

El Colegio de la Frontera Sur

Montaje de macroalgas sobre tres especies de corales
en el Caribe mexicano

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Neidy Pauline Cetz Navarro

2008

DEDICATORIA

A mis amores bellos: Jade y Julio

Mis otros amores: Mis padres y hermanas (Mapy y Teté)

A todas las personas que me ayudaron para llegar a esta meta

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Julio Espinoza Avalos, por instruirme y guiarme.

A mi comité tutelar, por ayudarme en la realización de esta tesis. Al Dr. Abel Sentíes Granados, por su paciencia, enseñanzas y amistad; al Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet, por su ayuda y valiosos comentarios; y al Dr. Julio Espinoza Avalos, por todos sus consejos académicos.

A la Fam. Cetz Navarro, por darme todo su apoyo y ayuda en todos los aspectos.

A la Fam. Canché Canché, Doña Eli, Don Esteban, Vasti y Aarón, por todo su cariño y ayuda, sobre todo a Jade.

A la familia Navarro Mena, mis abuelos, tíos y primos. A Rosita Caballero.

A la Dra. Lizette I. Quan Young, por enseñarme y apoyarme en la identificación de especies de algas y ayudarme al inicio con los análisis estadísticos.

Al Biól. Humberto Bahena-Basave, por las fotografías obtenidas durante el trabajo de campo.

A la Dra. Hilda León Tejera, por ayudarme con la identificación y la corroboración de los géneros de cianobacterias.

Al Dr. Pablo Jorgensen, por su valiosa ayuda en la mayor parte de los análisis estadísticos.

A Martín Marrufo Puc, la Biól. Bárbara Reveles González, José Enrique Castro Gutiérrez, Humberto Bahena-Basave y Julio Espinoza Avalos, por su gran ayuda en el trabajo de campo.

Al personal de la Reserva de la Biosfera Bancho Chinchorro y del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, por todas las facilidades para realizar este trabajo: a la M. C. María del Carmen García Rivas, el Biól. Wady Hadad, la Biól. Bárbara Reveles, El Capi José y Doña Tana.

Gracias por esperarme y por su amistad a Vasti, Lely, Will, Pato y Mary Pavón; de igual forma, agradezco la amistad de Ligia, Patty, Laura Ch., Rosy, Iván, Luis Fernando, Laura C., Holger, Jorge, Roberto, Beto, Jacobo, Gabriel, Gaby, José, Guille, Mayra, Marina, Magda... También, a mis compañeros Adriel, Jaime, Heinner, Alfredo, Candelario y Gustavo.

A Luis Alberto Hernández May, por su gran ayuda para ingresar los ejemplares de macroalgas y cianobacterias al Herbario CIQR de ECOSUR.

A Holger Weissenberger por enseñarme a elaborar el mapa del área de estudio.

A los doctores David González Solís y Gerald A. Islebe, por el préstamo de un microscopio, y al Dr. Héctor Hernández, por facilitar su cámara para la obtención de fotografías en Banco Chinchorro.

A Magda Hernández por su ayuda y paciencia en los trámites administrativos del posgrado.

A los profesores de la Maestría de ECOSUR, por su labor en la formación de gente productiva.

Agradezco al CONACYT, por la beca (202980) que me dio la oportunidad de estudiar y de conocer otros horizontes, al financiar mi educación y darme un sustento económico. A través del programa de Apoyo Complementario a Proyectos de Investigación Científica para Investigadores, el CONACYT también apoyó el proyecto “Montaje de macroalgas sobre tres especies de coral del Caribe mexicano”, con número S53215-Q y a cargo del Dr. Julio Espinoza Avalos, con lo cual fue posible llevar a cabo mi tesis. Mil gracias.

CONTENIDO

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
Cambio de fase: de corales a macroalgas	6
Causas de la degradación de los arrecifes coralinos	8
Mecanismos de competencia de las macroalgas contra los corales	10
Montaje: un nuevo mecanismo de competencia de las macroalgas hacia los corales ...	11
OBJETIVOS	13
Generales	13
Particulares	13
HIPÓTESIS DE TRABAJO	14
MATERIALES Y MÉTODOS	14
Área de estudio	14
Descripción breve de las especies de corales	16
Diseño de muestreo	17
Análisis estadísticos	20
RESULTADOS	21
Porcentaje de colonias montadas (V1)	21
Proporción media del montaje (V2) y proporción media de la afectación (V3)	23
Especies de algas que participan en el montaje de las tres especies de corales (V4)	26
a) Composición general de las especies de macroalgas y cianobacterias (P, A y E)	26
b) Composición de las macroalgas principales (P) y acompañantes (A)	27
DISCUSIÓN	30
CONCLUSIONES	38
LITERATURA CITADA	39
ANEXO 1	47
Especies de macroalgas y cianobacterias involucradas en el montaje de <i>A. tenuifolia</i> ,	47
<i>M. complanata</i> y <i>P. porites</i> en Banco Chinchorro y Xcalak, México	
APÉNDICE	52
Artículo (Coral Reefs)	52

RESUMEN

Los arrecifes coralinos del mundo, especialmente los del Mar Caribe y particularmente del Caribe mexicano, están degradándose a una tasa alarmante, convirtiéndose en arrecifes dominados por macroalgas. A pesar de ello, los mecanismos que utilizan las macroalgas para competir con los corales no han sido estudiados suficientemente. Esta insuficiencia ha dificultado distinguir a dos mecanismos de competencia, el sobrecrecimiento y el montaje que se presenta aquí por primera vez: en el primero las algas generalmente matan el tejido coralino que colonizan, mientras que en el segundo solo lo hacen parcialmente, aunque lo afectan de varias formas. En este estudio se comparó el montaje de macroalgas en tres especies de corales (*Agaricia tenuifolia*, *Millepora complanata* y *Porites porites*) en un sitio con alta (Banco Chinchorro) y en otro con baja (Xcalak) perturbación humana del Caribe mexicano. Las especies de macroalgas que participaron en el montaje fueron categorizadas como principales (P), acompañantes (A) y epífitas (E), y se integraron en dos grupos de composición, P-A y general (todas). El montaje de macroalgas sobre los corales se presentó con mayor frecuencia en el sitio con perturbación humana alta, y tuvo una mayor afectación en las colonias coralinas de menor tamaño. La proporción del tejido coralino afectado dependió de la proporción de la colonia montada por las macroalgas. Tanto la composición de P-A como la general fueron diferentes entre sitios y similares entre especies de corales. La actual dominancia de arrecifes algales se puede extender temporalmente en el Caribe mexicano si las condiciones que favorecen al montaje y a otros mecanismos de competencia algas-corales se siguen presentando. La frecuencia de colonias con montaje puede ser una rápida medida adicional a los programas de monitoreo para evaluar la condición de salud de los arrecifes que presenten ese mecanismo de competencia.

INTRODUCCIÓN

El objetivo de este trabajo fue registrar al montaje como un nuevo mecanismo o proceso que utilizan las macroalgas para competir por recursos (*e.g.*, espacio y luz) con corales. A la vez, contrastar el montaje con otro mecanismo de competencia entre algas y corales reconocido en la literatura, el sobrecrecimiento. Para exponer el problema de investigación, primeramente se da el contexto en el cual se presentan los mecanismos de competencia algas-corales, incluyendo las principales causas que están provocando un cambio de fase (de arrecifes dominados por corales a dominados por algas) en los arrecifes coralinos del mundo.

Cambio de fase: de corales a macroalgas

Los arrecifes coralinos son ecosistemas marinos importantes por ser altamente biodiversos, productivos, con una estructura comunitaria compleja (Szmant, 2002), y de gran valor comercial y estético (Hughes, 1994; Pandolfi *et al.*, 2005). Actualmente, los arrecifes coralinos están siendo degradados a una tasa alarmante (Szmant, 2002; Pandolfi *et al.*, 2003), pasando de una fase donde las colonias coralinas son dominantes a otra donde las algas crecen sobre de ellas y el sustrato es dominado por macroalgas (Hughes, 1994; Jackson *et al.*, 2001; Diaz-Pulido y McCook, 2002). Aunque los corales tienen la capacidad de recuperarse ante los disturbios naturales o antropogénicos por medio de diferentes mecanismos, como su capacidad reproductiva (Hughes, 1994), existen diversas causas por las cuales su resiliencia es rebasada y la cobertura de las algas llega a predominar sobre la cobertura de los corales vivos (Szmant, 2002; Bellwood *et al.*, 2004). Este cambio de fase, de arrecifes dominados por corales a dominados por algas (Fig. 1), está considerado como la consecuencia del grado alarmante de la degradación de los arrecifes (Hughes, 1994; Diaz-Pulido y McCook, 2002; Pandolfi *et al.*, 2005).

La degradación de los arrecifes coralinos se presenta en diferentes grados a lo largo del mundo, aunque los de la cuenca del Mar Caribe son los más afectados (Pandolfi *et al.*, 2003). Por ejemplo, la cobertura coralina en el Caribe ha disminuido de aproximadamente un 50 % en 1970 a un 10 % en el 2001, sugiriendo la existencia de un patrón a nivel regional en el deterioro de los arrecifes (Gardner *et al.*, 2003). Aunque la tasa de degradación en la mayoría de los arrecifes del Caribe se ha incrementado en años recientes (Szmant, 2002; Gardner *et al.*, 2003), en algunos

(como en sitios de Jamaica y Florida) la cobertura coralina se ha incrementado (Edmunds y Carpenter, 2001; Gardner *et al.*, 2003; Idjadi *et al.*, 2006). Para el caso de los arrecifes de Jamaica, la causa de la recuperación de la población de corales se ha asociado al incremento de la población del erizo *Diadema antillarum* Philippi (Edmunds y Carpenter, 2001), especie que estuvo ausente en todo el Caribe por más de dos décadas debido a la muerte masiva que ocurrió en 1983-1984 (Lessios *et al.*, 1984; Carpenter y Edmunds, 2006).

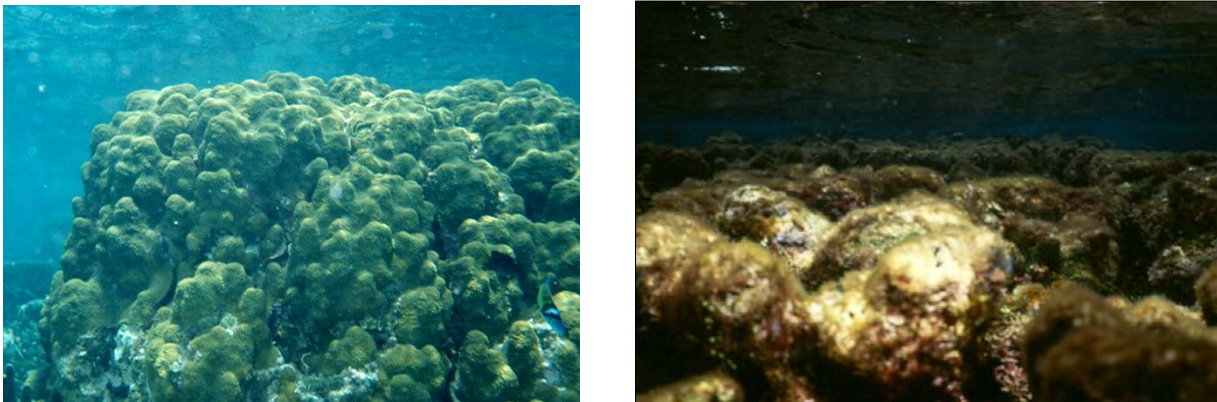


Figura 1. Cambio de fase en la parte sur del Caribe mexicano, de arrecifes dominados por corales (foto izquierda) a dominados por algas (foto derecha). Fotos de H. Bahena-Basave.

Los arrecifes del Caribe mexicano también muestran condiciones preocupantes de degradación. Por ejemplo, Ruiz-Zárate *et al.* (2003) evaluaron la cobertura viva de corales escleractinios a 10 m de profundidad en ocho arrecifes en Quintana Roo, y encontraron que se redujo de ~25 % a ~12 % en casi una década. Además, ellos determinaron que los sitios con mayor (Xcalak) y menor (Mahahual) mortalidad de tejido coralino vivo estaban en la parte sur del estado. En otro estudio realizado en la parte sur de Quintana Roo, Bastida-Zavala *et al.* (2000) reportaron que un sitio de Mahahual, a menos de 2 m de profundidad, presentó una muy baja cobertura de coral vivo (11.5 %). Bajo estas condiciones, las macroalgas fueron muy abundantes.

Causas de la degradación de los arrecifes coralinos

Las causas que propician la degradación de los arrecifes coralinos son un tema en debate (Hughes *et al.*, 1999; Lirman, 2001; Pandolfi *et al.*, 2003; McManus y Polsenberg, 2004; Aronson y Precht, 2006; Mora, 2008), aunque las que se mencionan frecuentemente en la literatura son la sobrepesca, el enriquecimiento del agua por nutrientes, el blanqueamiento y las enfermedades emergentes en los corales. Sin embargo, también existen otras causas que llegan a afectar severamente a sistemas arrecifales locales, como el dragado, la sedimentación, el cambio del uso del suelo, la disminución en la calidad del agua, la pérdida de biodiversidad especialmente de grupos funcionales críticos (*e.g.*, herbívoros) y los huracanes (Hughes, 1994; Hayes y Goreau, 1998; Jackson *et al.*, 2001; Diaz-Pulido y McCook, 2002; Szmant, 2002; Pandolfi *et al.*, 2003; Bellwood *et al.*, 2004). Así, enseguida se abordarán someramente las causas que globalmente son consideradas como importantes en la degradación de los arrecifes coralinos.

La sobrepesca de grandes peces predadores ha reducido su biomasa como al 10 % de sus niveles preindustriales y ha tenido repercusiones ecológicas en todas las regiones costeras del mundo (Myers y Worm, 2003). En sistemas arrecifales (incluyendo los de Belice), la pesca excesiva ha provocado que se pierda uno de los más reconocidos patrones en ecología: la relación entre la riqueza de especies con respecto al área (Tittensor *et al.*, 2007). La sobrepesca se considera una de las causas principales del incremento de la abundancia de las algas en los arrecifes, la cual ha sido más severa a partir del siglo XX (Jackson, 1997; Jackson *et al.*, 2001). La disminución de la presión por parte de los peces y otros herbívoros (*e.g.*, *D. antillarum*) favorece el cambio de fase, ya que la producción de algas excede la capacidad de carga de la comunidad que las consume (Williams y Polunin, 2001; Szmant, 2002). Jackson *et al.* (2001) propusieron dos corolarios de la sobrepesca: que históricamente ha precedido a otros disturbios humanos (como la contaminación, la destrucción de hábitats, brote de enfermedades, etc.), y que frecuentemente es una pre-condición para que ocurran otros eventos deletéreos en ecosistemas marinos, como la eutrofización y el brote de enfermedades.

El enriquecimiento del agua por nutrientes favorece el aumento en la abundancia de las macroalgas, ya que las fertiliza (McCook, 1999). Ese desequilibrio perjudica a los corales que compiten por espacio con las algas, las cuales incrementan su abundancia bajo esa condición. La

fertilización del agua también puede modificar la fisiología de los corales, como en su tasa de extensión esquelética o la calcificación, la densidad de las zooxantelas, la división celular y el grosor del tejido (Szmant, 2002). Cabe hacer notar que dentro de las mismas algas existen diversas respuestas al incremento de nutrientes, ya que las algas filamentosas de tapete incrementan su abundancia, mientras que las algas coralinas disminuyen (Szmant, 2002; Gorgula y Connell, 2004). Por otra parte, existen ejemplos donde el enriquecimiento de nutrientes no pudo demostrarse como la causa de deterioro arrecifal (Thacker *et al.*, 2001; Szmant, 2002).

Los eventos de blanqueamiento coralino a nivel global y regional, provocados principalmente por anomalías de temperatura e incrementos en la radiación solar (Brown, 1997; Anthony *et al.*, 2007), han sido caracterizados como disparadores de mortalidad masiva coralina y como origen del cambio de fase a gran escala (Diaz-Pulido y McCook, 2002). De hecho, los resultados de cualquier disturbio sobre los arrecifes coralinos pueden ser exacerbados por el blanqueamiento (Szmant, 2002; ver abajo). Su consecuencia es disminuir la cobertura coralina e incrementar la de las algas, y es dependiente de la intensidad y duración del blanqueamiento. Además, se ha observado que el grado de blanqueamiento influye en la recuperación del coral y en el ensamblaje sucesional de las algas que crece sobre ellos (Diaz-Pulido y McCook, 2002). Dentro de los arrecifes coralinos más afectados por el blanqueamiento se encuentran algunos de la Gran Barrera Arrecifal, en Australia (Diaz-Pulido y McCook, 2002; Bellwood *et al.*, 2004), y los de Jamaica, en el Mar Caribe (Hughes, 1994; Szmant, 2002).

Las enfermedades emergentes, provocadas a corales por cianobacterias fotosintéticas y otras bacterias de diversos tipos, incluyendo enterobacterias fecales humanas (Patterson *et al.*, 2002; Ainsworth *et al.*, 2007), son otro de los elementos que contribuye a la degradación de los arrecifes coralinos (Hayes y Goreau, 1998; Williams y Polunin, 2001; Ainsworth *et al.*, 2007). A partir de la década de los noventa aparecieron con mayor frecuencia y rango de distribución, sobre todo en los corales escleractinios. Debido a que hay una relación entre los eventos de blanqueamiento y los brotes de enfermedades, Patterson *et al.* (2002) sugirieron que la incidencia de ambos eventos se incrementará en el futuro. Aunque los corales tienen diferentes mecanismos de defensa, éstos pueden ser ineficaces frente al incremento de enfermedades que ha ocurrido en los últimos años (Hayes y Goreau, 1998; Nugues *et al.*, 2004a). Por su parte, las macroalgas

también generan enfermedades a los corales de manera indirecta, al actuar como vectores de patógenos o al favorecer la actividad bacteriana sobre el tejido coralino a través de sus exudados (Nugues *et al.*, 2004a; Smith *et al.*, 2006).

A pesar de que las causas que provocan la degradación de los arrecifes coralinos pueden variar localmente y de que hay eventos globales que favorecen ese deterioro, la búsqueda de soluciones para revertir el declive de los arrecifes coralinos debe aceptar la idea de que las causas son múltiples e interactivas, y en un momento dado tomar en cuenta simultáneamente todas las causas posibles para un sitio dado (Pandolfi *et al.*, 2005; Aronson y Pretch, 2006).

Mecanismos de competencia de las macroalgas contra los corales

Las macroalgas utilizan varios mecanismos o procesos para competir por recursos (*e.g.*, espacio y luz) con los corales (Miller y Hay, 1996; McCook *et al.*, 2001; River y Edmunds, 2001; Jompa y McCook, 2003a; Diaz-Pulido y McCook, 2004; Nugues y Szmant, 2006; Box y Mumby, 2007): 1) el sobrecrecimiento vegetativo competitivo, por medio del cual las algas colonizan y recubren lateralmente el tejido coralino vivo y lo matan; 2) la fijación y crecimiento de propágulos planctónicos de macroalgas sobre el tejido coralino vivo; 3) el sombreado, provocado por los talos de las algas, lo cual disminuye la cantidad de luz que reciben los corales y afectan su crecimiento; 4) la abrasión, que produce daño físico al tejido del coral por el constante roce del talo del alga generado por el movimiento del agua; 5) la liberación de compuestos orgánicos (*i.e.*, aleloquímicos), que puede afectar el crecimiento de los corales o producir mortalidad de su tejido coralino; 6) la ocupación primera del sustrato disponible, que evita el reclutamiento de los corales o la extensión de su esqueleto; 7) la reducción del régimen de flujo del agua e incremento en la sedimentación, originado por macroalgas erectas que crecen alrededor de los corales, lo cual engrosa la capa de interfase o zona de mezcla; 8) los exudados de macroalgas, que incrementan la actividad microbiana sobre los corales; 9) el actuar como vectores de microorganismos patógenos para los corales; y 10) el funcionar como sustrato inviable para la sobrevivencia post-reclutamiento de corales, cuando larvas se recluten sobre algas calcáreas efímeras, como del género *Halimeda*.

Por su parte, Diaz-Pulido y McCook (2004), en un contexto de competencia entre algas y corales, consideraron que el remplazo de corales por las algas podía ocurrir a través de tres procesos/mecanismos: los dos primeros señalados antes, además del disturbio, las heridas, el estrés y la mortalidad del tejido coralino, aunque estos eventos (y las enfermedades de los corales) no son mecanismos de competencia entre corales y algas sino *condiciones o elementos* del sistema que favorecen a las algas en la competencia.

Montaje: un nuevo mecanismo de competencia de las macroalgas hacia los corales

En un estudio prospectivo, realizado en Xcalak, Quintana Roo, Hernández-Medina y Espinoza-Avalos (2005) plantearon y bosquejaron un mecanismo o proceso de competencia de macroalgas con corales que no ha sido reconocido como tal en la literatura. Este mecanismo, denominado montaje de aquí en adelante, consiste en lo siguiente: primeramente, las macroalgas se fijan en sustratos adyacentes a pocos centímetros de los corales, *pero no sobre el tejido coralino*; los sustratos pueden ser rocas calcáreas o partes muertas de corales. Luego, en condiciones bajo las cuales las algas son muy abundantes (como ocurre en la parte sur de Quintana Roo), su crecimiento mayormente en grupo permite que lateralmente vayan cubriendo o montándose sobre las colonias coralinas. Desde ese momento, las algas mantienen contacto directo en diferentes puntos y proporciones del tejido coralino, dependiendo de la morfología de las especies que estén montándose sobre los corales. Al separar las macroalgas de los corales, frecuentemente se observa que el montaje afecta y probablemente produce la muerte de una parte del tejido coralino montado, ya que el esqueleto aparentemente no contiene tejido o hay una expulsión considerable de zooxantelas (decoloración parcial o total del tejido) que seguramente estresa las zonas de las colonias que han expulsado zooxantelas (Fig. 2).

Previamente, Jompa y McCook (2003a) presentaron una fotografía donde se observa a la rodofita *Hypnea pannosa* J. Agardh montando al coral *Porites cylindrica* Dana; sin embargo, ellos consideraron que los mecanismos potenciales de competencia entre ambos organismos fueron la abrasión y el sobrecrecimiento, y concluyeron que el alga no tuvo un impacto importante en la mortalidad del tejido ni en el crecimiento coralino, probablemente porque el alga es translúcida; también mencionaron que la estructura ramificada del coral probablemente daba refugio a la macroalga, para evitar la herbivoría. De manera similar, Nugues y Szmant (2006)

consideraron como sobrecrecimiento al montaje de *Halimeda opuntia* (L.) J.V. Lamour. sobre *Porites astreoides* Lamarck y *Montastraea annularis* J. Ellis y Sol., que mostraron en algunas de las fotografías incluidas en su estudio.

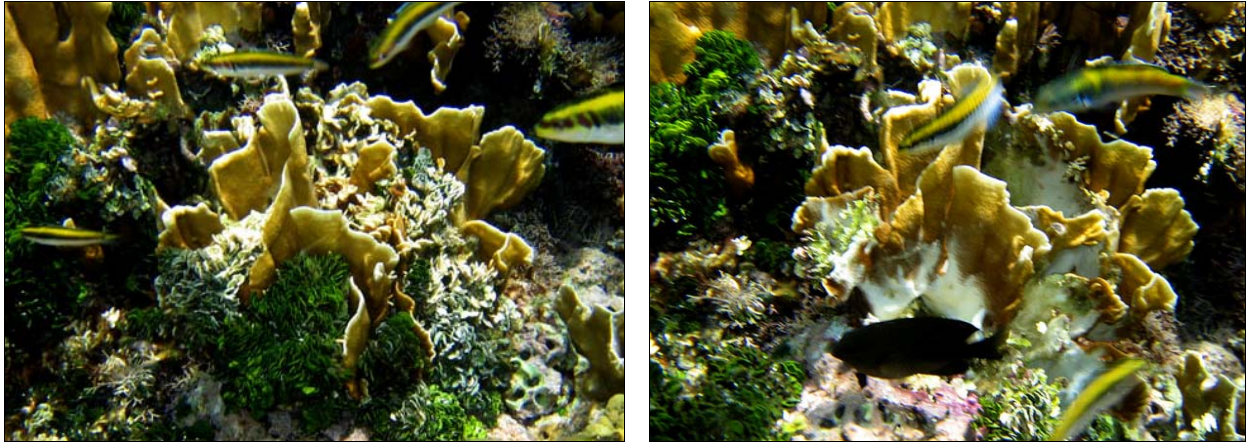


Figura 2. Montaje (foto izquierda) de *Halimeda opuntia* sobre *Millepora complanata*. Notar (foto derecha) la afectación del alga verde en la base del coral (blanqueamiento y muerte del tejido) cuando es removida. Fotos de H. Bahena-Basave.

Hernández-Medina y Espinoza-Avalos (2005) reportaron que *Agaricia tenuifolia* Dana, *Millepora complanata* Lamarck y *Porites porites* Pallas fueron las especies de corales que aparentemente tuvieron mayor porcentaje de colonias con montaje de macroalgas en la zona sur del Caribe mexicano. Sin embargo, es probable que la composición de especies y el grado de afectación de las macroalgas que se montan sobre esas tres especies de corales sea diferente, ya que el resultado de la competencia puede variar especialmente con la historia de vida y la estructura de ambos tipos de organismos (McCook *et al.*, 2001), y a que los corales tienen diferentes habilidades contra las macroalgas y viceversa. Por ejemplo, cuando dos especies de *Agaricia* y *Porites* diferentes a las de este estudio (*A. agaricites* L. y *P. astreoides* Lamarck) interactuaron con el alga parda *Lobophora variegata* (J.V. Lamour.) Womersley y E.C. Oliveira, la primera fue competitivamente inferior que la segunda especie contra el alga (Nugues y Bak, 2006), mientras que dos especies de algas (*Lyngbya bouillonii* Hoffmann y Demoulin y *Dictyota*

dichotoma (Hudson) Lamour.) afectaron de formas diferentes al coral *P. lutea* Edwards y Haime (Titlyanov *et al.*, 2007).

Es importante reconocer y obtener información sobre el montaje de algas, sumado al de los otros procesos de competencia entre macroalgas y corales, porque en conjunto su entendimiento puede ayudar a interpretar, predecir y manejar el cambio de fase corales-algas (McCook *et al.*, 2001) que está ocurriendo principalmente en los arrecifes del Caribe. Esa información también puede ser útil porque puede ofrecer alternativas para tomar medidas de conservación y protección para los sistemas arrecifales del Caribe mexicano, ya que son recursos naturales fundamentales para sostener la economía de la región y del país.

OBJETIVOS

Generales:

1. Generar conocimiento sobre el montaje, un mecanismo de competencia entre macroalgas y corales que no ha sido reconocido como tal en la literatura mundial, pero que se presenta comúnmente en especies de corales en el Caribe mexicano.
2. Comparar el montaje de macroalgas sobre tres especies de corales entre Xcalak y Banco Chinchorro; la segunda localidad con un mejor grado de conservación que la primera.

Particulares:

1. Determinar el porcentaje de colonias de las tres especies de corales que presentan montaje de macroalgas en los dos sitios de estudio.
2. De las colonias con presencia de montaje en cada especie de coral, obtener la proporción media de la colonia que es montada, y de esa parte, la proporción media de la colonia que es afectada por las macroalgas.
3. Determinar la composición de especies de macroalgas que montan a las tres especies de corales, y definir si existe especificidad hacia los corales que montan.
4. Establecer si entre los dos sitios de estudio hay diferencias significativas entre las variables del montaje que se medirán.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Las hipótesis de trabajo son que, con relación a Banco Chinchorro, en Xcalak: a) se presentará un mayor porcentaje de colonias con montaje de macroalgas, y b) de las colonias de corales montadas, las macroalgas tendrán una mayor proporción media montada y una mayor proporción media afectada; además, c) la proporción media montada y la proporción media afectada serán diferentes entre especies de corales, d) la composición de especies de macroalgas que se montan en cada especie de coral y entre sitios serán diferentes, y e) habrá especificidad, en cuanto a que algunas especies de algas se montarán a una especie de coral y no a las otras.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los dos sitios de estudio se ubicaron en la parte posterior de la barrera arrecifal, en la zona sur de Quintana Roo. El primero, Xcalak, forma parte de un arrecife costero, paralelo a la costa, y está ubicado dentro del Parque Nacional “Arrecifes de Xcalak” (PNAX) en las coordenadas 18° 15' 39" N, 87° 49' 32" O (Fig. 6). El PNAX colinda con el Parque Nacional y Reserva Marina “Bacalar Chico”, en Belice, y está ubicado en su territorio limítrofe con México. La distancia de la línea de costa a la cresta arrecifal es de ~1000 m (Google Earth, 2008). De acuerdo con el censo de población de 2005, la población de Xcalak fue de 252 habitantes (INEGI, 2008), aunque a los diversos servicios de hospedaje (hoteles y cabañas) llega una cantidad no estimada de turistas, además de los visitantes que permanecen por un día.

El segundo sitio, San Andrés, forma parte de un arrecife de plataforma en forma de atolón, y está localizado dentro de la Reserva de la Biosfera “Banco Chinchorro” (RBBC), al este de Cayo Centro, en las coordenadas 18° 33' 26" N, 87° 17' 57" O (Fig. 6). La distancia de Cayo Centro a la cresta arrecifal es de ~3200 m (Google Earth, 2008). Por su lejanía con la costa (~35 km), Banco Chinchorro, rodeado de mar abierto, siempre ha recibido un ingreso limitado de visitantes, y sus pobladores (pescadores temporales, el personal de la RBBC y un destacamento

de marinos, todos sin familia) hacen una población de unas pocas decenas de individuos. Este sitio se denominará como Banco Chinchorro de aquí en adelante.

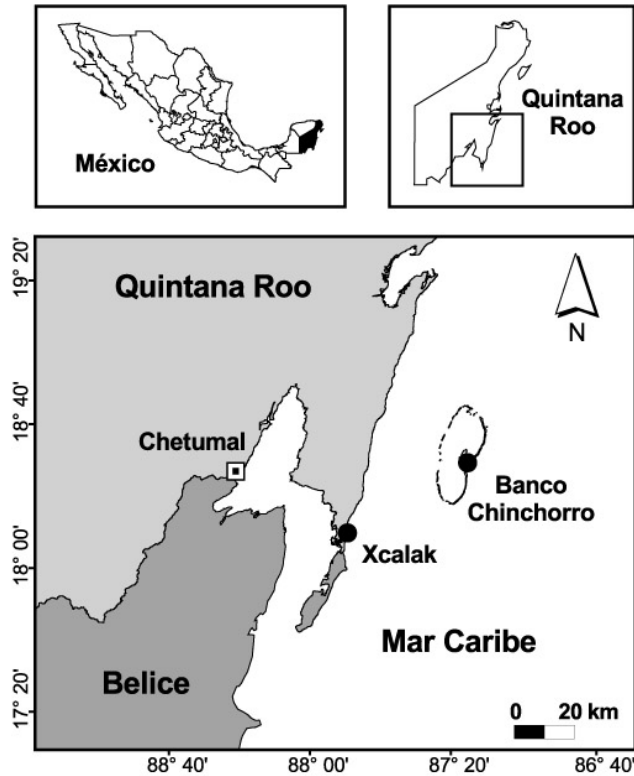


Figura 6. Sitios de estudio en la zona sur del estado de Quintana Roo, México.

Banco Chinchorro es un sitio con menor perturbación humana que Xcalak. Esto se vio reflejado en una serie de variables del ecosistema medidas en 2004-2005 y reportadas por García-Salgado *et al.* (2006). Por ejemplo, en comparación con Xcalak, Banco Chinchorro presentó: a) mayor cobertura de corales escleractinios (26.6 % vs. 18.8 %), b) menor cobertura de macroalgas (23.0 % vs. 41.2 %), c) mayor proporción entre el porcentaje de cobertura de los principales componentes vivos del arrecife -corales duros, gorgonáceos, esponjas, algas coralinas incrustantes y miléporas- y el porcentaje de la cobertura de algas (2.0 vs. 0.9), y d) mayor densidad de reclutas de peces (~83 vs. ~19 ind 100 m⁻²). En general, García-Salgado *et al.* (2006)

establecieron que los sitios arrecifales de Banco Chinchorro presentaron buena condición, mientras que los de Xcalak presentaron estrés o una condición de salud crítica.

Descripción breve de las especies de corales

Millepora complanata forma colonias de frondas verticales y delgadas de superficie lisa (Fig. 3); *Agaricia tenuifolia* también forma colonias arbustivas, con amplias frondas verticales y de grosor delgado, pero con rugosidades o proyecciones irregulares (Fig. 4); *Porites porites* forma colonias ramificadas cilíndricas y sus ramas pueden ser bifurcadas (Fig. 5) (Cairns, 1982). Las dos últimas especies pertenecen al Orden Scleractinia, mientras que *M. complanata* pertenece al Orden Milleporina, que, a diferencia de los escleractinios, carecen de coralitos, pero tienen gastroporos y dactiloporos (Razak y Hoeksema, 2003). *M. complanata* es un hidrocoral heterotrófico, con una ingesta de alimento mayor al de los corales escleractinios, mientras que *P. porites* es considerado completamente autotrófico; es decir, las colonias de *M. complanata* son agresivas químicamente para poder capturar y digerir a las presas (Lewis, 1992). Así, Ibarra-Alvarado *et al.* (2007) encontraron que las toxinas provenientes de los extractos crudos de *M. complanata* tuvieron efectos vasoconstrictores y hemolíticos en ratas. Entonces, las diferencias en morfología, anatomía y potencial químico por parte de las tres especies de corales involucradas en este estudio hacen plausible suponer que la composición de especies y los efectos deletéreos de las macroalgas que los monten serán diferentes.



Figura 3. *Millepora complanata*, con montaje de *Amphiroa fragilissima* y *Lobophora variegata*. Foto de H. Bahena-Basave.



Figura 4. *Agaricia tenuifolia*, con montaje de *Amphiroa tribulus*. Foto de H. Bahena-Basave.



Figura 5. *Porites porites*, con montaje de *Lobophora variegata*. Foto de H. Bahena-Basave.

Diseño de muestreo

En el muestreo se consideraron tres factores en un diseño semi-jerárquico. El primer factor, denominado “sitio”, estuvo conformado por dos niveles que representaron intensidades relativamente diferentes de perturbación humana: alto (Xcalak) y bajo (Banco Chinchorro). El segundo factor, “coral”, incluyó a las tres especies de corales consideradas en este estudio: *Agaricia tenuifolia*, *Millepora complanata* y *Porites porites*. Los niveles (especies de corales) de este factor se cruzaron con los del factor 1 (sitios). El tercer factor, llamado “zona”, fue anidado dentro del factor “sitio”, y estuvo representado por tres zonas seleccionadas aleatoriamente que tuvieron una distancia entre ellas de ~400 m (B1, B2 y B3 y X1, X2 y X3 para Banco Chinchorro

y Xcalak, respectivamente), para saber si existía homogeneidad dentro de cada sitio. En cada zona se realizaron cuatro réplicas (transectos), abarcando un área de 10 m² (5 m de largo x 2 m de ancho), para obtener las variables de los corales y las muestras de algas (Fig. 7).

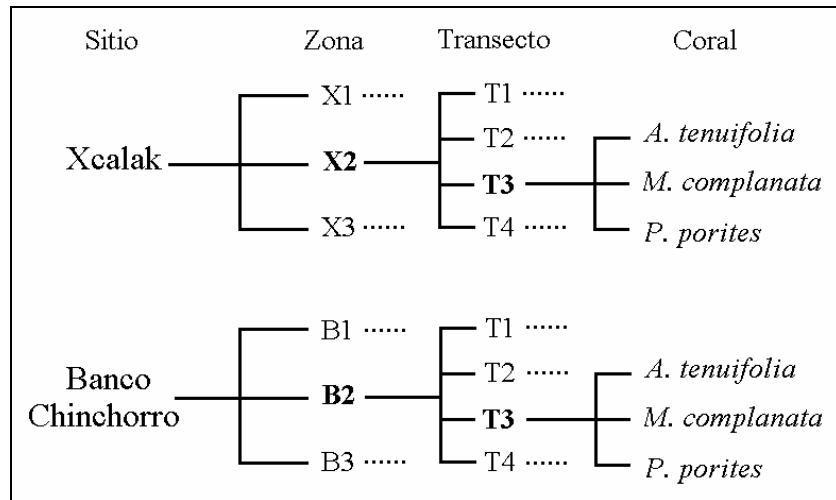


Figura 7. Diseño de muestreo.

Los muestreos en Xcalak y en Banco Chinchorro se realizaron en enero y mayo de 2007, respectivamente. Un par de cabos con boyas y plomos se utilizó para delimitar los extremos de cada transecto. Los cabos tuvieron una serie de cintas plásticas fosforescentes, para ser visibles al momento de recorrer el ancho del transecto con un tubo de PVC de 2 m de largo que se transportaba perpendicularmente al eje del transecto. Las observaciones y mediciones se efectuaron por medio de buceo libre, utilizando en ocasiones (ver enseguida) una regla graduada en milímetros.

En cada transecto se obtuvieron las siguientes variables (V) para cada especie de coral:

- V1. Porcentaje de colonias con presencia de montaje de macroalgas, calculada con relación al total de colonias encontradas en el transecto. Para esta variable se predeterminó observar al menos siete colonias por especie de coral en cada transecto. Cuando ese número de colonias encontradas no fue alcanzado, como ocasionalmente

- ocurrió en Xcalak, entonces fue completado fuera del transecto.
- V2. Proporción media del montaje en las colonias que fueron montadas por macroalgas, calculada con relación a la longitud ocupada por macroalgas y la longitud total de cada colonia, medidas con una regla métrica. Se midieron tres colonias por especie en cada transecto; cuando ese número no se alcanzó (en Xcalak), entonces se midieron colonias que se encontraron fuera del transecto.
 - V3. Proporción media de la afectación de las colonias que son montadas por macroalgas, calculada con relación a la longitud afectada por macroalgas y la longitud total de cada colonia; con igual número de mediciones de colonias que en el caso anterior.
 - V4. Composición de especies de algas que montan a las tres especies de corales, obtenida de una muestra recolectada de cada especie de coral por transecto.

Al final se obtuvieron 72 cálculos o muestras de todas las variables.

Las algas se recolectaron utilizando un cuchillo y se depositaron en bolsas plásticas etiquetadas; después se fijaron en formol al 4 % con agua de mar. Posteriormente se identificaron en el laboratorio, con la ayuda de las claves de Taylor (1960), Humm y Wicks (1980), Schneider y Searles (1991) y Littler y Littler (2000). Para la actualización del arreglo sistemático y nomenclatural de las especies se utilizó la publicación de Wynne (2005) y la página electrónica AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2008). Al final, 519 ejemplares en forma de laminillas permanentes, viales y herborizados fueron ingresados al herbario CIQR de ECOSUR.

Las especies de algas fueron categorizadas como principales (P), acompañantes (A) y epífitas (E). Las P y las A fueron macroalgas que se encontraron montándose sobre los corales; las P fueron aquellas que en las muestras eran las únicas especies presentes o las más abundantes, mientras que las A fueron menos abundantes que las P. Las E, que incluyeron macroalgas y cianobacterias, se clasificaron en tres niveles: 1) de primer orden (E1), fueron las que estaban creciendo sobre las macroalgas P y A; 2) de segundo orden (E2), las que estaban creciendo sobre las E1; y 3) de tercer orden (E3), las que crecieron sobre las E2. La composición general de las especies de algas incluyeron las P, A y los tres niveles de E.

Análisis estadísticos

Para evaluar diferencias en el porcentaje de colonias montadas por macroalgas (V1), la proporción media del montaje (V2), la proporción media de la afectación (V3) y la composición (presencia/ausencia) de algas (V4) de los grupos definidos *a priori*, se usó el PERMANOVA (del inglés “permutational multivariate análisis of variance”), un programa de computación para el análisis multivariado de la varianza mediante permutaciones aleatorias (Anderson, 2001). El método permite la partición aditiva de la varianza de diseños complejos, manteniendo la flexibilidad y falta de supuestos, característica de los métodos no-paramétricos (Anderson, 2001; Anderson, 2005). El estadístico de la prueba es un análogo multivariado de la razón F de Fisher, calculado directamente a partir de la matriz de disimilitud de Bray-Curtis de las muestras. Un PERMANOVA anidado de vías fue usado para analizar diferencias en la V1 entre sitios y zonas, como factores fijos. Las zonas fueron anidadas dentro de los sitios. La hipótesis nula de ‘no diferencia’ entre los grupos comparados fue rechazada si el *P*-valor asociado fue ≤ 0.05 . Para obtener un *p*-valor confiable en la prueba global se realizaron 4,999 permutaciones aleatorias (Anderson, 2005). La V2, la V3 y la V4 se analizaron con el PERMANOVA, con los factores sitio y especie de coral. El análisis de la composición de especies de algas que participan en el montaje de las tres especies de corales (V4) se hizo de acuerdo a dos grupos: la composición general (P, A y E) y la composición de P y A.

El PERMANOVA puede ser sensible a diferencias en la variabilidad de la distribución de las muestras entre los grupos comparados, por lo que se usó el programa PERMDISP (del inglés “permutational análisis of multivariate dispersions”) para Windows (Anderson, 2004), el cual hace una prueba de hipótesis comparando la homogeneidad de las distribuciones de las muestras entre grupos, y se determina la naturaleza de su diferencia.

Posteriormente, en la V1 y la V4 se llevaron a cabo dos tipos de análisis en el software PRIMER (del inglés “Plymouth routines in multivariate ecological research”) 6 para Windows (Clarke y Gorley, 2006): a) el escalamiento multidimensional no métrico (MDS) y b) el SIMPER; utilizando para ambos la distancia de Bray-Curtis. El MDS es un análisis gráfico que representa a las muestras como puntos, mostrando su distribución a partir de las distancias relativas entre ellos; cuando los puntos se agrupan, significa que las muestras son similares. El

criterio que utiliza el MDS para saber qué tan fielmente están representadas las muestras es el estrés, que puede ser bajo (< 0.10), medio (entre 0.10 y 0.20) y alto (entre 0.20 y 0.30); mientras más bajo sea, más confiable es la representación espacial de las muestras. El análisis SIMPER identifica las variables (*e.g.*, especies) que principalmente explican las disimilitudes de Bray-Curtis o las distancias Euclidianas observadas entre grupos de muestras, obteniendo el porcentaje de contribución de cada especie en orden descendiente (Clarke y Gorley, 2006).

Para cada especie de coral, por sitio, se graficaron curvas de acumulación de especies, para observar el esfuerzo de muestreo de todas las especies de algas encontradas, sin importar su categorización, utilizando el software PRIMER 6.

Como el grado de afectación probablemente esté directamente relacionado a la extensión proporcional del montaje sobre la colonia coralina, las proporciones media montada y media afectada de cada colonia de coral (V2 y V3) se sometieron a un análisis de covarianza (ANCOVA) de 2-vías (factores= especie de coral y sitio), con la proporción media afectada como variable y la proporción media montada como covariable, usando el software Statistica 6.1 para Windows (StatSoft, 2002). Para la normalidad y la homogeneidad de varianza de los datos se utilizaron las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente.

La correlación de Spearman se utilizó para determinar en las colonias coralinas la relación lineal entre la longitud montada y la longitud afectada por el montaje para los factores sitio y especie de coral. Para este análisis no paramétrico se utilizó el software mencionado anteriormente.

RESULTADOS

Porcentaje de colonias montadas (V1)

Los valores de porcentaje de colonias de corales con presencia de montaje de macroalgas fueron significativamente mayores ($P= 0.001$) en Xcalak que en Banco Chinchorro (Tabla 1), con rangos de 42.8 % a 100.0 % para el primer sitio, y de 25.8 % a 78.6 % para el segundo (Tabla 2). El resultado anterior es consistente, ya que no se encontraron diferencias en la dispersión

multivariada de las muestras entre los grupos comparados (PERMDISP, $P= 0.10$). Las diferencias de montaje entre sitios también quedaron representadas gráficamente (Fig. 8). Los corales *Porites porites* y *Agaricia tenuifolia* diferenciaron el montaje de macroalgas sobre corales entre sitios (análisis SIMPER), ambas especies con porcentajes mayores en Xcalak (Tabla 2).

Con relación a la heterogeneidad espacial interna de los sitios (diferencia entre zonas), el porcentaje de colonias de corales con presencia de montaje de macroalgas fue heterogéneo ($P= 0.003$) entre las zonas de ambos sitios (Tabla 1), resultado consistente según la dispersión multivariada homogénea entre los grupos (PERMDISP, $P= 0.27$). Las especies de corales que marcaron las diferencias de montaje de macroalgas entre las zonas de los sitios (análisis SIMPER) fueron *Millepora complanata* (B2> B3) en Banco Chinchorro, y *M. complanata* (X1> X2, X3) y *P. porites* (X3> X2) en Xcalak (ver Tabla 2). La heterogeneidad entre zonas también quedó representada gráficamente (Fig. 8).

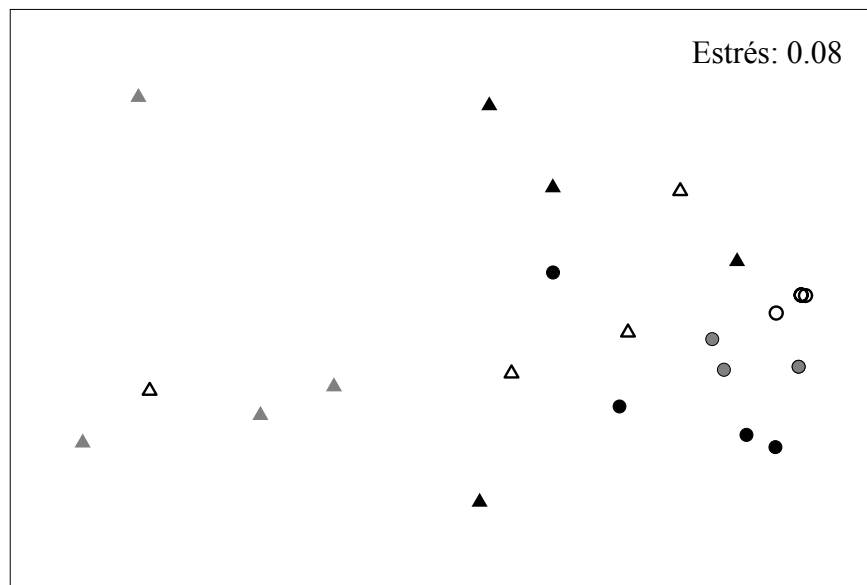


Figura 8. Escalamiento multidimensional no métrico (MDS) del porcentaje de colonias de corales con presencia de montaje de macroalgas en las zonas de Banco Chinchorro (B1 (Δ), B2 (\blacktriangle) y B3 (\blacktriangle)), y Xcalak (X1 (\circ), X2 (\bullet) y X3 (\bullet)).

Tabla 1. Análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) anidado para los factores sitio (Banco Chinchorro, B, y Xcalak, X) y zona (B1, B2, B3, X1, X2 y X3) con respecto al porcentaje de colonias montadas de las especies de corales.

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Porcentaje de colonias montadas						
Sitio	1	3038.11	3038.11	23.22	0.001	B ≠ X
Zona	4	2053.55	513.39	3.92	0.003	B2 ≠ B3 X1 ≠ X2 ≠ X3
Residual	18	2355.11	130.84			
Total	23	7446.76				

Tabla 2. Valores promedio (\pm desviación estándar) del porcentaje de colonias montadas de tres especies de corales en Banco Chinchorro (B) y Xcalak (X).

Especie de coral	Zonas					
	B1	B2	B3	X1	X2	X3
<i>A. tenuifolia</i>	78.6 (22.3)	71.1 (20.1)	50.2 (8.7)	100.0 (0.0)	97.7 (3.9)	95.8 (7.2)
<i>M. complanata</i>	52.6 (25.1)	73.5 (7.3)	25.8 (12.3)	83.8 (5.2)	42.8 (0.1)	65.6 (1.8)
<i>P. porites</i>	45.3 (6.8)	44.6 (17.7)	31.7 (7.1)	84.6 (0.0)	71.7 (26.1)	88.7 (12.1)

Proporción media del montaje (V3) y proporción media de la afectación (V4)

La proporción media del montaje de macroalgas en las colonias de corales fue mayor ($P=0.007$) en Banco Chinchorro que en Xcalak, mientras que la proporción media del montaje entre las especies de corales fue menor ($P=0.000$) en *M. complanata* que en *A. tenuifolia* y *P. porites* (ver Tablas 3 y 4). La conclusión del análisis anterior sobre los sitios es respaldada porque los grupos comparados tuvieron una dispersión multivariada homogénea ($P=0.20$; PERMDISP); sin embargo, para el caso de las especies de corales hay que tener reservas de la conclusión ($P=0.03$; PERMDISP).

Tabla 3. Análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) de 2-vías para los factores sitio (Banco Chinchorro, B, y Xcalak, X) y especie de coral (*A. tenuifolia*, A, *M. complanata*, M, y *P. porites*, P) con respecto a la proporción media del montaje de las colonias coralinas.

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Porcentaje de colonias montadas						
Sitio	1	3108.14	3108.14	5.96	0.007	B ≠ X
Especie de coral	2	13990.60	6995.30	13.42	0.000	M ≠ A, P
Sitio x Especie de coral	2	265.05	132.52	0.25	0.896	ns
Residual	210	109469.86	521.28			
Total	215	126833.65				

La proporción media de la afectación de las macroalgas sobre las colonias de corales fue mayor ($P= 0.001$) en Banco Chinchorro que en Xcalak, mientras que la proporción media de la afectación en las especies de corales fue menor ($P= 0.002$) en *M. complanata* que en *A. tenuifolia* y *P. porites* (ver Tablas 4 y 5). La dispersión multivariada de las muestras entre los grupos comparados fue heterogénea para los sitios ($P= 0.00$) y homogénea para las especies de corales ($P= 0.06$; PERMDISP), por lo que la primera conclusión hay que tomarla con reservas.

Tabla 4. Valores promedio (\pm desviación estándar) de la proporción montada y de la proporción afectada por macroalgas en las tres especies de corales en Banco Chinchorro (B) y Xcalak (X).

Proporción / Especie	B	X
Montada		
<i>A. tenuifolia</i>	66.9 (27.8)	55.3 (20.4)
<i>M. complanata</i>	46.6 (22.0)	40.9 (26.4)
<i>P. porites</i>	70.9 (29.7)	59.3 (5.3)
Afectada		
<i>A. tenuifolia</i>	34.9 (21.7)	27.4 (14.8)
<i>M. complanata</i>	31.8 (20.6)	22.7 (22.4)
<i>P. porites</i>	43.2 (22.7)	30.4 (21.6)

Tabla 5. Análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) de 2-vías para los factores sitio (Banco Chinchorro, B, y Xcalak, X) y especie de coral (*A. tenuifolia*, A, *M. complanata*, M, y *P. porites*, P) con respecto a la proporción media de la afectación de las macroalgas en las colonias coralinas.

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Porcentaje de colonias montadas						
Sitio	1	8288.81	8288.81	6.21	0.001	B ≠ X
Especie de coral	2	10946.18	5473.09	4.10	0.002	M ≠ A, P
Sitio x Especie de coral	2	2330.05	1165.03	0.87	0.506	ns
Residual	210	280424.08	1335.35			
Total	215	301989.13				

La proporción media de la afectación fue significativamente dependiente de la proporción media del montaje en las colonias de corales, y esa dependencia fue diferente entre sitios (mayor montaje y afectación en Banco Chinchorro que en Xcalak), mas no entre especies de corales, las cuales en ambos sitios fueron afectadas por el montaje de manera comparable (ver Tablas 4 y 6). La dependencia anterior es resultado de que los coeficientes de correlación entre la longitud montada y la longitud afectada fueron altamente significativos ($P < 0.003$) para *A. tenuifolia* ($r = 0.51$ y $r = 0.50$), *M. complanata* ($r = 0.81$ y $r = 0.55$), y *P. porites* ($r = 0.65$ y $r = 0.84$) de Banco Chinchorro y Xcalak, respectivamente.

Tabla 6. Análisis de covarianza (ANCOVA) para los factores especie de coral y sitio con respecto a la proporción afectada (variable) y proporción montada (covariable) en tres especies de corales (*A. tenuifolia*, *M. complanata* y *P. porites*) en Banco Chinchorro (B) y Xcalak (X). Los datos tuvieron normalidad y homogeneidad de varianzas.

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Proporción afectada/montada						
Intersección	1	335.05	335.05	1.24	0.265	
Proporción montada	1	34915.63	34915.63	129.79	0.000	
Especie de coral	2	895.38	447.69	1.66	0.192	
Sitio	1	1261.75	1261.75	4.69	0.031	B ≠ X
Especie de coral x Sitio	2	305.45	152.73	0.57	0.568	
Error	209	56225.67	269.02			

Especies de algas que participan en el montaje de las tres especies de corales

a) Composición general de las especies de macroalgas y cianobacterias (P, A y E)

La composición general de macroalgas y cianobacterias involucradas en el montaje (P, A y E) de las tres especies de corales en los dos sitios de estudio estuvo integrada por 143 taxones (20 Cyanobacteria (Cy), 76 Rhodophyta (Rh), 30 Chlorophyta (Ch) y 17 Phaeophyta (Ph); Anexo 1), y fue diferente ($P= 0.000$) entre Xcalak y Banco Chinchorro (Tabla 7). Esta diferencia también se evidenció gráficamente (Fig. 9). Las especies que contribuyeron en la diferenciación de la composición de P, A y E entre sitios, según el análisis SIMPER, fueron *Lyngbya confervoides* C. Agardh (E), *Chroodactylon ornatum* (C. Agardh) Basson (E) y *Amphiroa fragilissima* (L.) J.V. Lamour. (P y A), más abundantes en las muestras de Xcalak, y *A. brasiliana* Decne. (P y A) y una especie no identificada de coralina costrosa (E), más abundantes en Banco Chinchorro. Con relación a las tres especies de corales, la composición de P, A y E encontrada sobre cada una fue similar ($P= 0.132$; Tabla 7). Las dos conclusiones anteriores fueron respaldadas por la dispersión multivariada de las muestras entre los grupos comparados, la cual fue homogénea para los sitios ($P= 0.65$) y las especies de corales ($P= 0.80$; PERMDISP).

Tabla 7. Análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) de 2-vías para los factores sitio (Banco Chinchorro, B, y Xcalak, X) y especie de coral (*A. tenuifolia*, A, *M. complanata*, M, y *P. porites*, P) con respecto a la presencia/ausencia de la composición general de macroalgas (principales, acompañantes y epífitas) involucradas en el montaje.

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Porcentaje de colonias montadas						
Sitio	1	17162.23	17162.23	7.79	0.000	B ≠ X
Especie de coral	2	5809.18	2904.59	1.32	0.132	ns
Sitio x Especie de coral	2	5106.58	2553.29	1.16	0.260	ns
Residual	66	145375.21	2202.65			
Total	71	173453.21				

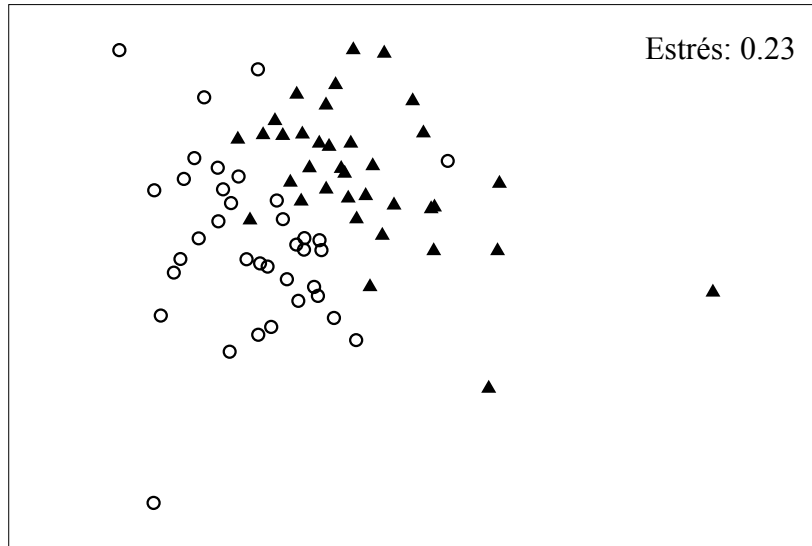


Figura 9. Escalamiento multidimensional no métrico (MDS) de la composición general de las especies de algas (P, A y E) involucradas en el montaje sobre tres especies de corales en Banco Chinchorro (▲) y Xcalak (○).

b) Composición de las macroalgas principales (P) y acompañantes (A)

La composición de las macroalgas montadas (P-A) estuvo conformada por 40 especies (14 Rh, 16 Ch y 10 Ph), 28 % del total de las especies de macroalgas y cianobacterias registradas en este estudio (Anexo 1), y fue diferente entre sitios ($P= 0.001$; Tabla 8). La diferencia anterior se reafirmó con la dispersión multivariada homogénea entre los grupos comparados (PERMDISP, $P= 0.08$). Las especies que contribuyeron en la diferenciación de la composición de macroalgas P y A entre sitios, según el análisis SIMPER, fueron *Amphiroa brasiliana*, *Palisada poiteau* (J.V. Lamour.) K.W. Nam y *Halimeda opuntia*, más abundantes en las muestras de Banco Chinchorro, y *A. fragilissima* y *A. tribulus* (J. Ellis y Sol.) J.V. Lamour., más abundantes en Xcalak. Por otra parte, la composición de macroalgas montadas sobre las tres especies de corales fue similar (PERMANOVA, $P= 0.064$) (Tabla 8), conclusión respaldada por el análisis PERMDISP ($P= 0.08$).

Tabla 8. Análisis multivariado permutacional de varianza (PERMANOVA) para los factores sitio y especie de coral, con respecto a cuarenta especies de macroalgas principales (P) y acompañantes (A) montadas sobre *A. tenuifolia*, *M. complanata* y *P. porites* en Banco Chinchorro (B) e Xcalak (X).

Fuente de variabilidad	gl	SC	CM	F	P	Conclusión
Composición de macroalgas P-A						
Sitio	1	22487.34	22487.34	6.40	0.001	B ≠ X
Especie de coral	2	11114.10	5557.05	1.58	0.064	ns
Sitio x Especie de coral	2	8750.88	4375.44	1.24	0.242	ns
Residual	66	231872.85	3513.22			
Total	71	274225.17				

Cabe mencionar que las conclusiones obtenidas en los PERMANOVA con respecto a la composición de las especies de algas fueron validadas por los diagramas de acumulación de especies (Figs. 10-12), los cuales mostraron que el esfuerzo de muestreo llevado a cabo en este estudio fue adecuado, ya que la estructura de la comunidad de P, A y E que se montaron sobre los corales estuvo bien representada.

Con respecto a la especificidad alga-coral en el montaje, se encontraron algunas especies montándose exclusivamente en las tres especies de corales; 17 para *A. tenuifolia* (2 Cy, 9 Rh, 5 Ch y 1 Ph), 32 para *M. complanata* (1 Cy, 14 Rh, 8 Ch y 9 Ph) y 13 para *P. porites* (3 Cy, 4 Rh, 4 Ch y 2 Ph) (Anexo 1). Por otra parte, las algas presentaron 10 tipos de estructuras de reproducción; la reproducción se presentó principalmente en las Phaeophyta y las Rhodophyta (64.7 % y 39.4 % del total de las especies de cada filo, respectivamente) y estuvo virtualmente ausente en las Chlorophyta y Cianobacteria (Anexo 1).

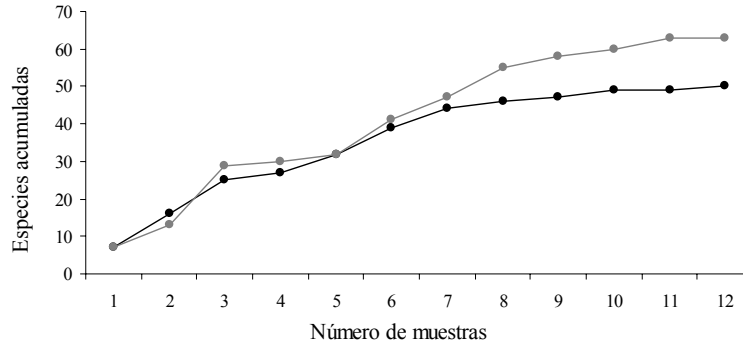


Figura 10. Acumulación de las especies de algas y cianobacterias montadas sobre *Agaricia tenuifolia* en Banco Chinchorro (●) y Xcalak (●).

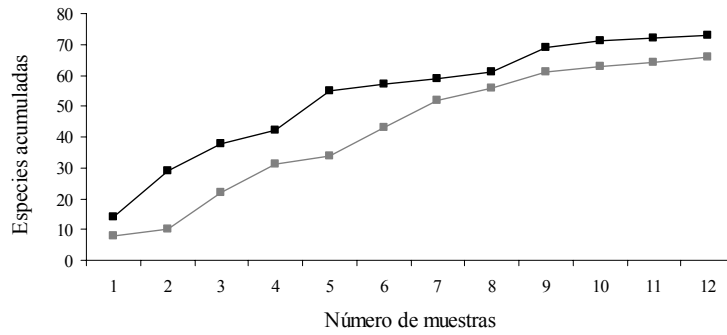


Figura 11. Acumulación de las especies de algas y cianobacterias montadas sobre *Millepora complanata* en Banco Chinchorro (■) y Xcalak (■).

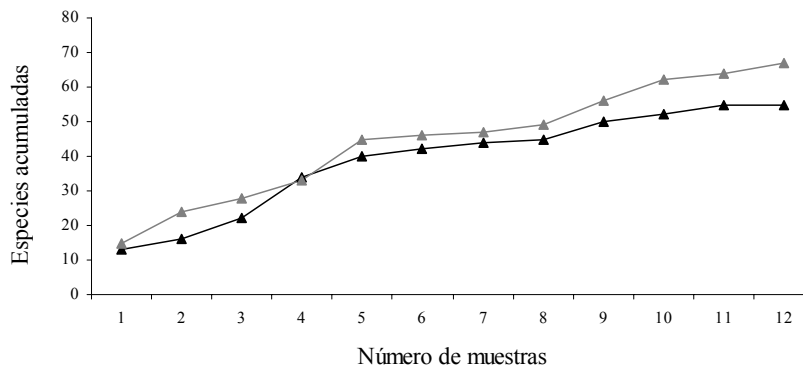


Figura 12. Acumulación de las especies de algas y cianobacterias montadas sobre *Porites porites* en Banco Chinchorro (▲) y Xcalak (▲).

DISCUSIÓN

Las macroalgas utilizan al menos diez mecanismos o procesos para competir por recursos con los corales (ver Introducción). Conocer cómo actúan las algas en estos mecanismos es importante, ya que participan en el incremento de arrecifes dominados por macroalgas, además de que los resultados de esa competencia pueden depender más de las propiedades de las algas que de los corales (McCook *et al.*, 2001). A pesar de su importancia, los mecanismos y los resultados de la competencia entre algas y corales son pobremente entendidos (Box y Mumby, 2007), y su estudio sigue siendo insuficiente (McCook *et al.*, 2001; Jompa y McCook, 2002a). Esta insuficiencia ha dificultado distinguir a dos mecanismos de competencia algas-corales; el sobrecrecimiento y el que ahora proponemos, el montaje, a pesar de que existen diferencias fundamentales entre ellos. En el primero, las macroalgas están fijas próximas y en contacto directo con el tejido vivo de los corales, al cual van colonizando y recubriendo lateralmente (reptando o por medio de estolones); en el segundo, las macroalgas no están originalmente en contacto con el tejido coralino vivo, y se fijan unos centímetros alejadas del mismo en sustratos inertes frecuentemente diferentes a las colonias que luego montan. Esas particularidades repercuten diferencialmente en la aptitud de los corales colonizados. Por ejemplo, en el Caribe mexicano el sobrecrecimiento se lleva a cabo principalmente por algas filamentosas de tapete (Bastida-Zavala *et al.*, 2000; Ruiz-Zárate *et al.*, 2003; Roy, 2004) y su avance mata el tejido del coral (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; pero ver Jompa y McCook, 2003b). La misma fatalidad ocurre cuando otras macroalgas (*Metapeyssonnelia corallepida* Verlaque, Ballesteros y Antonius, *Pneophyllum conicum* (Dawson) Kyats, Chamberlain y Baba y la forma incrustante de *Lobophora variegata*) reptan o se incrustan sobre algunas especies de corales (Antonius, 1999; Antonius, 2001; Antonius y Ballesteros, 1998; Jompa y McCook, 2002a). En contraparte, en el montaje la mortalidad del tejido coralino solo puede ocurrir parcialmente, aunque las colonias sean afectadas negativamente de diferentes formas (ver abajo).

No considerar al montaje como un mecanismo de competencia entre algas y corales ha originado que éste haya sido frecuentemente confundido con el de sobrecrecimiento. Por ejemplo, la rodofita *Hypnea pannosa* y la clorofita *Halimeda opuntia*, involucradas en los estudios de Jompa y McCook (2003a) y Nugues y Szmant (2006), tienen una historia de vida (sin

crecimiento por estolones o no reptante) que les impide utilizar el mecanismo de sobrecrecimiento para competir con los corales. El mismo impedimento para la competencia por sobrecrecimiento tendrían algunas especies de algas incluidas en la revisión de McCook *et al.* (2001), en el estudio de Lapointe *et al.* (1997) y en algunos trabajos citados por Lirman (2001), especies que más bien estarían montándose sobre los corales.

Una vez que el sobrecrecimiento y el montaje fueron reconocidos como dos mecanismos de competencia entre algas y corales, en este estudio se encontró que dos especies de algas (*L. variegata* y *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh) pueden utilizar ambos mecanismos como parte de su estrategia para competir con los corales. Ambas primeramente crecen como manojos cercanos a las colonias coralinas y luego se montan, pero una vez que están en contacto con el tejido coralino en algunas ocasiones sobrecrecen a los corales: *L. variegata* cambiando de una morfología foliosa a otra postrada/incrustante, y *C. racemosa* proyectando las partes apicales de sus estolones sobre el tejido coralino vivo (Fig. 12). El sobrecrecimiento de corales por *L. variegata* en su forma incrustante ha sido registrada para Australia y el Caribe (McCook *et al.*, 2001; Jompa y McCook, 2002b; Nugues y Bak, 2006; y en trabajos citados por estos autores), y el cambio de forma foliosa a postrada/incrustante bajo la presión de la herbivoría es bien conocida (*ver* Littler y Littler, 2000). Por su parte, Jompa y McCook (2002a) mostraron el cambio de la forma incrustante a la foliosa cuando *L. variegata*, que competía y sobrecrecía a *Porites cylindrica*, fue excluida de la presión de herbívoros. Sin embargo, en este estudio los cambios entre dos mecanismos de competencia de *L. variegata* se mostraron bajo un mismo régimen de herbivoría, tanto en Xcalak como en Banco Chinchorro. De manera similar a las dos especies de algas anteriores, también se observó que *Dictyosphaeria cavernosa* (Forssk.) Børgesen puede montar o sobrecrecer a corales.

Con respecto a *L. variegata*, Morse *et al.* (1996) y Baird y Morse (2004) encontraron que inhibe la metamorfosis de larvas y el reclutamiento de corales, probablemente a través de metabolitos secundarios. Es posible que *C. racemosa* también utilice alguno de los muchos compuestos (*e.g.*, oxitoxinas, neurotoxinas) presentes en las Caulerpáceas (Paul *et al.*, 2007) para colonizar corales. Por ejemplo, *C. brachypus* Harv. ha tenido invasiones explosivas episódicas en los arrecifes coralinos de Florida (Lapointe *et al.*, 2005; Lapointe *et al.*, 2006). Por su parte, *D.*

cavernosa medió el 100 % de la mortalidad de fragmentos de dos especies de corales (Smith *et al.*, 2006). En otras palabras, la plasticidad morfológica, y las diferentes historias de vida y bagaje químico de algunas especies de macroalgas (como las anteriores) les permiten aprovechar diferentes mecanismos para competir con los corales.

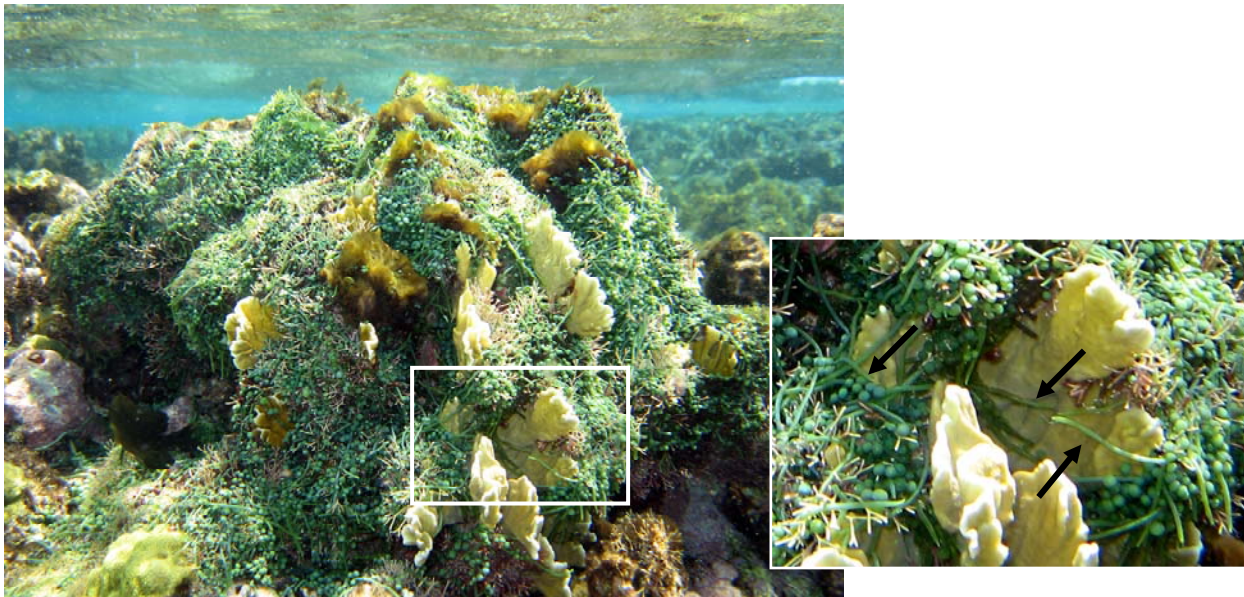


Figura 12. Montaje y sobrecrecimiento de *Caulerpa racemosa* sobre *Millepora complanata*. Una vez que la clorofita se montó sobre el coral (imagen completa), el alga lo sobrecreció. En la ampliación se observa cómo el alga sobrecreció al coral a través de las partes apicales de los estolones (flechas). Foto de H. Bahena-Basave.

Los efectos negativos del montaje de algas sobre los corales no fueron evaluados en este estudio, sin embargo, se puede asumir que incluyen a los que Box y Mumby (2007) encontraron experimentalmente al colocar a *L. variegata* y *Dictyota pulchella* Hörnig y Schmetter en contacto con el tejido vivo de *Agaricia* spp., y los que ellos fundamentaron con literatura: 1) pérdida de tejido, inhibición del crecimiento e incremento de tasas de mortalidad de corales, por el sombreado, 2) reducción de tasas de crecimiento y sobrevivencia de corales pequeños, por abrasión (*ver* también Titlyanov *et al.*, 2007), 3) disminución del crecimiento, por sedimentación

sobre los corales, 4) disminución de encuentros de los mesenterios filamentosos con partículas alimenticias, 5) reducción en la absorción de nutrientes disueltos en el agua (por competencia de las algas por ese recurso), 6) menor eficiencia en el intercambio de oxígeno del agua, 7) incremento en la actividad microbiana que es nociva para la salud coralina (por el exudado de las algas de compuestos promotores del crecimiento microbiano), y 8) reducción del crecimiento coralino, a través de la inhibición aleloquímica. Otros efectos negativos del montaje de algas sobre los corales pueden ser los siguientes: 9) incidencia de enfermedades, provocadas por algas que están en contacto con corales y que actúan como vectores de microbios patógenos (Nugues *et al.*, 2004a), 10) inhibición de la metamorfosis de larvas y del reclutamiento, probablemente mediada por la presencia de metabolitos secundarios (Morse *et al.*, 1996; Baird y Morse, 2004; Kuffner *et al.*, 2006), y 11) mortalidad post-fijación de reclutas, por fijarse sobre algas calcáreas que actúan como sustratos efímeros y mortales (Nugues y Szmant, 2006). Cabe destacar que varios efectos negativos del montaje de macroalgas pueden presentarse al mismo tiempo, y se puede suponer que la sinergia de ellos tendrá consecuencias más graves para los corales que la ocurrencia de efectos aislados.

Las colonias de corales con presencia de montaje fueron más frecuentes en el sitio con mayor (Xcalak) que con menor (Banco Chinchorro) perturbación humana, como se mostró con *Porites porites* y *Agaricia tenuifolia*, de acuerdo con la primera hipótesis de este estudio. La cantidad de pobladores (>500 habitantes desde 1910; más o menos estable hasta la fecha; INEGI, 2008), las actividades productivas del pasado (*e.g.*, la pesca, la copra y la extracción de madera; Dachary y Arnaiz-Burne, 1984) y los impactos antropogénicos de largo plazo y del presente (*e.g.*, la pesca y las descargas de aguas de desecho; Ruiz-Zárate *et al.*, 2003), mayores en Xcalak que en Chinchorro, seguramente han provocado el estado de estrés o la condición crítica del primero, a diferencia de la buena condición en que se encuentran los arrecifes del segundo sitio (García-Salgado *et al.*, 2006). El mayor deterioro de los arrecifes de Xcalak que de Banco Chinchorro es probable que también haya provocado que la densidad promedio (colonias m⁻² ± desviación estándar; n= 72) de las tres especies de corales, haya sido menor (PERMANOVA, P= 0.001) en el primero que en el segundo sitio: 1.1 ± 0.4 vs. 2.1 ± 0.8 para *A. tenuifolia*, 0.7 ± 0.6 vs. 1.2 ± 1.2 para *P. porites*, y 0.1 ± 0.1 vs. 1.3 ± 1.2 para *Millepora complanata*, respectivamente (datos no publicados). La creación de los arrecifes de Xcalak como Parque Nacional (Diario Oficial de la

Federación, 2000) indica que la preservación de sus ecosistemas acuáticos y el aprovechamiento sustentable de sus recursos naturales por siete años no ha sido suficiente para contrarrestar su deterioro. En contraparte, once años después de la creación de Banco Chinchorro como reserva de la biosfera (Diario Oficial de la Federación, 1996), junto con la relativa lejanía y la implementación efectiva de medidas de conservación aparentemente están ayudando para lograr ahí un desarrollo de arrecifes más sanos. Para contrarrestar efectivamente el deterioro de los arrecifes de Xcalak probablemente hace falta mejorar los sistemas de vigilancia y la implementación de su plan de manejo, así como iniciar medidas “activas” (Rinkevich, 2008) como la rehabilitación por medio de trasplantes de corales en áreas dañadas.

La segunda hipótesis, que (en los corales con presencia de montaje) las proporciones media montada y media afectada de los corales por las macroalgas sería mayor en el sitio con alta (Xcalak) que en el de baja (Banco Chinchorro) perturbación humana, no fue confirmada en este estudio. La mayor afectación de las colonias en Banco Chinchorro es consecuencia de que en este sitio la altura de los corales fue menor a la de los corales de Xcalak (PERMANOVA, $P= 0.001$; $n= 216$), mientras que la altura del montaje de las algas fue similar (PERMANOVA, $P> 0.50$; $n=216$; datos no publicados). Por ejemplo, los valores promedio de la altura (cm) de las colonias y de la altura del montaje para *A. tenuifolia* de Xcalak fueron 9.7 y 4.5, mientras que en Banco Chinchorro fueron 6.9 y 5.0, lo que en términos de proporción media montada resultaría en 46.4 % y 72.5 %, respectivamente. Lo mismo se aplicaría para la proporción media afectada. Entonces, estos resultados indican que las colonias de corales serán más afectadas mientras más pequeñas sean (juveniles, por ejemplo), conclusión que es similar a la obtenida por Box y Mumby (2007) quienes trabajaron experimentalmente con corales juveniles. También fue claro que la afectación de los corales fue dependiente de la proporción media montada por las macroalgas para las tres especies de corales en los dos sitios de estudio.

Las proporciones media del montaje y media de la afectación fueron diferentes entre especies de corales, según se propuso en la tercera hipótesis, con valores menores para *M. complanata* que para *A. tenuifolia* y *P. porites*. El potencial químico agresivo de *M. complanata* (ver Ibarra-Alvarado *et al.*, 2007), sus dactilozoides elongados (Razak y Hoeksema, 2003) con miles de nematocistos (Grajales y Sánchez, 2006) que pueden inhibir el crecimiento algal

(Nugues *et al.*, 2004b), y otras estrategias utilizadas por esta especie de coral probablemente fueron más efectivas que las de las otras dos para impedir el montaje de las macroalgas. Las mayores proporciones montada y afectada para *A. tenuifolia* y *P. porites* son aún peor si se considera que estas especies de corales son incubadoras, a las cuales el montaje con algas calcáreas (frecuentemente registradas en este estudio; ver abajo) les afecta principalmente en su reclutamiento (ver Nugues y Szmant, 2006). Los resultados de este estudio no apoyan la idea de Tanner (1995), en el sentido que especies con ramificaciones tupidas, y un relativamente pequeño y único punto de fijación (como *Pocillopora damicornis* L. –su estudio– y *P. porites* –este estudio–) son capaces de evitar encuentros con las algas, y entonces ser menos montadas.

El estudio del montaje incluyó a tres especies de corales de tamaño relativamente pequeño y no se incluyeron especies de gran tamaño, como *Montastraea annularis*, *M. faveolata* J. Ellis y Sol. y *Acropora palmata* Lamarck, que también presentaron montaje en los dos sitios de estudio (observación personal). Aunque el efecto del montaje sobre especies adultas de corales grandes es seguramente menor, las macroalgas pueden afectar su reclutamiento, principalmente el de especies incubadoras, el crecimiento del tejido en contacto con las algas, y la mortalidad y el crecimiento de colonias juveniles. Sin embargo, analizar esas posibilidades está más allá de los objetivos de este estudio.

La composición general de macroalgas y epífitas (E) y la composición de macroalgas principales y acompañantes (P y A) participantes en el montaje sobre las tres especies de corales fue diferente entre sitios, tal como se propuso en la primera parte de la cuarta hipótesis; sin embargo, fue similar entre especies de corales, por lo que se rechazó la segunda parte de la hipótesis. Es importante señalar que la separación de las especies en dos grupos fue artificial; lo que inicialmente se deseaba era conocer a las macroalgas P y A que participaban en el mecanismo de competencia algas-corales, no a las especies que eran colonizadoras indirectas en ese proceso (las E); sin embargo, en los efectos negativos hacia los corales ambos grupos actúan. Por ejemplo, entre las E que contribuyeron a diferenciar los sitios en la composición general de especies se encontraron a *Lyngbya confervoides* y una especie no identificada de coralina costrosa; la primera puede incrementar la mortalidad de reclutas de corales (Kuffner *et al.*, 2006), mientras que la segunda puede afectar el éxito post-fijación de reclutas (Nugues y Szmant, 2006),

independientemente del momento en que se incorporen en el montaje. De manera similar, otras E que participaron en el montaje pudieron estar afectando a las tres especies de corales (ver abajo). Dentro de las macroalgas que contribuyeron en la diferenciación de la composición (general y de P y A) del montaje sobre corales estuvieron *Amphiroa brasiliana*, *A. fragilissima* y *A. tribulus*, calcáreas geniculadas que pueden estar afectando el reclutamiento (Nugues y Szmant, 2006); sin embargo, el efecto de *Chroodactylon ornatum* (C. Agardh) Basson es desconocido. La clorofita *Halimeda opuntia*, otra contribuyente importante en diferenciar el montaje de P y A entre sitios, tiene el potencial de llegar a ser muy nociva para los corales del Caribe, ya que puede funcionar como vector de enfermedades (Nugues *et al.*, 2004a), como sustrato mortal de larvas (Nugues y Szmant, 2006), y tener seis (1-6) de los efectos negativos del montaje de algas señalados arriba.

En el montaje de corales participaron otras E y macroalgas P y A (*Lyngbya sordida* Gomont como *L. polychroa*, *L. majuscula* (Dillwyn) Harv., *Anotrichium tenue* (C. Agardh) Nägeli, *D. cavernosa*, *L. variegata*, *Dictyota* spp., *Padina* sp. y *Galaxaura rugosa* (J. Ellis y Sol.) J.V. Lamour.) que por ser menos frecuentes no contribuyeron a diferenciar la composición de ellas entre sitios; sin embargo, se conoce que tienen o pueden tener efectos deletéreos para la sobrevivencia de larvas, el reclutamiento, la infección bacteriana, la mortalidad del tejido, el blanqueamiento y el crecimiento de los corales (Stimson *et al.*, 2001; Jompa y McCook, 2003b; Kuffner y Paul, 2004; Titlyanov *et al.*, 2005; Kuffner *et al.*, 2006; Nugues y Bak, 2006; Nugues y Szmant, 2006; Box y Mumby, 2007).

La suma de los efectos negativos de las macroalgas y las cianobacterias que participan en el montaje evidencian cómo este mecanismo de competencia participa en la disminución de la cobertura general de los corales. El montaje seguramente participa en la tasa alarmante de degradación de los arrecifes (Szmant, 2002) del Mar Caribe (Pandolfi *et al.*, 2003) y del Caribe mexicano (Ruiz-Zárate *et al.*, 2003), transformándolos de arrecifes coralinos a arrecifes algales. Entonces, ese cambio de fase se podría extender temporalmente si las condiciones que favorecen el montaje de macroalgas, y a otros mecanismos de competencia algas-corales, se siguen presentando.

El número de macroalgas y cianobacterias que se montaron específicamente sobre una de las tres especies de corales fue 62 (ver Anexo 1), confirmando parcialmente la quinta hipótesis. Así, en muy pocos casos (5) una misma especie de coral fue montada por especies particulares de macroalgas en tres o más muestras; en cuatro casos para *M. complanata* (*G. rugosa*, *Laurencia obtusa* (Huds.) J.V. Lamour., *Dictyota pinnatifida* Kütz. y *Padina* sp. fase *Dictyerpa*) y uno para *A. tenuifolia* (*Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kütz.). En el resto de los casos se estaría valorando la rareza de las especies registradas, no la especificidad alga-coral del montaje.

La presencia de variadas (10) estructuras de reproducción (ver Anexo 1) observadas en los ejemplares de macroalgas es contrastante con respecto a la presencia de virtualmente un tipo de reproducción (vegetativa) registrado por Quan-Young (2007) en dos especies clonales de macroalgas de tapete involucradas en la competencia por sobrecrecimiento con *M. faveolata* del Caribe mexicano. La presencia de diferentes tipos de reproducción en las algas del montaje de tres especies de corales probablemente indique que en este mecanismo las algas utilizaron más energía para reproducirse, en contraste a las algas de tapete que sobrecrecen al tejido coralino adyacente del coral, las cuales canalizarían más energía a la generación de estolones, condición que resultaría ventajosa para la invasión (Winkler y Stöcklin, 2002; Ye *et al.*, 2006) del coral, pero bajo la cual la reproducción sexual (y otras) no se presentarían (Wright, 2005). Las anteriores diferencias en reproducción reafirman las estrategias divergentes que las macroalgas utilizan cuando participan en dos mecanismos diferentes de competencia con los corales, como son el sobrecrecimiento y el montaje.

CONCLUSIONES

- El montaje de macroalgas sobre corales es reportado por primera vez como un nuevo mecanismo de competencia alga-coral.
- Este nuevo mecanismo puede ser confundido con el de sobrecrecimiento, aunque cada uno tiene repercusiones diferenciales en la aptitud de los corales.
- Xcalak, sitio con mayor perturbación humana, presentó el mayor porcentaje de colonias montadas por macroalgas.
- *Millepora complanata* fue la especie de coral con menor frecuencia de montaje, probablemente por tener, con relación a las otras dos especies, mejores estrategias para disminuir la colonización de algas, como un mayor potencial químico agresivo.
- La afectación del montaje fue mayor en colonias coralinas de menor tamaño.
- La proporción media de la afectación fue dependiente de la proporción media del montaje, y esa dependencia fue diferente entre sitios (Banco Chinchorro mayor que Xcalak), mas no entre especies de corales.
- Los dos tipos de composición de especies de algas (general y P-A) fueron diferentes entre sitios, mas no entre especies de corales.
- La especificidad alga-coral del montaje estuvo presente solo en cinco casos, los otros más bien estuvieron relacionados con la rareza con la que se registraron las especies de algas.
- El número de tipos de reproducción encontrado en las macroalgas del montaje (10) fue diferente al reportado (1) para algas compitiendo con corales por sobrecrecimiento.
- El montaje de macroalgas tiene diversos efectos negativos sobre los corales, y eventualmente repercuten en la disminución general de la cobertura coralina.
- El cambio de fase en los arrecifes del Mar Caribe y el Caribe mexicano puede extenderse temporalmente si las condiciones que favorecen al montaje y a otros mecanismos de competencia algas-corales se siguen presentando.
- El conjunto de efectos negativos del montaje de *Halimeda opuntia* la convierte en una especie potencialmente muy nociva para los arrecifes del Caribe.
- Se sugiere usar, con cautela, a la frecuencia del montaje de macroalgas como una medida de fácil valoración en estudios de monitoreo rápido sobre la condición de salud de los arrecifes.

LITERATURA CITADA

- Ainsworth, T.D., E. Kramasky-Winter, Y. Loya, O. Hoegh-Guldberg y M. Fine. 2007. Coral disease diagnostics: What's between a plague and a band? *Applied and Environmental Microbiology* 73: 981-992.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson, M.J. 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 11 pp.
- Anderson, M.J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 24 pp.
- Anthony, K.R.N., S.R. Connolly y O. Hoegh-Guldberg. 2007. Bleaching, energetics, and coral mortality risk: effects of temperature, light, and sediment regime. *Limnology and Oceanography* 52: 716-726.
- Antonius, A. 1999. *Metapeyssonelia corallepida*, a new coral-killing red alga on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 18: 301.
- Antonius, A. 2001. *Pneophyllum conicum*, a coralline red alga causing coral reef-death in Mauritius. *Coral Reefs* 19: 418.
- Antonius, A. y E. Ballesteros. 1998. Epizoism: a new threat to coral health in Caribbean reefs. *Revista de Biología Tropical* 46: 145-156.
- Aronson, R.B. y W.F. Precht. 2006. Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* 25: 441-450.
- Baird, A.H. y A.N.C. Morse. 2004. Induction of metamorphosis in larvae of the brooding corals *Acropora palifera* and *Stylophora pistillata*. *Marine and Freshwater Research* 55: 469-472.
- Bastida-Zavala, J.R., A.U. Beltrán-Torres, M.A. Gutiérrez-Aguirre y G. de la Fuente-Betancourt. 2000. Evaluación rápida de los arrecifes parche de Majagual, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical* 48: 137-143.
- Bellwood, D.R., T.P. Hughes, C. Folke y M. Nyström. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.

- Box, S.J. y P.J. Mumby. 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenil Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series* 342: 139-149.
- Brown, B.E. 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16: S129-S138.
- Cairns, S.D. 1982. Stony corals (Cnidaria: Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 12: 271-302.
- Carpenter, R.C. y P.J. Edmunds. 2006. Local and regional scale recovery of *Diadema* promotes recruitment of scleractinian corals. *Ecology Letters* 9: 271-280.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth. 192 pp.
- Dachary, A.C. y S.M. Arnaiz-Burne. 1984. Estudios socioeconómicos preliminares de Quintana Roo. El territorio y la población (1902-1983). Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 249 pp.
- Diario Oficial de la Federación. 1996. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región conocida como Banco Chinchorro. Presidencia de la República, México. 7 pp.
- Diario Oficial de la Federación. 2000. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región conocida como Arrecifes de Xcalak. Presidencia de la República, México. 14 pp.
- Diaz-Pulido, G. y L.J. McCook. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 232: 115-128.
- Diaz-Pulido, G. y L.J. McCook. 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23: 225-233.
- Edmunds, P.J. y R.C. Carpenter. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 5067-5071.
- García-Salgado, M., T. Camarena, G. Gold, M. Vasquez, G. Galland, G. Nava, G. Alarcón y V. Ceja. 2006. Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Programa de Monitoreo Sinóptico 2004 y 2005. Documento Técnico del SAM 18. 167 pp.
- Gardner, T.A., I.M. Côté, J.A. Gill, A. Grant y A.R. Watkinson. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958-960.

- Google Earth. 2008. Google Earth v. 4.3. <http://earth.google.com>. Accedido el 09 de agosto de 2008.
- Gorgula, S.K. y S.D. Connell. 2004. Expansive covers of turf-forming algae on human-dominated coast: the relative effects of increasing nutrient and sediments loads. *Marine Biology* 145: 613-619.
- Grajales, A. y J.A. Sánchez. 2006. Discharged nematocysts of *Millepora alcicornis*. *Coral Reefs* 25: 671.
- Guiry, M.D. y G.M. Guiry. 2008. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. Accedido el 09 de agosto de 2008.
- Hayes, R.L. y N.I. Goreau. 1998. The significance of emerging diseases in the tropical coral reef ecosystem. *Revista de Biología Tropical* 46: 173-185.
- Hernández-Medina, D. y J. Espinoza-Avalos. 2005. Interacciones específicas entre corales y macroalgas. Informe de Estancia Verano Científico. El Colegio de la Frontera Sur, México. 6 pp.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.
- Hughes, T., A.M. Szmant, R. Steneck, R. Carpenter y S. Miller 1999. Algal blooms on coral reefs: What are the causes? *Limnology and Oceanography* 44: 1583-1586.
- Humm, H.J. y S.R. Wicks. 1980. Introduction and guide to the marine bluegreen algae. Wiley, New York. 194 pp.
- Ibarra-Alvarado, C., J.A. García, M.B. Aguilar, A. Rojas, A. Falcón y E.P.H. de la Cotera. 2007. Biochemical and pharmacological characterization of toxins obtained from the fire coral *Millepora complanata*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C* 146: 511-518.
- Idjadi, J.A., S.C. Lee, J.F. Bruno, W.F. Precht, L. Allen-Requa y P.J. Edmunds. 2006. Rapid phase-shift reversal on a Jamaica coral reef. *Coral Reefs* 25: 209-211.
- INEGI. 2008. II conteo de población y vivienda 2005. México y sus municipios. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), México. 441 pp.
- Jackson, J.B.C. 1997. Reefs since Columbus. *Coral Reefs* 16: S23-S32.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S.

- Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner y R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-638.
- Jompa, J. y L.J. McCook. 2002a. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 25-39.
- Jompa, J. y L.J. McCook. 2002b. The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography* 47: 527-534.
- Jompa, J. y L.J. McCook. 2003a. Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.
- Jompa, J. y L.J. McCook. 2003b. Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. *Marine Ecology Progress Series* 258: 79-86.
- Kuffner, I.B. y V.J. Paul. 2004. Effects of the benthic cyanobacterium *Lyngbya majuscula* on larval recruitment of the reef corals *Acropora surculosa* and *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 23: 455-458.
- Kuffner, I.B., L.J. Walters, M.A. Becerro, V.J. Paul, R. Ritson-Williams y K.S. Beach. 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series* 323: 107-117.
- Lapointe, B.E., M.M. Littler y D.S. Littler. 1997. Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1: 927-932.
- Lapointe, B.E., P.J. Barile, M.M. Littler y D.S. Littler. 2005. Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs II. Cross-shelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae* 4: 1106-1122.
- Lapointe, B.E., B.J. Bedford y R. Baumberger. 2006. Hurricanes Frances and Jeanne remove blooms of the invasive green alga *Caulerpa brachypus* forma *parvifolia* (Harvey) Cribb from coral reefs off northern Palm Beach County, Florida. *Estuaries and Coasts* 29: 966-971.
- Lessios, H.A., D.R. Robertson y J.D. Cubit. 1984. Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226: 335-337.

- Lewis, J.B. 1992. Heterotrophy in corals: zooplankton predation by the hydrocoral *Millepora complanata*. Marine Ecology Progress Series 90: 251-256.
- Lirman, D. 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. Coral Reefs 19: 392-399.
- Littler, D.S. y M.M. Littler. 2000. Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Off Shore Graphics, Washington. 542 pp.
- McCook, L.J. 1999. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. Coral Reefs 18: 357-367.
- McCook, L.J., J. Jompa y G. Diaz-Pulido. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. Coral Reefs 19: 400-417.
- McManus, J.W. y J.F. Polsenberg. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. Progress in Oceanography 60: 263-279.
- Miller, M.W. y M.E. Hay. 1996. Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. Ecological Monographs 66: 323-344.
- Mora, C. 2008. A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. Proceedings of the Royal Society B 275: 767-773.
- Morse, A.N.C., K. Iwao, M. Baba, K. Shimoike, T. Hayashibara y M. Omori . 1996. An ancient chemosensory mechanism brings new life to coral reefs. The Biological Bulletin 191: 149-154.
- Myers, R.A. y B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423: 280-283.
- Nugues, M.M. y R.P.M. Bak. 2006. Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. Marine Ecology Progress Series 315: 75-86.
- Nugues, M.M. y A.M. Szmant. 2006. Coral settlement onto *Halimeda opuntia*: a fatal attraction to an ephemeral substrate? Coral Reefs 25: 585-591.
- Nugues, M.M., G.W. Smith, R.J. van Hooidonk, M.I. Seabra y R.P.M. Bak. 2004a. Algal contact as a trigger for coral disease. Ecology Letters 7: 919-923.

- Nugues, M.M., L. Delvoeye y R.P.M. Bak. 2004b. Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Marine Ecology Progress Series* 278: 103-114.
- Pandolfi, J.M., R.H. Bradbury, E. Sala, T.P. Hughes, K.A. Bjorndal, R.G. Cooke, D. McArdle, L. McClenachan, M.J.H. Newman, G. Paredes, R.R. Warner y J.B.C. Jackson. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301: 955-958.
- Pandolfi, J.M., J.B.C. Jackson, N. Baron, R.H. Bradbury, H.M. Guzman, T.P. Hughes, C.V. Kappel, F. Micheli, J.C. Ogden, H.P. Possingham y E. Sala. 2005. Are U.S. coral reefs on the slippery slope to slime? *Science* 307: 1725-1726.
- Patterson, K.L., J.W. Porter, K.E. Ritchie, S.W. Polson, E. Mueller, E.C. Peters, D.L. Santavy y G.W. Smiths. 2002. The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 8725-8730.
- Paul, V.J., K.E. Arthur, R. Ritson-Williams, C. Ross y K. Sharp. 2007. Chemical defenses: from compounds to communities. *The Biological Bulletin* 213: 226-251.
- Quan-Young, L.I. 2007. Respuestas de parámetros biológicos a la competencia por espacio entre macroalgas y el coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia). Tesis Doctoral, El Colegio de la Frontera Sur. 82 pp.
- Quan-Young, L.I. y J. Espinoza-Avalos. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll *a* concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography* 51: 1159-1166.
- Razak, T.B. y B.W. Hoeksema. 2003. The hydrocoral genus *Millepora* (Hydrozoa: Capitata: Milleporidae) in Indonesia. *Zool. Verh. (Leiden)* 345: 313-336.
- Rinkevich, B. 2008. Management of coral reefs: We have gone wrong when neglecting active reef restoration. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1821-1824.
- River, G.F. y P.J. Edmunds. 2001. Mechanism of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 159-172.
- Roy, R.E. 2004. Akumal's reefs: Stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *Revista de Biología Tropical* 52: 869-881.

- Ruiz-Zárate, M.A., R.C. Hernández-Landa, C. González-Salas, E. Nuñez-Lara y J.E. Arias-González. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 1: stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin* 496: 318-337.
- Schneider, C.W. y R.B. Searles. 1991. *Seaweeds of the Southern United States*. Cape Hatteras to Cape Canaveral. Duke University Press, Durham. 554 pp.
- Smith, J.E., M. Shaw, R.A. Edwards, D. Obura, O. Pantos, E. Sala, S.A. Sandin, S. Smriga, M. Hatay y F.L. Rohwer. 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters* 9: 835-845.
- StatSoft, Inc. 2002. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stimson, J., S.T. Larned y E. Conklin. 2001. Effects of herbivory, nutrient levels, and introduced algae on the distribution and abundance of the invasive macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* in Kaneohe Bay, Hawaii. *Coral Reefs* 19: 343-357.
- Szmant, A.M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* 25: 743-766.
- Tanner, J.E. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190: 151-168.
- Taylor, W.R. 1960. *Marine algae of the Eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press, Ann Arbor. 869 pp.
- Thacker, R.W., D.W. Ginsburg y V.J. Paul. 2001. Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs* 19: 318-329.
- Titlyanov, E.A., T.V. Titlyanova, I.M. Yakovleva, Y. Nakano y R. Bhagooli. 2005. Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algal competition for newly formed substrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 323: 27-42.
- Titlyanov, E.A., I.M. Yakovleva y T.V. Titlyanova. 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342: 282-291.
- Tittensor, D.P., F. Micheli, M. Nyström y B. Worm. 2007. Human impacts on the species-area relationship in reef fish assemblages. *Ecology Letters* 10: 760-772.
- Williams, I.D. y N.V.C. Polunin. 2001. Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs* 19: 358-366.

- Winkler, E. y J. Stocklin. 2002. Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany* 89: 525-536.
- Wright, J.T. 2005. Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Marine Biology* 147: 559-569.
- Wynne, M.J. 2005. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: second revision. *Nova Hedwigia*, Beiht 129, Stuttgart: 150 pp.
- Ye, X.H., F.H. Yu y M. Dong. 2006. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany* 98: 187-191.

ANEXO 1

Especies de macroalgas y cianobacterias involucradas en el montaje de *A. tenuifolia*, *M. complanata* y *P. porites* en Banco Chinchorro (B) y Xcalak (X), México. Los superíndices indican lo siguiente: la presencia exclusiva de especies de macroalgas y cianobacterias para cada sitio [Banco Chinchorro (^a) y Xcalak (^b)], el montaje específico de ellas sobre una especie de coral [*A. tenuifolia* (^c), *M. complanata* (^d) y *P. porites* (^e)], y los nuevos registros por sitio y región [Banco Chinchorro (^B), Xcalak (^X) y Atlántico Mexicano (^{AM})]. En la penúltima columna se indica si los taxa fueron registrados como macroalgas principales (P), acompañantes (A) y epífitas de primer (E1), segundo (E2) y tercer (E3) orden. La última columna señala las estructuras de reproducción (Reprod.) de las especies que presentaron, como anteridios (An), arquegonios (Ar), cistocarpos (C), esporas (E), espermatangios (Et), esporangios (Es), esporangios pluriloculares (Ep), monosporangios (M), propágulos (P) y tetrasporangios (T).

Especie / (número de especies)	<i>Agaricia</i>		<i>Millepora</i>		<i>Porites</i>		P, A, E1, E2 y E3	Reprod.
	<i>tenuifolia</i>		<i>complanata</i>		<i>porites</i>			
	B	X	B	X	B	X		
CYANOBACTERIA (20)								
1	<i>Calothrix</i> sp. 1 ^{a,c}	x						E1
2	<i>Calothrix</i> sp. 2 ^a	x			x			E1
3	<i>Calothrix</i> sp. 3 ^{a,e}				x			E1, E2
4	<i>Dichothrix penicillata</i> Zanardini ^{B,X}		x		x	x		E1, E2
5	<i>Dichothrix utahensis</i> Tilden ^{AM}	x	x	x	x	x		E1, E2
6	<i>Dichothrix</i> sp. ^{a,e}				x			E2
7	<i>Leptolyngbya</i> sp.		x	x	x			E1, E2
8	<i>Lyngbya confervoides</i> C. Agardh	x	x	x	x	x		E1, E2, E3
9	<i>Lyngbya majuscula</i> (Dillwyn) Harv. ^b		x		x			E1
10	<i>Lyngbya sordida</i> Gomont ^X	x	x	x	x	x		E1, E2, E3
11	<i>Oscillatoria</i> sp.	x	x	x	x	x		E1, E2
12	<i>Phormidium</i> sp. 1 ^b		x			x		E1, E2
13	<i>Phormidium</i> sp. 2 ^a			x		x		E1
14	<i>Phormidium</i> sp. 3 ^a			x		x		E1
15	<i>Phormidium</i> sp. 4 ^a			x		x		E1
16	<i>Phormidium</i> sp. 5 ^{a,d}			x				E1
17	<i>Phormidium</i> sp. 6 ^{a,e}					x		E1
18	<i>Pseudoanabaena</i> sp.	x		x		x		E1, E2
19	<i>Spirulina subsalsa</i> Oersted ^X	x	x	x	x	x		E1, E2, E3
20	Cianobacteria ^{b,c}		x					E1

RHODOPHYTA (76)

21	<i>Acrochaetium hallandicum</i> (Kylin) Hamel ^{B, X}			x	x			x	E1, E2	M
22	<i>Acrochaetium</i> sp. ^{a, c}	x							E1	
23	<i>Amphiroa anastomosans</i> Weber Bosse ^{a, d, AM}			x					P	T
24	<i>Amphiroa brasiliiana</i> Decne. ^{B, X}	x	x	x	x	x	x	x	P, A, E1	T
25	<i>Amphiroa fragilissima</i> (L.) J.V. Lamour.	x	x	x	x	x	x	x	P, A, E1, E2	T
26	<i>Amphiroa rigida</i> J.V. Lamour. ^{b, d}					x			A	
27	<i>Amphiroa tribulus</i> (J. Ellis y Sol.) J.V. Lamour.	x	x	x			x	x	P, A, E1	T
28	<i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli	x	x			x	x	x	E1, E2	T
29	<i>Antithamnion</i> sp. ^{b, d}							x	E1	
30	<i>Antithamnionella boergesenii</i> (Cormaci y Furnari) Athanas. ^{a, d, B}			x					E1	
31	<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevis. ^X	x	x	x	x	x	x	x	E1, E2	
32	<i>Callithamnion</i> sp. 1 ^{b, d}						x		E1	
33	<i>Callithamnion</i> sp. 2 ^b		x				x		E2	
34	<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh in Kunth) Mont. in Durieu de Maisonneuve	x			x	x	x		E1, E2	
35	<i>Centroceras internitens</i> Gallagher y Humm ^{a, AM}	x			x			x	E1, E2	T
36	Ceramiaceae 1 ^b						x	x	E1, E2	
37	Ceramiaceae 2 ^{b, c}		x						E1	
38	<i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i> H.E. Petersen y Børgesen ^{B, X}	x	x	x	x	x			E1, E2	C
39	<i>Ceramium cimbricum</i> H.E. Petersen in Rosenv.		x			x	x	x	E1, E2	Et
40	<i>Ceramium cruciatum</i> Collins y Herv. ^{b, X}						x	x	E1, E2	T
41	<i>Ceramium flaccidum</i> (Kütz.) Ardiss.	x	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	C, Et, T
42	<i>Ceramium luetzelburgii</i> O.C. Schmidt ^{a, B}	x			x			x	E1, E2	T
43	<i>Ceramium vagans</i> P.C. Silva ^{a, AM}	x						x	E1	T
44	<i>Ceramium</i> sp. ^a	x			x			x	E1	
45	<i>Champia vieillardii</i> Kütz. ^{AM}	x	x					x	E1, E2	
46	<i>Chondria baileyana</i> (Mont.) Harv. ^{b, d, X}						x		E1	
47	<i>Chondria cnicophylla</i> (Melvill) De Toni ^X		x	x		x		x	E1	
48	<i>Chondria collinsiana</i> M. Howe ^{B, X}	x				x	x	x	E1, E2	T
49	<i>Chondria curvilineata</i> Collins y Herv. ^{b, c, X}		x						E1	
50	<i>Chondria floridana</i> (Collins) M. Howe ^{b, X}						x	x	E1, E2	
51	<i>Chondria leptacremom</i> (Melvill) De Toni ^{B, X}		x	x		x	x	x	E1, E2	T
52	<i>Chondria polyrhiza</i> Collins y Herv. ^{b, c, X}		x						E1	

53	<i>Chondria</i> sp. ^a	x		x				E1, E2	
54	<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
55	<i>Crouania mayae</i> Mateo-Cid, Mendoza- González y Searles ^{B, X}	x	x	x	x	x	x	E1, E2	T
56	<i>Crouanophycus latiaxis</i> (I.A. Abbott) Athanas. ^{AM}	x	x	x	x	x	x	E1, E2	C, T
57	<i>Dasysiphonia doliiformis</i> C.W. Schneid. ^{b, e, AM}						x	E1	
58	<i>Galaxaura rugosa</i> (J. Ellis y Sol.) J.V. Lamour. ^{b, d, X}				x			P, A	
59	<i>Gelidiella trinitatensis</i> W.R. Taylor ^{a, e}					x		E1	
60	<i>Gelidiopsis intricata</i> (C. Agardh) Vickers ^B	x	x	x	x	x	x	A, E1, E2	
61	<i>Gelidiopsis variabilis</i> (Grev. y J. Agardh) F. Schmitz ^{B, X}				x	x	x	A, E1	
62	<i>Griffithsia globulifera</i> Harv. y Kütz. ^{B, X}	x		x	x	x		E1, E2	
63	<i>Griffithsia schousboei</i> Mont. ^{a, d, B}			x				E1	
64	<i>Gymnothamnion elegans</i> (Schousb. y C. Agardh) J. Agardh ^{b, c, X}		x					E1	
65	<i>Herposiphonia bipinnata</i> M. Howe ^{B, X}	x	x		x	x	x	E1, E2	
66	<i>Herposiphonia</i> cf. <i>parca</i> Setch. ^{b, c, AM}		x					E1	
67	<i>Herposiphonia delicatula</i> Hollenb. ^{b, c,} AM		x					E1	
68	<i>Herposiphonia tenella</i> (C. Agardh) Ambronn	x	x	x	x	x	x	E1, E2	T
69	<i>Heterosiphonia crispella</i> var. <i>laxa</i> (Børgesen) M.J. Wynne ^{b, d, AM}				x			E1	
70	<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kütz.	x	x	x	x	x	x	A, E1, E2	C
71	<i>Hypoglossum</i> sp. ^{a, d}			x				E1	
72	<i>Jania capillacea</i> Harv.	x	x	x	x	x	x	P, A, E1, E2	T
73	<i>Jania pumila</i> J.V. Lamour. ^X	x	x	x	x	x	x	E1	
74	<i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamour. ^{b, d}				x			A	
75	<i>Laurencia obtusa</i> (Huds.) J.V. Lamour. d			x	x			A, E1	
76	<i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenb. ^{B, X}			x	x		x	A, E1	T
77	<i>Neosiphonia ferulacea</i> (Suhr y J. Agardh) S.M. Guim. y M.T. Fujii ^{b, X}				x		x	E1, E2	
78	<i>Neosiphonia flaccidissima</i> (Hollenb.) M.S. Kim y I.K. Lee ^{B, X}			x			x	E1, E2	T
79	<i>Neosiphonia gorgoniae</i> (Harv.) S.M. Guim. y M.T. Fujii	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	C, Et, T
80	<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> (Børgesen) M.S. Kim y I.K. Lee ^X				x	x	x	E1	T
81	<i>Nitophyllum</i> sp.			x			x	E1, E2	
82	<i>Palisada</i> cf. <i>corallopsis</i> (Mont.) Senties, Fujii y Díaz-Larrea ^{b, e}						x	E1	
83	<i>Palisada</i> cf. <i>flagellifera</i> (J. Agardh) K.W. Nam ^{a, c, B}					x		E1	
84	<i>Palisada perforata</i> (Bory) K.W. Nam ^{b,} c, B, X		x					E1	
85	<i>Palisada poiteaui</i> (J.V. Lamour.) K.W. Nam ^X	x	x	x	x	x	x	P, A, E1, E2	T

86	<i>Palisada</i> sp. ^{a, d}								x			E1	
87	<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun y J.N. Norris ^{a, d, B}								x			E1	
88	<i>Polysiphonia binneyi</i> Harv.	x	x			x						E1	C, Et
89	<i>Polysiphonia havanensis</i> Mont. ^b					x						E1	T
90	<i>Polysiphonia howei</i> Hollenb. en W.R. Taylor ^B					x	x				x	E1, E2	
91	<i>Polysiphonia pseudovillum</i> Hollenb. ^{AM}	x	x			x	x				x	E1, E2	T
92	<i>Polysiphonia scopulorum</i> v. <i>villum</i> (J. Agardh) Hollenb. ^B	x									x	E1	
93	<i>Polysiphonia subtilissima</i> Mont. ^X					x	x					E1	
94	<i>Polysiphonia</i> sp. ^{b, c}					x						E1	C
95	<i>Wrangelia bicuspidata</i> Børgesen ^{b, X}					x					x	E1	T
96	<i>Coralina costrosa</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
CHLOROPHYTA (30)													
97	<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen en Jacq.) C. Agardh ^{a, d}											x	E1
98	<i>Bryopsis pennata</i> J.V. Lamour. ^{a, d}											x	P, E1
99	<i>Caulerpa cupressoides</i> (H. West en Vahl) C. Agardh ^{b, c}											x	A
100	<i>Caulerpa microphysa</i> (Weber Bosse) Feldmann ^{a, d, B}											x	P, E1
101	<i>Caulerpa peltata</i> J.V. Lamour. ^{b, X}											x	A, E1
102	<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh ^a											x	P
103	<i>Caulerpa verticillata</i> f. <i>charoides</i> Weber Bosse ^{b, c, AM}											x	E1
104	<i>Caulerpella ambigua</i> (Okamura) Prud'homme y Lokhorst ^{d, X}											x	E1, E2
105	<i>Cladophora albida</i> (Ness) Kütz. ^{B, X}	x				x						x	E1, E2
106	<i>Cladophora catenata</i> (L.) Kütz. ^{b, d, X}											x	P
107	<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz. ^{c, B, X}	x	x										E1
108	<i>Cladophora liniformis</i> Kütz. ^B	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		E1, E2
109	<i>Cladophora vagabunda</i> (L.) C. Hoek ^{b, c}											x	E1
110	<i>Codium intertextum</i> Collins y Herv. ^{a, d, B}											x	P
111	<i>Derbesia fastigiata</i> W.R. Taylor ^b											x	E1, E2
112	<i>Derbesia osterhoutii</i> (L.R. Blinks y A.C.H. Blinks) Page ^{B, X}	x										x	A, E1
113	<i>Derbesia turbinata</i> M. Howe y Hoyt ^{b, c, AM}											x	E2
114	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forrsk.) Børgesen											x	P, A, E1
115	<i>Halimeda goreau</i> W.R. Taylor ^{b, X}											x	P, A
116	<i>Halimeda incrassata</i> (J. Ellis) J.V. Lamour. ^{b, d}											x	A
117	<i>Halimeda opuntia</i> (L.) J.V. Lamour.	x	x	x								x	P, A
118	<i>Halimeda opuntia</i> f. <i>triloba</i> (Decne.) J. Agardh ^{b, c}											x	P
119	<i>Halimeda scabra</i> M. Howe ^{b, c}											x	P
120	<i>Halimeda tuna</i> (J. Ellis y Sol.) J.V.											x	P, A

	Lamour. ^b							
121	<i>Parvocaulis pusilla</i> (M. Howe) S. Berger, Fettweiss, Gleissberg, Liddle, Richter, Sawkitzky y Zuccarello ^{b, c, X}		x				E1	
122	<i>Siphonocladus rigidus</i> M. Howe ^{b, X}			x		x	E1, E2	E
123	<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen ^{b, c}					x	E1	
124	<i>Ulva flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i> (C. Agardh) M.J. Wynne comb. nov. ^{a, d, B}		x				E1	
125	<i>Ventricaria ventricosa</i> (J. Agardh) J.L. Olsen y J.A. West	x	x	x		x	P, A, E1	
126	Bryopsidales ^a	x		x		x	E1	
	PHAEOPHYTA (17)							
127 ^b	<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V. Lamour. ^b		x		x		P, A, E1, E2	Es
128	<i>Dictyota caribaea</i> Hörnig y Schnetter ^B	x	x	x	x	x	P, A, E1, E2	An, Ar, Es
129	<i>Dictyota cervicornis</i> Kütz. ^b				x	x	P, A, E1	An, Ar, Es
130	<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörnig y Weber-Peukert ^{b, c}					x	E1	
131	<i>Dictyota pinnatifida</i> Kütz. ^{b, d}			x			P, E1	An, Es
132	<i>Dictyota pulchella</i> Hörnig y Schnetter ^{b, d, X}			x			E1	
133	<i>Feldmannia indica</i> (Sond.) Womersley y A. Bailey ^{a, d, B}			x			E1	Ep
134	<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydr.) M. Balakrishnan y Kinkar ^{a, c, B}					x	E1	
135	<i>Lobophora variegata</i> (J.V. Lamour.) Womersley y E.C. Oliveira	x	x	x	x	x	P, A, E1, E2	Ar
136	<i>Padina</i> fase <i>Dictyerpa</i> ^{b, d}				x		P, E1	
137	<i>Spatoglossum schroederi</i> (C. Agardh) Kütz. ^{b, d}				x		A, E1	An
138	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sond. ^{a, d}			x			A, E1	P
139	<i>Sphacelaria rigidula</i> Kütz. ^{a, c}	x					E1	P
140	<i>Sphacelaria tribuloides</i> Menegh. ^{b, d}				x		E1, E2	P
141	<i>Sphacelaria</i> sp. ^{a, d}			x			E1	P
142	<i>Styopodium zonale</i> (J.V. Lamour.) Papenf. ^{b, d}				x		P	Es
143	<i>Turbinaria tricostata</i> E.S. Barton			x	x	x	P, A	

APÉNDICE

Artículo (Coral Reefs)

Mounting of macroalgae on three coral species from the Mexican Caribbean

Neidy P. Cetz-Navarro¹ · Julio Espinoza-Avalos¹✉ · Abel Senties-Granados² · Pablo Jorgensen¹

¹ECOSUR, Apartado postal 424, Chetumal, Quintana Roo 77000, México

²Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado postal 55-535, México, D. F. 09340, México

✉jespino@ecosur.mx, Tel. 01-983-8350440

Keywords: Competition · Overgrowth · Phase shift · Coral-algae interactions · Marine protected areas · Monitoring

Mounting of macroalgae on three coral species from the Mexican Caribbean

Abstract

Coral reefs worldwide, especially those from the Caribbean Sea and particularly from the Mexican Caribbean, are experiencing an alarming rate of degradation, becoming reefs dominated by macroalgae. Even though, the mechanisms that macroalgae use to compete with corals have not been studied sufficiently. This scarceness has made difficult to distinguish two mechanisms of competition, overgrowth and mounting which is proposed here. In the first mechanism algae attach next to but in direct contact with live coral tissue, generally killing the tissue that is colonized, whereas in the second one the attachment point of the algae is a few centimeters away on inert substrates later climbing coral colonies and partially killing the tissue, if it does, although the colony is affected in several ways; reproduction of macroalgae is common in mounting but virtually absent in overgrowing. Mounting of macroalgae was studied in a semi-hierarchical design by sampling three factors: site (Xcalak and Chinchorro Bank, with high and low human disturbance intensities), coral (*A. tenuifolia*, *M. complanata* and *P. porites*), and zone (three levels for each site). Macroalgae species involved in mounting were separated as primary (P) and secondary (S) direct colonizers, and epiphyte (E) indirect colonizers; and species composition was analyzed in two groups, P-S and general (all). Mounting of macroalgae was more frequent on corals from the site with high human disturbance. Both P-S and general compositions of algae were significantly different between sites and similar among coral species. Reefs dominated by macroalgae can be extended temporally in the Mexican Caribbean if the conditions that favor the

mounting and other mechanisms of coral-algal competition prevail. The frequency of coral colonies being mounted by macroalgae can be a measurement of monitoring programs designed to fast evaluate health condition of coral reefs.

Introduction

Coral reefs are important marine ecosystems because they exhibit high diversity and productivity, maintaining a complex community structure (Szmant 2002), with great commercial and aesthetic values (Hughes 1994; Pandolfi et al. 2005). No matter of their importance and values, coral reefs are being degraded at an alarming rate (Szmant 2002; Pandolfi et al. 2003) shifting from a dominance of live coral colonies to a phase of dead corals and algae growing on them (Hughes 1994; Jackson et al. 2001; Diaz-Pulido and McCook 2002).

Coral reefs are being degraded at different rates throughout the world, but those from the Caribbean basin are the most affected (Pandolfi et al. 2003, 2005). For example, the coral cover in the Caribbean fell from ~50% in the 1970 to ~10% in the 2001 (Gardner et al. 2003). Mexican Caribbean reefs have also been degraded to an alarming rate. For example, Ruiz-Zárte et al. (2003) found that the live coverage of scleractinian corals at 10 m depth in eight Quintana Roo reefs were reduced from ~25% to ~12% in one decade, while the relative abundance of filamentous turf algae (FTA) in 1999 was 32.0-69.5%. In other study carried out in the southern part of Quintana Roo, Bastida-Zavala et al. (2000) reported that a site of Mahahual, less than 2 m in depth, had a very low live coral (11.5%) but high FTA (53.7%) coverage.

The causes that promote coral reef degradation are a question of debate (Pandolfi et al. 2003; Aronson and Precht 2006; Mora 2008), but overfishing (Jackson et al. 2001), nutrient overloads

(McCook 1999), bleaching (Diaz-Pulido and McCook 2002) and emergent diseases in corals (Hayes and Goreau 1998; Ainsworth et al. 2007) are frequently mentioned in the literature.

Macroalgae use several mechanisms or processes to compete for resources like space and light with corals (Miller and Hay 1996; McCook et al. 2001; River and Edmunds 2001; Jompa and McCook 2003a; Diaz-Pulido and McCook 2004; Nugues and Szmant 2006; Box and Mumby 2007): 1) vegetative overgrowth, in which algae colonize and laterally encroach and kill the live tissue of corals; 2) settlement and growth of planktonic algal propagules on live coral tissue; 3) shading, caused by algae thallus that reduce the light received by corals, affecting their growth; 4) abrasion, which damage coral tissue because the rubbing of thallus algae moved by water motion; 5) release of organic compounds (i.e., allelochemicals), which affect coral growth or produce coral tissue mortality; 6) space pre-emption/recruitment barrier, that avoids coral recruitment or skeletal extension of corals; 7) reduction of water flow regime and increase in sedimentation, originated by upright macroalgae that grow around corals, thickening the boundary layer; 8) exudates of macroalgae, which enhance microbial activity on corals; 9) acting as vectors of pathogenic microorganisms for corals; and 10) being unsuitable substrates for post-settlement coral survival, when larvae recruit on ephemeral calcareous algae.

In a prospective study conducted in Xcalak, Quintana Roo, Hernández-Medina and Espinoza-Avalos (2005) outlined a mechanism of coral-algal competition that has not been recognized as such in the literature. This mechanism, called mounting hereafter, functions as follows: first, macroalgae attach on substrates adjacent to coral colonies, *but not on live coral tissue*; the substrates can be calcareous rocks or dead corals. Later, under environmental conditions that promote luxurious abundance of algae (as occur in southern Quintana Roo), they grow in the periphery and eventually climb the coral colonies, mainly as an assembly of species. Since then, the algae maintain a direct contact with different points and proportions of the coral tissue,

depending on the morphology of both the mounted corals and the macroalgae species. When the macroalgae are manually pulled up from the corals, it is frequently observed that mounting affects and probably causes death of some parts of the coral, since the skeleton is apparently devoided of tissue or has expelled a considerable amount of zooxanthellae (seen as partial or total tissue bleaching) surely stressing the colonies (Fig. 1a, b). Some parts of the tissue are also sometimes darkened.

Jompa and McCook (2003a) showed a photography of the red alga *Hypnea pannosa* mounting the coral *Porites cylindrica*; nevertheless, the authors established that the potential competition mechanism between both organisms was overgrowth (and abrasion). Similarly, Nugues and Szmant (2006) evoked overgrowth of *Halimeda opuntia* growing on *Porites astreoides* and *Montastraea annularis*, but again the competitive mechanism involved was mounting (see Discussion).

Hernández-Medina and Espinoza-Avalos (2005) mentioned that *Agaricia tenuifolia*, *Millepora complanata* and *Porites porites* apparently were the species with highest percentage of colonies mounted by macroalgae at Xcalak, in the southern Mexican Caribbean. However, it is probable that the composition of mounted macroalgae and the deleterious effects of mounting are different between corals species, since the outcome of the competition can vary with the life history and the morphology of both organisms (McCook et al. 2001). Also, corals have different skills to deal with macroalgae and vice versa. For example, when two corals (*Agaricia agaricites* and *Porites astreoides*) interacted with the brown algae *Lobophora variegata*, the first species was competitively inferior that the second one against the alga (Nugues and Bak, 2006), whereas two algae species (*Lyngbya bouillonii* and *Dictyota dichotoma*) affected the coral *P. lutea* in different ways (Titlyanov et al. 2007).

Millepora complanata forms colonies of vertical and thin plates with smooth surface (Fig. 1a, 1b), *P. porites* has cylindrical branching colonies with bifurcated branches (Fig. 1c), and *A. tenuifolia* forms shrub colonies of vertical and thin plates but with rough or irregular projections (Fig. 1d) (Cairns 1982); the three zooxanthellae species are mounted by macroalgae. The two latter species belong to the Order Scleractinia, while *M. complanata* to the Milleporina, which unlike to the scleractinian corals, lack corallites but have gastropores and dactylopores (Razak and Hoeksema 2003). *M. complanata* is a heterotrophic hydrocoral, with a food ingest higher than scleractinian corals, whereas *P. porites* is considered completely autotrophic; colonies of *M. complanata* are chemically aggressive to capture and digest preys (Lewis 1992). Thus, Ibarra-Alvarado et al. (2007) found that the toxins obtained from crude extracts of *M. complanata* had vasoconstrictor and hemolytic effects on rats. In other words, the differences in morphology, anatomy and chemical potential gear of the three coral species involved in this study make plausible to assume that the composition of algae species and the deleterious effects of mounting will be different in the coral species.

The aim of this study was to compare the mounting of macroalgae on three coral species (*A. tenuifolia*, *M. complanata* and *P. porites*) from two sites (Chinchorro Bank with better reef conservation conditions than Xcalak). The mean proportion of a colony mounted by macroalgae, and the mean proportion of the colony affected by mounting of each coral species were also obtained. The hypotheses of this study were that Xcalak, in comparison to Chinchorro Bank: 1) presents a greater percentage of colonies mounted by macroalgae, and 2) of those colonies with mounting, the macroalgae have a higher mean proportion mounted and mean proportion affected. Also, that 3) the mean proportions mounted and affected between the three coral species are different, 4) the composition of macroalgae species mounted on each coral species and between sites are different, and 5) there is specificity regarding some algal species mounting one coral

species but not on the other two.

Materials and methods

Study sites

The two study sites are located on back reefs of southern Quintana Roo (Fig. 2). The first site, Xcalak, is a fringing reef parallel to the coast, and is part of the National Park “Arrecifes de Xcalak” (PNAX by its Spanish name). The PNAX is contiguous to the National Park and Marine Reserve “Bacalar Chico”, of Belize, bordering the territory of Mexico. The distance between the coastline and the reef crest is ~1 km (using Google Earth™ 4.3). An unknown amount of tourists are attended in few hotels and ‘cabañas’. The second site, San Andres, belongs to an atoll-like reef located within the Biosphere Reserve “Chinchorro Bank” (RBBC by its Spanish name). The distance between the central islet, Cayo Centro, and the reef crest is ~3.2 km. By its remoteness (~35 km from the land coast), RBBC has always received a limited number of visitors, and residents (temporary fishermen, the staff of the RBBC and a mariners task force, all of them without family) make a population of a few tens of individuals. San Andres will be designate as Chinchorro Bank from now on.

Chinchorro Bank is a site with less human disturbance than Xcalak, condition that was evidenced by a series of variables measured in both sites during 2004-2005 (García-Salgado et al. 2006). For example, in comparison to Xcalak, Chinchorro Bank had: a) greater coral scleractinian cover (26.6% vs. 18.8%), b) lower macroalgae cover (23.0% vs. 41.2%), c) greater ratio values between the percent cover of main alive components on reefs (hard corals, gorgonians, sponges,

crustose coralline algae and milleporas) and the percent cover of algae (2.0 vs. 0.9), and d) greater fish recruitment density (~83 vs. ~19 ind 100 m⁻²). Overall, García-Salgado et al. (2006) established that Chinchorro Bank sustained reefs in good condition, while Xcalak reefs presented stress or a critical health condition.

Sampling design

Sampling included three factors in a semi-hierarchical design. The first factor, site, was conformed by two levels that represented different human disturbance intensities: high (Xcalak) and low (Chinchorro Bank). The second factor, coral, included three levels: *A. tenuifolia*, *M. complanata* and *P. porites*; the levels of this factor were crossed with those of the first factor. The third factor, zone, was nested within the factor “site”, and was represented by three zones (C1, C2, C3 and X1, X2, X3 for Chinchorro Bank and Xcalak, respectively) haphazardly selected and separated ~400 m from each other. Four replicates (transects) of 10 m² (5 m x 2 m) were performed at each zone to obtain the coral variables and algal samples mentioned below.

The samplings at Xcalak and Chinchorro Bank were conducted in January and May of 2007, respectively. A couple of ropes with buoys, weights and phosphorescent plastic ribbons were used to delimit the extremes of each transect. Transects were covered using a PVC tube 2 m in length that was transported perpendicularly to the transect axis. Observations and measurements were accomplished by free diving.

The following variables (V) for each coral species were obtained in each transect:

V1. Percentage of colonies with presence of mounting, calculated in relation to the total number of colonies found in each transect. It was predetermined to observe at least seven colonies per coral species per transect. When this number was not achieved, as occasionally occurred

in Xcalak, it was completed from outside transect.

- V2. Mean proportion of coral colonies mounted by macroalgae, calculated in relation to the length covered by macroalgae and the total length for each coral colony both measured with a ruler. Three colonies of each coral species per transect were measured; when that number was not reached (as in Xcalak), coral colonies were measured from outside transect.
- V3. Mean proportion of coral colonies affected by macroalgae, calculated in relation to the affected length and the total length for each coral colony, with a number of measurements as in the previous variable.
- V4. Composition of algae species mounting each coral species, obtained from one sample per species and transect.

At the end, 72 calculations or samples were obtained for all variables.

Macroalgae were collected using a knife, introduced into tagged plastic bags, and fixed with 4% formaldehyde in sea water. Later they were identified in the laboratory with the keys of Taylor (1960), Humm and Wicks (1980), Schneider and Searles (1991), and Littler and Littler (2000). Systematic arrangement and nomenclatural updates followed Wynne (2005) and the AlgaeBase of Guiry and Guiry (2008), respectively. 519 specimens of macroalgae and cyanobacteria preserved in permanent slides, vials and herbarium sheets were deposited at the CIQR herbarium of ECOSUR.

Algae species were separated as primary (P), secondary (S), and epiphytes (E). P and S were those macroalgae mounting directly on corals: P were the only species found or the most abundant species on corals, and S were less abundant than P. Macroalgae and cyanobacteria found as E were classified in three levels: 1) first order (E1), were those growing on P and S macroalgae; 2) second order (E2), were found growing on E1; and 3) third order (E3), grew on

E2. The composition of algae species was analyzed for two groups: P-S and general (P, S and the three orders of E).

Data analysis

The evaluation of differences in V1, V2, V3, and V4 was performed using PERMANOVA, software for multivariate analysis of the variance by permutational random (Anderson 2001). The method allows the additive partition of variance in complex designs, maintaining flexibility and lack of assumptions, characteristic of the non-parametric methods (Anderson 2001, 2005). The statistic test is a multivariate analog of F-ratio of Fisher, calculated directly from the matrix of Bray-Curtis dissimilarity of the samples. A nested PERMANOVA of ways was performed to analyze differences in V1 between sites and zones as fixed factors. The zones were nested within sites. The null hypothesis of 'no difference' among the compared groups was rejected if the associated *P*-value was ≤ 0.05 . 4,999 random permutations were carried out to obtain an accurate *P*-value in the global test (Anderson 2005). V2, V3 and V4 were analyzed with PERMANOVA, with site and coral as fixed factors. V4 was analyzed for two groups, P-S and general (P, S and E) compositions. Because PERMANOVA is sensitive to differences in the variability of the distribution of samples among groups, the PERMDISP (permutational análisis of multivariate dispersions) for Windows was used (Anderson 2004). This software makes a hypothesis test comparing the homogeneity of distributions of the samples among groups to determine the nature of its difference.

A similarity/distance percentages (SIMPER) analyses was later carried out for V1 and V4 in the software PRIMER (Plymouth routines in multivariate ecological research) 6 for Windows (Clarke and Gorley 2006), using Bray-Curtis similarity. SIMPER analysis identifies the variables

(e.g., species) that mainly explain Bray-Curtis similarities or Euclidian distances observed between sample groups, determining the percentage of contribution of each species in descending order (Clarke and Gorley 2006).

Since the mean proportion of coral affected by macroalgae was probably related to the mean proportion mounted for each coral colony, V2 and V3 were examined with 2-way ANCOVA (factors: site and coral), with V3 as variable and V2 as covariate, using the software Statistica 6.1 for Windows. The Kolmogorov-Smirnov and Levene's tests were used to assess the normality and variance homogeneity of data, respectively.

The Spearman rank order correlation coefficient was used to determine the lineal relationship between the lengths of mounted and affected portions of colonies for the independent factors site and coral, using the latter software.

Results

Percentage of colonies with presence of mounting (V1)

The percentage values of colonies with presence of mounting (Table 1) were significantly greater ($F_{1,18}=23.2$, $P=0.001$) in Xcalak than in Chinchorro Bank. This result is consistent, since no differences were found in the multivariate dispersion of the samples among the groups (PERMDISP, $F_{1,18}=20.1$, $P=0.10$). The corals *P. porites* and *A. tenuifolia* were the species that most contributed to differentiate the mounting between sites (SIMPER analysis), both species with larger percentages in Xcalak.

Regarding the spatial heterogeneity within sites (differences between zones), the percentage of coral colonies with mounting was heterogeneous ($F_{4,18}=3.9$, $P=0.003$) between zones at both sites, a result consistent with the homogeneous multivariate dispersion between groups (PERMDISP, $F_{4,18}=1.4$, $P=0.27$). The coral species marking the differences of mounting between zones (SIMPER analysis) were *M. complanata* (B2 > B3) in Chinchorro Bank, and *M. complanata* (X1 > X2, X3) and *P. porites* (X3 > X2) in Xcalak.

Mean proportions of coral colonies mounted (V2) and affected (V3) by macroalgae

The mean proportion of coral colonies mounted (V2) by macroalgae (Table 2) was greater ($F_{1,210}=6.0$, $P=0.007$) in Chinchorro Bank than in Xcalak, and lower ($F_{2,210}=13.4$, $P=0.000$) in *M. complanata* than in *A. tenuifolia* and *P. porites*. The conclusion on sites is solid because the groups had homogeneous multivariate dispersion (PERMDISP, $F_{1,210}=1.6$, $P=0.20$); but the conclusion on coral species must be taken with reserve ($F_{2,210}=3.5$, $P=0.03$).

The mean proportion of coral colonies affected (V3) by macroalgae (Table 2) was greater ($F_{1,210}=6.2$, $P=0.001$) in Chinchorro Bank than in Xcalak, and lower ($F_{2,210}=4.1$, $P=0.002$) in *M. complanata* than in *A. tenuifolia* and *P. porites*. The multivariate dispersion of the samples among groups was heterogeneous for sites (PERMDISP, $F_{1,210}=13.1$, $P=0.00$) and homogeneous for coral species ($F_{2,210}=2.7$, $P=0.06$), so the first conclusion should be taken with care.

The proportion of coral colony affected depended on the proportion of coral colony mounted ($F_{1,209}=129.8$, $P=0.000$), and this dependence was different between sites ($F_{1,209}=4.7$, $P=0.03$; greater mounted and affected colonies in Chinchorro Bank than in Xcalak), but not among coral species ($F_{2,209}=1.7$, $P=0.2$). The dependence was a result of significant ($P<0.003$, $n=216$) correlation coefficients between mounted and affected lengths for *A. tenuifolia* ($r=0.51$ and

$r=0.50$), *M. complanata* ($r=0.81$ and $r=0.55$), and *P. porites* ($r=0.65$ and $r=0.84$) from Chinchorro Bank and Xcalak, respectively.

Algae species involved in mounting the three coral species (V4)

a) General composition of macroalgae and Cyanobacteria species (P, S and E)

The general composition of macroalgae and Cyanobacteria involved in mounting the three coral species in the two study sites was composed by 143 taxa (20 Cyanobacteria (Cy), 76 Rhodophyta (Rh), 30 Chlorophyta (Ch) and 17 Phaeophyta (Ph); Appendix 1), and was different ($F_{1,66}=7.8$, $P=0.000$) between Xcalak and Chinchorro Bank. The species that most contributed to this difference, according to SIMPER analysis, were *Lyngbya confervoides* (E), *Chroodactylon ornatum* (E) and *Amphiroa fragilissima* (P-S), more abundant in the samples of Xcalak, and *A. brasiliiana* (P-S) and a crustose coralline (E), more abundant in Chinchorro Bank. However, the general composition of mounting algae between the three coral species was similar ($F_{2,66}=1.3$, $P=0.132$). The two previous conclusions were supported by the multivariate dispersion of the samples among groups, which was homogenous for sites (PERMDISP, $F_{1,66}=0.2$, $P=0.65$) and coral species ($F_{2,66}=0.2$, $P=0.80$).

b) Composition of primary (P) and secondary (S) macroalgae

The composition of P-S macroalgae mounting the three coral species was composed of 40 taxa (14 Rh, 16 Ch and 10 Ph), 28% of the total macroalgae and cyanobacteria recorded in this study (Appendix 1), and was different between sites ($F_{1,66}=6.4$, $P=0.001$). This difference was

reaffirmed with the homogeneous multivariate dispersion among the groups (PERMDISP, $F_{1,66}=3.2$, $P=0.08$). The macroalgae that most contributed to differentiate the species composition between sites, according to SIMPER analysis, were *A. brasiliana*, *Palisada poiteaui* and *H. opuntia*, more abundant in the samples of Chinchorro Bank, and *A. fragilissima* and *A. tribulus*, more abundant in Xcalak. However, the algae composition mounting the three coral species was similar ($F_{2,66}=$, $P=0.064$), a conclusion supported by the PERMDISP analysis ($F_{2,66}=$, $P=0.08$).

Specificity of macroalgae and Cyanobacteria species mounting coral species

Regarding the specificity of algae mounting corals, some species were found mounting exclusively in only one of the three coral species; 17 for *A. tenuifolia* (2 Cy, 9 Rh, 5 Ch and 1 Ph), 32 for *M. complanata* (1 Cy, 14 Rh, 8 Ch and 9 Ph) and 13 for *P. porites* (3 Cy, 4 Rh, 4 Ch and 2 Ph) (Appendix 1).

On the other hand, the reproduction was represented by 10 types (structures); and the reproducing species were mainly found within the Phaeophyta and Rhodophyta (64.7% and 39.4% of the species, respectively). Reproduction was virtually absent in the Chlorophyta and Cyanobacteria (Appendix 1).

Discussion

Macroalgae use at least ten mechanisms or processes to compete for resources with corals (see Introduction). To know how algae function in these mechanisms is essential since they participate in the increase of coral reefs dominated by macroalgae. In spite of their importance, the

mechanisms and outcomes of the competition between algae and corals are poorly understood (Box and Mumby 2007), and their study remains insufficient (McCook et al. 2001; Jompa and McCook 2002a). This insufficiency has made difficult the distinction of two coral-algal competition mechanisms; the overgrowing and the one proposed here, the mounting, although fundamental differences exist between them. Thus, the differences and their implications between both mechanisms will be treated firstly, and the particular results on mounting will be discussed later.

In overgrowing, the macroalgae are attached next to but in direct contact with live coral tissue, which is gradually colonized and covered laterally (by creeping thallus or stolon growth); in mounting, the macroalgae are not initially in direct contact with live coral tissue, since its attachment point is a few centimeters away on inert substrates. These particularities have different consequences in the fitness of the colonized corals. For example, the overgrowth in the Mexican Caribbean reefs is mainly carried out by filamentous turf algae (Bastida-Zavala et al. 2000; Ruiz-Zárte et al. 2003; Roy 2004) which kill the coral tissue in their colonization advance (Quan-Young and Espinoza-Avalos 2006; but see Jompa and McCook 2003b). The same fatality occurs when other macroalgae species (*Metapeyssonnelia corallepida*, *Pneophyllum conicum* and the crust form of *L. variegata*) overgrow some coral species (Antonius and Ballesteros 1998; Antonius 1999, 2001; Jompa and McCook 2002a). In contrast, mounting of macroalgae causes only partial mortality of coral tissue, if it does, although the coral colonies are adversely affected in different ways (see below).

The lack of appreciation of mounting as a mechanism of competition between algae and corals has originated to be confused with overgrowing. For example, the red alga *H. pannosa* and the green alga *H. opuntia*, involved in the studies of Jompa and McCook (2003a) and Nugues and Szmant (2006), have life histories (without creeping or stolon growth) that prevent them to use

the overgrowth mechanism to compete with corals. The same impediment is true for some algal species included in the review of McCook et al. (2001), in the study of Lapointe et al. (1997) and in some studies cited by Lirman (2001), species that were using the mounting mechanisms to affect corals in stead.

In this study it was found that two macroalgal species (*L. variegata* and *Caulerpa racemosa*) can use both mechanisms as part of their strategy to compete with corals. Both species first grow as clumps few centimeters away from coral colonies and climb them; once they become in contact with coral tissue sometimes overgrow the corals: *L. variegata* changing from a foliose to a creeping/crustose form, and *C. racemosa* by projecting branch apexes of its stolons onto live coral tissue (Fig. 3). The overgrowth of corals by the creeping/crustose form of *L. variegata* has been registered for Australia and the Caribbean (McCook et al. 2001; Jompa and McCook 2002b; Nugues and Bak 2006; and in other works cited by these authors), and the change from foliose to creeping/crustose form under herbivory pressure is well known (see Littler and Littler 2000). Besides, Jompa and McCook (2002a) registered the change from the creeping/crustose to the foliose form when *L. variegata* was in competition with *P. cylindrica* and excluded from herbivory pressure. Nevertheless, the coexistence of the two mechanisms of competition of *L. variegata* was under a same herbivory regime at each site (Xcalak and Chinchorro Bank). Similarly to the two previous algal species, *Dictyosphaeria cavernosa* was observed mounting or overgrowing corals.

Regarding *L. variegata*, Morse et al. (1996) and Baird and Morse (2004) found that this alga inhibits the metamorphosis of larvae and coral settlement, probably through secondary metabolites. It is possible that *C. racemosa* is also using some of the many compounds (e.g., oxytoxins, neurotoxins) found within the Caulerpaceae (Paul et al. 2007) to invade corals. Thus, *C. brachypus* has had episodic explosive invasions in coral reefs of Florida (Lapointe et al. 2005,

2006). In turn, *D. cavernosa* mediated 100% mortality of fragments of two coral species (Smith et al. 2006). In other words, the morphological plasticity, and the differences on life histories and chemical potential gear of some macroalgal species (as the three mentioned before) allow them to take advantage of different mechanisms to successfully compete with corals.

The negative effects of mounting were not evaluated in this study. However, it can be assumed that include those found by Box and Mumby (2007) when they experimentally placed *L. variegata* and *Dictyota pulchella* in contact with live *Agaricia* spp., in addition to the effects they listed based on other studies: 1) loss of coral tissue, growth inhibition, and increment on colony mortality rates, by shading, 2) reduction in growth rate and survivorship of small corals, by abrasion (see also Titlyanov et al. 2007), 3) decrease of coral growth, by sedimentation, 4) reduced encounters of the mesenterial filaments with food particles, 5) decreased uptake of dissolved nutrients in the water, by macroalgae using the same resources, 6) reduced efficiency exchange of dissolved water oxygen, 7) enhanced microbial activity being detrimental to coral health, by compounds exudated by algae which promote microbial overgrowth, and 8) reduced coral growth through allelochemical inhibition. Other negative effects of mounting macroalgae are: 9) incidence of coral diseases, by algae being in contact with corals and acting as vectors of microbial pathogens (Nugues et al. 2004a), 10) inhibition of larvae metamorphosis and recruitment, probably mediated by secondary metabolites (Morse et al. 1996; Baird and Morse 2004; Kuffner et al. 2006), and 11) post-settlement mortality of recruits, by settling on calcareous algae acting as ephemeral and fatal substrates (Nugues and Szmant 2006). It is not overlooked that several effects of mounting can occur at the same time, and may be assumed that the synergy of them will have more deleterious consequences to the corals than the occurrence of isolated effects.

Regarding the results of this study, coral colonies with mounting were more frequent in the site with high (Xcalak) than with low (Chinchorro Bank) human disturbance, as found with *P. porites* and *A. tenuifolia*, according with the first hypothesis of this study. The amount of people (>500 inhabitants since 1910; more or less stable to date, INEGI 2008), the productive activities of the past (e.g., fishing, coconut cultivation and timber extraction) (Dachary and Arnaiz-Burne 1984) and the long-term and present anthropogenic impacts (e.g., fishing and wastewater discharges) (Ruiz-Zárate et al. 2003), greater in Xcalak than in Chinchorro Bank, surely have caused the stress or critical reef condition in the first site, contrasting with the good reef condition in the second site (García-Salgado et al. 2006). It is likely that the greater deterioration of reefs in Xcalak than in Chinchorro Bank has also originated that the mean density (colonies $m^{-2} \pm SD$; $n=72$) of the three coral species was lower (PERMANOVA, $F_{1,18}=24.3$, $P=0.001$) in the first than in the second site: 1.1 ± 0.4 vs. 2.1 ± 0.8 for *A. tenuifolia*, 0.7 ± 0.6 vs. 1.2 ± 1.2 for *P. porites*, and 0.1 ± 0.1 vs. 1.3 ± 1.2 for *M. complanata*, respectively (Cetz-Navarro unpubl. data). The creation of Xcalak reefs as National Park (Diario Oficial de la Federación 2000) indicates that the conservation of their aquatic ecosystems and the sustainable use of their natural resources for seven years has not been enough to counteract its deterioration: Improvement on surveillance actions and a good implementation of the management plan of this marine protected area are probably needed to achieve so. In contrast, the eleven years since the creation of Chinchorro Bank as Biosphere Reserve (Diario Oficial de la Federación 1996), together with its relative remoteness and an effective implementation of conservation measures apparently are helping to achieve there healthier reefs.

The second hypothesis, that the mean proportions of coral colonies mounted and affected by macroalgae would be greater in the site with high (Xcalak) than with low (Chinchorro Bank)

human disturbance, was not confirmed in this study. Thus, greater deleterious impact on colonies of Chinchorro Bank was a consequence of the length of corals therein, smaller than those of Xcalak (PERMANOVA, $F_{1,210}=18.0$, $P=0.001$, $n=216$), but having similar mounted length (PERMANOVA, $F_{1,210}=0.6$, $P=0.51$, $n=216$) (Cetz-Navarro unpubl. data) at both sites. For example, the mean values (cm) of the total and mounted lengths of the colonies of *A. tenuifolia* from Xcalak were 9.7 and 4.5, whereas from Chinchorro Bank were 6.9 and 5.0, resulting in 46.4% and 72.5% of mounted proportion, respectively. The same argument would explain the unconfirmation of this hypothesis with respect to the affected proportion of corals. However, these results indicate that small (e.g., juveniles of any species) will be more affected than large colonies by mounting, a conclusion similarly attained by Box and Mumby (2007) working experimentally with juvenile corals. It was also clear that the deleterious effects in corals were dependent on the proportion mounted by macroalgae for the three coral species at both study sites.

The mean proportions of coral colonies mounted and affected by macroalgae were different between coral species, as proposed in the third hypothesis, with lower values for *M. complanata* than for *A. tenuifolia* and *P. porites*. The aggressive chemical potential of *M. complanata* (see Ibarra-Alvarado et al. 2007), its elongated dactylozooids (Razak and Hoeksema 2003) with thousands of nematocysts (Grajales and Sánchez 2006) which can inhibit algal growth (Nugues et al. 2004b), and other strategies used by this species probably were more effective than those used by the other species to diminish the mounting of macroalgae. Larger proportions of mounted and affected colonies of *A. tenuifolia* and *P. porites* are worse if one considers that these are brooders species, and sometimes mounted by calcareous algae which affect them in their recruitment (see below). Consequently, these results do not support Tanner's (1995) viewpoint that bushy coral

species with a single small attachment point (like *Pocillopora damicornis* –his study– and *P. porites* –this study–) are able to avoid encounters with algae and be less affected.

Mounting in this study included three coral species of relatively small size and did not incorporate adult corals of great size, like *M. annularis*, *M. faveolata* and *Acropora palmata*, that were observed with mounting algae at both study sites (pers. obs.). Although the effects of mounting on large coral species are surely much reduced, macroalgae may affect the recruitment, the growth of tissue in contact with algae, and the mortality and growth of juvenile colonies as well as fragments of species reproducing asexually. However, to analyze these possibilities is beyond the objectives of this study.

The primary-secondary (P-S) and the general (P-S-E) composition of macroalgae and Cyanobacteria participating in the mounting of the three coral species were different between sites, as proposed in the first part of the fourth hypothesis; nonetheless, were similar between coral species, rejecting the second part of this hypothesis. Evidently, the segregation of species in two groups was artificial: the purpose of segregating species was to know the macroalgae that were participating directly in mounting, not the species who were indirect colonizers in that process (the E). However, corals can be negatively affected by the species included in the two assemblages. For example, both *L. confervoides* and an unidentified crustose coralline species were found as E and main contributors to differentiate the general composition between sites; the first species can increase mortality rates of recruits (Kuffner et al. 2006), while the second can affect the post-settlement success (Nugues and Szmant 2006), irrespective to the moment that each species incorporates to mounting. Similarly, other epiphytes who participated in this mechanism could be affecting the three coral species (see below). Within the macroalgae that contributed to differentiate the composition (general and P-S) of mounting were *A. brasiliiana*, *A. fragilissima* and *A. tribulus*, geniculated calcareous algae which can affect coral recruitment

(Nugues and Szmant 2006). The green alga *H. opuntia*, another important contributor to differentiate mounting of P-S between sites, has the potential to become very noxious to the Caribbean coral reefs, since might be vector of diseases (Nugues et al. 2004a), functions as fatal substrate of larvae (Nugues and Szmant 2006), and has six (1-6) of the mounting negative effects listed above.

In the mounting of corals other E, P and S macroalgae were not frequent enough to differentiate the composition between sites (*L. sordida* –as *L. polychroa*–, *L. majuscula*, *Anotrichium tenue*, *D. cavernosa*, *L. variegata*, *Dictyota* spp., *Padina* sp. and *Galaxaura rugosa*), but it has been demonstrated that they have deleterious effects on the larval survival, recruitment, bacterial infection, tissue mortality, bleaching, and coral growth of some coral species (Stimson et al. 2001; Jompa and McCook 2003b; Kuffner and Paul 2004; Titlyanov et al. 2005; Kuffner et al. 2006; Nugues and Bak 2006; Nugues and Szmant 2006; Box and Mumby 2007).

All the negative effects of mounting make evident how this mechanism of competition can participate in the loss of overall coral cover. Mounting surely takes part in the alarming rate of coral reefs degradation (Szmant 2002) of the Caribbean Sea (Pandolfi et al. 2003) and the Mexican Caribbean (Ruiz-Zárte et al. 2003), transforming coral reefs into algal reefs. This phase-shift could be extended temporarily if the conditions that benefit the mounting and other mechanisms of coral-algal competition prevail.

The number of macroalgae and cyanobacteria that mounted only in one of the three coral species was 62 (see Appendix 1), partially confirming the fifth hypothesis. Thus, in very few cases (5) a coral species was mounted by a particular macroalgae species in three or more samples: four cases for *M. complanata* (*G. rugosa*, *Laurencia obtusa*, *Dictyota pinnatifida* and *Padina* sp. stage *Dictyerpa*) and one for *A. tenuifolia* (*Cladophora laetevirens*). In the rest of cases the rarity of those species rather than algae specificity of mounting would be evaluated.

The diverse reproductive structures observed in the specimens of macroalgae (10; see Appendix 1) contrasted with the presence of virtually one type of reproduction (vegetative) registered by Quan-Young (2007) in two clonal turf macroalgae involved in the overgrowth competition with *M. faveolata* in the Mexican Caribbean. The presence of different types of reproduction in the algae mounting three coral species likely indicates that in this mechanism the algae invested more energy to reproduce, in comparison to the turf algae overgrowing coral tissue, which canalized more energy to stolons production, a condition that would result advantageous to invade (Winkler and Stöcklin 2002; Ye et al. 2006) the coral, at the expenses of sexual (Wright 2005) and other types of reproduction in the case of macroalgae. These differences on reproduction reiterate the divergent strategies that macroalgae exhibit when participating in two different mechanisms of competition with corals, mounting and overgrowth.

In summary, mounting is a mechanism of algae-coral competition different of overgrowing, each having particular outcomes in the fitness of corals. The morphological plasticity of macroalgae as well as their different life histories and chemical potential gears allow them to use several mechanisms to compete with corals. That versatility of features in some cases favors that an alga species shows both overgrowth and mounting. The chlorophyte *H. opuntia* displays a set of negative effects that makes it potentially very noxious for Caribbean coral reefs. In turn, coral species have their own peculiarities to diminish mounting; for example, *M. complanata* being less mounted than *A. tenuifolia* and *P. porites*. Even mounting affects coral species differentially its negative effects are greater when impacting small colonies in general. The sum of negative effects of mounting eventually influences the overall decline of coral cover, and can temporally extend the phase shift in the reefs of the Caribbean Sea and the Mexican Caribbean if the conditions that promote mounting and other mechanisms of coral-algal competition prevail. Since the frequency of coral colonies with mounting is likely dependent on the degree of human

disturbance, it is suggested to use with caution this variable of easy assessment in studies to fast monitoring the health condition of coral reefs.

Acknowledgements

We thank the staff of Reserva de la Biosfera de Banco Chinchorro, and Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, for providing facilities and field assistance; H. Bahena-Basave for taking the photos of this study; M. Marrufo-Puc for his field assistance; H. León-Tejera for helping with the identification of Cyanobacteria; and L. Hernández-May, for introducing the alga specimens at the CIQR herbarium of ECOSUR. We also thank S. Box for their valuable comments to improve the manuscript. This study was made possible with the financial support of the Programa de Apoyo Complementario a Proyectos de Investigación from CONACYT (S53215-Q). N.P. Cetz-Navarro thanks CONACYT for providing the scholarship 202980.

References

- Ainsworth TD, Kramasky-Winter E, Loya Y, Hoegh-Guldberg O, Fine M (2007) Coral disease diagnostics: what's between a plague and a band? *Appl Environ Microbiol* 73:981–992
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46
- Anderson MJ (2004) PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand
- Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand
- Antonius A (1999) *Metapeyssonelia corallepida*, a new coral-killing red alga on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 18:301
- Antonius A (2001) *Pneophyllum conicum*, a coralline red alga causing coral reef-death in Mauritius. *Coral Reefs* 19:418
- Antonius A, Ballesteros E (1998) Epizoism: a new threat to coral health in Caribbean reefs. *Rev Biol Trop* 46:145–156

- Aronson RB, Precht WF (2006) Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* 25:441–450
- Baird AH, Morse ANC (2004) Induction of metamorphosis in larvae of the brooding corals *Acropora palifera* and *Stylophora pistillata*. *Mar Freshw Res* 55:469–472
- Bastida-Zavala JR, Beltrán-Torres AU, Gutiérrez-Aguirre MA, de la Fuente-Betancourt G (2000) Evaluación rápida de los arrecifes parche de Majagual, Quintana Roo, México. *Rev Biol Trop* 48:137–143
- Box SJ, Mumby PJ (2007) Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenil Caribbean corals. *Mar Ecol Prog Ser* 342:139–149
- Cairns SD (1982) Stony corals (Cnidaria: Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. *Smithson Contrib Mar Sci* 12:271–302
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth
- Dachary AC, Arnaiz-Burne SM (1984) Estudios socioeconómicos preliminares de Quintana Roo. El territorio y la población (1902-1983). Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México
- Diario Oficial de la Federación (1996) Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región conocida como Banco Chinchorro. Presidencia de la República, México
- Diario Oficial de la Federación (2000) Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región conocida como Arrecifes de Xcalak. Presidencia de la República, México
- Diaz-Pulido G, McCook LJ (2002) The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 232:115–128
- Diaz-Pulido G, McCook LJ (2004) Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23:225–233
- García-Salgado M, Camarena T, Gold G, Vasquez M, Galland G, Nava G, Alarcón G, Ceja V (2006) Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Programa de monitoreo sinóptico 2004 y 2005. Documento Técnico del SAM 18, Belize
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301:958–960
- Grajales A, Sánchez JA (2006) Discharged nematocysts of *Millepora alcicornis*. *Coral Reefs* 25:671
- Guiry MD, Guiry GM (2008) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hayes RL, Goreau NI (1998) The significance of emerging diseases in the tropical coral reef ecosystem. *Rev Biol Trop* 46:173–185
- Hernández-Medina D, Espinoza-Avalos J (2005) Interacciones específicas entre corales y macroalgas. Informe de Estancia Verano Científico. El Colegio de la Frontera Sur, México
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547–1551
- Humm HJ, Wicks SR (1980) Introduction and guide to the marine bluegreen algae. Wiley, New York
- Ibarra-Alvarado C, García JA, Aguilar MB, Rojas A, Falcón A, de la Cotera EPH (2007) Biochemical and pharmacological characterization of toxins obtained from the fire coral *Millepora complanata*. *Comp Biochem Physiol Part C* 146:511–518
- INEGI (2008) II conteo de población y vivienda 2005. México y sus municipios. INEGI, México.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi

- JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629–638
- Jompa J, McCook LJ (2002a) Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *J Exp Mar Biol Ecol* 271:25–39
- Jompa J, McCook LJ (2002b) The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnol Oceanogr* 47:527–534
- Jompa J, McCook LJ (2003a) Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar Ecol Prog Ser* 258:87–95
- Jompa J, McCook LJ (2003b) Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. *Mar Ecol Prog Ser* 258:79–86
- Kuffner IB, Paul VJ (2004) Effects of the benthic cyanobacterium *Lyngbya majuscula* on larval recruitment of the reef corals *Acropora surculosa* and *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs* 23:455–458
- Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 323:107–117
- Lapointe BE, Littler MM, Littler DS (1997) Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 1:927–932
- Lapointe BE, Barile PJ, Littler MM, Littler DS (2005) Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs II. Cross-shelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae* 4:1106–1122
- Lapointe BE, Bedford BJ, Baumberger R (2006) Hurricanes Frances and Jeanne remove blooms of the invasive green alga *Caulerpa brachypus* forma *parvifolia* (Harvey) Cribb from coral reefs off northern Palm Beach County, Florida. *Estuar Coast* 29:966–971
- Lewis JB (1992) Heterotrophy in corals: zooplankton predation by the hydrocoral *Millepora complanata*. *Mar Ecol Prog Ser* 90:251–256
- Lirman D (2001) Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs* 19:392–399
- Littler DS, Littler MM (2000) Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Off Shore Graphics, Washington
- McCook LJ (1999) Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 18:357–367
- McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19:400–417
- Miller MW, Hay ME (1996) Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. *Ecol Monogr* 66:323–344
- Mora C (2008) A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proc R Soc Biol Sci Ser B* 275:767–773
- Morse ANC, Iwao K, Baba M, Shimoike K, Hayashibara T, Omori M (1996) An ancient chemosensory mechanism brings new life to coral reefs. *Biol Bull* 191:149–154
- Nugues MM, Bak RPM (2006) Differential competitive abilities between Caribbean coral species and a brown alga: a year of experiments and a long-term perspective. *Mar Ecol Prog Ser* 315:75–86
- Nugues MM, Szmant AM (2006) Coral settlement onto *Halimeda opuntia*: a fatal attraction to an ephemeral substrate? *Coral Reefs* 25:585–591

- Nugues MM, Smith GW, van Hooidek RJ, Seabra MI, Bak RPM (2004a) Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecol Lett* 7:919–923
- Nugues MM, Delvoe L, Bak RPM (2004b) Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Mar Ecol Prog Ser* 278:103–114
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, Cooke RG, McArdle D, McClenachan L, Newman MJH, Paredes G, Warner RR, Jackson JBC (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301:955–958
- Pandolfi JM, Jackson JBC, Baron N, Bradbury RH, Guzmán HM, Hughes TP, Kappel CV, Micheli F, Ogden JC, Possingham HP, Sala E (2005) Are U.S. coral reefs on the slippery slope to slime? *Science* 307:1725–1726
- Paul VJ, Arthur KE, Ritson-Williams R, Ross C, Sharp K (2007) Chemical defenses: from compounds to communities. *Biol Bull* 213:226–251
- Quan-Young LI (2007) Respuestas de parámetros biológicos a la competencia por espacio entre macroalgas y el coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia). Ph.D. thesis, El Colegio de la Frontera Sur, p 82
- Quan-Young LI, Espinoza-Avalos J (2006) Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll *a* concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnol Oceanogr* 51:1159–1166
- Razak TB, Hoeksema BW (2003) The hydrocoral genus *Millepora* (Hydrozoa: Capitata: Milleporidae) in Indonesia. *Zool Verh (Leiden)* 345:313–336
- River GF, Edmunds PJ (2001) Mechanism of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *J Exp Mar Biol Ecol* 261:159–172
- Roy RE (2004) Akumal's reefs: stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *Rev Biol Trop* 52:869–881
- Ruiz-Zárata MA, Hernández-Landa RC, González-Salas C, Nuñez-Lara E, Arias-González E (2003) Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part 1: stony corals and algae). *Atoll Res Bull* 496:318–337
- Schneider CW, Searles RB (1991) Seaweeds of the southern United States. Cape Hatteras to Cape Canaveral. Duke University Press, Durham
- Smith JE, Shaw M, Edwards RA, Obura D, Pantos O, Sala E, Sandin SA, Smriga S, Hatay M, Rohwer FL (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecol Lett* 9:835–845
- Stimson J, Larned ST, Conklin E (2001) Effects of herbivory, nutrient levels, and introduced algae on the distribution and abundance of the invasive macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* in Kaneohe Bay, Hawaii. *Coral Reefs* 19:343–357
- Szmant AM (2002) Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* 25:743–766
- Tanner JE (1995) Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J Exp Mar Biol Ecol* 190:151–168
- Taylor WR (1960) Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. The University of Michigan Press, Ann Arbor
- Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yakovleva IM, Nakano Y, Bhagooli R (2005) Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algae competition for newly formed substrate. *J Exp Mar Biol Ecol* 323:27–42

- Titlyanov EA, Yakovleva IM, Titlyanova TV (2007) Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *J Exp Mar Biol Ecol* 342:282–291
- Winkler E, Stocklin J (2002) Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Ann Bot* 89:525–536
- Wright JT (2005) Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Mar Biol* 147:559–569
- Wynne MJ (2005) A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: second revision. *Nova Hedwigia*, Beiht 129, Berlin
- Ye XH, Yu FH, Dong M (2006) A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Ann Bot* 98:187–191

Figure Legends

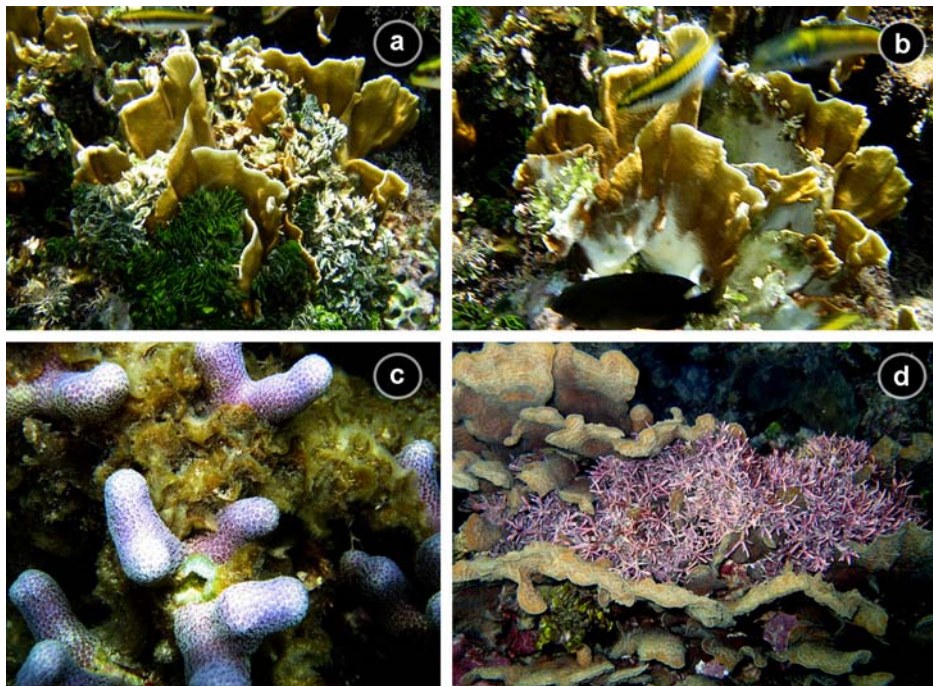


Fig. 1 Mounting of macroalgae on corals. **a** *Halimeda opuntia* on *Millepora complanata*. **b** Affected portion (bleached and killed tissue) of *M. complanata* after removing the green algae. **c** *Lobophora variegata* mounting *Porites porites*. **d** *Agaricia tenuifolia* mounted by *Amphiroa tribulus*. Photos by H. Bahena-Basave

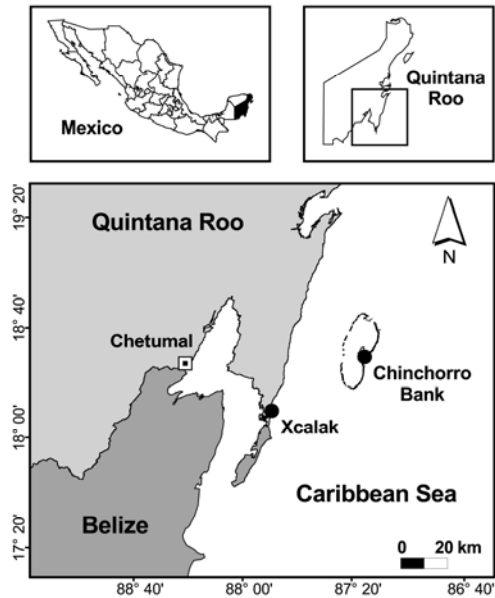


Fig. 2 Study sites in the southern part of Quintana Roo, Mexico

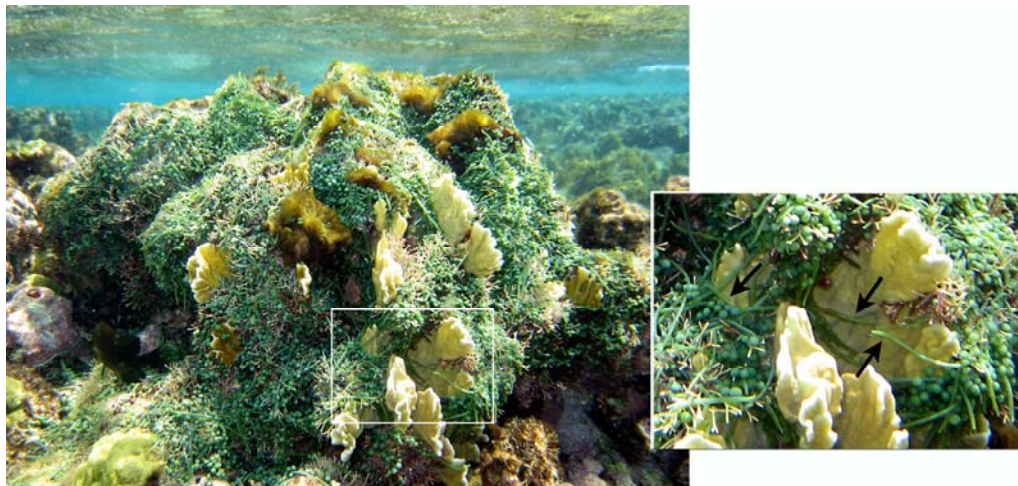


Fig. 3 Mounting and overgrowth of *Caulerpa racemosa* on *Millepora complanata*. Firstly, the chlorophyte mounted (full photography) and later overgrew (amplified section) the coral using stolon apices (arrows). Photo by H. Bahena-Basave

Table 1 Mean values (\pm SD) of percentage of colonies with presence of mounting in three coral species from three zones of Chinchorro Bank (C) and Xcalak (X)

Coral species	Zones					
	C1	C2	C3	X1	X2	X3
<i>Agaricia tenuifolia</i>	78.6 (22.3)	71.1 (20.1)	50.2 (8.7)	100.0 (0.0)	97.7 (3.9)	95.8 (7.2)
<i>Millepora complanata</i>	52.6 (25.1)	73.5 (7.3)	25.8 (12.3)	83.8 (5.2)	42.8 (0.1)	65.6 (1.8)
<i>Porites porites</i>	45.3 (6.8)	44.6 (17.7)	31.7 (7.1)	84.6 (0.0)	71.7 (26.1)	88.7 (12.1)

Table 2 Mean values (\pm SD) of proportions mounted and affected by macroalgae in three coral species from Chinchorro Bank (C) and Xcalak (X)

Proportion/Species	C	X
Mounted		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	66.9 (27.8)	55.3 (20.4)
<i>Millepora complanata</i>	46.6 (22.0)	40.9 (26.4)
<i>Porites porites</i>	70.9 (29.7)	59.3 (5.3)
Affected		
<i>Agaricia tenuifolia</i>	34.9 (21.7)	27.4 (14.8)
<i>Millepora complanata</i>	31.8 (20.6)	22.7 (22.4)
<i>Porites porites</i>	43.2 (22.7)	30.4 (21.6)

Appendix 1 Macroalgae and Cyanobacteria species involved in the mounting of *Agaricia tenuifolia*, *Millepora complanata*, and *Porites porites* from Chinchorro Bank (C), and Xcalak (X), Mexico. Superscripts indicate the following: presence of macroalgae and Cyanobacteria species exclusively recorded per site [Chinchorro Bank (^a) and Xcalak (^b)], specificity of algae

species mounting on a particular coral species [*A. tenuifolia* ^(c), *M. complanata* ^(d) and *P. porites* ^(e)], and new record of species per site and region [Chinchorro Bank ^(B), Xcalak ^(X) and Mexican Atlantic ^(MA)]. The penultimate column shows the category of each taxa as primary (P), secondary (S) and epiphyte of first (E1), second (E2) and third (E3) order. The last column indicates the reproductive structure (R) observed to the species: antheridium (An), archegonium (Ar), cystocarps (C), spores (S), spermatangium (St), sporangium (Sp), plurilocular sporangium (Ps), monosporangium (M), propagules (P) and tetrasporangium (T)

Species / Number of species	<i>Agaricia</i>		<i>Millepora</i>		<i>Porites</i>		P, S, E1, E2 and E3	R
	<i>tenuifolia</i>		<i>complanata</i>		<i>porites</i>			
	C	X	C	X	C	X		
CYANOBACTERIA / 20								
1	<i>Calothrix</i> sp. 1 ^{a, c}	x					E1	
2	<i>Calothrix</i> sp. 2 ^a	x			x		E1	
3	<i>Calothrix</i> sp. 3 ^{a, e}				x		E1, E2	
4	<i>Dichothrix penicillata</i> ^{B, X}		x		x	x	E1, E2	
5	<i>Dichothrix utahensis</i> ^{MA}	x	x	x	x	x	E1, E2	
6	<i>Dichothrix</i> sp. ^{a, e}				x		E2	
7	<i>Leptolyngbya</i> sp.		x	x	x		E1, E2	
8	<i>Lyngbya confervoides</i>	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
9	<i>Lyngbya majuscula</i> ^b		x		x		E1	
10	<i>Lyngbya sordida</i> ^X	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
11	<i>Oscillatoria</i> sp.	x	x	x	x	x	E1, E2	
12	<i>Phormidium</i> sp. 1 ^b		x			x	E1, E2	
13	<i>Phormidium</i> sp. 2 ^a			x		x	E1	
14	<i>Phormidium</i> sp. 3 ^a			x		x	E1	
15	<i>Phormidium</i> sp. 4 ^a			x		x	E1	
16	<i>Phormidium</i> sp. 5 ^{a, d}			x			E1	
17	<i>Phormidium</i> sp. 6 ^{a, e}					x	E1	
18	<i>Pseudoanabaena</i> sp.	x		x		x	E1, E2	
19	<i>Spirulina subsalsa</i> ^X	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
20	Cyanobacteria ^{b, c}		x				E1	
RHODOPHYTA / 76								
21	<i>Acrochaetium hallandicum</i> ^{B, X}			x	x	x	E1, E2	M
22	<i>Acrochaetium</i> sp. ^{a, c}	x					E1	
23	<i>Amphiroa anastomosans</i> ^{a, d, MA}			x			P	T
24	<i>Amphiroa brasiliana</i> ^{B, X}	x	x	x	x	x	P, S, E1	T
25	<i>Amphiroa fragilissima</i>	x	x	x	x	x	P, S, E1, E2	T

26	<i>Amphiroa rigida</i> ^{b, d}				x			S	
27	<i>Amphiroa tribulus</i>	x	x	x		x	x	P, S, E1	T
28	<i>Anotrichium tenue</i>	x	x		x	x	x	E1, E2	T
29	<i>Antithamnion</i> sp. ^{b, d}				x			E1	
30	<i>Antithamnionella boergesenii</i> ^{a, d, B}			x				E1	
31	<i>Asparagopsis taxiformis</i> ^X	x	x	x	x	x	x	E1, E2	
32	<i>Callithamnion</i> sp. 1 ^{b, d}				x			E1	
33	<i>Callithamnion</i> sp. 2 ^b		x		x			E2	
34	<i>Centroceras clavulatum</i>	x		x	x	x		E1, E2	
35	<i>Centroceras internitens</i> ^{a, MA}	x		x		x		E1, E2	T
36	Ceramiaceae 1 ^b				x		x	E1, E2	
37	Ceramiaceae 2 ^{b, c}		x					E1	
38	<i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i> ^{B, X}	x	x	x	x	x		E1, E2	C
39	<i>Ceramium cimbricum</i>		x		x	x	x	E1, E2	St
40	<i>Ceramium cruciatum</i> ^{b, X}				x		x	E1, E2	T
41	<i>Ceramium flaccidum</i>	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	C, St, T
42	<i>Ceramium luetzelburgii</i> ^{a, B}	x		x		x		E1, E2	T
43	<i>Ceramium vagans</i> ^{a, MA}	x				x		E1	T
44	<i>Ceramium</i> sp. ^a	x		x		x		E1	
45	<i>Champia vieillardii</i> ^{MA}	x	x		x		x	E1, E2	
46	<i>Chondria baileyana</i> ^{b, d, X}				x			E1	
47	<i>Chondria cnicophylla</i> ^X		x	x	x		x	E1	
48	<i>Chondria collinsiana</i> ^{B, X}	x			x	x	x	E1, E2	T
49	<i>Chondria curvilineata</i> ^{b, c, X}		x					E1	
50	<i>Chondria floridana</i> ^{b, X}				x		x	E1, E2	
51	<i>Chondria leptacremone</i> ^{B, X}		x	x	x	x	x	E1, E2	T
52	<i>Chondria polyrhiza</i> ^{b, c, X}		x					E1	
53	<i>Chondria</i> sp. ^a	x		x				E1, E2	
54	<i>Chroodactylon ornatum</i>	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	
55	<i>Crouania mayae</i> ^{B, X}	x	x	x	x	x	x	E1, E2	T
56	<i>Crouanophycus latiaxis</i> ^{MA}	x	x	x	x	x	x	E1, E2	C, T
57	<i>Dasysiphonia doliiformis</i> ^{b, c, MA}						x	E1	
58	<i>Galaxaura rugosa</i> ^{b, d, X}				x			P, S	
59	<i>Gelidiella trinitatensis</i> ^{a, c}					x		E1	
60	<i>Gelidiopsis intricata</i> ^B	x	x	x	x	x	x	S, E1, E2	
61	<i>Gelidiopsis variabilis</i> ^{B, X}				x	x	x	S, E1	
62	<i>Griffithsia globulifera</i> ^{B, X}	x		x	x	x		E1, E2	
63	<i>Griffithsia schousboei</i> ^{a, d, B}			x				E1	
64	<i>Gymnothamnion elegans</i> ^{b, c, X}		x					E1	
65	<i>Herposiphonia bipinnata</i> ^{B, X}	x	x		x	x	x	E1, E2	
66	<i>Herposiphonia</i> cf. <i>parca</i> ^{b, c, MA}		x					E1	
67	<i>Herposiphonia delicatula</i> ^{b, c, MA}		x					E1	
68	<i>Herposiphonia tenella</i>	x	x	x	x	x	x	E1, E2	T
69	<i>Heterosiphonia crispella</i> var. <i>laxa</i> ^{b, d, MA}				x			E1	
70	<i>Hypnea spinella</i>	x	x	x	x	x	x	S, E1, E2	C
71	<i>Hypoglossum</i> sp. ^{a, d}			x				E1	

72	<i>Jania capillacea</i>	x	x	x	x	x	x	P, S, E1, E2	T
73	<i>Jania pumila</i> ^X	x	x	x	x	x	x	E1	
74	<i>Laurencia intricata</i> ^{b, d}				x			S	
75	<i>Laurencia obtusa</i> ^d			x	x			S, E1	
76	<i>Lophosiphonia cristata</i> ^{B, X}			x	x		x	S, E1	T
77	<i>Neosiphonia ferulacea</i> ^{b, X}				x		x	E1, E2	
78	<i>Neosiphonia flaccidissima</i> ^{B, X}			x			x	E1, E2	T
79	<i>Neosiphonia gorgoniae</i>	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	C, St, T
80	<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> ^X				x	x	x	E1	T
81	<i>Nitophyllum</i> sp.			x			x	E1, E2	
82	<i>Palisada</i> cf. <i>corallopsis</i> ^{b, e}						x	E1	
83	<i>Palisada</i> cf. <i>flagellifera</i> ^{a, e, B}					x		E1	
84	<i>Palisada perforata</i> ^{b, c, B, X}		x					E1	
85	<i>Palisada poiteaui</i> ^X	x	x	x	x	x	x	P, S, E1, E2	T
86	<i>Palisada</i> sp. ^{a, d}			x				E1	
87	<i>Polysiphonia atlantica</i> ^{a, d, B}			x				E1	
88	<i>Polysiphonia binneyi</i>	x	x		x			E1	C, St
89	<i>Polysiphonia havanensis</i> ^b		x		x			E1	T
90	<i>Polysiphonia howei</i> ^B		x	x			x	E1, E2	
91	<i>Polysiphonia pseudovillum</i> ^{MA}	x	x		x	x	x	E1, E2	T
92	<i>Polysiphonia scopulorum</i> v. <i>villum</i> ^B	x					x	E1	
93	<i>Polysiphonia subtilissima</i> ^X		x	x				E1	
94	<i>Polysiphonia</i> sp. ^{b, c}		x					E1	C
95	<i>Wrangelia bicuspidata</i> ^{b, X}		x		x		x	E1	T
96	<i>Coralina costrosa</i>	x	x	x	x	x	x	E1, E2, E3	

CHLOROPHYTA / 30

97	<i>Anadyomene stellata</i> ^{a, d}			x				E1	
98	<i>Bryopsis pennata</i> ^{a, d}			x				P, E1	
99	<i>Caulerpa cupressoides</i> ^{b, e}						x	S	
100	<i>Caulerpa microphysa</i> ^{a, d, B}			x				P, E1	
101	<i>Caulerpa peltata</i> ^{b, X}		x				x	S, E1	
102	<i>Caulerpa racemosa</i> ^a			x		x		P	
103	<i>Caulerpa verticillata</i> f. <i>charoides</i> ^{b, c, MA}		x					E1	
104	<i>Caulerpella ambigua</i> ^{d, X}			x	x			E1, E2	
105	<i>Cladophora albida</i> ^{B, X}	x		x			x	E1, E2	
106	<i>Cladophora catenata</i> ^{b, d, X}				x			P	
107	<i>Cladophora laetevirens</i> ^{c, B, X}	x	x					E1	
108	<i>Cladophora liniformis</i> ^B	x	x	x	x	x	x	E1, E2	
109	<i>Cladophora vagabunda</i> ^{b, c}		x					E1	
110	<i>Codium intertextum</i> ^{a, d, B}			x				P	
111	<i>Derbesia fastigiata</i> ^b				x		x	E1, E2	
112	<i>Derbesia osterhoutii</i> ^{B, X}	x			x			S, E1	
113	<i>Derbesia turbinata</i> ^{b, e, MA}						x	E2	
114	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>		x		x	x	x	P, S, E1	
115	<i>Halimeda goreau</i> ^{b, X}		x				x	P, S	
116	<i>Halimeda incrassata</i> ^{b, d}				x			S	
117	<i>Halimeda opuntia</i>	x	x	x		x	x	P, S	

118	<i>Halimeda opuntia</i> f. <i>triloba</i> ^{b, c}			x					P	
119	<i>Halimeda scabra</i> ^{b, c}							x	P	
120	<i>Halimeda tuna</i> ^b			x	x			x	P, S	
121	<i>Parvocaulis pusilla</i> ^{b, c, X}			x					E1	
122	<i>Siphonocladus rigidus</i> ^{b, X}							x	E1, E2	S
123	<i>Ulva flexuosa</i> ^{b, c}							x	E1	
124	<i>Ulva flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i> ^{a, d, B}								E1	
125	<i>Ventricaria ventricosa</i>	x	x	x		x	x		P, S, E1	
126	Bryopsidales ^a	x		x		x			E1	
PHAEOPHYTA / 17										
127 ^b	<i>Dictyopterus delicatula</i> ^b			x	x			x	P, S, E1, E2	Sp
128	<i>Dictyota caribaea</i> ^B	x	x	x	x	x	x		P, S, E1, E2	An, Ar, Sp
129	<i>Dictyota cervicornis</i> ^b							x	P, S, E1	An, Ar, Sp
130	<i>Dictyota menstrualis</i> ^{b, e}							x	E1	
131	<i>Dictyota pinnatifida</i> ^{b, d}							x	P, E1	An, Sp
132	<i>Dictyota pulchella</i> ^{b, d, X}							x	E1	
133	<i>Feldmannia indica</i> ^{a, d, B}				x				E1	Ps
134	<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> ^{a, e, B}							x	E1	
135	<i>Lobophora variegata</i>	x	x	x	x			x	P, S, E1, E2	Ar
136	<i>Padina</i> fase <i>Dictyerpa</i> ^{b, d}								P, E1	
137	<i>Spatoglossum schroederi</i> ^{b, d}							x	S, E1	An
138	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> ^{a, d}							x	S, E1	P
139	<i>Sphacelaria rigidula</i> ^{a, c}	x							E1	P
140	<i>Sphacelaria tribuloides</i> ^{b, d}							x	E1, E2	P
141	<i>Sphacelaria</i> sp. ^{a, d}							x	E1	P
142	<i>Styopodium zonale</i> ^{b, d}							x	P	Sp
143	<i>Turbinaria tricostata</i>							x	P, S	

The current names of Rhodophyta, Chlorophyta and Phaeophyta species were updated according to Wynne (2005) and AlgaeBase (Guiry and Guiry 2008), whereas the update of Cyanobacteria followed AlgaeBase (Guiry and Guiry 2008)