

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 16 de junio de 2024

Aceptado 10 de abril de 2025

Publicado 18 de junio de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3501>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: carmen.vs@chetumal.tecnm.mx

¹ División de Estudios de Posgrado e Investigación, Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Chetumal, 77013 Chetumal, Quintana Roo, México.

² Laboratorio de Ecosistemas de Arrecifes, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, 94293 Boca del Río, Veracruz, México.

³ Laboratorio de Biodiversidad y Conservación de Arrecifes, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 77580 Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

INTRODUCCIÓN

Se estima que, en los últimos 30 años, se han perdido más de la mitad de los arrecifes del mundo, y actualmente se encuentran en estado de crisis (Downs et al. 2005, Souter et al. 2021). Los principales factores que contribuyen a la degradación de los arrecifes de coral incluyen el desarrollo urbano e industrial en zonas costeras, la actividad agrícola, la sedimentación, la sobre pesca, la contaminación marina y el cambio climático, que conlleva al calentamiento y la acidificación de los océanos (Bindoff et al. 2019, Obura et al. 2019, Souter et al. 2021, Feng et al. 2023). Además, el cambio climático ha incrementado la incidencia de enfermedades coralinas

Estado de salud de los arrecifes coralinos del suroeste del Golfo de México y Caribe mexicano

Dariel Correa¹, Carmen Amelia Villegas-Sánchez^{1*}, Horacio Pérez-España², Lorenzo Alvarez-Filip³

RESUMEN. Los arrecifes son ecosistemas con una alta biodiversidad que proveen una gran cantidad de servicios ambientales; sin embargo, enfrentan graves amenazas. Conocer su estado y tendencias es esencial para desarrollar estrategias de manejo que contribuyan a su conservación y recuperación. Una forma de aportar a este objetivo es a través del monitoreo mediante indicadores de salud arrecifal. En este contexto, el presente estudio se centró en evaluar la salud de 4 sistemas arrecifales ubicados en 2 extensas regiones de México: el suroeste del Golfo de México (SGM) y el Caribe mexicano (CM), empleando el índice de salud arrecifal (ISA). Los muestreos se llevaron a cabo en octubre de 2022 en el SGM y en mayo de 2023 en el CM en 11 sitios arrecifales. Para la recolecta de datos se realizaron censos visuales de peces mediante 5 o 6 transectos de 50 × 2 m por sitio, seguidos por video-transectos de 50 × 0.50 m, para registrar los organismos bentónicos a lo largo de cada transecto. Se obtuvo una calificación promedio del ISA de 3.50 (considerada como bueno) para los arrecifes del SGM, mientras que, para los arrecifes del CM, la calificación promedio fue de 2.50 (considerada como mal). Esta diferencia estuvo influenciada principalmente por la menor cobertura coralina y el mayor porcentaje de macroalgas que se registraron en el CM, probablemente vinculada al cambio de fase propiciado por el rápido desarrollo costero que ha tenido lugar en las costas del CM. Para el caso del SGM, esta evaluación representa la primera para el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan utilizando un sistema de calificaciones con indicadores ecológicos como es el ISA.

Palabras clave: Caribe mexicano, suroeste del Golfo de México, salud arrecifal, cambio de fase, monitoreo arrecifal.

(Gil-Agudelo et al. 2009; Alvarez-Filip et al. 2019, 2022), y a diferencia de eventos climáticos pasados como los del Paleoceno, el ritmo acelerado del calentamiento global actual (Zeebe et al. 2016) está afectando la capacidad adaptativa y de resiliencia de los corales.

El año 2023 se destacó como el más caluroso registrado posiblemente en los últimos 100,000 años en la historia de la Tierra, desencadenando el evento más severo de blanqueamiento y mortalidad coralina reportado en el hemisferio norte y la región del Caribe (Goreau y Hayes 2024, Schmidt 2024). No obstante, en 2024 se registraron las temperaturas oceánicas más altas en la Gran Barrera de Coral en Australia, lo que representó una amenaza para las comunidades coralinas

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.y2025.3501>

Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

de esta región (Henley et al. 2024, Tollefson 2024). Por lo anterior, se han observado cambios en la biodiversidad de los arrecifes y las comunidades asociadas. Ante esta situación, surge la necesidad de contar con evaluaciones de referencia, así como realizar seguimientos continuos para determinar el estado de salud de estos ecosistemas, lo que permitirá diseñar estrategias efectivas de manejo y conservación (Downs et al. 2005, Obura et al. 2019).

Para México, las evaluaciones de salud arrecifal se han llevado a cabo a lo largo del tiempo, tanto para los arrecifes del suroeste del Golfo de México (SGM) (Horta-Puga 2003, López-Padierna 2017, Arguelles et al. 2019, Pérez-España et al. 2021) como para los arrecifes del Caribe mexicano (CM) (Ruiz-Zárate 2003; HRI 2008; Caballero-Aragón et al. 2020a; McField et al. 2022, 2024) empleando diferentes metodologías. El índice de salud arrecifal (ISA o RHI, por sus siglas en inglés) ha sido ampliamente utilizado en los arrecifes del CM. Este índice fue implementado por la Iniciativa Arrecifes Saludables (HRI, por sus siglas en inglés), y se encuentra entre los primeros esfuerzos regionales para desarrollar criterios e indicadores de salud arrecifal.

Desde 2008, HRI ha producido informes bienales sobre la salud de los arrecifes en la región (HRI 2008; Kramer et al. 2015; McField et al. 2022, 2024), lo cual ha permitido conocer el estado y las tendencias de los arrecifes a través del tiempo, así como el avance de los esfuerzos de restauración y conservación en el CM y, en mayor escala, en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM). Sin embargo, se ha señalado la necesidad de emplear el ISA en más sitios del CM (Díaz-Pérez et al. 2016); además, se ha propuesto extender su uso a los arrecifes del SGM ya que las evaluaciones de salud arrecifal basadas en sistemas de calificaciones son aún limitadas en esta región, destacándose las realizadas por Simoes et al. (2020) y Pérez-España et al. (2021).

En México, los arrecifes más importantes, en términos de tamaño y diversidad, son los que se encuentran en el Golfo de México y Caribe (Horta-Puga et al. 2019). Estos arrecifes proporcionan servicios ecológicos, ambientales y económicos (SENER 2016), además de ser la conexión con el resto de los ecosistemas coralinos del Gran Caribe (Tunnell et al. 2007). Los arrecifes de Veracruz han sido considerados entre los más amenazados en el Gran Caribe (Horta-Puga 2003, Pérez-España et al. 2015), ya que han sido explotados por siglos (López-Padierna 2017). A pesar de no ser abundantes, la singularidad, aislamiento y buen estado de conservación de estos arrecifes los convierten en elementos de gran importancia para su investigación y preservación (Gil-Agudelo et al. 2020).

Por otro lado, el CM alberga la formación arrecifal más extensa de México, principalmente compuesta por arrecifes bordeantes que se extienden más de 350 km a lo largo de la costa del estado de Quintana Roo (Ruiz-Zárate et al. 2003, Ardisson et al. 2011, Blanchon 2011). Estos arrecifes han experimentado devastaciones continuas desde los principios de la década de 1980, como resultado de la actividad antropogénica en la región (Pérez-Cervantes et al. 2017).

Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar el estado de salud de 11 sitios arrecifales en el SGM y el CM, con el fin de comprender su situación actual y explorar la eficacia y aplicabilidad del ISA en estas 2 regiones. También permitió analizar los principales factores que podrían influir en su estado de salud, como la historia natural y la demografía de ambas regiones. Por último, los resultados para cada uno de los indicadores empleados, junto con la calificación ISA, servirán como punto de referencia previo al severo evento de blanqueamiento del 2023.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los sitios de muestreo de esta investigación abarcaron 2 regiones del Atlántico mexicano: el SGM y el CM. Los arrecifes del SGM se encuentran frente a las costas del estado de Veracruz (Tunnell et al. 2007). Uno de los sistemas arrecifales de esta región es el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT), situado al norte de Veracruz, que abarca 6 formaciones coralinas de tipo emergente y de plataforma divididas en 2 subsistemas o polígonos: norte y sur (González-Gándara et al. 2013, Ortiz-Lozano et al. 2013, Cancino-Guzmán 2018).

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), por su parte, es el complejo arrecifal más grande del SGM (Chávez et al. 2007), situado al sur de Veracruz (SEMARNAT 2017). Este sistema incluye aproximadamente 50 arrecifes coralinos, de los cuales la mitad son de tipo emergente (bordeantes o de plataforma; Ortiz-Lozano et al. 2013, Robertson et al. 2019) y el resto de tipo sumergido (Ortiz-Lozano et al. 2019), distribuidos en 2 grupos: norte y sur (Horta-Puga et al. 2015, Pérez-España et al. 2015).

La región del CM forma parte del SAM y se extiende 400 km a lo largo de la costa del estado de Quintana Roo (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019), desde Isla Contoy y Cabo Catoche en el norte, hasta Xcalak y Banco Chinchorro en el sur (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993, Chávez-Hidalgo 2009). En esta región se encuentran, entre otros, los sistemas Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX), ubicados en las zonas norte y sur, respectivamente.

Para el caso del APSALT se seleccionaron los arrecifes Tuxpan y Enmedio (Fig. 1), ambos ubicados dentro del subsistema Tuxpan en la porción sur, los cuales son de tipo emergente y de plataforma, respectivamente (González-Gándara et al. 2013, Ortiz-Lozano et al. 2013). En el PNSAV se eligieron los arrecifes Blanca, De Enmedio y Santiaguillo (Fig. 1), todos ubicados en el grupo sur (Horta-Puga y Tello-Musi 2009), y al igual que los del APSALT, todos fueron de tipo emergente y de plataforma (Ortiz-Lozano et al. 2013).

Para el PNAC se seleccionaron los arrecifes Caracolillo, Paraíso Norte y Colombia Somero, ubicados tanto en el extremo norte como en el sur del Parque Nacional (Fig. 1).

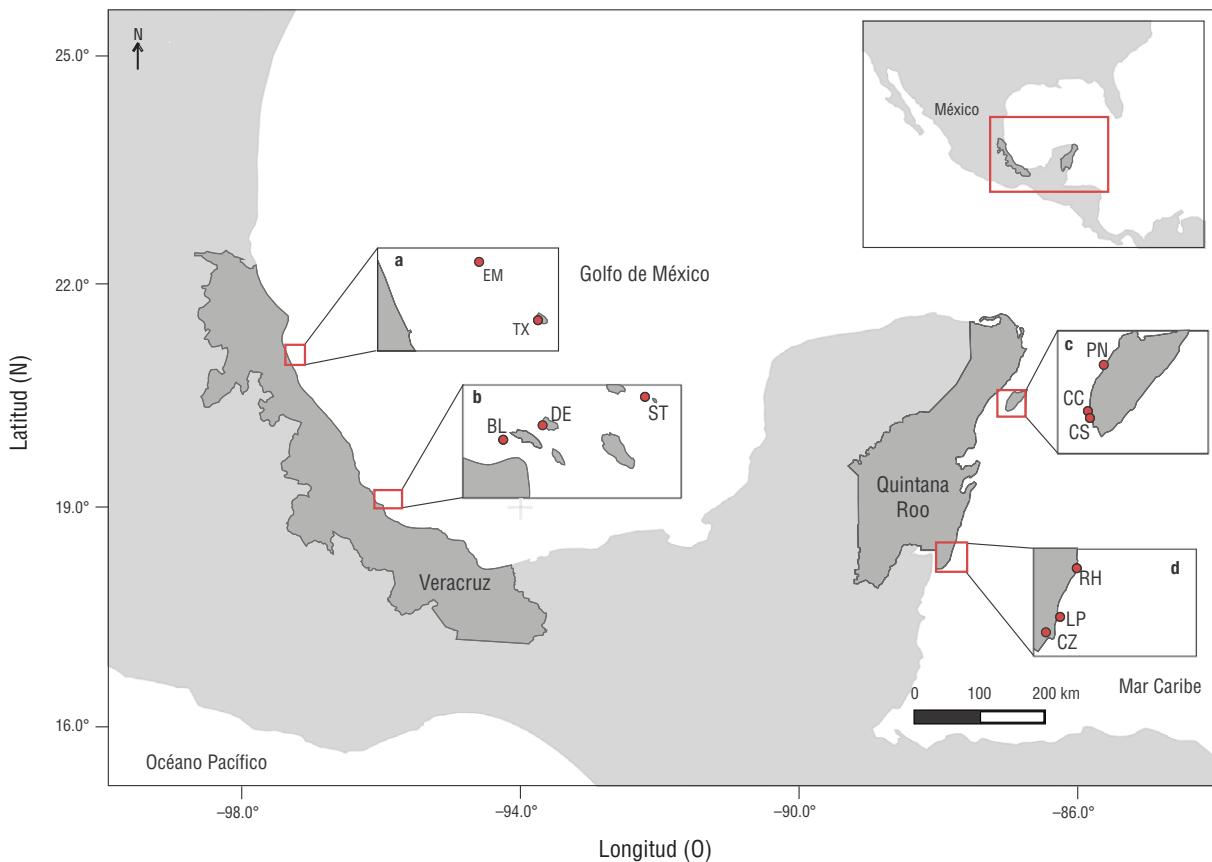


Figura 1. Mapa ilustrando el área de estudio en el suroeste del Golfo de México (SGM) y Caribe mexicano (CM). Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSLT) (a), Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) (b), Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) (c) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX) (d). Sitios de muestreo: Tuxpan (TX), Enmedio (EM), Blanca (BL), De Enmedio (DE), Santiaguillo (ST), Paraíso Norte (PN), Caracolillo (CC), Colombia Somero (CS), Río Huach (RH), La Poza (LP) y Canal de Zaragoza (CZ).

Estos arrecifes son clasificados como bordeantes (Fenner 1988, Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003) e insulares (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019). Para el PNAX, los arrecifes Río Huach, La Poza y Canal de Zaragoza fueron escogidos como sitios de estudio (Fig. 1) para abarcar los extremos del Parque Nacional. Río Huach, en la zona norte, es considerado un área de crianza de peces e invertebrados marinos de importancia ecológica y comercial, mientras que el Canal de Zaragoza, en el sur, se identifica como una zona de entrada de embarcaciones (Villegas-Sánchez et al. 2023). Todos estos arrecifes son considerados de tipo bordeante (Weidie 1985, Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Arias-González et al. 2008).

Se optó por muestrear la zona de sotavento en todos los arrecifes del SGM y CM (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Hongo y Kayanne 2009) para asegurar condiciones de exposición similares. Esta zona se ha registrado con el mayor desarrollo coralino en el APSALT y PNSAV (Lara et al. 1992, Escobar-Vásquez y Chávez 2012, Horta-Puga et al.

2015, González-González et al. 2016), así como en el PNAC y PNAX (Fenner 1988). Todos los muestreos se realizaron a profundidades de entre 7 y 12 m para minimizar variaciones en condiciones ambientales como lo son la iluminación y temperatura, las cuales influyen en la cobertura coralina.

La composición de estos arrecifes desde una escala geográfica amplia, como lo es el Atlántico mexicano, es considerada como similar y con 3 zonas estructurales principales: arrecife frontal, cresta arrecifal y arrecife posterior (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003). Esta zonación está determinada principalmente por el impacto de las olas, la iluminación y la profundidad (Escobar-Vásquez y Chávez 2012, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019).

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron en octubre de 2022 en el SGM y mayo de 2023 en el CM. En cada sitio de muestreo se establecieron 5 o 6 réplicas para evaluar cada indicador de

interés (peces y organismos bentónicos). Para el muestreo de peces se empleó el método de censos visuales con equipo de buceo autónomo y transectos de 50×2 m (Díaz-Pérez et al. 2016). En cada transecto se anotó la especie, la talla y la abundancia de todos los peces observados. Para la caracterización de la estructura bentónica, se grabaron video-transectos de 50×0.50 m con la ayuda de una cámara subacuática sobre los mismos transectos de los peces (Díaz-Pérez et al. 2016). Se utilizó una cámara GoPro Hero8 (GoPro, San Mateo, EE. UU.) en modo estándar y resolución 4K 4:3.

Estimación de los indicadores de salud

Las coberturas de corales y algas se calcularon a partir de los videos obtenidos en el campo, de los cuales se seleccionaron 40 fotografías por transecto para su análisis mediante 13 puntos fijos (Villegas-Sánchez et al. 2015, Barrera-Falcón et al. 2021). Las fotografías de cada video se obtuvieron de forma automatizada utilizando el reproductor VLC v. 3.0.18 Vettinari (VLC Media Player Inc., París, Francia), estableciendo intervalos de tiempo de acuerdo con la duración de cada video. El análisis de fotografías se llevó a cabo usando el software AEFEBE v. 1.1 (Lara-Arenas y Villegas-Sánchez 2016) en el sistema operativo de Linux. Bajo cada punto fijo, predeterminado por el software, se identificó el tipo de sustrato, incluyendo la cobertura coralina y de macroalgas carnosas, siguiendo una modificación al método descrito por Aronson et al. (1994). Las especies de corales duros fueron identificadas usando las guías de Humann y Deloach (2013) y Vargas-Hernández et al. (2017).

Las biomassas de peces herbívoros de las familias Scaridae y Acanthuridae y de peces comerciales de las familias Lutjanidae y Serranidae se calcularon empleando la ecuación de relación longitud-peso (Ecuación 1):

$$P = aL^b , \quad (1)$$

donde P es el peso total del pez, L es la longitud total, a es la escala de coeficiente y b es el parámetro que determina la forma del cuerpo del pez (Kuriakose 2014). Los parámetros a y b fueron obtenidos de FishBase (Froese y Pauly 2023).

Índice de salud arrecifal (ISA)

Por último, se estimó el ISA, el cual considera 4 indicadores: cobertura de coral duro vivo, cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales (HRI 2012; McField et al. 2022, 2024). Para la cobertura de corales vivos se consideraron corales duros formadores de arrecifes. Este es un indicador importante ya que estos corales son responsables de la complejidad estructural de los arrecifes, la abundancia de peces y la diversidad total en los ecosistemas arrecifales (Graham y Nash 2013).

La cobertura de macroalgas incluyó las algas grandes y suaves, como las especies de los géneros *Dictyota*,

Lobophora, *Halimeda* y *Sargassum* (Delgado-Pech 2016). Estas macroalgas carnosas están asociadas a la degradación de los arrecifes de coral, ya que compiten con los corales por espacio, impactando negativamente el asentamiento de larvas y la supervivencia de corales adultos (Adam et al. 2015, Ceccarelli et al. 2020, Quezada-Pérez et al. 2023).

Para la biomasa de peces herbívoros, el ISA considera a las familias Scaridae y Acanthuridae ya que reducen la cantidad de macroalgas carnosas. En cuanto a la biomasa de peces comerciales, se incluyen las familias Lutjanidae y Serranidae por su importancia comercial y su rol trófico como carnívoros (McField y Kramer 2007). Las calificaciones y puntajes de los indicadores se basaron en los criterios y umbrales establecidos por McField et al. (2024) (Tabla 1) para el SAM. Esta evaluación estandarizada permitió evaluar el estado de salud del SGM y CM, y conocer el desempeño de dichos criterios en el SGM.

El valor promedio de los indicadores se convirtió a una escala ordinal con valores entre 1 y 5, dando como resultado 5 valores de salud: crítico (1), mal (2), regular (3), bueno (4) y muy bueno (5). Los valores finales de cada indicador fueron promediados para obtener la calificación ISA (McField et al. 2022, 2024); posteriormente se calculó el error estándar para conocer su variación por región, sistema y sitio arrecifal.

Análisis estadísticos

Para identificar interacciones o factores con un efecto significativo en la estructura comunitaria de los corales duros, se realizó un análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA) tipo II con 1,000 permutaciones (Anderson y Walsh 2013), considerando 3 factores: cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales. Previo al análisis, la matriz de cobertura coralina se transformó mediante raíz cuadrada y se calculó el índice de similitud Bray-Curtis. Este análisis se realizó en el paquete estadístico PRIMER con PERMANOVA V7 (Clarke y Gorley 2015).

RESULTADOS

Suroeste del Golfo de México: cobertura de corales y macroalgas carnosas

Se registraron 26 especies de corales duros en el SGM de los cuales *Siderastrea siderea*, *Siderastrea radians*, *Montastraea cavernosa*, *Pseudodiploria strigosa*, *Colpophyllia natans*, *Porites colonensis*, *Orbicella annularis*, *Orbicella faveolata*, *Porites astreoides* y *Acropora cervicornis* presentaron las mayores coberturas. El APSALT presentó mayor cobertura coralina (55.66%) que el PNSAV (22.14%; Fig. 2). Los arrecifes Tuxpan (68.46%) y De Enmedio (23.92%) presentaron las mayores coberturas en cada sistema, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Se observó una mayor cobertura de macroalgas carnosas en el APSALT (1.68%) que en el PNSAV (1.13%; Fig. 2).

Tabla 1. Criterios y umbrales establecidos para cada uno de los 4 indicadores del índice de salud arrecifal (ISA). Valores tomados de McField et al. (2024). Cobertura de corales y macroalgas carnosas en porcentaje y biomasa de peces herbívoros y comerciales en gramos por cada 100 m².

Calificación	Cobertura coralina (%)	Cobertura de macroalgas carnosas (%)	Biomasa de peces herbívoros (g·100 m ⁻²)	Biomasa de peces comerciales (g·100 m ⁻²)
Muy Bueno (5)	40	1	3,290	1,620
Bueno (4)	20	5	2,740	1,210
Regular (3)	10	12	1,860	800
Mal (2)	5	25	990	390
Crítico (1)	<5	>25	<990	<390

Las mayores coberturas se observaron en el arrecife Enmedio (2.73%), en el APSALT, y Blanca (1.86%), en el PNSAV. Las menores coberturas se observaron en los arrecifes Tuxpan (0.61%) y Santiaguillo (0.42%) para el APSALT y PNSAV, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3). Cabe destacar que las coberturas de macroalgas no superaron el 3% en todos los arrecifes del SGM.

Suroeste del Golfo de México: biomasa de peces herbívoros y comerciales

Se registraron 11 especies de peces herbívoros en el SGM. Las mayores biomasas estuvieron representadas por las especies *Scarus guacamaia*, *Acanthurus chirurgus*, *Scarus iseri*, *Scarus vetula* y *Sparisoma viride*, las cuales constituyeron el 91% de la biomasa total. Las familias Acanthuridae y Scaridae presentaron su mayor biomasa en el APSALT (3,258.95 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En este sistema, el arrecife Enmedio (4,916.64 g·100 m⁻²) presentó los mayores valores de este indicador, mientras que para el PNSAV (1,337.62 g·100 m⁻²), los mayores valores se observaron en el arrecife Santiaguillo (2,512.18 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). Cabe destacar que la biomasa de escáridos superó a la de los acantúridos en ambos arrecifes.

Se registraron 19 especies de peces de importancia comercial en el SGM. Las mayores biomasas estuvieron representadas por las especies *Ocyurus chrysurus*, *Lutjanus griseus*, *Epinephelus adscensionis*, *Cephalopholis cruentata*, *Mycteroperca bonaci*, *Lutjanus cyanopterus*, *Lutjanus analis*, *Lutjanus synagris* y *Mycteroperca phenax*, las cuales constituyeron el 90% de la biomasa total. Las familias Lutjanidae y Serranidae presentaron su mayor biomasa en el APSALT (808.59 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2), en donde el arrecife Enmedio (944.54 g·100 m⁻²) presentó los mayores valores de este indicador. En este arrecife, la biomasa de los lujánidos

fue superior al de los serránidos. Para el caso del PNSAV (500.66 g·100 m⁻²), los mayores valores se observaron en el arrecife Blanca (666.44 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3), en donde la biomasa de los serránidos fue mayor a la de los lujánidos.

Caribe mexicano: cobertura de corales y macroalgas carnosas

Se registraron 24 especies de corales duros en el CM de las cuales *S. siderea*, *O. faveolata*, *P. astreoides*, *Agaricia tenuifolia*, *Agaricia agaricites*, *Porites porites*, *Porites furcata* y *Porites divaricata* presentaron las mayores coberturas. El PNAC mostró mayor cobertura coralina (14.96%) en comparación con el PNAX (6.02%; Fig. 2). Dentro de estos sistemas, los arrecifes Caracolillo (24.27%) y Río Huach (8.85%) presentaron las coberturas más altas, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Se observó una cobertura similar de macroalgas carnosas en el PNAC (37.13%) y en el PNAX (37.20%; Fig. 2). Las mayores coberturas se registraron en el arrecife Colombia Somero (55.35%) ubicado en el PNAC y en Canal de Zaragoza (46.03%) situado dentro del PNAX (Tabla 2, Fig. 3). Las menores coberturas se observaron en los arrecifes Paraíso Norte (24.33%) y Río Huach (29.76%) para el PNAC y PNAX, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3).

Caribe mexicano: biomasa de peces herbívoros y comerciales

En el CM se registraron 10 especies de peces herbívoros. Las mayores biomasas fueron aportadas por *S. viride*, *Sparisoma aurofrenatum*, *Acanthurus coeruleus*, *Sparisoma chrysopterum*, *S. iseri* y *S. vetula*, las cuales representaron el 90% de la biomasa total. Las familias Acanthuridae y Scaridae alcanzaron los mayores valores de biomasa en

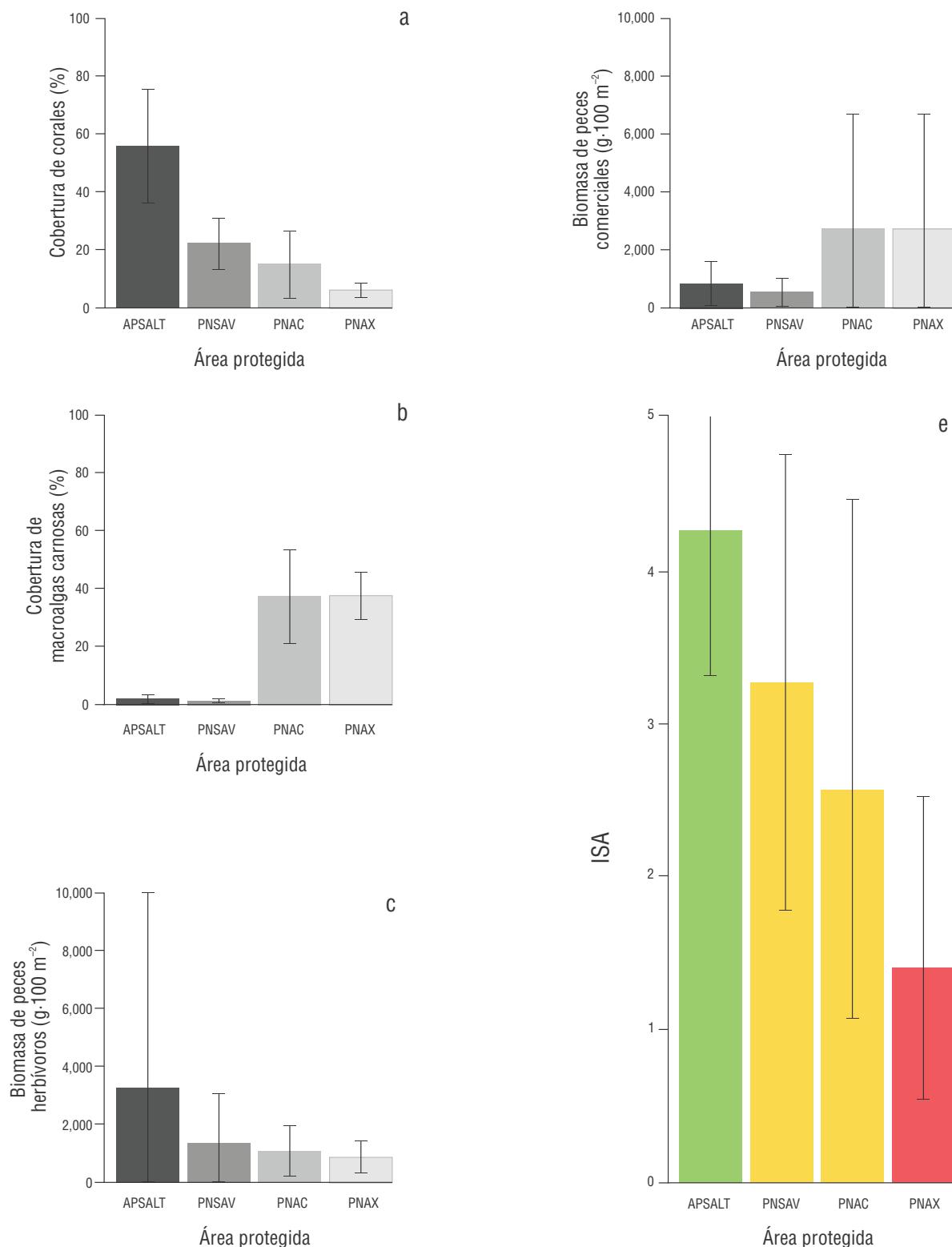


Figura 2. Valores obtenidos para cada indicador y calificación del índice de salud arrecifal (ISA) para el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSLT), Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC) y Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX). Cobertura promedio de corales duros (**a**), cobertura promedio de macroalgas carnosas (**b**), biomasa promedio de peces herbívoros (**c**), biomasa promedio de peces comerciales (**d**) y calificación ISA (**e**). Los colores verde, amarillo y rojo indican la calificación cualitativa ISA: verde (bueno), amarillo (regular) y rojo (crítico). Los tonos grises representan los sistemas arrecifales. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

Tabla 2. Resultados del índice de salud arrecifal (ISA) para cada región, sistema y arrecife de estudio. Suroeste del Golfo de México (SGM); Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (APSALT); Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV); Caribe mexicano (CM); Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC); Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX).

Región/Sistema/ Arrecife	ISA	Corales (%)	Macroalgas carnosas (%)	Peces herbívoros (g·100 m ⁻²)	Peces comerciales (g·100 m ⁻²)
SGM	3.50•	38.90•	1.41•	2,298.28•	654.62•
APSALT	4.25•	55.66•	1.68•	3,258.95•	808.59•
Tuxpan	3.50•	68.46•	0.61•	1,601.25•	672.64•
Enmedio	4.50•	42.85•	2.73•	4,916.64•	944.54•
PNSAV	3.25•	22.14•	1.13•	1,337.62•	500.66•
Blanca	3.25•	22.02•	1.86•	383.32•	666.44•
De Enmedio	3.00•	23.92•	1.11•	1,117.36•	266.26•
Santiaguillo	3.50•	20.48•	0.42•	2,512.18•	569.28•
CM	2.50•	10.49•	37.16•	962.00•	1,908.50•
PNAC	2.75•	14.96•	37.13•	1,073.85•	2,709.45•
Caracolillo	2.50•	24.27•	31.72•	1,023.94•	1,043.08•
Colombia Somero	2.75•	16.00•	55.35•	1,074.62•	4,507.27•
Paraíso Norte	2.25•	4.60•	24.33•	1,123.00•	2,578.01•
PNAX	1.50•	6.02•	37.20•	851.41•	1,108.91•
La Poza	2.25•	4.43•	35.79•	1,134.54•	2,340.58•
Río Huach	1.25•	8.85•	29.76•	721.32•	196.71•
Canal de Zaragoza	1.25•	4.78•	46.03•	698.37•	789.45•

• muy bueno, • bueno, • regular, • mal, • crítico.

el PNAC (1,073.85 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En el arrecife Paraíso Norte del PNAC, se registró la biomasa más alta (1,123.00 g·100 m⁻²), mientras que en el PNAX (851.41 g·100 m⁻²), el arrecife La Poza presentó los mayores valores (1,134.54 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). En ambos arrecifes, la biomasa de escáridos superó a la de los acantúridos.

En el CM se registraron 13 especies de peces de importancia comercial. Las mayores biomasas fueron aportadas por *L. griseus*, *Lutjanus apodus*, *O. chrysurus*, *Lutjanus mahogoni*, *L. synagris* y *Lutjanus jocu*, las cuales representaron el 90% de la biomasa total. Las familias Lutjanidae y Serranidae alcanzaron los mayores valores de biomasa en el PNAC (2,709.45 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 2). En el arrecife Colombia Somero del PNAC, se registró la biomasa más alta (4,507.27 g·100 m⁻²) mientras que en el PNAX (1,108.91 g·100 m⁻²), el arrecife La Poza alcanzó los mayores valores (2,340.58 g·100 m⁻²; Tabla 2, Fig. 3). En

ambos arrecifes la biomasa de lujánidos superó a la de los serránidos.

Índice de salud arrecifal (ISA)

El SGM obtuvo una calificación de salud general buena (3.50). El APSALT alcanzó una calificación ISA de 4.25, clasificando su estado como bueno, al igual que el arrecife Tuxpan (3.50). El arrecife Enmedio fue el único con un estado de salud muy bueno (4.50; Tabla 2). El PNSAV, con una calificación ISA de 3.25, se clasificó en estado de salud regular. En este sistema, solo el arrecife Santiaguillo (3.50) mostró un estado bueno, mientras que Blanca (3.25) y De Enmedio (3.00) se clasificaron como regulares (Tabla 2).

En contraste, el CM presentó un mal estado de salud (2.50), inferior al del SGM. El PNAC obtuvo una calificación ISA de 2.75, resultando en un estado regular. Los

arrecifes Caracolillo (2.50) y Paraíso Norte (2.25) en este sistema se clasificaron como mal, mientras que Colombia Somero (2.75) fue considerado regular. El PNAX presentó un estado crítico (1.50). En este sistema, los arrecifes Río Huach (1.25) y Canal de Zaragoza (1.25) también presentaron estados críticos. La Poza, por su parte, registró un mal estado (2.25; Tabla 2).

Con respecto a los indicadores ISA, la cobertura coralina para el SGM fue buena (38.90%). En este contexto destaca el APSALT y el arrecife Tuxpan con coberturas por arriba del 55%. En el CM la cobertura fue regular (10.49%; Fig. 4), pero en esta región destacó el arrecife Caracolillo con una cobertura buena (24.27%). Cabe destacar que la cobertura del PNAX (6.02%), así como para los arrecifes La Poza (4.43%) y Canal de Zaragoza (4.78%) dentro de este sistema, presentó valores críticos. La cobertura de macroalgas para todos los arrecifes del SGM fue muy buena, no superando el 3%. Por el contrario, la cobertura de macroalgas para los arrecifes del CM fue crítica, con coberturas mayores a 24% en todos los casos. Particularmente en esta región, en el arrecife Colombia Somero la cobertura de macroalgas superó el 50% (Tabla 2), indicando un arrecife dominado por macroalgas carnosas.

Con respecto a la biomasa de peces herbívoros, el SGM presentó una biomasa regular ($2,298.28 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$), en donde Blanca fue el único arrecife con un estado crítico ($383.32 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$). Para el CM la biomasa de peces herbívoros fue crítica ($962 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$), ya que todos los arrecifes presentaron biomassas en un mal estado, a excepción de Río Huach ($721.32 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$) y Canal de Zaragoza ($698.37 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$) que presentaron biomassas en estado crítico (Tabla 2).

La biomasa de peces comerciales para el CM fue muy buena ($1,908.50 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$), en donde destacaron los arrecifes Colombia Somero, Paraíso Norte y La Poza con calificaciones de muy bueno. Río Huach fue el único arrecife que presentó una biomasa en estado crítico ($196.71 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$). Por otra parte, el SGM presentó una calificación considerada como mal ($654.62 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$), en donde el arrecife De Enmedio fue el único que presentó una biomasa en estado crítico ($266.26 \text{ g} \cdot 100 \text{ m}^{-2}$).

El PERMANOVA tipo II mostró que solamente el factor cobertura de macroalgas carnosas presentó una relación significativa con la estructura comunitaria de los corales ($P < 0.05$, $P = 0.001$; Tabla 3), indicando que las zonas con baja cobertura de macroalgas carnosas (ISA = bueno y muy bueno) difieren significativamente de las que tienen altas coberturas de macroalgas (ISA = mal y crítico), en términos de la estructura comunitaria de corales. Por último, las interacciones entre los 3 factores (cobertura de macroalgas carnosas, biomasa de peces herbívoros y biomasa de peces comerciales) no fueron significativas ($P > 0.05$).

DISCUSIÓN

El estado de salud de los arrecifes del SGM, evaluado mediante el ISA, presentó un promedio de cobertura coralina

del 38.90% (Tabla 2). Este indicador podría estar reflejando la interacción de procesos que han ocurrido durante aproximadamente 220 millones de años (Tunnell et al. 2007), junto con alteraciones antropogénicas que han afectado la resiliencia y capacidad de adaptación de los corales en esta región. Estudios previos ya habían resaltado la importancia y el desarrollo coralino de estos arrecifes (Horta-Puga 2003, Escobar-Vásquez y Chávez 2012), lo que sugiere que, a pesar de las presiones ambientales, estos ecosistemas han mantenido una extensión y cobertura significativa (Gil-Agudelo et al. 2020).

Los arrecifes del SGM se encuentran sobre una plataforma continental terrígena (Morelock y Koenig 1967, Tunnell et al. 2007) y están expuestos a condiciones turbias (Tunnell 1988, 1992) debido a su proximidad a la costa (Horta-Puga et al. 2015). Esta turbidez es resultado de la descarga de sedimentos silicicálicos transportados por numerosas cuencas hidrológicas durante la temporada de lluvias (Carriquiry y Horta-Puga 2010, Mateos-Jasso et al. 2012, CONABIO 2013), así como de la resuspensión de sedimentos generada por frentes fríos (Avendaño-Álvarez et al. 2017). A pesar de estas condiciones adversas, los arrecifes del SGM han demostrado una notable capacidad de adaptación a lo largo de escalas geológicas (Roche et al. 2018, Dee et al. 2019).

En Singapur, por ejemplo, se ha observado que los arrecifes que persisten en ambientes perturbados, urbanizados y en condiciones crónicas de turbidez han experimentado una transición a especies más tolerantes, para poder resistir las perturbaciones actuales y futuras (Januchowski-Hartley et al. 2020).

También se ha constatado que los arrecifes de coral en ambientes con condiciones naturales de turbidez tienden a ser más resilientes que aquellos con condiciones de turbidez de origen antropogénico, debido a que estos últimos únicamente han tenido periodos cortos para aclimatarse y adaptarse (Roche et al. 2018). Por ejemplo, en la Gran Barrera de coral australiana se ha observado que arrecifes como Middle Reef, han podido subsistir y mantener altas tasas de crecimiento en los últimos 9,000 años, a pesar de presentar alta sedimentación terrígena. Los autores sugieren que este rápido crecimiento se debe a la preservación del esqueleto coralino al morirse, propiciado por los altos niveles de sedimento terrígeno. Este sedimento terrígeno tiende a recubrir los esqueletos, protegiéndolos de la bioerosión y acción de las olas por más tiempo y manteniéndolos intactos y, por ende, convirtiéndolos en sustratos estables para el asentamiento de nuevos corales. A través del tiempo, este proceso ha contribuido al crecimiento del arrecife a pesar de las condiciones adversas de turbidez (Perry et al. 2012).

No obstante, aunque algunos sistemas arrecifales, como los del SGM, pueden persistir en ambientes con alta turbidez, es importante conocer su límite de tolerancia a la sedimentación (Browne et al. 2012). Esto es especialmente relevante, dado que en estos arrecifes los sedimentos provienen tanto de fuentes naturales como de actividades antropogénicas (Tuttle y Donahue 2022).

El PNSAV se ubica frente a la ciudad de Veracruz, una de las más antiguas de América, fundada en 1519 (Melgarejo-Vivanco 1960). Desde entonces, los arrecifes han sido explotados para la extracción de coral utilizado en la construcción (Heilprin 1890, Tunnell et al. 2007, Gil-Agudelo et al. 2020) y han estado expuestos al impacto de actividades portuarias (Horta-Puga y Tello-Musi 2009, Horta-Puga et al. 2015, Argüelles et al. 2019). Estas condiciones han sometido

a los corales a un estado continuo de estrés durante aproximadamente 500 años.

De manera similar, los arrecifes del APSALT, frente a las ciudades de Tuxpan y Tamiahua, han estado bajo presión desde la creación del puerto de Tuxpan en 1580, y han sido afectados por las actividades portuarias y derrames de combustible (Ortiz-Lozano et al. 2013, Lozano-Nathal y Ponce-Jiménez 2018). De esta manera, los eventos naturales que caracterizan

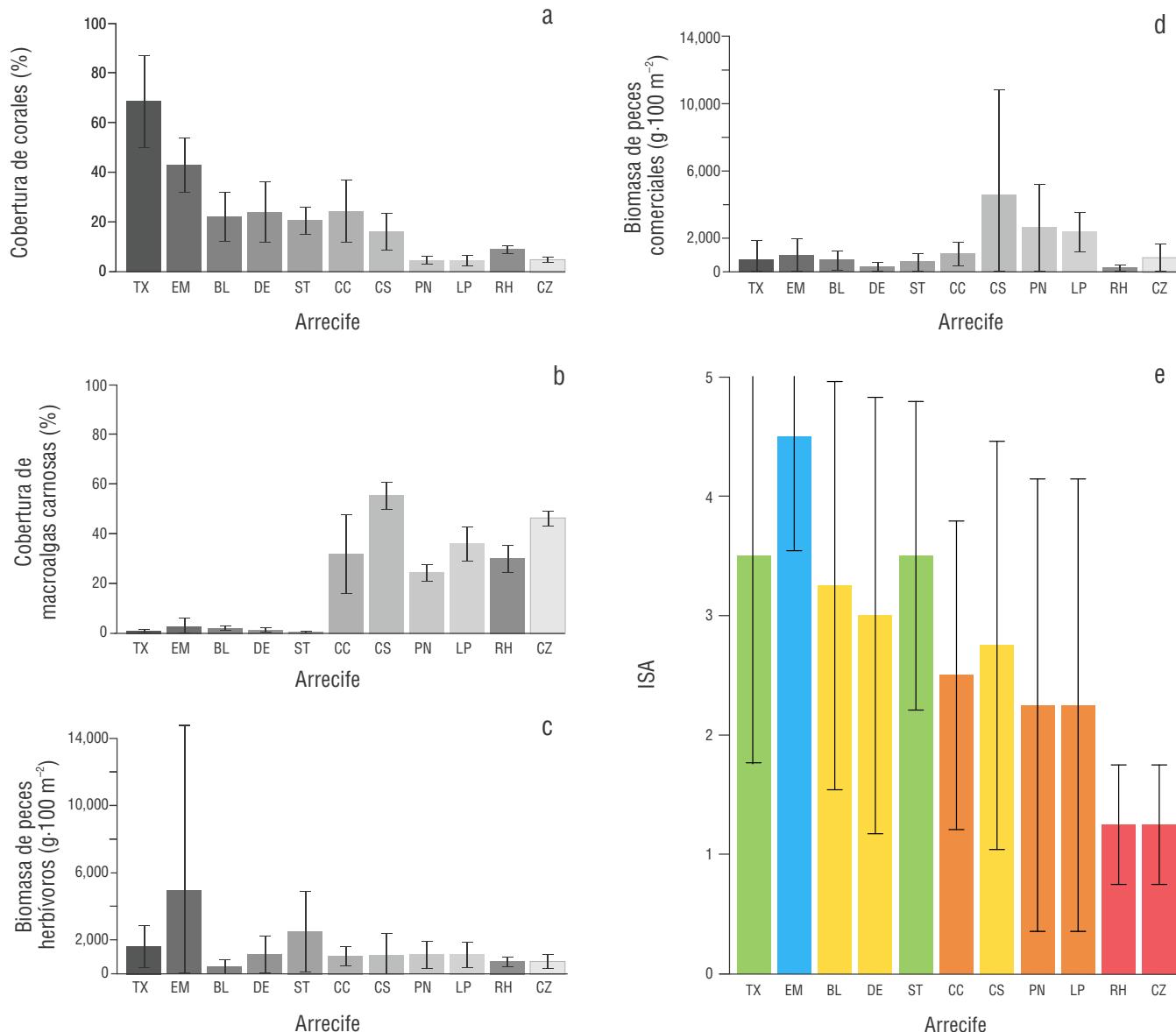


Figura 3. Valores obtenidos para cada indicador y calificación ISA para cada arrecife. Cobertura promedio de corales duros (a), cobertura promedio de macroalgas carnosas (b), biomasa promedio de peces herbívoros (c), biomasa promedio de peces comerciales (d) y calificación del índice de salud arrecifal (ISA) (e). Arrecifes: Tuxpan (TX); Enmedio (EM); Blanca (BL); De Enmedio (DE); Santiagillo (ST); Caracolillo (CC); Colombia Somero (CS); Paraíso Norte (PN); La Poza (LP); Río Huach (RH); Canal de Zaragoza (CZ). Los colores azul, verde, amarillo, anaranjado y rojo indican la calificación cualitativa ISA: azul (muy bueno), verde (bueno), amarillo (regular), anaranjado (mal), rojo (crítico). Los tonos grises representan los sistemas arrecifales. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

esta zona, así como las afectaciones a los sistemas arrecifales del APSALT y PNSAV que se han suscitado de manera progresiva y a través de la historia, pueden estar favoreciendo el potencial de adaptación de estos sistemas arrecifales.

Otro factor natural que podría estar contribuyendo a la buena salud de los arrecifes del SGM, es la surgencia de agua oceánica del giro ciclónico de Campeche (Salas-Pérez et al. 2012, Guerrero et al. 2020), la cual limita el blanqueamiento coralino gracias a las aguas frías ($<22^{\circ}\text{C}$) y favorece el desarrollo coralino por el aporte de nitrógeno utilizado por las zooxantelas (Carrasco 2022, Salas-Monreal et al. 2022).

Adicionalmente, la variabilidad natural de la temperatura en el SGM, donde las aguas se enfrián en invierno (Escobar-Vásquez y Chávez 2012), podría aumentar la resiliencia de los arrecifes, ya que se ha demostrado que las zonas arrecifales con mayor variabilidad en la temperatura del agua son más resistentes al estrés térmico y al blanqueamiento (Safaie et al. 2018, Lachs et al. 2023). Esta capacidad de resistencia también podría estar relacionada con el hecho de que los arrecifes del Golfo de México han experimentado episodios de estrés térmico desde al menos 1878 (Kuffner et al. 2015). Además, la naturaleza siliciclástica

del sustrato en esta región podría conferir a los corales una resiliencia adicional en comparación con aquellos que habitan ambientes carbonatados (Dee et al. 2019). Estos factores combinados podrían explicar la alta resistencia y resiliencia de los arrecifes en la región, especialmente en especies como *C. natans*, *M. cavernosa* y *P. strigosa*, las cuales toleran altas tasas de sedimentación (Horta-Puga et al. 2015) y, de hecho, se encontraron entre las de mayor cobertura en la región.

En la Península de Yucatán, los arrecifes del CM se desarrollaron en aguas oligotróficas sobre una plataforma de carbonato, con escasa influencia de corrientes fluviales debido a la naturaleza kárstica de la región (Weidie 1985, Merino et al. 1990, Merino 1997, Tunnell et al. 2007). La alta permeabilidad del suelo permite la infiltración del agua hacia acuíferos, donde los suelos actúan como filtros naturales de contaminantes (Carballo-Para 2016, Estrada-Medina et al. 2019).

Aunque la región no ha presentado históricamente altas tasas de sedimentación (Horta-Puga et al. 2019), en las últimas décadas se ha registrado un aumento en nutrientes y sedimentos debido a actividades humanas (Arias-González et al. 2017, Rogers y Ramos-Scharrón 2022), y recientemente

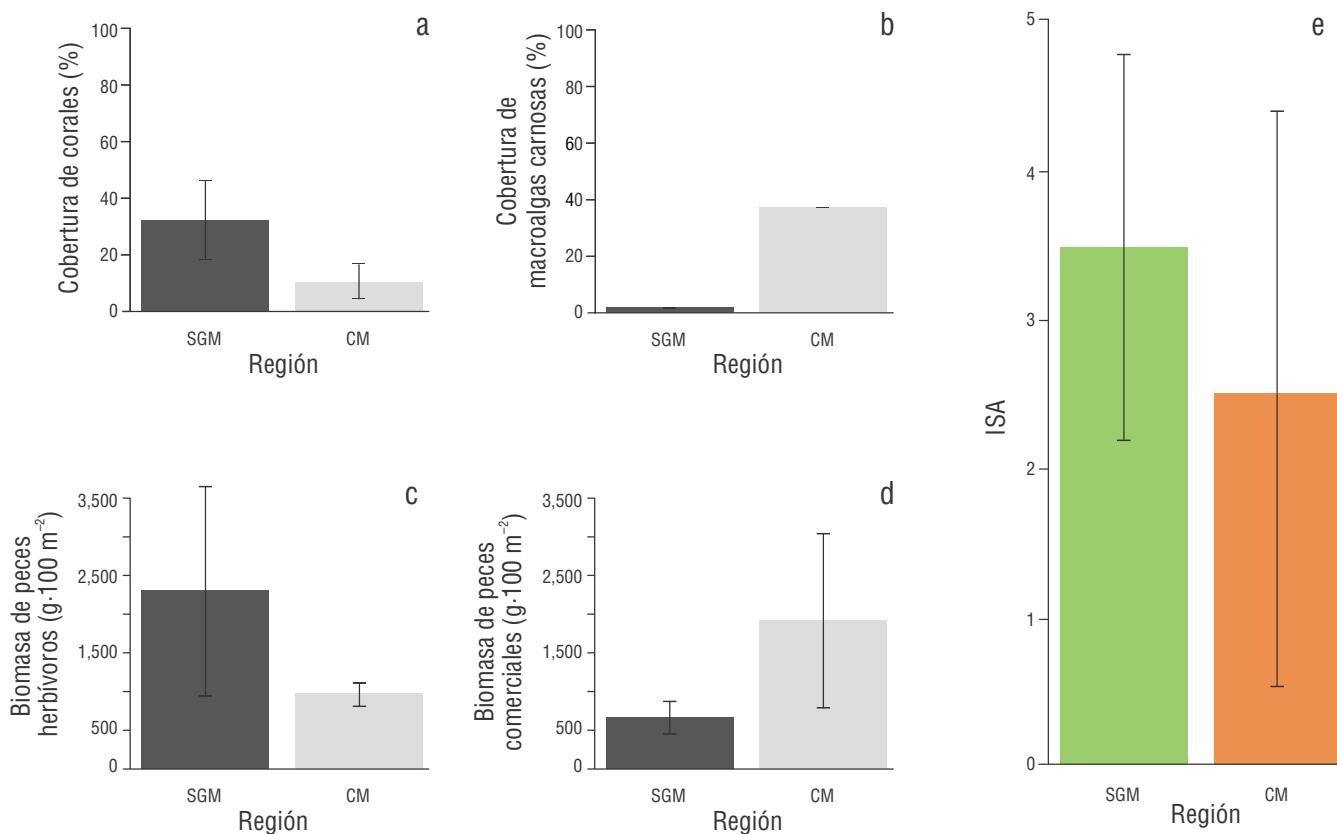


Figura 4. Valores obtenidos para cada indicador y calificación ISA para el suroeste del Golfo de México (SGM) y Caribe mexicano (CM). Cobertura promedio de corales duros (a), cobertura promedio de macroalgas carnosas (b), biomasa promedio de peces herbívoros (c), biomasa promedio de peces comerciales (d) y calificación ISA (e). Los colores verde y anaranjado indican la calificación cualitativa ISA: verde (bueno) y anaranjado (mal). Los tonos grises representan las regiones. Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

Tabla 3. Resumen de los resultados del PERMANOVA tipo II con 3 factores.

Factor	Pseudo- <i>F</i>	p(perm)
Cobertura de macroalgas carnosas	7.1975	0.001
Biomasa de peces herbívoros	1.0246	0.455
Biomasa de peces comerciales	1.3092	0.185

*Los resultados que presentaron relación significativa ($P < 0.05$) están indicados en negritas

las aguas se han llegado a considerar como no oligotróficas (Velázquez-Ochoa y Enríquez 2023). Dado esto, es probable que, por la falta de sedimentación natural a lo largo de su historia, las especies de coral duro del CM no hayan tenido tiempo suficiente para adaptarse a los efectos de la sedimentación de origen antropogénico (Roche et al. 2018).

El estado de Quintana Roo es aún joven (fundado en 1974; Congreso del Estado 2001); sin embargo, las tasas de desarrollo costero en el CM en los últimos 14 años han sido muy elevadas (Arias-González et al. 2017), pasando de 88,000 habitantes en 1975 a 1.5 millones en 2015 (Suchley y Alvarez-Filip 2018). Este hecho podría asociarse a un impacto más intenso y abrupto en los arrecifes del CM comparado con el SGM, lo que potencialmente repercute en la capacidad adaptativa de las especies coralinas (Roche et al. 2018), y genera afectaciones negativas en la resiliencia de dichos ecosistemas (Sandin et al. 2008, Graham et al. 2013, Anthony et al. 2015).

En los arrecifes del CM, se ha documentado un cambio de fase acelerado, impulsado por la eutrofización y la sedimentación derivadas del inadecuado tratamiento de aguas residuales (Martínez-Rendis et al. 2015, Suchley et al. 2016, Arias-González et al. 2017, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019, Randazzo-Eisemann et al. 2021). Estos impactos están estrechamente vinculados al desarrollo costero (Arias-González et al. 2017, Suchley y Álvarez-Filip 2018, Rioja-Nieto y Álvarez-Filip 2019).

Los datos generados permitieron confirmar que la estructura comunitaria de los corales duros está determinada por la presencia de macroalgas carnosas (Tabla 3). Aunque las macroalgas son productores primarios y parte fundamental de las cadenas tróficas (Pereira 2021), su alta cobertura puede afectar negativamente a los arrecifes al competir con los corales por espacio, inhibir el asentamiento de larvas y dificultar su recuperación (Díaz-Pulido et al. 2010). Esto resalta la importancia de considerar este indicador en las evaluaciones de salud arrecifal en la región.

Lo anterior podría estar relacionado con el cambio de especies constructoras de arrecifes en el CM, pasando de géneros dominantes como *Orbicella*, *Montastraea* y *Acropora*, a

géneros oportunistas y más tolerantes como *Porites* y *Agaricia* (Fig. 5), que además contribuyen muy poco a la acumulación de carbonato de calcio y a la complejidad estructural arrecifal. Además, de forma general, esta tendencia también se ha observado en otros arrecifes del Caribe (Barranco et al. 2016, Caballero-Aragón et al. 2020b, Dahlgren et al. 2020, Lima et al. 2022, McField et al. 2022, CCMi 2023, Eagleson et al. 2023).

Estos resultados son preocupantes, debido a que no solo es importante conservar altas coberturas coralinas, sino también mantener coberturas de corales constructores de arrecifes (e.g., *Acropora* spp., *Orbicella* spp.; Alvarez-Filip et al. 2013, González-Barrios 2019, Guendulain-García et al. 2024). La pérdida de complejidad estructural no solamente afecta la estructura tridimensional de los arrecifes, sino también impacta su función como protectores de la costa, al perder la capacidad de reducir la energía del oleaje (Carlot et al. 2023). Esto incrementa el riesgo de erosión costera y afecta a ecosistemas cercanos, como los manglares y los pastos marinos (Zepeda-Centeno et al. 2018).

La baja cobertura de macroalgas carnosas (1.41%) reflejó un estado muy bueno para este indicador en el SGM (Tabla 2), lo que influyó positivamente en el puntaje ISA de la región (3.50). Este valor contrasta con el del CM, donde este indicador se encuentra en estado crítico (Tabla 2). En el PNSAV, la comunidad bentónica está dominada por algas césped, mientras que las macroalgas carnosas tienen menor presencia (Horta-Puga et al. 2020). Esto sugiere que las bajas coberturas de macroalgas carnosas en los arrecifes del SGM no necesariamente implican altas biomassas de herbívoros, sino que podrían estar relacionadas con la dominancia de algas césped, como se ha observado en esta región (Dee et al. 2019).

De acuerdo con Horta-Puga et al. (2020), no es posible establecer que los arrecifes del PNSAV se encuentran en un estado estable como en el CM, si no en un estado inestable o intermedio. Esto debido a que un estado estable se caracteriza por cambios en elementos clave del sistema que resultan en un impacto dramático y duradero en la composición de especies y el funcionamiento del ecosistema (Simenstad et

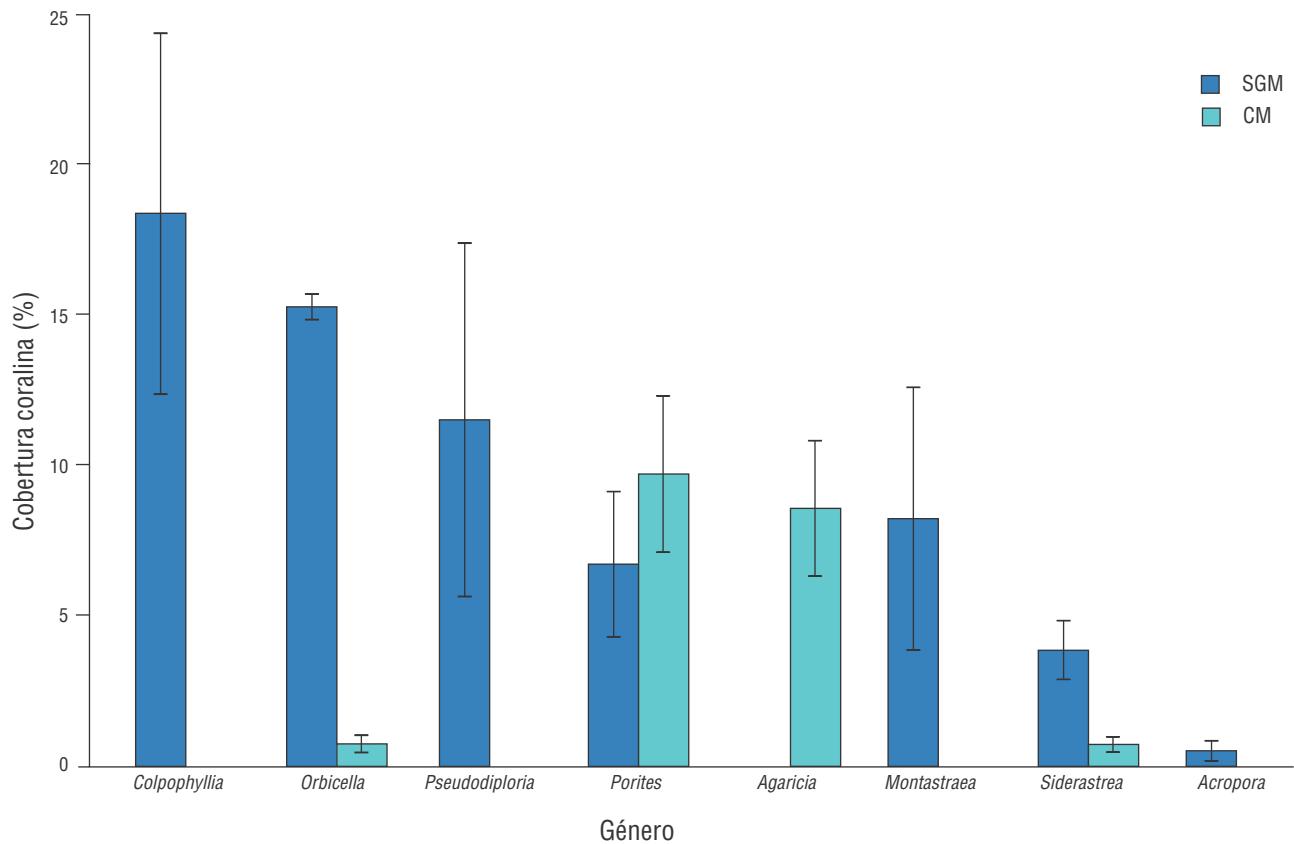


Figura 5. Cobertura promedio para los 8 géneros de coral duro con mayores coberturas para el suroeste del Golfo de México (SGM) y el Caribe mexicano (CM). Las barras de error corresponden a los valores de desviación estándar.

al. 1978), mientras que un estado inestable o intermedio, se caracteriza por presentar alta variabilidad espacial y temporal de los elementos clave, y no necesariamente dominancia de alguno de ellos (Bellwood y Fulton 2008, Goatley et al. 2016). En arrecifes de coral existen 2 estados estables, uno dominado por corales y otro dominado por macroalgas carnosas (Mumby y Steneck 2008, Mumby 2009).

Un cambio de estado estable de arrecife coralino a un estado estable dominado por macroalgas carnosas ya ha sido reportado en el CM (Randazzo-Eisemann et al. 2021). Así mismo, estos eventos se han reportado en otros ecosistemas, como el cambio de estado estable de bosques de macroalgas hacia ambientes marinos rocosos, estériles y de baja biodiversidad, como consecuencia de altas abundancias de erizos (Ling et al. 2015, McPherson et al. 2021, Eger et al. 2024). No obstante, en arrecifes de coral también se han registrado estados inestables o intermedios, donde otros organismos bentónicos, además de las macroalgas carnosas, se vuelven dominantes (e.g., esponjas, gorgónicos, algas césped; Norström et al. 2009, Graham et al. 2014) como respuesta a las perturbaciones constantes de origen antropogénico (Norström et al. 2009). Dichos estados intermedios tienden a volverse estables cuando existe una mortalidad coralina a

gran escala y se generan ciclos de retroalimentación positiva, los cuales amplifican y refuerzan el proceso, impidiendo la recuperación del arrecife a su estado original (Norström et al. 2009, Van de Leemput et al. 2016).

Por lo tanto, los arrecifes del PNSAV, probablemente pudieran dirigirse hacia un estado inestable o intermedio dominado por algas césped (Horta-Puga et al. 2020). Similarmente, esto podría ser el caso para los arrecifes del APSALT, ya que también se ha reportado un aumento en la cobertura de las algas césped en el área (Escobar-Vasquez y Chávez 2012, Cancino-Guzmán 2018, González-Gándara y Salas-Pérez 2019), lo que consecuentemente tendría implicaciones en la cobertura coralina de los arrecifes.

Aunque no reflejado en nuestros resultados reportados, las algas césped presentaron mayores coberturas que las macroalgas carnosas durante el análisis de fotogramas del SGM (SGM: 17.81%; APSALT: 14.38%; PNSAV: 20.11%; Enmedio: 14.90%; Tuxpan: 13.85%; Blanca: 27.70%; De Enmedio: 19.50%; Santiaguillo: 13.17%). Lo anterior podría ser alentador para los arrecifes de esta región, ya que se ha visto que los reclutas coralinos son capaces de establecerse y crecer, aunque lentamente, en los tapetes densos de algas césped (Birrell et al. 2005, 2008). Por el contrario, este proceso

de asentamiento de reclutas coralinos no ocurre cuando el suelo marino es dominado por macroalgas carnosas.

De esta manera, si el reclutamiento continúa, los corales podrían superar a las algas césped (Birrell et al. 2005, 2008; Swierts y Vermeij 2016). Sin embargo, es importante tener en cuenta que las algas césped también pueden ser desplazadas por las macroalgas carnosas (Fung et al. 2011), donde la herbivoría de peces y erizos jugarían un papel importante en la competencia entre estos 2 grupos algales (Arias-González et al. 2017).

Los resultados anteriores sugieren que se debe prestar atención especial y monitorear la cobertura de ambos grupos algales en el SGM, ya que el estado observado actualmente podría seguir 2 rumbos: (1) un escenario ideal, con arrecifes dominados por corales o (2) un escenario menos deseado, con predominio de algas césped, lo que implicaría un cambio de fase, similar a lo experimentado en el CM con las macroalgas carnosas. Esto es especialmente relevante considerando que algunos autores, como Harris et al. (2015), han señalado que se prevé un aumento en la abundancia de algas césped en el futuro, dado que estas pueden sobrevivir en condiciones desfavorables para los corales.

El mejor estado de salud del APSALT (bueno) en comparación con el PNSAV (regular) (Tabla 2), coincide con la idea de que los arrecifes del norte de Veracruz (APSALT) están en mejores condiciones de conservación que los del sur (PNSAV; Chávez et al. 2007). Sin embargo, es necesario prestar atención a las comunidades de peces, especialmente en el PNSAV y el arrecife Tuxpan del APSALT, cuyas calificaciones variaron entre crítico y regular (Tabla 2).

Esto podría reflejar la presión pesquera artesanal en la costa veracruzana (Ortiz-Lozano et al. 2019). Además, otro factor a considerar es que solo se muestraron arrecifes del grupo sur en ambos sistemas, lo que podría haber influido en los resultados, ya que se ha reportado que los arrecifes del grupo sur del PNSAV están en mejor estado de conservación que los del grupo norte (Chávez et al. 2007).

Con respecto a las calificaciones obtenidas, el trabajo de Simoes et al. (2020) clasifica el estado de salud del SGM, APSALT y PNSAV como regular, utilizando indicadores y criterios distintos a los del ISA. Sin embargo, este estudio permite comparar los resultados con los obtenidos en el presente trabajo (Tabla 2), donde las calificaciones para el SGM y APSALT fueron bueno y para el PNSAV fue regular.

Por su parte, el estudio de Pérez-España et al. (2021) utilizó el ISA para evaluar el estado de salud de 15 arrecifes del PNSAV. Aunque las calificaciones individuales de cada indicador difieren de las presentadas en este trabajo, probablemente debido a un ajuste realizado por dichos autores en los criterios ISA, basado en estudios recientes en el PNSAV (últimos 10 años), la calificación promedio obtenida (regular) coincide con la de este estudio. En la presente investigación no se emplearon los criterios ajustados de Pérez-España et al. (2021), ya que se optó por utilizar los criterios ISA establecidos por la HRI para una evaluación estandarizada. Es importante destacar que no existen estudios previos para el

APSALT basados en el ISA, lo que limita la comparación con los resultados presentados aquí.

El PNAC mostró el mejor estado de salud dentro del CM (regular), lo que coincide con lo reportado por McField et al. (2022), donde el PNAC fue identificado como uno de los sitios mejor conservados del CM y SAM, con un 35% de sus arrecifes bajo protección total, más que en cualquier otro lugar de la región. Investigaciones previas en el PNAC, utilizando el ISA, también indican biomassas de peces herbívoros y comerciales en buen estado de salud (Pérez-Cervantes et al. 2017), siendo estos valores los más altos para el SAM (McField et al. 2022).

Este mejor estado de salud del PNAC podría deberse a la estrategia de conservación implementada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) en 2019, que incluyó la suspensión temporal de actividades turísticas en ciertas áreas del Parque Nacional para favorecer la recuperación tras el impacto del síndrome blanco (CONANP 2019). Además, la circulación de corrientes en la zona podría mitigar los efectos de la sedimentación y residuos continentales (Contreras-Silva et al. 2020).

Los corales del PNAC se consideran entre los más resilientes del CM, con altas coberturas coralinas (Barranco et al. 2016, Contreras-Silva et al. 2020), en donde los arrecifes de sotavento presentan mayor desarrollo al estar protegidos de vientos y tormentas (Fenner 1988). Por otra parte, el estado crítico del PNAX concuerda con lo observado por HRI (2012) y más recientemente por Díaz-Pérez et al. (2016) quienes reportaron condiciones muy degradadas y críticas para el PNAX.

Esto probablemente debido a la presión antropogénica local derivada de las actividades turísticas y la agricultura, así como al manejo inadecuado de los arrecifes en la zona sur del CM (Contreras-Silva et al. 2020). Por lo tanto, nuestros resultados reflejan la intensidad y presión ejercida por el desarrollo costero explosivo de los últimos 14 años en el CM, en donde los arrecifes del PNAC aún presentan las mejores condiciones.

Los arrecifes del SGM y los del PNAC, al ser los más resilientes del CM (Contreras-Silva et al. 2020), podrían actuar como puntos calientes de resiliencia, es decir, zonas donde los corales han demostrado una mayor capacidad para resistir y recuperarse de perturbaciones ambientales y antropogénicas, como el cambio climático y la actividad humana (Nyström et al. 2008; McClanahan et al. 2012; McLeod et al. 2019, 2021). Estas áreas se caracterizan por su estabilidad ecológica y su potencial para servir como refugios naturales, lo que las convierte en sitios clave para la conservación de los arrecifes en la región (McClanahan et al. 2014, McLeod et al. 2019, Bang et al. 2021, Moritsch y Foley 2023). Sin embargo, lo más probable es que la velocidad del cambio climático exceda la velocidad a la que los corales se pueden adaptar (Frieler et al. 2013).

Por lo anterior, es necesario realizar más estudios para los arrecifes del SGM que ayuden a profundizar y comprender los procesos ecológicos y ambientales que hacen posible la

persistencia de estos arrecifes en un entorno de alta sedimentación y turbidez, tal como lo han sugerido Salas-Pérez y Granados-Barba (2008) para el PNSAV. Así como conocer su umbral de tolerancia, ya que la tendencia a futuro es hacia un mayor depósito de sedimentos antropogénicos y estrés termal, el cual además será catastrófico para los arrecifes menos resistentes del CM.

Por último, es necesario mencionar que los resultados de biomassas deben ser tomados con precaución debido que los muestreos se realizaron en períodos diferentes en las 2 regiones, y las abundancias de peces pueden presentar fluctuaciones de acuerdo a la estacionalidad. También es importante considerar que las especies de peces comerciales tienden a ser altamente móviles, recorriendo amplias distancias, por lo que los muestreos de este indicador deben ser realizados con mayor frecuencia para obtener resultados representativos del estado actual de este indicador (McField y Kramer 2007).

El ISA ha demostrado ser clave para conocer la condición de arrecifes a nivel de una región como el SAM. Sin embargo, para obtener un conocimiento más detallado de otras regiones, es fundamental considerar otros indicadores locales como la calidad de agua como lo han sugerido Horta-Puga y Tello Musi (2009), y Simoes et al. (2020) para el Golfo de México, ya que se ha observado que las coberturas de los grupos algales están influenciadas por condiciones ambientales como es la calidad de agua (Horta-Puga et al. 2020).

Es esencial implementar un programa continuo de evaluaciones de salud arrecifal para los arrecifes del SGM y CM. La evaluación periódica permite comparar tendencias a lo largo del tiempo, proporcionando una medida real de la salud arrecifal. Estas evaluaciones, junto con estrategias de manejo basadas en la resiliencia (McLeod et al. 2019, Obura et al. 2019, Vardi 2021, Moritsch y Foley 2023), serán clave para la gestión y conservación de los arrecifes en el Atlántico mexicano.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este estudio empleando el ISA, sobresalen las siguientes conclusiones: (a) los arrecifes del SGM presentaron mayor cobertura de corales que los del CM; (b) un cambio de fase ya es evidente en el CM, mientras que para el SGM las bajas coberturas de macroalgas carnosas indicarían que aún se encuentra en una etapa intermedia; (c) las altas coberturas de macroalgas carnosas en el CM afectaron el estado de salud negativamente; (d) las menores biomassas de peces herbívoros reportadas en el CM podrían corroborar su relación con las altas coberturas de macroalgas observadas; (e) las mayores biomassas de peces comerciales registradas en el CM, particularmente en el PNAC, sugieren la eficacia e importancia de las estrategias de conservación; y por último, (f) los arrecifes del SGM presentaron mejor estado de salud que los del CM, lo cual podría estar relacionado con la historia natural y antropogénica propia de ambas regiones.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

Este trabajo incluye el siguiente material suplementario: (1) base de datos con la cobertura de corales, (2) base de datos con la cobertura de algas césped y (3) fotografías de los arrecifes muestreados. El material suplementario de este trabajo se puede descargar de los enlaces: (1) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421182>, (2) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421183> y (3) <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cmarinas/article/view/3501/420421185>.

Agradecimientos

Agradecemos a los estudiantes de la Universidad Veracruzana, al M.M.Z.C Mateo Sabidos Itzá y al M.C. José Héctor Lara Arenas por su apoyo en el trabajo de campo, y en especial a este último por su valiosa asesoría en los análisis estadísticos.

Fondos

Este estudio fue financiado por el Tecnológico Nacional de México a través del proyecto “Variables indicativas del estado de salud de ecosistemas costeros II” (clave. 16976.23-P) y el SECIHTI con número de beca 456078 al primer autor.

Conflictos de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: DC, CAVS; Curación de datos: DC, CAVS; Análisis formal: DC, CAVS; Adquisición de financiamiento: DC, CAVS; Investigación: DC, CAVS; Metodología: DC, CAVS, HPE; Administración del proyecto: CAVS; Recursos: DC, CAVS; Software: DC, CAVS; Supervisión: CAVS, HPE, LAF; Validación: CAVS, HPE, LAF; Visualización: DC, CAVS, HPE, LAF; Redacción—borrador original: DC, CAVS; Redacción—revisión y edición: CAVS, HPE, LAF.

Disponibilidad de datos

Los datos están disponibles como Material Suplementario.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Este estudio se realizó con la aprobación ética de la CONANP y con todos los permisos necesarios F00.9.DPNAC/174/2023, F00.9.DPNAX/210/2023; el estudio

cumplió con todas las normas correspondientes para el uso justificado de animales en investigación y su bienestar.

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

REFERENCIAS

- Adam TC, Burkepile DE, Ruttenberg BI, Paddock MJ. 2015. Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: knowledge gaps and implications for management. *Mar Ecol Prog Ser.* 520:1-20. <https://doi.org/10.3354/meps11170>
- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet J, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci Rep.* 3:3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>
- Alvarez-Filip L, Estrada-Saldívar N, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, González-Barrios FJ. 2019. A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ Preprints.* 7:e8069. <https://doi.org/10.7717/peerj.8069>
- Alvarez-Filip L, González-Barrios FJ, Pérez-Cervantes E, Molina-Hernández A, Estrada-Saldívar N. 2022. Stony coral loss decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Commun Biol.* 5(1):440. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>
- Anderson MJ, Walsh DCI. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol Monogr.* 83(4):557-574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Anthony KRN, Marshall PA, Abdulla A, Beeden R, Bergh C, Black R, Eakin CM, Game ET, Gooch M, Graham NAJ, et al. 2015. Operationalizing resilience for adaptive coral reef management under global environmental change. *Glob Chang Biol.* 21(1):48-61. <https://doi.org/10.1111/gcb.12700>
- Ardisson PL, May-Ku MA, Herrera-Dorantes MT, Arellano-Guillermo A. 2011. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible = The Mesoamerican Barrier Reef System-Mexico: considerations for its designation as a Particularly Sensitive Sea Area. *Hidrobiológica.* 21(3):261-280.
- Argüelles J, Brenner J, Pérez-España H. 2019. Línea base para el monitoreo de los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) a través de la metodología AGRRA (Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment): Universidad Veracruzana, The Nature Conservancy, Sea & Reef. Technical Report. 26 p. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.35372.92807>
- Arias-González JE, Fung T, Seymour RM, Garza-Pérez JR, Acosta-González G, Bozec Y-M, Johnson CR. 2017. A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE.* 12(4):e0174855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>
- Arias-González JE, Legendre P, Rodríguez-Zaragoza FA. 2008. Scaling up beta diversity on Caribbean coral reefs. *J Exp Mar Bio Eco.* 366(1-2):28-36. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.035>
- Aronson RB, Edmunds PJ, Precht WF, Swanson DW, Levitan DR. 1994. Large-scale, long-term monitoring of Caribbean coral reefs: Simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Res Bull.* 421(421):1-19. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.421.1>
- Avendaño-Álvarez O, Salas-Monreal D, Marín-Hernández M, Salas de-León DA, Monreal-Gómez MA. 2017. Annual hydrological variation and hypoxic zone in a tropical reef system. *Reg Stud Mar Sci.* 9:145-155. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.12.007>
- Bang AHY, Kuo C-Y, Wen CK-C, Cherh K-L, Ho M-J, Cheng N-Y, Chen Y-C, Chen CA. 2021. Quantifying coral reef resilience to climate change and human development: An evaluation of multiple empirical frameworks. *Front Mar Sci.* 7:610306. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.610306>
- Barranco LM, Carriquiry JD, Rodríguez-Zaragoza FA, Cupul-Magaña AL, Villaescusa JA, Calderón-Aguilera LE. 2016. Spatiotemporal variations of live coral cover in the northern Mesoamerican Reef System, Yucatan Peninsula, Mexico. *Sci Mar.* 80(2):143-150. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04294.23A>
- Barrera-Falcon E, Rioja-Nieto R, Hernández-Landa RC, Torres-Irineo E. 2021. Comparison of standard Caribbean coral reef monitoring protocols and underwater digital photogrammetry to characterize hard coral species composition, abundance and cover. *Front Mar Sci.* (8):722569. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.722569>
- Bellwood DR, Fulton CJ. 2008. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea levels and climate change? *Limnol Oceanogr.* 53(6):2695-2701. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2695>
- Bindoff NL, Cheung WWL, Kairo JG, Arístegui J, Guinder VA, Hallberg R, Hilmi N, Jiao N, Karim MS, Levin L, et al. 2019. Changing ocean, marine ecosystems, and dependent communities. In: Pörtner HO, Roberts DC, MassonDelmotte V, Zhai P, Tignor M, Poloczanska E, Mintenbeck K, Alegría A, Nicolai M, Okem A, Petzold J, Rama B, Weyer NM (eds.), *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate.* Cambridge (UK) and New York (USA): Cambridge University Press. p. 447-587.
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL. 2005. Effects of algal turfs and sediment on coral settlement. *Mar Pollut Bull.* 51(1-4):408-414. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.10.022>
- Birrell CL, McCook LJ, Willis BL, Diaz-Pulido GA. 2008. Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. In: Gibson RN, Atkinson RJA, Gordon JDM (eds.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* 1st ed. Boca Raton (USA): Taylor and Francis. p. 25-63.
- Blanchon P. 2011. Geomorphic Zonation. In: Hopley D. (ed.), *Encyclopedia of Modern Coral Reefs. Encyclopedia of Earth Sciences Series.* Dordrecht (Netherlands): Springer. p. 469-486. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2639-2_33
- Browne NK, Smithers SG, Perry CT, Ridd PV. 2012. A field-based technique for measuring sediment flux on coral reefs: application to turbid reefs on the Great Barrier Reef. *J Coastal Res.* 28(5):1247-1262. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-11-00171.1>
- Caballero-Aragón H, Perera Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Zaldívar N, Ressl R. 2020a. Coral Reef Status Report Card Arrecife de Puerto Morelos National Park, México, 2019. Puerto Morelos (Mexico): CONABIO. Technical Report, No. 1. 29 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31957.91362>
- Caballero-Aragón H, Perera-Valderrama S, Cerdeira-Estrada S, Martell-Dubois R, Rosique-de la Cruz L, Álvarez-Filip L, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Ressl R. 2020b. Puerto Morelos coral reefs, their current state and classification by a scoring system. *Diversity.* 12(7):272. <https://doi.org/10.3390/d12070272>

- Cancino-Guzmán HE. 2018. Propuesta de monitoreo para detectar cambios en la cobertura coralina de los arrecifes del norte de Veracruz, México [dissertation]. [Mexico]: Universidad Veracruzana. 52 p.
- Carballo-Para RM. 2016. Identificación del flujo subterráneo como consecuencia de la incidencia de plaguicidas y de cargas hidráulicas en una zona de campo de golf de la Riviera Maya [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. 120 p.
- Carlot J, Voudoukas M, Rovere A, Karambas T, Lenihan HS, Kayal M, Adjeroud M, Pérez-Rosales G, Hedouin L, Parravicini V. 2023. Coral reef structural complexity loss exposes coastlines to waves. *Sci Rep.* 13:1683. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28945-x>
- Carrasco DE. 2022. Impacts of Nitrogen Enrichment on Corals-A Remote Sensing Approach [dissertation]. [USA]: University of San Francisco. 84 p.
- Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G. 1993. Arrecifes de coral en México. In: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Mexico (Mexico): Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad y Centro de Investigación de Quintana Roo. p. 80-92.
- Carriquiry JD, Horta-Puga G. 2010. The Ba/Ca record of corals from the southern Gulf of Mexico: Contributions from land-use changes, fluvial discharge and oil-drilling muds. *Mar Pollut Bull.* 60(9):1625-1630. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.06.007>
- [CCMI] Central Caribbean Marine Institute. 2023. Little Cayman Reef Report Card 2022: CCMI; [accessed 2024 Apr 18]. <https://reefresearch.org/wp-content/uploads/2023/06/HRR-2022-For-Release.pdf>
- Cecarelli DM, Evans RD, Logan M, Mantel P, Puotinen M, Petus C, Russ GR, Williamson DH. 2020. Long-term dynamics and drivers of coral and macroalgal cover on inshore reefs of the Great Barrier Reef Marine Park. *Ecol Appl.* 30(1):e02008. <https://doi.org/10.1002/eap.2008>
- Chávez E, Tunnell JW Jr, Withers K. 2007. Reef zonation and ecology: Veracruz shelf and Campeche Bank. In: Tunnell JW Jr, Chavez E, Withers K (eds.), Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Corpus Christi (USA): A & M University Press. p. 41-67.
- Chávez-Hidalgo A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe Mexicano [dissertation]. [Mexico]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 170 p.
- Clarke K, Gorley R. 2015. PRIMER Version 7: Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research. User manual/tutorial; [accessed 2024 Sep 18]. <https://docslib.org/doc/13284522/kr-clarke-rn-gorley-user-manual-tutorial>
- [CONABIO] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2013. Estrategia para la Conservación y Uso Sustentable de la Biodiversidad del Estado de Veracruz: CONABIO; [accessed 2024 Apr 18]. <https://faolex.fao.org/docs/pdf/mex211469.pdf>
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2019. Estrategia de Conservación para Arrecifes Saludables en Cozumel: CONANP; [accessed 2024 Apr 28]. <https://nmsfloridakeys.blob.core.windows.net/floridakeys-prod/media/docs/2019-cozumel-bulletin.pdf>
- Congreso del Estado. 2001. IX Legislatura del Estado de Quintana Roo: Congreso del Estado; [accessed 2025 Feb 5]. https://documentos.congresosqroo.gob.mx/historial/09_legislatura/decretos/3anio/2PO/dec110/10920010911001.pdf
- Conterras-Silva AI, Tilstra A, Migani V, Thiel A, Pérez-Cervantes E, Estrada-Saldívar N, Elias-Ilosvay X, Mott C, Alvarez-Filip L, Wild C. 2020. A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Sci Rep.* 10(1):8897. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65801-8>
- Dahlgren C, Sherman K, Haines L, Knowles L, Callwood K. 2020. Bahamas Coral Reef Report Card Volume 2: 2015-2020. p. 36.
- Dee SG, Torres MA, Martindale RC, Weiss A, DeLong KL. 2019. The future of reef ecosystems in the Gulf of Mexico: insights from coupled climate model simulations and ancient hot-house reefs. *Front Mar Sci.* 6:691. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00691>
- Delgado-Pech B. 2016. Comunidades de macroalgas en arrecifes coralinos de Quintana Roo: composición taxonómica y patrones de colonización [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. 113 p.
- Díaz-Pérez L, Rodríguez-Zaragoza FA, Ortiz M, Cupul-Magaña AL, Carriquiry JD, Ríos-Jara E, Rodríguez-Troncoso AP, García-Rivas M del C. 2016. Coral reef health indices versus the biological, ecological and functional diversity of fish and coral assemblages in the Caribbean Sea. *Plos One.* 11(11):e0167252. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161812>
- Díaz-Pulido G, Harii S, McCook LJ, Hoegh-Guldberg O. 2010. The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs.* 29(1):203-208. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0573-x>
- Downs CA, Woodley CM, Richmond RH, Lanning LL, Owen R. 2005. Shifting the paradigm of coral-reef "health" assessment. *Mar Pollut Bull.* 51(5-7):486-494. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.06.028>
- Eagleson RG, Alvarez-Filip L, Lumsden JS. 2023. A review of research on the mustard hill Coral, *Porites astreoides*. *Diversity.* 15(3):462. <https://doi.org/10.3390/d15030462>
- Eger AM, Blain CO, Brown AL, Chan SSW, Miller KI, Vergés A. 2024. Kelp forests versus urchin barrens: a comparison of ecosystem functions and services provided by two alternative stable marine habitats. *Proc R Soc B.* 29:20241539. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.1539>
- Escobar-Vásquez C, Chávez EA. 2012. Coral community structure at Isla Lobos reef, Gulf of Mexico. In: Yellowlees D, Hughes TP (eds.), Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, 15A Biodiversity and Systematic: general session, 2012 Jul 9-13. Cairns (Australia).
- Estrada-Medina H, Jiménez-Osorio JJ, Álvarez-Rivera O, Barrientos-Medina RC. 2019. El karst de Yucatán: su origen, morfología y biología = The karst of Yucatan: its origin, morphology and biology. *Acta univ.* 29:e2292.
- Feng YT, Bethel BJ, Tian Y, Dong CM, Liang J, Yao YL, Yuan J, Chen Y, Chen SJ, Yu Y. 2023. Marine heatwaves in the Gulf of Mexico 1983–2021: Statistics, recent intensifications, and threats on coral reefs. *Adv Clim Chang Res.* 14(4):560-572. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2023.08.006>
- Fenner DP. 1988. Some leeward reefs and corals of Cozumel, Mexico. *Bull Mar Sci.* 42(1):133-144.
- Frieler K, Meinshausen M, Golly A, Mengel M, Lebek K, Donner SD, Hoegh-Guldberg O. 2013. Limiting global warming to 2 °C is unlikely to save most coral reefs. *Nat Clim Change.* 3:165-170. <https://doi.org/10.1038/nclimate1674>
- Froese R, Pauly D. 2023. FishBase. World Wide Web electronic publication version. Stockholm (Sweden): FishBase; [accessed 2023 Sep 19]. www.fishbase.org
- Fung T, Seymour RM, Johnson CR. 2011. Alternative stable states and phase shifts in coral reefs under anthropogenic stress. *Ecology.* 92(4):967-982. <https://doi.org/10.1890/10-0378.1>
- Gil-Agudelo DL, Cintra-Buenrostro CE, Brenner J, González-Díaz P, Kiene W, Lustic C, Pérez-España H. 2020. Coral reefs in the Gulf of Mexico large marine ecosystem:

- conservation status, challenges, and opportunities. *Front Mar Sci.* 6(807):1-20.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00807>
- Gil-Agudelo DL, Navas-Camacho R, Rodríguez-Ramírez A, Reyes-Nivia MC, Bejarano S, Garzón-Ferreira J, Smith GW. 2009. Enfermedades coralinas y su investigación en los arrecifes colombianos = Coral diseases and their research in Colombian reefs. *Bol Invest Mar Cost.* 38(2):189-224.
- Goatley CHR, Bonaldo RM, Fox RJ, Bellwood DR. 2016. Sediments and herbivory as sensitive indicators of coral reef degradation. *Ecol Soc.* 21(1):29.
<https://doi.org/10.5751/ES-08334-210129>
- González-Barrios FJ. 2019. Cambios en la estructura de los ensambajes coralinos y su efecto en la funcionalidad de los arrecifes del Caribe Mexicano [dissertation]. [Mexico]: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 59 p.
- González-Gándara C, Lozano Vilano M, De la Cruz Francisco V, Domínguez Barradas C. 2013. Peces del sistema arrecifal Lobos-Tuxpan, Veracruz, México = Fish of the Lobos-Tuxpan Reef System, Veracruz, Mexico. Universidad y Ciencia. 28(2):191-208.
- González-Gándara C, Salas-Pérez JJ. 2019. Caracterización del sustrato bentónico del arrecife Tuxpan, Veracruz, México, con énfasis en la comunidad de corales escleractinios = Characterization of benthic substrate of Tuxpan reef, Veracruz, Mexico with emphasis on scleractinian coral community. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 54(3):259-271.
<https://doi.org/10.22370/rbmo.2019.54.3.2009>
- González-González M, De la Cruz-Francisco V, Morales-Quijano I, Orduña-Medrano RE. 2016. Diversidad y cobertura de la comunidad bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan, México = Diversity and coverage of the benthic community at Enmedio reef, Lobos-Tuxpan Reef System, Mexico. *Rev Mar Cost.* 8(2):47-65.
<https://doi.org/10.15359/revmar.8-2.3>
- Goreau TJF, Hayes RL. 2024. 2023 record marine heatwaves: Coral Bleaching HotSpot maps reveal global sea surface temperature extremes, coral mortality and ocean circulation changes.
<https://doi.org/10.31223/X54M5R>
- Graham NAJ, Bellwood DR, Cinner JE, Hughes TP, Norström AV, Nyström M. 2013. Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Front Ecol Environ.* 11(10):541-548.
<https://doi.org/10.1890/120305>
- Graham NAJ, Cinner JE, Norström AV, Nyström M. 2014. Coral reefs as novel ecosystems: Embracing new futures. *Curr Opin Env Sust.* 7:9-14.
<https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.023>
- Graham NAJ, Nash KL. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs.* 32(2):315-326.
<https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Guendulain-García SD, Banaszak AT, Alvarez-Filip L, Quattrini AM, Lopez-Perez A. 2024. Three-dimensional morphological variation and physical functionality of Caribbean corals. *Coral Reefs* 43:405-413.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02472-1>
- Guerrero L, Sheinbaum J, Mariño-Tapia I, González-Rejón JJ, Pérez-Brunius P. 2020. Influence of mesoscale eddies on cross-shelf Exchange in the western Gulf of Mexico. *Cont Shelf Res.* 209:104243.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104243>
- Harris JL, Lewis LS, Smith JE. 2015. Quantifying scales of spatial variability in algal turf assemblages on coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser.* 532:41-57.
<https://doi.org/10.3354/meps11344>
- Heilprin A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia.* 42:303-316.
- Henley BJ, McGregor HV, King AD, Hoegh-Guldberg O, Arzey AK, Karoly DJ, Lough JM, DeCarlo TM, Linsley BK. 2024. Highest ocean heat in four centuries places Great Barrier Reef in danger. *Nature.* 632:320-326.
<https://doi.org/10.1038/s41586-024-07672-x>
- Hongo C, Kayanne H. 2009. Holocene coral reef development under windward and leeward locations at Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan. *Sediment Geol.* 214(1-4):62-73.
<https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2008.01.011>
- Horta-Puga G. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae). In: Lang JC (ed.), *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of Initial Surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Program.* *Atoll Res Bull.* 496(20):3610-369.
<https://doi.org/10.5479/si.00775630.20.360>
- Horta-Puga G, Alvarez-Filip L, Cabral-Tena RA, López-Pérez A, Ortiz-Lozano L, Pérez-España H, Reyes-Bonilla H. 2019. Coastal coral reefs in Mexico. In: Botello AV, Villanueva SF, Gutiérrez J (eds.), *Costas y Mares Mexicanos: Contaminación, Impactos, Vulnerabilidad y Cambio Climático.* Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 329-366.
<https://doi.org/10.26359/epomex.0419>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. SNIB-CONABIO proyecto No. DM005 [accessed 2024 Apr 18].
<https://www.snib.mx/iptconabio/resource?r=SNIB-DM005>
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Beltrán-Torres A, Carricart-Ganivet JP, Carriquiry JD, Villaescusa-Celaya J. 2015. Veracruz Reef System: a hermatypic coral community thriving in a sedimentary terrigenous environment. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.* Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 181-208.
- Horta-Puga G, Tello-Musi JL, Córdova A, Gutiérrez-Carrillo A, Gutiérrez-Martínez J, Morales-Aranda AA. 2020. Spatio-temporal variability of benthic macroalgae in a coral reef system highly influenced by fluvial discharge: Veracruz, Gulf of Mexico. *Mar Ecol.* 41(4):e12596.
<https://doi.org/10.1111/maec.12596>
- [HRI] Healthy Reefs Initiative. 2008. Eco-health Report Card for the Mesoamerican Reef: An Evaluation of Ecosystem Health. 14 p.
- [HRI] Healthy Reefs Initiative. 2012. Report Card for the Mesoamerican Reef: An Evaluation of Ecosystem Health. 22 p.
- Humann P, Deloach N. 2013. *Reef Coral Identification: Florida Caribbean Bahamas.* 3rd ed. Florida (USA): New World Publications Inc. 270 p.
- Januchowski-Hartley FA, Bauman AG, Morgan KM, Seah JCL, Huang D, Todd PA. 2020. Accreting coral reefs in a highly urbanized environment. *Coral Reefs.* 39:717-731.
<https://doi.org/10.1007/s00338-020-01953-3>
- Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE. 2003. The Atlantic coral reefs of México. In: Cortés J (ed.), *Latin American Coral Reefs.* Elsevier. p. 131-158.
<https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50007-2>
- Kramer P, McField M, Álvarez-Filip L, Drysdale I, Rueda Flores M, Giró A, Pott R. 2015. 2015 Report Card for the Mesoamerican Reef. Healthy Reefs Initiative. Franklin Dodd Communications. 27 p.
- Kuffner IB, Lidz BH, Hudson JH, Anderson JS. 2015. A century of ocean warming on Florida Keys coral reefs: historic in situ observations. *Estuar Coasts.* 38:1085-1096.
<https://doi.org/10.1007/s12237-014-9875-5>
- Kuriakose S. 2014. Estimation of length weight relationship in fishes: ICAR-Central Marine Fisheries Research Institute.

- p. 215-220; [accessed 2024 Apr 18]. <https://core.ac.uk/download/pdf/95776221.pdf>
- Lachs L, Donner SD, Mumby PJ, Bythell JC, Humanes A, East HK, Guest JR. 2023. Emergent increase in coral thermal tolerance reduces mass bleaching under climate change. *Nat Commun.* 14:4939. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-40601-6>
- Lara M, Padilla C, García C, Espejel JJ. 1992. Coral Reefs of Veracruz Mexico I. Zonation and Community. Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, 1992 Jun 22-27. Guam (GU). p. 535-544.
- Lara-Arenas JH, Villegas-Sánchez CA. 2016. AEFEBE v1.1 Software para analizar fotogramas del bentos. Mexico: Tecnológico Nacional de México/ Instituto Tecnológico de Chetumal.
- Lima LFO, Bursch H, Dinsdale EA. 2022. Win some, lose some: The ecophysiology of *Porites astreoides* as a key coral species to Caribbean reefs. *Front Mar Sci.* 9:908734. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.908734>
- Ling SD, Scheibling RE, Rassweiler A, Johnson CR, Shears N, Connell SD, Salomon AK, Norderhaug KM, Pérez-Matus A, Hernández JC, et al. 2015. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil Trans R Soc B.* 370:20130269. <http://doi.org/10.1098/rstb.2013.0269>
- López-Padierna M. 2017. Distribution and condition of stony corals in the Veracruz Reef System National Park: A management perspective [dissertation]. Florida [United States]: Nova Southeastern University Halmos College of Natural Science and Oceanography. 58 p.
- Lozano-Nathal GA, Ponce-Jiménez MP. 2018. Tuxpan, Veracruz, espacio urbano, barrios y tradiciones de una ciudad marítima y fluvial. Finales del siglo XIX a principios Del siglo XX: INAH. 12 p; [accessed 2024 Apr 28]. <https://estudioshistoricos.inah.gob.mx/wp-content/uploads/Gema-Lozano-y-Mar%C3%ADa-del-Pilar-Ponce-Tuxpan-Veracruz-espacio-urbano-barrios-y-tradiciones-de-una-ciudad-mar%C3%ADa-tima-y-fluvial.pdf>
- Martínez-Rendis A, Acosta-González G, Hernández-Stefanoni JL, Arias-González JE. 2015. Quantifying the reefscape transformation of a coastal Caribbean coral reef during a phase shift and the associated coastal landscape change. *Mar Ecol.* 37(3):697-710. <https://doi.org/10.1111/maec.12334>
- Mateos-Jasso A, Zavala-Hidalgo J, Romero-Centeno R, Allende-Aranda ME. 2012. Variability of the thermohaline structure in the northern Veracruz Coral Reef System, Mexico. *Cont Shelf Res.* 50-51:30-40. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.10.001>
- McClanahan TR, Ateweberhan M, Darling ES, Graham NAJ, Muthiga NA. 2014. Biogeography and change among regional coral communities across the Western Indian Ocean. *PLoS ONE.* 9(4):e93385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093385>
- McClanahan TR, Donner SD, Maynard JA, MacNeil MA, Graham NAJ, Maina J, Baker AC, Alemu IJB, Beger M, Campbell SJ, et al. 2012. Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS One.* 7(8):e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>
- McField M, Kramer P. 2007. Healthy Reefs for Healthy People: A Guide to Indicators of Reef Health and Social Well-Being in the Mesoamerican Reef Region. Miami (USA): Franklin Trade Graphics. p. 208.
- McField M, Soto M, Craig N, Giro A, Drysdale I, Guerrero C, Rueda M, Kramer P, Canty S, Muñiz I. 2022. 2022 Mesoamerican Reef Report Card = Reporte del Arrecife Mesoamericano 2022: Healthy Reefs Initiative. 35 p.
- McField M, Soto M, Martínez R, Giró A, Guerrero C, Rueda M, Kramer P, Roth L, Muñiz I. 2024. 2024 Mesoamerican Reef Report Card = Reporte del Arrecife Mesoamericano 2024: Healthy Reefs for Health People. 29 p.
- McLeod E, Anthony KRN, Mumby PJ, Maynard J, Beeden R, Graham NAJ, Heron SF, Hoegh-Guldberg O, Jupiter S, MacGowan P, et al. 2019. The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *J Environ Manage.* 233:291-301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.034>
- McLeod E, Shaver EC, Beger M, Koss J, Grimsditch G. 2021. Using resilience assessments to inform the management and conservation of coral reef ecosystems. *J Environ Manage.* 277:111384. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111384>
- McPherson ML, Finger DJ, Houskeeper HF, Bell TW, Carr MH, Rogers-Bennett L, Kudela RM. 2021. Large-scale shift in the structure of a kelp forest ecosystem co-occurs with an epizootic and marine heatwave. *Commun Biol.* 4:298. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01827-6>
- Melgarejo-Vivanco JL. 1960. Breve Historia de Veracruz. Xalapa (Mexico): Gobierno del estado de Veracruz. 268 p.
- Merino M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J Mar Syst.* 13(1-4):101-121. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00123-6)
- Merino M, Czitrom S, Jordán E, Martín E, Thomé P, Moreno O. 1990. Hydrology and rain flushing of the Nichupté Lagoon System, Cancún, México. *Estuar Coast Shelf Sci.* 30(3):223-237. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(90\)90049-W](https://doi.org/10.1016/0272-7714(90)90049-W)
- Morelock J, Koenig KJ. 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *J Sediment Res.* 37(4):1001-1005. <https://doi.org/10.1306/74D71811-2B21-11D7-8648000102C1865D>
- Moritsch M, Foley M. 2023. Where are resilience-based management strategies appropriate for coral reefs? Mapping environmental conditions and trends in coral cover in Guam and American Samoa. *Cienc Mar.* 49:3384. <https://doi.org/10.7773/cm.y2023.3384>
- Mumby PJ. 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs.* 28:761-773. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0506-8>
- Mumby PJ, Steneck RS. 2008. Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends Ecol Evol.* 23(10):555-563. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.011>
- Norström AV, Nyström M, Lokrantz J, Folke C. 2009. Alternative states on coral reefs: Beyond coral-macroalgal phase shifts. *Mar Ecol Prog Ser.* 376:295-306. <https://doi.org/10.3354/meps07815>
- Nyström M, Graham NAJ, Lokrantz J, Norström AV. 2008. Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs.* 27:795-809. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0426-z>
- Obura DO, Abey G, Amornthammarong N, Appeltans W, Bax N, Bishop J, Brainard RE, Chan S, Fletcher P, Gordon TAC, et al. 2019. Coral reef monitoring, reef assessment technologies, and ecosystem-based management. *Front Mar Sci.* 6(580):1-21. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00580>
- Ortiz-Lozano L, Colmenares-Campos C, Gutiérrez-Velázquez AL. 2019. Arrecifes sumergidos y su relevancia para el corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, González-Gándara C, Salas-Monreal D (eds.), Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Campeche (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 1-35.
- Ortiz-Lozano L, Pérez España H, Granados-Barba A, González-Gándara C, Gutiérrez-Velázquez A, Martos J. 2013. The reef corridor of the southwest Gulf of Mexico: Challenges for its

- management and conservation. *Ocean Coast Manag.* 86:22-32. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.006>
- Pereira L. 2021. Macroalgae. *Encyclopedia.* 1(1):177-188. <https://doi.org/10.3390/encyclopedia1010017>
- Pérez-Cervantes E, Navarro-Espinoza E, Estrada-Saldivar NE, Espinosa-Andrade N, Melo-Merino SM, Rivas-Soto M, Álvarez-Filip L. 2017. Estado de Conservación de los Arrecifes de Coral de la Península de Yucatán. Mexico City (Mexico): Greenpeace-Universidad Nacional Autónoma de México. Technical Report. 24 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.16755.63526>
- Pérez-España H, Ávila-Gutiérrez PS, Melo-Merino SM, Berumen-Solórzano P, Flores-Arévalo RR. 2015. Patrones interanuales e interarrecifales de las comunidades de peces, corales y equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. In: Granados-Barba A, Ortiz-Lozano L, Salas-Monreal D, González-Gándara C (eds.), *Aportes al Conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: Hacia el Corredor Arrecifal del suroeste del Golfo de México*. Veracruz (Mexico): Universidad Autónoma de Campeche. p. 159-178.
- Pérez-España H, Vargas-Hernández JM, Horta-Puga G, Miranda-Zacarías J, Vázquez-Machorro A, Tello-Musi JL, Sánchez-Castro JL, González-Baca CA. 2021. Estado de salud de los arrecifes del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Mexico. 1 p.
- Perry CT, Smithers SG, Gulliver P, Browne NK. 2012. Evidence of very rapid reef accretion and reef growth under high turbidity and terrigenous sedimentation. *Geology.* 40(8):719-722. <https://doi.org/10.1130/G33261.1>
- Quezada-Pérez F, Mena S, Fernández-García C, Alvarado JJ. 2023. Status of coral reef communities on the Caribbean coast of Costa Rica: Are we talking about corals or macroalgae reefs? *Oceans.* 4(3):315-330. <https://doi.org/10.3390/oceans4030022>
- Randazzo-Eisemann Á, Garza-Pérez JR, Penié-Rodríguez I, Figueiroa-Zavalá B. 2021. 25 years of multiple stressors driving the coral-algae phase shift in Akumal, Mexico. *Ocean Coast Manag.* 214(4):105917. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105917>
- Rioja-Nieto R, Álvarez-Filip L. 2019. Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Mar Pollut Bull.* 140:615-625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>
- Robertson DR, Pérez-España H, Domínguez-Domínguez O, Estapé CJ, Estapé AM. 2019. An update to the inventory of shore-fishes from the Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz, México. *ZooKeys.* 882:127-157. <https://doi.org/10.3897/zookeys.882.38449>
- Roche RC, Williams GJ, Turner JR. 2018. Towards developing a mechanistic understanding of coral reef resilience to thermal stress across multiple scales. *Curr Clim Change Rep.* 4:51-64. <https://doi.org/10.1007/s40641-018-0087-0>
- Rogers CS, Ramos-Scharrón CE. 2022. Assessing effects of sediment delivery to coral reefs: A Caribbean watershed perspective. *Front Mar Sci.* 8:773968. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.773968>
- Ruiz-Zárate 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 1: stony corals and algae). *Atoll Res Bull.* 496(18):318-337. <https://doi.org/10.5479/si.00775630.496-18.318>
- Safaie A, Silbiger NJ, McClanahan TR, Pawlak G, Barshis DJ, Hench JL, Rogers JS, Williams GJ, Davis KA. 2018. High frequency temperature variability reduces the risk of coral bleaching. *Nat Commun.* 9:1671. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04074-2>
- Salas-Monreal D, Monreal-Jiménez R, Contreras-Tereza VK, Monreal-Gómez MA, Salas-de-León DA, Riveron-Enzastigia ML. 2022. Hydrographic variation in a tropical coral reef system: The Veracruz Reef System, Gulf of Mexico. *Oceanologia.* 64(3):473-488. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.03.002>
- Salas-Pérez JJ, Granados-Barba A. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera.* 21(3):281-301.
- Salas-Pérez JJ, Salas-Monreal D, Monreal-Gómez MA, Riveron-Enzastigia ML, Llasat C. 2012. Seasonal absolute acoustic intensity, atmospheric forcing and currents in a tropical coral reef system. *Estuar Coast Shelf Sci.* 100(3):102-112. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.002>
- Sandin SA, Smith JE, DeMartini EE, Dinsdale EA, Donner SD, Friedlander AM, Konotchick T, Malay M, Maragos JE, Obura D, et al. 2008. Baselines and degradation of coral reefs in the northern Line Islands. *PLoS ONE.* 3(2):e1548. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001548>
- Schmidt GA. 2024. Climate models can't explain 2023's huge heat anomaly—We could be in uncharted territory. *Nature.* 627(8004):467. <https://doi.org/10.1038/d41586-024-00816-z>
- [SEMARNAT] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2017. Programa de Manejo Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: SEMARNAT; [accessed 2024 Apr 28]. https://www.conanp.gob.mx/datos_abiertos/DGCD/PN_Sistema_Arrecifal_Veracruzano.pdf
- [SENER] Secretaría de Energía. 2016. Dictamen Técnico No. 4: Arrecifes de coral del Golfo de México y Caribe mexicano: SENER; [accessed 2024 Jun 11]. https://base.energia.gob.mx/SIEEH/ZonasSalvaguardas/_docs/DictamenesTecnicos/ArrecifescoralGolfoMexicoCaribemexicano.pdf
- Simenstad CA, Estes JA, Kenyon KW. 1978. Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. *Science.* 200(4340):403-411. <https://doi.org/10.1126/science.200.4340.403>
- Simoes N, Rivera-Sosa A, Towle EK, Pérez-España H, Viehman S, Aguilar-Perera A, Urrea-Mariño U. 2020. Gulf of Mexico Coral Reef Report Card-2019. Technical Report. 9 p. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.21700.58247>
- Souter D, Planes S, Wicquart J, Logan M, Obura D, Staub F (eds.). 2021. Status of Coral Reefs of the World: 2020, Executive Summary. Australia: [GCRMN] Global Coral Reef Monitoring Network, [ICRI] International Coral Reef Initiative. 19 p. <https://doi.org/10.59387/WOTJ9184>
- Suchley A, Álvarez-Filip L. 2018. Local human activities limit marine protection efficacy on Caribbean coral reefs. *Conserv Lett.* 11(5):e12571. <https://doi.org/10.1111/conl.12571>
- Suchley A, McField MD, Álvarez-Filip L. 2016. Rapidly increasing macroalgal cover not related to herbivorous fishes on Mesoamerican reefs. *PeerJ.* 4:e2084. <https://doi.org/10.7717/peerj.2084>
- Swierts T, Vermeij MJA. 2016. Competitive interactions between corals and turf algae depend on coral colony form. *PeerJ.* 4:e1984. <https://doi.org/10.7717/peerj.1984>
- Tollefson J. 2024. Great Barrier Reef's temperature soars to 400-year high. *Nature.* [accessed 2024 Sep 11]. <https://doi.org/10.1038/d41586-024-02529-9>
- Tunnell JW. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea coral reefs. In: Choat JH, Barnes D, Borowitzka MA, Coll JC, Davies PJ, Flood P, Hatcher BG, Hopley D, Hutchings PA, Kinsey D, et al. (eds.), *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium.* 1988 Aug 8-12th. Townsville (Australia). p. 303-308.
- Tunnell JW. 1992. Natural versus human impacts to Southern Gulf of Mexico coral reef resources. In: Richmond RH (ed.),

- Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium. 1992 Jun 22-26th. Mangilao (Guam). p. 300-306.
- Tunnell JW, Chavez EA, Withers K, Earle S. 2007. Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Texas (USA): Texas A & M Univ Pr. 194 p.
- Tuttle LJ, Donahue MJ. 2022. Effects of sediment exposure on corals: a systematic review of experimental studies. *Environ Evid.* 11:4. <https://doi.org/10.1186/s13750-022-00256-0>
- Van de Leemput IA, Hughes TP, Van Nes EH, Scheffer M. 2016. Multiple feedbacks and the prevalence of alternate stable states on coral reefs. *Coral Reefs.* 35:857-865. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1439-7>
- Vardi T. 2021. Scaling up coral restoration to meet the demands of a collapsing ecosystem. *Bull Jap Fish Res Edu Agen.* (50):83-89.
- Vargas-Hernández JA, Román-Vives MAM, Sánchez-Castro JL, Vásquez-Machorro A. 2017. Corales Pétreos de los Arrecifes Veracruzanos. Xbalam Multimedia. Mexico. 25 p.
- Velázquez-Ochoa R, Enríquez S. 2023. Environmental degradation of the Mexican Caribbean reef lagoons. *Mar Pollut Bull.* 191:114947. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.114947>
- Villegas-Sánchez CA, Lara-Arenas JH, Castro-Pérez JM, Arias-González JE. 2015. Patrones de reclutamiento de 4 especies ictíicas en hábitats de parche y cordillera del arrecife Banco Chinchorro (Caribe mexicano) = Recruitment patterns of 4 fish species in spur and patch habitats at Chinchorro Bank reef (Mexican Caribbean). *Rev Mex Biodiv.* 86(2):396-405. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.020>
- Villegas-Sánchez CA, Rosado-Nic OJ, Sabido-Itzá MM, Rosas-Luis R. 2023. Pasado y Presente del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. *AvaCient.* 1(1):1-11.
- Weidie AE. 1985. Geology of the Yucatan platform. In: Ward WC, Weide AE, Back W (eds.), *Geology and Hydrology of the Yucatan and Quaternary Geology of Northeastern Yucatan Peninsula.* New Orleans (USA): New Orleans Geological Society. p. 1-19.
- Zeebe RE, Ridgwell A, Zachos JC. 2016. Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. *Nat Geosci.* 9:325-329. <https://doi.org/10.1038/ngeo2681>
- Zepeda-Centeno C, Mariño-Tapia I, McLeod E, Rodríguez-Martínez R, Álvarez-Filip L, Banazak A, Escudero-Castillo M, Silva-Casarín R, Mendoza-Baldwin E, Beck M, et al. 2018. Guidance document for reef management and restoration to improve coastal protection: recommendations for global applications based on lessons learned in Mexico. Merida (Mexico): The Nature Conservancy. 59 p.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.