

El Colegio de la Frontera Sur

Colonización del coral *Orbicella annularis*  
por algas filamentosas de tapete:  
estrategias de las macroalgas y respuestas del coral

TESIS  
presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Doctorado en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable

por

Neidy Pauline Cetz Navarro

2013

## DEDICATORIA

*A mis amores bellos: Jade, Julia y Julio*

*A mis padres*

*A mis herman@s (Mapy, Teté y David) y a los nuevos miembros de la familia*

*A mis abuelos y a la familia Navarro-Mena*

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

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Julio Espinoza Avalos, por tener fe en mí.

A mi Consejo Tutelar, porque su valiosa ayuda (comentarios, apoyo, amistad y confianza) permitió que lograra esta meta. Muchas gracias.

A los sinodales, porque sus comentarios y ayuda me permitieron llegar a este momento.

Al jurado examinador de mi examen Predoctoral.

Al Dr. Gerald A. Islebe por toda su ayuda y apoyo.

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

A mi familia; a mis hijas y a mi esposo que me apoyaron, comprendieron y alentaron a no desistir en esta etapa de arduo trabajo.

A la Fam. Cetz Navarro, por apoyarme en todo.

A la Fam. Marrufo Cetz, por el amor a mi familia.

A las familias Navarro Mena y Cetz Leal, especialmente a mis abuelos. A Rosita Caballero.

A la Fam. Canché Canché, por su cariño y ayuda, especialmente a Jade.

A Juliana y a Doña Mireya, quienes facilitaron mi trabajo familiar.

En el trabajo de campo a J. A. Batún Catzín (Guto), D. I. de la Cruz Gaitán, Roberto Herrera Pavón y especialmente a Julio Espinoza Avalos. Julio, me gustó trabajar contigo en el campo y donde la mayoría de las veces, sólo nos teníamos el uno al otro. También al Biól. Humberto Bahena-Basave, por las fotografías obtenidas durante el trabajo de campo.

En el trabajo de laboratorio a Adriana Zavala, Julio Espinoza, Dalia de la Cruz, Guille Chee, Tatiana Olivares, Eugenio Carpizo, Paola Rodríguez, Itzel Arroyo y Paulette Durazo.

En ECOSUR, a las personas que me ayudaron en diferentes áreas (posgrado, académicos, biblioteca, administrativos, estudiantes...), además de brindarme su amistad: Ligia, Gaby Zacarías, Adriana Zavala, Patty Bardales, José Santos, Gaby y Manuel Rivero, Roberto Herrera, Beto Bahena, Alicia Carrillo... Muchísimas gracias.

En el IIO a todo el personal académico y administrativo, por todas las facilidades, guía, apoyo y gran amistad. Muchas gracias, fueron maravillosos (Eugenio, Guille, Tatiana, Roberto, Dora, Luvia, Maggy, Jimmy, Hortensia, Yoly, Pepiux, Alberto, Paulette...).

En el curso del STRI-PASI 2009, a mis profesores (Suzanne Fredericq, Brian Wysor, Wilson Freshwater, Juan López Bautista, Rafael Riosmena...), mis compañeros (Olga, Dagoberto, Anchana, Gabriela, Haj, Enrique, William, Rebecca, Daniela, Jasmine, Lizette, Kyle, Simona, Elizabeth...) y el personal (Rachel Collins, Rebecca Rissanen, Plinio, Gabriel Jácome...) del Smithsonian Research Institute (STRI) en Bocas del Toro, Panamá.

A Luis Manuel Rivero García, por su ayuda en la elaboración de herramientas para el trabajo de campo.

A Jesús Moreno Caraveo, por su ayuda para ingresar los ejemplares de macroalgas y cianobacterias al Herbario CIQR de ECOSUR.

A David Villamil Navarro por sus consejos y/o ayuda en la elaboración de figuras.

Al personal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (CONANP), por todas las facilidades para realizar este trabajo.

Al Posgrado, especialmente a Patty Bardales por su ayuda en los trámites administrativos y su amistad. A los Drs. Alberto de Jesús y Gerald Islebe.

A Rafael Riosmena, por su ayuda.

A las maestras de mis hijas quienes me han ayudado con su cuidado y educación.

Gracias a los viejos y los nuevos amigos, por esperarme o por darme la oportunidad de conocerme.

Financieramente agradezco al CONACYT, por la beca (32985; becario 175310) que me dio la oportunidad de estudiar y de ampliar mi visión. A ECOSUR, a través de Julio Espinoza Avalos, por su apoyo económico proveniente de fondos federales asignados a la Institución para realizar esta tesis. A PADI Foundation, por creer en este trabajo (confiando sólo en mi palabra) y financiar todo el trabajo de campo (Grant Recipient 2009, No. 64). Al IIO de la UABC, a través de Eugenio de Jesús Carpizo Ituarte, por el financiamiento y las facilidades obtenidas para el procesamiento de parte de las muestras. Al ECOES, por la beca de movilidad estudiantil obtenida para realizar una estancia de investigación. Al Gobierno del Estado de Quintana Roo para cubrir parte de los gastos de un viaje. Al STRI, por el financiamiento otorgado, a través de la NSF, para asistir a uno de sus cursos. A la XIII Legislatura del Poder Legislativo del Estado de Quintana Roo por el apoyo económico (a través de los Diputados Ramón Loy Enríquez, Fredy Efrén Marrufo Martín, José de la Peña Ruiz de Chávez, Baltazar Tuyub Castillo, Demetrio Celaya Coter, Jacqueline Estrada Peña, Patricia Sánchez Carrillo, Rubén Darío Rodríguez García y Manuel Jesús Tzab Castro), por el pago parcial de una colegiatura. A todos, MUCHAS GRACIAS; con su ayuda fue posible realizar este trabajo.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPÍTULO I. CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y MORFOLOGÍA DE LAS ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE INTERACTUANDO CON EL CORAL <i>Orbicella annularis</i> (Cnidaria: Scleractinea) / CHANGES IN THE COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF FILAMENTOUS TURF ALGAE INTERACTING WITH THE CORAL <i>Orbicella annularis</i> (Cnidaria: Scleractinea).....	8
CAPÍTULO II. BIOLOGICAL RESPONSES OF THE CORAL <i>Montastraea annularis</i> TO THE REMOVAL OF FILAMENTOUS TURF ALGAE.....	44
CAPÍTULO III. EFECTO DE LA REMOCIÓN DE ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE EN EL DESARROLLO GONÁDICO DEL CORAL <i>Orbicella annularis</i> .....	54
CONCLUSIONES GENERALES.....	84
LITERATURA CITADA EN LA INTRODUCCIÓN GENERAL.....	88

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La degradación de los arrecifes coralinos en el mundo conlleva la disminución de la cobertura de corales pétreos y la ocupación del espacio perdido por algas (Hughes, 1994; Riegl et al., 2003; Barott et al., 2012). Los arrecifes del Mar Caribe, que son de los más afectados, muestran un extraordinario incremento de cobertura algal (Gardner et al., 2003; Pandolfi et al., 2003; Riegl et al., 2003). El incremento de las algas ha acrecentado la frecuencia y duración de las interacciones algas-corales (Lirman, 2001; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Rasher y Hay, 2010). Los efectos de esas interacciones han sido variables e incluso opuestos (Nugues y Bak, 2006; Chadwick y Morrow, 2011); sin embargo, se piensa que los ensamblajes de macroalgas y algas filamentosas de tapete (AFT) tienen efectos negativos en los corales (Birrell et al., 2008a; Vermeij y Sandin, 2008; Barott et al., 2009; Fong y Paul, 2011), mientras que las algas coralinas costrosas (ACC) tienen efectos mínimos o nulos en los mismos (Harrington et al., 2004; Vermeij y Sandin, 2008; Barott et al., 2009; Fong y Paul, 2011).

Entre los ensamblajes de algas (Steneck y Dethier, 1994), el de tapete es el más abundante en los arrecifes del Mar Caribe (Kramer, 2003), y se encuentra alrededor de corales pétreos, incluyendo a *Orbicella* ( $\equiv$  complejo *Montastraea annularis*, *sensu* Budd et al., 2012) spp. (Kramer, 2003; Ruiz-Zárata et al., 2003; Miller et al., 2009), uno de los géneros constructores de arrecifes más importantes del Caribe (Rogers et al., 2008; Edmunds et al., 2011). Además, se ha encontrado que los tapetes de algas (que comúnmente contienen especies clonales típicas o estoloníferas; obs. pers.), junto con el sedimento acumulado, causan estrés al tejido de *Orbicella* spp. (Roy, 2004; Quan-Young y Espinoza-Avalos 2006; Cetz-Navarro et al., 2013). Las algas estoloníferas constan de ejes postrados del que salen ejes erectos cortos y ramificados, y están

adheridos al sustrato por medio de rizoides (Collado-Vides, 2002; Santelices, 2004; denominado geneto en este estudio) y en algunas condiciones ambientales, un eje erecto (denominado rameto) puede adoptar la morfología de los postrados (Santelices, 2004).

A pesar de la participación relevante de las macroalgas (+ tapetes algales) en arrecifes degradados (Lee, 2006), se desconoce cuál es el nivel de participación directa en la afectación coralina y cuáles son los mecanismos potenciales que utilizan para invadir el tejido coralino (Rasher et al., 2011; Wangpraseurt et al., 2012), ya que generalmente se asume que los corales deben estar afectados o muertos para ser colonizados (Lirman, 2001; McCook et al., 2001; Diaz-Pulido y McCook, 2004; Aronson y Pretch, 2006; Nugues y Bak, 2006; Birrell et al., 2008a). No obstante, la aparente pasividad de las algas en la colonización coralina contrasta con la gran plasticidad morfológica que despliega frente a diversos cambios ambientales, como en las corrientes, el movimiento de agua, el sustrato, la salinidad, la desecación y la disponibilidad de luz y nutrientes, así como en interacciones biológicas como la herbivoría (Gerard y Mann, 1979; Wheeler, 1980; Hay, 1981; De Senerpont Domis et al., 2003; Diaz-Pulido et al., 2007; Yñiguez et al., 2010; Spurkland e Iken, 2011; Charrier et al., 2012), pudiendo ser un proceso clave para ocupar diferentes ambientes ecológicos (Graham et al., 2007). Por otra parte, las algas clonales presentan mecanismos compensatorios y pueden asignar más recursos a la regeneración vegetativa que a la reproducción (Chu et al., 2011), supliendo una baja reproducción sexual con un eficiente crecimiento clonal (Varela-Álvarez et al., 2012). De manera similar, en condiciones de estrés ambiental, los talos vegetativos pueden ser más abundantes que los reproductivos (Reis y Yoneshigue-Valentin, 2000).



Las interacciones ecológicas mediadas por la plasticidad fenotípica son comunes en la naturaleza y la intensidad de esas interacciones depende de la plasticidad de los organismos que interactúan (Fordyce, 2006); sin embargo, la plasticidad morfológica de las algas, interactuando con los corales, ha sido apenas valorada, probablemente porque se asume que éstas tienen un papel pasivo en la colonización de tejido coralino. Quan-Young (2007) analizó cambios en caracteres morfológicos, incluyendo la producción de nuevos rametos, en genets de *Parviphycus (Gelidiella) trinitatensis* y *Polysiphonia scopulorum* v. *villum*; así como cambios en la composición específica y la presencia de estructuras reproductivas de la comunidad de algas que interactuaban con *Orbicella faveolata*. No obstante, es posible que algunas diferencias entre los tratamientos experimentales, con respecto a cambios morfológicos, reproductivos y número de especies de algas, no se encontraron o no quedaron bien definidas porque se analizaron valores promedio de algas colectadas en núcleos de 5 cm de diámetro, y que las diferencias podrían definirse mejor si se analiza a las algas a una escala espacial menor.

Los ensambles de algas de tapete (que pueden estar mezclados con macroalgas) pueden directa o indirectamente causar estrés en los corales. Algunos de los síntomas de estrés en los corales, por la presencia de estas algas, son hipoxia, ruptura del tejido, cambios en la pigmentación (Smith et al., 2006; Barott et al., 2009; 2012), blanqueamiento (Barott et al., 2009), incremento del grosor de la capa límite difusiva (Wangpraseurt et al., 2012), cambios importantes en la comunidad bacteriana en la zona de interacción alga-coral (incluyendo microbios patógenos; Barott et al., 2012), reducción del grosor de tejido, de la densidad de zooxantelas, de las concentraciones de clorofila (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006), del

funcionamiento fotosintético y de la tasa de crecimiento (Box y Mumby, 2007; Titlyanov et al., 2007; Barott et al., 2009; Hauri et al., 2010; Vermeij et al., 2010), afectación en el reclutamiento y la metamorfosis de larvas (Kuffner et al., 2006; Birrell et al., 2008a; b), reducción de la sobrevivencia de juveniles (Box y Mumby, 2007) y mortalidad (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; Smith et al., 2006). En contraste, se considera que las algas coralinas costrosas (ACC) no tienen o son mínimos los efectos que van en detrimento de los corales (Harrington et al., 2004; Vermeij y Sandin, 2008; Barott et al., 2009; Fong y Paul, 2011).

Los ensamblajes de macroalgas y algas de tapete también pueden afectar la reproducción en los corales. Los efectos en los corales por la presencia de esas algas pueden ser supresión de la fecundidad (Hughes et al., 2007), disminución en la cantidad de larvas liberadas (Tanner, 1995), del número de huevos por gónada (Quan-Young, 2007) y del diámetro de los huevos (Foster et al., 2008). En contraste, se ha registrado que la remoción experimental de algas puede eliminar el estrés al tejido de *Orbicella annularis* (Barott et al., 2012; Cetz-Navarro et al., 2013) e incrementar el diámetro de sus huevos, el número de huevos por gónada y el número de gónadas por pólipo (Foster et al., 2008). Además, los corales con remoción de algas pueden liberar el doble de larvas comparado con corales rodeados por macroalgas (Tanner, 1995). Así, los patrones de respuesta de la reproducción pueden ser usados como un indicador sensible del estrés sub-letal (Harrison y Wallace, 1990), porque parecen presentar una tolerancia más estrecha al estrés que otros procesos biológicos como el mantenimiento, las reparaciones de daños y el crecimiento de los corales escleractíneos. Se desconoce cuál es el efecto de la remoción de algas en el desarrollo gonadal de las especies constructoras y proveedoras de complejidad estructural más

importantes de los arrecifes en el Mar Caribe como *Acropora palmata*, *Montastraea cavernosa* y el complejo de *O. annularis* (Rogers et al., 2008; Alvarez-Filip et al., 2009; Edmunds et al., 2011). *Orbicella annularis*, especie hermafrodita y liberadora, tiene un ciclo reproductivo anual que inicia en mayo y concluye en agosto-septiembre con la liberación sincrónica de gametos; aunque la formación de gametos es asincrónica (la oogénesis comienza en mayo y la espermatogénesis en junio; Szmant, 1991).

Además de los estudios de los efectos en los corales debido a la presencia de las algas, no se ha estudiado ampliamente el efecto de la remoción de algas en los corales. Hasta ahora, los estudios que involucran la remoción de algas en periodos de corto (e.g., 10–12 días a 2-3 meses; Foster et al., 2008; Venera-Ponton et al., 2011; Barott et al., 2012) y largo (e.g., de varios meses a años; Tanner, 1995; Jompa y McCook, 2002; McClanahan et al., 2011) plazo han sido evaluados separadamente. Sin embargo, la comparación de respuestas por la remoción de algas, involucrando diferentes escalas de tiempo, no ha sido llevada a cabo para una especie de coral. Además, esta misma comparación (con diferentes periodos de remoción de algas) tampoco se ha evaluado en diferentes momentos durante el ciclo reproductivo; es decir, a lo largo de la gametogénesis.

### **Objetivo general**

El objetivo general de este trabajo fue determinar la composición y las estrategias que utilizan las algas de tapete cuando interactúa con el tejido coralino a tres diferentes distancias en condiciones naturales y evaluar las respuestas biológicas del coral *O. annularis*, cuando las algas son removidas a corto (2.5 meses) y largo (7-10 meses)

plazo al inicio y final de la gametogénesis. Los rametos (lóbulos individuales dentro de una colonia) testigo se mantuvieron permanentemente rodeados de AFT o ACC.

### **Objetivos particulares**

- Determinar las diferencias en la composición específica, el número de especies y la presencia de estructuras reproductivas en las AFT recolectadas a tres diferentes distancias (zonas) de *O. annularis*.
- Evaluar las diferencias en características morfológicas (incluyendo la producción de nuevos rametos) y la presencia de estructuras reproductivas en genetos de *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* (J. Agardh) Hollenberg, *Herposiphonia bipinnata* M.A. Howe y *Lophosiphonia cristata* Falkenberg recolectadas a tres diferentes distancias (zonas) de *O. annularis*.
- Evaluar si la remoción manual de los tapetes de algas disminuye el estrés en *O. annularis* durante la gametogénesis al medir el grosor de tejido, la densidad de zooxantelas, el índice mitótico y las concentraciones de clorofila.
- Evaluar el efecto de la remoción experimental de AFT en el desarrollo gonadal (diámetro máximo de los huevos y porcentaje de las fases de gametos masculinos y femeninos) de *O. annularis* al inicio y al final de la gametogénesis.

## **CAPÍTULO I**

**CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y MORFOLOGÍA DE LAS ALGAS  
FILAMENTOSAS DE TAPETE INTERACTUANDO CON EL CORAL *Orbicella  
annularis* (Cnidaria: Scleractinea)**

**CHANGES IN THE COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF FILAMENTOUS TURF  
ALGAE INTERACTING WITH THE CORAL *Orbicella annularis* (Cnidaria:  
Scleractinea)**

**ENVIADO: UNIVERSIDAD Y CIENCIA**

**CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN Y MORFOLOGÍA DE LAS ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE INTERACTUANDO CON EL CORAL *Orbicella annularis* (Cnidaria: Scleractinea)**

**CHANGES IN THE COMPOSITION AND MORPHOLOGY OF FILAMENTOUS TURF ALGAE INTERACTING WITH THE CORAL *Orbicella annularis* (Cnidaria: Scleractinea)**

NP Cetz-Navarro ✉, J Espinoza-Avalos  
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)  
Av. Centenario km 5.5  
Chetumal 77014, Quintana Roo, México  
ncetz@ecosur.edu.mx

**RESUMEN**

El incremento en la cobertura de ensamblajes de algas de tapete (AT) y macroalgas creciendo sobre corales es una característica de arrecifes degradados. La plasticidad de las algas no ha sido bien valorada en el sobrecrecimiento de los corales, y apenas estudiadas las respuestas comunitarias de las AT. Se evaluaron ocho caracteres morfológicos de las especies clonales *Polysiphonia scopulorum* v. *villum*, *Herposiphonia bipinnata* y *Lophosiphonia cristata*; de la comunidad de AT, la composición y el número de especies. Se seleccionaron tres distancias de *Orbicella annularis* para las evaluaciones: frente primario (FP;  $\approx 0.5$  cm en contacto con el coral), frente secundario (FS; alejadas 3 cm) y retaguardia (RE; alejadas  $\geq 30$  cm). Las tres especies mostraron diferencias morfológicas entre el FP y las otras zonas; coincidieron en tener mayor formación de nuevos rametos, forma de crecimiento falange. El FP presentó diferencias en la composición específica y tuvo menor número de especies; sin embargo, mantuvo una relativa alta riqueza (53). Se discute cómo las respuestas específicas de las algas clonales y las comunitarias de las AT en el FP pueden favorecer la colonización del tejido coralino, cómo esa condición es estable, y la dificultad del coral

para recuperar el espacio ganado por las AT. Una composición diferencial, menor número de especies y pocas especies exclusivas en el FP sugieren que no todas las AT están bien adaptadas para interactuar con *O. annularis*, y que es en esa zona reducida donde se llevan a cabo interacciones competitivas fundamentales entre ambos organismos.

**Palabras clave:** algas clonales, plasticidad morfológica, interacciones algas-corales, competencia, falange

## **ABSTRACT**

Cover increments of assemblages of turf algae (AT) and macroalgae overgrowing corals is a characteristic of degraded reefs. Algal plasticity has not been properly assessed in the overgrowth of corals, and barely studied the community responses. We evaluated eight morphological characters of the clonal species *Polysiphonia scopulorum* v. *villum*, *Herposiphonia bipinnata* and *Lophosiphonia cristata*; while in TA community, the specific composition and species number were evaluated. Three distances from the *Orbicella annularis*-TA border were selected for assessments: primary front (FP;  $\approx 0.5$  cm in coral contact), secondary front (FS; 3 cm away) and rearguard (RE;  $\geq 30$  cm away). Plants of the three species displayed morphological differences between FP and the other zones, and all of them increased the formation of new ramets, representing the phalanx growth form. Differences in specific composition and fewer algal species were found in FP in comparison to the other zones, however, composition had a relatively high richness (53). How specific responses of clonal algae and how community responses of AT in the FP could favour the colonization of coral tissue, how that condition could be stable, and the difficulty of coral to re-occupy space gained by AT are discussed. A differential species composition, few species and few exclusive species in the FP suggest that not all AT are well adapted to interact with *O. annularis*, and that is in this small zone where fundamental competitive interactions between both organisms occur.

**Key words:** clonal algae, morphological plasticity, coral-algal interactions, competition, phalanx

## INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas con mayor diversidad biológica del planeta y proveen a las sociedades humanas servicios como la pesca, protección costera y turismo (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). Sin embargo, estos ecosistemas están siendo degradados en diferentes partes del mundo (Riegl *et al.* 2009; De'ath *et al.* en prensa), y los del Mar Caribe se encuentran entre los más degradados (Gardner *et al.* 2003; Pandolfi *et al.* 2003). En la degradación de los arrecifes ocurre un cambio de dominancia en la cobertura de organismos, de corales hermatípicos vivos a corales muertos cubiertos por macroalgas (Hughes 1994; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007). En ese proceso, la presencia de algas coralinas costosas, con efectos positivos para los arrecifes (Harrington *et al.* 2004; Fong & Paul 2011), también disminuye. La presencia de los ensamblajes de macroalgas y algas filamentosas de tapete puede tener efectos negativos sobre los corales, como disminuir su fecundidad (Tanner 1995; Quan-Young 2007; Foster *et al.* 2008), afectar el reclutamiento y la metamorfosis de larvas o inducir su mortalidad (Kuffner *et al.* 2006; Birrell *et al.* 2008a, 2008b), reducir la sobrevivencia de juveniles (Box & Mumby 2007), reducir el crecimiento de colonias de coral (Lirman 2001; River & Edmunds 2001), incrementar la mortalidad parcial del tejido (Lirman 2001; Jompa & McCook 2002, 2003) y ser vectores de enfermedades (Nugues *et al.* 2004). Algunos efectos negativos, directos o indirectos, de esos ensamblajes algales sobre el tejido coralino se han registrado en microambientes (milímetros-centímetros) alrededor del contacto alga-coral, como fomentar la actividad microbiana (Smith *et al.* 2006), causar hipoxia y alterar los componentes fotosintéticos (Barott *et al.* 2009), incrementar la exposición a patógenos potenciales y genes virulentos (Barott *et al.* 2012) y reducir la fotosíntesis neta y la respiración oscura (Wangpraseurt *et al.* 2012).

Entre los ensamblajes algales (Steneck & Dethier 1994), el de tapete de algas es el más abundante en arrecifes del Mar Caribe (Kramer 2003), y se encuentra alrededor del tejido de *Orbicella* spp. (Kramer 2003; Ruiz-Zárate *et al.* 2003; Miller *et al.* 2009), uno de los géneros de corales (*Orbicella* ≡ complejo *Montastraea annularis*, *sensu* Budd *et al.* 2012) constructores de arrecifes más importantes del Caribe



(Rogers *et al.* 2008; Edmunds *et al.* 2011). Las algas filamentosas de tapete (AFT, ensamble con alta densidad multiespecífica, incluyendo cianobacterias), en conjunto con los sedimentos atrapados en el tapete, causan estrés al tejido de *Orbicella* spp. (Quan-Young & Espinoza-Avalos 2006; Cetz-Navarro *et al.* 2013). En estos tapetes son comunes las especies clonales típicas o estoloníferas (observación personal); es decir, están adheridas al sustrato en varios puntos por medio de rizoides de un eje postrado, a lo largo del cual se encuentran ejes erectos cortos y ramificados (Collado-Vides 2002; Santelices 2004). En algunas condiciones ambientales, ejes erectos pueden adoptar la morfología de los postrados (Santelices 2004). Denominamos geneto a fragmentos que contenían un eje postrado y varios ejes erectos, y rameto a ejes erectos que tomaron la morfología de ejes postrados con ejes erectos adicionales.

A pesar de la participación relevante de las macroalgas (+ tapetes algales) en arrecifes degradados (Lee 2006), y que las interacciones competitivas algas-corales forman parte de un mecanismo de retroalimentación negativa que restringe la recuperación de los arrecifes (Mumby & Steneck 2011), permanece incierto su nivel de participación directa en el daño y mortalidad coralina y los mecanismos potenciales que utilizan para invadir el tejido coralino (Rasher *et al.* 2011; Wangpraseurt *et al.* 2012). En general, se asume que los corales deben estar heridos, blanqueados (*i.e.*, haber perdido zooxantelas simbiontes), estresados o muertos para que las algas puedan colonizarlos (Lirman 2001; McCook *et al.* 2001; Diaz-Pulido & McCook 2004; Aronson & Pritch 2006; Nugues & Bak 2006; Birrell *et al.* 2008a). También, en modelos con posibles escenarios futuros de los arrecifes coralinos que contemplan múltiples factores de estrés (Kennedy *et al.* in press) se considera la previa liberación de espacio por pérdida coralina y la posterior colonización de las algas.

El papel relativamente pasivo que se ha dado a las macroalgas para colonizar a los corales contrasta con su gran plasticidad morfológica desplegada ante diversos cambios ambientales y en interacciones biológicas. Su morfología cambia como respuesta a limitaciones dadas por corrientes, movimiento de agua, disponibilidad de luz y nutrientes, sustrato, salinidad, desecación y herbivoría (Gerard

& Mann 1979; Wheeler 1980; Hay 1981; De Senerpont Domis *et al.* 2003; Diaz-Pulido *et al.* 2007; Yñiguez *et al.* 2010; Spurkland & Iken 2011; Charrier *et al.* 2012). Cambios morfológicos drásticos pueden ocurrir en el campo en pocos días (Lewis *et al.* 1987). La plasticidad morfológica de las macroalgas llega a ser extrema y crea problemas de identificación taxonómica (Mathieson *et al.* 1981; Saunders 2005; Demes *et al.* 2009). Además, se ha sugerido que la plasticidad fenotípica de las algas puede ser un mecanismo clave para ocupar diferentes ambientes ecológicos (Graham *et al.* 2007) y en la invasión de especies (Yun & Molis 2012). Por otra parte, algas clonales presentan mecanismos compensatorios y en ocasiones asignan más recursos a la regeneración vegetativa que a la reproducción (Chu *et al.* 2011), supliendo una baja reproducción sexual con un eficiente crecimiento clonal (Varela-Álvarez *et al.* 2012). De manera similar, en condiciones de estrés ambiental, los talos vegetativos pueden ser más abundantes que los reproductivos (Reis & Yoneshigue-Valentin 2000).

Las plantas clonales terrestres muestran plasticidad morfológica en su búsqueda de recursos espacialmente heterogéneos en el ambiente (Lovett-Doust 1981; López *et al.* 1994), como agua, luz, nutrientes y fertilización (Sutherland & Stilman 1988; De Kroon & Hutchings 1995; Dong *et al.* 1996; Tworkoski *et al.* 2001), así como en la sobrevivencia a disturbios (Fahrig *et al.* 1994) y cuando se encuentran en competencia (Sutherland & Stilman 1988; Van Kleunen *et al.* 2000; Van Kleunen & Fischer 2001). Fordyce (2006) concluyó que las interacciones ecológicas mediadas por la plasticidad fenotípica son comunes en la naturaleza, y que el resultado y la intensidad de las interacciones están mediados por las respuestas plásticas de los organismos que interactúan.

El papel que juega la plasticidad morfológica de las macroalgas en su interacción competitiva con los corales ha sido apenas valorado, probablemente porque predomina la noción que estas tienen un papel pasivo en la colonización de tejido coralino. Quan-Young (2007) llevó a cabo una serie de trasplantes recíprocos de núcleos coralinos con tejido de *Orbicella faveolata* y otros cubiertos por tapetes de algas filamentosas clonales. Analizó cambios en caracteres morfológicos, incluyendo la producción de nuevos

rametos de dos rodofitas, así como cambios en la composición específica y la presencia de estructuras reproductivas de la comunidad de algas. Genetos de *Parviphycus (Gelidiella) trinitatensis* y *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* presentaron algunas diferencias morfológicas entre los núcleos cercanos al tejido y los que estuvieron rodeados de otras algas; sin embargo, las diferencias no estuvieron bien definidas. No se encontraron diferencias entre tratamientos en la presencia de estructuras reproductivas de las algas. La composición de especies de algas que invadió los núcleos de tejido trasplantados en medio de algas fue diferente a la composición específica en el resto de los núcleos. No se encontraron diferencias en el número de especies de algas entre los diferentes núcleos. Es posible que algunas diferencias entre los tratamientos experimentales del estudio de Quan-Young (2007), con respecto a cambios morfológicos, reproductivos y número de especies de algas, no se encontraron o no quedaron bien definidas porque se analizaron valores promedio de algas colectadas en núcleos de 5 cm de diámetro, y que las diferencias puedan definirse mejor si se analiza a las algas a una escala espacial menor.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la diferencia en características morfológicas (incluyendo la producción de nuevos rametos) y la presencia de estructuras reproductivas en *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* (J. Agardh) Hollenberg, *Herposiphonia bipinnata* M.A. Howe y *Lophosiphonia cristata* Falkenberg. De la comunidad algal recolectada en las tres zonas se evaluaron las diferencias en la composición específica, número de especies y reproducción sexual y asexual (esporofítica).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

Xahuayxol (18° 30' 11.9" N, 87° 45' 24.8" O), forma parte del Parque Nacional "Arrecifes de Xcalak" (CONANP 2004), en la parte sur de Quintana Roo, México. El sitio de recolecta fue en la laguna arrecifal (aproximadamente a 1.5 m de profundidad), cercano a la zona de la cresta arrecifal. Las colonias de

*Orbicella annularis* presentaron dos tipos de interacciones con algas: rametos rodeados de algas filamentosas de tapete (AFT) y rametos rodeados de algas coralinas costrosas. Los tapetes de algas filamentosas tenían aproximadamente 8 mm de altura y abundante sedimento con granos menores a 0.3 mm (ver Cetz-Navarro *et al.* 2013 para más detalle).

### **Muestreo de algas filamentosas de tapete**

Con la ayuda de un cuchillo, las AFT se recolectaron el 25 de mayo de 2010 en tres diferentes zonas que denominamos, en función de la distancia a la periferia del tejido coralino de *O. annularis* en que estas se encontraban, como “frente primario”, “frente secundario” y “retaguardia”. En el “frente primario”, las AFT se recolectaron en los primeros 0.5 cm próximos al tejido de *O. annularis*. En el “frente secundario”, las AFT se obtuvieron de la banda de 1 cm de ancho, formada entre los 3 y 4 cm alejada del tejido coralino. En la “retaguardia”, las AFT fueron recolectadas a  $\geq 30$  cm alejadas de rametos vivos, en partes muertas de la colonia. El área muestreada fue similar en las tres zonas. Las algas recolectadas, diez muestras por zona, se guardaron en frascos previamente etiquetados y se preservaron con formol al 4 % en agua de mar. El permiso de recolecta de algas fue autorizado por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA; número de permiso: DGOPA.10745.121009.3629).

### **Algas filamentosas de tapete: composición específica, número de especies y porcentaje de especies en reproducción**

Del conjunto de algas presentes en las muestras de cada zona de los tapetes, se obtuvo la composición específica, el número de especies y el porcentaje de especies observadas con estructuras reproductivas sexuales y asexuales. Las AFT se identificaron principalmente con las claves de Taylor (1960), De Oliveira (1969) y Littler & Littler (2000), mientras que la actualización nomenclatural se consultó en la base electrónica “algaebase” (Guiry & Guiry 2012). De las muestras analizadas, se ingresaron 90 taxones en 180 viales al Herbario CIQR de ECOSUR.

**Caracteres morfológicos y reproductivos de *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* *Herposiphonia bipinnata* y *Lophosiphonia cristata***

Se seleccionaron tres especies clonales de Rhodophyta (*H. bipinnata*, *L. cristata* y *P. scopulorum* v. *villum*) para determinarles características morfológicas y reproductivas. Las especies se seleccionaron previamente por ser relativamente comunes en algunas muestras analizadas al inicio del estudio en las tres zonas de recolecta.

Los caracteres morfológicos medidos ( $\mu\text{m}$ ) y evaluados en las algas fueron: a) distancia promedio entre ejes o ramas erectas (“spacer”), b) altura de ejes o ramas erectas, c) diámetro de ejes postrados, d) longitud promedio de las células pericentrales del eje postrado (*i.e.*, distancia entre dos ejes erectos dividida entre número de segmentos del eje postrado hallados en esa distancia), e) distancia promedio (“spacer”) entre rizoides, f) longitud de los rizoides, g) diámetro de los rizoides, medido en la proximidad del eje postrado, y h) porcentaje de fragmentos con formación de nuevos rametos. Rameto se considera aquí a una rama del geneto que tiene crecimiento indeterminado (con ejes erectos, estolón y rizoides), que se forma a partir del crecimiento vegetativo principalmente de una rama determinada (un eje erecto) o de una ramificación del eje postrado. La formación de los ejes o ramas erectas en *H. bipinnata* es diferente a la de las otras dos especies. Así, *H. bipinnata* forma pares de ramas erectas, una determinada y otra que puede ser truncada o indeterminada, ambas separadas por un segmento del eje postrado; y entre cada par de ramas hay alrededor de 4 segmentos del eje postrado. En cambio, *L. cristata* y *P. scopulorum* v. *villum* no forman los pares de ramas y entre las ramas erectas existen varios segmentos postrados. Debido a la formación de ramas pareadas en *H. bipinnata*, el porcentaje de formación de nuevos rametos se obtuvo sólo en ramas indeterminadas, y la distancia promedio entre ramas erectas se midió entre ejes erectos determinados. En cuanto a la reproducción, se registró la presencia o ausencia de estructuras reproductivas en cada muestra de las tres especies de AFT.

En cada una de las muestras, de cada zona de recolecta, se seleccionaron cinco fragmentos de cada especie, para llevar a cabo las mediciones y observaciones ya mencionadas. Las cinco lecturas fueron promediadas para cada muestra. En total, para cada carácter morfológico medido se registraron 24 lecturas promedio (8 muestras por zona de recolecta) para *H. bipinnata* y *P. scopulorum* v. *villum*, y 30 lecturas promedio (10 muestras por zona) para *L. cristata*. Las dos primeras especies no se encontraron en 2 muestras de una zona, por lo que se balanceó a 8 el número de muestras analizadas. Para el registro de la presencia/ausencia de estructuras reproductivas, para cada especie, se observaron 30 muestras (10 muestras por zona).

### **Análisis estadísticos**

Los valores promedio del número de especies, el porcentaje de especies con estructuras reproductivas en la composición de las AFT y las estructuras vegetativas de *H. bipinnata*, *L. cristata* y *P. scopulorum* v. *villum* se sometieron a las pruebas Shapiro-Wilk y Levene, para determinar la normalidad y homogeneidad de varianzas, respectivamente. Posteriormente, en esos datos (no transformados) se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA; factor: zona) y pruebas *a posteriori* de Scheffe y Games-Howell; la última únicamente en los datos que no presentaron homogeneidad de varianzas. Los datos de presencia/ausencia de la composición específica de las AFT fue sujeta a un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA; factor: zona), con 999 permutaciones, usando el índice de similitud de Bray-Curtis, para evaluar la diferencia en la composición específica entre zonas. Posteriormente se utilizó un análisis SIMPER, para observar cuáles eran las especies de AFT que marcaban las diferencias entre las zonas; mientras que un escalamiento multidimensional no métrico (MDS) fue obtenido para observar visualmente esas diferencias. Para determinar si la presencia/ausencia de estructuras reproductivas de *H. bipinnata*, *L. cristata* y *P. scopulorum* v. *villum* dependía de la zona de recolecta, se llevaron a cabo pruebas Chi-cuadrado de Pearson.

## RESULTADOS

### **Algas filamentosas de tapete: composición específica, número de especies y porcentaje de especies en reproducción**

Los tapetes de algas filamentosas creciendo en las tres zonas de *O. annularis* estuvieron conformados por 96 taxones, siendo las rodofitas las más abundantes (57 %; Tabla 1). La composición general de especies de AFT del frente primario fue diferente a la del frente secundario y la retaguardia (PERMANOVA, Tabla 2). Las especies que marcaron las diferencias entre las zonas (SIMPER) fueron 3 Rhodophyta, 1 Chlorophyta y 2 Cyanobacteria. Así, en el frente primario *Anotrichium tenue* fue más frecuente, y *Taenioma nanum*, *Bryobesia johannae* y *Lyngbya sordida* fueron menos frecuentes que lo que se presentaron en el frente secundario y la retaguardia. Por su parte, *Champia parvula* v. *prostrata* estuvo ausente en las muestras del frente primario, pero fue una especie representativa del frente secundario y la retaguardia. *Lyngbya confervoides* fue una especie representativa del frente primario y de la retaguardia. En general, hubieron especies que se registraron exclusivamente en cada una de las zonas de recolecta: 6 (2 Rhodophyta, 2 Chlorophyta, 1 Ochrophyta y 1 Cyanobacteria) en el frente primario, 8 (5 Rhodophyta, 1 Chlorophyta y 2 Ochrophyta) en el frente secundario y 19 (4 Rhodophyta, 8 Chlorophyta, 3 Ochrophyta y 4 Cyanobacteria) en la retaguardia (Tabla 1).

El número promedio de especies de AFT fue menor en el frente primario que en la retaguardia (Tablas 3 y 4), mientras que el porcentaje de estructuras reproductivas en las especies de AFT fue similar en las tres zonas de recolecta (Tablas 3 y 4).

### **Caracteres morfológicos y reproductivos de *Herposiphonia bipinnata*, *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* y *Lophosiphonia cristata***

Las tres especies de AFT presentaron algunas diferencias morfológicas entre zonas, de acuerdo con las medidas registradas (Tabla 5) y los análisis paramétricos (Tabla 6) que se realizaron. Cuando se presentaron diferencias, genets del frente primario, se diferenciaron del frente secundario y la retaguardia

por la reducción de la distancia entre ejes erectos (DEE, “spacer”), reducción en la altura de ejes erectos (AEE), incremento del diámetro de ejes postrados (DEP), incremento del diámetro de rizoides (DR) y mayor formación de nuevos rametos (FNR). En otro conjunto de caracteres, los genetos de ambos frentes, primario y secundario, se distinguieron de las de la retaguardia por presentar mayores valores en la longitud de las células pericentrales del eje postrado (LCP) y en la longitud de rizoides (LR). Ninguna de las tres especies mostró diferencia entre zonas en la distancia, “spacer”, entre rizoides (Tabla 6).

Solo en la formación de nuevos rametos las tres especies presentaron diferencias entre zonas, incrementándose en el frente primario con respecto a las otras zonas. En *L. cristata*, la diferencia se registró aún entre el frente primario y el frente secundario, separados por 2.0-2.5 cm. De manera similar, en dos especies (*L. cristata* y *P. scopulorum* v. *villum*) la longitud de las células pericentrales fue mayor en los dos frentes con respecto a la retaguardia. En el resto de las mediciones (DEE, AEE, DEP, DR y LR), solo una de las tres especies (*L. cristata* o *P. scopulorum* v. *villum*) mostró diferencias entre zonas del coral (Tabla 6). Con respecto a cambios en su morfología, *Lophosiphonia cristata* fue la especie que modificó más caracteres (5: DEE, DEP, LCP, DR, FNR), seguida de *Herposiphonia bipinnata* (3: AEE, LR, FNR) y *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* (2: LCP, FNR).

La presencia de estructuras reproductivas fue similar en todas las zonas para *H. bipinnata* ( $\chi^2_{(0.05,2)}=0.8$ ), *L. cristata* ( $\chi^2_{(0.05,2)}=2.4$ ) y *P. scopulorum* v. *villum* ( $\chi^2_{(0.05,2)}=5.1$ ). Es decir, la presencia o ausencia de estructuras reproductivas en las tres especies de AFT no dependió de la zona en la que se encontraban creciendo. Cuando se encontraron en reproducción, los fragmentos de ejemplares de las tres especies sólo presentaron estructuras reproductivas asexuales: tetrasporangios.

## DISCUSIÓN

Los resultados indican que la distancia a la que se encuentran las algas del tejido coralino tiene efectos sobre los caracteres morfológicos de las mismas. Los genetos de las tres especies de algas, *Polysiphonia*



*scopulorum* v. *villum*, *Herposiphonia bipinnata* y *Lophosiphonia cristata*, tuvieron diferencias significativas en caracteres morfológicos en función de las diferentes zonas de colonias de *Orbicella annularis*. Así mismo, los genetos del frente primario (FP) se diferenciaron de las de la retaguardia (RE) en todos los caracteres morfológicos que mostraron diferencias entre zonas. En cinco caracteres (DEE, AEE, DEP, DR, FNR) los genetos del FP fueron diferentes a las del FS y RE, y en dos (LCP, LR) los genetos del FP y FS fueron diferentes a las de la RE; es decir, en los últimos caracteres los cambios se manifiestan unos centímetros más allá del contacto con el tejido coralino. Otras algas clonales han mostrado respuestas morfológicas diferenciales en diversos caracteres, incluyendo algunos que nosotros medimos, o equivalentes, como la distancia entre ejes (o módulos) erectos (DEE) o “spacer”, altura de ejes (o módulos) erectos (AEE), diámetro de ejes postrados (o estolones) (DEP), y formación de nuevos rametos (FNR) o de módulos, ramificaciones del estolón y frondas (Lazo & Chapman 1998; Collado-Vides & Robledo 1999; Viejo & Åberg 2001; Arenas *et al.* 2002; Collado-Vides 2002; Malta *et al.* 2005; Monro & Poore 2005; Wright 2005; Monro & Poore 2009; Demes & Graham 2011). Los genetos en esos estudios presentaron plasticidad cuando estuvieron expuestos a diferentes condiciones de movimiento de agua, tipo de sustrato, disponibilidad de luz (en cantidad y calidad) y nutrientes, así como de competencia intraespecífica, densidad de rametos e invasión a nuevas áreas de crecimiento. Con respecto a la plasticidad de algas en interacciones con corales, solo Quan-Young (2007) evaluó previamente los cambios morfológicos de dos especies rodofitas clonales al competir con el coral *Orbicella faveolata*. Registró diferencias en cuatro (DEE, DEP, DR y FNR) de cinco (incluyendo AEE) caracteres que nosotros también evaluamos; sin embargo, en el resultado de los análisis estadísticos se mezclaron diferencias entre tratamientos que estuvieron cercanos y rodeados por AFT. En contraste, las modificaciones morfológicas que nosotros encontramos resaltan con claridad la diversidad de respuestas plásticas a cortas distancias que tienen tres rodofitas integrantes de uno de los ensamblajes más abundantes que compiten (Quan-Young & Espinoza-Avalos 2006; Cetz-Navarro *et al.* 2013) con uno de los corales constructores más importantes en el Caribe.

Cinco caracteres morfológicos evaluados fueron modificados solo por una de las tres especies de rodofitas, reflejando poca incidencia de patrones en las respuestas plásticas de las algas al competir con *O. annularis*. Esta relativa falta de patrones se parece a lo que ocurre con plantas vasculares clonales, estoloníferas y rizomatosas, en el sentido de que las respuestas o cambios morfológicos originados en la búsqueda de recursos (en el contexto de formas de crecimiento guerrilla y falange), difieren entre especies, no ocurren o llegan a ser opuestas a lo esperado (Sutherland & Stillman 1988; Dong *et al.* 1996; Tworowski *et al.* 2001). En ese contexto, las plantas con forma de crecimiento falange tienen spacer cortos, con rametos densos y ramificados, mientras que la forma de crecimiento guerrilla tiene spacer más largos, con rametos esparcidos y menos ramificados; las primeras son comunes en ambientes con recursos homogéneos y pocos disturbios, y las segundas en ambientes con recursos heterogéneos y más disturbios (Lovett-Doust 1981; Slade & Hutchings 1987; Ye *et al.* 2006; Monro & Poore 2009). Se considera que ambas estrategias de crecimiento son versiones de modos activos de búsqueda de recursos (López *et al.* 1994). El único patrón de respuesta plástica presentado por las tres rodofitas clonales fue la formación de nuevos rametos, mayor en el FP que las otras dos zonas de *O. annularis*. Este carácter fue diferente aún entre genets de *L. cristata* del FP y FS. De manera similar a como ocurrió con las tres rodofitas, en plantas vasculares se ha mencionado que la formación de nuevos rametos (ramificaciones del estolón o de rizoma) es el carácter que cambia más consistentemente en el contexto de la plasticidad de formas de crecimiento clonal (Sutherland & Stillman 1988; De Kroon & Hutchings 1995).

La plasticidad en la FNR de las algas creciendo sobre *O. annularis* puede ser una respuesta adaptativa en su interacción competitiva con el coral, para favorecer la colonización hacia el tejido coralino, resistir la invasión y persistir bajo el estrés provocado por el tejido coralino, pero a la vez una respuesta al estrés que provoca el mismo coral a las algas, acciones que no tendrían necesariamente que ser mutuamente excluyentes. Así, un incremento en la ramificación de los rizomas de plantas vasculares potencia la ocupación y dispersión por el sustrato (Marbà & Duarte 1998; Turner & Schwarz 2006; Turner

2007). Además, un mayor número de ramificaciones o rametos es una de las características de plantas con forma de crecimiento falange (*Lophosiphonia cristata* además mostró otra de las características; spacer cortos), que se ha propuesto como una estrategia para excluir competidores, una mejor adaptación a condiciones estresantes, además de ser útil para resistir la invasión de otras plantas (Lovett-Doust 1981; Humphrey & Pyke 1998; Santelices 2004). Por otra parte, un incremento en la FNR también ocurre cuando las algas se encuentran en condiciones ambientales de estrés; por ejemplo, la carofita *Chara aspera* se ramificó mucho en las condiciones del estrés provocado por salinidades altas (Blindow & Schutte 2007), mientras que el alga parda *Fucus radicans* formó nuevos rametos (ramas adventicias) por el estrés causado por salinidades bajas (Tatarenkov *et al.* 2005; Pereyra *et al.* 2009). Por su parte, los corales pudieran estar estresando a las algas a través de sus mecanismos de defensa y ataque a competidores, como expulsión de filamentos mesentéricos acompañados con descarga de nematocistos, barrido por tentáculos y pólipos, crecimiento sobre el competidor, secreción de mucus y alelopatía (Hughes 1983; Lang & Chornesky 1990; McCook *et al.* 2001), tal como, en parte, lo demostraron Nugues *et al.* (2004) con el uso de filamentos mesenteriales y nematocistos de ocho especies de corales hacia tres especies de algas que se encontraban en contacto con el tejido coralino. Aparentemente, entonces, tanto las algas como los corales tienen mecanismos activos para avanzar en la colonización y protegerse de los procesos de colonización y agresiones del organismo oponente.

Los resultados indican que la distancia a la que se encuentran las AFT del tejido coralino tiene efectos sobre la comunidad de algas, ya que la composición del ensamble de especies en el FP fue diferente a la encontrada en los ensambles del FS y la RE de *O. annularis*. Este resultado es similar a lo registrado por Quan-Young (2007), ya que la composición de las AFT que encontró colonizando el tejido de *O. faveolata* fue diferente a la encontrada en el resto de sus tratamientos experimentales. Una composición diferencial entre zonas, un menor número de especies en el FP (53) que en el FS (67) y la RE (75) y un menor número de especies registradas exclusivamente en el FP (6) que en el FS (8) y la RE (19), en

conjunto sugiere que hay relativamente pocas especies mejor adaptadas para permanecer junto al tejido coralino y competir por espacio con *O. annularis*, mientras que otras algas se desarrollan mejor en microambientes alejados del contacto coralino. El número de especies en la franja del FP, sin embargo, sigue siendo una riqueza relativamente alta presente en una franja de 0.5 cm. Incluyendo las 3 especies estudiadas, en esa franja se encuentran 31 especies clonales (la mayoría del total, 53), de acuerdo con los tipos de crecimiento clonal diferenciados por Collado-Vides (2002), y a las formas de crecimiento de los talos dadas por Taylor (1960), Littler & Littler (2000), Komárek *et al.* (2003) y observaciones personales. De esas 31 especies, 20 son estoloníferas (Tabla 1) de morfologías similares entre sí. Entre esas estoloníferas se encuentra otra, *Parviphycus trinitatensis*, que también mostró mayor FNR al invadir tejido de *O. faveolata* (Quan-Young 2007), lo que hace plausible esperar que otras algas clonales del FP también muestren esta plasticidad. Como las tres especies estudiadas, probablemente esas algas clonales igualmente presenten diversidad de respuestas plásticas en caracteres morfológicos específicos, además de coincidir en tener mayor FNR.

El ensamble de AFT, con relativamente alta riqueza, y el grupo que conforman las algas clonales que coinciden en morfología y plasticidad (redundancia funcional, principalmente en la FNR), pueden favorecer la estabilidad del ensamble de algas que compite con *O. annularis* en el FP, haciendo difícil la re-ocupación coralina del espacio ganado por las AFT. Así, comunidades relativamente diversas de plantas vasculares resisten o reducen el éxito en la invasión de especies exóticas (Tilman 1997; Dukes 2001; Fargione 2005). También, comunidades de invertebrados marinos sésiles disminuyen el éxito en la invasión del espacio de comunidades experimentales compuesta de una riqueza tan baja como cuatro especies (Stachowicz *et al.* 1999). Naeem *et al.* (2000) encontraron resultados similares en la reducción del éxito de plantas invasoras, usando policultivos hasta de 25 especies (aunque el efecto restrictivo para la invasora fue significativo a la mitad de esas especies), número que sigue siendo bajo en comparación a la riqueza de especies (53) de los tapetes de algas asociados al tejido de *O. annularis*. Con respecto a algas

marinas, la presencia de ensamblajes diversos resistieron la invasión del alga parda *Sargassum muticum* (Britton-Simmons 2006). Entonces, la relativa alta diversidad de especies en el FP puede evitar que el tejido coralino re-ocupe el sustrato, por la probable habilidad de la comunidad de AFT a ser invadidas por el coral, por complementariedad de habilidades competitivas. Por otra parte, la variabilidad en respuestas de las especies de un ensamblaje (como en las tres algas clonales, mostrando diversidad de respuestas plásticas) a los cambios ambientales es crítica para la resiliencia de un ecosistema (Chapin *et al.* 1997; Elmqvist *et al.* 2003). En su caso, la redundancia funcional, o la capacidad de una especie de compensar funcionalmente la pérdida de otra que tiene la misma geometría y ocupan los mismos espacios o se encuentran a distancias pequeñas (Walker *et al.* 1999; Loreau 2000; Nyström 2006), es importante para mantener la función de resiliencia (Walker *et al.* 1999), y representa una forma de seguro biológico contra la pérdida de cualquier otra especie redundante (Stachowicz *et al.* 1999). Por ejemplo, algunas comunidades del plancton son resilientes a perturbaciones por el reemplazo de especies que tienen un desempeño similar en funciones ecológicas (Fischer *et al.* 2001). Entonces, la redundancia de funciones de las AFT clonales les permitiría ser estables como ensamblaje en el frente primario, en el sentido de resistir potenciales ataques mortales del coral, lo cual a su vez les permitiría perpetuar una condición de estrés (Quan-Young & Espinoza-Avalos 2006; Cetz-Navarro *et al.* 2013) a *Orbicella* spp.

Dado que el conjunto de talos en los ensamblajes del FP, FS y RE, y los talos de las tres rodofitas analizadas por separado, no presentaron diferencias en el porcentaje de estructuras reproductivas en las tres zonas de *O. annularis*, aunado al hecho de que aunque hubo mayor formación de rametos en las tres rodofitas, este no se debió a un efecto compensatorio a la menor reproducción sexual y asexual, como se ha registrado en otros estudios (Reis & Yoneshigue-Valentin 2000; Chu *et al.* 2011; Reis & Yoneshigue-Valentin 2000); los resultados indican que la distancia a la que se encuentran las algas del tejido coralino no tiene efectos sobre la reproducción (sexual + asexual) de las mismas.

En resumen, los tapetes de algas respondieron como especies y como comunidad a la competencia por espacio con el coral *O. annularis*, resaltándose diferencias significativas entre las respuestas que ocurrieron en el FP (en contacto con el tejido) con respecto a las otras dos zonas (unos centímetros alejadas) del coral. Las respuestas diferenciales del FP incluyeron la plasticidad de caracteres morfológicos de los genetos, la coincidencia en una forma de crecimiento (falange), la relativa alta riqueza de especies y la redundancia funcional de especies. Se sugiere que el conjunto de dichas respuestas, específicas y comunitarias, favorece la colonización hacia el tejido coralino, la resistencia a la invasión por parte del coral, la persistencia del tapete algal bajo el estrés provocado por el tejido coralino y la estabilidad del ensamble de algas que compite con el coral, haciendo difícil la re-ocupación coralina del espacio ganado por las AFT. Sin embargo, una composición diferente en el FP en comparación a las otras dos zonas de *O. annularis*, con menor número de especies en general y pocas especies exclusivas, sugieren que las especies del tapete algal no están homogéneamente adaptadas para resistir los ataques potenciales del tejido y competir exitosamente por espacio con *O. annularis*. Por otra parte, nuestros resultados indican que las principales interacciones activas entre algas y corales ocurren a menos de un centímetro del contacto de ambos organismos y que, posiblemente, más allá de esa interface el esqueleto coralino es un sustrato duro que puede ser colonizado de manera dominante por AFT.

Si al escenario anterior (donde los tapetes algales aparentemente tienen más posibilidades de colonizar al tejido coralino que al revés) se suman seis mecanismos asociados a los tapetes algales para estresar el tejido coralino (Cetz-Navarro *et al.* 2013), se esperaría que los tapetes algales continuaran incrementando la colonización de corales formadores de arrecifes, como *Orbicella* spp. (Edmunds & Elahi 2007; Rogers *et al.* 2008). La abundancia de algas clonales en la frontera con el tejido coralino proporciona a los tapetes algales una ventaja competitiva adicional, ya que si hay pérdida de algunos rametos, por disturbios físicos o herbivoría, rápidamente re-ocupan el espacio (Airoldi 1998), y quedan restos del eje postrado que regeneran los ejes erectos (Hay 1981), aún después de rasparlas manualmente del

esqueleto, al quedar entre los coralitos restos del eje postrado que regeneran ejes erectos (observación personal). Adicionalmente, si los disturbios desprenden rametos, es probable que puedan re-adherirse por su condición clonal. Todos los efectos negativos de las algas de tapete, bajo las condiciones ambientales actuales en el Mar Caribe (Roff & Mumby 2012), podrían revertirse mediante el restablecimiento de condiciones ecológicas que limitaran el crecimiento de algas, pero este tema no forma parte de nuestro estudio.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos al personal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak por las facilidades brindadas; a JA Batún-Catzín por su ayuda en el trabajo de campo; a J Moreno-Caraveo por su ayuda en el ingreso de los ejemplares al Herbario CIQR de ECOSUR; a PADI Foundation (número de registro: 64, 2009; NPCN) y a ECOSUR (a través de fondos federales; JEA), por el financiamiento de este estudio; y a JP Carricart-Ganivet, A Senties-Granados, HA Hernández-Arana y EJ Carpizo-Iltuarte, por sus comentarios que mejoraron la versión final del ms. NPCN agradece al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgar una beca de posgrado (32985; 175310).

## **LITERATURA CITADA**

- Airoldi L (1998) Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology* 79: 2759-2770.
- Arenas F, Viejo RM, Fernández C (2002) Density-dependent regulation in an invasive seaweed: responses at plant and modular levels. *Journal of Ecology* 90: 820-829.
- Aronson RB, Precht WF (2006) Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs* 25: 441-450.
- Barott KL, Rodriguez-Mueller B, Youle M, Marhaver KL, Vermeij MJA, Smith JE, Rohwer FL (2012) Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1655-1664.

- Barott K, Smith J, Dinsdale E, Hatay M, Sandin S, Rohwer F (2009) Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE* 4: e8043.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA (2008a) Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46: 25-63.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Harrington L (2008b) Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series* 362: 129-137.
- Blindow I, Schütte M (2007) Elongation and mat formation of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. *Hydrobiologia* 584: 69-76.
- Box SJ, Mumby PJ (2007) Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series* 342: 139-149.
- Britton-Simmons KH (2006) Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos* 113: 395-401.
- Budd AF, Fukami H, Smith ND, Knowlton N (2012) Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 465-529.
- Cetz-Navarro NP, Espinoza-Avalos J, Hernández-Arana HA, Carricart-Ganivet JP (2013) Biological responses of the coral *Montastraea annularis* to the removal of filamentous turf algae. *PLoS ONE* 8: e54810.
- Chapin FS, Walker BH, Hobbs RJ, Hooper DU, Lawton JH, Sala OE, Tilman D (1997) Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science* 277: 500-504.
- Charrier B, Le Bail A, de Reviers B (2012) Plant Proteus: brown algal morphological plasticity and underlying developmental mechanisms. *Trends in Plant Science* 17: 468-477.
- Chu S, Zhang Q, Liu S, Zhang S, Tang Y, Lu Z, Yu Y (2011) Trade-off between vegetative regeneration and sexual reproduction of *Sargassum thunbergii*. *Hydrobiologia* 678: 127-135.
- Collado-Vides L (2002) Morphological plasticity of *Caulerpa prolifera* (Caulerpales, Chlorophyta) in relation to growth form in a coral reef lagoon. *Botanica Marina* 45: 123-129.
- Collado-Vides L, Robledo D (1999) Morphology and photosynthesis of *Caulerpa* (Chlorophyta) in relation to growth form. *Journal of Phycology* 35: 325-330.
- CONANP (2004) Programa de manejo. Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, México. CONANP-SEMARNAT. México, DF. 161 pp.
- De Kroon H, Hutchings MJ (1995) Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 143-152.



- De Oliveira EC (1969) Algas marinhas do sul do Estado do Espírito Santo (Brasil). I - Ceramiales. Boletim de Botanica, Universidade de São Paulo 343(26): 1-212.
- De Senerpont Domis LN, Famà P, Bartlett AJ, Prud'homme van reine WF, Espinosa CA, Trono GC (2003) Defining taxon boundaries in members of the morphologically and genetically plastic genus *Caulerpa* (Caulerpaceae, Chlorophyta). Journal of Phycology 39: 1019-1037.
- De'ath G, Fabricius KE, Sweatman H, Puotinen M (en prensa) The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. Proceedings of the National Academy of Sciences.
- Demes KW, Graham MH (2011) Abiotic regulation of investment in sexual versus vegetative reproduction in the clonal kelp *Laminaria sinclairii* (Laminariales, Phaeophyceae). Journal of Phycology 47: 463-470.
- Demes KW, Graham MH, Suskiewicz TS (2009) Phenotypic plasticity reconciles incongruous molecular and morphological taxonomies: the giant kelp, *Macrocystis* (Laminariales, Phaeophyceae), is a monospecific genus. Journal of Phycology 45: 1266-1269.
- Diaz-Pulido G, McCook LJ (2004) Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. Coral Reefs 23: 225-233.
- Diaz-Pulido G, Villamil L, Almanza V (2007) Herbivory effects on the morphology of the brown alga *Padina boergesenii* (Phaeophyta). Phycologia 46: 131-136.
- Dong M, During HJ, Werger MJA (1996) Morphological responses to nutrient availability in four clonal herbs. Vegetatio 123: 183-192.
- Dukes JS (2001) Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. Oecologia 126: 563-568.
- Edmunds PJ, Elahi R (2007) The demographics of a 15-year decline in cover of the Caribbean reef coral *Montastraea annularis*. Ecological Monographs 77: 3-18.
- Edmunds P, Ross C, Didden C (2011) High, but localized recruitment of *Montastraea annularis* complex in St. John, United States Virgin Islands. Coral Reefs 30: 123-130.
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Jon N (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. Frontiers in Ecology and the Environment 1: 488-494.
- Fahrig L, Coffin DP, Lauenroth WK, Shugart HH (1994) The advantage of long-distance clonal spreading in highly disturbed habitats. Evolutionary Ecology 8: 172-187.
- Fargione JE, Tilman D (2005) Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. Ecology Letters 8: 604.
- Fischer JM, Frost TM, Ives AR (2001) Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: Measurement and mechanisms. Ecological Applications 11: 1060-1072.

- Fong P, Paul VJ (2011) Coral Reef Algae. En: Dubinsky Z, Stambler N (ed) Coral Reefs: An Ecosystem in Transition. Springer Netherlands, 241-272.
- Fordyce JA (2006) The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology* 209: 2377-2383.
- Foster NL, Box SJ, Mumby PJ (2008) Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Marine Ecology Progress Series* 367: 143-152.
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958-960.
- Gerard VA, Mann KH (1979) Growth and production of *Laminaria longicuris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. *J. Phycol.* 15: 33-41.
- Graham MH, Vasquez JA, Buschmann AH (2007) Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: From ecotypes to ecosystems. *Oceanography and Marine Biology, Vol 45* 45: 39-88.
- Harrington L, Fabricius K, De'Ath G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology* 85: 3428-3437.
- Hay ME (1981) The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739-750.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, Gomez E, Harvell CD, Sale PF, Edwards AJ, Caldeira K, Knowlton N, Eakin CM, Iglesias-Prieto R, Muthiga N, Bradbury RH, Dubi A, Hatzioles ME (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737-1742.
- Hughes RN (1983) Evolutionary ecology of colonial reef-organisms, with particular reference to corals. *Biological Journal of the Linnean Society* 20: 39-58.
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.
- Humphrey LD, Pyke DA (1998) Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *Journal of Ecology* 86: 854-865.
- Jompa J, McCook LJ (2002) 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, McCook LJ (2003) Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Marine Ecology Progress Series* 258: 87-95.

- Kennedy EV, Perry CT, Halloran PR, Iglesias-Prieto R, Schönberg CHL, Wisshak M, Form AU, Carricart-Ganivet JP, Fine M, Eakin CM, Mumby PJ. (in press) Avoiding coral reef functional collapse requires local and global action. *Current Biology*.
- Komárek J, Kling H, Komárková J (2003) Filamentous cyanobacteria. En: Wehr JD, Sheath RG (ed) Elsevier, 117-196.
- Kramer PA (2003) Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA program (1997-2000). *Atoll Research Bulletin* 496: 1-57.
- Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series* 323: 107-117.
- Lang JC, Chornesky EA (1990) Competition between scleractinian reef corals. A review of mechanisms and effects. En: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world. Coral reefs*. Elsevier, Amsterdam. 209-252.
- Lazo ML, Chapman ARO (1998) Components of crowding in a modular seaweed: sorting through the contradictions. *Marine Ecology Progress Series* 174: 257-267.
- Lee SC (2006) Habitat complexity and consumer-mediated positive feedbacks on a Caribbean coral reef. *Oikos* 112: 442-447.
- Lewis SM, Norris JN, Searles RB (1987) The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. *Ecology* 68: 636-641.
- 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*. OffShore Graphics, Inc. Washington. 542 pp.
- López F, Serrano JM, Acosta FJ (1994) Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *Tree* 9: 150-153.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Lovett-Doust L (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting environments. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- Malta EJ, Ferreira DG, Vergara JJ, Perez-Llorens JL (2005) Nitrogen load and irradiance affect morphology, photosynthesis and growth of *Caulerpa prolifera* (Bryopsidales : Chlorophyta). *Marine Ecology Progress Series* 298: 101-114.
- Marba N, Duarte CM (1998) Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series* 174: 269-280.

- Mathieson AC, Norton TA, Neushul M (1981) The taxonomic implications of genetic and environmentally induced variations in seaweed morphology. *The Botanical Review* 47: 313-347.
- 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 SL, Chiappone M, Rutten LM, Swanson DW (2009) Population status of *Acropora* corals in the Florida Keys. *International Coral Reef Symposium* 11: 775-779.
- Monro K, Poore AGB (2005) Light quantity and quality induce shade-avoiding plasticity in a marine macroalga. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 426-435.
- Monro K, Poore AGB (2009) Performance benefits of growth-form plasticity in a clonal red seaweed. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 80-89.
- Mumby PJ, Foster NL, Fahy EAG (2005) Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reefs* 24: 681-692.
- Mumby PJ, Steneck RS (2011) The resilience of coral reefs and its implications for reef management. En: Dubinsky Z, Stambler N (ed) *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands, 509-519.
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91: 97-108.
- 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. *Marine Ecology Progress Series* 315: 75-86.
- Nugues MM, Delvoye L, Bak RPM (2004) Coral defense against macroalgae: differential effects of mesenterial filaments on the green alga *Halimeda opuntia*. *Marine Ecology Progress Series* 278: 103-114.
- Nyström M (2006) Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio* 35: 30.
- 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.
- Pereyra RT, Bergstrom L, Kautsky L, Johannesson K (2009) Rapid speciation in a newly opened postglacial marine environment, the Baltic Sea. *Bmc Evolutionary Biology* 9: 70.

- 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. *Limnology and Oceanography* 51: 1159-1166.
- Rasher DB, Hay ME (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 1-6.
- Reis RP, Yoneshigue-Valentin Y (2000) Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in three populations from Rio de Janeiro State, Brazil. *Botanica Marina* 43: 299-304.
- Riegl B, Bruckner A, Coles SL, Renaud P, Dodge RE (2009) Coral reefs. Threats and conservation in an era of global change. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162: 136-186.
- River GF, Edmunds PJ (2001) Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 261: 159-172.
- Roff G, Mumby PJ (2012) Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 404-413.
- Rogers CS, Muller EM, Spitzack A, Miller J (2008) The future of coral reefs in the US Virgin Islands: Is *Acropora palmata* more likely to recover than *Montastraea annularis* complex? *International Coral Reef Symposium* 11: 226-230.
- Ruiz-Zárata MA, Hernández-Landa RC, González-Salas C, Núñez-Lara E, Arias-González JE (2003) Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part I: Stony corals and algae). *Atoll Res. Bull.* 496: 318-337.
- Santelices B (2004) A comparison of ecological responses among aclonal (unitary), clonal and coalescing macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300: 31-64.
- Saunders GW (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360: 1879-1888.
- Slade AJ, Hutchings MJ (1987) The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 75: 95.
- 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. *Ecology Letters* 9: 835-845.

- Spurkland T, Iken K (2011) Salinity and irradiance effects on growth and maximum photosynthetic quantum yield in subarctic *Saccharina latissima* (Laminariales, Laminariaceae). *Botanica Marina* 54: 355-365.
- Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286: 1577-1579.
- Steneck RS, Dethier MN (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- Sutherland WJ, Stillman RA (1988) The foraging tactics of plants. *Oikos* 52: 239-244.
- Tanner JE (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.
- Tatarenkov A, Bergström L, Jönsson RB, Serrão EA, Kautsky L, Johannesson K (2005) Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology* 14: 647-651.
- Taylor WR (1960) Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas. Univ. Michigan Press. Ann Arbor. 870 pp.
- Tilman D (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.
- Turner SJ (2007) Growth and productivity of intertidal *Zostera capricorni* in New Zealand estuaries. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 41: 77-90.
- Turner SJ, Schwarz AM (2006) Biomass development and photosynthetic potential of intertidal *Zostera capricorni* in New Zealand estuaries. *Aquatic Botany* 85: 53-64.
- Twooski TJ, Benassi TE, Takeda F (2001) The effect of nitrogen on stolon and ramet growth in four genotypes of *Fragaria chiloensis* L. *Scientia Horticulturae* 88: 97-106.
- Van Kleunen M, Fischer M (2001) Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecology* 82: 3309-3319.
- Van Kleunen M, Fischer M, Schmid B (2000) Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution* 54: 1947-1955.
- Varela-Alvarez E, Garreta AG, Lluch JR, Soler NS, Serrao EA, Siguan MAR (2012) Mediterranean species of *Caulerpa* are polyploid with smaller genomes in the invasive ones. *PLoS ONE* 7:
- Viejo RM, Aberg P (2001) Effects of density on the vital rates of a modular seaweed. *Marine Ecology Progress Series* 221: 105-115.

- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Wangpraseurt D, Weber M, Røy H, Polerecky L, de Beer D, Suharsono, Nugues MM (2012) In situ oxygen dynamics in coral-algal interactions. *PLoS ONE* 7: e31192.
- Wheeler PA, North WJ (1980) Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sporophytes. *J. Phycol.* 16: 557-582.
- Wright JT (2005) Differences between native and invasive *Caulerpa taxifolia*: a link between asexual fragmentation and abundance in invasive populations. *Marine Biology* 147: 559-569.
- Ye XH, Yu FH, Dong M (2006) A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany* 98: 187-191.
- Yñiguez A, McManus J, Collado-Vides L (2010) Capturing the dynamics in benthic structures: environmental effects on morphology in the macroalgal genera *Halimeda* and *Dictyota*. *Marine Ecology Progress Series* 411: 17-32.
- Yun HY, Molis M (2012) Comparing the ability of a non-indigenous and a native seaweed to induce anti-herbivory defenses. *Marine Biology* 159: 1475-1484.

## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS EN ESPAÑOL

**Tabla 1.** Presencia (1) o ausencia (0) de taxones de algas filamentosas de tapete (macroalgas y cianobacterias) viviendo en tres zonas de recolecta sobre *Orbicella annularis*: frente primario (FP, en contacto con el tejido coralino), frente secundario (FS, alejado 3-4 cm del tejido) y retaguardia (RE,  $\geq 30$  cm de distancia, creciendo sobre coral muerto). La presencia de estructuras reproductivas (r) en las especies de algas filamentosas de tapete por cada zona se representa con un asterisco. 1 indica una presencia exclusiva de la especie en la zona indicada. Para las especies clonales se incluye el tipo de crecimiento clonal (CC): Fr, fragmentación de tricoma; Es, estolonífera; Re, flexión y readhesión de ramas; Fi, estructura basal de fijación.

**Tabla 2.** Resultados del PERMANOVA de una vía de los efectos en la composición de las algas filamentosas de tapete (AFT) creciendo en el frente primario (FP), frente secundario (FS) y retaguardia (RE) de *Orbicella annularis*.

**Tabla 3.** Resultados del ANOVA de una vía de los efectos en el número de especies y el porcentaje de especies de algas filamentosas de tapete (AFT) con estructuras reproductivas creciendo en el frente primario (FP), frente secundario (FS) y retaguardia (RE) de *Orbicella annularis*.

**Tabla 4.** Valores promedio ( $\pm$  desviación estándar) del número de especies y del porcentaje de especies de algas filamentosas de tapete (AFT) con estructuras reproductivas creciendo en el frente primario (FP), frente secundario (FS) y retaguardia (RE) de *Orbicella annularis*.

**Tabla 5.** Valores promedio ( $\pm$  desviación estándar) de los caracteres morfológicos de *Herposiphonia bipinnata*, *Lophosiphonia cristata* y *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* creciendo en el frente primario (FP), frente secundario (FS) y la retaguardia (RE) de *Orbicella annularis*.

**Tabla 6.** Resultados de ANOVA de una vía de los efectos en los caracteres morfológicos de *Herposiphonia bipinnata*, *Lophosiphonia cristata* y *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* creciendo en el frente primario (FP), frente secundario (FS) y la retaguardia (RE) de *Orbicella annularis*.

## LISTA DE FIGURAS Y TABLAS EN INGLÉS

**Table 1.** Presence (1) or absence (0) of taxa of filamentous turf algae (macroalgae and cyanobacteria) living in three zones of *Orbicella annularis*: primary front (FP, in contact with coral tissue), secondary front (FS, 3-4 cm away from the tissue) and rearguard (RE,  $\geq 30$  cm away from coral tissue, overgrowing dead corals). The presence of reproductive structures (r) in the species of AFT for each zone is represented with an asterisk. 1 indicates a exclusive presence of the species in the marked zone. For clonal species the type of clonal growth (CC) is included: Fr. Fragmentation of trachoma;

**Table 2.** One-way PERMANOVA results of the effects in filamentous turf algal (AFT) composition growing in the primary front (FP), secondary front (FS) and rearguard (RE) of *Orbicella annularis*.

**Table 3.** One-way ANOVA results of the effects in the species number and the percentage of filamentous turf algae (AFT) with reproductive structures growing in primary front (FP), secondary front (FS) and rearguard (RE) of *Orbicella annularis*.

**Table 4.** Mean values ( $\pm$  standard deviation) of the species number and the percentage of filamentous turf algae (AFT) with reproductive structures growing in the primary front (FP), secondary front (FS) and rearguard (RE) of *Orbicella annularis*.

**Table 5.** Mean values ( $\pm$  standard deviation) of morphological characters of *Herposiphonia bipinnata*, *Lophosiphonia cristata* and *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* growing in the primary (FP), secondary front (FS) and rearguard (RE) of *Orbicella annularis*.

**Table 6.** One-way ANOVA results of the effects in the morphology characters of *Herposiphonia bipinnata*, *Lophosiphonia cristata* and *Polysiphonia scopulorum* v. *villum* growing in the primary front (FP), secondary front (FS) and rearguard (RE) of *Orbicella annularis*.



Cetz-Navarro &amp; Espinoza-Avalos Tabla 1

	Especies	FP	r	FS	r	RE	r	CC
	<b>Cyanobacteria</b>							
1	<i>Dichothrix fucicola</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		Fr
2	<i>Dichothrix penicillata</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
3	<i>Dichothrix utahensis</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
4	<i>Lyngbya confervoides</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
5	<i>Lyngbya majuscula</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		Fr
6	<i>Lyngbya sordida</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
7	<i>Rivularia</i> sp.	0		0		$\frac{1}{1}$		Fr
8	<i>Spirulina</i> sp.	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
9	Cyanobacteria 1	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
10	Cyanobacteria 2	$\frac{1}{1}$		0		0		Fr
11	Cyanobacteria 3	0		1		$\frac{1}{1}$		Fr
12	Cyanobacteria 4	1		1		$\frac{1}{1}$		Fr
13	Cyanobacteria 5	0		0		$\frac{1}{1}$		Fr
	Subtotal (13 especies)	8		8		$\frac{12}{12}$		
	<b>Rhodophyta</b>							
14	<i>Amphiroa fragilissima</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
15	<i>Anotrichium tenue</i>	1	*	1		$\frac{1}{1}$		Es
16	<i>Centroceras clavulatum</i>	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Re
17	<i>Ceramium brevizonatum</i> v. <i>caraibicum</i>	0		1		$\frac{1}{1}$	*	
18	<i>Ceramium cimbricum</i>	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
19	<i>Ceramium cimbricum</i> f. <i>flaccidum</i>	1		1		0		Es
20	<i>Ceramium cruciatum</i>	1		1		0		Es
21	<i>Ceramium verongiae</i>	1		1		$\frac{1}{1}$	*	Es
22	<i>Ceramium</i> sp. 1	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
23	<i>Ceratodictyon variabile</i>	1		0		$\frac{1}{1}$		Es
24	<i>Champia parvula</i> v. <i>prostrata</i>	0		1	*	$\frac{1}{1}$		Re
25	<i>Champia vieillardii</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
26	<i>Chondria baileyana</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		
27	<i>Chondria cricophylla</i>	1		1		$\frac{1}{1}$	*	Fi
28	<i>Chondria collinsiana</i>	1		1	*	$\frac{1}{1}$	*	
29	<i>Chondria floridana</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
30	<i>Chondria leptacremon</i>	1		1		$\frac{1}{1}$	*	Fi
31	<i>Chondria</i> sp.	$\frac{1}{1}$		0		0		
32	<i>Crouania mayae</i>	1		0		$\frac{1}{1}$		
33	<i>Dasya corymbifera</i>	0		$\frac{1}{1}$		0		
34	<i>Gayliella flaccida</i>	1		1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
35	<i>Gelidiopsis</i> sp. 1	0		0		$\frac{1}{1}$		Es
36	<i>Griffithsia globulifera</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
37	<i>Herposiphonia bipinnata</i>	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
38	<i>Herposiphonia pecten-veneris</i> v. <i>laxa</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Es
39	<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>tenella</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		Es
40	<i>Hypnea spinella</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
41	<i>Jania adhaerens</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
42	<i>Jania capillacea</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		
43	<i>Jania pumila</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		
44	<i>Laurencia cervicornis</i>	0		1		$\frac{1}{1}$		Fi
45	<i>Laurencia</i> sp.	1		0		$\frac{1}{1}$		
46	<i>Lophosiphonia cristata</i>	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
47	<i>Neosiphonia ferulacea</i>	1	*	1	*	$\frac{1}{1}$	*	Es
48	<i>Neosiphonia flaccidissima</i>	1		1		$\frac{1}{1}$		Es

49	<i>Neosiphonia gorgoniae</i>	1	*	1	*	1	*	
50	<i>Neosiphonia howei</i>	0		1		1		Es
51	<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>	1	*	1	*	0		Es
52	<i>Neosiphonia</i> sp. 1	0		$\frac{1}{1}$		0		
53	<i>Palisada perforata</i>	0		$\frac{1}{1}$		0		
54	<i>Parviphycus setaceus</i>	1		0		1		Es
55	<i>Parviphycus trinitatis</i>	1	*	1	*	1	*	Es
56	<i>Polysiphonia binneyi</i>	1	*	1	*	0		
57	<i>Polysiphonia pseudovillum</i>	1		1	*	0		Es
58	<i>Polysiphonia scopulorum</i>	1		1		1		Es
59	<i>Polysiphonia scopulorum</i> v. <i>villum</i>	1	*	1	*	1	*	Es
60	<i>Polysiphonia</i> sp. 1	$\frac{1}{1}$	*	0		0		
61	<i>Pterocladia sanctarum</i>	0		$\frac{1}{1}$		0		Es
62	<i>Stylonema alsidii</i>	1		1		1		
63	<i>Taenioma nanum</i>	1	*	1	*	1	*	Es
64	<i>Yuzurua poiteaui</i>	1		1		1		
65	<i>Yuzurua poiteaui</i> v. <i>gemmifera</i>	0		1		1		Fi
66	Ceramiaceae 1	1		1		1		
67	Ceramiaceae 2	0		0		$\frac{1}{1}$		
68	Roja 1	0		$\frac{1}{1}$		0		Fi
	Subtotal (55 especies)	35		45		41		
	<b>Chlorophyta</b>							
69	<i>Anadyomene</i> sp.	0		0		$\frac{1}{1}$		
70	<i>Boodleopsis pusilla</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
71	<i>Boodleopsis verticillata</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
72	<i>Bryobesia johanna</i>	1		1		1		
73	<i>Bryopsis ramulosa</i>	$\frac{1}{1}$		0		0		
74	<i>Cladophora laetevirens</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
75	<i>Cladophora liniformis</i>	1		1		1		
76	<i>Cladophora vagabunda</i>	0		1		1		
77	<i>Cladophora</i> sp.	$\frac{1}{1}$		0		0		
78	<i>Cladophoropsis membranacea</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		Es
79	<i>Derbesia fastigiata</i>	1		1		1		
80	<i>Derbesia turbinata</i>	0		$\frac{1}{1}$		0		
81	<i>Halimeda</i> sp.	0		1		1		Fr
82	<i>Parvocaulis polyphysoides</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
83	<i>Parvocaulis pusillus</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
84	<i>Siphonocladus rigidus</i>	1		1	*	1	*	
85	<i>Ulva flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i>	1		1		1		
86	Verde 1	0		0		$\frac{1}{1}$		
	Subtotal (18 especies)	7		8		15		
	<b>Ochrophyta</b>							
87	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	0		0		$\frac{1}{1}$		
88	<i>Dictyera</i>	1		1		1		
89	<i>Dictyota caribaea</i>	0		$\frac{1}{1}$		0		
90	<i>Dictyota</i> sp.	0		1		1		Fr
91	<i>Lobophora variegata</i>	1		1		1		
92	<i>Padina gymnospora</i>	0		1		1		
93	<i>Sargassum</i> sp.	0		0		$\frac{1}{1}$		
94	<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i>	$\frac{1}{1}$	*	0		0		
95	<i>Sphacelaria tribuloides</i>	0		$\frac{1}{1}$	*	0		
96	<i>Sphacelaria</i> sp.	0		0		$\frac{1}{1}$		
	Subtotal (10 especies)	3		6		7		
	TOTAL (96 especies)	53		67		75		

Cetz-Navarro & Espinoza-Avalos Tabla 2

<b>Composición de AFT</b>	<b>SC</b>	<b>gl</b>	<b>MC</b>	<b>CV</b>	<b>Seudo-F</b>	<b>p</b>	<b>Conclusión</b>
Zona	3550.31	2	1775.16	9.38	1.98	0.004	FP ≠ FS, RE
Residual	24188.85	27	895.88	29.93			
Total	27739.16	29					

Cetz-Navarro & Espinoza-Avalos Tabla 3

<b>Frente</b>	<b>SC</b>	<b>gl</b>	<b>MC</b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>Conclusión (prueba de Scheffe)</b>
<b>Número de especies de FTA</b>						
Inter-grupos	470.87	2	235.43	11.35	0.000	FP < RE
Intra-grupos	560.10	27	20.74			
Total	1030.97	29				
<b>Porcentaje de especies de AFT con estructuras reproductivas</b>						
Inter-grupos	7.21	2	3.61	0.05	0.953	ns
Intra-grupos	2026.42	27	75.06			
Total	2033.63	29				

ns = no significativo.

Getz-Navarro & Espinoza-Avalos Tabla 4

<b>Zona</b>	<b>Número de especies</b>	<b>Porcentaje de especies con estructuras reproductivas</b>
FP	20 ( $\pm$ 5)	18.9 ( $\pm$ 9.1)
FS	25 ( $\pm$ 5)	17.9 ( $\pm$ 7.5)
RE	30 ( $\pm$ 4)	18.0 ( $\pm$ 9.3)

<b>Caracteres morfológicos</b>	<b><i>Herposiphonia bipinnata</i></b>	<b><i>Lophosiphonia cristata</i></b>	<b><i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i></b>
<b>Distancia entre ejes erectos (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	288.6 ( $\pm$ 70.3)	359.8 ( $\pm$ 66.5)	293.9 ( $\pm$ 55.8)
FS	278.0 ( $\pm$ 31.5)	500.8 ( $\pm$ 78.9)	364.3 ( $\pm$ 47.1)
RE	281.6 ( $\pm$ 38.8)	495.2 ( $\pm$ 78.4)	330.6 ( $\pm$ 79.4)
<b>Altura de ejes erectos (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	2401 ( $\pm$ 601)	3470 ( $\pm$ 593)	1342 ( $\pm$ 173)
FS	3345 ( $\pm$ 1374)	4257 ( $\pm$ 1070)	1713 ( $\pm$ 289)
RE	3030 ( $\pm$ 636)	3441 ( $\pm$ 1417)	1558 ( $\pm$ 130)
<b>Diámetro de ejes postrados (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	53.7 ( $\pm$ 6.8)	94.4 ( $\pm$ 7.2)	93.5 ( $\pm$ 12.0)
FS	53.0 ( $\pm$ 2.5)	86.3 ( $\pm$ 10.1)	96.1 ( $\pm$ 7.9)
RE	52.1 ( $\pm$ 7.2)	80.4 ( $\pm$ 4.4)	96.4 ( $\pm$ 6.7)
<b>Longitud de las células pericentrales del eje postrado (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	70.4 ( $\pm$ 5.6)	82.5 ( $\pm$ 7.4)	120.7 ( $\pm$ 15.1)
FS	68.2 ( $\pm$ 5.4)	77.1 ( $\pm$ 8.5)	108.2 ( $\pm$ 7.5)
RE	58.8 ( $\pm$ 8.7)	65.6 ( $\pm$ 5.4)	106.5 ( $\pm$ 11.9)
<b>Distancia entre rizoides (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	246.0 ( $\pm$ 61.0)	183.5 ( $\pm$ 24.2)	250.2 ( $\pm$ 28.8)
FS	256.6 ( $\pm$ 37.1)	205.5 ( $\pm$ 40.0)	281.7 ( $\pm$ 38.5)
RE	248.7 ( $\pm$ 75.3)	197.9 ( $\pm$ 21.9)	270.0 ( $\pm$ 29.3)
<b>Longitud de los rizoides (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	478.3 ( $\pm$ 128.7)	578.8 ( $\pm$ 103.5)	437.0 ( $\pm$ 38.1)
FS	425.9 ( $\pm$ 47.6)	510.8 ( $\pm$ 99.5)	432.5 ( $\pm$ 30.9)
RE	422.3 ( $\pm$ 124.6)	481.2 ( $\pm$ 72.5)	335.8 ( $\pm$ 53.0)
<b>Diámetro de los rizoides (<math>\mu\text{m}</math>)</b>			
FP	38.8 ( $\pm$ 4.5)	40.0 ( $\pm$ 2.5)	38.6 ( $\pm$ 5.5)
FS	39.5 ( $\pm$ 4.0)	34.0 ( $\pm$ 2.7)	37.1 ( $\pm$ 3.2)
RE	39.8 ( $\pm$ 5.5)	33.4 ( $\pm$ 1.4)	39.5 ( $\pm$ 1.9)
<b>Nuevos rametos (%)</b>			
FP	33.9 ( $\pm$ 9.3)	55.1 ( $\pm$ 6.5)	71.2 ( $\pm$ 11.0)
FS	22.1 ( $\pm$ 7.1)	26.2 ( $\pm$ 6.8)	53.5 ( $\pm$ 12.8)
RE	13.3 ( $\pm$ 7.0)	17.7 ( $\pm$ 4.2)	58.6 ( $\pm$ 4.7)

Cetz-Navarro &amp; Espinoza-Avalos Tabla 6

Caracteres morfológicos	SC	gl	MC	F	p	Conclusión
<b>Distancia entre ejes erectos</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	466.53	2	2334.26	0.10	0.911	ns
Intra-grupos	52027.95	21	2477.52			
Total	52494.47	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	127578.34	2	63789.17	11.40	0.000	FP < FS, RE
Intra-grupos	151134.68	27	5597.59			
Total	278713.02	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	19843.79	2	49921.90	2.56	0.101	ns
Intra-grupos	81530.36	21	3882.40			
Total	101374.14	23				
<b>Altura de ejes erectos</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	556106.25	2	278053.13	6.40	0.007	FP < FS, RE
Intra-grupos	912793.75	21	43466.40			
Total	1468900.00	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	4289943.22	2	2144971.61	1.84	0.179	ns
Intra-grupos	31546996.60	27	1168407.28			
Total	35836939.80	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	3702093.58	2	1851046.79	2.09	0.148	ns
Intra-grupos	18577301.75	21	884633.42			
Total	22279395.33	23				
<b>Diámetro de ejes postrados</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	41.65	2	20.82	0.25	0.782	ns
Intra-grupos	1756.59	21	83.65			
Total	1798.24	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	988.82	2	494.41	8.52	0.001	FP > RE
Intra-grupos	1565.93	27	58.00			
Total	2554.75	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	10.44	2	5.22	0.15	0.862	ns
Intra-grupos	735.57	21	35.03			
Total	746.01	23				
<b>Longitud de las células pericentrales del eje postrado</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	969.60	2	484.80	3.41	0.052	ns
Intra-grupos	2988.36	21	142.30			
Total	3957.96	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	1488.86	2	744.43	14.32	0.000	FP, FS > RE
Intra-grupos	1403.30	27	51.97			
Total	2892.16	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	606.44	2	303.22	6.70	0.006	FP, FS > RE

Intra-grupos	951.33	21	45.30			
Total	1557.77	23				
<b>Distancia entre rizoides</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	4051.03	2	2025.51	1.91	0.172	ns
Intra-grupos	22233.40	21	1058.73			
Total	26284.43	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	2494.53	2	1247.27	1.40	0.262	ns
Intra-grupos	23972.10	27	887.86			
Total	26466.63	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	480.52	2	240.26	0.07	0.935	ns
Intra-grupos	75407.26	21	3590.82			
Total	75887.78	23				
<b>Longitud de los rizoides</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	52353.00	2	26176.50	15.07	0.000	FP, FS > RE
Intra-grupos	36481.50	21	1737.21			
Total	88834.50	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	50086.40	2	25043.2	2.90	0.072	ns
Intra-grupos	232884.80	27	8625.36			
Total	282971.20	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	15712.75	2	7856.38	0.69	0.514	ns
Intra-grupos	240523.88	21	11453.52			
Total	256236.63	23				
<b>Diámetro de los rizoides</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	23.04	2	11.52	0.78	0.473	ns
Intra-grupos	311.58	21	14.84			
Total	334.62	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	264.02	2	132.01	25.31	0.000	FP > FS, RE
Intra-grupos	140.85	27	5.22			
Total	404.87	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	3.87	2	1.93	0.09	0.917	ns
Intra-grupos	467.41	21	22.26			
Total	471.28	23				
<b>Nuevos rametos</b>						
<i>Herposiphonia bipinnata</i>						
Inter-grupos	0.13	2	0.07	6.34	0.007	FP > FS, RE
Intra-grupos	0.22	21	0.01			
Total	0.35	23				
<i>Lophosiphonia cristata</i>						
Inter-grupos	7688.11	2	3844.05	108.15	0.000	FP > FS > RE
Intra-grupos	959.70	27	33.55			
Total	8647.81	29				
<i>Polysiphonia scopulorum v. villum</i>						
Inter-grupos	0.18	2	0.09	14.28	0.000	FP > FS, RE
Intra-grupos	0.13	21	0.01			
Total	0.30	23				

ns = no significativo.



## **CAPÍTULO II**

### **BIOLOGICAL RESPONSES OF THE CORAL *Montastraea annularis* TO THE REMOVAL OF FILAMENTOUS TURF ALGAE**

**PUBLICADO: PLoS ONE**

# Biological Responses of the Coral *Montastraea annularis* to the Removal of Filamentous Turf Algae

Neidy P. Cetz-Navarro<sup>1</sup>, Julio Espinoza-Avalos<sup>1\*</sup>, Héctor A. Hernández-Arana<sup>1</sup>, Juan P. Carricart-Ganivet<sup>2</sup>

<sup>1</sup> El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo, México, <sup>2</sup> Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, México

## Abstract

Coral reef degradation increases coral interactions with filamentous turf algae (FTA) and macroalgae, which may result in chronic stress for the corals. We evaluated the effects of short (2.5 month) and long (10 month) periods of FTA removal on tissue thickness (TT), zooxanthellae density (ZD), mitotic index (MI), and concentration of chlorophyll *a* (Chl *a*) in *Montastraea annularis* at the beginning and end of gametogenesis. Ramets (individual lobes within a colony) consistently surrounded by FTA and ramets surrounded by crustose coralline algae (CCA) were used as controls. FTA removal reduced coral stress, indicated by increased TT and ZD and lower MI. The measured effects were similar in magnitude for the short and long periods of algal removal. Ramets were more stressed at the end of gametogenesis compared with the beginning, with lower ZD and Chl *a* cm<sup>-2</sup>, and higher MI. However, it was not possible to distinguish the stress caused by the presence of FTA from that caused by seasonal changes in seawater temperature. Ramets surrounded by CCA showed less stress in comparison with ramets surrounded by FTA: with higher TT, Chl *a* cm<sup>-2</sup> and ZD, and lower MI values. Coral responses indicated that ramets with FTA suffered the most deleterious effects and contrasted with those measured in ramets surrounded by CCA. According to published studies and our observations, there could be at least six mechanisms associated to FTA in the stress caused to *M. annularis* by FTA. Owing to the high cover of FTA (in contrast to macroalgae and CCA) in the Caribbean, the chronic stress, the overgrowth and mortality that this functional algal group can cause on *M. annularis* species complex, a further decline of this important reef-building coral in the Caribbean is expected.

**Citation:** Cetz-Navarro NP, Espinoza-Avalos J, Hernández-Arana HA, Carricart-Ganivet JP (2013) Biological Responses of the Coral *Montastraea annularis* to the Removal of Filamentous Turf Algae. PLoS ONE 8(1): e54810. doi:10.1371/journal.pone.0054810

**Editor:** Sebastian C. A. Ferse, Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Germany

**Received:** April 19, 2012; **Accepted:** December 17, 2012; **Published:** January 23, 2013

**Copyright:** © 2013 Cetz-Navarro et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** Funding for this study was provided by PADI Foundation (Req. number 64, 2009; NPCN) and federal funds given to ECOSUR (JEA). NPCN was supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) through Graduate Research Scholarship (32985). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

\* E-mail: jespino@ecosur.mx

## Introduction

Coral reef degradation can involve a dominance shift from live coral colonies to dead corals overgrown by algae [1,2]. Coral reefs in the Caribbean basin are among the most severely degraded in the world, with a remarkable decrease in coral cover [3–5]. An increase in algal cover on degraded coral reefs has led to a high frequency and longer duration of interactions between corals and algae [2,6,7]. Besides, positive and negative interactions of algal functional groups, such as macroalgae, filamentous turf algae (FTA) and crustose coralline algae (CCA), with corals have been reported [8–10]. However, macroalgae and FTA are generally assumed to have negative effects [11–14], while CCA is thought to have minimal or no detrimental effects on corals [12–15].

FTA, which may be mixed with macroalgae, can directly or indirectly provoke coral stress. Symptoms of coral stress caused by the presence of those algae include hypoxia, tissue disruption, altered pigmentation [13,16,17], bleaching [13], increment in thickness of the diffusive boundary layer [18], a major shift in the bacterial communities in the algae-coral tissue interaction (including pathogenic microbes) [17], reductions in fecundity, photosynthetic performance and growth rate [13,19–23], and mortality [16,24]. Similarly, reductions in tissue thickness, zooxanthellae density and chlorophyll *a* concentrations were

identified as symptoms of coral stress for the coral *Montastraea faveolata* in competition for space with FTA [24]. Additionally, the mitotic index of zooxanthellae increases when corals face different stressful conditions [25,26]. In contrast, ramets of *Montastraea annularis* bordered by CCA showed no deleterious responses. Instead, they had a slightly higher photochemical efficiency, higher concentrations of dissolved oxygen (hyperoxia), and an increase in the diversity of coral-associated bacterial communities, including non-pathogenic microbes [17,23].

In addition to the study of effects on corals due to the presence of algae, another approach has been to investigate the responses of corals to the removal of algae. Studies involving the removal of algae have separately evaluated coral responses over relatively short (e.g., 10–12 day to 2–3 month) [17,21,27] and long (e.g., several months to years) [28–30] periods. However, a comparison of responses to the removal of algae at different time scales has not been carried out for a coral species.

*Montastraea annularis*, one of the most important reef-building coral species in the Caribbean [31,32], is a hermaphrodite species with an annual reproductive cycle that begins in May and ends in August–September. The formation of gametes is asynchronous (i.e., formation of the female gametes begins in May and the formation of male gametes begins in June), while their release occurs synchronously in summer [33]. The formation of gametes is

a fundamental process in the life history of corals, and there is evidence of a trade-off between reproduction and maintenance [34]. Thus, corals can divert their energy into reproduction instead of repairing injuries [35] or in other cases energy is shifted from reproduction to wound healing, with maintenance apparently limiting reproduction [36]. In addition, corals exhibit different responses depending on the state of the gametogenesis. For example, during fragmentation, corals with female gametes forming in the late reproductive state continued developing, while those in the early vitellogenic stage were resorbed [37]. A question arises whether at the end of the gametogenesis *M. annularis* diverts more energy to reproduction instead of competition for space with FTA, resulting in a more stressed coral.

In the Caribbean, the tissue of *M. annularis* is frequently surrounded and overgrown by FTA [38–40], a functional algal group of dense, multi-species assemblages of filamentous algae and cyanobacteria that grows faster and occupies available space faster than macroalgae [23,24]. FTA, in combination with sediments, are considered a source of stress for corals when both are in contact [24,41].

We evaluated the effects of FTA removal on *M. annularis* stress by measuring tissue thickness, zooxanthellae density, mitotic index and chlorophyll *a* concentrations over relatively short (2.5 months) and long (7 and 10 months) periods of time, and at the beginning and end of coral gametogenesis. Unmanipulated ramets that were permanently surrounded by mixed FTA or CCA (Rhodophyta, Corallinaceae) were used as experimental controls. Our working hypotheses were that, in comparison to the control ramets surrounded by FTA:

- The removal of FTA would reduce coral stress.
- The stress reduction would be larger with long versus short periods of FTA removal; and
- Ramets with FTA removal and the controls with CCA in their periphery would have lower stress.
- Moreover, coral tissue stress would be greater at the end than the beginning of the gametogenesis.

## Materials and Methods

### Study Site

The experimental study was performed at Xahuayxol (18° 30' 11.9" N, 87° 45' 24.8" W), located in the southern part of Quintana Roo in the Mexican Caribbean. The study site is close to the breaker zone in a reef lagoon at a depth of about 1.5 m. Two distinct forms of coral-algae interaction were observed at the study site: ramets (single lobes of a colony or genet, see [42]) of *M. annularis* surrounded by FTA at the periphery of their base (Figure 1A) and ramets surrounded by CCA (Figure 1B). The second type of interaction was likely facilitated by a high abundance of the black sea urchin *Diadema antillarum*, which has also been reported in other Mexican Caribbean reefs [43]. Mats of FTA (~8 mm in height), with more than 50 intermixed species, predominantly consisted of creeping Rhodophyta but also included Cyanobacteria, Chlorophyta and Phaeophyceae species. Abundant sediment grains less than 0.3 mm in diameter were trapped within the mats. Conspicuous species in the mats of FTA were *Polysiphonia scopulorum* v. *villum*, *Lophosiphonia cristata*, *Herposiphonia bipinnata* (Rhodomelaceae), *Parviphycus trinitatis* (Gelidiellaceae), *Centroceras clavulatum*, *Ceramium* spp. (Ceramiaceae), *Anotrichium tenue* (Wrangeliaceae), *Padina* sp. (*Dictyosphaeridia* stage; Dictyotaceae), *Bryobesia johannae* (Cladophoraceae), *Lyngbya* spp. (Oscillatoriaceae) and *Dichothrix* spp. (Rivulariaceae).

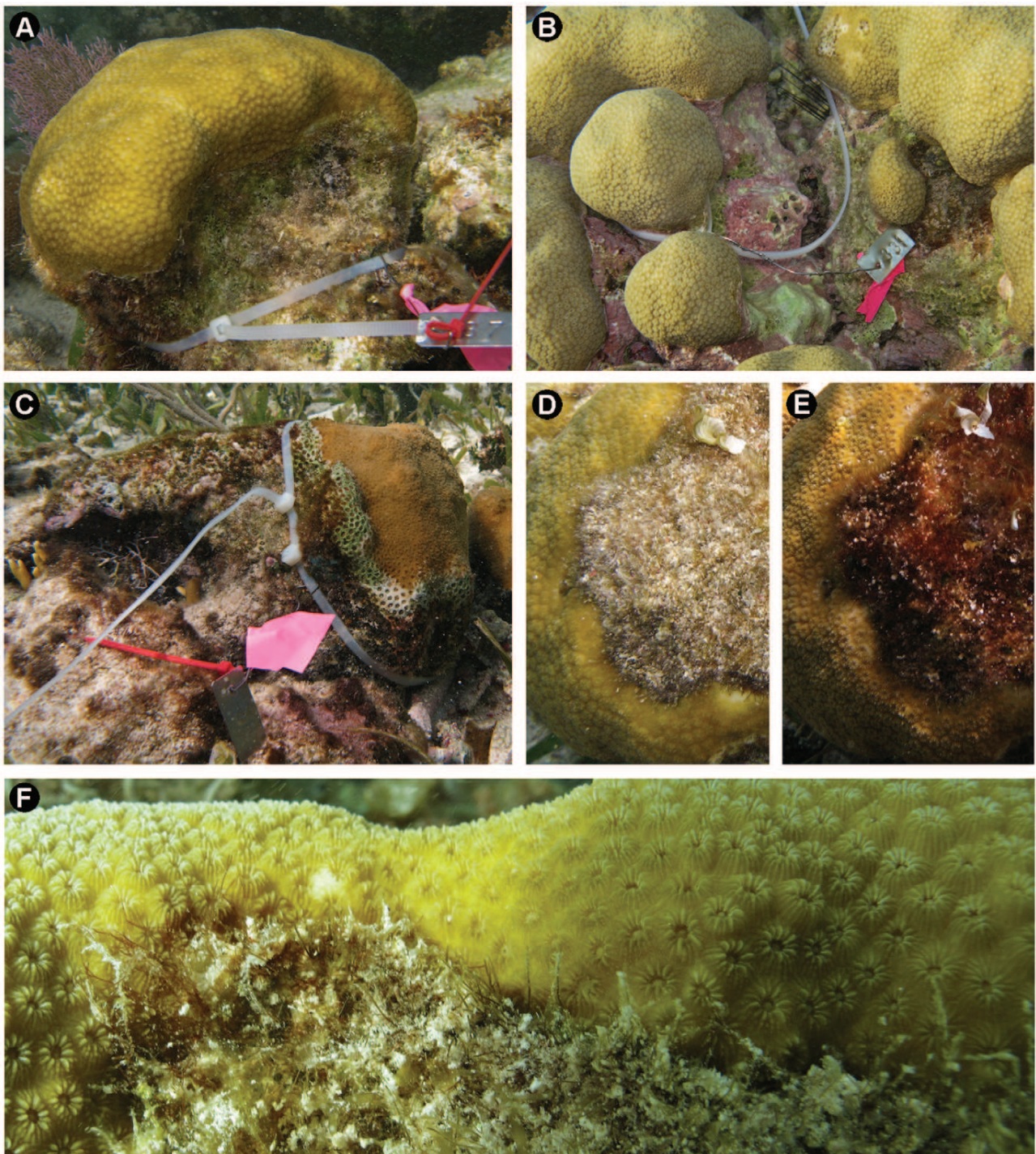
### Experimental Design

Removal of FTA from experimental ramets of *M. annularis* was performed for 2.5 (with fortnightly algal removal) and 7–10 months (with monthly algal removal from October to December 2009 and fortnightly removal from January to August 2010) to evaluate the effects of short- and long-term algae removal on the coral at the beginning (May 25, 2010) and end (August 24, 2010) of gametogenesis (Figure 2).

A 2–3 cm wide belt of FTA around the periphery of the coral tissue was manually removed (Figure 1C) using a small wire brush (about 1 cm wide) and a knife, beginning on October 26, 2009 (month 0) and ending on August 24, 2010 (month 10; Figure 2). The first experimental treatment (T1) represented long-term algal removal, which ended on May 25, 2010 (T1M, 7 months of removal; n = 7) and August 24, 2010 (T1A, 10 months of removal; n = 7) to evaluate the coral responses to algal elimination at the beginning and the end of the gametogenesis cycle of *M. annularis*, respectively (Figure 2). The short-term algal removal (2.5 months, T2) evaluated coral conditions at the beginning and end of the gametogenesis cycle and was performed from March 2010 to May 2010 (T2M; n = 7) and June 2010 to August 2010 (T2A; n = 7), respectively (Figure 2). The last two treatments were controls: non-manipulated ramets surrounded by FTA (T3) and CCA (T4) collected in May (T3M (n = 7) and T4M (n = 7)) and August 2010 (T3A (n = 7) and T4A (n = 7)) (Figure 2). In total, we collected 56 ramets (n = 7 ramets per treatment per date) from several colonies. As part of the experimental design, 112 ramets were tagged at the beginning of the study as a precaution in case of loss or injury of ramets due to experimental manipulation or natural disturbances. For each treatment, the ramets were identified using four different tags that were easily recognizable in the field with plastic cable ties fastened at the base of the ramets and stainless steel wire hitched to the tags (Figures 1A–1C). None of the tags or wires was in contact with the coral tissue. Control ramets were tagged in order to verify that the coral contact with FTA and CCA persisted throughout the experiments.

Because sedimentation alone is a stress factor for corals [13,44,45] and corals stressed by sedimentation may have a lower capacity to tolerate other stressors [46], such as FTA [13], we attempted to separate the stress due to FTA and sediments on *M. annularis* (Figure 1D). We included a treatment group that consisted of ramets subjected to the removal of sediment from the FTA (Figure 1E) by using pressure air with a blowgun attached to a dive tank. This treatment was not feasible because of the high rate of sedimentation that occurred at the study site. After removal, the sediments replenished within the FTA mat in 1–3 days. As a result, the required frequency of sediment removal was beyond our capabilities and was not pursued.

To evaluate the effects of short- and long-term algal removal on *M. annularis* at the beginning and the end of gametogenesis, we measured the tissue thickness (TT), zooxanthellae density (ZD), mitotic index (MI), chlorophyll *a* (Chl *a*) zooxanthellae<sup>-1</sup> (Chl *a* zoox<sup>-1</sup>) and Chl *a* cm<sup>-2</sup>. Each experimental ramet was chiseled underwater and fragmented into one-half and two-quarter sections on the collection dates. The half ramet was used to evaluate the TT from the center. One-quarter of the ramet was used to obtain the blastate and to determine the ZD, MI, Chl *a* zoox<sup>-1</sup> and Chl *a* cm<sup>-2</sup>, and the other quarter was used for fecundity evaluations that will be reported elsewhere. The collected fragments were deposited in labeled dark plastic bags filled with seawater and placed in coolers for protection from the sun and temperature changes during transport to the laboratory. The biological parameters from the *M. annularis* fragments were measured using the methods described by Quan-Young and Espinoza-Avalos [24].

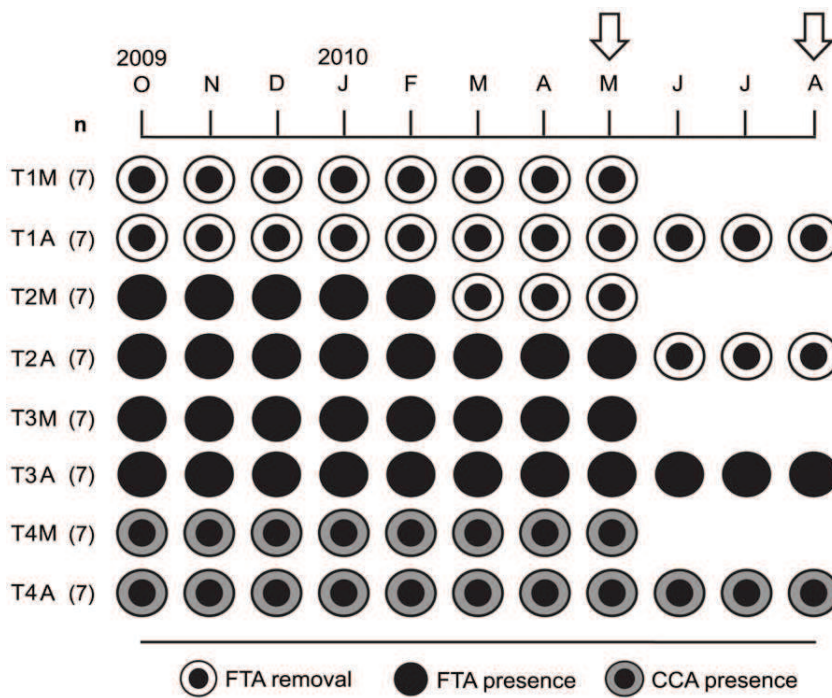


**Figure 1. *Montastraea annularis* with and without surrounding algae, and algal mat without sediment.** A) *M. annularis* ramet bordered by filamentous turf algae, B) *M. annularis* ramets bordered by crustose coralline algae, C) *M. annularis* ramet following the removal of filamentous turf algae, D) *M. annularis* ramet surrounded by filamentous turf algae with sediment trapped in the algal mat, E) ramet from Figure 1D following the removal of sediment from the algal mat using pressured air, and F) magnified view of the periphery of *M. annularis* being overgrown by filamentous turf algae through projections of prostrated axes. Photo credits: A–E by H Bahena-Basave and F by J Espinoza-Avalos. doi:10.1371/journal.pone.0054810.g001

The permit to collect the samples was provided by the Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA; permit number DGOPA.10745.121009.3629).

#### Data Analyses

The biological parameter data from *M. annularis* were subjected to Kolmogorov-Smirnov and Levenes tests for normality and



**Figure 2. Graphic representation of the ramets used in the four treatments.** Treatments included *Montastraea annularis* ramets with monthly/fortnightly removal of filamentous turf algae (FTA) surrounding the coral tissue (FTA removal), ramets with FTA in contact with the coral tissue (FTA presence), and ramets with crustose coralline algae (CCA) in contact with the coral tissue (CCA presence). Ramets were collected in May 2010 and August 2010 (arrows) at the beginning and the end of the *M. annularis* gametogenesis cycle. Treatments: T1M and T1A=long-term treatment of FTA removal over 7 and 10 months, respectively; T2M and T2A=short-term treatment of FTA removal over 2.5 months in May 2010 and August 2010, respectively; T3M and T3A=control ramets in constant contact with FTA; and T4M and T4A=control ramets in constant contact with CCA. n=7 collected ramets per date per treatment. doi:10.1371/journal.pone.0054810.g002

homogeneity of group variances, respectively. Two-way analysis of variance (ANOVA; factors: treatment and extraction date) and a post hoc test (Tukey’s honest significant difference) were performed on untransformed data, with the exception of ZD in which the data were log transformed. Additionally, *a posteriori* power analyses (Several Means, ANOVA, 2-Way) were carried out for all data to compare mean coral responses for both factors. Because the TT samples from T1A were lost, only the data from three treatments (T2–T4) were used to analyze this biological parameter.

**Results**

**Beginning Versus End of Gametogenesis in *Montastraea annularis* (Factor: Date)**

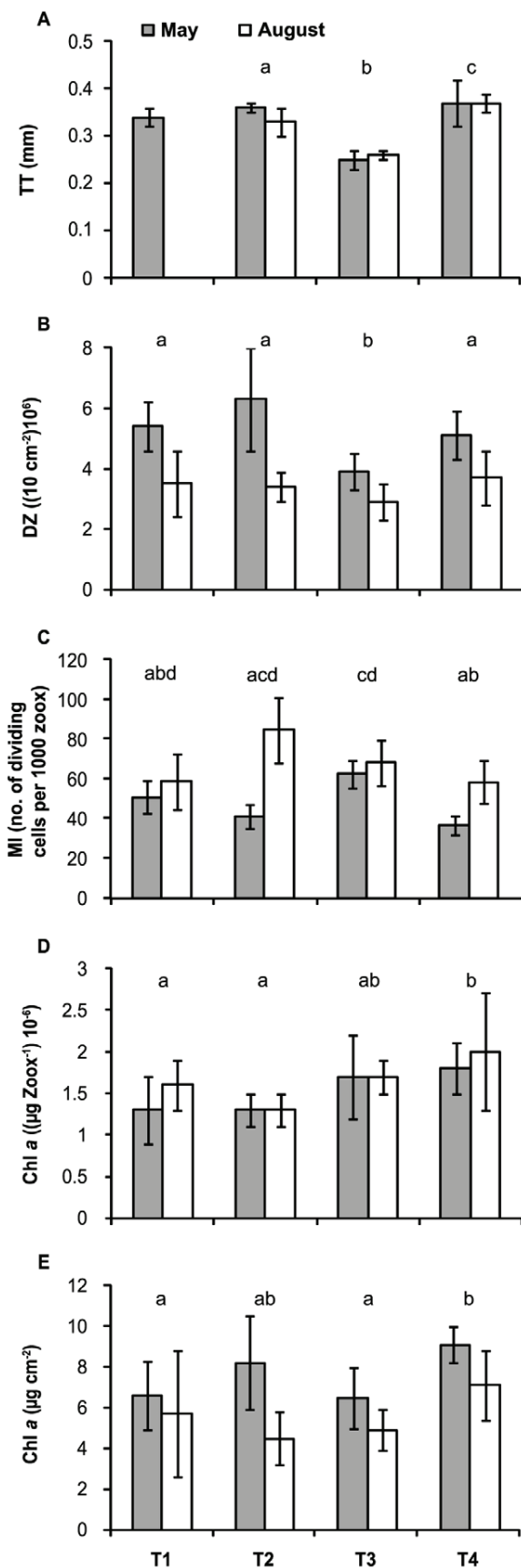
The mean values of TT and Chl *a* zoox<sup>-1</sup> in the tissue of *M. annularis* were similar at the beginning (May) and the end (August) of the gametogenesis cycle (Table 1). Therefore, the null hypothesis of no time differences for both variables cannot be rejected, but the estimated power of the test was low due to variation in the pattern of responses within treatments. However, ZD and Chl *a* cm<sup>-2</sup> were significantly higher in May than in August, while the MI was lower in May than in August (Table 1). The estimated power of the test was high, providing certainty of a real effect of the factor ‘date’, as can be observed from a consistent pattern of differences within treatments (Figure 3).

**Presence or Absence of Algae in the Biological Parameters of *Montastraea annularis* (Factor: Treatment)**

Ramets permanently surrounded by FTA (T3) showed the lowest mean values of TT and ZD, and high MI compared to T1 and T4 (Table 1, Figure 3). Interaction terms showed that lower values of TT were found at both sampling dates, as well as higher values of MI in T3M than in T2M (Table 1). When the ramets were consistently surrounded by CCA (T4), the Chl *a* (Chl *a* zoox<sup>-1</sup> and Chl *a* cm<sup>-2</sup>) and TT were the highest and the MI was one of the lowest compared to the other treatments. The ramets surrounded by FTA and CCA had opposite responses in terms of TT, MI, ZD and Chl *a* cm<sup>-2</sup> (Figure 3, Table 1). The ramets surrounded by CCA and those with FTA removal for long (T1) and/or short (T2) periods had similar values of ZD and MI. However, different values between these treatments were found for TT (although interaction terms showed equal values in May) and both measurements of Chl *a* (Figure 3, Table 1).

**Long Versus Short Periods of Algal Removal on *Montastraea annularis***

The mean values of ZD, MI, Chl *a* zoox<sup>-1</sup> and Chl *a* cm<sup>-2</sup> from the tissues of the *M. annularis* ramets (Figure 3) were not significantly different (*P*>0.17, Tukey HSD; data not shown) between the long- and short-periods of algal removal. Thus, the effects were equivalent in the ramets following FTA removal for 7 to 10 months (T1) and 2.5 months (T2). This comparison was not possible for the TT in T1 due to loss of material.



**Figure 3. Biological parameters of *Montastraea annularis* per date per treatment.** Mean values  $\pm$  S.D. of A) tissue thickness (TT), B) zooxanthellae density (ZD), C) mitotic index (MI), D) chlorophyll a (Chl a) zooxanthellae<sup>-1</sup> (Chl a zoox<sup>-1</sup>) and E) Chl a cm<sup>-2</sup>, per date (May and August) per treatment (T1–T4). Treatments: T1 = ramets with long-term removal of filamentous turf algae (FTA), T2 = ramets with short-term removal of FTA, T3 = control ramets with FTA in permanent contact with the coral tissue, and T4 = control ramets with crustose coralline algae in permanent contact with the coral tissue. Lower-case letters (a–d) above each pair of bars indicate treatments (combining both date values) that were significantly different from one another ( $\alpha=0.05$ ). T1 of TT was not included in the analysis. doi:10.1371/journal.pone.0054810.g003

**Discussion**

As hypothesized, the removal of FTA from *M. annularis* reduced the stress on the coral, as indicated by increased TT and ZD in comparison to the control ramets surrounded by FTA. The increase in TT of ramets of *M. annularis* with FTA removal was similar in corals with the absence (in comparison to the application) of stressors like sedimentation, White syndrome, bleaching, turbidity and light attenuation [47–49]. The increase in ZD in ramets with FTA removal was also similar to measurements of this biological parameter in corals with the absence of stressors like low seawater temperature regimes, exposure to cyanide, sedimentation and Pink-line syndrome [26,50–52]. Moreover, TT of corals has been suggested as a high-priority bioindicator for long- and short-term environmental chronic effects on corals [48], and the loss of zooxanthellae has been proposed as an indicator of stress in corals [53]. Lower values of MI were also found in ramets with FTA removal (T1), which is a condition similar to that shown in corals without application of stressors like exposure to cyanide, bleaching, elevated temperatures and Pink-line syndrome [50,52,54,55].

Other member of the *M. annularis* species complex (*M. faveolata*) from our study area, with similar form and species composition of surrounding FTA, was stressed by competition for space with FTA [24], which reduced TT and ZD. In our study, the removal of FTA from *M. annularis* reduced the stress caused by the presence of FTA, increasing TT and ZD. The stress on *M. faveolata* caused by the presence of FTA also reduced the Chl a cm<sup>-2</sup> in its tissue [24]. However, the removal of FTA from *M. annularis* did not induce an increase in Chl a cm<sup>-2</sup>, as expected, since this is a response of corals with absence of stressors like sedimentation, low seawater temperature regimes and bleaching [26,51,54]. The lack of consistency in Chl a cm<sup>-2</sup> results of both studies ([24] and this study) is attributed to the difference of methods used in both studies (manual FTA removal vs. reciprocal transplants of live and death colonies covered with FTA), particular conditions of study sites (Xahuayxol vs. Xcalak) and the *Montastraea* coral species under study (*M. annularis* vs. *M. faveolata*).

The positive responses of *M. annularis* to the removal of FTA, by increasing TT and ZD as well as reducing MI, are similar to other studies reporting beneficial coral responses to the removal of different functional groups of algae at different scales of space and time. Thus, the removal of macroalgae every 1.5–2.0 months for 2 years from patch reefs almost doubled the coverage, growth, and fecundity of *Acropora* spp. [28], while the removal (every 2–3 months for 6 months) of ~2 cm of the brown algae *Lobophora variegata* from the basal tissue of *Porites cylindrica* noticeably diminished tissue mortality [30]. In addition, the removal (every 2 weeks for 2.5 months) of algal turfs and macroalgae surrounding *Porites astreoides* juveniles more than doubled the growth of the control colonies [27], and the clearance of macroalgae every 2 weeks for 3 months from the basal periphery increased the

**Table 1.** Two-way analyses of variance evaluating the effects of sampling date and experimental treatment on biological parameters of *Montastraea annularis* ramets.

Source	df	MS	F	p	Conclusion (Tukey's test)
<b>Tissue thickness</b>					
Date	1	0.000	1.31	0.26	ns
Treatment	2	0.051	165.37	0.00	T3 < T2 < T4
Date X Treatment	2	0.002	5.73	0.01	Significant (T3M < T2M, T4M; T3A < T2A < T4A and T2M > T2A)
<b>Zooxanthellae density</b>					
Date	1	0.466	62.16	0.00	May > August
Treatment	3	0.052	6.93	0.00	T3 < T1, T2, T4
Date X Treatment	3	0.013	1.67	0.19	ns
<b>Mitotic index</b>					
Date	1	5490.540	49.54	0.00	May < August
Treatment	3	932.754	8.42	0.00	T3 > T1, T4 and T4 < T2, T3
Date X Treatment	3	1060.445	9.57	0.00	Significant (T3M > T2M, T4M; T2A > T1A, T4A; T2M < T2A and T4M < T4A)
<b>Chl a Zoox<sup>-1</sup></b>					
Date	1	2.23E-13	1.39	0.24	ns
Treatment	3	1.08E-12	6.74	0.00	T4 > T1, T2
Date X Treatment	3	9.61E-14	0.60	0.62	ns
<b>Chl a cm<sup>-2</sup></b>					
Date	1	59.949	18.22	0.00	May > August
Treatment	3	15.217	4.62	0.01	T4 > T1, T3
Date X Treatment	3	5.440	1.65	0.19	ns

ns = not significant. Treatments are described in Figure 2.  
doi:10.1371/journal.pone.0054810.t001

fecundity of *M. annularis* [21]. Finally, scraping turf and fleshy macroalgae for 10–12 days from the edge of *M. annularis* tissue restored hyperoxia [17]. Nonetheless, two studies [28,29] reported that some coral species did not display positive responses (in terms of coverage, growth, fecundity and mortality) to the removal of algae.

The reduction of stress on *M. annularis* with FTA removal during 2.5 or 7–10 months was similar, contrary to our hypothesis. We expected less stressed ramets under long- vs. short-periods of FTA removal. It is possible that the reduction of coral stress due to FTA removal, measurable in terms of the biological parameters that we evaluated, happens within 2.5 months of removal, and our later stress evaluation (i.e., 7–10 months) would be similar to the first (i.e., 2.5 months). For example, *M. annularis* restored hyperoxia in the tissue after 10–12 days of turf algae removal, but the recovery was not statistically significant for ramets bordered by algae [17]. Thus, the first detectable reduction of stress on *M. annularis*, for the biological parameters with which we evaluated stress, probably occurs between 0.5 and 2.5 months of FTA removal.

Ramets of *M. annularis* surrounded by CCA showed less stress in comparison with ramets surrounded by FTA, with higher TT, Chl a cm<sup>-2</sup> and ZD, and lower MI values. However, low stress of ramets surrounded by CCA and those with both periods of FTA removal was exhibited only in terms of ZD, while TT was similar to that in ramets with short-periods of algal removal, and MI similar to long periods of algal removal. Thus, those results support in part our hypothesis that ramets with CCA and FTA removal would have lower stress when compared with ramets surrounded by FTA. Certainly, our study confirms positive coral responses to the presence of CCA compared to stressful effects of

FTA around the coral tissue. For example, CCA bordering coral tissue did not appear to be antagonistic and did not cause tissue disruption to the corals as opposed to FTA, which has been shown to increase exposure of corals to potential pathogens and virulent genes and to cause coral tissue disruption [13,17]. Also, a lower rate of coral photosynthesis in CCA-coral than in FTA-coral interfaces has been predicted [18]. The reduction of coral stress observed in interactions with CCA (in comparison with other functional algal groups, such as FTA or macroalgae [21,30,56]) is an additional benefit of CCA on coral reefs. It is generally recognized that CCA contribute to coral recruitment, solidification of the reef framework and prevention of bioerosion of the coral substratum [15,57,58]. Even more, the abundance of coral-CCA interactions has been positively correlated with coral cover [17], and atolls in pristine condition are dominated by reef-building stony corals and CCA with abundant coral recruits [59].

Ramets of *M. annularis* surrounded by FTA were the most stressed, responding in an opposite manner to those bordered by CCA, with the lowest TT, ZD and Chl a cm<sup>-2</sup>, and the highest MI. These results contrast with other studies [9,60–62] that have shown minor or no effects of mixed turf algae on corals. However, our results are supported by similar findings observed in other reefs of the world [17,18], including colonies of the *M. annularis* species complex [13,24,63,64]. This study was not designed to identify the mechanisms by which FTA stress *M. annularis*, although we tried to separate the stress caused by the presence of FTA and sediments. However, from other studies it can be concluded that several mechanisms associated with FTA are involved in ramet stress of *M. annularis*: 1) FTA can directly overgrow coral tissue by extending their prostrated axes (Figure 1F;

[63]), perhaps involving allelochemical effects [9]. 2) Algal filaments overgrowing corals can trap mucus from the coral and later, sediment (Figure 1F), apparently increasing the damage to the underlying tissues [9]. 3) Unattached FTA cushions projecting above the coral probably stress the coral tissue beneath the algae due to shading [24]. 4) FTA competing with corals may facilitate the invasion by virulent bacteria that compromise coral tissue [17]. 5) Cyanobacteria, such as *Dichothrix* spp. and *Lyngbya* spp., are found intermixed in the FTA [18,65,66] and may cause some degree of stress to the coral by allelopathy. *Lyngbya* spp. can cause severe damage to live coral tissue [20] and inhibit the recruitment of coral larvae [67]. 6) The sediments trapped in the species consortium of FTA attached to the periphery of the coral tissue may stress and kill coral through smothering and tissue burial [24,41,63,64].

*Montastraea annularis* ramet stress increased at the end (August) in comparison to the beginning (May) of gametogenesis, with lower values of ZD and Chl *a* cm<sup>-2</sup>, and higher values of MI, as expected. *M. faveolata* has a similar reproductive cycle as *M. annularis* [68] and, in a reef close to our study site, also showed lower values of Chl *a* cm<sup>-2</sup> and higher values MI in August than in May [24]. However, it has been speculated that lower values of ZD, Chl *a* cm<sup>-2</sup> and Chl *a* zoox<sup>-1</sup>, occurring during summer-fall, are driven by seasonal changes in light and elevated temperature of seawater, and it was hypothesized that all tropical reef-building corals would exhibit that pattern [69]. Nonetheless, the hypothesized universal pattern is not shown within the species of the *M. annularis* complex and other species included in the study where the hypothesis emerged [69]. For example, and contrary to the assumed pattern, *M. faveolata* from our study area had high values of ZD and Chl *a* zoox<sup>-1</sup> in summer [24], while in a second study [70] both *M. annularis* and *M. faveolata* showed similar values of ZD in both summer and winter. Additionally, mean monthly sea surface temperatures (SST) over four years (2006–2009) from a nearby site (18° 30' N, 87° 30' W) ranged from 26.9°C to 29.6°C in May and from 28.5°C to 29.9°C in August (data provided by M. Eakin, NOAA). This relatively small range of SST between dates possibly tampered the stressing effects of temperature increments on the biological parameters of *M. annularis* we measured in August. Since the three *Montastraea* and the two *Acropora* species involved in [69] spawn in summer [32,68,71], the possible coral stress caused by reproduction and that caused by increasing SST cannot be distinguished. When stress caused by wounds and reproduction occur concurrently, corals divert more energy into reproduction [35], healing injuries, or both attributes at the same time with allocation of insufficient energy to either attribute [36]. Our experimental design cannot discriminate between environmental and reproductive factors (if they exist) to explain the differences in the biological parameters at the end of

the reproductive cycle of *M. annularis*. However, it has been predicted that corals with metabolic imbalances under low stress levels and maximizing reproduction would tend to reduce the chlorophyll concentration and biomass of zooxanthellae [72], as we observed at the end of the *M. annularis* gametogenesis cycle.

In summary, our experimental results indicate that the removal of FTA reduced the stress in *M. annularis*. However, there was no difference in this reduction between long- and short-term FTA removal, probably because measurable stress caused by the presence of FTA in terms of the biological parameters were evaluated occurs before 2.5 months and responses beyond that period make no difference in terms of stress of *M. annularis* tissue. The reduction of coral stress was more evident when the ramets were surrounded by CCA, adding a positive coral response to the beneficial roles of this functional algal group to coral reefs. Our results could not distinguish differences in coral stress at the beginning and end of the coral reproductive cycle. Ramets surrounded by FTA were the most stressed ones, confirming the deleterious effects that this functional algal group exerts on corals from the Caribbean [17,24] and other reefs from around the world [9,73]. Certainly, in the Caribbean, the turf algal group is more abundant than other groups, such as macroalgae and CCA [39]. At first, turf algae stress members of the *M. annularis* species complex ([24] and this study), later overgrowing and killing its tissue [24]. The permanent presence of FTA constitutes a chronic source of stress for the *M. annularis* species complex, one of the most important reef-building species in the wider Caribbean [74], which provides high structural complexity to reef communities [33,75,76]. Serious declines of *M. annularis* cover (50–72%) have been reported from Caribbean sites [37,77] in one decade, and further decline is expected if the predominant contact of their tissue with FTA and macroalgae do not change in the near future.

## Acknowledgments

We thank the staff at Parque Nacional Arrecifes de Xcalak for providing facilities; H. Bahena-Basave for taking most of the photos for this study; J.A. Batán Catzín, R. Herrera-Pavón and D.I. de la Cruz-Gaitán for their field assistance; A. Zavala-Mendoza and A.U. Beltrán-Torres for laboratory training; D.I. de la Cruz-Gaitán for assistance in the laboratory; Mark Eakin (NOAA) for providing the temperature data of the EU-funded FORCE Project; and P. Ramsay for correcting the English. Special thanks to the academic editor, S.C.A. Ferse, and two anonymous reviewers for their valuable comments that greatly improved the final version of the manuscript.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: NPCN JEA. Performed the experiments: NPCN JEA. Analyzed the data: NPCN JEA HAH. Wrote the paper: NPCN JEA JPCG HAH.

## References

- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ, Steneck RS, Greenfield P, et al. (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* 318: 1737–1742.
- Gardner TA, Côté IM, Gill JA, Grant A, Watkinson AR (2003) Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* 301: 958–960.
- Pandolfi JM, Bradbury RH, Sala E, Hughes TP, Bjorndal KA, et al. (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301: 955–958.
- Riegl B, Bruckner A, Coles SL, Renaud P, Dodge RE (2009) Coral reefs. Threats and conservation in an era of global change. *Ann NY Acad Sci* 1162: 136–186.
- 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.
- Rasher DB, Hay ME (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 9683–9688.
- Chadwick NE, Morrow KM (2011) Competition among sessile organisms on coral reefs. In: Dubinsky Z, Stambler N, editors. *Coral reefs: An ecosystem in transition*. New York: Springer Science+Business Media B. V. pp. 324–350.
- Jompa J, McCook IJ (2003) Coral-algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar Ecol Prog Ser* 258: 87–95.
- 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.
- Birrell CL, McCook IJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA (2008) Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 46: 25–63.
- Vermeij MJA, Sandin SA (2008) Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology* 89: 1994–2004.



13. Barott K, Smith J, Dinsdale E, Hatay M, Sandin S, et al. (2009) Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE* 4(11): e8043.
14. Fong P, Paul VJ (2011) Coral Reef Algae. In: Dubinsky Z, Stambler N, editors. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. New York: Springer Science+Business Media B. V. pp. 241–272.
15. Harrington L, Fabricius K, De'ath G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology* 85: 3428–3437.
16. Smith JE, Shaw M, Edwards RA, Obura D, Pantos O, et al. (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecol Lett* 9: 835–845.
17. Barott KL, Rodriguez-Mueller B, Youle M, Marhaver KL, Vermeij MJA, et al. (2012) Microbial to reef scale interactions between the reef-building coral *Montastraea annularis* and benthic algae. *Proc R Soc B-Biol Sci.* 279: 1655–1664.
18. Wangpraseurt D, Weber M, Roy H, Polerecky L, de Beer D, et al. (2012) *In situ* oxygen dynamics in coral-algal interactions. *PLoS ONE* 7(2): e31192.
19. Box SJ, Mumby PJ (2007) Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Mar Ecol Prog Ser* 342: 139–149.
20. Tityanov EA, Yakovleva IM, Tityanova TV (2007) Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dityota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *J Exp Mar Biol Ecol* 342: 282–291.
21. Foster NL, Box SJ, Mumby PJ (2008) Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Mar Ecol Prog Ser* 367: 143–152.
22. Hauri C, Fabricius KE, Schaffelke B, Humphrey C (2010) Chemical and physical environmental conditions underneath mat- and canopy-forming macroalgae, and their effects on understory corals. *PLoS ONE* 5(9): e12685.
23. Vermeij MJA, van Moorselaar I, Engelhard S, Hörnlein C, Vonk SM, et al. (2010) The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE* 5(12): e14312.
24. 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.
25. Barnes DJ, Lough JM (1999) *Porites* growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. *Coral Reefs* 18: 213–218.
26. Philipp E, Fabricius K (2003) Photophysiological stress in scleractinian corals in response to short-term sedimentation. *J Exp Mar Biol Ecol* 287: 57–78.
27. Venera-Pontón DE, Diaz-Pulido G, McCook LJ, Rangel-Campo A (2011) Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Mar Ecol Prog Ser* 421: 109–115.
28. 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.
29. McClanahan TR, Huntington BE, Cokos B (2011) Coral responses to macroalgal reduction and fisheries closure on Caribbean patch reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 437: 89–102.
30. Jompa J, McCook LJ (2002) Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *J Exp Mar Biol Ecol* 271: 25–39.
31. Rogers CS, Muller EM, Spitzack A, Miller J (2008) The future of coral reefs in the US Virgin Islands: Is *Acropora palmata* more likely to recover than *Montastraea annularis* complex? *Proc 11<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp* 1: 226–230.
32. Edmunds PJ, Ross CLM, Didden C (2011) High, but localized recruitment of *Montastraea annularis* complex in St. John, United States Virgin Islands. *Coral Reefs* 30: 123–130.
33. Szmant AM (1991) Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastraea annularis* and *M. cavernosa*. *Mar Ecol Prog Ser* 74: 13–25.
34. Rinkevich B (1996) Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? *Mar Ecol Prog Ser* 143: 297–302.
35. Kramarsky-Winter E, Loya Y (2000) Tissue regeneration in the coral *Fungia granulosa*: the effect of extrinsic and intrinsic factors. *Mar Biol* 137: 867–873.
36. Van Veghel MLJ, Bak RPM (1994) Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastraea annularis*. III. Reproduction in damaged and regenerating colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 109: 229–233.
37. Okubo N, Motokawa T, Omori M (2007) When fragmented coral spawn? Effect of size and timing on survivorship and fecundity of fragmentation in *Acropora formosa*. *Mar Biol* 151: 353–363.
38. 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.
39. Kramer PA (2003) Synthesis of coral reef health indicators for the Western Atlantic: Results of the AGRRA program (1997–2000). *Atoll Res Bull* 496: 1–57.
40. Miller J, Muller E, Rogers C, Waara R (2009) Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs* 28: 925–937.
41. Roy RE (2004) Akumal's reefs: stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *Rev Biol Trop* 52: 869–881.
42. Mumby PJ, Foster NL, Glynn-Fahy EA (2005) Patch dynamics of coral reef macroalgae under chronic and acute disturbance. *Coral Reefs* 24: 681–692.
43. Jørgensen P, Espinoza-Avalos J, Bahena-Basave H (2008) High population density survival of the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi 1845) to a category 5 hurricane in southern Mexican Caribbean. *Hidrobiológica* 18: 257–260.
44. Alvarado JJ, Fernández C, Cortés J (2009) Water quality conditions on coral reefs at the Marino Ballena National Park, Pacific Costa Rica. *Bull Mar Sci* 84: 137–152.
45. Cortés J, Risk MJ (1985) A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull Mar Sci* 36: 339–356.
46. Maina J, McClanahan TR, Venus V, Ateuwerhan M, Madin J (2011) Global gradients of coral exposure to environmental stresses and implications for local management. *PLoS ONE* 6: e23064.
47. Andersen SB, Vestergaard ML, Ainsworth TD, Hoegh-Guldberg O, Kühl M (2010) Acute tissue death (white syndrome) affects the microenvironment of tabular *Acropora* corals. *Aquat Biol* 10: 99–104.
48. Cooper TF, Gilmour JP, Fabricius KE (2009) Bioindicators of changes in water quality on coral reefs: Review and recommendations for monitoring programmes. *Coral Reefs* 28: 589–606.
49. Mendes JM, Woodley JD (2002) Effect of the 1995–1996 bleaching event on polyp tissue depth, growth, reproduction and skeletal band formation in *Montastraea annularis*. *Mar Ecol Prog Ser* 235: 93–102.
50. Cervino JM, Hayes RL, Honovich M, Goreau TJ, Jones S, et al. (2003) Changes in zooxanthellae density, morphology, and mitotic index in hermatypic corals and anemones exposed to cyanide. *Mar Poll Bull* 46: 573–586.
51. Kemp DW, Oakley CA, Thornhill DJ, Newcomb LA, Schmidt GW, et al. (2011) Catastrophic mortality on inshore coral reefs of the Florida Keys due to severe low-temperature stress. *Global Change Biol* 17: 3468–3477.
52. Ravindran J, Raghukumar C (2006) Pink-line syndrome, a physiological crisis in the scleractinian coral *Porites lutea*. *Mar Biol* 149: 347–356.
53. Jones RJ (1997) Zooxanthellae loss as a bioassay for assessing stress in corals. *Mar Ecol Prog Ser* 149: 163–171.
54. Harithsa S, Raghukumar C, Dalal SG (2005) Stress response of two coral species in the Kavaratti atoll of the Lakshadweep Archipelago, India. *Coral Reefs* 24: 463–474.
55. Strychar KB, Coates M, Sammarco PW, Piva TJ, Scott PT (2005) Loss of *Symbiodinium* from bleached soft corals *Sarcophyton ehrenbergi*, *Simularia* sp. and *Xenia* sp. *J Exp Mar Biol Ecol* 320: 159–177.
56. 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.
57. O'Leary JK, McClanahan TR (2010) Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology* 91: 3584–3597.
58. Vermeij MJA, Dailer ML, Smith CM (2011) Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 422: 1–7.
59. Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, et al. (2008) Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS ONE* 3(2): e1548.
60. Meesters EH, Noordeloos M, Bak RPM (1994) Damage and regeneration: links to growth in the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Mar Ecol Prog Ser* 112: 119–128.
61. McCook LJ (2001) Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial influence in the nearshore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19: 419–425.
62. Tityanov E, Kiyashko S, Tityanov T, Yakovleva IM, Wada E (2006) Coral-algal competition as determined from the rates of overgrowth, physiological condition of polyps of the scleractinian coral *Porites lutea*, and structure of algal associations within boundary areas. *Proc 10<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp* 1: 1931–1942.
63. Dustan P (1977) Vitality of reef coral populations off Key Largo, Florida: Recruitment and mortality. *Environ Geol* 2: 51–58.
64. Nugues MM, Roberts CM (2003) Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral Reefs* 22: 507–516.
65. Carpenter RC (1981) Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *J Mar Res* 39: 749–765.
66. Littler MM, Littler DS, Brooks BL (2006) Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 5: 565–585.
67. Kuffner IB, Walters IJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, et al. (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 323: 107–117.
68. Szmant MA, Weil E, Miller MW, Colón DE (1997) Hybridization within the species complex of the scleractinian coral *Montastraea annularis*. *Mar Biol* 129: 561–572.
69. Fit WK, McFarland FK, Warner ME, Chilcoat GC (2000) Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reefs corals and relation to coral bleaching. *Limnol Oceanogr* 45: 677–685.
70. Cruz-Piñón G, Carricart-Ganivet JP, Espinoza-Avalos J (2003) Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Mar Biol* 143: 491–500.
71. Szmant MA (1986) Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5: 43–54.
72. Obura DO (2009) Reef corals bleach to resist stress. *Mar Poll Bull* 58: 206–212.
73. Jompa J, McCook LJ (2003) Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Antrichium tenue*. *Mar Ecol Prog Ser* 258: 79–86.

74. Weil E, Cróquer A, Urreiztieta I (2009) Yellow band disease compromises the reproductive output of the Caribbean reef-building coral *Montastraea faveolata* (Anthozoa, Scleractinia). *Dis Aquat Org* 87: 45–55.
75. Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proc R Soc B-Biol Sci* 276: 3019–3025.
76. Chollett I, Mumby PJ (2012) Predicting the distribution of *Montastraea* reefs using wave exposure. *Coral Reefs* 31: 493–503.
77. Edmunds PJ, Elahi R (2007) The demographics of a 15-year decline in cover of the Caribbean reef coral *Montastraea annularis*. *Ecol Monogr* 77: 3–18.

### **CAPÍTULO III**

#### **EFFECTO DE LA REMOCIÓN DE ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE EN EL DESARROLLO GONÁDICO DEL CORAL *Orbicella annularis***

## **EFFECTO DE LA REMOCIÓN DE ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE EN EL DESARROLLO GONÁDICO DEL CORAL *Orbicella annularis***

Neidy P. Cetz-Navarro, Eugenio de J. Carpizo-Ituarte, Julio Espinoza-Avalos y  
Guillermina Chee-Barragán

### **RESUMEN**

Los ensambles de macroalgas y algas filamentosas de tapete (AFT) son abundantes en arrecifes coralinos degradados, y las respuestas reproductivas de los corales pueden ser indicadoras del estrés al que se encuentran bajo esas condiciones. El porcentaje de las fases gaméticas (PFG) y el diámetro máximo de los huevos (DMH) de *Orbicella annularis* se usaron para evaluar el efecto de la remoción de AFT a corto (2.5 meses) y largo (7-10 meses) plazo, al inicio (mayo) y al final (agosto) de la gametogénesis. Rametos (lóbulos individuales de una colonia) rodeados por AFT (T3) o algas coralinas costrosas (ACC) sirvieron como testigos experimentales. *Orbicella annularis* tuvo un mayor desarrollo gonadal en rametos con remoción de AFT de largo y corto plazo (T1 y T2). Las respuestas de los rametos en ambos tratamientos, en el DMH y el PFG, se diferenciaron en mayo, pero no en agosto. Las repuestas de los rametos en T1 y T3 fueron opuestas, con el menor y mayor estrés provocado por la ausencia y presencia de las AFT, respectivamente. La respuesta de los rametos con ACC, con similar PFG y DMH que los rametos con AFT, fue inesperada, porque esos mismos rametos reflejaron el menor estrés con otros parámetros biológicos evaluados previamente. Las algas se suman a una serie de estresores que afectan la reproducción sexual de los corales

hermatípicos. Aunque la remoción de algas sugiere que sus efectos en el desarrollo gonadal son de corto plazo, probablemente las algas tienen efectos negativos a más largo plazo, debido a su ubicuidad y permanencia en el Caribe. Si consideramos que las poblaciones de *O. annularis* están disminuyendo, que diversos estresores afectan la reproducción sexual de las colonias existentes y que su reclutamiento es casi inexistente, el escenario futuro para *O. annularis* en el Caribe es muy preocupante.

**Palabras clave:** arrecifes coralinos · interacciones algas-corales · competencia · gametogénesis · estrés

## INTRODUCCIÓN

Arrecifes coralinos alrededor del mundo están perdiendo cobertura de corales pétreos (Bruno y Selig, 2007; Cvitanovic y Bellwood et al., 2009; Barott et al., 2012; Cramer et al., 2012; De'ath et al., 2012; Hongo y Yamano, 2013), especialmente en áreas marinas no protegidas (Selig y Bruno, 2010). El espacio perdido está siendo ocupado por macroalgas que crecen sobre los corales, y los arrecifes del Mar Caribe son de los más afectados (Gardner et al., 2003; Pandolfi et al., 2003). El incremento de las algas en los arrecifes ha favorecido una mayor frecuencia y más prolongadas interacciones con los corales (Lirman, 2001; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Rasher y Hay, 2010).

Los ensamblajes de macroalgas y algas de tapete están asociados a efectos deletéreos para los corales, como la reducción en la producción fotosintética de las microalgas simbiotas (Hauri et al., 2010), afectación en el reclutamiento y la metamorfosis de larvas (Kuffner et al., 2006; Birrell et al., 2008a; b), reducción de la sobrevivencia de juveniles (Box y Mumby, 2007), reducción en el crecimiento de

colonias de coral (Lirman, 2001; River y Edmunds, 2001), incremento de la mortalidad parcial del tejido (Lirman, 2001; Jompa y McCook, 2002; 2003) y como vectores de enfermedades (Nugues et al., 2004). En contraste, se considera que los ensambles de algas coralinas costrosas (ACC) no tienen o son mínimos los efectos que van en detrimento de los corales (Harrington et al., 2004; Vermeij y Sandin, 2008; Barott et al., 2009; Fong y Paul, 2011).

Adicionalmente, los corales están sujetos a una serie de factores estresantes, como el blanqueamiento, el incremento de la temperatura del agua bajo condiciones ambientales o en laboratorio, incrementos repentinos de radiación UV, nublados prolongados, disminución de la salinidad del agua, sedimentos suspendidos en el agua, lesiones y la eutrofización del agua. Estos estresores pueden provocar reducciones en el porcentaje de colonias grávidas, número de gónadas por área de tejido, el desarrollo de gónadas, el tamaño y número (por gónada, mesenterio y pólipo) de huevos, menor cantidad de pólipos con espermiarios y menor concentración de espermias en el agua, además de causar interrupción de la reproducción sexual, mayor mortalidad de colonias grávidas, desarrollo anormal de huevos, fracaso para completar la gametogénesis y aborto de larvas en desarrollo (Jokiel, 1985; Tomascik y Sander, 1987; Ward y Harrison, 2000; Omori et al., 2001; Oren et al., 2001; Baird y Marshall, 2002; Ward et al., 2002; Negri et al., 2007; Humphrey et al., 2008; Torres et al., 2008; Weil et al., 2009, Rodríguez-Troncoso et al., 2011; Armoza-Zvuloni et al., 2012; Sudek et al., 2012), entre otros parámetros reproductivos afectados (ver Harrison y Wallace, 1990; Harrison, 2011). De acuerdo con Harrison & Wallace (1990), los patrones de respuesta de la reproducción pueden ser usados como un indicador sensible del estrés sub-letal (ver también Kojis y Quinn, 1984), porque parecen presentar una tolerancia más estrecha al

estrés que otros procesos biológicos (ver Oren et al., 2001; Weil et al., 2009) como el mantenimiento (respiración, alimentación, defensa) y el crecimiento (incluyendo regeneración de tejido) de los corales escleractíneos.

Los ensamblajes de macroalgas y algas de tapete también estresan y compiten con los corales (Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; Cetz-Navarro et al., 2013), y pueden afectarlos en aspectos reproductivos, como reducir el diámetro de los huevos (Foster et al., 2008), reducir el número de huevos por gónada (Quan-Young, 2007), disminuir la cantidad de larvas liberadas (Tanner, 1995) y suprimir su fecundidad (Szmant, 1991; Hughes et al., 2007). En contraparte, se ha registrado que la remoción experimental de algas puede eliminar el estrés al tejido de *Orbicella* ( $\equiv$  complejo *Montastraea annularis*, *sensu* Budd et al., 2012) *annularis* (Cetz-Navarro et al., 2013) e incrementar el diámetro de sus huevos, el número de huevos por gónada y el número de gónadas por pólipo (Foster et al., 2008). Por su parte, Tanner (1995) encontró que colonias de *Acropora palifera* a las que se le removieron algas liberaron el doble de larvas que las que se mantuvieron rodeadas de macroalgas. Sin embargo, se desconoce cuál es el efecto de la remoción de algas en el desarrollo gonadal de las especies más importantes constructoras y proveedoras de complejidad estructural en los arrecifes del Mar Caribe, cuyo papel ecológico no lo cumplen otros corales, como *Acropora palmata*, *Montastraea cavernosa* y el complejo de *Orbicella annularis* (Rogers et al., 2008; Alvarez-Filip et al., 2009; Edmunds et al., 2011). *O. annularis* es una especie hermafrodita con un ciclo reproductivo anual que inicia en mayo y concluye en agosto-septiembre con la liberación de gametos (Szmant, 1991; Van Veghel, 1994). La

formación de sus gametos es asincrónica; la de los ovocitos inicia en mayo y la de los espermiarios en junio (Szmant, 1991).

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la remoción experimental de algas filamentosas de tapete (AFT), a corto (2.5 meses) y largo (7-10 meses) plazo, en el desarrollo gonadal de *O. annularis* al inicio y al final de la gametogénesis. Los rametos (lóbulos individuales dentro de una colonia o geneto; ver Mumby et al., 2005) testigo se mantuvieron rodeados de AFT o ACC. Los tapetes de algas en contacto con *O. annularis*, conformados por 96 taxones (ver capítulo de algas), presentaban una altura de ~8 mm y abundante sedimento atrapado con un tamaño de grano <0.3 mm (para más detalles ver Cetz-Navarro et al., 2013).

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El sitio de estudio (18° 30' 11.9" N, 87° 45' 24.8" O) forma parte del Parque Nacional "Arrecifes de Xcalak" y está ubicado frente a la localidad costera de Xahuayxol, en la parte sur de Quintana Roo, México. En los arrecifes coralinos de Xahuayxol, la zona del estudio experimental se ubicó en la laguna arrecifal, cercana a la cresta arrecifal, a una profundidad de 1.5 m. Se caracterizaron dos tipos de interacciones en el sitio: rametos de *O. annularis* rodeados por AFT y rametos rodeados por ACC (ver Figura 1a y 1b de Cetz-Navarro et al., 2013), las cuales se tomaron como base para establecer los criterios experimentales. El permiso de recolecta de los rametos de *O. annularis* fue autorizado por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA; número de permiso: DGOPA.10745.121009.3629).

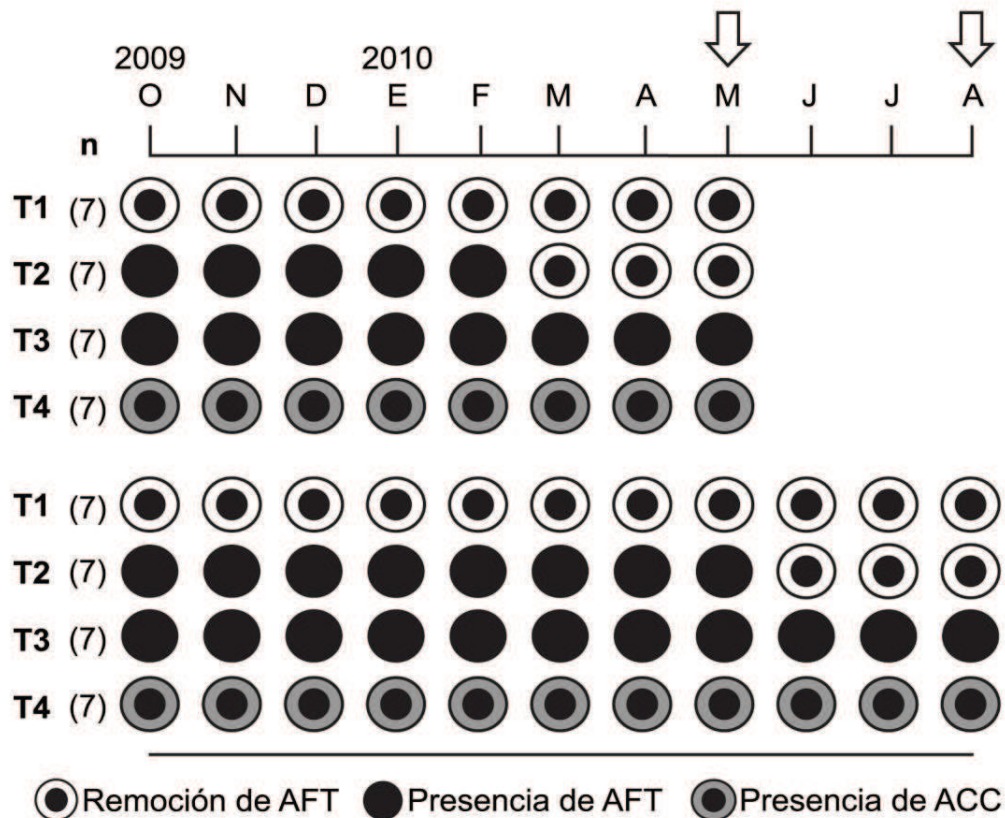


## Diseño experimental

Con base en las interacciones que se encontraron en el sitio de muestreo, se determinaron dos condiciones experimentales (rametos con remoción de AFT, a corto y largo plazo) y dos testigos (rametos rodeados de AFT y rodeados de ACC); es decir, cuatro condiciones experimentales como se presenta en la Figura 1. La remoción de AFT consistió en la eliminación manual (con cuchillo y cepillos de alambre) de un cinturón de algas de 2-3 cm de ancho alrededor de la periferia del tejido coralino. La remoción de AFT, en rametos de ~12 colonias con distancias >3 m entre ellas, con capacidad reproductiva ( $> 100 \text{ cm}^2$ ; Szmant-Froelich, 1985; Szmant, 1986) de *O. annularis* se llevó a cabo durante 2.5 meses (con remoción de algas cada dos semanas) y 7-10 meses (con remoción mensual de algas en el periodo de octubre a diciembre de 2009 y remoción cada dos semanas de enero a agosto de 2010), para evaluar los efectos de la remoción a corto y largo plazo, tanto al inicio (mayo 25, 2010) como al final (agosto 24, 2010) de la gametogénesis (Figura 1).

El trabajo de campo comenzó el 26 de agosto de 2009 (mes 0) y terminó el 24 de agosto de 2010 (mes 10). El primer tratamiento experimental (T1) representó la remoción de AFT de largo plazo, la cual finalizó en mayo (7 meses de remoción) y en agosto (10 meses de remoción) de 2010, para evaluar las respuestas reproductivas del coral a la eliminación de algas al inicio y final del desarrollo gonádico de *O. annularis*, respectivamente (Figura 1). La remoción de algas de corto plazo (2.5 meses de remoción; el T2) se llevó a cabo igualmente en dos grupos de rametos, para evaluar las condiciones reproductivas del coral al inicio y final de la gametogénesis, y se realizó de marzo a mayo y de junio a agosto de 2010, respectivamente (Figura 1). Los últimos dos tratamientos fueron testigos: rametos de *O. annularis* rodeados en su periferia por AFT

(T3) y por ACC (T4), ambos tratamientos recolectados en mayo (inicio de la gametogénesis) y agosto (final de la gametogénesis) de 2010 (Figura 1). En total se recolectaron 56 rametos de diferentes colonias ( $n = 7$  rametos por tratamiento para cada fecha de recolecta); sin embargo, al inicio del estudio se marcaron 112 rametos como una precaución en caso de pérdida o daño a los rametos debido a la manipulación o disturbios naturales. Para cada tratamiento, los rametos fueron identificados usando cuatro marcajes diferentes, que fueron fácilmente reconocidos en el campo y que fueron fijados al coral con cinchos plásticos atados a la base de los rametos y cable de acero inoxidable que amarraba a las etiquetas de acuerdo con Cetz-Navarro et al. (2013). Ninguna de las etiquetas o cables estuvo en contacto con el tejido coralino. Los rametos testigo fueron marcados con la finalidad de verificar que el contacto de las AFT y ACC con el coral se mantuvo a lo largo del periodo experimental. En las fechas de recolecta, cada rameto experimental ( $> 100 \text{ cm}^2$ ) fue cincelado bajo el agua y fragmentado en tres partes. Dos fragmentos (1/2 y 1/4 parte del rameto) fueron utilizados en otro estudio para evaluar las respuestas biológicas de *O. annularis* (ver Cetz-Navarro et al., 2013) y el tercer fragmento (1/4 parte del rameto) fue nuevamente seccionado con el cincel para obtener una porción de la parte central del rameto. Estas partes fueron almacenadas en frascos previamente etiquetados con formol al 10 % en agua de mar y luego se transportaron al laboratorio de Histología del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) para el análisis histológico.



**Figura 1. Representación gráfica de los rametos de *Orbicella annularis* usados en los cuatro tratamientos.** Los tratamientos incluyeron a rametos de *O. annularis* con remoción (mensual de octubre a diciembre y cada dos semanas de enero a agosto) de algas filamentosas de tapete (AFT) que rodeaban la periferia del tejido coralino (remoción de AFT), rametos con AFT (presencia de AFT) en contacto con el tejido y rametos con algas coralinas costrosas (ACC) en contacto con el tejido (presencia de ACC). Los rametos se recolectaron en mayo y agosto de 2010 (flechas) para evaluar el inicio (primeras cuatro filas de círculos) y el final (últimas cuatro filas de círculos) de la gametogénesis, respectivamente. Tratamientos: T1 = rametos con remoción de AFT a largo plazo durante 7 y 10 meses, antes del inicio y final de la gametogénesis, respectivamente; T2 = rametos con remoción de AFT a corto plazo durante 2.5 meses antes del inicio y del final de la gametogénesis; T3 = rametos testigo con AFT en contacto permanente con tejido coralino; y T4 = rametos testigo con algas coralinas costrosas en contacto permanente con tejido coralino de *O. annularis*.

### Procesamiento de las muestras

Una vez en el laboratorio, los fragmentos se cortaron con segueta en cuadrados de 4 cm<sup>2</sup> y se enjuagaron con agua de mar filtrada. Una vez limpios, fueron sumergidos en

solución Zenker por 18 h para fortalecer el tejido. Los fragmentos se enjuagaron permanentemente durante 7.5 h con flujo suave de agua corriente para no dañar el tejido. Luego se sumergieron en una solución descalcificadora de HCl al 10 % por un periodo de alrededor de 5 h, con varios recambios durante ese tiempo. Posteriormente, el tejido se deshidrató en alcohol etílico a diversas concentraciones (70-100 %), sumergido en Hemo-De, para finalmente ser incluido en parafina (~20 h). Los bloques de parafina se colocaron en un micrótopo manual para obtener los cortes. Para cada muestra, por tratamiento y fecha de recolecta (n = 56), se obtuvieron 10 laminillas (560 laminillas en total). Cada laminilla contenía un listón con más de 6 cortes de 7 µm de grosor. La distancia entre cada listón fue mayor a 250 µm para obtener información de pólipos diferentes. El tejido fue teñido con una tinción modificada de Mallory Heindenhain descrita por Rodríguez-Troncoso (2004) y fijado permanentemente para su posterior observación.

Las preparaciones permanentes se observaron con microscopios estereoscópico y compuesto Olympus, y se obtuvieron fotomicrografías con microscopios compuestos Carl Zeiss y Olympus. Se registraron las fases de los gametos masculinos y femeninos encontrados y se midió el diámetro máximo de los huevos con reglilla. Se calculó el porcentaje promedio de las fases de los gametos y diámetro máximo de los huevos hallados en al menos 10 pólipos (un pólipo por laminilla) de cada muestra por tratamiento, al inicio (~280 pólipos) y al final (~280 pólipos) de la gametogénesis. En mayo, del total de los ovocitos observados en las muestras (aún no se desarrollaban los espermiarios), se obtuvo el porcentaje de cada una de las fases de los ovocitos; en agosto, del total de los ovocitos y espermiarios observados en las muestras, se obtuvo

el porcentaje de cada una de las fases de ambos gametos (por cada ovocito se registró la fase del espermiario contiguo; 1:1).

### **Análisis estadísticos**

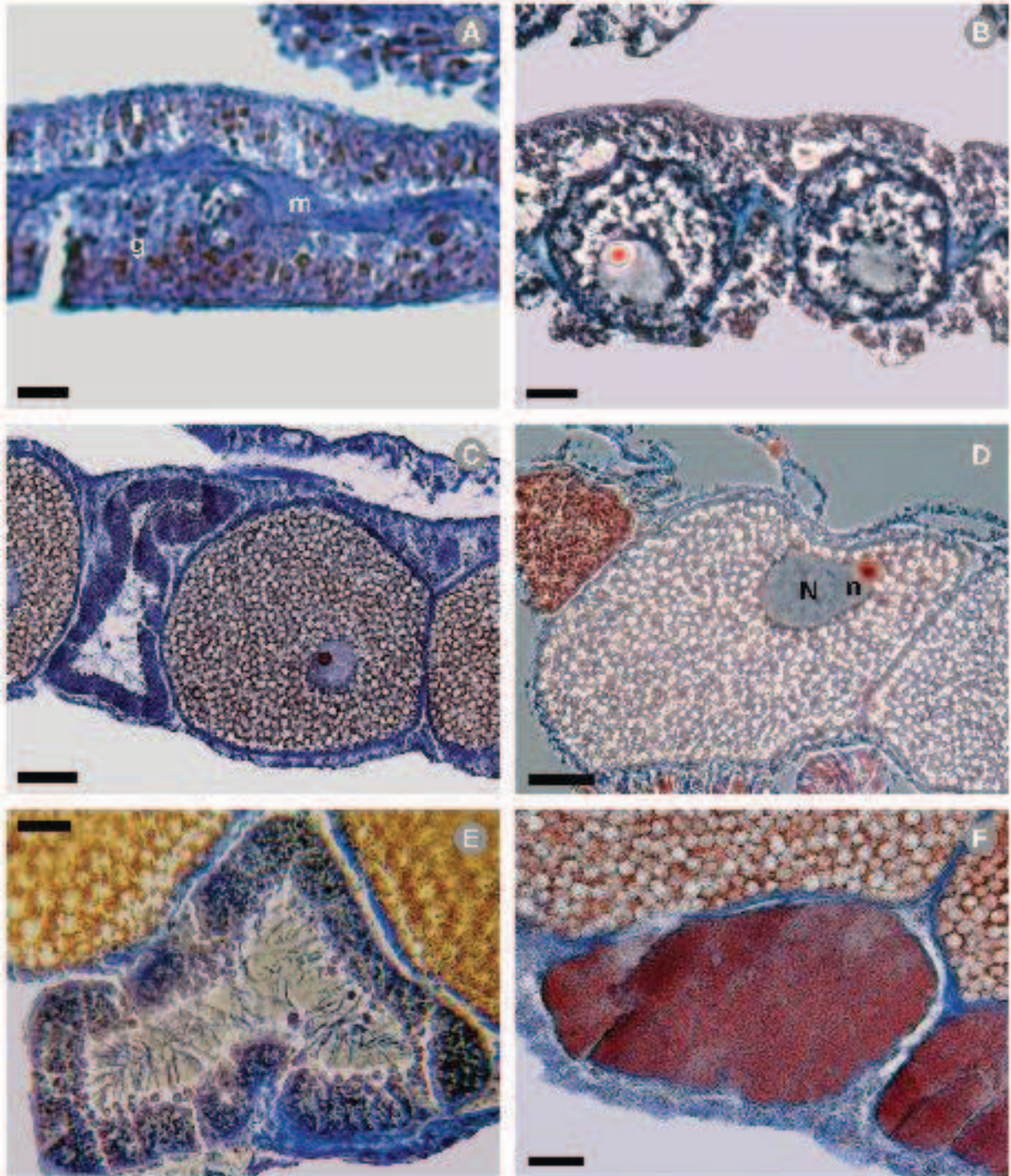
Los porcentajes promedio de las fases encontradas en mayo (ovocitos= 100 %), y en agosto (ovocitos + espermiarios= 100 %) fueron sujetos a análisis permutacionales multivariados de varianza (PERMANOVA; factor: tratamiento), usando 999 permutaciones y la distancia Euclidiana, para evaluar diferencias entre los tratamientos; y a análisis SIMPER, para observar la contribución de disimilaridad del porcentaje de las fases gaméticas presentes entre tratamientos. Los valores promedio del diámetro máximo de los huevos, al inicio y al final de la gametogénesis, fueron analizados con Kruskal-Wallis (ANOVA no paramétrico de una vía), debido a la no-normalidad de los datos (prueba Shapiro-Wilk), y posteriormente fueron aplicadas pruebas de Dunn para comparar por pares los valores promedio de los tratamientos experimentales.

## **RESULTADOS**

### **Descripción de la fases de los gametos en *O. annularis***

Las fases del desarrollo de gónadas femeninas y masculinas de *Favia fragum* descritas por Szmant-Froelich *et al.* (1985) fueron utilizadas como base para establecer las fases de desarrollo en *O. annularis*: los femeninos fueron divididos en 5 fases y los masculinos en 4 fases. En mayo sólo estuvieron presentes gametos femeninos de las fases I y II (Figura 1A y B). En agosto estuvieron presentes ambos gametos; en los femeninos se encontraron las fases IV y V y en los masculinos, las fases III y IV (Figura 1C-G). En las muestras recolectadas en mayo y agosto de la parte central de los rametos de *O. annularis*, no se observó la Fase III en los gametos femeninos ni las

fases I y II en los gametos masculinos. En los gametos femeninos, la Fase I presentó oocitos pequeños ( $17.8 (\pm 6.8, DE) \mu\text{m}$  de diámetro) con poco citoplasma y núcleo de color azul, de forma ovalada e inmersos principalmente en la mesoglea (Figura 1A). La Fase II tuvo oocitos de mayor tamaño ( $70.9 (\pm 19.9) \mu\text{m}$  de diámetro) con evidencia de principios de vitelogénesis donde se distinguen el núcleo y nucléolo y todas las estructuras teñidas de color azul, excepto el nucléolo (anaranjado rojizo); en esta fase se observó la formación de gónadas con los ovocitos alineados dentro de las mismas (Figura 1B). La Fase III, aunque ausente, se definió previamente como oocitos con el núcleo ubicado en la parte central y vitelogénesis completa. La Fase IV tuvo oocitos ( $275.4 (\pm 22.4) \mu\text{m}$  de diámetro) de color rojizo (aunque también pudieron estar ligeramente azulados) con núcleo migrando hacia la periferia; es decir, entre el centro y la periferia del mismo (Figura 1D). En la Fase V se presentaron huevos maduros ( $323.0 (\pm 28.7) \mu\text{m}$  de diámetro) de color rojizo con núcleo en la periferia y una ligera curvatura (Figura 1E). Por otra parte, en los gametos masculinos, la Fase III presentó espermiarios de color azul que contenían espermatozoides con colas ubicados alrededor de la periferia; las cabezas midieron  $\sim 5 \mu\text{m}$  de diámetro (Figura 1F). La Fase IV presentó espermiarios maduros de color rojo intenso y en todo su interior se encontraban distribuidos los espermatozoides, los cuales tenían cabezas de  $\sim 2 \mu\text{m}$  de diámetro (Figura 1G).



**Figura 2. Gametogénesis de *Orbicella annularis*.** A) Oocito Fase I ubicado entre la mesoglea (m) y gastrodermis (g); B) oocitos Fase II; C) oocito Fase IV (con un espermiario Fase III a un lado); D) oocito Fase V con núcleo (N) y nucléolo (n, rojo) en la periferia; E) espermiario Fase III con espermátocitos arreglados en la periferia; y F) espermiario Fase IV con espermátocitos distribuidos dentro del mismo. Fotos: NP Cetz-Navarro. Escalas: A= 10  $\mu$ m; B= 20  $\mu$ m; C= 75  $\mu$ m; D y E= 50  $\mu$ m; F= 25  $\mu$ m.

### **Porcentaje de las fases gaméticas presentes en *O. annularis* al inicio y final de la gametogénesis**

El desarrollo gonádico de *O. annularis* mostró diferencias entre tratamientos, al inicio y final de la gametogénesis. Al inicio de la gametogénesis (mayo), los gametos femeninos en rametos del T1 (con remoción a largo plazo de AFT) tuvieron un alto porcentaje de ovocitos Fase I y fueron los únicos con presencia de ovocitos Fase II (algunos pólipos con ovocitos alineados dentro de gónadas) comparado con los T2 (con remoción a corto plazo de AFT) y T3 (con AFT rodeando al tejido coralino); mientras que el T4 (con ACC rodeando al tejido coralino) fue similar a los otros tratamientos, con porcentaje similar al T1 de ovocitos Fase I y sin la presencia de ovocitos Fase II como en T2 y T3. Los ovocitos en los rametos con remoción a corto plazo (T2) y siempre rodeados por AFT (T3) tuvieron el mismo desarrollo de ovocitos (Tablas 1 y 2). Al final de la gametogénesis (agosto), con presencia de gametos femeninos y masculinos, se encontró que los rametos de los T1 y T2 (con remoción de AFT a largo y corto plazo) presentaron un mayor porcentaje de gametos maduros que inmaduros comparado con los del T3, rodeados con AFT (Tablas 1 y 2); es decir, en comparación al T3, los rametos de los T1 y T2 tuvieron un mayor porcentaje ovocitos Fase V y espermiarios Fase IV (maduros ambos), y un menor porcentaje ovocitos Fase IV y espermiarios Fase III (inmaduros ambos). Otra diferencia se encontró en los rametos del T2 comparado con los del T4 (Tablas 1 y 2), estos últimos con un mayor porcentaje de gametos femeninos Fase IV y masculinos Fase III, inmaduros ambos.



**Tabla 1.** Valores promedio  $\pm$  DE del porcentaje de ovocitos y espermios presentes en *Orbicella annularis* al inicio (mayo) y final (agosto) de la gametogénesis en cuatro tratamientos experimentales. Ver texto para más detalles.

FECHA	T	OVOCITOS (100 %)		OVOCITOS Y ESPERMIO (100 %)			
		Ovo F I	Ovo F II	Ovo F IV	Ovo F V	Sperm F III	Sperm F IV
<b>Mayo</b>	T1	71.1 $\pm$ 39.1	28.9 $\pm$ 39.1	-	-	-	-
	T2	14.3 $\pm$ 37.8	0.0 $\pm$ 0.0	-	-	-	-
	T3	14.3 $\pm$ 37.8	0.0 $\pm$ 0.0	-	-	-	-
	T4	71.4 $\pm$ 48.8	0.0 $\pm$ 0.0	-	-	-	-
<b>Agosto</b>	T1	-	-	10.8 $\pm$ 7.2	39.2 $\pm$ 7.2	13.3 $\pm$ 8.1	36.7 $\pm$ 8.1
	T2	-	-	6.5 $\pm$ 5.9	43.5 $\pm$ 5.9	15.1 $\pm$ 4.7	34.9 $\pm$ 4.7
	T3	-	-	27.8 $\pm$ 12.5	22.2 $\pm$ 12.5	27.6 $\pm$ 18.0	22.4 $\pm$ 18.0
	T4	-	-	15.0 $\pm$ 6.9	35.0 $\pm$ 6.9	20.2 $\pm$ 7.9	29.8 $\pm$ 7.9

T = Tratamiento; Ovo = Ovocitos; Sperm = Espermios; F = Fase; - = ausencia.

**Tabla 2.** Resultados del PERMANOVA de una vía para evaluar los efectos en los tratamientos con respecto al porcentaje de las fases en los gametos de *Orbicella annularis* al inicio (mayo) y final (agosto) de la gametogénesis.

% fases gametos	SC	gl	MC	CV	Seudo-F	p	Conclusión
<b>Mayo</b>							
Zona	27113	3	9037.6	31.5	4.36	0.005	T1 $\neq$ T2, T3
Residual	49757	24	2073.2	45.5			
Total	76869	27					
<b>Agosto</b>							
Zona	5273	3	1757.7	14.0	4.62	0.004	T1, T2 $\neq$ T3; T2 $\neq$ T4
Residual	9133	24	380.6	19.5			
Total	14406	27					

### Diámetro máximo de los huevos de *O. annularis* al inicio y final de la gametogénesis

El diámetro máximo de los huevos (DMH) de *O. annularis* mostró diferencias entre tratamientos. Al inicio de la gametogénesis (mayo), los ovocitos de los rametos del T1 tuvieron un mayor DMH con respecto a los ovocitos de los T2 y T3; mientras que el T4 fue similar a los demás tratamientos (Tablas 3 y 4). Al final de la gametogénesis (agosto), los rametos de los T1 y T2 tuvieron ovocitos con mayor diámetro comparado

con el T3, mientras que el DMH de los ovocitos del T4 fue similar al resto de los tratamientos (Tablas 3 y 4).

**Tabla 3.** Valores promedio  $\pm$  DE del diámetro máximo de los huevos (DMH) de *Orbicella annularis* al inicio (mayo) y final (agosto) de la gametogénesis en cuatro tratamientos experimentales.

DMH	T1	T2	T3	T4
<b>Mayo</b>	34.7 $\pm$ 21.3	1.8 $\pm$ 4.9	1.9 $\pm$ 5.1	10.1 $\pm$ 7.0
<b>Agosto</b>	317.9 $\pm$ 17.4	318.8 $\pm$ 8.2	283.8 $\pm$ 18.1	308.6 $\pm$ 3.6

**Tabla 4.** ANOVA de una vía no paramétrico (Kruskal-Wallis), para evaluar los efectos de los tratamientos en el diámetro máximo de los huevos en rametos de *Orbicella annularis* al inicio (mayo) y final (agosto) de la gametogénesis.

Diámetro de los huevos	n	Chi Cuadrado	gl	Significancia asintótica	Conclusión (prueba de Dunn)
<b>Mayo</b>					
Tratamientos	28	20.97	3	0.000	T1 > T2, T3
T1	7				
T2	7				
T3	7				
T4	7				
<b>Agosto</b>					
Tratamientos	28	18.92	3	0.000	T1, T2 > T3
T1	7				
T2	7				
T3	7				
T4	7				

## DISCUSIÓN

La remoción de algas filamentosas de tapete (AFT) de la periferia del tejido vivo de *Orbicella annularis* se reflejó en un mayor desarrollo gonadal del coral, seguramente por la disminución del estrés debido a la remoción de las AFT (Cetz-Navarro et al., 2013).

En general, los rametos con remoción de largo plazo (T1) tuvieron ovocitos de mayor diámetro que los rametos siempre rodeados de AFT (T3). Así, la reducción del tamaño de huevos también se presenta cuando otros estresores afectan a los corales, como el blanqueamiento (Sudek et al., 2012), el calentamiento del agua de mar por eventos de El Niño (Rodríguez-Troncoso et al., 2011), el enriquecimiento de nutrientes en el agua (Ward y Harrison, 2000; Cox y Ward, 2002), y la contaminación con aguas residuales (Armoza-Zvuloni et al., 2012). Si en *O. annularis* el tamaño de los huevos es más sensible (que el número de huevos y número de gónadas) al estrés subletal causado por la presencia de algas (Foster et al., 2008), entonces los rametos de los T1 y T3 representan las respuestas extremas, con el menor y mayor estrés provocado por la ausencia y presencia de AFT, respectivamente. La respuesta manifiesta por los rametos rodeados por algas costrosas coralinas (ACC; T4), con ovocitos de tamaño similar inclusive a los rametos del T3, fue un tanto inesperada, ya que esos mismos rametos fueron los menos estresados cuando se evaluó el estrés a través del grosor de tejido, clorofila  $a\text{ cm}^{-2}$ , densidad de zooxantelas e índice mitótico en el trabajo de Cetz-Navarro et al. (2013). Los beneficios de la presencia de las ACC en un arrecife coralino son múltiples (ver Cetz-Navarro et al., 2013); sin embargo, los resultados de este estudio indican que la presencia de ACC no es determinante para favorecer un mejor desarrollo gonadal en *O. annularis*. Los resultados confirman que los patrones de respuesta de la reproducción pueden ser indicadores sensibles del estrés subletal (Kojis y Quinn, 1984; Harrison y Wallace, 1990) causado por las algas en contacto con el tejido coralino.

El efecto de la remoción entre corto y largo plazo en el desarrollo gonadal, tanto en términos del diámetro máximo de los ovocitos como en la presencia de fases

reproductivas, se diferenció en mayo, pero no en agosto. Es decir, antes de un eventual desove de gametos (en agosto), el efecto benéfico en la reproducción por la remoción de AFT (T1 y T2), en comparación del T3, se redujo a 2.5 meses, tal como se detectó usando la medición de otros parámetros biológicos (Cetz-Navarro et al., 2013). Esta relativa rápida recuperación del desarrollo gonádico al remover las AFT contrasta con la afectación de más largo plazo causada por el blanqueamiento coralino. Por ejemplo, corales afectados por eventos de blanqueamiento pueden seguir sin reproducirse después de 1.5 años (Ward et al., 2002). La susceptibilidad al blanqueamiento es especie-específica, ya que el porcentaje de mortalidad en colonias grávidas blanqueadas difiere entre especies (Baird y Marshall, 2002). En el caso de *O. annularis*, algunas colonias continuaron con fracaso reproductivo después de 1 año de presentar blanqueamiento (Mendes y Woodley, 2002), no completaron la gametogénesis (Szmant y Gassman, 1990), y después de 2 años continuaron produciendo gónadas pequeñas (Mendes y Woodley, 2002).

La remoción de las AFT (este estudio) y de las macroalgas (Foster et al., 2008) de la periferia del tejido de *O. annularis* elimina relativamente rápido el efecto negativo que tienen sobre el desarrollo gonadal (este estudio), y en el diámetro de los huevos, número de huevos por gónada y número de gónadas por pólipo (Foster et al., 2008); resultados que confirmarían que los efectos de estos ensambles algales en la reproducción coralina son limitados y de corto plazo. Sin embargo, las algas probablemente tienen efectos a más largo plazo. Así, en el cambio de dominancia algal en detrimento de los arrecifes coralinos del Mar Caribe (Bak y Nieuwland, 1995; Lapointe, 1997; Pandolfi et al., 2003; Maliao et al., 2008; Huntington et al., 2011; Blackwood et al., 2012), las algas de tapete y las macroalgas participan de manera

importante, en términos de abundancia relativa, con un 48 % y 23 %, respectivamente (Kramer, 2003; ver también Lirman, 2001; Ruiz-Zárte et al., 2003; Vermeij et al., 2010; Wilkinson et al., 2013). Por ello, las algas han estado presentes en los declives poblacionales de *O. annularis* que se han registrado en diferentes sitios del Caribe (Dustan y Halas, 1987; Hughes, 1994; Hughes y Tanner, 2000; Bruckner y Bruckner, 2006; Edmunds y Elahi, 2007; Pante et al., 2008; Miller et al., 2009). Entonces, el estrés que provoca la presencia de AFT y macroalgas sobre parámetros reproductivos de los corales (Szmant, 1991; Tanner, 1995; Hughes et al., 2007; Quan-Young, 2007; Foster et al., 2008; este estudio) está siendo ejercido a largo plazo, y así continuará hasta que se revierta el dominio de las algas en los arrecifes del Mar Caribe. Falta conocer cuáles son las repercusiones del estrés a largo plazo que causan las algas en parámetros reproductivos de *O. annularis*.

Un mejor desarrollo gonadal, en términos del porcentaje de fases reproductivas de los ovocitos, también se registró al remover las AFT de la periferia del tejido de *O. annularis*. Ello implica que el coral está desviando recursos de la reproducción hacia su mantenimiento, incluyendo la defensa de los pólipos ante la presencia de las algas competidoras (Foster et al., 2008). Similarmente, como ocurrió con el diámetro de los huevos, los rametos de T1 y T3 representaron los extremos de mayor y menor desarrollo gonádico. En mayo, uno de siete rametos rodeados por AFT (T3) presentó ovocitos Fase I, lo cual es similar a lo encontrado por Szmant y Gassman (1990), quienes en mayo no encontraron ovocitos en colonias de *O. annularis* estresadas por blanqueamiento, pero sí los registraron en colonias no estresadas. En agosto, el porcentaje de ovocitos y espermiarios maduros fue bajo (22 % para ambos) en los rametos del T3, pero el estrés causado a los corales por las AFT no fue tan severo

como el provocado por otros estresores, como el blanqueamiento, que detuvo la gametogénesis de *O. annularis* (Szmant y Gassman, 1990); la infección del tejido coralino por enfermedades, que impidió la formación de huevos en *O. faveolata* (Weil et al., 2009); y un evento de El Niño, que impidió la formación de fases maduras de gametos en *Pocillopora damicornis* durante un año (Rodríguez-Troncoso et al., 2011).

Si el desove de *O. annularis* ocurre 6-8 días después de la luna llena de agosto-octubre (Szmant, 1991; Van Veghel, 1994) y si tomamos en cuenta que nosotros recolectamos el día de la luna llena de agosto, unos días antes del evento de desove, los rametos que tenían gametos con mayor probabilidad de éxito de fertilización fueron a los que se les removieron las AFT (T1 y T2), por tener el mayor porcentaje de ovocitos y espermiarios maduros; los menos exitosos serían los rametos rodeados de AFT, por contener el menor porcentaje de gametos maduros. Entonces, los rametos rodeados por algas, condición común en los corales del Caribe (ver Tanner, 1995; Lirman, 2001), retrasan su madurez gonadal y prolongan la ovogénesis y la espermatogénesis. Alternativamente, los rametos del T3 pudieran tener más gametos maduros y liberar sus gametos en septiembre o en octubre, aunque se desconoce el efecto que pudiera tener en *O. annularis* la extensión temporal en la culminación de la gametogénesis. Por ejemplo, cuando *Porites porites* (con modo incubador de reproducción) estuvo estresado por eutrofización, la época reproductiva fue 1-2 meses más extenso que en sitios no contaminados; sin embargo, el potencial reproductivo (en términos de número de larvas por área de tejido) fue menor que el de las colonias no estresadas (Tomascik y Sander, 1987).

En resumen, la reducción en el desarrollo gonadal que produce el estrés de las algas en *O. annularis* es similar, aunque menos severo, al que producen otros

estresores de los corales. Algunos de esos estresores influyen negativamente en procesos reproductivos posteriores al desove, y cabría preguntarse si las algas influyen a los corales de manera similar. Por ejemplo, la fertilización de gametos de cinco especies de *Acropora* se redujo a la mitad o menos en colonias blanqueadas en 1999 en comparación a la fertilización registrada en años previos (Omori et al., 2001). Los autores resaltan el detrimento potencial que la fertilización reducida tendría en el reclutamiento de larvas, esencial para mantener a las comunidades coralinas. Entonces, las algas, principalmente bajo las condiciones de deterioro de los arrecifes del Mar Caribe, se suman a la serie de estresores (blanqueamiento, incrementos de la temperatura del agua, enfermedades, sedimentos suspendidos en el agua, contaminación y eutrofización) que afectan diferentes aspectos de la reproducción sexual de los corales hermatípicos, y que probablemente repercuten en reducir el reclutamiento de larvas. Investigar las posibles repercusiones de estos estresores en procesos posteriores al desove, como reducciones en viabilidad de gametos, fertilización, asentamiento larval y reclutamiento del complejo *O. annularis* son particularmente relevantes, sobre todo si se considera el escaso reclutamiento reportado a lo largo del Caribe (Bak y Engel, 1979; Rogers et al., 1884; Szmant et al., 1997) o virtualmente ausente, aún a lo largo de varios años de observación (Porter y Meier, 1992; Hughes y Tanner, 2000; Bruckner y Bruckner, 2006). Cuando el reclutamiento se presenta (Rylaarsdam, 1983), se restringe a escala espacio-temporal local (Edmunds et al., 2011), por lo que se ha sugerido que estas poblaciones continuarán deteriorándose y no se recuperarán por medio del reclutamiento (Edmunds y Elahi, 2007). Hughes y Tanner (2000) estimaron que la recuperación de *O. annularis* tomará una centuria o más, pero a esa estimación habría que considerar que la pérdida

de *O. annularis* continúa en el Caribe. Tomando en cuenta que las poblaciones de *O. annularis* están disminuyendo, que diversos estresores, incluyendo las algas, están estresando a las colonias existentes, lo que limita su reproducción sexual, y que su reclutamiento sigue bajo o inexistente, el escenario futuro para *O. annularis* en el Caribe es muy preocupante.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos al personal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, por las facilidades brindadas; a JA Batún-Catzín y DI de la Cruz-Gaitán, por su ayuda en el trabajo de campo; a P Rodríguez-Troncoso, por su guía e información compartida para el procesamiento de las muestras; a DI de la Cruz-Gaitán, RP Durazo-Rodríguez e I Arroyo-Mirón, por su ayuda en el trabajo de laboratorio; a A Gálvez-Téllez, por su guía en la obtención de fotomicrografías; a DA Villamil-Navarro, por elaborar la Figura 2; al personal del IIO, por las facilidades brindadas para el procesamiento de las muestras; y a PADI Foundation (número de registro: 64, 2009; NPCN), a ECOSUR (a través de fondos federales; JEA) y al IIO (de la UABC; EJCI), por el financiamiento de este estudio. NPCN agradece al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgar una beca de posgrado (32985; 175310), y al ECOES, por otorgar una beca de movilidad estudiantil (2010).

## **LITERATURA CITADA**

Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côte, I. M. y Watkinson, A. R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, pp.3019-3025.



- Armoza-Zvuloni, R., Kramarsky-Winter, E., Rosenfeld, H., Shore, L. S., Segal, R., Sharon, D. y Loya, Y., 2012. Reproductive characteristics and steroid levels in the scleractinian coral *Oculina patagonica* inhabiting contaminated sites along the Israeli Mediterranean coast. *Marine Pollution Bulletin*, 64, pp.1556-1563.
- Baird, A. H. y Marshall, P. A., 2002. Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 237, pp.133-141.
- Bak, R. P. M. y Engel, M. S., 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology*, 54, pp.341-352.
- Bak, R. P. M. y Nieuwland, G., 1995. Long-term change in coral communities along depth gradients over leeward reefs in the Netherlands Antilles. *Bulletin of Marine Science*, 56, pp.609-619.
- Barott, K., Smith, J., Dinsdale, E., Hatay, M., Sandin, S. y Rohwer, F., 2009. Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE*, 4, pp.11e8043.
- Barott, K., Williams, G., Vermeij, M., Harris, J., Smith, J., Rohwer, F. y Sandin, S., 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 460, pp.1-12.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. y Diaz-Pulido, G. A., 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46, pp.25-63.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. y Harrington, L., 2008. Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 362, pp.129-137.
- Blackwood, J., Hastings, A. y Mumby, P., 2012. The effect of fishing on hysteresis in Caribbean coral reefs. *Theoretical Ecology*, 5, pp.105-114.
- Box, S. J. y Mumby, P. J., 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology-Progress Series*, 342, pp.139-149.

- Bruckner, A. W. y Bruckner, R. J., 2006. The recent decline of *Montastraea annularis* (complex) coral populations in western Curaçao: a cause for concern? *Revista de Biología Tropical*, 54, pp.45-58.
- Bruno, J. F. y Selig, E. R., 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: Timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS ONE*, 2, pp.e711.
- Budd, A. F., Fukami, H., Smith, N. D. y Knowlton, N., 2012. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166, pp.465-529.
- Cetz-Navarro, N. P., Espinoza-Avalos, J., Hernández-Arana, H. A. y Carricart-Ganivet, J. P., 2013. Biological responses of the coral *Montastraea annularis* to the removal of filamentous turf algae. *PLoS ONE*, 8, pp.e54810.
- Cox, E. F. y Ward, S., 2002. Impact of elevated ammonium on reproduction in two Hawaiian scleractinian corals with different life history patterns. *Marine Pollution Bulletin*, 44, pp.1230-1235.
- Cramer, K. L., Jackson, J. B. C., Angioletti, C. V., Leonard-Pingel, J. y Guilderson, T. P., 2012. Anthropogenic mortality on coral reefs in Caribbean Panama predates coral disease and bleaching. *Ecology Letters*, 15, pp.561-567.
- Cvitanovic, C. y Bellwood, D., 2009. Local variation in herbivore feeding activity on an inshore reef of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 28, pp.127–133.
- De'ath, G., Fabricius, K. E., Sweatman, H. y Puotinen, M., 2012. The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109, pp.17995-17999.
- Dustan, P. y Halas, J. C., 1987. Changes in the reef-coral community of Carysfort Reef, key Largo, Florida: 1974 to 1982. *Coral Reefs*, 6, pp.91-106.
- Edmunds, P., Ross, C. y Didden, C., 2011. High, but localized recruitment of *Montastraea annularis* complex in St. John, United States Virgin Islands. *Coral Reefs*, 30, pp.123-130.
- Edmunds, P. J. y Elahi, R., 2007. The demographics of a 15-year decline in cover of the Caribbean reef coral *Montastraea annularis*. *Ecological Monographs*, 77, pp.3-18.
- Fong, P. y Paul, V. J. 2011. Coral Reef Algae. En: Z. Dubinsky and N. Stambler, ed. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands.

- Foster, N. L., Box, S. J. y Mumby, P. J., 2008. Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Marine Ecology-Progress Series*, 367, pp.143-152.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. y Watkinson, A. R., 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301, pp.958-960.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G. y Negri, A., 2004. Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85, pp.3428-3437.
- Harrison, P. L. 2011. Sexual reproduction of scleractinian corals. En: Z. Dubinsky and N. Stambler, ed. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Netherlands: Springer.
- Harrison, P. L. y Wallace, C. C. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. En: Z. Dubinsky, ed. *Coral Reefs (Ecosystems of the World; 25)*. New York: Elsevier.
- Hauri, C., Fabricius, K. E., Schaffelke, B. y Humphrey, C., 2010. Chemical and physical environmental conditions underneath mat- and canopy-forming macroalgae, and their effects on understory corals. *PLoS ONE*, 5, pp.e12685.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A. y Hatzitolos, M. E., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, pp.1737-1742.
- Hongo, C. y Yamano, H., 2013. Species-specific responses of corals to bleaching events on anthropogenically turbid reefs on Okinawa Island, Japan, over a 15-year period (1995–2009). *PLoS ONE*, 8, pp.e60952.
- Hughes, T. P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, pp.1547-1551.
- Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., Molschaniwskyj, N., Pratchett, M. S., Steneck, R. S. y Willis, B., 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17, pp.360-365.

- Hughes, T. P. y Tanner, J. E., 2000. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology*, 81, pp.2250-2263.
- Humphrey, C., Weber, M., Lott, C., Cooper, T. y Fabricius, K., 2008. Effects of suspended sediments, dissolved inorganic nutrients and salinity on fertilisation and embryo development in the coral *Acropora millepora* (Ehrenberg, 1834). *Coral Reefs*, 27, pp.837-850.
- Huntington, B., Karnauskas, M. y Lirman, D., 2011. Corals fail to recover at a Caribbean marine reserve despite ten years of reserve designation. *Coral Reefs*, 30, pp.1077-1085.
- Jokiel, P. L., 1985. Lunar periodicity of planula release in the reef coral *Pocillopora damicornis* in relation to various environmental factors. *Int. Coral Reef Symp.*, 5, pp.307-312.
- Jompa, J. y McCook, L. J., 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271, pp.25-39.
- Jompa, J. y McCook, L. J., 2003. Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed-species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. *Marine Ecology-Progress Series*, 258, pp.79-86.
- Kojis, B. L. y Quinn, N. J., 1984. Seasonal and depth variation in fecundity of *Acropora palifera* at two reefs in Papua New Guinea. *Coral Reefs*, 3, pp.165-172.
- Kramer, P. A., 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA program (1997-2000). *Atoll Research Bulletin*, 496, pp.1-57.
- Kuffner, I. B., Walters, L. J., Becerro, M. A., Paul, V. J., Ritson-Williams, R. y Beach, K. S., 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology-Progress Series*, 323, pp.107-117.
- Lapointe, B. E., 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and Southeast Florida. *Limnology and Oceanography*, 42, pp.1119-1131.
- Lirman, D., 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19, pp.392-399.

- Maliao, R. J., Turingan, R. G. y Lin, J., 2008. Phase-shift in coral reef communities in the Florida Keys National Marine Sanctuary (FKNMS), USA. *Marine Biology*, 154, pp.841-853.
- Mendes, J. M. y Woodley, J. D., 2002. Effect of the 1995-1996 bleaching event on polyp tissue depth, growth, reproduction and skeletal band formation in *Montastraea annularis*. *Marine Ecology Progress Series*, 235, pp.93-102.
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K. R. T., Patterson, M. y Witcher, B., 2009. Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 28, pp.925-937.
- Negri, A., Marshall, P. y Heyward, A., 2007. Differing effects of thermal stress on coral fertilization and early embryogenesis in four Indo Pacific species. *Coral Reefs*, 26, pp.759-763.
- Nugues, M. M., Smith, G. W., Hoodonk, R. J., Seabra, M. I. y Bak, R. P. M., 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters*, 7, pp.919-923.
- Omori, M., Fukami, H., Kobinata, H. y Hatta, M., 2001. Significant drop of fertilization of *Acropora* corals in 1999. An after-effect of heavy coral bleaching? *Limnology and Oceanography*, 46, pp.704-706.
- Oren, U., Benayahu, Y., Lubinevsky, H. y Loya, Y., 2001. Colony integration during regeneration in the stony coral *Favia fava*. *Ecology*, 82, pp.802-813.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. y Jackson, J. B. C., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301, pp.955-958.
- Pante, E., King, A. y Dustan, P., 2008. Short-term decline of a Bahamian patch reef coral community: Rainbow Gardens Reef 1991–2004. *Hydrobiologia*, 596, pp.121-132.
- Porter, J. W. y Meier, O. W., 1992. Quantification of loss and change in Floridian reef coral populations. *American Zoologist*, 32, pp.625-640.

- Quan-Young, L. I., 2007. *Respuestas de parámetros biológicos a la competencia por espacio entre macroalgas y el coral Montastraea faveolata (Scleractinia)*. Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur.
- Quan-Young, L. I. y 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. *Limnology and Oceanography*, 51, pp.1159-1166.
- Rasher, D. B. y Hay, M. E., 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 107, pp.9683-9688.
- River, G. F. y Edmunds, P. J., 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261, pp.159-172.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., 2004. *Caracterización del ciclo reproductivo de Pocillopora damicornis (Linnaeus, 1758), en el arrecife de La Entrega, Oaxaca, México*. Licenciatura. Universidad del Mar.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Leyte-Morales, G. E., Chi-Barragan, G. y Tapia-Vazquez, O., 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Marine Biology*, 158, pp.2673-2683.
- Rogers, C. S., Muller, E. M., Spitzack, A. y Miller, J., 2008. The future of coral reefs in the US Virgin Islands: Is *Acropora palmata* more likely to recover than *Montastraea annularis* complex? *International Coral Reef Symposium*, 11, pp.226-230.
- Ruiz-Zárata, M. A., Hernández-Landa, R. C., González-Salas, C., Núñez-Lara, E. y Arias-González, J. E., 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part I: Stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 496, pp.318-337.
- Rylaarsdam, K. W., 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 13, pp.249-260.
- Selig, E. R. y Bruno, J. F., 2010. A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss. *PLoS ONE*, 5, pp.e9278.

- Sudek, M., Aeby, G. S. y Davy, S. K., 2012. Localized bleaching in Hawaii causes tissue loss and a reduction in the number of gametes in *Porites compressa*. *Coral Reefs*, 31, pp.351-355.
- Szmant, A. M., 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 5, pp.43-54.
- Szmant, A. M., 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa* *Marine Ecology Progress Series*, 74, pp.13-25.
- Szmant, A. M. y Gassman, N. J., 1990. The effects of prolonged "bleaching" on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral Reefs*, 8, pp.217-224.
- Szmant, A. M., Weil, E., Miller, M. W. y Colón, D. E., 1997. Hybridization within the species complex of the scleractinian coral *Montastraea annularis*. *Marine Biology*, 129, pp.561-572.
- Szmant-Froelich, A., 1985. The effect of colony size on the reproductive ability of the Caribbean coral *Montastrea annularis*. *International Coral Reef Congress*, 5, pp.295-300.
- Szmant-Froelich, A., Reutter, M. y Riggs, L., 1985. Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): lunar patterns of gametogenesis, embryogenesis and planulation in Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 37, pp.880-892.
- 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, pp.151-168.
- Tomascik, T. y Sander, F., 1987. Effects of eutrophication on reef-building corals. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites*. *Marine Biology*, 94, pp.77-94.
- Torres, J. L., Armstrong, R. A. y Weil, E., 2008. Enhanced ultraviolet radiation can terminate sexual reproduction in the broadcasting coral species *Acropora cervicornis* Lamarck. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358, pp.39-45.

- Van Veghel, M. L. J., 1994. Reproductive characteristics of the polymorphic Caribbean reef building coral *Montastrea annularis*. I . Gametogenesis and spawning behavior. *Marine Ecology Progress Series*, 109, pp.209-219.
- Vermeij, M. J. A. y Sandin, S. A., 2008. Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology*, 89, pp.1994-2004.
- Vermeij, M. J. A., van Moorselaar, I., Engelhard, S., Hörnlein, C., Vonk, S. M. y Visser, P. M., 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE*, 5, pp.e14312.
- Ward, S. y Harrison, P., 2000. Changes in gametogenesis and fecundity of acroporid corals that were exposed to elevated nitrogen and phosphorus during the ENCORE experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 246, pp.179-221.
- Ward, S., Harrison, P. y Hoegh-Gulberg, O., 2002. Coral bleaching reduced reproduction of scleractinian corals and increases their susceptibility to future stress. *International Coral Reef Symposium*, 9, pp.1123-1128.
- Weil, E., Cróquer, A. y Urreiztieta, I., 2009. Yellow band disease compromises the reproductive output of the Caribbean reef-building coral *Montastraea faveolata* (Anthozoa, Scleractinia). *Diseases of Aquatic Organisms*, 87, pp.45-55.
- Wilkinson, C., Nowak, M., Miller, I. y Baker, V., 2013. Status of Caribbean coral reefs in seven countries in 1986. *Marine Pollution Bulletin*, 70, pp.7-9.



**CONCLUSIONES  
GENERALES**

1. Las algas filamentosas de tapete (AFT) respondieron a dos niveles al competir por espacio con el coral *Orbicella annularis*: específico y comunitario. Las respuestas de las AFT se mostraron al evaluarlas en tres zonas: el frente primario (FP; en contacto con el tejido), y el frente secundario (FS) y la retaguardia (RE), las últimas a 3 y 30 cm alejadas del coral, respectivamente.
2. Las respuestas específicas (*i.e.*, plasticidad de caracteres morfológicos de los genets de tres especies rodofitas clonales y coincidencia en una forma de crecimiento, falange) y comunitarias (*i.e.*, relativa alta riqueza de especies (53 taxones) y redundancia funcional de las especies) de las AFT que ocurrieron en el FP pueden favorecer la colonización del tejido coralino y dificultar a *O. annularis* la recuperación del espacio ganado por las AFT.
3. Una composición específica diferente, menor número de especies y pocas especies exclusivas de AFT en el FP, en comparación a las otras dos zonas (FS y RE), sugiere que no todas las especies están homogéneamente adaptadas para resistir los ataques potenciales del tejido coralino y competir exitosamente por espacio con *O. annularis*.
4. Las principales interacciones activas de las AFT con el tejido de *O. annularis* ocurren en el FP, a menos de un centímetro de la frontera de ambos organismos, y más allá de esa interface posiblemente el esqueleto coralino es únicamente un sustrato duro que puede ser colonizado por diferentes ensambles de algas.

5. La remoción de AFT redujo el estrés en *O. annularis*, de acuerdo al incremento del grosor del tejido y la densidad de zooxantelas, y la disminución del índice mitótico de las zooxantelas, en comparación a los valores obtenidos en rametos rodeados de AFT.
6. El tejido de los rametos de *O. annularis* rodeados por AFT (con valores menores en el grosor de tejido, densidad de zooxantelas y Chl *a* cm<sup>-2</sup>, y mayor valor del índice mitótico) fue el más estresado; mientras que el tejido de rametos rodeado por algas coralinas costrosas (ACC) fue el menos estresado.
7. La respuesta de los rametos de *O. annularis* a la remoción de algas a corto (2.5 meses) y largo (7-10 meses) plazo fue similar, probablemente porque el estrés disminuyó antes de evaluarlo a los 2.5 meses, y posteriormente ya no se registrarían cambios en los parámetros medidos.
8. La presencia constante de AFT (con mayor cobertura que las macroalgas y ACC) en el Mar Caribe, junto con el sedimento asociado a los tapetes, constituye una fuente de estrés crónico para el complejo de especies de *O. annularis*, por lo que se esperaría que su cobertura siga disminuyendo si las AFT continúan en contacto con los corales.
9. *Orbicella annularis* tuvo un mayor desarrollo gonadal en rametos con remoción de AFT a largo y corto plazo (T1 y T2, respectivamente), tanto en el diámetro máximo de huevos (DMH) como en el porcentaje de las fases reproductivas (PFR).

10. La respuesta de los rametos con ACC (T4), con similar DMH y PFR que los rametos con AFT (T3), fue inesperada, ya que esos mismos rametos reflejaron el menor estrés cuando éste se evaluó a través del grosor de tejido, clorofila  $a$   $\text{cm}^{-2}$ , densidad de zooxantelas e índice mitótico.
11. Los rametos con remoción de AFT por largo plazo y aquellos con presencia constante de AFT tuvieron el menor y mayor estrés reproductivo, respectivamente. En consecuencia, las algas se suman a la serie de estresores que afectan la reproducción sexual de los corales hermatípicos.
12. Tomando en cuenta que las poblaciones de *O. annularis* están disminuyendo, que diversos estresores están afectando la reproducción sexual de las colonias existentes y que su reclutamiento es casi inexistente, el escenario futuro para *O. annularis* en el Caribe es preocupante.

**LITERATURA CITADA**

**EN LA INTRODUCCIÓN GENERAL**

- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côte, I. M. y Watkinson, A. R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, pp.3019-3025.
- Aronson, R. B. y Precht, W. F., 2006. Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 25, pp.441-450.
- Barott, K., Smith, J., Dinsdale, E., Hatay, M., Sandin, S. y Rohwer, F., 2009. Hyperspectral and physiological analyses of coral-algal interactions. *PLoS ONE*, 4, pp.11e8043.
- Barott, K., Williams, G., Vermeij, M., Harris, J., Smith, J., Rohwer, F. y Sandin, S., 2012. Natural history of coral-algae competition across a gradient of human activity in the Line Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 460, pp. 1-12 .
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. y Diaz-Pulido, G. A., 2008a. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46, pp.25-63.
- Birrell, C. L., McCook, L. J., Willis, B. L. y Harrington, L., 2008b. Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 362, pp.129-137.
- Box, S. J. y Mumby, P. J., 2007. Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology-Progress Series*, 342, pp.139-149.
- Budd, A. F., Fukami, H., Smith, N. D. y Knowlton, N., 2012. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166, pp.465-529.
- Cetz-Navarro, N. P., Espinoza-Avalos, J., Hernández-Arana, H. A. y Carricart-Ganivet, J. P., 2013. Biological responses of the coral *Montastraea annularis* to the removal of filamentous turf algae. *PLoS ONE*, 8, pp.e54810.
- Chadwick, N. E. y Morrow, K. M. 2011. Competition among sessile organisms on coral reefs. En: Z. Dubinsky and N. Stambler, ed. *Coral reefs: An ecosystem in transition*. Netherlands: Springer.
- Charrier, B., Le Bail, A. y de Reviers, B., 2012. Plant Proteus: brown algal morphological plasticity and underlying developmental mechanisms. *Trends in Plant Science*, 17, pp.468-477.

- Chu, S., Zhang, Q., Liu, S., Zhang, S., Tang, Y., Lu, Z. y Yu, Y., 2011. Trade-off between vegetative regeneration and sexual reproduction of *Sargassum thunbergii*. *Hydrobiologia*, 678, pp.127-135.
- Collado-Vides, L., 2002. Morphological plasticity of *Caulerpa prolifera* (Caulerpales, Chlorophyta) in relation to growth form in a coral reef lagoon. *Botanica Marina*, 45, pp.123-129.
- De Senerpont Domis, L. N., Famà, P., Bartlett, A. J., Prud'homme van reine, W. F., Espinosa, C. A. y Trono, G. C., 2003. Defining taxon boundaries in members of the morphologically and genetically plastic genes *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 39, pp.1019-1037.
- Diaz-Pulido, G. y McCook, L. J., 2004. Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs*, 23, pp.225-233.
- Diaz-Pulido, G., Villamil, L. y Almanza, V., 2007. Herbivory effects on the morphology of the brown alga *Padina boergesenii* (Phaeophyta). *Phycologia*, 46, pp.131-136.
- Edmunds, P., Ross, C. y Didden, C., 2011. High, but localized recruitment of *Montastraea annularis* complex in St. John, United States Virgin Islands. *Coral Reefs*, 30, pp.123-130.
- Fong, P. y Paul, V. J. 2011. Coral Reef Algae. En: Z. Dubinsky and N. Stambler, ed. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands.
- Fordyce, J. A., 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209, pp.2377-2383.
- Foster, N. L., Box, S. J. y Mumby, P. J., 2008. Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the reef-building coral *Montastraea annularis*. *Marine Ecology-Progress Series*, 367, pp.143-152.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A. y Watkinson, A. R., 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301, pp.958-960.
- Gerard, V. A. y Mann, K. H., 1979. Growth and production of *Laminaria longicuris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. *Journal of Phycology*, 15, pp.33-41.

- Graham, M. H., Vasquez, J. A. y Buschmann, A. H., 2007. Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: From ecotypes to ecosystems. *Oceanography and Marine Biology*, Vol 45, 45, pp.39-88.
- Harrington, L., Fabricius, K., De'Ath, G. y Negri, A., 2004. Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85, pp.3428-3437.
- Harrison, P. L. y Wallace, C. C. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. En: Z. Dubinsky, ed. *Coral Reefs (Ecosystems of the World; 25)*. New York: Elsevier.
- Hauri, C., Fabricius, K. E., Schaffelke, B. y Humphrey, C., 2010. Chemical and physical environmental conditions underneath mat- and canopy-forming macroalgae, and their effects on understorey corals. *PLoS ONE*, 5, pp.e12685.
- Hay, M. E., 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology*, 62, pp.739-750.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A. y Hatzitolos, M. E., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, pp.1737-1742.
- Hughes, T. P., 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, pp.1547-1551.
- Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., Moltschanowskyj, N., Pratchett, M. S., Steneck, R. S. y Willis, B., 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17, pp.360-365.
- Jompa, J. y McCook, L. J., 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271, pp.25-39.
- Kramer, P. A., 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western Atlantic: Results of the AGRRA program (1997-2000). *Atoll Research Bulletin*, 496, pp.1-57.



- Kuffner, I. B., Walters, L. J., Becerro, M. A., Paul, V. J., Ritson-Williams, R. y Beach, K. S., 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology-Progress Series*, 323, pp.107-117.
- Lee, S. C., 2006. Habitat complexity and consumer-mediated positive feedbacks on a Caribbean coral reef. *Oikos*, 112, pp.442-447.
- Lirman, D., 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19, pp.392-399.
- McClanahan, T. R., Huntington, B. E. y Cokos, B., 2011. Coral responses to macroalgal reduction and fisheries closure on Caribbean patch reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 437, pp.89-102.
- McCook, L. J., Jompa, J. y Diaz-Pulido, G., 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19, pp.400-417.
- Miller, J., Muller, E., Rogers, C., Waara, R., Atkinson, A., Whelan, K. R. T., Patterson, M. y Witcher, B., 2009. Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60% decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 28, pp.925-937.
- Nugues, M. M. y Bak, R. P. M., 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, pp.75-86.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R. y Jackson, J. B. C., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301, pp.955-958.
- Quan-Young, L. I., 2007. *Respuestas de parámetros biológicos a la competencia por espacio entre macroalgas y el coral Montastraea faveolata (Scleractinia)*. Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur.
- Quan-Young, L. I. y 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. *Limnology and Oceanography*, 51, pp.1159-1166.
- Rasher, D. B. y Hay, M. E., 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 107, pp.9683-9688.
- Rasher, D. B., Stout, E. P., Engel, S., Kubanek, J. y Hay, M. E., 2011. Macroalgal terpenes function as allelopathic agents against reef corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, pp.17726-17731.
- Reis, R. P. y Yoneshigue-Valentin, Y., 2000. Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in three populations from Rio de Janeiro State, Brazil. *Botanica Marina*, 43, pp.299-304.
- Riegl, B., Manfrino, C., Hermoyian, C., Brandt, M. y Hoshino, K., 2003. Assessment of the coral reefs of the Turks and Caicos Islands (Part 1: Stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 496, pp.460-479.
- Rogers, C. S., Muller, E. M., Spitzack, A. y Miller, J., 2008. The future of coral reefs in the US Virgin Islands: Is *Acropora palmata* more likely to recover than *Montastraea annularis* complex? *International Coral Reef Symposium*, 11, pp.226-230.
- Roy, R. E., 2004. Akumal's reefs: Stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *Revista de Biología Tropical*, 52, pp.869-881.
- Ruiz-Zárate, M. A., Hernández-Landa, R. C., González-Salas, C., Núñez-Lara, E. y Arias-González, J. E., 2003. Condition of coral reef ecosystems in central-southern Quintana Roo, Mexico (Part I: Stony corals and algae). *Atoll Research Bulletin*, 496, pp.318-337.
- Santelices, B., 2004. A comparison of ecological responses among asexual (unitary) clonal and coalescing macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300, pp.31-64.
- Smith, J. E., Shaw, M., Edwards, R. A., Obura, D., Pantos, O., Sala, E., Sandin, S. A., Smriga, S., Hatay, M. y Rohwer, F. L., 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters*, 9, pp.835-845.

- Spurkland, T. y Iken, K., 2011. Salinity and irradiance effects on growth and maximum photosynthetic quantum yield in subarctic *Saccharina latissima* (Laminariales, Laminariaceae). *Botanica Marina*, 54, pp.355-365.
- Steneck, R. S. y Dethier, M. N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69, pp.476-498.
- Szmant, A. M., 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa* *Marine Ecology Progress Series*, 74, pp.13-25.
- 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, pp.151-168.
- Titlyanov, E. A., Yakovleva, I. M. y Titlyanova, T. V., 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342, pp.282-291.
- Varela-Alvarez, E., Garreta, A. G., Lluch, J. R., Soler, N. S., Serrao, E. A. y Siguan, M. A. R., 2012. Mediterranean species of *Caulerpa* are polyploid with smaller genomes in the invasive ones. *PLoS ONE*, 7, pp. e47728.
- Venera-Ponton, D. E., Diaz-Pulido, G., McCook, L. J. y Rangel-Campo, A., 2011. Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*, 421, pp.109-115.
- Vermeij, M. J. A. y Sandin, S. A., 2008. Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology*, 89, pp.1994-2004.
- Vermeij, M. J. A., van Moorselaar, I., Engelhard, S., Hörnlein, C., Vonk, S. M. y Visser, P. M., 2010. The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PLoS ONE*, 5, pp.e14312.
- Wangpraseurt, D., Weber, M., Røy, H., Polerecky, L., de Beer, D., Suharsono y Nugues, M. M., 2012. In situ oxygen dynamics in coral-algal interactions. *PLoS ONE*, 7, pp.e31192.
- Wheeler, P. A. y North, W. J., 1980. Effect of nitrogen supply on nitrogen content and growth rate of juvenile *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) sporophytes. *Journal of Phycology*, 16, pp.557-582.

Yñiguez, A., McManus, J. y Collado-Vides, L., 2010. Capturing the dynamics in benthic structures: environmental effects on morphology in the macroalgal genera *Halimeda* and *Dictyota*. *Marine Ecology Progress Series*, 411, pp.17-32.