

Arrecife Alacranes del Golfo de México: Distribución interanual de invertebrados sésiles y macroalgas

Alacranes Reef of the Gulf of Mexico: Interannual distribution of sessile invertebrates and macroalgae

Daniel Torruco^{1*} y Martha Alicia González-Solis¹

¹Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional-Unidad Mérida, Km 6 carretera antigua a Progreso, CP 97310 Cordemex, Mérida, Yucatán, México

*Autor corresponsal: dantor@cinvestav.mx

Abstract. - The Alacranes Reef, with an area of approximately 300 km², is one of the largest oceanic reef systems in Mexico. Its lagoon represents one of the most heterogeneous environments, hosting a wide variety of biotopes and likely exhibiting the highest spatial variability, which results in marked differences in faunal and floristic composition. Under this perspective, some processes were determined as a reference for conservation, management, surveillance, and exploitation of differential resources according to each lagoon area. Thirty-five sampling sites were selected, dividing the lagoon into three sectors: north, center, and south, in two periods (2015 and 2017), using a non-extractive methodology (Phototranscets). A coverage matrix was prepared where the most common community parameters were calculated to obtain a robust descriptive quantitative synthesis. Species richness was 58, and the diversity was 4.44 bits·ind⁻¹. The brown alga *Lobophora variegata* was the most dominant species, followed closely by the hard coral *Montastraea cavernosa*. Site similarity, assessed using the Bray-Curtis index, allowed the identification of distinct areas within the lagoon. The spatial distribution revealed by principal coordinates analysis (PCoA) showed that most sites were grouped near the center of the ordination, whereas several sites remained isolated or occurred in pairs, indicating differences in community composition. Given the oceanic influence on the lagoon, no significant differences in community composition were detected between the two sampling periods. However, wind forcing emerged as a key factor in understanding the lagoon's spatial dynamics. The results identified areas with marked ecological differences, which may contribute to the development of differentiated and adaptive management strategies.

Key words: Invertebrate distribution, macroalgae, reef lagoon, Alacranes Reef, Gulf of Mexico

Resumen. - El Arrecife Alacranes, con una superficie aproximada de 300 km², es uno de los sistemas arrecifales oceánicos más grandes de México. Su laguna arrecifal constituye uno de los ambientes más heterogéneos, albergando una amplia variedad de biotopos y presentando probablemente la mayor variabilidad espacial, lo que se traduce en marcadas diferencias en la composición faunística y florística. Bajo esta perspectiva se identificaron ciertos procesos como referencia para la conservación, manejo, vigilancia, y aprovechamiento de recursos, considerando las diferencias propias de cada área de la laguna. Se seleccionaron 35 sitios de muestreo, dividiendo la laguna en tres sectores: norte, centro y sur en dos periodos (2015 y 2017), con metodología no extractiva (fototranssectos). Se elaboró una matriz de cobertura donde fueron calculados los parámetros comunitarios más comunes con el propósito de obtener una síntesis cuantitativa descriptiva robusta. Se obtuvo que la riqueza de especies fue de 58 y la diversidad de 4,44 bits·ind⁻¹. El alga parda *Lobophora variegata*, fue la especie más dominante, seguida por el coral duro *Montastraea cavernosa*. La similitud entre los sitios, determinada mediante el índice de Bray-Curtis, permitió identificar áreas específicas dentro de la laguna. En la distribución espacial revelada por el análisis de coordenadas principales, las especies se agruparon cerca del centro de los ejes, aunque muchas permanecieron aisladas o formando pares. Debido a su carácter oceánico, no se observaron diferencias bióticas significativas entre ambos periodos de estudio. Sin embargo, la influencia del viento resultó determinante para comprender la dinámica lagunar. Los resultados obtenidos evidencian áreas con marcadas diferencias ecológicas, lo que puede sustentar propuestas de manejo diferenciadas y adaptativas.

Palabras clave: Distribución de invertebrados, macroalgas, laguna arrecifal, Arrecife Alacranes, Golfo de México

Información del artículo

Recibido: 05/03/2024

Aceptado: 09/07/2025

Editor responsable: Pilar Muñoz Muga

La revisión por pares es responsabilidad del equipo editorial RBMO-UV y en modalidad doble ciego

Cómo citar en estilo RBMO

Torruco D & MA González-Solis. 2025. Arrecife Alacranes del Golfo de México: Distribución interanual de invertebrados sésiles y macroalgas. Revista de Biología Marina y Oceanografía 60(2): 86-97. <<https://doi.org/10.22370/rbmo.2025.60.2.5821>>

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos someros son una de las comunidades más diversas del planeta y la más diversa del medio marino; ocupan menos de 1% del fondo del océano, pero son habitadas por el 25% de todas las especies marinas existentes en la actualidad (Zlatarski 2017, NOAA 2022). Son sistemas tropicales con altas temperaturas 18-28 °C, rodeados de aguas claras oligotróficas someras y una salinidad de 35 (Wusinich-Mendez & Trappe 2007, Toonen *et al.* 2016). Este arrecife lo componen principalmente corales hermatípicos que se elevan desde el fondo hacia



la superficie. Por sus dimensiones y estructura física, predominan en el ambiente originando un mesocosmos tridimensional. La fauna y flora que habitan en el sistema arrecifal, son de alta biodiversidad y presentan adaptaciones específicas, prevaleciendo una mayor sensibilidad frente a la exposición a diferentes agentes externos (Torruco *et al.* 2019, Randazzo-Eisemann & Garza-Pérez 2023). Además de la alta diversidad estas comunidades marinas son muy productivas y juegan un rol importante como hábitat de un área para la protección del 10 al 20% de las pesquerías del mundo ((Burke *et al.* 2011).

El Arrecife Alacranes es el mayor y más complejo de los arrecifes oceánicos del Golfo de México y forma parte de la serie de arrecifes que yacen a lo largo del borde de la Sonda de Campeche. Es un área marina protegida con el estatus de Parque Marino (DOF 1994)¹, estudiado bajo diferentes aspectos, desde naufragios, ecología, biología, incluso sociología y paleontología (Kornicker *et al.* 1959, Fosberg 1962, Folk & Robles 1964, Logan 1969, Torruco *et al.* 1993), destacando la importancia que tiene para México en relación con sus recursos naturales, conservación, e incluso con la delimitación del mar territorial y consecuentemente su soberanía (Smith 1976, Martínez 1989).

En el sistema coralino, es imprescindible conocer sus características ecológicas, así como las comunidades que lo componen, ya que esto permite evaluar la estabilidad del ecosistema y reconocer las respuestas que presenta frente a distintas perturbaciones. El efecto más evidente de las perturbaciones naturales y antropogénicas en los sistemas coralinos es la mortalidad de los corales. Sin embargo, cuando el daño no es masivo, puede ocurrir un recambio de especies, en el cual otros corales u organismos bentónicos, como algas calcáreas o macroalgas frondosas, colonizan el espacio previamente ocupado por las especies originales, dando lugar al denominado cambio de fase (Dudgeon *et al.* 2010, Chuc-Contreras *et al.* 2011, González & Torruco 2023).

En consecuencia, las funciones del ecosistema arrecifal se ven afectadas, ya que los corales que sustituyen a las especies originales no siempre son igualmente eficientes en la producción de carbonato, la generación de sedimentos o arenas y, especialmente, en la provisión de refugio para otras especies. Por lo tanto, aunque exista coral vivo, los servicios ecosistémicos no son equivalentes (Crabbe 2010, Duran *et al.* 2018, Le Hénaff *et al.* 2023). Además, la mayoría de los servicios ecosistémicos de los arrecifes están interrelacionados o se originan a partir de diversas características ecológicas, particularmente la alta biodiversidad, riqueza y biomasa de las especies que los conforman (Pellowe *et al.* 2023).

Cuando las condiciones ambientales cambian, especialmente de forma súbita y sin permitir un tiempo adecuado de aclimatación, los corales pueden verse sometidos a estrés, lo que puede desencadenar enfermedades e incluso mortalidad masiva (González & Torruco 2023). Aunque la incorporación de nuevos registros mejora la interpretación de las tendencias ecológicas, el estado degradado de los arrecifes de coral y las proyecciones erróneas sobre su recuperación en un entorno cambiante indican que la única forma de comprender estos sistemas es mediante la conexión entre los procesos ecológicos y los patrones de cambio que generan (Edmunds 2024).

Por consiguiente, el objetivo de esta investigación fue identificar y caracterizar las diferencias en algunos procesos ecológicos entre las distintas zonas del arrecife, con énfasis en la composición y estructura de la comunidad lagunar del Arrecife Alacranes. Asimismo, se buscó identificar las especies relevantes y dominantes en la comunidad, evaluar la existencia de un recambio de especies entre las diferentes zonas del arrecife y determinar si la composición de la comunidad presentó variaciones entre los dos periodos de estudio. Los resultados obtenidos permitirán identificar áreas con características ecológicas diferenciadas y contribuirán al planteamiento de estrategias de conservación y manejo adaptativas, incluyendo posibles esquemas diferenciados de vigilancia y aprovechamiento de los recursos naturales dentro del área protegida.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y ANTECEDENTES ECOLÓGICOS

El Arrecife Alacranes constituye una plataforma de aproximadamente 300 km², que se eleva unos 50 m sobre el fondo marino. Su estructura fisiográfica, de forma semicircular, presenta elementos bien diferenciados: márgenes arrecifales, una laguna interior y cinco islas arenosas. Asimismo, distingue dos secciones: barlovento y sotavento, así como cuatro áreas principales: Laguna Sur, Laguna Central, Laguna Norte y la cresta arrecifal que bordea el sistema (Torruco *et al.* 2019).

El arrecife se ubica geográficamente en los 22°23'N y 89°41'O, a 135 km de la costa del puerto de Progreso, en la plataforma de Yucatán, México. Presenta una forma de atolón con orientación hacia el noroeste, influenciada en parte por los vientos y las fuertes corrientes del oeste (Fig. 1). Las aguas circundantes alcanzan profundidades de hasta 52 m, mientras que la profundidad máxima de la laguna es de 20 m en su posición norte (Bonet 1967, Rezak *et al.* 1985). El fondo de la laguna contiene numerosos parches arrecifales que le otorgan un patrón reticular (Farrell *et al.* 1983).

¹DOF 06/06/1994. DECRETO por el cual se declara como área natural protegida, con carácter de Parque Marino Nacional la zona conocida como Arrecife Alacranes, ubicada frente a las costas del municipio de Progreso, del Estado de Yucatán. Diario Oficial de la Federación, Ciudad de México. <https://www.diariooficial.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4700966&fecha=06/06/1994>

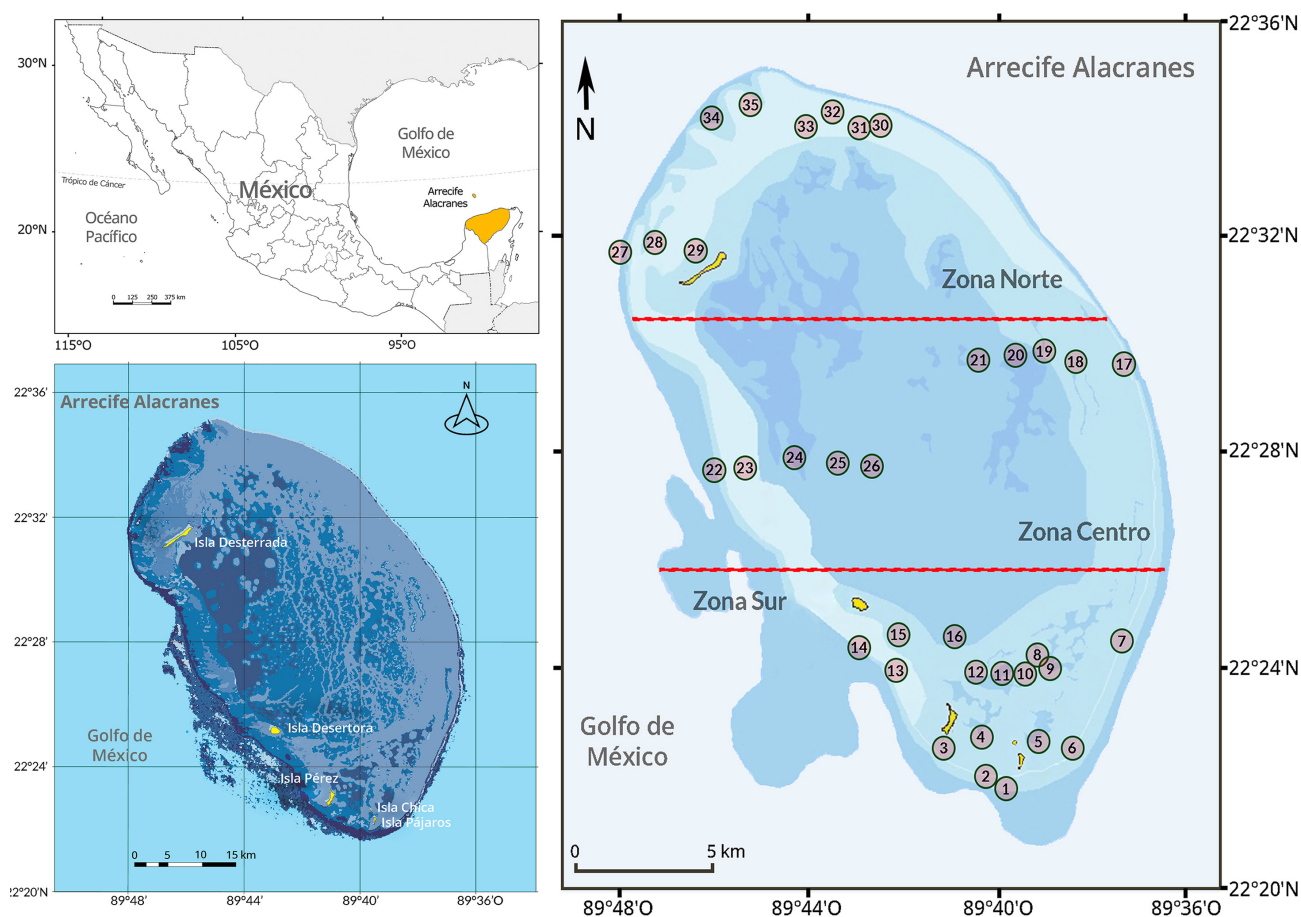


Figura 1. Sitios de muestreo (1-35) distribuidos en tres zonas (norte, central y sur) de la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México. Los sitios se distribuyeron en 16 estaciones en la zona sur, 10 en la zona central y 9 en la zona norte / Sampling sites (1-35) distributed across three zones (north, central, and south) of the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico. The sites comprised 16 stations in the southern zone, 10 in the central zone, and 9 in the northern zone

En el borde de sotavento del arrecife se localizan cinco islas arenosas (cayos), cuyas formas y dimensiones pueden variar hasta decenas de metros en periodos cortos de tiempo (Kornicker *et al.* 1959). Estas islas son: isla Pájaros o Blanca, isla Chica, isla Pérez, isla Muertos o Desertora e isla Desterrada o Desaparecida. El área total de las cinco islas es de 530.407 m² (Logan 1969). Todos los cayos del sector son de baja elevación, con una altura máxima de 3-4 m.

De acuerdo con algunas investigaciones, el patrón de corrientes y el aporte de nutrientes para el Arrecife Alacranes provienen del proceso de surgencia que se origina en el extremo oriental de la plataforma yucateca (Folk & Robles 1964, Miron *et al.* 2017). La corriente del Caribe al atravesar el estrecho de Yucatán y ascender sobre la plataforma, aporta elevados niveles de nutrientes y, por ende, favorece una alta productividad (Mumby 2009, Kessing 2014). Esto propicia la presencia de pesquerías comerciales de langosta *Panulirus argus* (Latreille, 1804)

y de meros (*Epinephelus* spp.) (Rodríguez-Zaragoza *et al.* 2016). En la laguna arrecifal son frecuentes los pastos marinos de *Thalassia testudinum* K.D. Köening, 1805, así como diversas macroalgas. Las islas constituyen sitios importantes de anidación para la tortuga verde *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758). Asimismo, el arrecife es considerado una de las zonas de reproducción más relevantes a nivel mundial para el ave *Sula dactylatra* Lesson, 1831, por lo que se reconoce como un área clave para la conservación de aves marinas (AIDA 2014).

En este estudio, como antecedente comparativo fue considerado el Programa de Conservación y Manejo del Arrecife (CONANP 2006), el cual reportó, entre otros taxa, 116 especies de aves, 136 peces, 24 especies de condrictios y 34 especies de corales, así como el estudio de Favoretto *et al.* (2020), quienes registraron 67 taxa de invertebrados: 23 esponjas, 21 corales masivos, 10 corales blandos, 6 corales digitados, 2 corales ramificados y 5 anémonas.

MUESTREO

El muestreo se llevó a cabo en dos periodos: 2015 y 2017. El complejo arrecifal fue dividido en tres áreas: norte, centro y sur (Fig. 1). Se establecieron 35 estaciones, georreferenciadas mediante un GPS (Garmin inReach Explorer+). Debido a su accesibilidad, los sitios se distribuyeron de la siguiente manera: 16 en la zona sur, 10 en la zona central y 9 en la zona norte. Las coordenadas geográficas de cada sitio de muestreo se presentan en la Tabla 1.

En cada estación se establecieron dos transectos aleatorios de 20 m (Bohnsack 1979, González-Solis *et al.* 2017), utilizando una cinta de polipropileno graduada cada 0,5 m. Cada transecto estuvo constituido por 37 fotografías, tomadas alternativamente a ambos lados de cada marca de la línea guía, con un área de cobertura de 1.904 cm² por fotografía (56 × 34 cm) (Leujak & Osmond 2007). Las fotografías fueron obtenidas con una cámara submarina Nikonos® V, posicionada a 80 cm de altura y perpendicular al fondo. En total, se analizaron 1.400 fotografías, correspondientes a un área total de 266,56 m². Para estimar la cobertura de las especies, a cada imagen se le sobrepuso una rejilla con divisiones de 10 cm². De manera paralela a los transectos fotográficos, se realizó una recolección selectiva de especies, con base en las fotointerpretaciones, con el fin de realizar su identificación taxonómica mediante literatura especializada (*e.g.*, Bayer 1961, Huerta & Garza-Barrientos 1980, Littler *et al.* 1989, Humann & Deloach 1992, 2002; Sánchez *et al.* 1998, Herrera-Moreno & Betancourt-Fernández 2002, Cairns & Kitahara 2012, Carballo *et al.* 2014, González-Solis *et al.* 2018).

ANÁLISIS DE DATOS

Con el propósito de determinar si existían diferencias en la cobertura registrada entre los dos periodos de muestreo (2015 y 2017), se realizó un análisis de varianza (ANDEVA). No se detectaron diferencias significativas entre ambos periodos ($F_{(2,35)} = 1,16$; $P > 0,05$). Por lo tanto, las matrices de cobertura correspondientes a ambos periodos fueron integradas en una sola matriz, a partir de la cual se calcularon los principales parámetros comunitarios, con el propósito de obtener una síntesis cuantitativa de la estructura de la comunidad. La dominancia se determinó mediante el índice del valor de importancia (Orlói 1990). La diversidad biológica se cuantificó utilizando el índice de Shannon-Wiener (Magurran 1988). Las localidades fueron clasificadas mediante el índice de similitud de Bray-Curtis, usando el criterio flexible (Lance & Williams 1966) con un valor $\beta = 0,25$ (Pielou 1984). Para analizar la distribución espacial de las especies se utilizó un análisis de coordenadas principales (Orlói 1978).

RESULTADOS

El sustrato inerte no vivo tiene el mayor porcentaje de cobertura (~73%) y solo en tres localidades la cobertura viva supera al sustrato inerte, esta situación fue evidente sobre todo en la parte sur de la laguna (Fig. 2). De manera general la tendencia es un descenso en la cobertura viva del sur hacia el norte y consecuentemente un aumento del sustrato no vivo en esa dirección.

Tabla 1. Ubicación geográfica de los 35 sitios de muestreo distribuidos en las zonas sur, centro y norte de la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México, indicando las coordenadas de latitud norte y longitud oeste de cada estación / Geographic location of the 35 sampling sites distributed across the southern, central, and northern zones of the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico, showing the north latitude and west longitude coordinates for each station

Zona	Nº de sitio	Coordenadas		Zona	Nº de sitio	Coordenadas		Zona	Nº de sitio	Coordenadas	
		Latitud Norte	Longitud Oeste			Latitud Norte	Longitud Oeste			Latitud Norte	Longitud Oeste
Sur	1	22°21'40,85"	89°39'50,92"	Centro	17	22°29'37,14"	89°37'20,67"	Norte	27	22°31'40,08"	89°48'00,61"
	2	22°22'02,48"	89°40'14,40"		18	22°29'38,95"	89°38'19,74"		28	22°31'50,53"	89°47'16,01"
	3	22°22'33,34"	89°41'12,16"		19	22°29'49,97"	89°38'59,96"		29	22°31'42,17"	89°46'25,54"
	4	22°22'41,45"	89°40'22,01"		20	22°29'46,19"	89°39'37,87"		30	22°34'10,06"	89°42'28,49"
	5	22°22'37,47"	89°39'19,36"		21	22°29'40,24"	89°40'12,06"		31	22°34'03,33"	89°42'54,86"
	6	22°22'30,79"	89°38'26,82"		22	22°27'39,48"	89°46'02,42"		32	22°34'28,51"	89°43'29,72"
	7	22°24'32,41"	89°37'22,31"		23	22°27'41,74"	89°45'06,93"		33	22°34'05,86"	89°44'01,72"
	8	22°24'14,75"	89°39'07,61"		24	22°27'53,41"	89°44'16,36"		34	22°34'18,85"	89°46'04,73"
	9	22°23'58,67"	89°38'50,82"		25	22°27'48,53"	89°43'25,59"		35	22°34'38,16"	89°45'15,25"
	10	22°23'54,70"	89°39'26,75"		26	22°27'44,40"	89°42'38,73"				
	11	22°23'53,62"	89°39'54,37"								
	12	22°23'53,65"	89°40'29,60"								
	13	22°23'56,35"	89°42'22,01"								
	14	22°24'21,49"	89°43'12,46"								
	15	22°24'37,26"	89°42'05,72"								
	16	22°24'36,38"	89°40'56,83"								

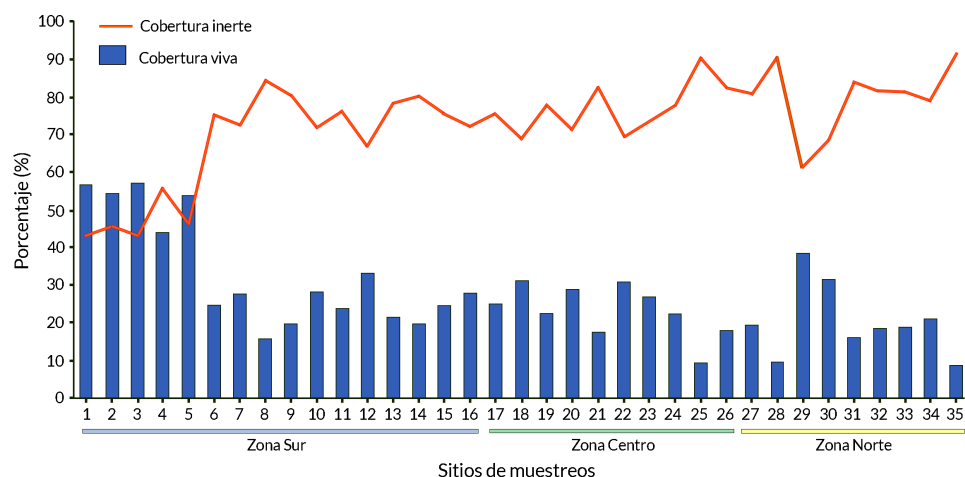


Figura 2. Porcentajes de cobertura viva (barras) y cobertura inerte (línea) registrados en los 35 sitios de muestreo distribuidos en las zonas sur, centro y norte de la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México / Percentage of live cover (blue bars) and inert cover (red line) recorded at the 35 sampling sites distributed across the southern, central, and northern zones of the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico

Con relación a los organismos recolectados, se registraron 18 corales duros, 9 corales blandos, 2 hidrozoarios, 18 esponjas y 11 macroalgas, dando un total de 58 especies. La composición de estos grupos se presenta en la Tabla 2, donde también se incluyen los valores reportados en el Programa de Conservación y Manejo del Arrecife (CONANP 2006).

Tabla 2. Número de especies registradas por grupo taxonómico en el censo reportado por el Programa de Manejo del Arrecife Alacranes (CONANP 2006) y en el presente estudio / Number of species recorded by taxonomic group in the Alacranes Reef Management Program census (CONANP 2006) and in the present study

Grupo taxonómico	Número de especies (n)	
	Censo reportado por el Programa de Manejo del arrecife Alacranes (CONANP 2006)	Este trabajo
Algas	186	11
Esponjas	2	18
Hidrozoarios	2	2
Corales duros	27	18
Corales blandos	8	9
Total	225	58

La dominancia (IVI) de las especies mostró que el porcentaje de dominancia del alga parda *Lobophora variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley ex EC Oliveira 1977 fue mayor que la del coral duro *Montastraea cavernosa* Linnaeus, 1767 que fue la segunda en dominancia, la tercera especie fue el alga parda *Stypopodium zonale* (J.V.Lamouroux) Papenfuss 1940, todas ellas con una dominancia mayor al 5% (Tabla 3).

La riqueza de especies en el Arrecife Alacranes en la mayoría de los sitios fue entre 15 y 20 especies, alcanzando en la zona sur hasta 40 especies (Fig. 3). La diversidad fue desde 1 a 4,3 bits·ind⁻¹, siendo la zona norte la más diversa.

El análisis de similitud basado en el índice de Bray-Curtis permitió identificar siete agrupamientos de estaciones dentro del Arrecife Alacranes (Fig. 4). El primer agrupamiento estuvo conformado por dos estaciones del área norte. El segundo fue el más numeroso e incluyó 11 estaciones distribuidas a lo largo de las tres áreas del arrecife. Sin embargo, a niveles de similitud más bajos, algunas de estas estaciones mostraron una mayor asociación con sitios pertenecientes a su misma área o a áreas contiguas, como ocurrió con las estaciones 8, 12 y 18. El tercer agrupamiento estuvo conformado por dos estaciones, una perteneciente al área central y otra al área norte. El cuarto incluyó cinco estaciones, principalmente correspondientes al área central; no obstante, la estación 28, ubicada en el área sur, se incorporó a este agrupamiento. El quinto agrupamiento estuvo constituido por ocho estaciones y presentó una asociación que correspondió exclusivamente al área sur. El sexto agrupamiento incluyó cinco estaciones, cuatro de ellas pertenecientes al área sur y una, la estación 29, al área norte. Finalmente, el séptimo agrupamiento estuvo conformado por dos estaciones, una del área sur y otra del área norte (Fig. 4).

Tabla 3. Especies registradas en la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México, agrupadas por categoría taxonómica (corales duros, corales blandos, hidrozoarios, esponjas y macroalgas), indicando el número asignado a cada especie y su valor de dominancia estimado mediante el índice de valor de importancia (IVI). Se resalta el valor máximo de IVI en cada grupo taxonómico / Species recorded in the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico, grouped by taxonomic category (hard corals, soft corals, hydrozoans, sponges, and macroalgae), indicating the number assigned to each species and their dominance value estimated through the Importance Value Index (IVI). The highest IVI value in each taxonomic group is highlighted

Grupo	No.	Especie	IVI (%)	Grupo	No.	Especie	IVI (%)
Corales duros	1	<i>Acropora prolifera</i> (Lamarck, 1816)	0,828	Esponjas	30	<i>Agelas schmidtii</i> Wilson, 1902	0,519
	2	<i>Agaricia agaricites</i> (Linnaeus, 1758)	1,204		31	<i>Neopetrosia carbonaria</i> (Lamarck, 1814)	0,711
	3	<i>Agaricia tenuifolia</i> Dana, 1846	0,779		32	<i>Callyspongia</i> (<i>Cladochalina</i>) <i>aculeata</i> (Linnaeus, 1759)	0,301
	4	<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)	1,077		33	<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt, 1862	0,760
	5	<i>Dichocoenia stokesii</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	0,700		34	<i>Haliciona</i> (<i>Reniera</i>) <i>tubifera</i> (George & Wilson, 1919)	1,236
	6	<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758)	1,475		35	<i>Amphimedon nodosa</i> (Linnaeus, 1759)	0,798
	7	<i>Pseudodiploria strigosa</i> (Dana, 1846)	1,978		36	<i>Ectyoplasia ferox</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864)	0,896
	8	<i>Eusmilia fastigiata</i> (Pallas, 1766)	0,632		37	<i>Ianthella</i> sp. Gray, 1869	0,625
	9	<i>Isophyllia sinuosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	1,344		38	<i>Ircinia</i> sp. Nardo, 1833	0,591
	10	<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)	0,290		39	<i>Ircinia strobilina</i> (Lamarck, 1816)	0,772
	11	<i>Orbicella annularis</i> (Ellis & Solander, 1786)	4,418		40	<i>Mycale laevis</i> (Carter, 1882)	0,881
	12	<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1767)	7,698		41	<i>Monanchora arbuscula</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864)	0,647
	13	<i>Mycetophyllia aliciae</i> Wells, 1973	0,670		42	<i>Callyspongia</i> (<i>Cladochalina</i>) <i>plicifera</i> (Lamarck, 1814)	0,824
	14	<i>Porites astreoides</i> Lamarck, 1816	1,359		43	<i>Dasycladus</i> sp. C. Agardh, 1828	0,850
	15	<i>Porites furcata</i> Lamarck, 1816	1,020		44	<i>Aphysina fistularis</i> (Linnaeus, 1759)	0,565
	16	<i>Porites porites</i> (Pallas, 1766)	1,031		45	<i>Aphysina archeri</i> (Higgin, 1875)	0,602
	17	<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis & Salander, 1786)	4,008		46	<i>Xestospongia muta</i> (Schmidt, 1870)	0,874
	18	<i>Stephanocoenia intersepta</i> (Esper, 1795)	0,377		47	<i>Cliothosa delitrix</i> (Pang, 1973)	1,397
Corales blandos	19	<i>Briareum asbestinum</i> (Pallas, 1766)	0,264	Macroalgas	48	<i>Caulerpa sertularioides</i> (S.G.Gmelin) M.Howe 1905	0,689
	20	<i>Eunicea mammosa</i> Lamouroux, 1816	0,467		49	<i>Jania adhaerens</i> J.V.Lamouroux 1816	1,062
	21	<i>Gorgonia flabellum</i> Linnaeus, 1758	2,822		50	<i>Dictyota</i> sp. J.V.Lamouroux 1809	3,494
	22	<i>Muricea muricata</i> (Pallas, 1766)	1,350		51	<i>Centroceras clavulatum</i> (C.Agardh) Montagne 1846	1,787
	23	<i>Eunicea flexuosa</i> (Lamouroux, 1821)	0,686		52	<i>Halimeda incrassata</i> (J.Ellis) J.V.Lamouroux 1816	2,886
	24	<i>Plexaurella grisea</i> (Lamarck, 1815)	0,528		53	<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira 1977	10,450
	25	<i>Antillogorgia acerosa</i> (Pallas, 1766)	2,742		54	<i>Mesophyllum mesomorphum</i> (Foslie) W.H.Adey 1970	3,655
	26	<i>Antillogorgia americana</i> (Gmelin, 1791)	3,977		55	<i>Rhypocephalus phoenix</i> (J.Ellis & Solander 1843)	0,546
	27	<i>Antillogorgia bipinnata</i> (Verrill, 1864)	3,488		56	<i>Sargassum vulgare</i> C.Agardh 1820	0,613
	28	<i>Millepora alcicornis</i> Linnaeus, 1758	3,788		57	<i>Stypopodium zonale</i> (J.V.Lamouroux) Papenfuss 1940	5,383
Hidrozoarios	29	<i>Millepora complanata</i> Lamarck, 1816	4,069		58	<i>Valonia ventricosa</i> J.Agardh 1887	0,534

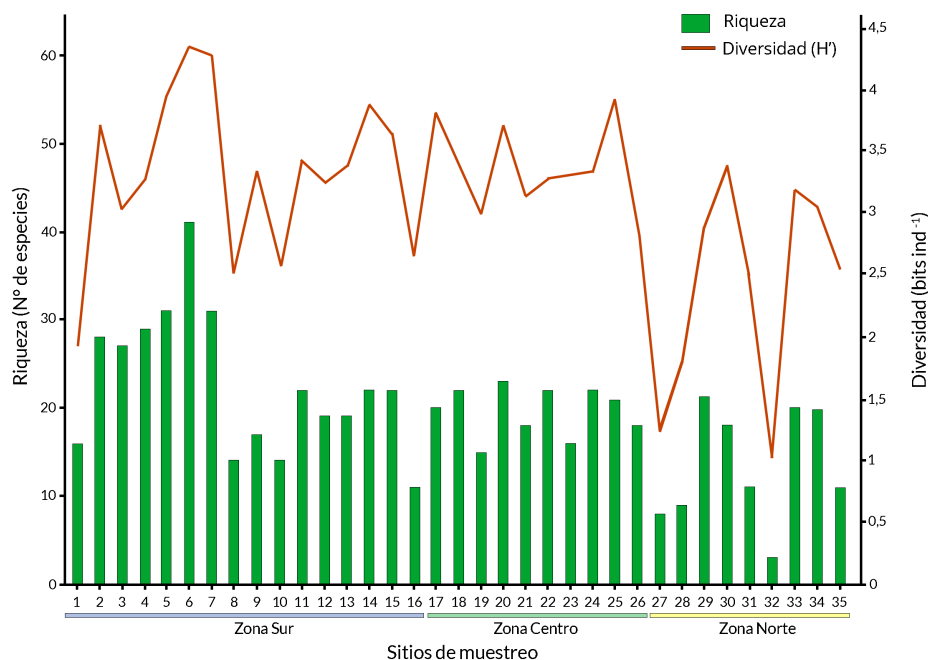


Figura 3. Variación espacial de la riqueza de especies (barras) y valores de diversidad (índice de Shannon, H') (línea) registrados en los 35 sitios de muestreo distribuidos en las zonas sur, centro y norte de la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México. La riqueza se expresa como número total de especies registradas por estación, mientras que la diversidad refleja la equidad en la abundancia de las especies / Spatial variation of the species richness (bars) and diversity values (Shannon index, H') (line) recorded at the 35 sampling sites distributed across the southern, central, and northern zones of the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico. Richness is expressed as the total number of species recorded per station, while diversity reflects the evenness of species abundances

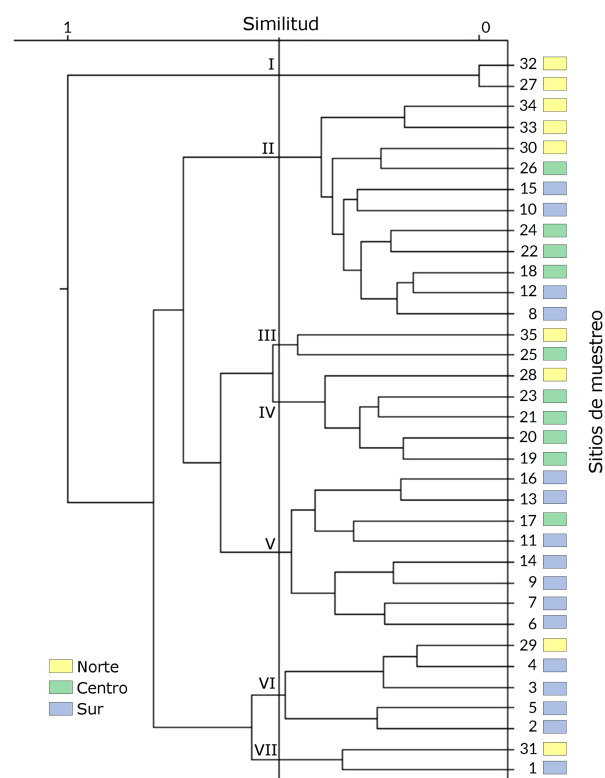


Figura 4. Dendrograma de similitud dada por el índice de Bray Curtis de los 35 sitios de muestreo de la laguna del Arrecife Alacranes, Golfo de México (2015-2017). Los sitios se agrupan en siete conjuntos (I-VII) de acuerdo con su composición biológica y porcentaje de similitud, indicando la correspondencia de cada sitio con las zonas norte, centro y sur / Similarity dendrogram by the Bray Curtis index of the 35 sampling sites in the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico (2015-2017). The sites were grouped into seven clusters (I-VII) according to their biological composition and percentage similarity, indicating the correspondence of each site with the northern, central, and southern zones

La distribución espacial de las especies del Arrecife Alacranes mostró un total de 58 especies de flora y fauna, la mayoría de las cuales se concentró en un gran conglomerado cercano al centro de los tres ejes de coordenadas. No obstante, también se observaron asociaciones pareadas, como la de la esponja *Amphimedon nodosa* (Linnaeus, 1759) con los corales *Stephanocoenia intersepta* (Esper, 1795) y *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander, 1786), y con el hidrocoral *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758, entre otras. Los corales *Antilloorgia bipinnata* (Verrill, 1864), *Porites astreoides* Lamarck, 1816, *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758), el alga parda *Dictyota* sp., alga roja *Centroceras clavulatum* (C.Agardh) Montagne 1846 y el coral *Isophyllia sinuosa* (Ellis & Solander, 1786) se alejan de cualquier agrupamiento (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Con relación a la presencia de grupos bénticos, se observó un descenso de la cobertura viva del sur hacia el norte de la laguna arrecifal, posiblemente ocasionada tanto por el trayecto de la corriente que pasa por el estrecho de Yucatán y que tiene una amplia influencia en el acarreo de sedimentos y nutrientes (Uribe-Martínez *et al.* 2019, Le Hénaff *et al.* 2023).

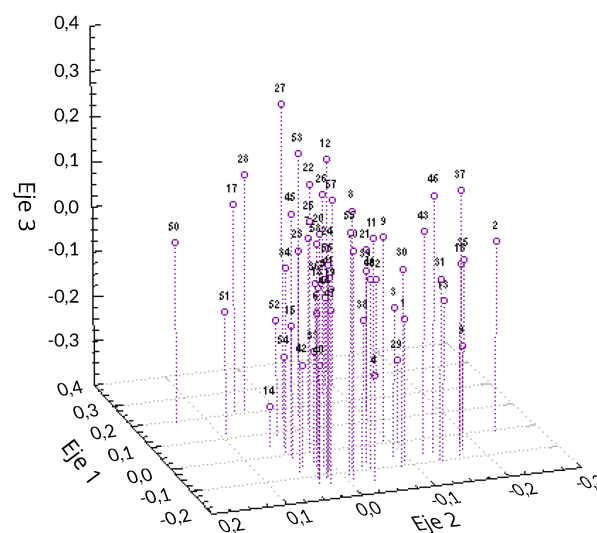


Figura 5. Distribución espacial de 58 especies en los sitios de muestreo de la laguna del Arrecife Alacranes, obtenida mediante un análisis de coordenadas principales (PCoA). La ordenación evidencia la relación espacial entre los sitios según su composición biológica y su agrupación en las zonas norte, centro y sur. Los números corresponden a las especies registradas en la Tabla 3 / Spatial distribution of 58 species at the sampling sites in the Alacranes Reef lagoon, Gulf of Mexico, obtained through by principal coordinates analysis (PCoA). The ordination illustrates the spatial relationship among sites based on their biological composition and their clustering into northern, central, and southern zones. Numbers correspond to the species recorded and listed in Table 3

La técnica de muestreo utilizada permitió censar adecuadamente cinco grupos. No obstante, aunque se registraron 58 especies, el Programa de Conservación y Manejo del Arrecife (CONANP 2006) reporta un estimado de 225 especies para esos mismos grupos. Esta diferencia en el número de especies puede deberse a que dicho programa presenta una lista construida a partir de compilaciones de informes, tablas sin editar, observaciones y referencias no siempre verificables, que con frecuencia corresponden a regiones amplias sin especificar sitios de muestreo concretos.

Por otro lado, Favoretto *et al.* (2020) determinaron 67 taxa de invertebrados, con valores semejantes a los encontrados en este estudio. Además, reportaron diferencias en la riqueza y diversidad de las comunidades algales arrecifales debido a la protección contra los vientos que tiene el arrecife. También mencionaron que existe un gradiente béntico relacionado a grupos funcionales de peces, que inducen controles efectivos a las macroalgas favoreciendo un balance trófico saludable. En este trabajo no se estudiaron peces, sin embargo, las diferencias entre las zonas de barlovento y sotavento puede evidenciar el efecto de protección frente a los vientos.

En particular, barlovento es uno de los sitios del Arrecife Alacranes donde los corales pétreos de los géneros *Orbicella* y *Montastraea* no son dominantes. La dominancia le corresponde a *Siderastrea radians* (Pallas, 1766). Esta área presenta una alta densidad de corales blandos, donde el género dominante es *Antilloporgia*; no obstante, *Gorgonia flabellum* Linnaeus, 1758 también es una especie frecuente y alcanza grandes tallas, como ocurre en la laguna de Banco Chinchorro en el Caribe mexicano (González-Solis *et al.* 2021). Asimismo, los géneros de corales blandos *Eunicea* y *Plexaurella* están representados con notable presencia y abundancia en esta zona, tal como ha sido reportado en otros estudios (Folk & Robles 1964, Martínez 1989).

La cresta arrecifal es fisiográficamente un elemento evidente del sistema, y como cualquier borde arrecifal, la parte exterior es la que está expuesta a los vientos dominantes y a un oleaje frecuente, lo que le otorga una identidad particular (Torruco 1995). En diferentes puntos, alcanza la superficie y es obvia la dominancia de la anémona colonial *Palythoa caribaeorum* Duchassaing & Michelotti, 1860, que se extiende de las zonas de la cresta y parte del arrecife posterior, esta dominancia se presenta en otros arrecifes del Golfo de México (Logan 1969, Torruco & González-Solis 1997).

En la parte somera, entre 3 y 4 m de profundidad el hidrozoario *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758, es frecuente al igual que *Gorgonia flabellum*. En esta zona los corales duros están representados por *Porites astreoides*, *Pseudodiploria strigosa* (Dana, 1846), *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) y *A. cervicornis* (Lamarck, 1816), principalmente; compiten por espacio con *Palythoa*. En la planicie se presentan praderas de pastos de *Thalassia*

testudinum y *Halodule wrightii* Ascherson 1868, que atrapan el sedimento y estabilizan el sustrato, como sucede en Banco Chinchorro y en otros arrecifes del Sistema Arrecifal de Campeche (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003, Liddell & Tunnell 2011).

La zona sur y central registraron las más altas diversidades de grupos bentónicos. La densidad y porcentaje de la cobertura de coral vivo, principalmente de corales constructores, en estas áreas fueron ligeramente superiores al promedio registrado en arrecifes del Arrecife Mesoamericano (Polunin *et al.* 2014). Es posible que estos corales favorezcan el crecimiento de nuevas colonias, lo que contribuirá a la persistencia del arrecife y a la provisión de hábitat para otras especies.

En la zona norte del Arrecife Alacranes, es probable que las condiciones de sedimentación afecten y reduzcan la cobertura de coral vivo, dado que este factor es persistente. Se estima que alrededor del 7% de la cobertura coralina en esta área se podría perder debido al daño en los tejidos de los pólipos por abrasión y asfixia, como se ha documentado en otros arrecifes (Goatley *et al.* 2016).

La dominancia de *Lobophora variegata* no implica necesariamente que el arrecife esté en un proceso de cambio de fase, debido a que, en la laguna arrecifal, existe una mayor deposición de sedimentos, lo que puede favorecer la dominancia de las macroalgas. Ortégón-Aznar *et al.* (2012) analizaron siete sitios y, mediante un enfoque en grupos funcionales algales, sugirieron la posible ocurrencia de un cambio de fase en la laguna; sin embargo, los resultados de este estudio demostraron que la diferencia de dominancia respecto a un coral escleractinio es muy baja (2,7%). Por tanto, la dominancia de los grupos algales podría estar asociada principalmente a la variabilidad temporal (Torruco & González-Solis 2024).

McClanahan *et al.* (2019), postulan que los arrecifes oceánicos serían considerados los ecosistemas que tienen menor influencia humana, por tanto, con menores presiones antropogénicas comparado con los arrecifes costeros (Tunnell *et al.* 2007). Con los altos valores de biodiversidad del Arrecife Alacranes, se podría pensar que es uno de los arrecifes más diverso y conservado. Es muy importante mencionar que la cobertura y composición de los organismos bénticos es una variable que determina la diversidad total o grupos específicos de biodiversidad, tales como los organismos bénticos, invertebrados o peces arrecifales sobre todo en áreas naturales protegidas, donde esta protección mitiga los efectos de fluctuaciones asincrónicas de la riqueza funcional y estabilidad comunitaria (Chávez 1973, Torruco *et al.* 2003, González-Solis *et al.* 2017, Benedetti-Cecchi *et al.* 2023).

En la laguna hay corales duros y blandos en proporciones diferentes, es probable que esta estructura esté relacionada con la capacidad de colonización de los corales blandos que no necesitan un sustrato muy sólido como los escleractinios.

Existen variaciones morfológicas entre los sectores de sotavento y barlovento. Una llanura arrecifal somera y extensa es una característica común en las zonas de sotavento (Torruco 1995, Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003). En estas planicies, las algas coralinas son abundantes y se observan extensas áreas con escombros de esqueletos de corales duros. El análisis de clasificación permite reconocer de manera efectiva las diferencias cuantitativas entre las distintas zonas, reducir la subjetividad y resaltar la importancia de los atributos ecológicos identificados en campo (Kahng 2010). Sin embargo, en algunos casos, los factores que originan los patrones de distribución no se identifican con claridad. El análisis sugiere que las poblaciones de organismos arrecifales bentónicos presentan cambios significativos con la profundidad y demuestra que distintas partes de un mismo sistema arrecifal pueden estar sujetas a diferentes presiones y combinaciones de factores en el proceso de selección, incluso en áreas fisiográficamente relacionadas con la frecuencia e intensidad de disturbios por oleaje, generados por corrientes o viento.

El ensamblaje de los sitios mostró claras afinidades al identificar zonas con características particulares, como barlovento, sotavento y la cresta arrecifal. No obstante, la inclusión de algunos sitios de la planicie arrecifal dentro de estos grupos puede estar determinada por la profundidad y/o el tipo de biotopo presente (por ejemplo, disponibilidad de sustrato libre, fragmentos de coral, entre otros), como se ha observado en otros sistemas arrecifales (Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez 2003, Roy 2004). En estos casos, se presentan afinidades entre sitios, especialmente en los bordes, que permiten identificar con claridad las zonas de barlovento, sotavento y cresta arrecifal, lo que a su vez permite inferir su relación con factores como el oleaje y la oxigenación. En el caso del Arrecife Alacranes, se observa una mayor cantidad de sitios dentro de sus agrupaciones, lo que sugiere que estas afinidades se mantienen a lo largo de una extensión espacial más amplia.

Los análisis determinaron zonas con grandes diferencias ecológicas en la laguna arrecifal. En sistemas ecológicos estables, es posible reconocer el estado dinámico en el cual las interacciones y variaciones de una comunidad se centran y anulan en un punto de equilibrio al cual todos los componentes de la comunidad se dirigen después de un disturbio, reconociendo a la comunidad como entidad en base a sus atributos (Grimm *et al.* 1992, Scheffer *et al.* 2001, Ogden 2004, Crabbe 2010, Fung *et al.* 2011), entre los cuales serían la abundancia total de especies, abundancia total de las especies dominantes, biomasa de la comunidad y composición de especies (Walker 2005, Kemal-Taruc 2011, Prat 2015).

Mediante el análisis de coordenadas principales fue posible identificar una comunidad y las especies con mayor influencia en su estructura espacial (McLeod *et al.* 2021); sin embargo, dicha comunidad podría representar diferentes estados de estabilidad, en los cuales se manifiesta la dominancia de diferentes especies, con puntos de equilibrio específicos, como se podría esperar en las diferentes zonas de la laguna.

Si la composición se mantiene y no hay cambios en los intervalos de abundancia, es posible que el sistema presente de media a alta estabilidad. Algunos autores (*e.g.*, Valiente-Banuet *et al.* 2015, Torruco *et al.* 2021) mencionan que, en sistemas ecológicos estables, es posible identificar un estado dinámico en el cual la mayoría de las interacciones y variaciones de una comunidad se concentran y compensan de un punto de equilibrio, que podría corresponder al origen de los ejes en el análisis de coordenadas principales.

En este estudio, la comunidad parece presentar interacciones que le confieren una alta estabilidad, ya que la mayoría de las especies forma un gran conglomerado cercano al origen de las coordenadas. Además, mediante esta estrategia de análisis, se identificó que las especies de corales duros que concentran una mayor proporción de recursos y, por ende, resultan más dominantes, fueron *Montastraea cavernosa*, *Orbicella annularis* (Ellis & Solander, 1786) y *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758), lo cual es consistente con lo reportado para las Antillas Holandesas (Duran *et al.* 2018). Sin embargo, en zonas con cierto grado de disturbio, este patrón cambia drásticamente, y otras especies pueden desplazar a estas en su dominancia. En el primer caso, cuando existe sustrato sólido disponible, los gorgonáceos como *Antillologorgia bipinnata* o el hidrozoario *Millepora alcicornis* son los que presentan mayor agresividad competitiva. En contraste, cuando el sustrato sólido comienza a escasear, el grupo de las esponjas, como *Ianthella* sp. y *Xestospongia* sp. muestra cierta ventaja. Por su parte, las macroalgas como *Lobophora variegata*, *Dictyota* sp. y *Centroceras clavulatum* se comportan como las más oportunistas; sin embargo, su marcada estacionalidad podría reducir su dominancia a lo largo del tiempo. En conjunto, estos resultados confirman parcialmente lo reportado por otros estudios (Torruco *et al.* 1993, 2021; Chávez *et al.* 2007, González-Solis *et al.* 2020, 2021), al evidenciar la existencia de áreas o biotopos con marcadas diferencias ecológicas.

De manera general, los puntos de referencia derivados de estudios realizados en los arrecifes de México son dinámicos y requieren ser redefinidos periódicamente para mantenerse actualizados. Esta actualización continua de la información es fundamental para que las herramientas de manejo sean más precisas y efectivas, en favor de la conservación y el mantenimiento de estos ecosistemas.

DECLARACIONES

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los lancheros y pescadores, y especialmente a J. Corbalá, J. Axis y D. T. Hernández, por su apoyo en el trabajo de campo durante los distintos muestreos. Asimismo, se agradece a W. D. Liddell por las enriquecedoras discusiones en campo.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

Daniel Torruco: Recolecta, análisis y procesamiento de datos, escritura del texto.

Martha Alicia González-Solis: Identificación de especies, elaboración de gráficos, escritura del texto.

DISPONIBILIDAD DE DATOS

Los datos se encuentran resguardados en el Laboratorio de Grupos Funcionales en Arrecifes de Coral del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, México, y están disponibles bajo solicitud.

CONFLICTOS DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses en la presentación de este artículo.

USO DE HERRAMIENTA IA

No se utilizó ningún tipo de Inteligencia Artificial en este trabajo.

LITERATURA CITADA

- AIDA. 2014.** La protección de los arrecifes en México. Rescatando la biodiversidad marina y sus beneficios para la humanidad, 40 pp. Asociación Interamericana para la Defensa del Ambiente, Ciudad de México.
- Bayer FM. 1961.** The shallow-water octocorallia of the West Indian Region, 52 pp. Martinus Nijhoff, The Hague.
- Benedetti-Cecchi L, AE Bates, G Strona, F Bulleri, B Horta-Costa, GJ Edgar, B Hereu, DC Reed, RD Stuart-Smith, NS Barret, DJ Kushner, MJ Emslie, JA García-Charlton, EJ Gonçalves & E Aspillaga. 2023.** Marine protected areas promote stability of reef fishes communities under climate warming. *Nature Communications* 15, 1822. <<https://doi.org/10.1038/s41467-024-44976-y>>
- Bonet F. 1967.** Biogeología subsuperficial del arrecife Alacranes, Yucatán. *Boletín del Instituto de Geología UNAM* 80: 1-191.
- Bohnsack AJ. 1979.** Photographic quantitative sampling of hard bottom benthic communities. *Bulletin of Marine Science* 29: 242-252.
- Burke L, K Reyntar, M Spalding & A Perry. 2011.** Reefs at risk revisited, 114 pp. World Resources Institute, Washington DC. <<https://www.wri.org/research/reef-risk-revisited>>
- Cairns SD & MV Kitahara. 2012.** An illustrated key to the genera and subgenera of the recent azoxanthellate Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) with an attached glossary. *ZooKeys* 227: 1-47. <<https://doi.org/10.3897/zookey.227.3612>>
- Carballo JL, PGómez & JA Cruz-Barraza. 2014.** Biodiversidad de porífera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 143-153. <<https://doi.org/10.7550/rmb.32074>>
- Chávez EA. 1973.** Observaciones generales sobre las comunidades del arrecife de Lobos, Veracruz. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 20: 13-21.
- Chávez EA, JW Tunell & K Withers. 2007.** Reef zonation and ecology. In: Tunell JW, EA Chávez & K Withers (eds). *Coral reef of the southern Gulf of Mexico*, pp. 41-67. Texas A&M University Press, Corpus Christi.
- Chuc-Contreras A, I Ortégón-Aznar, A Tuyub-Mota & J Suárez-Salazar. 2011.** Cambio de fase coral-algas en el arrecife de coral de Mahahual, en el Caribe mexicano. *Proceedings of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, October 31-November 5, 2011, Puerto Morelos, México, pp. 28-31.
- CONANP. 2006.** Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Arrecife Alacranes, 169 pp. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, SEMARNAP, Ciudad de México.
- Crabbe MJC. 2010.** Coral ecosystem resilience, conservation and management on the reefs of Jamaica in the face of anthropogenic activities and climate change. *Diversity* 2: 881-896. <<https://doi.org/10.3390/d2060881>>
- Dudgeon SR, RB Aronson, JF Bruno & WF Precht. 2010.** Phase shifts and stable states on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 413: 201-216.
- Duran A, AA Shantz, DE Burkepile, L Collado-Vides, VM Ferrer, L Palma, A Ramos & P González-Díaz. 2018.** Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs off Havana, Cuba. *Bulletin of Marine Science* 94(2): 213-228. <<https://doi.org/10.5343/bms.2017.1061>>
- Edmunds PJ. 2024.** Why keep monitoring coral reefs? *Bioscience* 74: 552-560. <<https://doi.org/10.1093/biosci/biae046>>
- Farrell TM, CF D'Elia, L Lubbers III & LJ Pastor Jr. 1983.** Hermatypic coral diversity and reef zonation at Cayos Arcas, Campeche, Gulf of Mexico. *Atoll Research Bulletin* 270: 1-7.
- Favoretto F, I Mascareñas-Osorio, L León-Deniz, C González-Salas, H Pérez-España, M Rivera-Higuera, MA Ruiz-Zárate, A Vega-Zepeda, H Villegas-Hernández & O Aburto-Oropeza. 2020.** Being isolated and protected is better than just being isolated: A case study from the Alacranes Reef, Mexico. *Frontiers in Marine Science* 7, 583056: <<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.583056>>
- Folk R & R Robles. 1964.** Carbonate sands of Isla Pérez, Alacran Reef complex, Yucatán. *Journal of Geology* 72: 255-292.
- Fosberg FR. 1962.** A brief study of the cay of Arrecife Alacranes, a Mexican atoll. *Atoll Research Bulletin* 93: 1-25.
- Fung T, RM Seymour & CR Johnson. 2011.** Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. *Ecology* 92: 967-982.
- Goatley CHR, RM Bonaldo, RJ Fox & DR Bellwood. 2016.** Sediments and herbivory as sensitive indicators of coral reef degradation. *Ecology and Society* 21(1), 29. <<http://dx.doi.org/10.5751/ES-08334-210129>>

- González MA & D Torruco. 2023.** Cambios de fase entre corales en Banco Chinchorro, complejo arrecifal del Caribe mexicano. *Gayana* 87(1): 63-73. <<https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000100063>>
- González-Solis MA, D Torruco & AD Torruco-González. 2017.** Distribución y diversidad de actiniarios en áreas naturales protegidas: Arrecifes Alacranes y Cozumel. *Ciencia* 25(1): 6-14.
- González-Solis MA, D Torruco & AD Torruco-González. 2018.** Biodiversidad de macroalgas en arrecifes coralinos de la Sonda de Campeche, el Caribe Mexicano y Belice. *Gayana Botánica* 75(1): 501-511
- González-Solis MA, D Torruco & AD Torruco-González. 2020.** Diversidad coralina y su relación con el buceo en arrecifes en áreas naturales protegidas: México, Belice y Honduras. *Intropica* 15(2): 94-113.
- González-Solis MA, D Torruco & AD Torruco-González. 2021.** Distribución de macroalgas e invertebrados bentónicos en la laguna arrecifal del arrecife de Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. *Intropica* 16(1): 83-95.
- Grimm V, E Schmidt & C Wissel. 1992.** On the application of stability concepts in ecology. *Ecology Modelling* 63: 143-161.
- Herrera-Moreno A & L Betancourt-Fernández. 2002.** Anémonas (Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia, Cerianthiaria y Zoanthidae) conocidas para la Hispaniola. *Ciencia y Sociedad* 28(3): 439-452.
- Huerta ML & A Garza-Barrientos. 1980.** Contribución al conocimiento de la flora marina de la parte sur del litoral de Quintana Roo, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 23: 25-44.
- Humann P & N Deloach. 1992.** Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas, 344 pp. New World Publications, Jacksonville.
- Jordán-Dahlgren JE & RE Rodríguez-Martínez. 2003.** The Atlantic coral reefs of Mexico. In: Cortés J (ed). *Latin American coral reef*, pp. 131-158. Elsevier Science, New York.
- Kahng SE, JR Garcia-Sais, HL Spalding, E Brokovich, D Wagner, E Weil, L Hinderstein & RJ Toonen. 2010.** Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29: 255-275. <<https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>>
- Kemal-Taruc SA. 2011.** Resilience studies of an Indonesian coral reef: Ecological and social assessments in Karimunjawa national Park. Master Thesis, School of Biological Sciences. The University of Queensland, Brisbane, 98 pp.
- Kessing J. 2014.** Marine biodiversity and ecosystem function in the King George River region of north-western Australia, 114 pp. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO), Queensland.
- Kornicker LS, F Bonet, R Cann & CM Hoskin. 1959.** Alacran Reef, Campeche Bank, Mexico. *Institute Marine Science, University of Texas* 6: 1-22.
- Lance GN & WT Williams. 1966.** A generalized sorting strategy for computer classification. *Nature* 212, 218. <<https://doi.org/10.1038/212218a0>>
- Leujak W & RFG Ormond. 2007.** Comparative accuracy and efficiency of six coral community survey methods. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 351: 168-187.
- Le Hénaff M, VH Kourafalou, Y Androulidakis, N Ntaganou & HS Kang. 2023.** Influence of the Caribbean Sea eddy field on Loop Current predictions. *Frontiers in Marine Science* 10, 1129402. <<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1129402>>
- Liddell WD & JW Tunnell. 2011.** Mexican corals reefs. In: Buster NA & CW Holmes. (eds). *Gulf of Mexico, origin, waters, and biota*. Vol 3. Geology, pp. 341-354. Texas A&M University Press, Corpus Christi.
- Littler DS, MM Littler, KE Bucher & JN Norris. 1989.** Marine plants of the Caribbean: a field guide from Florida to Brazil, 263 pp. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Logan BW. 1969.** Coral reefs and banks, Yucatan shelf, Mexico. *American Association of Petrology and Geology Members* 11: 129-198.
- McClanahan TR, ES Darling, JM Maina, NA Muthiga, S D'agata, S Jupiter, R Arthur, SK Wilson, S Mangubhai, Y Nand, AM Ussi & J Leblond. 2019.** Temperature patterns and mechanisms influencing coral bleaching during the 2016 El Niño. *Nature Climate Change* 9(11): 845-851. <<https://doi.org/10.1038/s41558-019-0576-8>>
- Magurran AE. 1988.** Ecological diversity and its measurement, 132 pp. Princeton University Press, New York.
- Martínez E. 1989.** Estudio comparativo de los escleractinios de sotavento y barlovento del arrecife Alacranes. Campeche. Folletos de Divulgación, 17 pp. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanología Naval del Estado, Ciudad de México.
- McLeod E, EC Shaver, M Berger, J Koss & G Grimsditch. 2021.** Using resilience assessment to inform the management and conservation of coral reef ecosystems. *Journal of Environmental Management* 277, 111384. <<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111384>>
- Miron P, FJ Beron-Vera, MJ Olascoaga, J Sheinbaum, P Pérez-Brunius & G Froyland. 2017.** Lagrangian dynamic geography of the Gulf of Mexico. *Scientific Reports* 7, 7021. <<https://doi.org/10.1038/s41598-01707177-w>>
- Mumby PJ. 2009.** Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28: 761-773.
- NOAA. 2022.** Shallow coral reef habitat. Coral reefs: Rainforest of the sea. Office of Habitat Conservation. NOAA Fisheries, Silver Spring. <<https://www.fisheries.noaa.gov/national/habitat-conservation/shallow-coral-reef-habitat>>
- Ogden J. 2004.** Long-term observations and perspective of coral reefs with respect to Diadema. In: The Diadema workshop report, pp 11-16. The Nature Conservancy. The National Fish and Wildlife Foundation, Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Sciences, University of Miami, SABA Island.
- Orlói L. 1978.** Multivariate analysis in vegetation research, 462 pp. Dr. Junk WBV, The Hage.
- Orlói L. 1990.** Ecological program for institutional computing on the MacIntosh. *Ecological Computations Series, ECS* 2: 1-13. Academic Publishing, The Hage.
- Ortegón-Aznar I, DJ González-Vásquez, T Tuz-Sulub & A Aguilar-Perera. 2012.** Cambio de fase en el parque nacional Arrecife Alacranes, México. Una aproximación por grupos funcionales. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, November 5-9, 2012, Santa Marta, pp. 136-139.

- Pellowe KE, M Meacham, GD Peterson & SJ Lade. 2023.** Global analysis of reef ecosystem services reveals synergies, trade-offs and bundles. *Ecosystem Services* 63, 101545. <<https://doi.org/19.1016/j.ecoser.2023.101545>>
- Pielou EC. 1984.** The interpretation of ecological data: A primer on classification and ordination, 288 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Polunin VC, C. Sánchez, S. Schep, RJ Stevens, H Vallés, MJA Vermeij, PM, Visser, E Whittingham & SM Williams. 2014.** Towards reef resilience and sustainable livelihoods: A handbook for reef managers Caribbean coral, 174 pp. University of Exeter, Exeter.
- Prat N. 2015.** Stability, resilience and sustainability: a tribute to Ramon Margalef, 10 years after his death. *Limnética* 34(2): 457-466.
- Randazzo-Eisemann Á & JR Garza-Pérez. 2023.** Alacranes reef: A refuge for structurally complex coral species from increasing stressors. *Ocean & Coastal Management* 244, 106817. <<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2023.106817>>
- Rezak R, TJ Bright & DW McGrail. 1985.** Reefs and banks of the Northwestern Gulf of Mexico: Their geological, biological, and physical dynamics, 259 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Rodríguez-Zaragoza FA, M Ortiz, F Berrios, L Campos, A de Jesús-Navarrete, J Castro-Pérez, A Hernández-Flores, M García-Rivas, F Fonseca-Peralta & E Gallegos-Aguilar. 2016.** Trophic models and short-term dynamic simulations for benthic-pelagic communities at Banco Chinchorro Biosphere Reserve (Mexican Caribbean): A conservation case. *Community Ecology* 17(1): 40-60.
- Roy RE. 2004.** Akumal's reefs: stony coral communities along the developing Mexican Caribbean coastline. *International Journal Tropical Biology* 52(4): 869-881.
- Sánchez JA, S Zea & JM Díaz. 1998.** Patterns of octocoral and black coral distribution in the oceanic barrier reef-complex of Providencia Island, Southwestern Caribbean. *Caribbean Journal of Science* 34(3-4): 250-264.
- Scheffer M, S Carpenter, JA Foley, C Folke & B Walker. 2001.** Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Smith FG. 1976.** Atlantic reef corals. A handbook of the common reef and shallow-water corals of Bermuda, the Bahamas, Florida, the West Indies, and Brazil, 164 pp. University of Miami Press, Coral Gables.
- Toonen RJ, BW Bowen, M Iacchi & JC Briggs. 2016.** Biogeography, marine. In: Kliman RM (ed). *Encyclopedia of evolutionary biology* 1: 166-178. Academic Press, Oxford.
- Torruco D. 1995.** Faunística y ecología de los corales escleractinios en los arrecifes de coral del sureste de México. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, 323 pp.
- Torruco D & MA González-Solis. 1997.** Arrecifes y corales de Campeche, 90 pp. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Desarrollo Pesquero de Campeche-CINVESTAV, Mérida.
- Torruco D & MA González-Solis. 2024.** Macroalgae of the sandy cays of Alacranes Reef; Gulf of Mexico. *Journal of Phytology* 16: 76-86. <<https://doi.org/10.25081/jp.2024.v16.8631>>
- Torruco D, MA González & WD Liddell. 1993.** Integración ecológica de grupos funcionales en la laguna arrecifal de Alacranes, Yucatán, México. *Brenesia* 40: 37-49.
- Torruco D, A González & J Ordaz. 2003.** The role of environmental variables in the lagoon coral community structure on the Chinchorro Bank, México. *Bulletin of Marine Science* 73(1): 23-36.
- Torruco D, MA González-Solis & AD Torruco-González. 2019.** Lagoons reef of Alacranes Reef and Chinchorro Bank: Ocean reef of Mexican Atlantic. In: Manning AJ (ed). *Lagoon environments around the world - A scientific perspective*, pp. 123-148. IntechOpen. <<https://doi.org/10.5772/intechopen.88662>>
- Torruco D, MA González-Solis & AD Torruco-González. 2021.** Large-scale and long-term distribution of corals in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea of Mexico and adjacent areas. *Regional Studies in Marine Science* 44, 101764. <<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101764>>
- Tunnell JW Jr, EA Chávez & K Withers. 2007.** Coral reef of the southern Gulf of Mexico, 102 pp. Texas A & M University Press, Corpus Christi.
- Uribe-Martínez A, R Aguirre-Gómez, J Zavala-Hidalgo, R Ressi & E Cuevas. 2019.** Unidades oceanográficas del Golfo de México y áreas adyacentes: La integración mensual de las características biofísicas superficiales. *Geofísica Internacional* 58(4): 295-315.
- Valiente-Banuet A, MA Aizen, JM Alcántara, J Arroyo, A Cocucci, M Galetti, MB García, D García, JM Gómez, P Jordano, R Mendel, L Navarro, JR Obeso, R Oviedo, N Ramírez, PJ Rey, A Traveset, M Verdu & R Zamora. 2015.** Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29(3): 299-307.
- Walker LR. 2005.** Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas* 14(1): 66-78.
- Wusinich-Mendez D & C Trappe. 2007.** Report on the status of marine protected areas in coral reef ecosystems of the United States. Volume 1: Marine protected areas managed by U.S. states, territories, and commonwealths. NOAA Technical Memorandum CRCP 2: 1-129.
- Zlatarski V. 2017.** The actiopaleontological studies on Cuban scleractinians and coral reefs of half a century ago are not over. *Geologica Balcanica* 46(2): 111-116.