación vegetativa adquiere mucha relevancia (Herren et al., 2006). Por ejemplo, en el atolón de Grover en Belice, la cobertura de *Dictyota pulchella* aumentó en un ambiente expuesto y muy dinámico debido su capacidad de fragmentación (Renken et al., 2010). El oleaje fuerte, las tormentas y los huracanes son eventos que rompen fácilmente el tejido algal, por lo que pueden estar promoviendo su crecimiento y expansión rápidamente (Yñiguez et al., 2015). Existen otros trabajos donde se demuestra que los peces u otros organismos herbívoros, aunque controlan el crecimiento excesivo del género, también promueven este tipo de reproducción al momento de alimentarse de ella y dejar sus restos a la deriva o mordisquearla accidentalmente (Herren et al., 2006; Ferrari et al., 2021).

Los factores ambientales como, la luz, el sustrato, los nutrientes, la herbívora y los cambios estacionales de temperatura también son otras variables que generalmente influyen en la abundancia y riqueza de la familia Dictyotaceae en los arrecifes coralinos (Bogaert et al., 2020). Durante la temporada de lluvias las temperaturas del agua de mar se elevan varios grados centígrados y existe más horas de luz durante el día. En los arrecifes con poca profundidad, esta condición produce mayor penetración de luz, temperaturas cálidas y por lo general la actividad fotosintética de las especies se ven favorecida, por lo que su abundancia incrementa (Bogaert et al., 2020). En el Caribe y en el SAM se ha reportado que la abundancia y la riqueza del género *Dictyota* es más alta durante las temporadas cálidas y cuando existe un exceso de nutrientes en la columna de agua (Collado-Vides et al., 1998; Díaz-Martín y Espinoza-Ávalos, 2000; Quan Young et al., 2004, 2006; Mendoza-González et al., 2007; Piñón-Gimate et al., 2008; Mateo-Cid et al., 2019; Theophilus et al., 2020). Un ejemplo de ello fue en los Cayos de Florida en Estados Unidos, donde se comprobó que durante los meses de verano aumenta la cobertura del género *Dictyota* y que las especies *Dictyota menstrualis* y *D. pulchella* tuvieron mejor eficiencia fotosintética en sitios con profundidades <10 m (Beach et al., 2006). En el atolón de Grover en Belice, la abundancia de *D. Pulchella* aumenta en verano asociado a temperaturas cálidas y mayor irradiancia, mientras que en invierno se registró una disminución significativa de esta especie (Ferrari et al., 2012). Por el contrario, en la costa

caribeña de Colombia la especie *Dictyota bartayreiana* prefiere aguas más frías y eventos de surgencias, pues su abundancia se ven favorecidas en estas condiciones (Díaz Pulido y Garzón Ferreira, 2002). Por lo tanto, la variabilidad ambiental influye en el desarrollo de diferentes especies de la familia Dictyotaceae.

1.2 Justificación

Los ecosistemas arrecifales del Caribe Mexicano han sufrido un cambio de fase caracterizado por una dominancia de macroalgas carnosas debido al aumento de las actividades antropogénicas. Esta situación provoca pérdidas socioeconómicas y de biodiversidad de la zona. Identificar las especies de la familia Dictyotaceae y estimar sus abundancias en dos diferentes arrecifes del Caribe Mexicano, son objetivos claves que contribuirán a su entendimiento ecológico y en la caracterización de su impacto en estos ecosistemas.

1.3 Hipótesis

Existen diferencias en la abundancia y riqueza de especies de la familia Dictyotaceae entre sistemas arrecifales y entre temporadas climáticas, presentándose una alta abundancia y riqueza de especies en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar la abundancia y riqueza de especies de la familia Dictyotaceae en dos sistemas arrecifales de la costa norte de Quintana Roo durante dos temporadas climáticas

1.4.2 Objetivos específicos

- Determinar la estructura de la comunidad bentónica en términos de cobertura y el estado ambiental del sistema arrecifal de Isla Contoy y Puerto Morelos durante la temporada de lluvias y secas
- Identificar mediante marcadores moleculares las especies de la familia Dictyotaceae presentes en el sistema arrecifal de Isla Contoy y Puerto Morelos durante la temporada de lluvias y secas
- Caracterizar la cobertura y la biomasa de las especies de la familia Dictyotaceae presentes en los sistemas arrecifales de Isla Contoy y Puerto Morelos durante la temporada de lluvias y secas

Capítulo 2. Metodología

2.1 Localización de la zona de estudio

Sitio arrecifal 1: arrecife Ixlaché en la Isla Contoy

Se encuentra ubicado geográficamente en los $21^{\circ}45'N$ y $86^{\circ}78'W$. El arrecife de Ixlaché se encuentra 1 km al sur de la isla y tiene una extensión de 800 m de largo y 60 m de ancho con una profundidad de entre 0.5 a 3 m (Figura 3).

Sitio arrecifal 2: arrecife Jardines en Puerto Morelos

Las coordenadas geográficas de la zona de estudio son $20^{\circ}81'N$ y $86^{\circ}86'W$. El arrecife tiene una profundidad de entre 2 y 5 m (Figura 3).



Figura 3. Zona de estudio ubicada en la costa norte de Quintana Roo, México.

2.2 Recolección de muestras

Se realizó un muestro por sistema arrecifal para la temporada de secas y de lluvias. El muestreo de la temporada de lluvias fue en los días 8 y 22 de octubre del 2021. El muestreo de la temporada de secas se realizó los días 14 y 17 de junio del 2022. La recolección de las muestras en ambos sistemas arrecifales se realizó mediante buceo autónomo y libre. El método consistió en posicionar sobre la cresta arrecifal aleatoriamente 50 cuadrantes de 22 x 22 cm (0.0484 m^2) sobre una línea guía (Figura 4a). Se tomaron fotografías de cada cuadrante con una cámara marca Canon G67X procurando tener un enfoque adecuado del lente, para poder estimar en el laboratorio las coberturas en un programa de procesamiento de imágenes digitales (Figura 4b). Seguido de esto, para la identificación taxonómica de las especies de la familia, se recolectaron en tubos falcon de 50 ml alrededor de 10 individuos enteros preferentemente con un tamaño aproximado de 5 cm. Estas muestras se tomaron en duplicado para los análisis morfológicos y moleculares, y se tomaron fuera del cuadrante para no alterar los resultados de la abundancia (Figura 4c). Finalmente, para obtener la abundancia en términos de biomasa de cada especie identificada, se tomó y se guardó en bolsas herméticas todo el tejido algal que se encontró en todo el cuadrante (Figura 4d). El material recolectado se conservó a baja temperatura hasta transportarlo al laboratorio, en donde se realizaron los procedimientos y los análisis correspondientes.

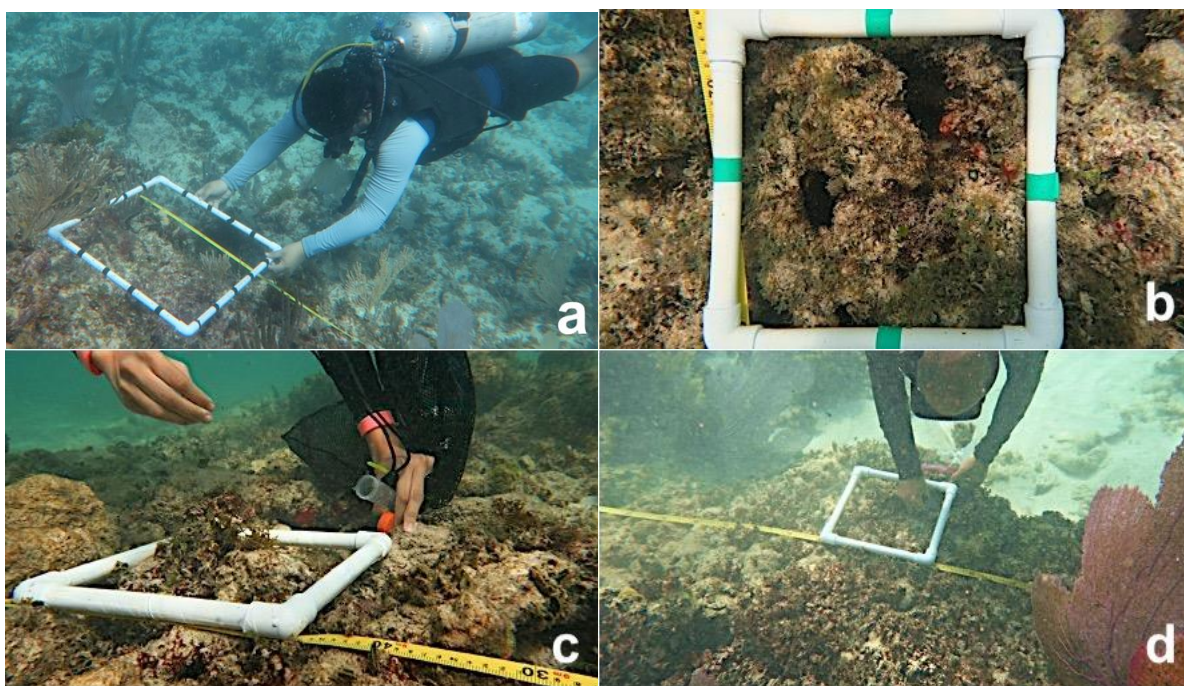


Figura 4. Proceso de recolección de muestras: a) y b) posición y tamaño del cuadrante utilizado para medir la cobertura, c) recolección de los morfotipos en tubos falcon y d) recolecta de todo el tejido algal dentro del cuadrante

2.3 Estructura de la comunidad bentónica

2.3.1 Análisis de cobertura de los grupos de organismos bentónicos

Se descargaron y se procesaron las fotografías de los cuadrantes mediante el programa *ImageJ*. Primero se calibraron las imágenes traduciendo la distancia de cada cuadrante a píxeles y se colocaron aleatoriamente 100 puntos para obtener la abundancia relativa de cada grupo funcional. Se determinó la media, el error de la media y los valores máximos y mínimos de la cobertura del grupo de algas carnosas, algas calcáreas (articuladas), algas coralinas (costrosas), tapete algal, coral duro, coral blando y sedimento. Se graficaron las coberturas promedio por sitio arrecifal y por temporada estacional mediante el programa *SigmaPlot*. Asimismo, los datos se sometieron a un análisis de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk's y de homogeneidad de varianzas con la prueba Cochran, Hartley y Bartlett al 95 % de confianza. Finalmente, dependiente de la distribución del conjunto de datos, se evaluaron las diferencias estadísticas entre sitios y temporadas de cada grupo utilizando la prueba paramétrica t-sudent o la no paramétrica Mann-Whitney.

2.3.2 Análisis de correlación entre grupos de organismos bentónicos

Se obtuvieron las correlaciones entre los grupos funcionales de la comunidad bentónica con el coeficiente de correlación de Spearman. El análisis se llevó a cabo en el programa *RStudio* utilizando la paquetería *corrplot* versión 0.92 (Wei y Simko, 2021). Se consideraron variables altamente correlacionadas con un coeficiente de $\rho > 0.40$ y un valor de probabilidad < 0.05 .

2.3.3 Análisis de la condición ambiental del arrecife

Se utilizó el índice propuesto por Horta-Puga et al. (2019), para conocer el estado ambiental de los arrecifes Ixlaché y Jardines. La escala maneja tres diferentes grados ambientales de degradación para los ecosistemas de arrecifes de coral. Esta escala se obtiene de acuerdo con la relación RB/FM, donde RB representa la cobertura de los grupos funcionales con capacidad de construir arrecifes y FM agrupa aquellos que no la tienen.

Los rangos son: arrecife degradado o en una condición cercana a un cambio de fase de la comunidad cuando $RB/FM < 1$, un arrecife moderadamente conservado cuando $RB/FM = 1-2$, y un sistema arrecifal en estado de conservación si $RB/FM > 2.0$.

2.4 Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae

2.4.1 Análisis morfológico y morfométrico

Los tubos con las muestras recolectadas en campo para este análisis se preservaron en alcohol al 70 % y se sellaron con hojas de papel aluminio para mantenerlas en oscuridad. La identificación y clasificación de las algas se hizo a través de análisis morfológicos y morfométricos. Las características morfológicas (Tabla 1) se evaluaron en un microscopio compuesto marca *Zeiss* con un lente de 10x y 40x y se tomaron fotografías de los morfotipos con una escala de 1 cm. Las características morfométricas se midieron utilizando una regla y un compás.

Tabla 1. Lista de los caracteres taxonómicos utilizados para la identificación morfológica y morfométrica de las especies recolectadas en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas

Características morfológicas	Características morfométricas
Forma del talo, del ápice, de la célula apical y terminación	Largo y ancho del talo
Proliferaciones, pelos feofíceos y/o bandas oscuras	Ángulo de la zona media
Tipo de ramificación y estructura de fijación	Ángulo de la zona apical

2.4.2 Análisis molecular

Los tubos falcón con las muestras recolectadas en campo para este análisis se preservaron a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su procesamiento.

2.4.2.1 Extracción del ADN

Se pulverizó con nitrógeno líquido entre 1 a 2 gr de tejido algal en un mortero y con ayuda de un pistilo. La extracción de los ácidos desoxirribonucleicos (ADN) se realizó con el kit DNeasy® Plant Mini Kit marca QIAGEN siguiendo las instrucciones del fabricante. Se cuantificó la concentración del ADN mediante espectrofotometría a una longitud de onda de 260 nm en un NanoDrop™ 2000 de Thermo Fisher Scientific.

2.4.2.2 Amplificación del ADN

Se amplificaron los genes *rbcl* y *psbA* de cada morfotipo de alga mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

Se obtuvo un volumen total de 20 µL para cada reacción. La reacción contenía 4 µL de buffer, 0.6 µL de cada uno de los oligos, 0.125 µL de My Taq™ DNA Polymerase de BIOLINE, una concentración de 15 ng de ADN de cada muestra y H₂O Milli-Q® de Sigma-Aldrich para ajustar el volumen de la reacción. Adicionalmente se agregó 0.5 µL de albumina de suero bovino (BSA). Todas las reacciones se realizaron en un termociclador T100™ BIO- RAD®. Los oligonucleótidos y las condiciones de amplificación para cada gen se muestran en la tabla 2 y 3 respectivamente.

Los productos obtenidos se verificaron en un gel de agarosa al 1 % en buffer TBE junto con 3 µL de HyperLadder™ Bionline como escalera de ADN. Se realizó la electroforesis durante 10 min a 50 V y después 35 min a 100 V. Se visualizó bajo luz UV en ChemicDoc™ de BIO-RAD®. Los productos finales se mandaron a secuenciar a la empresa Macrogen Inc. en Corea.

Tabla 2. Oligonucleótidos utilizados para la amplificación y secuenciación de dos genes en especies Dictyotaceae

Gen	Nombre	Dirección	Primer	Referencia
<i>rbcl</i>	DRL2F:	<i>forward</i>	5'-TACGTTTAGAAGATATGAGAAT-3'	Hwang et al. (2005)
	DRL2R:	<i>reverse</i>	5'-WGCCCAATCCATATCRAAGAA-3'	
<i>psbA</i>	psbA-F	<i>forward</i>	5'-ATGACTGCTACTTTAGAAAGACG-3'	Yoon et al. (2002)
	psbA-R	<i>reverse</i>	5'-TCATGCATWACTTCCATACCTA-3'	

Tabla 3. Condiciones utilizadas para la amplificación y secuenciación de dos genes en especies Dictyotaceae. Las letras abrevian desnaturalización inicial: DI, desnaturalización: DE, alineación: AL, elongación: EL y extensión final: EF

Gen	35 ciclos				
	DI	DE	AL	EL	EF
<i>psbA</i>	94°C por 3 min	94°C por 45 seg	56°C por 1 min	72°C por 2 min	72°C por 5 min
<i>rbcl</i>	94°C por 4 min	94°C por 30 seg	50°C por 30 seg	72°C por 2 min	72°C por 10 min

2.4.2.3 Alineamiento de las secuencias

Las secuencias obtenidas se editaron en el software Mega 11 versión 11.0.13 (Tamura et al., 2021). En este programa se realizaron los alineamientos con ClustalW (Larkin et al., 2007) y se recuperaron las secuencias consenso mediante la unión de las secuencias *forward* y *reverse* de los diferentes productos de PCR.

La identidad de cada secuencia se determinó comparándolas con las secuencias del GenBank mediante la herramienta básica de búsqueda de alineación local (BLASTN) versión 2.13.0 (Zhang et al., 2000; Morgulis et al., 2008). El alineamiento se consideró significativo cuando existió un porcentaje de identidad de 100 %, un valor esperado cercano a 0, evitando la presencia de *gaps* y un cobertura mayor al 98 % (en este caso la cobertura describe qué parte de la secuencia de la base de datos está cubierta por nuestra secuencia).

2.5 Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae

2.5.1 Análisis de cobertura

Del mismo modo que el análisis de cobertura de los grupos funcionales, se descargaron y se procesaron las fotografías de los cuadrantes mediante el programa *ImageJ*. Se calibraron las imágenes traduciendo la distancia de cada cuadrante a píxeles y se colocaron aleatoriamente 100 puntos para obtener la abundancia relativa de cada especie de la familia Dictyotaceae. Se determinó la media, el error de la media y los valores máximos y mínimos de la cobertura de cada especie. Se graficaron las coberturas promedio por sitio arrecifal y por temporada climática mediante el programa *SigmaPlot*. El conjunto de datos se sometieron a un análisis de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk's y de homogeneidad de varianzas

con la prueba Cochran, Hartley y Bartlett al 95 % de confianza. Finalmente, dependiente de la distribución del conjunto de datos, se evaluaron las diferencias estadísticas entre sitios y temporadas de cada especie utilizando la prueba paramétrica t-sudent o la no paramétrica Mann-Whitney. Adicionalmente, cuando fuera el caso, se realizó la prueba post-hoc *Tukey HSD* para observar la interacción entre más de dos especies.

2.5.2 Análisis de biomasa

Las muestras de tejido algal recuperadas en cada cuadrante se congelaron a -20°C hasta su procesamiento. El análisis consistió en limpiar la muestra con varios ciclos de agua destilada hasta quitar el resto de sedimento acumulado. Las algas se separaron a nivel especie o género de la familia Dictyotaceae (Figura 5) y cuidadosamente con pinzas de metal se quitaron las algas epífitas. Se dejaron secar con papel absorbente durante 5 min, se pesó el tejido en una balanza previamente calibrada y se registró el peso húmedo. Posteriormente las muestras se secaron en un horno a 60°C durante 24 a 72 h y se registró el peso seco. Todas las mediciones en gramos se convirtieron a metro cuadrado para obtener una relación de gr/m^2 . Se determinó la media, el error de la media y los valores máximos y mínimos del conjunto de datos. Se graficaron las biomazas húmeda y seca de cada sitio arrecifal para cada temporada estacional en el programa SigmaPlot.



Figura 5. Ejemplo del proceso de limpieza de las muestras. a) tejido algal total recolectado de un cuadrante y b) separación de las algas por género correspondientes a la familia Dictyotaceae. Los especímenes de *Canistrocarpus* sp. se encontraron creciendo frecuentemente entre los talos de *Halimeda* sp. y otras especies de macroalgas.

2.5.3 Análisis de correlación entre indicadores ecológicos

Se obtuvieron las correlaciones entre la cobertura, la biomasa húmeda y la biomasa seca con el coeficiente de correlación de Spearman. El análisis se llevó a cabo en el programa *RStudio* utilizando la paquetería *corrplot* versión 0.92 (Wei y Simko, 2021). Se consideraron variables altamente correlacionadas con un coeficiente de $\rho > 0.40$ y un valor probabilidad < 0.05 .

Capítulo 3. Resultados

3.1 Estructura de la comunidad bentónica

Para conocer la composición de la comunidad bentónica se registró el porcentaje de cobertura de los grupos de las algas carnosas, algas calcáreas, algas coralinas, tapete algal, la cobertura de coral duro, de coral blando y de material no vivo en el sistema arrecifal de Ixlaché en IC y Jardines en PM durante dos temporadas estacionales.

3.1.1 Cobertura de los grupos de la comunidad bentónica

En términos generales, las macroalgas carnosas abarcaron más del 50 % de la cobertura total en la comunidad bentónica durante las dos temporadas estacionales y en los dos sitios arrecifales. Las algas calcáreas fueron el segundo grupo más abundante, después el coral blando y tapete algal. Las algas coralinas y el coral duro fueron los grupos con menor abundancia dentro de la comunidad.

Existieron diferencias significativas entre arrecifes en la cobertura de las algas calcáreas, algas coralinas, el tapete algal y de coral blando entre arrecifes durante la temporada de lluvias. En contraste, durante la temporada de secas en solamente se registraron diferencias en la cobertura de la comunidad de corales blandos (Tabla 4). Entre temporadas se observó que la cobertura de los cuatro grupos funcionales de macroalgas tuvieron diferencias en el arrecife de Ixlaché, siendo más alta durante la temporada de secas en el grupo de algas carnosas y más alta en la temporada de lluvias en el grupo de algas calcáreas, coralinas y tapete algal. En el arrecife de Jardines se registraron coberturas diferentes en el grupo de las algas carnosas, algas coralinas, coral duro y coral blando, siendo más alta durante la temporada de secas en el grupo de algas carnosas y más alta en la temporada de lluvias en el grupo de algas coralinas, el coral duro y blando (Tabla 5).

Las macroalgas carnosas presentaron coberturas muy similares entre arrecifes en la temporada de lluvias y en la temporada de secas ($p > 0.05$, $z = 0.001$ y $p > 0.05$, $z = 1.25$ respectivamente). Sin embargo, las coberturas fueron significativamente diferentes durante la temporada de lluvias y secas en el arrecife de Ixlaché ($p < 0.01$, $z = -4.32$) y en el arrecife de Jardines ($p < 0.01$, $z = -3.71$). En la temporada de lluvias, en

Ixlaché, se registró una cobertura de 52 ± 2.81 % con un valor máximo de 88.57 % y mínimo de 8.33 %, mientras que en Jardines la cobertura promedio fue de 52 ± 4.15 % pero con un máximo de hasta 90.91 % y un valor mínimo de 10.64 %. En la temporada de secas, la cobertura promedio de las algas carnosas en Ixlaché fue de 74.56 ± 5.00 %, se registraron cuadrantes con nula presencia (0 %) y otros cubiertos con el 100 %. En el arrecife de Jardines la cobertura promedio fue de 73.67 ± 2.86 % con un máximo de 98.44 % y un valor mínimo de 33.98 % (Figura 6).

Tabla 4. Diferencias estadísticas en la cobertura de los grupos bentónicos entre el arrecife Ixlaché y Jardines en la temporada de lluvias y secas

Grupo de organismos	Diferencias estadísticas entre sitios			
	Lluvias		Secas	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
Algas carnosas	0.97	0.00	0.21	1-26
Algas calcáreas	0.00	3.75	0.37	-0.89
Algas coralinas	0.00	-4.37	0.09	-1.71
Tapete algal	0.00	4.30	0.99	0.01
Coral duro	0.13	-1.51	0.82	-0.23
Coral blando	0.00	-6.08	0.00	-3.41
Arena	0.10	1.65	-	-

Tabla 5. Diferencias estadísticas en la cobertura de los grupos bentónicos entre la temporada de lluvias y secas en el arrecife Ixlaché y Jardines

Grupo de organismos	Diferencias estadísticas entre temporadas			
	Ixlaché		Jardines	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
Algas carnosas	0.00	-4.33	0.00	-3.71
Algas calcareas	0.00	3.25	0.57	-0.57
Algas coralinas	0.04	2.02	0.00	3.90
Tapete algal	0.00	3.74	0.71	-0.38
Coral duro	0.14	1.49	0.02	2.42
Coral blando	0.66	-0.43	0.00	3.23
Arena	0.95	0.07	0.81	0.24

La abundancia de las algas calcáreas fue diferente entre sitios arrecifales durante la temporada de lluvias ($p < 0.01$, $z = 3.74$) pero no durante la temporada de secas ($p > 0.05$, $z = -0.89$) (Tabla 4). En la primera temporada se registró un promedio de 20.73 ± 2.07 % en Ixlaché y de 8.65 ± 1.12 % en Jardines. En ambos sitios la cobertura en algunos cuadrantes fue nula, pero en Ixlaché se alcanzó una cobertura máxima de hasta 54.55 % y en Jardines de 22.22 %. En la temporada de secas, la cobertura de las algas calcáreas tuvo un promedio de 12.68 ± 3.27 % en Ixlaché y de 10.80 ± 1.47 % en Jardines; en ambos sitios la cobertura en algunos cuadrantes fue nula, pero en Ixlaché se alcanzó una cobertura máxima de hasta 71.64 % y en Jardines de 26.32 %. Entre ambas temporadas, solamente existieron diferencias significativas en las coberturas del sitio de Ixlaché ($p < 0.01$, $z = 3.24$) (Figura 6).

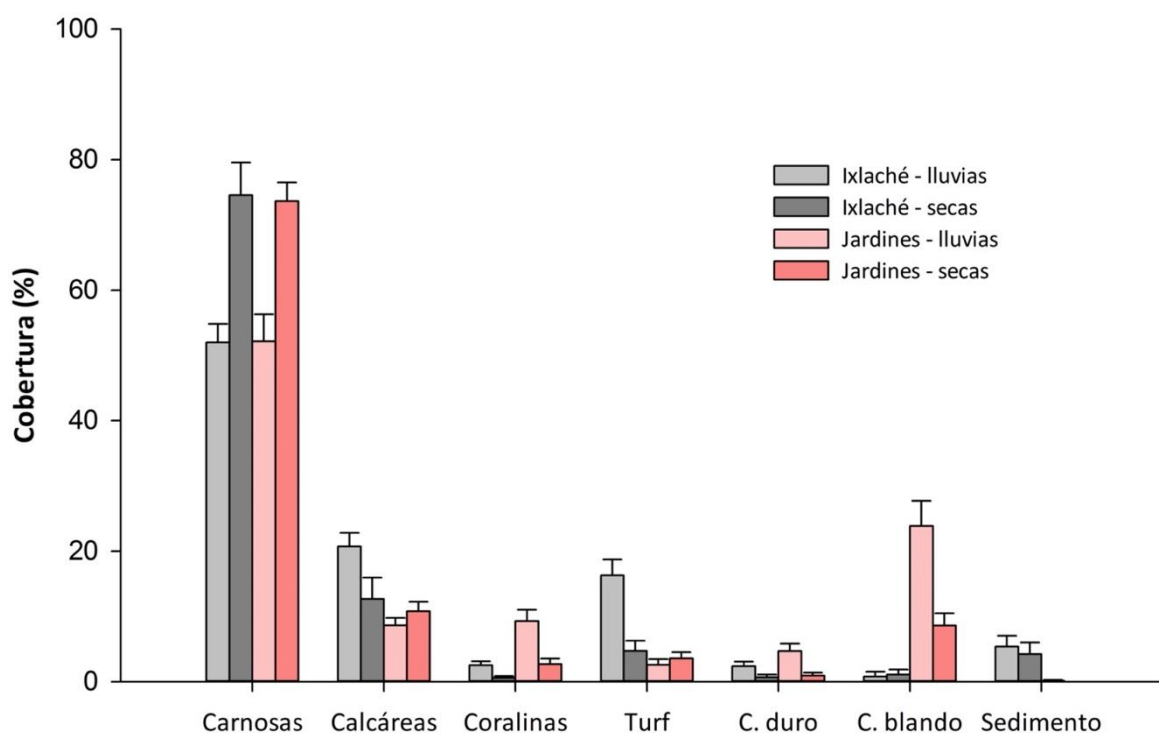


Figura 6. Cobertura de los grupos de la comunidad bentónica en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas

Las algas coralinas registraron valores menores al 10 % en ambos sitios durante las dos temporadas estacionales. En la temporada de lluvias existieron diferencias en las coberturas entre sitios arrecifales ($p < 0.01$, $z = 4.36$) (Tabla 4), siendo más alta en Jardines con un promedio de 9.30 ± 1.73 % y un máximo de hasta 33.93 %, y en Ixlaché con un promedio de 2.54 ± 0.59 % con un valor máximo del 16.67 %. Contrario a esto, durante la temporada de secas las coberturas no difirieron entre ambos sitios arrecifales ($p > 0.05$, $z = -1.70$); en Ixlaché se registró una cobertura promedio de 0.59 ± 0.31 %, un valor máximo de hasta el 8.45 % y mínimo de 0 %; en Jardines existió una cobertura promedio de 2.70 ± 0.86 %, un máximo de 17.86

% y mínimo de 0 %. Existieron diferencias significativas en la población de algas coralinas durante la temporada de lluvias y secas tanto en Ixlaché como en Jardines ($p < 0.05$, $z = 2.02$ y $p < 0.01$, $z = 3.90$ respectivamente) (Tabla 5). En cuanto a las coberturas del tapete algal durante la temporada de lluvias, se observaron diferencias entre arrecifes ($p < 0.01$, $z = 4.30$), siendo cuatro unidades más abundante en Ixlaché (16.31 ± 2.43 %) que en Jardines (2.60 ± 0.86 %); se registraron valores máximos de 75 % y de 15.63 % para cada arrecife respectivamente. Durante la temporada de secas en Ixlaché la cobertura se encontró en 4.72 ± 1.56 %, con un valor máximo de hasta 29.55 % y mínimo de 0 %; en Jardines fue menos abundante con un promedio de 3.57 ± 0.96 %, un valor máximo de 19.77 % y mínimo de 0 % (Figura 6).

El grupo de los corales duros fue el que menores coberturas presentó dentro de la comunidad bentónica. En ambos sistemas durante las dos temporadas estacionales no se encontraron valores arriba de 5 %. No existieron diferencias entre sitios durante la temporada de lluvias ($p > 0.05$, $z = -1.51$), la temporada de secas ($p > 0.05$, $z = 0.22$) (Tabla 4) y entre ambas estaciones del año las coberturas fueron diferentes solamente en el sitio de Jardines ($p < 0.05$, $z = 2.41$) (Tabla 5). En Ixlaché durante la temporada de lluvias la cobertura promedio de coral duro fue de 2.38 ± 0.70 % con un máximo de 21.74 % y en Jardines fue de 4.69 ± 1.14 % con un valor máximo de hasta un 17.78 %. En la temporada de secas las coberturas que se presentaron fueron similares; por un lado, la cobertura en el sitio Ixlaché fue de 0.70 ± 0.41 %, con coberturas máximas del 10.53 % y, por otro lado, en Jardines se registró una cobertura promedio de 0.93 ± 0.46 % con un valor máximo de hasta un 10.68 % (Figura 6).

En cuanto a las coberturas los corales blandos, durante la temporada de lluvias entre ambos sitios arrecifales se encontraron diferencias significativas ($p < 0.01$, $z = -6.07$) (Tabla 4); en Ixlaché la cobertura promedio fue de 0.79 ± 0.74 % y en Jardines 23.87 ± 3.85 %. En ambos sitios su presencia fue nula en algunos cuadrantes, pero en otros se observaron valores de hasta el 36.21 % en Ixlaché y hasta 67.31 % en Jardines. En la temporada de secas la cobertura de este grupo fue diferente entre arrecifes ($p < 0.01$, $z = -3.40$), siendo Jardines el sitio con mayor porcentaje de corales blandos (8.61 ± 1.89 %) que en Ixlaché (1.11 ± 0.77 %). Los máximos encontrados fueron de 32 % y 22 % respectivamente. En algunos cuadrantes de ambos sitios y durante las dos temporadas, no hubo presencia ni de coral duro ni de coral blando (Figura 6). Finalmente, se encontraron mayor porcentaje de sedimentos en el sitio Ixlaché durante ambas temporadas. Sin embargo, no se registraron diferencias significativas en las coberturas entre sitios y entre las temporadas. En la temporada de lluvias, el porcentaje promedio en Ixlaché fue de 5.38 ± 1.67 % y de 0.14 ± 0.14 % en Jardines; los valores máximos observados en cada sitio fueron de 50.79 % y 3.64 % respectivamente. En la segunda temporada el porcentaje de arena fue de 4.22 ± 1.79 % en Ixlaché con hasta un 35.21 % y en Jardines fue nula (Figura 6).

3.1.2 Correlaciones entre grupos de la comunidad bentónica

Se realizaron correlaciones por arrecife y por temporada entre todos los grupos de la comunidad bentónica, se omitieron las coberturas del sedimento. En general se observa una correlación negativa entre las algas carnosas y los demás componentes del sistema (Figura 7). Esta correlación es particularmente importante con las algas calcáreas. La menor correlación (r menores) entre las diferentes variables se registró en Ixlaché durante la temporada de lluvias y la mayor en Jardines durante la misma temporada.



Figura 7. Correlación de Spearman entre grupos de la comunidad bentónica. a) arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias, b) arrecife Jardines durante la temporada de lluvias, c) arrecife Ixlaché durante la temporada de secas y d) arrecife Jardines durante la temporada de secas.

En la temporada de lluvias se observó una asociación negativa cercana a una $r=-0.50$ entre las algas carnosas y las algas calcáreas en ambos arrecifes (Figura 7a y b), y de las algas carnosas con el tapete algal en Ixlaché. Por otro lado, en Jardines se observó una correlación inversa con un coeficiente de -0.82 entre las algas carnosas y el coral blando (Figura 7b). Para la temporada de secas en ambos arrecifes las algas carnosas y las algas calcáreas también se correlacionaron negativamente con un coeficiente de correlación mayor a -0.50 (Figura 7c y d). En Ixlaché las algas carnosas tuvieron una correlación negativa con una $r = -0.79$ con el tapete algal y con las algas coralinas con una $r=-0.53$. El tapete algal a su vez se correlacionó con las algas calcáreas ($r= 0.60$; Figura 7c). Finalmente, para esta temporada en el sitio de Jardines, las algas carnosas se asociaron negativamente con un coeficiente de correlación igual -0.43 y a -0.65 entre el tapete algal y el coral blando respectivamente (Figura 7d).

3.1.3 Condición ambiental de los arrecifes

Durante la temporada de lluvias y la temporada de secas en los sistemas arrecifales Ixlaché y Jardines las algas carnosas y las algas calcáreas (macroalgas frondosas) presentaron las coberturas más altas, seguidos en importancia por el tapete algal, el coral blando y con menor cobertura las algas coralinas y el coral duro (Tabla 4). De acuerdo con estas coberturas, existió mayor abundancia de organismos sin capacidad de calcificación y una menor de los organismos constructores de arrecife. Se obtuvo un valor del índice menores a 1 en ambos arrecifes y temporadas climáticas, indicando que se encuentran en una condición ambiental degradada (Tabla 6).

Tabla 6. Coberturas de los grupos calcificadores y no calcificadores, y el valor del índice que indica el estado ambiental del arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas

Temporada	Sitio	Constructores de arrecife (CS)	Sin capacidad de calcificación (SC)	Valor del índice
		Algas coralinas y coral duro	Algas carnosas, calcáreas, tapete algal y coral blando	
Lluvias	Ixlaché	4.92 %	89.84 %	0.055
	Jardines	13.99 %	87.28 %	0.160
Secas	Ixlaché	1.29 %	93.96 %	0.014
	Jardines	3.63 %	96.65 %	0.037

3.2 Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae

En total se recolectaron cinco especies diferentes y se identificaron mediante análisis morfológicos y morfométricos. Se realizó un análisis molecular solamente para *Canistrocarpus cervicornis* y *Dictyota pinnatifida*. Durante la temporada de lluvias se encontraron las especies *C. cervicornis*, *D. pinnatifida*, *Dictyota c.f. ciliolata*, *Dictyopteris c.f. plagiogramma* y *Dictyopteris c.f. justii*, y durante la temporada de secas solamente se registró a *Canistrocarpus cervicornis* (Tabla 7). *D. c.f. ciliolata* y *D. c.f. justii* se encontraron en un cuadrante durante la temporada de lluvias. El resto de las especies estuvieron presentes en más de 2 cuadrantes.

Tabla 7. Presencia de cinco especies de la familia Dictyoceae en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y temporada de secas. El color rojo indica las especies registradas en un cuadrante

Temporada	Sitio	Especie				
		1	2	3	4	5
Lluvias	Ixlaché	•		•	•	•
	Jardines	•	•			•
Secas	Ixlaché	•				
	Jardines	•				

3.2.1 Análisis morfológico y morfométrico

Especie 1: *Canistrocarpus cervicornis*

Este fue el morfotipo más abundante y representativo en ambos arrecifes durante las dos temporadas. Su hábito es postrado-heterótrico. El talo muestra una forma torcida sutil, el color *in situ* es café oscuro y se mantiene al sacarlo de su hábitat (Figura 8). Es aplanado y recto, presenta iridiscencia color amarillo-verdoso y no se observan proliferaciones o bandas oscuras. Tiene un ápice redondo (Figura 8a) con una célula apical en forma plana (Figura 8b). La superficie del talo es lisa y en el margen se observan algunos pelos feofíceos (Figura 8c). Su ramificación en general es anisotómica a irregular y la ramificación apical dicotómica. Su altura promedio de altura es de 6 cm con un ancho de 0.3 cm. En la zona apical los ángulos son de agudos a rectos con un promedio de 74°. En la zona media los ángulos tienen un promedio de 62° y son de agudos a rectos.

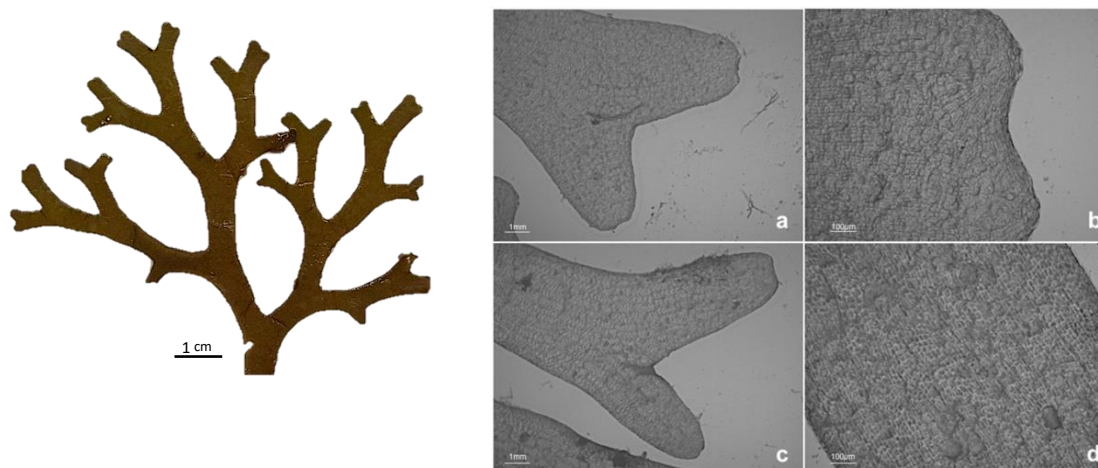


Figura 8. Especímenes de *Canistrocarpus cervicornis* recolectados en el arrecife Ixlaché y Jardines durante dos temporadas climáticas. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo lisa y margen con pelos feofíceos y d) vista de la medula y corteza del talo

Especie 2: *Dictyota pinnatifida*

Morfotipo encontrado solamente en el arrecife Jardines durante la temporada de lluvias. Su hábito es de heterótrico a recto. El talo es aplanado, suave, recto y de color café claro *in situ* y se torna a café oscuro al sacarlo de su hábitat (Figura 9). Tiene un ápice redondo (Figura 9a) y su célula apical tiene forma plana (Figura 9b). Se observan proliferaciones en el margen del talo (Figura 9c) y no se distinguen bandas oscuras. La superficie y el margen del talo son lisos. Su ramificación es dicotómica-alterna, donde las ramas se superponen y son estrechas entre sí y la terminación es de irregular a dicótoma. Su altura promedio es 7 cm y el ancho de 0.3 cm. En la zona apical los ángulos son de agudos con un promedio 64° . En la zona media los ángulos tienen un promedio de 59° y son de agudos a rectos.

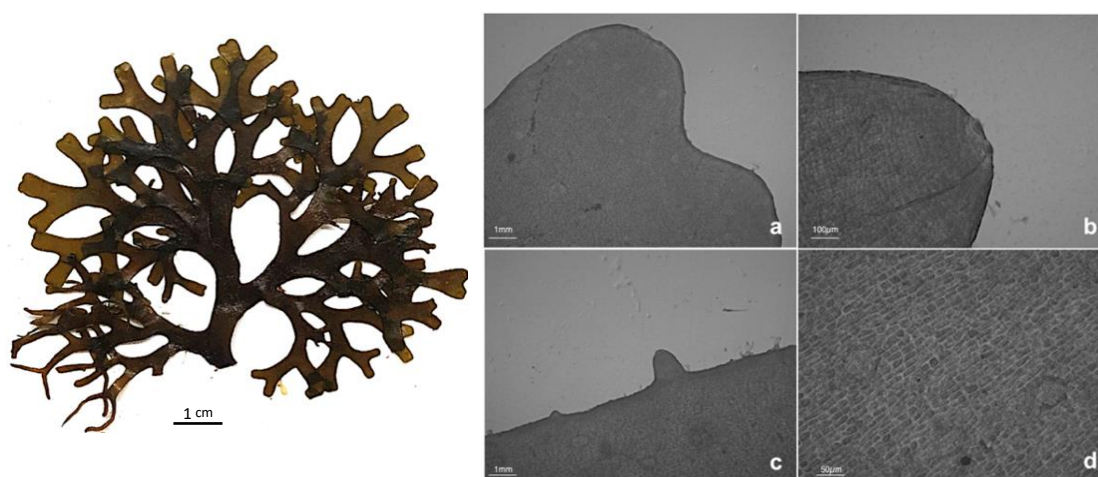


Figura 9. Especímen de *Dictyota pinnatifida* recolectado en el arrecife Jardines durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo lisa y margen con proliferaciones y d) vista de la médula del talo

Especie 3: *Dictyota c.f. ciliolata*

Este morfotipo fue encontrado en un solo cuadrante en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. El color del talo *in situ* es café claro y se mantiene al sacarlo de su hábitat (Figura 10). Es aplanado y arrollado en espiral. Tiene un ápice agudo (Figura 10a) con célula apical en forma protuberante (Figura 13 b). Se observan proliferaciones en la superficie y el margen del talo. No cuenta con bandas oscuras (Figura 10c). Su ramificación es dicotómica y su terminación también. Su altura promedio es de 10 cm y el ancho de 0.3 cm. En la zona apical los ángulos son de agudos a rectos con un promedio 43°. En la zona media los ángulos tienen un promedio de 60° y son de agudos a rectos. El talo se encuentra diferenciado por una multicapa medular y una unicapa cortical (Figura 10d).

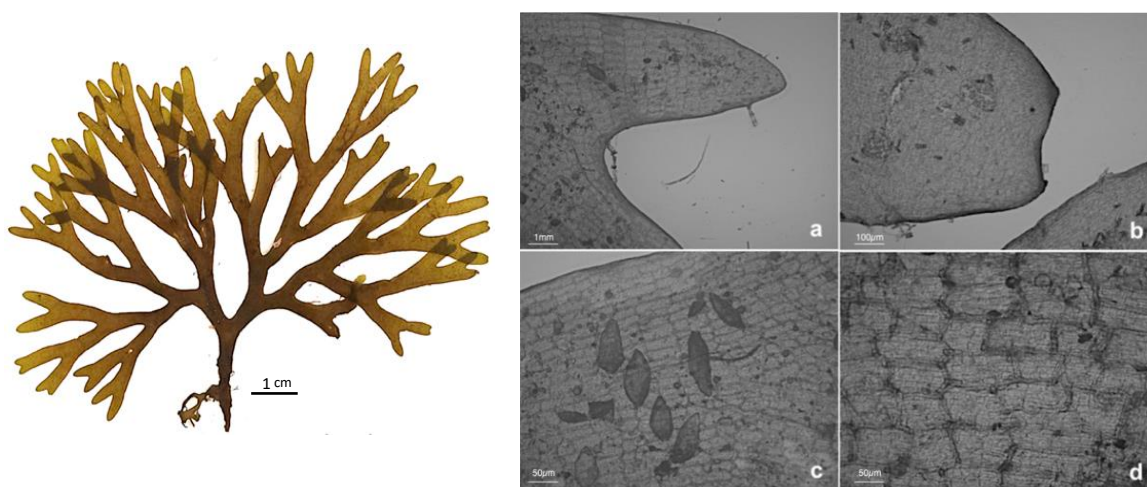


Figura 10. Espécimen de *Dictyota c.f. ciliolata* recolectado en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y célula apical plana, c) superficie del talo con proliferaciones y margen liso y d) vista de la médula del talo

Especie 4: *Dictyopteris c.f. plagiogramma*

Este morfotipo fue encontrado ocasionalmente en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. El color del talo *in situ* es café-amarillo y al sacarlo de su hábitat cambia a un color verde-amarillo (Figura 11). Es aplanado y recto. Tiene un ápice redondo (Figura 11a). No se observan proliferaciones ni bandas oscuras. La superficie y el margen del talo son lisos y con epífitas filamentosas. Se distingue bien su nervio central o nervadura y se ramifica en forma pinada (Figura 11c). Su ramificación y la terminación son irregulares. Su altura promedio es de 5 cm y el ancho de 0.2 cm. En la zona apical los ángulos son de agudos a rectos con un promedio 82°. En la zona media los ángulos tienen un promedio de 70° y son de agudos a rectos.

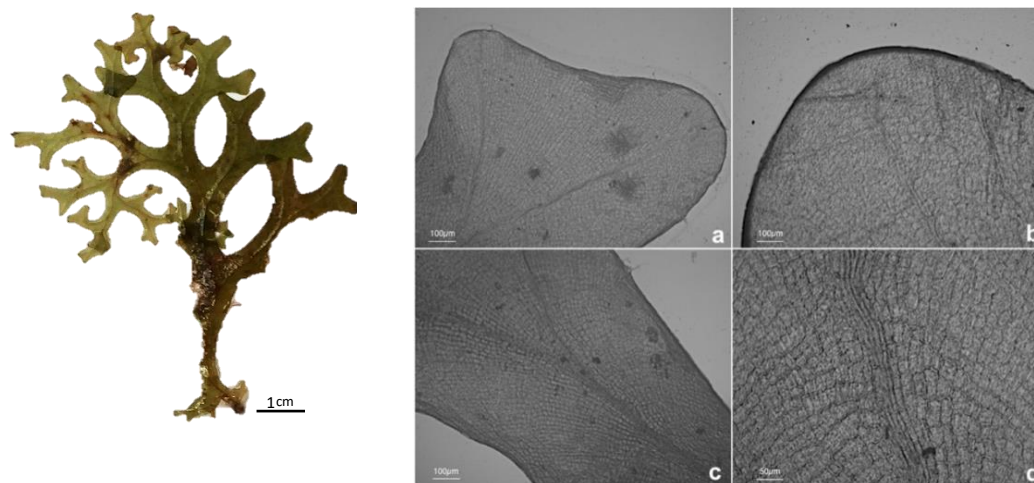


Figura 11. Especímenes de *Dictyopteris* c.f *polypoidoide* recolectados en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. a) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda, c) nervio central o nervadura y d) vista de la médula del talo.

Especie 5: *Dictyopteris* c.f *justii*

El morfotipo fue encontrado una vez en el sitio Jardines e Ixlaché durante la temporada de lluvias. Su hábito es postrado. El color del talo in situ es café de oscuro a claro y se mantiene al sacarlo de su hábitat (Figura 12). Es aplanado y recto. Tiene un ápice redondo (Figura 12a) y no se logra distinguir la forma de la célula apical (Figura 12b). No se observaron proliferaciones, pero en la superficie del talo se distinguen bandas o tonalidades oscuras (Figura 12c). La superficie y el margen del talo de lisos a ondulados. Su ramificación y la terminación son irregulares. Se observan soros distribuidos sobre la superficie del alga. Su altura promedio es 4 cm y el ancho de 0.3 cm. En la zona apical los ángulos son de rectos a obtusos con un promedio 97°. En la zona media los ángulos tienen un promedio de 50° y son de agudos.

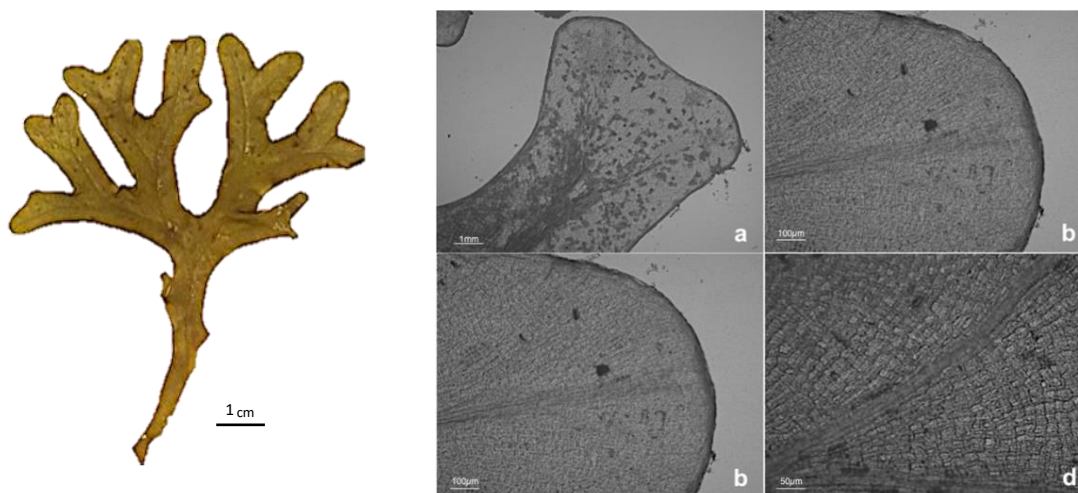


Figura 12. Especímen de *Dictyopteris* c.f *membranacea* recolectado en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias. a) y b) zona apical del talo donde se observan ápices en forma redonda y sin célula apical plana, c) bandas oscuras en la superficie y d) vista de la médula del talo.

3.2.2 Análisis de secuencias

Se obtuvieron exitosamente las amplificaciones de los genes *rbcl* y *psbA* para la especie *C.cervicornis*. Se recuperó un total de 718 nucleótidos de la secuencia del gen *rbcl* y el alineamiento local confirma la identidad de la especie con un porcentaje de 100 %, un valor esperado de 0.0 y una cobertura de 94 % (Tabla 8). Se obtuvo una secuencia 100 % idéntica a las secuencias de Veracruz, México (LR745682) y Brasil (KY305192). Para la secuencia del gen *psbA* se recuperó un total de 977 nucleótidos y se confirma la identidad de la especie con un porcentaje de 99 %, un valor esperado de 0.0 y una cobertura de 97 % (Tabla 8). La secuencia fue 99% idéntica con las secuencias de Isla Carenero, Panamá (MW224397) y Madagascar (LN831806).

D. pinnatifida también se lograron amplificar ambos genes, pero únicamente dio resultado la secuencia del gen *rbcl* con 719 nucleótidos. El alineamiento local confirmó la identidad de la especie con un porcentaje de 100 %, un valor esperado de 0.0 y una cobertura de 95 %. Se obtuvo una secuencia que fue 100 % idéntica con la secuencia de la bahía Horseshow en Bermuda (MW223256) (Tabla 8).

Tabla 8. Resultados del análisis de secuencias de las especies *C. cervicornis* y *D. pinnatifida*

Especie	Gen	Longitud	Identidad	Cobertura
<i>C. cervicornis</i>	<i>rbcl</i>	718	100 %	94 %
	<i>psbA</i>	977	99%	97 %
<i>D. pinnatifida</i>	<i>rbcl</i>	719	100 %	95 %
	-	-	-	-

3.3 Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae

Se analizó la abundancia en términos de cobertura y biomasa (húmeda y seca) de las especies registradas en más de un cuadrante, las cuales fueron *C. cervicornis*, *D. pinnatifida* y *D. c.f. polypodioides*.

3.3.1 Análisis de cobertura

Canistrocarpus cervicornis fue la especie que representó más del 50 % de la cobertura total de las macroalgas carnosas y estuvo presente en ambos arrecifes y durante las dos temporadas de muestreo.

La cobertura de esta especie fue diferente entre las dos zonas arrecifales en la temporada de lluvias ($p < 0.05$, $z = 5.80$). En contraste, para la temporada de secas no existieron diferencias significativas entre ellas ($p > 0.05$, $z = 1.25$) (Tabla 9). Asimismo, sus coberturas fueron diferentes entre temporadas en la zona de Ixlaché ($p < 0.01$, $z = -4.00$) y de Jardines ($p < 0.01$, $z = -4.73$). En Ixlaché durante la temporada de lluvias la especie que presentó abundancias de 46.08 ± 2.49 % con una máxima de 76.36 % y una mínima de 2.78 % y, para la temporada de secas, incrementó hasta el 68.15 ± 6 %, en la que, tuvo hasta el 100 % de cobertura en algunos cuadrantes. En Jardines, durante la temporada de lluvias, *C. cervicornis* presentó una cobertura promedio de 35.24 ± 4.02 % con un máximo de 72.97 % y sin presencia en algunos cuadrantes, y para la temporada siguiente su cobertura aumentó al 66.50 ± 3.33 % con una máxima de 95.83 % y una mínima de 33.98 % (Figura 13).

Dictyota pinnatifida y *Dictyopteris* c.f. *polypodioides* se observaron únicamente durante la temporada de lluvias. Sin embargo *D. pinnatifida* se presentó en la zona de Jardines con una cobertura de 8.40 ± 6 1.99 y una máxima de 34.09 %, y *D. c.f. polypodioides* se detectó en ambos arrecifes ($p > 0.05$, $z = 1.66$). En Ixlaché su abundancia fue de 1.52 ± 0.43 % con una máxima de 12.70 % y en Jardines de 4.18 ± 1.42 % con una máxima de 32.14 % (Figura 13).

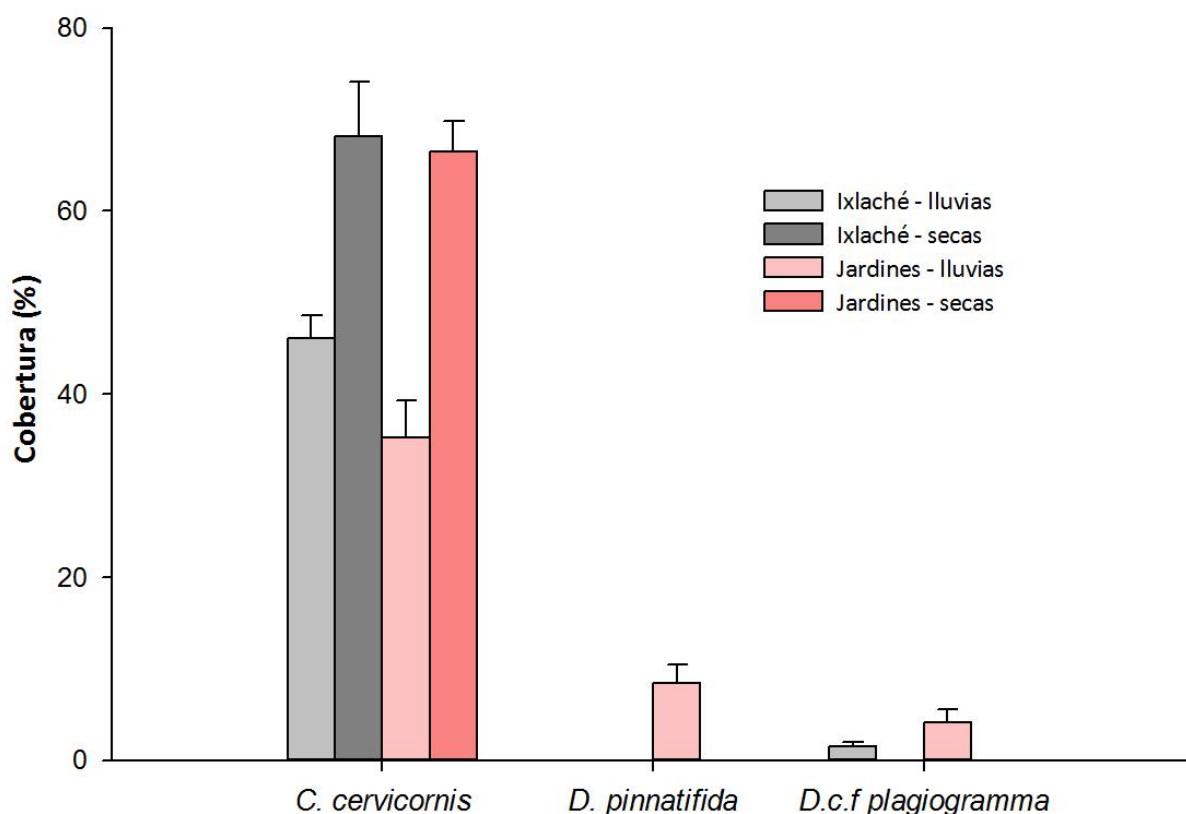


Figura 13. Cobertura de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas

Tabla 9. Diferencias estadísticas de la cobertura entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae

Especies de la familia Dictyotaceae	Diferencias entre sitios				Diferencias entre temporadas			
	Lluvias		Secas		Ixlaché		Jardines	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
<i>C. cervicornis</i>	0.01	5.80	0.20	1.25	0.00	-4.00	0.00	-4.73
<i>D. c.f. polypodioides</i>	0.13	1.66	-	-	-	-	-	-

3.3.2 Análisis de biomasa

Durante la temporada de lluvias, la biomasa húmeda de *C. cervicornis* fue diferente entre Ixlaché y Jardines ($p < 0.01$, $z = -4.79$) (Tabla 10). En Ixlaché fue de 187.23 ± 21.06 gr/m² con un máximo y mínimo de 908.33 gr/m² y 25 gr/m²; en jardines su biomasa promedio fue de 471.22 ± 55.04 gr/m² con un valor de hasta 1211.67 gr/m² y un mínimo de 8.33 gr/m². Para la temporada de secas, a pesar de que las biomásas presentaron diferentes valores promedios entre zonas arrecifales, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p > 0.05$, $z = -1.08$). En Ixlaché fue de 1084.56 ± 119.71 gr/m² con un máximo y mínimo de 2168.33 gr/m² y 0 gr/m²; en Jardines su biomasa promedio fue de 1330.56 ± 87.66 gr/m² con un valor de hasta 2535 gr/m² y un mínimo de 291.67 gr/m² (Figura 14). Se encontraron diferencias significativas entre temporadas en ambos arrecifes en la cobertura de esta especie (Tabla 10).

D. pinatifida presentó una biomasa húmeda de 14 ± 4.81 gr/m² y una máxima de 128.33 gr/m². Para *D. c.f. polypodioides* se registraron biomásas de 29.07 ± 5.21 gr/m² y 27.72 ± 10.14 gr/m² para Ixlaché y Jardines respectivamente (Figura 14), estadísticamente no fueron diferentes ($p > 0.05$, $z = 1.66$) (Tabla 10).

Tabla 10. Diferencias estadísticas de la biomasa húmeda entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae

Especies de la familia Dictyotaceae	Diferencias entre sitios				Diferencias entre temporadas			
	Lluvias		Secas		Ixlaché		Jardines	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
<i>C. cervicornis</i>	0.00	-4.79	0.27	-1.08	0.00	-5.62	0.00	-5.90
<i>D. c.f. polypodioides</i>	0.09	1.66	-	-	-	-	-	-

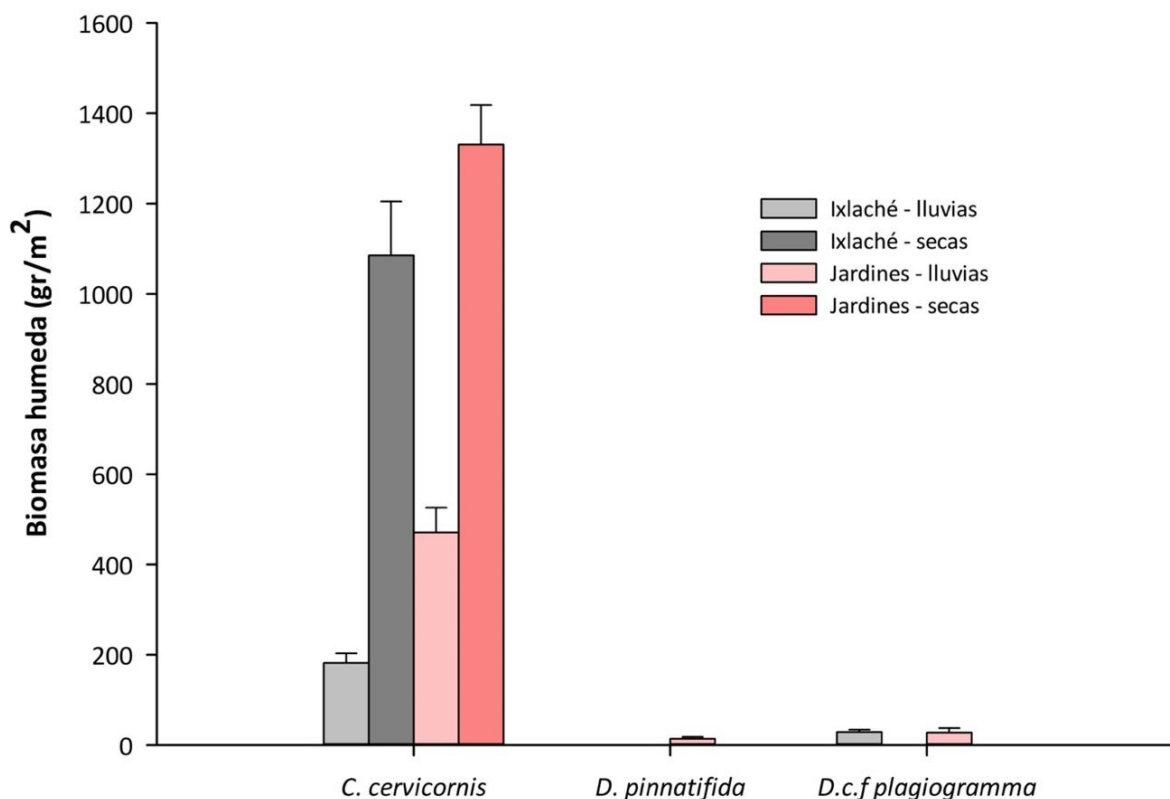


Figura 14. Biomasa húmeda de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas

La biomasa seca de *C. cervicornis* que se registró fue significativamente diferente entre temporadas en Ixlaché ($p < 0.05$, $z = -3.99$) y en Jardines ($p < 0.05$, $z = -5.79$) (Tabla 11). De la misma manera, las biomاسas de *C. cervicornis* fueron diferentes entre zonas arrecifales tanto para la temporada de lluvias ($p < 0.01$, $z = -3.59$) como para la temporada de secas ($p < 0.05$, $z = -2.23$). En la temporada de lluvias la biomasa seca promedio en Ixlaché fue de 18.97 ± 1.65 gr/m² con una máxima de 60 gr/m² y una mínima de 5 gr/m²; en Jardines, el valor de la media fue de 40.56 ± 5.39 gr/m² con una máxima de 110 gr/m² y una mínima de 1.67 gr/m² (Figura 15). En la temporada de secas *C. cervicornis* presentó una biomasa de 108.72 ± 17.89 gr/m² con una máxima de 425 gr/m² en Ixlaché y de 197.78 ± 47.96 gr/m² con una máxima de 1533.33 gr/m² en Jardines (Figura 15).

Por otro lado, *D. pinnatifida* en Jardines, durante la temporada de lluvias, presentó una biomasa seca de 5.56 ± 2.43 gr/m² y una máxima de 70 gr/m² (Figura 15). Para *D. c.f. polypodioides* se registró una biomasa promedio de 5.90 ± 1.08 gr/m² y 5.06 ± 2.11 gr/m² para Ixlaché y Jardines respectivamente, estadísticamente no fueron diferentes ($p > 0.05$, $z = 1.88$) (Tabla 11).

Tabla 11. Diferencias estadísticas de la biomasa seca entre arrecifes y entre temporadas climáticas en las especies de la familia Dictyotaceae

Especies de la familia Dictyotaceae	Diferencias entre sitios				Diferencias entre temporadas			
	Lluvias		Secas		Ixlaché		Jardines	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
<i>C. cervicornis</i>	0.00	-3.59	0.02	-2.23	0.00	-3.99	0.00	-5.79
<i>D. c.f. polypodioides</i>	0.058	1.88	-	-	-	-	-	-

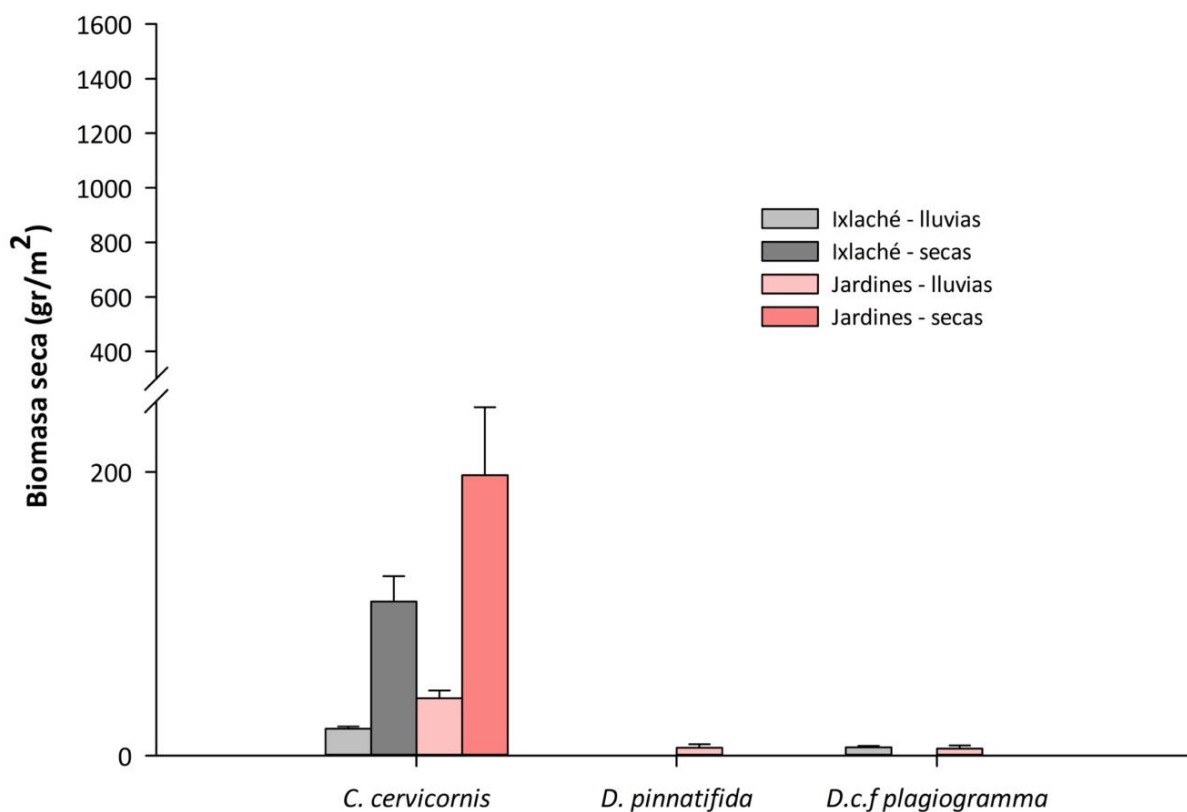


Figura 15. Biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae en los arrecifes Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y la temporada de secas

Adicionalmente se evaluaron las diferencias entre las abundancias de las especies durante la temporada de lluvias en ambos arrecifes. En el arrecife Ixlaché, se registraron diferencias significativas en la cobertura, biomasa húmeda y biomasa seca entre *C. cervicornis* y *D. c.f. polypodioides* (Tabla 12).

De la misma manera, en el arrecife Jardines, la abundancia de *C. cervicornis* fue estadísticamente diferente entre *D. pinnatifida* y *D. c.f. polypodioides*, pero entre la abundancia de *D. pinnatifida* y *D. c.f.*

polypodioides no existieron diferencias estadísticas (Tabla 13). En la temporada de secas únicamente estuvo presente *C. cervicornis*.

Tabla 12. Diferencias estadísticas entre la cobertura, biomasa húmeda y biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae durante la temporada de lluvias en el arrecife Ixlaché

Ixlaché	Cobertura		Biomasa húmeda		Biomasa seca	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
Diferencias entre las especies <i>C. cervicornis</i> y <i>D. pinnatifida</i>	0.00	8.43	0.00	7.39	0.00	6.28

Tabla 13. Diferencias estadísticas entre la cobertura, biomasa húmeda y biomasa seca de las especies de la familia Dictyotaceae durante la temporada de lluvias en el arrecife Jardines

Jardines	Cobertura		Biomasa húmeda		Biomasa seca	
	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>
Diferencias entre las especies <i>C. cervicornis</i> , <i>D. pinnatifida</i> y <i>D. c.f. polypodioides</i>	0.00	36.73	0.00	59.43	0.00	47.85
Diferencias entre las especies <i>D. pinnatifida</i> y <i>D. c.f. polypodioides</i>	0.68		1		1	

3.3.3 Correlaciones entre indicadores ecológicos

La cobertura, la biomasa húmeda y la biomasa seca se utilizaron como indicadores de la abundancia de las especies identificadas. Se realizaron correlaciones para conocer si existió una asociación entre estos indicadores. La cobertura solamente presenta una correlación significativa entre la biomasa húmeda con una $r = 0.46$ y $r = 0.51$ durante la temporada de secas en Ixlaché y Jardines, respectivamente (Figura 16). Por otro lado, la biomasa húmeda y seca se correlacionaron significativamente con un coeficiente > 0.60 , por lo que su relación fue más fuerte comparada con la cobertura (Figura 16).

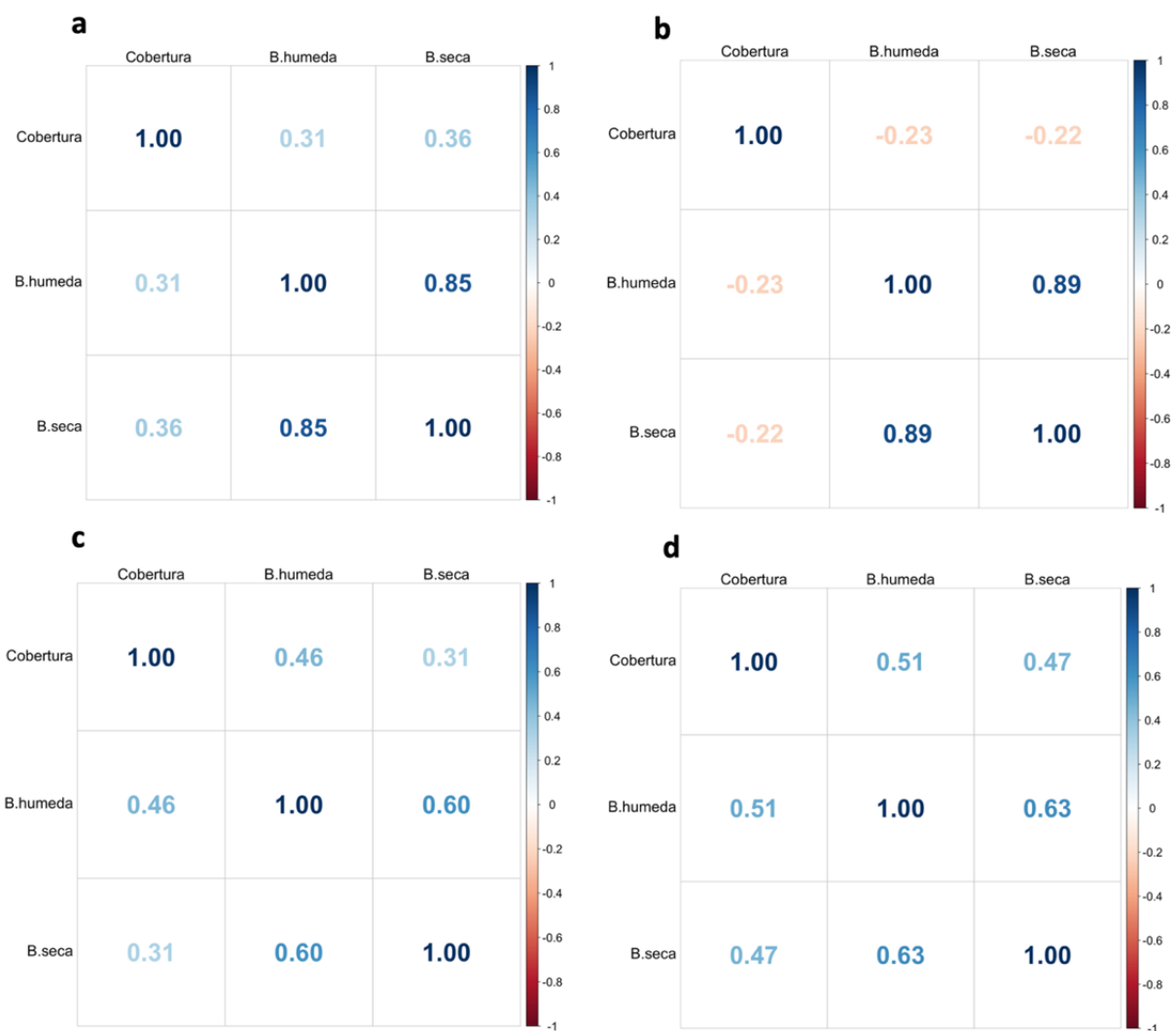


Figura 16. Correlación de Spearman entre grupos de la comunidad bentónica. a) arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias, b) arrecife Jardines durante la temporada de lluvias, c) arrecife Ixlaché durante la temporada de secas y d) arrecife Jardines durante la temporada de secas.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Estructura de la comunidad bentónica

En este trabajo se midió la cobertura de seis grupos de organismos bentónicos para evaluar la condición ambiental de dos arrecifes del CM durante dos temporadas. Mediante el índice propuesto por Horta Puga et al. (2020) se establece que tanto Ixlaché (0.10) como Jardines (0.02) son arrecifes degradados con bajas coberturas coralinas y altas coberturas de macroalga. En nuestros resultados, existieron diferencias entre sitios y temporadas en cada grupo funcional, pero en general se encontraron mayores coberturas de algas carnosas (63 %), seguido de algas calcáreas (15 %), coral blando (8.1 %), tapete algal (7 %) y, en menor abundancia, las algas coralinas (3.6 %) y el coral duro (2.2 %). Aunque en la mayoría de los trabajos se incluyen más índices para evaluar de manera más integrada el estado ambiental del sistema, nuestros resultados son consistentes con los últimos reportes de la zona, donde más del 70 % de los arrecifes actualmente se encuentran en una condición de regular a mala, y con un cambio de fase hacia la dominancia de macroalgas carnosas (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2018; Caballero-Aragón et., 2020; McField et al., 2020).

El incremento de macroalgas carnosas en el CM comenzó a observarse a finales de 1980, pero no fue hasta aproximadamente el 2004 cuando se formalizaron las cifras a través de reportes anuales (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 201). La tendencia de este grupo en el CM en estos últimos 16 años (2004 a 2021) fue un incremento del 12 % (Suchley et al., 2016; McField et al., 2020). En este trabajo, este grupo ocupó coberturas más altas de las reportadas en años anteriores. Los registros en los sitios del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM), el Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (PNIMCN), el Parque nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) y otros arrecifes registran porcentajes entre 10 % y 50 % (Lancey et al., 2013; Carriquiry et al., 2014; Pérez-Cervantes et al., 2017; Renfro y Chadwick, 2017; Gress et al., 2018; Martínez-Resendis et al., 2019; Estrada-Silva et al., 2021), y aquí documentamos coberturas de hasta el 74 %. Se ha señalado que las causas que provocan altas coberturas y, por lo tanto, su dominancia en los arrecifes, se debe principalmente a la erosión de estructuras coralinas que dejan espacio libre para su asentamiento (Álvarez-Filip y Gil, 2006; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2018), a la pérdida de organismos herbívoros claves que a través de su alimentación se encargan de reducir el exceso de su biomasa (Lessios et al., 1984) y el incremento de nutrientes debido al creciente desarrollo urbano en la región (Rosado-Torres et al., 2019; Silbiger et al., 2020).

Las macroalgas calcáreas en este trabajo ocuparon coberturas desde el 8 % y hasta el 20 %. En la mayoría de las investigaciones en el CM se registran valores similares (Renfro y Chadwick, 2017; González-Gómez et al., 2018; Caballero-Aragón et al., 2020) y particularmente Gress et al. (2018) reportaron en el PNAC coberturas de hasta el 40 %. Este grupo, al igual que las macroalgas carnosas, está conformado por organismos oportunistas que compiten por espacio con los corales y se favorecen en ausencia de ellos, sin embargo, se ha demostrado que las macroalgas carnosas ejercen estrategias alelopáticas para inhibir, desplazar e incluso matar a los corales y a otros organismos dentro del arrecife (Pereira et al., 2000; Beach et al., 2003; Titlyanov et al., 2007; Brown et al., 2020; Monteil et al., 2020). Esto es un escenario que se refleja en nuestros resultados, pues aunque las macroalgas calcáreas tuvieron una importante presencia dentro de la comunidad, las macroalgas carnosas superaron sus coberturas. Asimismo, en nuestro análisis de correlaciones incluso se observó una asociación negativa constante entre ambos grupos, por lo que esto pudiera estar apoyando la idea de que existe una interacción de competencia entre ellas.

En cuanto al tapete algal y el coral blando, registramos valores entre el 3 % y el 16 % y entre 0.7 % y 24 % respectivamente. De la misma manera que las macroalgas calcáreas también se encontraron semejanzas con las coberturas reportadas en otras investigaciones de ambos grupos (González-Gómez et al., 2018; Suchley y Álvarez-Filip, 2018; Caballero-Aragón et al., 2020). Los corales blandos y el tapete algal forman parte de la comunidad bentónica y sus funciones ayudan a crear un equilibrio ecológico (Brandl et al., 2019). Sin embargo, bajo ciertas condiciones ambientales y biológicas, también pueden convertirse en organismos dominantes dañinos que perjudican la integridad del ecosistema (McCook, 1999; Norström et al., 2009; Lacey et al., 2013; Renfro y Chadwick, 2017). En nuestros resultados sus coberturas no fueron abundantes pero sí superaron la cobertura de los corales. El exceso de sus abundancias pueden originar estados alternativos y con su persistencia en el tiempo un cambio de fase (Dudgeon et al., 2010), por lo que es importante seguir monitoreando y controlando sus abundancias.

Las algas coralinas y los corales duros fueron los grupos menos abundantes dentro de la comunidad bentónica. La tendencia de la cobertura de corales desde 1980 es una disminución (Contreras-Silva et al., 2020), y aunque algunos estudios han demostrado una ligera pero significativa recuperación de la cobertura posterior al evento de blanqueamiento en 2005 y hasta 2016 (Contreras-Silva et al., 2020; Elías-Ilosvay et al., 2020; Souter et al., 2020), recientemente se ha registrado una disminución desde el 2018 (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2018; Caballero-Aragón, 2020; McField et al., 2020).

En el CM actualmente es raro observar coberturas coralinas mayores a 50 % dentro de las comunidades arrecifales, mientras que coberturas aproximadas de 40 % se suelen reportar en un grupo reducido de

sitios donde existen altas abundancias de especies constructoras de arrecife, mayor biomasa de peces y con menores influencias antropogénicas (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2018). En este trabajo la cobertura de los corales varió entre 0.7 % y 5 %, cifras que, comparadas con años anteriores, son bajas. Caballero-Aragón et al. (2020) reportaron valores de coberturas de entre 6 % y 25% en Ixlaché y Jardines. En otros sitios arrecifales de PNAPM las coberturas de coral han variado entre 10 % y 40 %, y de entre 4 % y 40 % en Akumal, el Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (PNIMCN) o el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) (Lancey et al., 2013; Carriquiry et al., 2014; Renfro y Chadwick, 2017; Gress et al., 2018; Martínez-Resendis et al., 2020; Estrada-Silva et al., 2021). En algunos sitios arrecifales adyacentes a la isla de Cozumel se reportaron coberturas menores a 0.8 % y los autores señalan que el impacto del exceso de sedimentación y contaminación producido por la construcción de la gran terminal de cruceros, dañó gravemente la salud de los corales (Gress et al., 2018). Sin embargo, esta zona no es objeto de protección ni forma parte de un ANP y su degradación era esperada.

La zona norte del CM, donde se ubican Jardines e Ixlaché, cuenta con el mayor desarrollo urbano, de infraestructura hotelera y, por lo tanto, de turismo en toda la región (Bozec et al., 2008; Figueroa-Zavala et al., 2015; Hernández-Terrones et al., 2015). El incremento de actividades antropogénicas es una de las principales causas de que los corales se sigan manteniendo con bajas coberturas dentro de la comunidad, que no alcancen recuperarse totalmente y en consecuencia las macroalgas carnosas sean los organismos dominantes (Suchley y Álvarez-Filip, 2018).

El CM es una reserva de la biosfera que cuenta con varias ANP, cada una regulada y protegida bajo un Programa de Manejo (CONANP, 2018). La mayoría de estos Programas regulan las actividades de buceo, navegación, anclaje de embarcaciones, pesca comercial y de autoconsumo, la extracción y perturbación de organismos marinos y terrestres, entre otros. Sin embargo, los Programas no alcanzan a incorporar estrategias para mitigar las amenazas provenientes del continente. Por ejemplo, no contemplan el efecto de la falta de cobertura universal para el tratamiento de las aguas residuales y contaminantes que entran a la zona costera mediante descargas submarinas de agua subterránea (SGD siglas en inglés). Se ha demostrado que la SGD constituyen una vía directa para que se produzcan altas concentraciones de nutrientes en los arrecifes (Rosado-Torres et al., 2019; Silbiger et al., 2020). Junto con ello, el dragado y la sedimentación provocada por la construcción de muelles y hoteles (Jones et al., 2015), y el descuido por parte de turistas que no alcanza a ser controlado por el guía durante actividades de buceo (Lyons et al., 2015; Cerutti-Pereyra et al., 2022), son factores locales que limitan e impiden la reproducción, el crecimiento y la recuperación de los corales.

Las abundancias de las algas coralinas (CCA siglas en inglés) en nuestro trabajo se mantuvieron dentro de los rangos reportados en otros sitios. Sin embargo, Dean et al. (2015), demostraron que sus abundancias pueden abarcar coberturas mayores a 30 %, pero se ven afectadas por la mala calidad de agua de la zona costera y como consecuencia, disminuyen hasta un 10 %. Históricamente, este grupo solían ser ignorado, excluido y algunas veces mal categorizado dentro de las investigaciones del bentos (Littler y Littler, 2013). Por ello, no existe una línea base real ni una tendencia sobre sus abundancias dentro del arrecife, por lo que es muy probable que los registros actuales sean inciertos y las comparaciones entre arrecifes carezcan de solidez (Littler y Littler, 2013). Las coberturas registradas en este trabajo reflejan que, al igual que los corales, este grupo de algas se ven afectadas gravemente por las consecuencias de un mal manejo de las actividades antropogénicas. Su importancia dentro del arrecife es vital, ya que ayudan a cimentar fragmentos de carbonato, producen señales químicas que promueve el asentamiento de las larvas de corales y contribuyen a la rigidez y dureza del marco arrecifal (Weiss y Martindale, 2017; Siboni et al., 2020). Una adecuada cobertura de CCA es una de tantas variables necesarias para la recuperación de los corales, por lo que es necesario seguir buscando estrategias para revertir el cambio de fase en estos arrecifes.

4.2 Identificación de las especies de la familia Dictyotaceae

Se identificó un total de cinco especies, las cuales dos correspondieron al género *Dictyota*, dos al género *Dictyopteris* y una al género *Canistrocarpus*.

Se evaluaron y se midieron los caracteres morfológicos que comúnmente se utilizan para distinguir a las especies Dictyotaceae, pero aún así la identificación de los individuos fue complicada y en algunos casos confusa. Por ejemplo, en los ejemplares de *C. cervicornis* el talo no mostró una forma de ramificación cervicornia (*C. cervicornis* f. *cervicornis*) o recurveada (*C. cervicornis* f. *pseudohamata*) tan evidente, que es una característica ampliamente reconocida en la especie (De Clerck y Coppejeans, 1997; De Clerck et al., 2006). Asimismo, no se observaron ramificaciones apicales donde se suele distinguir una rama terminal más corta y curva, no existieron proliferaciones o pelos feofíceos en la superficie del talo y los ápices no tenían una forma aguda (De Clerck y Coppejeans, 1997; De Castro y De Paula, 2001; De Clerck et al., 2006). Sin embargo, el tamaño del talo, el tipo de hábito y el tipo de ramificación coincidió con algunos individuos reportados por Lozano-Orozco (2016) y Uitzil-Castañeda (2018) en la costa de Veracruz y Quintana Roo respectivamente.

A diferencia de lo que se conoce de la especie, en este trabajo *C. cervicornis* presentó iridiscencia. Se ha mencionado que la iridiscencia es un rasgo muy valioso en las algas, ya que sirve como mecanismo de defensa contra depredadores o que incluso está relacionado con los niveles de metabolitos secundarios (Chandler et al., 2017).

D. pinnatifida por su parte, coincidió con la morfología previamente reportada para la zona (Lozano-Orozco, 2016; Uitzil-Castañeda, 2018), aunque en Venezuela (Solé y Foldats, 2003) y en algunos sitios del Mar Caribe la especie se ha observado con ápices agudos y con talos de mayor altura (De castro y de Paula, 2001; Lozano-Orozco, 2016). Inicialmente, *D. pinnatifida* y *C. cervicornis* fueron confundidas con *Dictyota bartayresiana* debido a que ambas especies tienen ángulos apicales del mismo tamaño y sus formas basales son similares, particularmente cuando los talos son jóvenes y no han alcanzado un completo desarrollo (De Clerck y Coppejeans, 1997; Ramseyer et al., 2021).

Las evidencias de estos análisis sugieren que, hasta la fecha, la determinación de las especies mediante el uso de caracteres morfológicos puede ser arriesgado debido a la alta plasticidad de la familia. La plasticidad fenotípica es la capacidad que tiene un genotipo para producir distintos fenotipos cuando se expone a diferentes condiciones ambientales (Yñiguez et al., 2015), y debido a esto, la información que ya se ha generado de las especies en ocasiones presenta incongruencias y diferencias entre sitios geográficos. Se ha mencionado que los tipos de ramificación del talo y de los ápices en algunos géneros de la familia, como *Dictyota* y *Canistrocarpus*, está controlado tanto por la luz, los nutrientes y por la base del talo (Bogaert et al., 2020). Los arrecifes coralinos son ecosistemas muy dinámicos y experimentan cambios de oleaje, temperatura, salinidad, nutrientes y calidad de agua (Brown, 1997), por lo tanto, es posible que la morfología de las especies encontradas en este trabajo difieran en algunos caracteres con los reportados en otros arrecifes o en las mismas zonas del CM.

Los análisis moleculares nos ayudan a dilucidar este tipo de dudas taxonómicas. En este trabajo se utilizaron los marcadores moleculares *psbA* y *rbcl*. Se escogieron estos marcadores porque se ha demostrado que los genes del genoma cloroplástico resuelven las relaciones filogenéticas de las especies de la familia Dictyotaceae (Bringloe et al., 2020). Estos genes cuentan con un fácil alineamiento, tasas de sustitución óptimas y poca variación en sus pares de bases (Lee y Bae, 2002; Bittner et al., 2008; De Clerck et al., 2006; Tronholm et al., 2013; Patwardhan et al., 2014; Lozano-Orozco et al., 2015, 2016; Lopes-Filho et al., 2017; Küpper et al., 2019). Las secuencias obtenidas de *C. cervicornis* y *D. pinnatifida* pudieron ser comparadas dentro de una amplia base de datos. Las secuencias de la base de datos que compartieron un 100 % de

identidad con estas especies fueron obtenidas en sitios dentro del Caribe, que es una región que comparte similitudes en condiciones ambientales y oceanográficas.

Las especies 3, 4 y 5 que fueron *D.c.f ciliolata*, *D. c.f plagiogramma* y *D. c.f justii* mostraron características morfológicas más evidentes y claras con las reportadas en trabajos de la zona (Mendoza-González y Mateo-Cid, 2005), por lo que su identificación fue menos compleja. Sin embargo, de acuerdo a la plasticidad que presenta la familia, consideramos que en futuros trabajos estas especies también deberían someterse a análisis moleculares.

4.3 Abundancia de las especies de la familia Dictyotaceae

De acuerdo con la hipótesis, se esperaba encontrar altas abundancias y riqueza de especies de la familia Dictyotaceae en el arrecife Ixlaché durante la temporada de lluvias. Aunque ciertamente se registraron más especies durante esta temporada, las abundancias fueron más altas en la temporada climática de secas y únicamente *C. cervicornis* fue dominante.

El mayor número de especies encontradas durante la temporada de lluvias, cuando se presentan condiciones climáticas de verano, es un resultado previamente reportado en algunos trabajos del CM (Mendoza-González y Mateo-Cid, 1992; Mendoza-González et al., 2007; Mateo-Cid et al., 2019). Sin embargo, la dominancia de *C. cervicornis* durante todo el periodo de muestreo y en ambos arrecifes, fue una situación de la que existe pocos antecedentes.

Canistrocarpus cervicornis en México se distribuye en bahías de Baja California Sur, del Pacífico y con mayor frecuencia en la Península de Yucatán (Figura 17) y se reporta que es una especie con preferencias estacionales tanto cálidas como templadas (Lirman y Bibler 2000; Ateweberhan et al., 2005; Sangil et al., 2013; Hernández-Fernández et al., 2016; De Széchy et al., 2017; De paula et al., 2020). Actualmente, no se dispone de información sobre sus características ecológicas y de sus abundancias en la región del CM. Sin embargo, en otros hábitats que no son arrecifes, como litorales costeros, se han reportado abundancias en términos de coberturas menores al 10 %. Estas cifras son pequeñas comparadas con las reportadas en nuestros resultados, las cuales alcanzaron coberturas de 35 % a 46 % en la temporada de lluvias y de 66 % a 68 % durante la temporada de secas, siendo más alta en la temporada de secas en el arrecife Ixlaché.

Asimismo, considerando que en general una cobertura de macroalgas carnosas mayor al 15 % dentro de un arrecife representa una alta abundancia (Bruno et al., 2014), nuestros resultados demuestran que *C. cervicornis* es una macroalga dominante y con altas abundancias en los arrecifes Ixlaché y Jardines.



Figura 17. Distribución de *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota pinnatifida* y *Dictyopteris c.f. plagiogramma* en México. Información recuperada del Sistema de información del banco de genes del IPK Gatersleben (GBIS/I)

La abundancia de la especie en términos de biomasa se presentaron entre 18 gr/m² a 197 gr/m² en peso seco y de 182 gr/m² hasta 1330 gr/m² en peso húmedo, siendo más alta durante la temporada de secas en el arrecife Jardines. En otros países existe una clasificación que determina que una cantidad de biomasa de macroalgas carnosas en peso seco por debajo 100 gr/m² y peso húmedo por debajo de 700 gr/m², refleja un estado de salud aceptable en los ecosistemas, en donde no se ve afectada la calidad del agua y no se presentan daños a otros organismos (Sfrido et al., 1991; Scanlan et al., 2007; Bona, 2006; Gleen et al., 2014). Nuestros resultados superan el límite propuesto por estos autores durante la temporada de secas, por lo que, además de la cobertura, estos valores de biomasa también están reflejan el estado de degradación en los arrecifes Ixlaché y Jardines.

Por lo tanto, se debería seguir un monitoreo y una evaluación sobre cómo las cifras de esta especie afectan el estado de salud arrecifal. Los resultados de las correlaciones entre estos dos indicadores ecológicos demostraron que existe poca asociación entre ellos, pero una alta y significativa relación entre la biomasa húmeda y seca. Utilizar tanto las coberturas como las biomásas para estimar las abundancias de las macroalgas carnosas, puede darnos resultados más precisos.

Canistrocarpus cervicornis es una macroalga que produce específicamente esqueletos diterpénicos de dolastano y secodolastano (Chen et al., 2018). Se ha reportado que estos metabolitos afectan negativamente las funciones básicas de algunos herbívoros al disuadir, por ejemplo, la alimentación del gasterópodo *Astraea latispina* (Perreira et al., 2000), del erizo de mar *Lytechinus variegatus* (Bianco-Miguel et al., 2010), inhibir sus tasas de fecundidad (Ortíz-Ramírez et al., 2013), inhibir la herbivoría del pez *Zebrasoma flavescens* (Wylie y Paul, 1988) y ocasionar estrés metabólico o incluso la muerte del pez *Carassius auratus* (De Lara-Isassi et al., 2000). Este tipo de estrategia pueden estar contribuyendo en gran medida al éxito de su supervivencia y reproducción dentro de estos arrecifes (McCook et al., 2001), convirtiéndola en un organismo muy competitivo y dominante.

En el mismo sentido, su capacidad para reproducirse mediante la fragmentación vegetativa, es otra de las alternativas que la especie puede estar ejerciendo en los ecosistemas arrecifales del CM. Algunas variables que promueven este tipo de reproducción son las mordeduras accidentales de los organismos herbívoros y la acción del fuerte oleaje. El fuerte oleaje inicialmente produce una reducción de las poblaciones del alga al arrancar o remover sus talos del sustrato, pero deja a su vez muchos fragmentos pequeños flotando a la deriva que posteriormente se asientan y recuperan rápidamente la población (Herren et al., 2006; Yñiguez et al., 2015). Esta es una situación usualmente reportada en los arrecifes de Florida con el género *Dictyota* (Beach y Walters, 2000; Vroom et al., 2005) en donde se ha observado un incremento sustancial de su abundancia, y podría ser una respuesta de lo que está sucediendo también en los arrecifes del CM.

En nuestro trabajo, aunque *C. cervicornis* fue el organismo con mayor abundancia en ambos arrecifes, durante la temporada de lluvias registramos una abundancia más bajas en comparación con la temporada de secas. Esto fue un resultado que tampoco era esperado, pues gran parte de las investigaciones sugieren que el alga se favorece en condiciones climáticas de verano, cuando existe mayor irradiación solar y altas temperaturas. Recientemente, se ha demostrado que el aumento de la temperatura y la disminución del pH en los océanos favorece su crecimiento, sus tasas fotosintéticas y su metabolismo secundario (Olsen et al., 2015; Del Monaco et al., 2017; Hernández et al., 2018; Zweng et al., 2018; Burnham et al., 2021; Page et al., 2021). Por lo tanto, la causa de su baja abundancia en verano pudo estar más asociada a que

en los meses de esta temporada, se presentaron vientos fuertes debido a la formación de ondas tropicales, tormentas y huracanes cercanos a la costa de Quintana Roo. Estas condiciones de fuerte oleaje pudo resultar en la supresión de sus abundancias durante los meses de la temporada de lluvias y en la producción de una gran cantidad de fragmentos pequeños que se observaron en los sitios de muestreo, pero promovieron la recuperación de la población en los meses posteriores.

El incremento de la abundancia de la especie también puede incrementar a su vez la producción y liberación de metabolitos primarios como el carbono orgánico disuelto. El exceso de este fotosintato alimenta a las comunidades microbianas, las cuales en sus procesos de respiración producen hipoxia y evitan la recuperación de los corales, produciendo un efecto de retroalimentación positiva que indirectamente mantienen el dominio de la macroalga en los arrecifes estudiados y reprime el crecimiento de los corales (Mueller et al., 2017). Asimismo, se ha demostrado que sus metabolitos secundarios presentan una variación cualitativa y cuantitativa en función de los patrones de distribución geográfica (De Araujo et al., 2018), las condiciones ambientales asociadas (Del Monaco et al., 2017) y la interacción con otros organismos. Por lo tanto, su capacidad para dirigirlos de acuerdo a sus necesidades de supervivencia, es otra de las posibles causas de su dominancia en estos arrecifes coralinos.

En cuanto al resto de las especies la familia Dictyotaceae, *D. pinnatifida* estuvo presente durante la temporada de lluvias con una cobertura promedio del 8 % y abundancias menores a 14 gr/m². En listados florísticos de México se ha registrado solamente la Península de Yucatán (Figura 17). Sus abundancias registradas durante el periodo de estudio en este trabajo demuestran que no es un alga dominante y no representan hasta el momento una amenaza para los arrecifes. Sin embargo, se ha señalado que esta especie crece como un alga epífita sobre otras macroalgas carnosas o calcáreas, que tiene una alta capacidad de matar en pocos días el tejido coralino de *Montastraea faveolata* (Wolf et al., 2012) y que sus, al igual que *C. cervicornis*, extractos lipofólicos reducen la supervivencia y el reclutamiento de las larvas del coral *Porites astreoides* (Paul et al., 2011). Por lo que es importante seguir monitoreando sus abundancias en los arrecifes del CM

D. c.f. plagiogramm contribuyó con la menor abundancia (< 4 %) durante la temporada de lluvias dentro de la comunidad bentónica. El género *Dictyopteris* incluye alrededor de 20 especies que se distribuyen en aguas templadas y tropicales, y se caracterizan por tener un nervio central con estructuras reproductivas dentro de soros (Sansón et al., 2002; Mendoza-González y Mateo-Cid, 2005; De Castro y de Paula, 2006). *D. c.f. plagiogramm* a nivel mundial se ha reportado en España (Sansón et al., 2002), Madagascar, algunos sitios del Pacífico (Russo y Brock, 2005), Brasil (De Castro y De Paula, 2006), entre otros. En México se ha

registrado solamente en sitios de la Península de Yucatán y el Golfo de México (Figura 17) y tampoco se dispone de estudios sobre sus abundancias o ecología en arrecifes, pero sí en algunos litorales rocosas. Por ejemplo, Russo y Brock (2005) registraron coberturas entre el 10 % y 45 % en sitios de Hawaii y en Brasil algunos autores reportaron que el alga puede llegar a colonizar el sustrato mientras no exista la presencia de *Sargassum stenophyllum*, por lo que su capacidad para dominar no es tan efectiva y termina siendo desplazada por organismos (De Eston y Bussab, 1990).

4.4 Escenarios y trabajos futuros sobre *C. cervicornis* en el ecosistema arrecifal

Los arrecifes Ixlaché y Jadines de la costa norte de Quintan Roo, y muy seguramente el resto de los sistemas arrecifales del CM, están dominados por la macroalga parda *C. cervicornis*. A partir de nuestros resultados, las investigaciones futuras en estos arrecifes deberían dirigirse hacia el conocimiento de la fisiología de esta macroalga. Es necesario evaluar cómo sus compuestos orgánicos influyen en diferentes especies de corales, en los organismos herbívoros de la zona y la influencia de las concentraciones de nutrientes combinados con efectos de irradiancia, temperatura, pH y la dinámica del agua en sus funciones básicas y secundarias. El propósito es seguir encontrando soluciones que ayuden a contrarrestar sus abundancias para que los corales recuperen sus tasas de acreción, su resiliencia y los cambios de fase puedan revertirse.

La futura predicción para el 2100 de las concentraciones de CO₂, la temperatura y el pH (IPCC, 2013), ofrecen un escenario ideal para que la abundancia del alga continúe incrementando y los corales disminuyendo. Los arrecifes coralinos se benefician de los actuales Planes de Manejo al protegerlos directamente de las amenazas antropogénicas (actividades recreativas) e indirectamente al incrementar las poblaciones de peces herbívoros (Suchley y Álvarez-Filip, 2018). Sin embargo, las macroalgas carnosas siguen persistiendo y aumentando en los arrecifes, por lo que es necesario reevaluar las estrategias y las acciones de gestión en ellos.

Capítulo 5. Conclusiones

La estructura de la comunidad bentónica en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y secas estuvo compuesta por altas coberturas de organismos detractores (algas carnosas, calcáreas, tapete algal y coral blando) y bajas coberturas de organismos promotores (coral duro y algas coralinas). Los arrecifes se encuentran en una condición ambiental degradada.

Las macroalgas carnosas fue el grupo más abundante dentro de la comunidad bentónica en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y secas. Durante la temporada de secas sus coberturas incrementaron en ambos arrecifes.

Existió una correlación alta y significativa entre las macroalgas carnosas, las macroalgas calcáreas y el tapete algal durante la temporada de lluvias y secas.

El análisis morfológico y el análisis molecular demostraron que las especies identificadas coinciden con *Canistrocarpus cervicornis* y *Dictyota pinnatifida*. Las especies *Dictyota* c.f. *ciliolata*, *Dictyopteris* c.f. *plagiogramma* y *Dictyopteris* c.f. *justii* se identificaron únicamente mediante características morfológicas.

Existió mayor riqueza de especies de la familia Dictyotaceae durante la temporada de lluvias en Ixlaché, pero la abundancia fue más alta durante la temporada de secas en el arrecife Ixlaché y Jardines, y abarcó una sola especie.

C. cervicornis fue el alga más abundante dentro de la familia Dictyotaceae en el arrecife Ixlaché y Jardines durante la temporada de lluvias y secas. *D. pinnatifida* y *Dictyopteris* c.f. *plagiogramma* fueron las especies con menores abundancias y solo se registraron durante temporada de lluvias. *D. c.f. ciliolata* y *D. c.f. justii* solamente se registraron en un cuadrante durante la temporada de lluvias.

Existió una correlación alta y significativa entre los indicadores de biomasa húmeda y biomasa seca durante la la temporada de lluvias y secas en el arrecife Ixlaché y Jardines

Literatura citada

- AGRRA, 2022. Coral reefs monitoring. Ocean Research, Education Foundation, Inc. y AGRRA. Recuperado el 18 de junio de 2022, de <https://www.agrra.org/>
- Alfonso, Y., González-Sánchez, P., Caballero-Aragón, H., Chevalier, P., Díaz-Larrea, J. y Cabrera, R. 2022. Dominant Macroalgae in Bahía de Cochinos, Matanzas, Cuba. *American Journal of Plant Sciences*, 13(06), pp. 797-814. doi: 10.4236/ajps.2022.136054
- Álvarez-Filip, L. y Gil, I. 2006. Effects of Hurricanes Emily and Wilma on coral reefs in Cozumel, Mexico. *Coral Reefs*, 25(4), pp. 583-583. doi: 10.1007/s00338-006-0141-6
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M. y Watkinson A. R. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society*. doi: 10.1098/rspb.2009.0339
- Álvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Côté, I. M., Watkinson, A. R., y Gill, J. A. 2011. Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), pp. 10. doi: 10.2307/41416650
- Ardisson, P. L., May Kú, M. A., Herrera-Dorantes, M. T. y Arellano-Guillermo, A. 2011. El sistema arrecifal mesoamericano-México: consideraciones para su designación como zona marítima especialmente sensible. *Hidrobiológica*, 21(3), 261-280. Recuperado el 08 de enero de 2021, de <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/760>
- Álvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., y González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*. doi: 10.7717/peerj.8069
- Arredondo-Chávez, A. T., Almazán-Becerril, A., Delgado-Pech, B., Padilla-Sousa, C. y Fernandez-Borja, R. 2017. Evaluación del estado de salud del arrecife Ixlache del Parque Nacional Isla Contoy. Informe técnico N° 6355. CONANP/PROCOCODES, 20 pp.
- Brandt, M., Ruttenberg, B. I., Waara, R., Miller, J., Witcher, B., Estep, A. J. y Patterson, M. 2012. Dynamics of an acute coral Disease outbreak associated with the macroalgae *Dictyota* spp. in Dry Tortugas National Park, Florida, USA. *Bulletin of Marine Science*, 88(4), pp. 1035-1050. doi: 10.5343/bms.2011.1104
- Beach, K. S. y Walters, L. J. 2000. *Dictyota* bloom in florida keys national marine sanctuary: fragments and fouling. *Diving for Science in the 21st Century*, pp. 61-63. Recuperado el 20 de agosto de 2022, de https://www.researchgate.net/publication/292524873_Dictyota_bloom_in_Florida_keys_national_marine_sanctuary_fragments_and_fouling
- Beach, K., Walters, L., Borgeas, H., Smith, C., Coyer, J. y Vroom, P. 2003). The impact of *Dictyota* spp. on *Halimeda* populations of conch reef, Florida Keys. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297(2), pp. 141-159. doi: 10.1016/j.jembe.2003.07.003
- Beach, K. S., Walters, L. J. y Borgeas, H. 2006. Irradiance and nutrient limitation of *Dictyota* spp. populations on Conch Reef, Florida Keys, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. doi: 10.1016/j.jembe.2005.08.010

- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. y Nyström, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), pp. 827-833. doi: 10.1038/nature02691
- Birkeland, C. 2019. Global Status of Coral Reefs: In Combination, Disturbances and Stressors Become Ratchets. *World Seas: An Environmental Evaluation*. doi: 10.1016/B978-0-12-805052-1.00002-4
- Bittner, L., Payri, C. E., Couloux, A., Cruaud, C., De Reviers, B. y Rousseau, F. 2008. Molecular phylogeny of the Dictyotales and their position within the Phaeophyceae, based on nuclear, plastid and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 49(1), pp. 211-226. doi: 10.1016/j.ympev.2008.06.018
- Bianco, É. M., Teixeira, V. L. y Pereira, R. C. 2010. Chemical defenses of the tropical marine seaweed *Canistrocarpus cervicornis* against herbivory by sea urchin. *Brazilian Journal of Oceanography*. doi: 10.1590/S1679-87592010000300004
- Bogaert, K. A., Delva, S., y De Clerck, O. 2020. Concise review of the genus *Dictyota* J.V. Lamouroux. *Journal of Applied Phycology*, 32(3), pp. 1521-1543. doi: 10.1007/s10811-020-02121-4
- Bona, F. 2006. Effect of seaweed proliferation on benthic habitat quality assessed by Sediment Profile Imaging. *Journal of Marine Systems*, 62(3-4), pp. 142-151. doi: 10.1016/j.jmarsys.2006.01.007
- Bozec, Y. M., Acosta-González, G., Núñez-Lara, E. y Arias-González, J. E. 2008. Impacts of coastal development on ecosystem structure and function of Yucatan coral reefs, México. En: *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 18 (18), pp. 691-695. Recuperado el 29 de agosto del 2022, de <https://www.semanticscholar.org/paper/Impacts-of-coastal-development-on-ecosystem-and-of-Bozec/f787eec11eaf97d30e9f3de560b4d6e25b17c737>
- Box, S. J. y Mumby, P. 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*. doi: 10.3354/meps342139
- Burnham, K. A., Nowicki, R. J., Hall, E. R., Pi, J. y Page, H. N. 2022. Effects of ocean acidification on the performance and interaction of fleshy macroalgae and a grazing sea urchin. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. doi: 10.1016/j.jembe.2021.151662
- Brandl, S. J., Rasher, D. B., Côté, I. M., Casey, J. M., Darling, E. S., Lefcheck, J. S., y Duffy, J. E. 2019. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. doi: 10.1002/fee.2088
- Bringloe, T. T., Starko, S., Wade, R. M., Vieira, C., Kawai, H., De Clerck, O., Cock, J. M., Coelho, S. M., Destombe, C., Valero, M., Neiva, J., Pearson, G. A., Faugeron, S., Serrão, E. A. y Verbruggen, H. 2020. Phylogeny and evolution of the brown algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 39(4), pp. 281-321. doi: 10.1080/07352689.2020.1787679
- Brown, B. E. 1997. Adaptations of reef corals to physical environmental stress. *Advances in marine biology*. doi: 10.1016/S0065-2881(08)60224-2
- Brown, K. T., Bender-Champ, D., Hoegh-Guldberg, O. y Dove, S. 2020. Seasonal shifts in the competitive ability of macroalgae influence the outcomes of coral–algal competition. *Royal Society Open Science*. doi: 10.1098/rsos.201797
- Bruno, J. F., Precht, F. W., Vroom, P. S. y Aronson, R. B. 2014. Coral reef baselines: how much macroalgae is natural? *Marine Pollution Bulletin*, 80(1-2), pp. 24-29. doi: 10.1016/j.marpolbul.2014.01.010

- Caballero-Aragón, H., Perera-Valderrama, S., Cerdeira-Estrada, S., Martell-Dubois, R., Rosique de la Cruz, L., Álvarez-Filip, L., Pérez-Cevantes, E., Estrada-Saldívar, N. A. y Andres-Ressler, R. 2020. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity*, 12(7), pp. 272. doi: 10.3390/d12070272
- Carriquiry, J. D., Barranco-Servin, L. M., Villaescusa, J. A., Camacho-Ibar, V. F., Reyes-Bonilla, H. y Cupul Magaña, A. L. 2013. Conservation and sustainability of Mexican Caribbean coral reefs and the threats of a human-induced phase-shift. *Environmental Change and Sustainability*. doi: 10.5772/54339
- Cerutti-Pereyra, F., López-Ercilla, I., Sánchez-Rivera, G., Francisco, V., Arvizu-Torres, X. y Adame-Sánchez, T. 2022. Impact of SCUBA divers on the coral reefs of a national park in the Mexican Caribbean. *Journal of Ecotourism*, 21(1), pp. 71-86. doi: 10.1080/14724049.2021.1922422
- Cetina, P., Candela, J., Sheinbaum, J., Ochoa, J. y Badan, A. (2006). Circulation along the Mexican Caribbean coast. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. doi: 10.1029/2005JC003056
- Contreras-Silva, A. I, Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N. A., Elias Ilosvay, X., Mott, C., Álvarez Filip, L. y Wild, C. 2020. A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific reports*. doi: 10.1038/s41598-020-65801-8
- CONANP. 1997. Programa de Manejo Parque Nacional Isla Contoy. Recuperado el 03 de enero del 2021, de <https://paot.org.mx/centro/ine-semarnat/anp/AN21.pdf>
- CONANP. 2000. Programa de Manejo Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Recuperado el 03 de enero de 2021, de https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/83_libro_pm.pdf
- CONANP. 2015. Parque Nacional Isla Contoy. Programa de Manejo Parque Nacional Isla Contoy. Recuperado el 03 de enero del 2021, de https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/90_libro_pm.pdf
- CONANP. 2018. Reserva de la biosfera Caribe Mexicano. Recuperado el 03 de enero del 2021, de https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5464450&fecha=07/12/2016#gsc.tab=0
- Collado, L., Ortegón, I., Senties, A., Comba, L. y González, J. 1998. Macroalgae of Puerto Morelos reef system, Mexican Caribbean. *Hidrobiológica*, 8(2), pp. 133-143. Recuperado el 11 de junio del 2021, de <https://hidrobiologica.izt.uam.mx/index.php/revHidro/article/view/723>
- Cox, C., Valdivia, A., McField, M., Castillo, K. y Bruno, J. 2017. Establishment of marine protected areas alone does not restore coral reef communities in Belize. *Marine Ecology Progress Series*, 563, pp. 65-79. doi: 10.3354/meps11984
- Chandler, C. J., Wilts, B. D., Brodie, J. y Vignolini, S. 2017. Structural color in marine algae. *Advanced Optical Materials*. doi: 10.1002/adom.201600646
- Chen, J., Li, H., Zhao, Z., Xia, X., Li, B., Zhang, J. y Yan, X. 2018. Diterpenes from the marine algae of the genus *Dictyota*. *Marine Drugs*. doi: 10.3390/md16050159
- D'Archino, R. y Piazzzi, L. 2021. Macroalgal assemblages as indicators of the ecological status of marine coastal systems: a review. *Ecological Indicators*. doi: 10.1016/j.ecolind.2021.107835

- Dean, A. J., Steneck, R. S., Tager, D. y Pandolfi, J. M. 2015. Distribution, abundance and diversity of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 34(2), pp. 581-594. doi: 10.1007/s00338-015-1263-5
- Delgado-Pech, B. 2016. Comunidades de macroalgas en arrecifes coralinos de Quintana Roo: composición taxonómica y patrones de colonización. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C, 113 pp. Recuperado el 23 de septiembre del 2021, de <https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1003/368>
- De Araujo, J. M., Tappin, M. R., da Rocha-Fortes, R., Lopes-Filho, E. A., Salgueiro, F. y De Paula, J. C. 2018. Chemodiversity of the brown algae *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) in tropical and subtropical populations along the southwestern Atlantic coast of Brazil. *Journal of Applied Phycology*, 30(1), pp. 611-618. doi: 10.1007/s10811-017-1249-5
- De Clerck, O. y Coppejans, E. 1997. The genus *Dictyota* (Dictyotaceae, Phaeophyta) from Indonesia in the herbarium Weber-van Bosse, including the description of *Dictyota canaliculata* spec. nov. *Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 42(2), pp. 407-420. Recuperado el 11 de febrero del 2022, de <https://biblio.ugent.be/publication/185829>
- De Clerck, O., Leliaert, F., Verbruggen, H., Lane, C. E., De Paula, J. C., Payo, D. A. y Coppejans, E. 2006. A revised classification of the dictyoteae (dictyotales, phaeophyceae) based on rbc I and 26s ribosomal dna sequence analyses. *Journal of Phycology*, 42(6), pp. 1271-1288. doi: 10.1111/j.1529-8817.2006.00279.x
- De Castro, J. M. y de Paula, E. J. 2001. O gênero *Dictyota* Lamouroux (Dictyotaceae-Phaeophyta) no litoral do Estado de Bahia, Brasil. *Acta Botânica Malacitana*. doi: 10.24310/abm.v26i0.7375
- De Castro, J. M. y de Paula, E. J. 2006. The genus *Dictyopteris* JV Lamour (Dictyotaceae-Phaeophyta) at the state of Bahia, Brazil. *Hidrobiológica*, 16(3), pp. 251-258. Recuperado el 06 de agosto del 2022, de https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S018888972006000300005&script=sci_abstract&tlng=en
- De Eston, V. y Bussab, W. 1990. An experimental analysis of ecological dominance in a rocky subtidal macroalgal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 136(3), pp. 179-195. doi: 10.1016/0022-0981(90)90160-E
- Del Monaco, C., Hay, M. E., Gartrell, P., Mumby, P. J. y Díaz-Pulido, G. 2017. Effects of ocean acidification on the potency of macroalgal allelopathy to a common coral. *Scientific reports*, 7(1), pp. 1-10. doi: 10.1038/srep41053
- De Lara-Isassi, G., Álvarez-Hernández, S. y Collado-Vides, L. 2000. Ichthyotoxic activity of extracts from Mexican marine macroalgae. *Journal of Applied Phycology*, 12(1), pp. 45-52. Recuperado el 20 de agosto del 2022, de <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1008103609841>
- De Paula, J. C., Coracao, A., Lopes-Filho, E. A., Silva, R. P., Santos, L. N. y Carvalho, W. F. 2020. Diversity and turnover in a rocky shore intertidal community of an upwelling region (Arraial do Cabo, Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. doi:10.1590/0001-3765202020181096
- De Széchy, M. T., De Souza Koutsoukos, V. y De Moura Barboza, C. A. 2017. Long-term decline of brown algal assemblages from southern Brazil under the influence of a nuclear power plant. *Ecological Indicators*. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.05.019

- Díaz-Martín, M. A. y Espinoza-Ávalos, J. 2000. Distribution of brown seaweeds (Phaeophyta) in the Yucatán Peninsula, México. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), pp. 279-289. Recuperado el 29 de agosto del 2022, de <https://www.sciencebase.gov/catalog/item/5054080de4b097cd4fcb81d>
- Díaz-Osorio, A. C., Schmitter Soto, J. J., Vega-Zepeda, A. y Espinoza-Tenorio, A. 2022. How effective are marine parks in protecting their coral reef ecosystem? A study case in the Mexican Caribbean. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. doi:10.1002/aqc.3820
- Díaz-Pulido, G. y Garzón-Ferreira, J. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botánica Marina*. doi: 10.1515/BOT.2002.028
- Done, T. J. 1992. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/BF00008211
- Dudgeon, S. R., Aronson, R. B., Bruno, J. F. y Precht, W. F. 2010. Phase shifts and stable states on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. doi: 10.3354/meps08751
- Elías-Ilosvay, X. E., Contreras-Silva, A. I., Álvarez-Filip, L. y Wild, C. 2020. Coral Reef Recovery in the Mexican Caribbean after 2005 Mass Coral Mortality—Potential Drivers. *Diversity*, 12(9), pp. 338. doi: 10.3390/d12090338
- Estrada-Saldívar, N. A., Jordán-Dalhgren, E., Rodríguez-Martínez, R. E., Perry, C. y Álvarez-Filip, L. 2019. Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *Royal Society Open Science*. doi.org/10.1098/rsos.190298
- Ferrari, R., González-Rivero, M., Ortíz, J. C. y Mumby, P. J. 2012. Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs*. doi: 10.1007/s00338-012-0889-9
- Figueroa-Zavala, B., Correa-Sandoval, J., Ruiz-Zárate, M. Á., Weissenberger, H. y González Solís, D. 2015. Environmental and socioeconomic assessment of a poorly known coastal section in the southern Mexican Caribbean. *Ocean & Coastal Management*. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2015.02.010
- Graham, N. y Nash, K. L. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), pp. 315-326. doi: 10.1007/s00338-012-0984-y
- Guiry, M. y Guiry, G. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway (taxonomic information republished from *AlgaeBase* with permission of M.D. Guiry). *Dictyotaceae Lamouroux ex Dumortier, 1822*. Recuperado el 01 de julio 2021 en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=143716> on 2021-07
- Gilmour, J. P., Smith, L. D., Heyward, A. J., Baird, A. H. y Pratchett, M. S. 2013. Recovery of an Isolated Coral Reef System Following Severe Disturbance. *Science*, 340(6128), pp. 69-71. doi: 10.1126/science.1232310
- González-Gómez, R., Briones-Fourzán, P., Álvarez-Filip, L. y Lozano-Álvarez, E. 2018. Diversity and abundance of conspicuous macrocrustaceans on coral reefs differing in level of degradation. doi: 10.7717/peerj.4922
- Guimaraes, M., Zúñiga-Ríos, A., Cruz-Ramírez, C. J., Chávez, V., Odériz, I., van Tussenbroek, B. I. y Silva, R. 2021. The conservational state of coastal ecosystems on the mexican caribbean coast: Environmental guidelines for their management. *Sustainability*. doi: 10.3390/su13052738

- Green, L., Sutula, M. y Fong, P. 2014. How much is too much? Identifying benchmarks of adverse effects of macroalgae on the macrofauna in intertidal flats. *Ecological Applications*, 24(2), pp. 300-314. doi: 10.1890/13-0524.1
- Gress, E., Arroyo-Gerez, M. J., Wright, G. y Andradi-Brown, D. A. 2018. Assessing mesophotic coral ecosystems inside and outside a Caribbean marine protected area. *Royal Society Open Science*, 5(10), pp. 180835. doi: 10.1098/rsos.180835
- Hay, M. 1981. Spatial patterns of grazing intensity on a Caribbean barrier reef: herbivory and algal distribution. *Aquatic botany*. doi: 10.1016/0304-3770(81)90051-6
- Hernández-Fernández, L., Bustamante-López, C. y Dulce-Sotolongo, L. B. 2016. Estado de crestas de arrecifes en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Revista Investigaciones Marinas*. Vol. 36, pp. 79-91. Recuperado el 11 de septiembre del 2022, de https://www.researchgate.net/publication/324898135_ESTADO_DE_CRESTAS_DE_ARRECIFES_EN_EL_PARQUE_NACIONAL_JARDINES_DE_LA_REINA_CUBA
- Hernández, C. A., Sangil, C., Fanai, A. y Hernández, J. C. 2018. Macroalgal response to a warmer ocean with higher CO₂ concentration. *Marine environmental research*. doi: 10.1016/j.marenvres.2018.01.010
- Herren, L.W, Walters, L. J. y Beach, K. S. 2006. Fragment generation, survival, and attachment of *Dictyota* spp. at Conch Reef in the Florida Keys, USA. *Coral Reefs*, 25(2), pp. 287-295. doi: 10.1007/s00338-006-0096-7
- HRI. 2022. Healthy reefs indicators. Healthy Reefs for Healthy People. Consultado el 18 de junio de 2022, de <https://www.healthyreefs.org/cms/es/healthy-reef-indicators/>
- Horta-Puga, G., Tello-Musi, J. L., Córdova, A., Gutiérrez-Carrillo, A., Gutiérrez-Martínez, J. y Morales-Aranda, A. A. 2020. Spatio-temporal variability of benthic macroalgae in a coral reef system highly influenced by fluvial discharge: Veracruz, Gulf of Mexico. *Marine Ecology*. doi: 10.1111/maec.12596
- Hwang, I., Kim, S. y Lee, W. (2005) Polymorphism in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Korea. *Marine Biology*. doi: 10.1007/s00227-005-1623-8
- IPCC, 2013. Climate change 2013: the physical science basis. En: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, Nauels A., Xia, Y., Bex, V. y Midgley, P.M. (Eds.), *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1535. Recuperado el 11 de junio del 2021, de https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/03/WG1AR5_SummaryVolume_FINAL.pdf
- Jones, R., Bessell-Browne, P., Fisher, R., Klonowski, W. y Slivkoff, M. 2016. Assessing the impacts of sediments from dredging on corals. *Marine Pollution Bulletin*, 102(1), pp. 9-29. doi: 10.1016/j.marpolbul.2015.10.049
- Küpper, F. C., Peters, A. F., Kytinou, E., Asensi, A. O., Vieira, C., Macaya, E. C. y De Clerck, O. 2019. *Dictyota falklandica* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae) from the Falkland Islands and southernmost South America. *Phycologia*, 58(6), pp. 640-647. doi: 10.1080/00318884.2019.1648990

- McField, M., Kramer, P., Giró-Petersen, A., Soto, M., Drysdale, I., Craig, N. y Rueda-Flores, M. 2020. Mesoamerican Reef Report Card. Healthy Reefs Initiative. Consultado el 24 de agosto de 2022, de <https://www.healthyreefs.org/cms/es/>
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C. y Hernández-Casas, C. M. 2019. Diversity of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae) of Sian Kaan reserve Biosphere, Mexican Caribbean. *Pakistan Journal of Botany*, 51(1), pp. 361-366. doi: 10.30848/PJB2019-1(40)
- Martínez-Rendis, A., Acosta-González, G. y Arias-González, J. E. 2020. A spatio-temporal long-term assessment on the ecological response of reef communities in a Caribbean marine protected area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(2), pp. 273-289. doi: 10.1002/aqc.3263
- Mendoza-González, A. C. y Mateo-Cid, L. E. 1992. Algas marinas bentónicas de Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Acta Botánica Mexicana*, (19), 37-61. doi: 10.21829/abm19.1992.646
- Monteil, Y., Teo, A., Fong, J., Bauman, A. G. y Todd, P. A. 2020. Effects of macroalgae on coral fecundity in a degraded coral reef system. *Marine pollution bulletin*. doi: 10.1016/j.marpolbul.2020.110890
- Morgulis, A., Coulouris, G., Raytselis, Y., Madden, T. L., Agarwala, R. y Schäffer, A. A. 2008. Database indexing for production MegaBLAST searches. *Bioinformatics*, 24(16), 1757-1764. doi: 10.1093/bioinformatics/btn322
- Mendoza-González, C., Mateo-Cid, L. E., García-López, D. Y., Acosta-Calderón, J. A., Vázquez-Rodríguez, A., Hernández-Casas, C. M., Gerardo, A. y Garduño-Acosta, A. 2016. Marine Seaweed of the Yucatán Peninsula: diversity, economic importance and conservation. In: *Marine benthos: biology, ecosystem functions and environmental impact*. Hauppauge. New York, USA, pp. 39-81. ISBN (electrónico): 9781634849685
- Mendoza-González, A. C. y Mateo-Cid, L. E. 2005. El género *Dictyopteris* JV Lamouroux (Dictyotales, Phaeophyceae) en las costas de México. *Hidrobiológica*, 15(1), pp. 43-63. Recuperado el 11 de agosto del 2022, de https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972005000100004
- McCoy, E. D. y Bell, S. S. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In *Habitat structure*. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-011-3076-9_1
- McCook, L. J. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 18(4), pp. 357-367. Recuperado el 22 de agosto de 2022, de <https://link.springer.com/article/10.1007/s003380050213>
- McCook, L. J., Jompa, J. y Díaz-Pulido, G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4), pp. 400-417. doi: 10.1007/s003380000129
- McManus, J. W. y Polsenberg, J. F. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*, 60(2-4), pp. 263-279. doi: 10.1016/j.pocean.2004.02.014
- Mueller, B., Meesters, E. H. y Van Duyl, F. C. 2017. DOC concentrations across a depth-dependent light gradient on a Caribbean coral reef. *PeerJ*. doi: 10.7717/peerj.3456

- Norström, A. V., Nyström, M., Lokrantz, J. y Folke, C. 2009. Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine ecology progress series*. doi: 10.3354/meps07815
- Lacey, E. A., Fourqurean, J. W. y Collado-Vides, L. 2013. Increased Algal Dominance Despite Presence of *Diadema Antillarum* Populations on a Caribbean Coral Reef. *Bulletin of Marine Science*, 89(2), pp. 603-620. doi: 10.5343/bms.2012.1015
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H. y Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947-2948. doi: 10.1093/bioinformatics/btm404
- Lessios, H. A., Robertson, D. R. y Cubit, J. D. 1984. Spread of *Diadema* Mass Mortality Through the Caribbean. *Science*, 226(4672), pp. 335-337. doi: 10.1126/science.226.4672.335
- Lee, W. y Bae, K. 2002. Phylogenetic relationship among several genera of Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on 18S rRNA and partial *rbcL* gene sequences. *Marine biology*, 140(6), pp. 1107-1115. doi: 10.1007/s00227-002-0799-4
- Littler, M. y Littler, D. 2013. The Nature of Crustose Coralline Algae and Their Interactions on Reefs. En M. A. Lang, R. L. Marinelli, S. J. Roberts, y P. R. Taylor (Eds.), *Research and Discoveries: The Revolution of Science through Scuba*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Estados Unidos. Recuperado el 01 de septiembre del 2021, de <https://repository.si.edu/handle/10088/21634>
- Lirman, D. y Biber, P. 2000. Seasonal dynamics of macroalgal communities of the northern Florida reef tract. *Botánica Marina*. doi: 10.1515/BOT.2000.033
- Littler, M., Taylor, P. y Littler, D. 1983. Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral reefs*, 2(2), pp 111-118. Recuperado el 03 de junio del 2021, de <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02395281>
- Lopes-Filho, E. A., Salgueiro, F., Nascimento, S. M., Gauna, M. C., Parodi, E. R. y Campos De Paula, J. 2017. Molecular evidence of the presence of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales: Phaeophyceae) in Argentina based on sequences from mtDNA and cpDNA and a discussion of its possible origin. *New Zealand Journal of Botany*, 55(3), pp. 293-305. doi: 10.1080/0028825X.2017.1326387
- Lozano-Orozco, J., 2016. El género *Dictyota* (Phaeophyceae: Dictyotales) en el Atlántico mexicano: análisis molecular y morfológico. Tesis de Doctorado, Unidad Iztapalapa División de Ciencias Biológicas y de la Salud, 130 pp. Recuperado el 07 de enero del 2021, de <http://tesiuami.izt.uam.mx/uam/aspum/presentatesis.php?recno=17202&docs=UAMI17202.pdf>
- Lozano-Orozco, J. G. y Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. CDMX, México. 2016. *Dictyota chalcicueyecanensis* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae) in the Gulf of Mexico: Molecular and Morphological Evidence. *Hidrobiológica*, 26(2), pp. 225-231. doi: 10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2016v26n2/Lozano
- Lyons, P. J., Arboleda, E., Benkwitt, C. E., Davis, B., Gleason, M., Howe, C., Mathe, J., Middleton, J., Sikowitz, N., Untersteggaber, L. y Villalobos, S. 2015. The effect of recreational SCUBA divers on the structural complexity and benthic assemblage of a Caribbean coral reef. *Biodiversity and Conservation*, 24(14), pp. 3491-3504. doi: 10.1007/s10531-015-1009-2

- Olsen, K., Paul, V. y Ross, C. 2015. Direct effects of elevated temperature, reduced pH, and the presence of macroalgae (*Dictyota* spp.) on larvae of the Caribbean coral *Porites astreoides*. *Bulletin of Marine Science*. 91(2), pp. 255-270. doi: 10.5343/bms.2014.1050
- Ortíz-Ramírez, F. A., Aparecida-Vallim, M., Negrão-Cavalcanti, D. y Laneuville-Teixeira, V. 2013. Effects of the secondary metabolites from *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotales, Phaeophyceae) on fertilization and early development of the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(2), pp. 296-304. doi: 10.3856/vol41-issue2-fulltext-8
- Page, H. N., Hewett, C., Tompkins, H. y Hall, E. R. 2021. Ocean acidification and direct interactions affect coral, macroalga, and sponge growth in the Florida Keys. *Journal of Marine Science and Engineering*. doi.org/10.3390/jmse9070739
- Patwardhan, A., Ray, S. y Roy, A. 2014. Molecular Markers in Phylogenetic Studies-A Review. *Journal of Phylogenetics y Evolutionary Biology*. doi: 10.4172/2329-9002.1000131
- Paul, V. J., Kuffner, I. B., Walters, L. J., Ritson-Williams, R., Beach, K. S. y Becerro, M. A. 2011. Chemically mediated interactions between macroalgae *Dictyota* spp. and multiple life-history stages of the coral *Porites astreoides*. *Marine Ecology Progress Series*. doi: 10.3354/meps09032
- Pendleton, L. H., Hoegh-Guldberg, O., Langdon, C. y Comte, A. 2016. Multiple Stressors and Ecological Complexity Require a New Approach to Coral Reef Research. *Frontiers in Marine Science*. doi: 10.3389/fmars.2016.00036
- Pereira, R. C., Cavalcanti, D. N. y Teixeira, V. L. 2000. Effects of secondary metabolites from the tropical Brazilian brown alga *Dictyota menstrualis* on the amphipod *Parhyale hawaiiensis*. *Marine Ecology Progress Series*. doi: 10.3354/meps205095
- Pérez-Cervantes, E., Navarro-Espinoza, E., Estrada-Saldívar, N. A., Espinosa-Andrade, N., Melo-Merino, S., Rivas Soto, M. y Álvarez Filip, L. 2017. Estado de conservación de los arrecifes de coral de la Península de Yucatán. *GreenPeace*. doi: 10.13140/RG.2.2.16755.63526
- Piñón-Gimate, A. y Collado-Vides, L. 2008. Macroalgal distribution in a Mexican Caribbean reef. En: *Proceedings 11th International Coral Reef Symposium*. Florida, USA. HCNSO, Nova Southeastern University, pp. 678-682. Recuperado el 08 de septiembre del 2022, de https://www.researchgate.net/publication/267026403_Macroalgal_distribution_in_a_Mexican_Caribbean_Reef
- PROMOBI. 2015. Monitoreo de los Arrecifes Coralinos del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Informe técnico N°1. PROMOBI, 134 pp.
- Quan-Young, L. I., Díaz-Martín, M. A. y Espinoza-Ávalos, J. 2004. Floristics, cover, and phenology of marine macroalgae from Bajo Pepito, Isla Mujeres, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 75(1), pp. 11-25. Recuperado el 14 de julio del 2021, de https://www.researchgate.net/publication/233693122_Floristics_cover_and_phenology_of_marine_macroalgae_from_Bajo_Pepito_Isla_Mujeres_Mexican_Caribbean
- Quan-Young, L. I., Díaz-Martín, M. A. y Espinoza-Ávalos, J. 2006. Algas epifitas de Bajo Pepito, Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 54(2), pp. 317-328. Recuperado el 14 de julio del 2021, de https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442006000200009

- Ramseyer, T. N., Tronholm, A., Turner, T., Brandt, M. E. y Smith, T. B. 2021. Elevated nutrients and herbivory negatively affect Dictyota growth dynamics. *Marine Ecology Progress Series*. doi: <https://doi.org/10.3354/meps13788>
- Renfro, B. y Chadwick, N. E. 2017. Benthic community structure on coral reefs exposed to intensive recreational snorkeling. *PLOS ONE*. doi: 10.1371/journal.pone.0184175
- Renken, H., Mumby, P. J., Matsikis, I. y Edwards, H. J. 2010. Effects of physical environmental conditions on the patch dynamics of *Dictyota pulchella* and *Lobophora variegata* on Caribbean coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. doi: 10.3354/meps08441
- Rioja-Nieto, R. y Álvarez-Filip, L. 2018. Coral reef systems of the Mexican Caribbean Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin* doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.07.005
- Rosado-Torres, A. A., Mariño-Tapia, I. y Acevedo-Ramírez, C. 2019. Decreased Roughness and Macroalgae Dominance in a Coral Reef Environment with Strong Influence of Submarine Groundwater Discharges. *Journal of Coastal Research*. doi: 10.2112/SI92-003.1
- Russo, A. y Brock, R. 2005. A survey of selected coral and fish assemblages near the waianae ocean outfall, Oahu, Hawaii, 2004. Informe técnico N°C00983. Water Resources Research Center, 30 pp. Recuperado el 26 de agosto del 2022, de <https://www.nodc.noaa.gov/archive/arc0045/0084515/1.1/data/odata/Waianae2010%20Coral%20and%20Fish%20FINAL-01.pdf>
- Sangil, C., Sansón, M., Clemente, S., Afonso Carrillo, J. y Hernández, J. C. 2014. Contrasting the species abundance, species density and diversity of seaweed assemblages in alternative states: Urchin density as a driver of biotic homogenization. *Journal of sea research*. doi:10.1016/j.seares.2013.10.009
- Sansón, M., Reyes, J., Afonso-Carrillo, J. y Muñoz, E. 2002. Sublittoral and deep-water red and brown algae new from the Canary Islands. *Botánica Marina*. doi: 10.1515/BOT.2002.005
- Saunders, G. W. 2005. Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical transactions of the Royal Society: Biological sciences*, 360(1462), pp. 1879-1888. doi: 10.1098/rstb.2005.1719
- Secq, M. P., Goër, S. L., Stam, W. T. y Olsen, J. L. 2006. Complete mitochondrial genomes of the three brown algae (Heterokonta: Phaeophyceae) *Dictyota dichotoma*, *Fucus vesiculosus* and *Desmarestia viridis*. *Current genetics*, 49(1), pp. 47-58. doi: 10.1007/s00294-005-0031-4
- Siboni, N., Abrego, D., Puill-Stephan, E., King, W. L., Bourne, D. G., Raina, J. B., Seymour, J. R. y Harder, T. 2020. Crustose coralline algae that promote coral larval settlement harbor distinct surface bacterial communities. *Coral Reefs*, 39(6), pp. 1703-1713. doi: 10.1007/s00338-020-01997-5
- Silberfeld, T., Leigh, J. W., Verbruggen, H., Cruaud, C., de Reviers, B. y Rousseau, F. 2010. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): investigating the evolutionary nature of the brown algal crown radiation. *Molecular Phylogenetic*. doi: 10.1016/j.ympv.2010.04.020
- Silbiger, N. J., Donahue, M. J. y Lubarsky, K. 2020. Submarine groundwater discharge alters coral reef ecosystem metabolism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rspb.2020.2743

- Solé, M. A. y Foldats, E. 2003. El género *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales) en el Caribe Venezolano. *Acta Botánica Venezolana*, 26(1), pp. 41-82. Recuperado el 11 de junio del 2022, de https://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0084-59062003000100003
- Souter, D., Planes, S., Wicquart, J., Logan, M., Obura, D. y Staub, F. 2020. Status and trends of coral reefs of the Caribbean region: Status of Coral Reefs of the World 2020. International Coral Reef Initiative, 25 pp. Recuperado el 16 de agosto del 2021, de <https://www.unep.org/resources/status-coral-reefs-world-2020>
- Suchley, A. y Álvarez-Filip, L. 2018. Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conservation Letters*. doi: 10.1111/conl.12571
- Scanlan, C. M, Foden, J., Wells, E. y Best, M. A. 2007. The monitoring of opportunistic macroalgal blooms for the water framework directive. *Marine Pollution Bulletin*, 55(1-6), pp. 162-171. doi: 10.1016/j.marpolbul.2006.09.017
- Sfriso, A., Raccanelli, S., Pavoni, B. y Marcomini, A. 1991. Sampling strategies for measuring macroalgal biomass in the shallow waters of the Venice lagoon. *Environmental Technology*, 12(3), pp. 263-269. doi: 10.1080/09593339109385004
- Tamura, K., Stecher, G. y Kumar, S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*. doi: 10.1093/molbev/msab120
- Titlyanov, E. A., Yakovleva, I. M. y Titlyanova, T. V. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342(2), pp. 282-291. doi: 10.1016/j.jembe.2006.11.007
- Theophilus, T., Vieira, C., Culioli, G., Thomas, O. P., Antoine-De Ramon, N. Y., Andréfouët, S., Lydiane M., Oayru, C. E. y Zubia, M. 2020. Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) species from French Polynesia: current knowledge and future research. *Advances in Botanical Research*. doi: 10.1016/bs.abr.2019.12.001
- Tronholm, A., Sanson, M., Afonso-Carrillo, J., Verbruggen, H. y de Clerck, O. 2010. Niche partitioning and the coexistence of two cryptic *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae) species from the Canary Islands 1. *Journal of Phycology*, 46(6), pp. 1075-1087. doi: 10.1111/j.1529-8817.2010.00912.x
- Tronholm, A., Afonso-Carrillo, J., Sansón, M., Leliaert, F., Fernández-García, C. y De Clerck, O. 2013. Taxonomy of the *Dictyota ciliolata*-*crenulata* complex (Dictyotales, Phaeophyceae). *Phycologia*, 52(2), pp. 171-181. doi: 10.2216/12-005.1
- Uitzil-Castañeda, D. 2018. Evaluación de la diversidad de especies del género *Dictyota* mediante un análisis morfológico y morfométrico. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C, 223 pp. Recuperado el 19 de noviembre del 2020, de <https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1003/1186>
- Veiga, P., Rubal, M., Vieira, R., Arenas, F. y Sousa-Pinto, I. 2013. Spatial variability in intertidal macroalgal assemblages on the North Portuguese coast: consistence between species and functional group approaches. *Helgoland Marine Resource*. doi: 10.1007/s10152-012-0315-2
- Vidal-Marques, L., Villaca, R. y Crespo-Pereira, R. 2006. Susceptibility of macroalgae to herbivorous fishes at Rocas Atoll, Brazil. *Botánica Marina*. doi: 10.1515/BOT.2006.049

- Vroom, P., Walters, L., Beach, K., Coyer, J., Smith, J., Abgrall, M., Byron D., DeAngelis, K., Konar, B., Liss, J., Okano, R., Roberts, C., Herren, L., Woo, M. y Smith, C. 2005. Hurricane-induced propagation and rapid regrowth of the weedy brown alga *Dictyota* in the Florida Keys. *Florida Scientist*, 68 (3), pp. 161-74. Recuperado el 05 de agosto del 2022, de <https://www.jstor.org/stable/24321163>
- Wei T, Simko V (2021). R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92). Recuperado el 29 de agosto del 2021, de <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/corrplot.pdf>
- Weiss, A. y Martindale, R. C. 2017. Crustose coralline algae increased framework and diversity on ancient coral reefs. *PLOS ONE*. doi: 10.1371/journal.pone.0181637
- Wilkinson C. 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, 296 pp. Recuperado el 11 de junio del 2021, de <https://gcrmn.net/>
- Wolf, A. T. 2012. The role of macroalgae and the corallivorous fireworm *Hermodice carunculata* on coral reef resilience in the Caribbean. Tesis de Doctorado. Universidad de Bremen, Alemania. 125 pp. Recuperado el 24 de septiembre del 2022, de <https://media.suub.uni-bremen.de/handle/elib/418>
- Wylie, C. R. y Paul, V. J. 1988. Feeding preferences of the surgeonfish *Zebrasoma flavescens* in relation to chemical defenses of tropical algae. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 45(1), pp. 23-32. Recuperado el 19 de agosto del 2022, de <https://www.int-res.com/articles/meps/45/m045p023.pdf>
- Yñiguez, A. T., McManus, J. W. y Collado-Vides L. 2015. Consequences of morphological plasticity and fragmentation on space occupation of coral reef macroalgae. *Ecological Modelling*. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.04.024
- Yoon, H. S., Hackett, J. D. y Bhattacharya, D. 2002. A single origin of the peridinin- and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. Department of Biological Sciences and Center for Comparative Genomics, University of Iowa, USA. doi: 10.1073/pnas.172234799
- Zhang, Z., Schwartz, S., Wagner, L. y Miller, W. 2000. A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational biology*, 7(1-2), 203-214. doi: 10.1089/106652700500814

