

Estructura y composición de la macroflora dominante del pecio Ana Elena, Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México

Structure and composition of the dominant macroflora of the Ana Elena shipwreck, Veracruz Reef System, Gulf of Mexico

Angélica Vázquez-Machorro¹, José Luis Godínez-Ortega², Alejandro Granados-Barba³ y Pedro Ramírez-García²

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, CDMX, 04510. México

²Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, CDMX, 04510. México

³Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Calle Hidalgo 617, Col. Río Jamapa, Boca del Río, Veracruz, 94290. México

e-mail: ra_windstar@hotmail.com

Vázquez-Machorro A., J. L. Godínez-Ortega, A. Granados-Barba y P. Ramírez-García. 2016. Estructura y composición de la macroflora dominante del pecio Ana Elena, Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México. *Hidrobiológica* 26 (2): 259-267.

RESUMEN

Antecedentes. El Sistema Arrecifal Veracruzano es un área protegida que da abrigo al puerto de Veracruz y, que, desde la llegada de los españoles a América, ha estado sujeto a encallamientos. Durante el siglo pasado, encallaron al menos 126 embarcaciones; algunas yacen actualmente en calidad de pecios, y en ellas se llevan a cabo procesos de reclutamiento y colonización. **Objetivos.** Estudiar la comunidad algal dominante del pecio Ana Elena, situado en el arrecife Anegada de Afuera, en Veracruz. **Métodos.** Las coletas y observaciones se realizaron mediante buceo autónomo y toma de fotografía digital sobre el gradiente batimétrico de 5 a 12 m, desde el puente de mando hasta el casco. **Resultados.** Por primera vez, se describe la estructura de los ensambles macroalgales dominantes del pecio y se observan los florecimientos de diversas comunidades algales (8 especies de macroalgas rojas, 3 pardas y 6 verdes). Las especies dominantes en cada zona de muestreo del pecio Ana Elena son: *Lithophyllum congestum* (30%) en el puente de mando, *Peyssonnelia inamoena* (48%) en el pasillo y *Lobophora variegata* (50%), en el casco. **Conclusiones.** La luz es el factor limitante para el establecimiento y la dominancia de estas algas. Se dan a conocer dos nuevos registros para la flora algal de México: *Dictyota friabilis* Setchell y *Anadyomene saldanhae* A. B. Joly et E. C. Oliveira.

Palabras clave: Coberturas, macroalgas, nuevos registros, pecio Ana Elena, riqueza ficoflorística.

ABSTRACT

Background. The Veracruz Reef System is a protected area that gives shelter to the port of Veracruz and, therefore, has been subject to vessel groundings since the arrival of the Spanish in America. In the past century, at least 126 vessels ran aground and some of them now lie as shipwrecks where they are undergoing processes of recruitment and colonization. **Goals.** We studied the dominant community of algae in the Ana Elena shipwreck, Anegada de Afuera reef, Veracruz. **Methods.** Samples and observations are made by scuba diving and digital photograph on the bathymetric gradient of 5 to 12 m, from the captain's bridge to the hull. **Results.** The dominant macroalgal assemblages from this wreck were described for the first time, and various algal community outcrops were observed (8 species of red macroalgae, 3 brown, and 6 green). The dominant species in each zone of the Ana Elena shipwreck at the captain's bridge, corridor, and hull were *Lithophyllum congestum* (30%), *Peyssonnelia inamoena* (48%), and *Lobophora variegata* (50%), respectively. **Conclusions.** Light is a limiting factor in the settlement and dominance of these algae. Two new records for Mexico are reported: *Dictyota friabilis* Setchell and *Anadyomene saldanhae* A. B. Joly et E. C. Oliveira.

Key words: Ana Elena shipwreck, Coverage, macroalgae, new records, phycofloristic richness.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son ecosistemas ecológicamente importantes porque mantienen una alta biodiversidad y brindan numerosos servicios ambientales (Costanza *et al.*, 1997; Moberg & Folke, 1999; De Groot *et al.*, 2002; Orth *et al.*, 2006; Waycott *et al.*, 2009; Barbier *et al.*, 2011); sin embargo, son ecosistemas en crisis y cuyos hábitats han recibido diversos impactos por actividades turísticas y pesqueras, así como por la contaminación con aguas domésticas e industriales y la alta sedimentación (Knowlton, 2001; Hughes *et al.*, 2003, 2011; Knowlton & Jackson, 2008; Bradbury & Seymour, 2009). En el Golfo de México, el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) no es la excepción a éstos y otros impactos (Salas-Pérez & Granados-Barba, 2008; Ortiz-Lozano, 2012; Valadez-Rocha & Ortiz-Lozano, 2013), como los encallamientos asociados a un puerto de altura, sumando 126 en el último siglo (Hayasaka-Ramírez & Ortiz-Lozano, 2014), de los cuales algunos aún se encuentran en el fondo en calidad de pecios. De acuerdo con Walker *et al.* (2007), los pecios permiten el reclutamiento de larvas y especies pioneras sobre los nuevos sustratos que son colonizados rápidamente por algas (Fager, 1971; Schuhmacher, 1977; Carter *et al.*, 1985; Eston *et al.*, 1992; Cummings, 1994; Moura *et al.*, 2004; Kraufvelin *et al.*, 2007), y se convierten en zonas de alimentación, crianza y/o refugio para diversos organismos en los sistemas arrecifales (Borowitzka *et al.*, 1978; Antit *et al.*, 2013). En el SAV no existen investigaciones científicas acerca de la composición biótica y estructura, ni de los procesos ecológicos que se llevan a cabo en los pecios.

Algunos aspectos ecológicos que permiten entender la dinámica de las comunidades algales son el estudio de la estructura y composición del fitobentos. Por ello, en este trabajo se realizó, con base en un gradiente batimétrico, un estudio que considera la macroflora del pecio Ana Elena, una embarcación encallada en el SAV a principios del siglo XX. El objetivo de este estudio fue conocer la composición y estructura de la comunidad fitobentónica de dicho pecio.

MATERIALES Y MÉTODOS

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) se localiza en la región central de Veracruz, frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Antón Lizardo. Es un sistema complejo e importante dentro del Golfo de México (Fig. 1), pues está declarado reserva de la biosfera por la UNESCO, un humedal Ramsar y un componente esencial del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México propuesto por Ortiz-Lozano *et al.* (2013).

El pecio Ana Elena se localiza en el arrecife Anegada de Afuera del PNSAV; se encuentra en buenas condiciones, sobre un arenal rodeado de roca arrecifal que forma una poza de aproximadamente 80 m de diámetro. Sus restos se disponen a profundidades de entre 5 y 12 m, y corresponden a una embarcación de cabotaje de 53 m de eslora por 6.5 m de manga y 7.6 m de puntal, cuya proa está dirigida al Noroeste (Fig. 2).

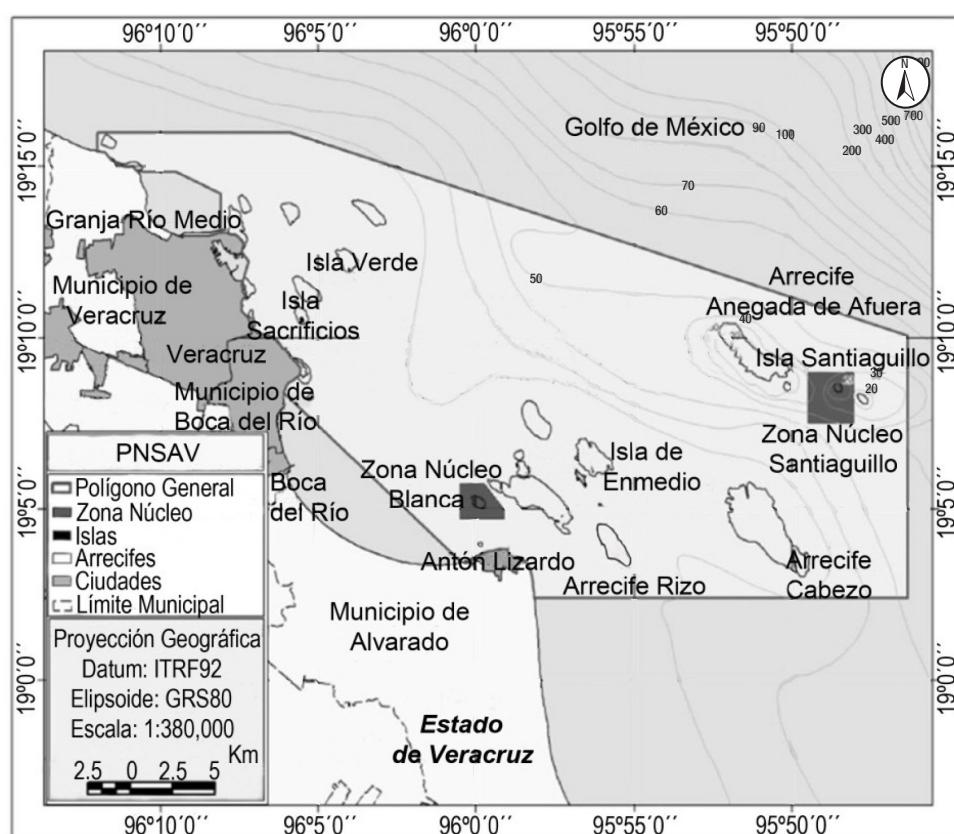


Figura 1. Polígono modificado del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano con cerca de 65,517 hectáreas (Tomada de DOF, 2012).

Tabla 1. Listado ficoflorístico del Precio Ana Elena.

División	Forma biológica**
Rhodophyta	
<i>Antithamnionella</i> sp.	Epífita filamentosa de <i>Lobophora variegata</i>
<i>Botryocladia spinulifera</i> W. R. Taylor <i>et al.</i> Abbott	Epífita carnosa de <i>L. variegata</i>
<i>Griffithsia globulifera</i> Harvey ex Kützing	Epífita filamentosa <i>J. pumila</i> y <i>P. inamoena</i>
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	Filamentosa asociada con <i>P. inamoena</i> y <i>J. pumila</i>
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) F. S. Collins <i>et al.</i> Hervey	Epífita laminar de <i>Dictyota friabilis</i> , <i>J. pumila</i> , <i>L. variegata</i>
<i>Jania pumila</i> J. V. Lamouroux	Calcárea articulada
<i>Lithophyllum congestum</i> (Foslie) Foslie	Costrosa
<i>Peyssonnelia inamoena</i> Pilger	Costrosa
Ochrophyta	
<i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux	Laminar
* <i>Dictyota friabilis</i> Setchell	Laminar
<i>Lobophora variegata</i> (J. V. Lamouroux) Womersley <i>et al.</i> E. C. Oliveira	Laminar
Chlorophyta	
* <i>Anadyomene saldanhae</i> A. B. Joly <i>et al.</i> E. C. Oliveira	Laminar
<i>Caulerpella ambigua</i> (Okamura) Prud'homme van Reine <i>et al.</i> Lokhorst	Filamentosa asociada con <i>L. variegata</i>
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsskål) J. Agardh	Carnosa ramificada
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing	Filamentosa
<i>Halimeda opuntia</i> (Linnaeus) J. V. Lamouroux	Calcárea articulada
<i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>longifolius</i> A. Gepp <i>et al.</i> E. Gepp	Carnosa ramificada asociada con <i>L. variegata</i>

* Nuevos registros para el Golfo de México. **Littler *et al.* (1983)

Se realizaron dos muestreos durante marzo y mayo del 2014, utilizando buceo autónomo para llegar al pecio. La toma de muestras consideró la heterogeneidad presente en el exterior de la banda de estribor del pecio, donde se pueden diferenciar con claridad tres zonas principales que siguen un gradiente batimétrico: puente de mando (entre 5 y 6.5 m), pasillo (entre 7 y 8.5 m) y casco (entre 9 y 10.5 m). Para ello, se colocaron 27 cuadrantes de 0.25 m² (50 x 50 cm), 9 en cada zona del pecio (puente, pasillo y casco), dispuestos en forma horizontal de 3 x 3 cuadros por cada zona. Los cuadrantes se subdividieron en cuatro subcuadros (12.5 x 12.5 cm) con un cable de nailon para fotografías con mayor resolución. Los subcuadros fueron fotografiados con una cámara Canon G10 (15 megápixeles). Cuando se requirió, se tomaron pequeñas muestras, las cuales fueron fijadas con formol al 4%, neutralizado

en agua de mar para posteriormente identificar a las especies en el laboratorio usando microscopía estereoscópica y fotónica, y realizando preparaciones permanentes por medio de la técnica de criohistología (Tsuda & Abbott, 1985).

La estructura de la comunidad se estimó con base en la cobertura por subcuadro lo cual determinó, el porcentaje de ocupación de cada uno de los componentes macroalgales (forma biológica), como son tales lamarinas, costrosos, carnosos ramificados, filamentosos, calcáreos articulados y algunas algas epífitas o asociadas (Littler *et al.*, 1983). Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para probar diferencias significativas de la cobertura algal entre los niveles batimétricos del pecio Ana Elena.

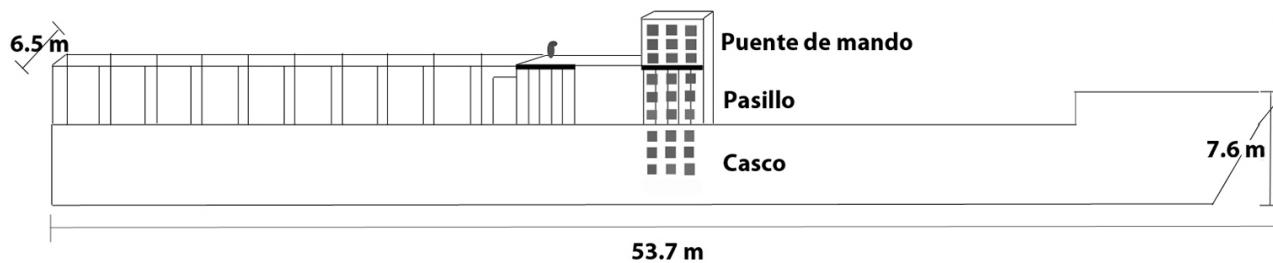
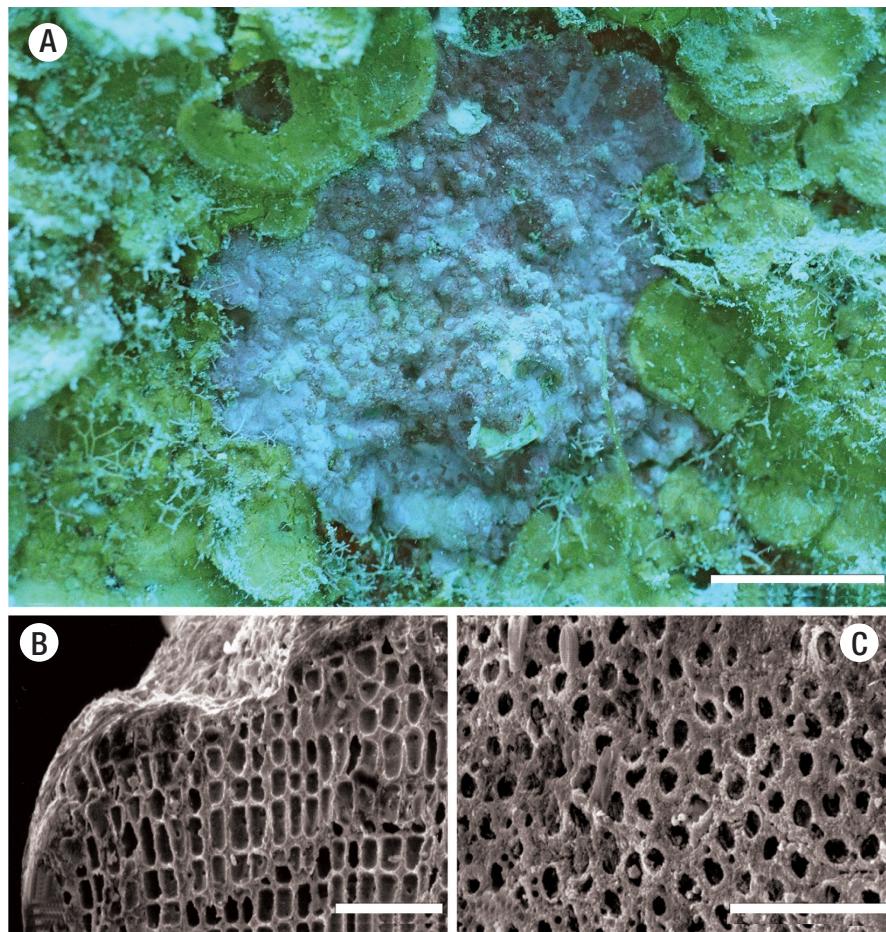


Figura 2. Diagrama de estribor del pecio Ana Elena, los cuadros grises representan el área muestreada.



Figuras 3A-C. *Lithophyllum congestum* (Foslie). A) Aspecto del alga sobre el Pecio Ana Elena, barra = 5 cm. B) Vista de un fragmento transversal en MEB con células rectangulares del peritalo y células epiteliales del hipotalo, barra = 50 µm. C) Vista superficial en MEB mostrando células epiteliales, barra = 40 µm.

RESULTADOS

Se registró un total de 17 especies algales en la zona de muestreo del pecio Ana Elena (ocho rodofitas, tres ocrofitas y seis clorofitas); de éstas, dos son nuevos registros para México: *Dictyota friabilis* Setchell y *Anadyomene saldanhae* A. B. Joly et E. C. Oliveira (Tabla 1).

En cuanto a las coberturas, *Lithophyllum congestum* (Fig. 3) fue la especie dominante en la zona del puente, con 30% de cobertura, mientras que *Peyssonnelia inamoena* (Fig. 4) lo fue para el pasillo, con 48%. En el casco, *Lobophora variegata* (Fig. 5) presentó una máxima cobertura del 50%, la cual disminuye con respecto a la cobertura que presentan el puente y el pasillo.

Las coberturas de las algas laminadas y costrosas presentan diferencias significativas en cuanto a las zonas del barco ($F_{1,46}=12.332$; $p=0.001$). *L. variegata* (alga laminar) no se encuentra en las zonas más someras (puente), y su presencia va en aumento cuando llega al casco, que se encuentra a mayor profundidad (12 m). Por el contrario, las formas costrosas se observan con coberturas mayores en las zonas más someras, y disminuyen en la zona más profunda del barco: el casco ($F_{1,55}=11.628$; $p=0.001$) (Figs. 6a-f).

DISCUSIÓN

El PNSAV ha sido objeto de encallamientos desde la llegada de los españoles a las costas veracruzanas, acción que aumentó con la construcción del puerto y los eventos de nortes, que han dejado numerosos pecios en el fondo marino (Hayasaka-Ramírez & Ortiz-Lozano, 2014). Los pecios son un sustrato útil para el establecimiento de diversos organismos, entre ellos, las algas, uno de los primeros grupos de especies colonizadoras (Schuhmacher, 1977; Borowitzka et al., 1978; Kraufvelin et al., 2007; Antit et al., 2013).

La riqueza algal en el Sistema Arrecifal Veracruzano está representada por 284 especies, registradas en 14 de los 23 arrecifes del SAV (Galicia-García & Morales-García, 2007); no obstante, todavía existen áreas inexploradas ficológicamente, como el arrecife Anegada de Afuera; por ello, este trabajo representa el primer registro de las comunidades algales que se desarrollan al interior de este arrecife.

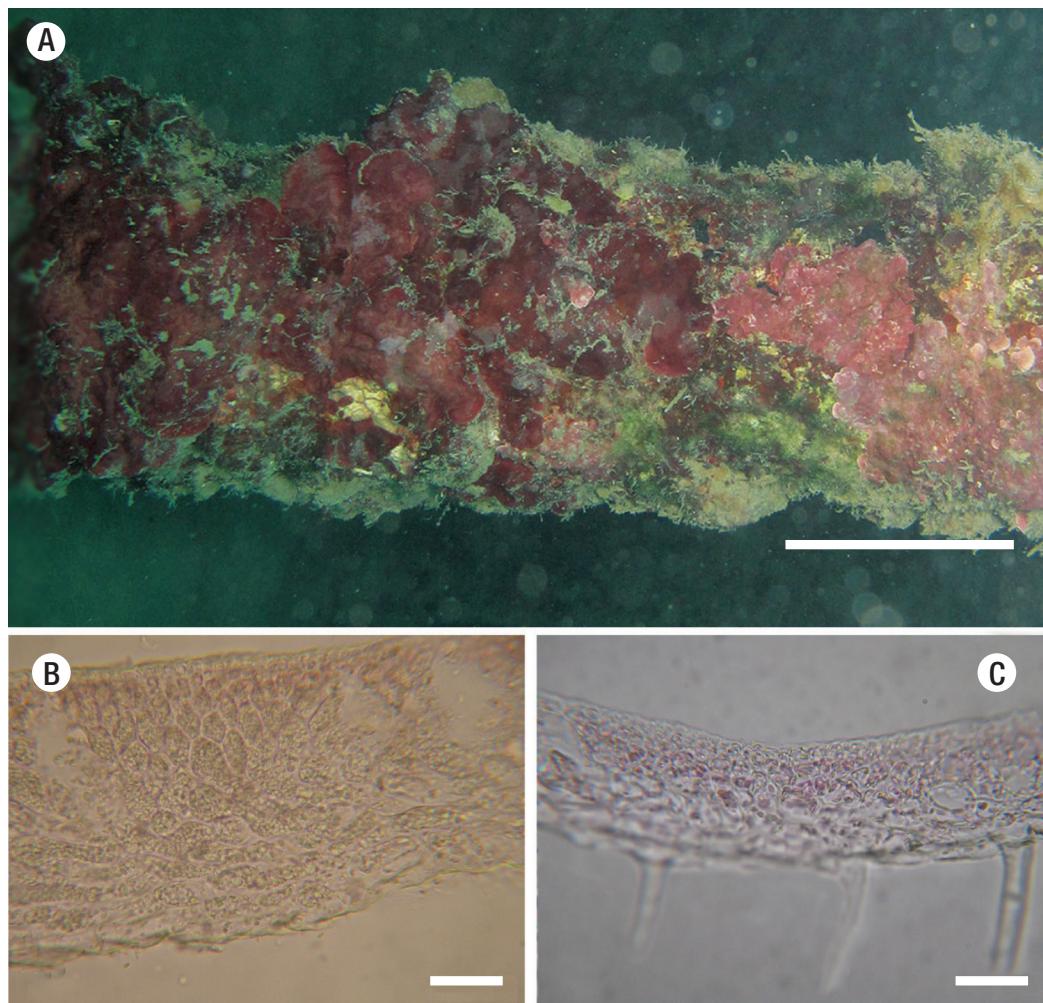
La riqueza del pecio es baja si se compara con los arrecifes Enmedio (con 161 especies, en 2.4 km²) y Santiago (con 43 especies, en 1 km²), ambos del subsistema Antón Lizardo (Galicia-García & Morales-García, 2007). Por su parte, en sustratos que funcionan como arrecifes

artificiales, Falace y Bressan (2002) registran 93 especies de algas en el arrecife artificial Loano, mar Mediterráneo (3.5 km^2), mientras que Thanner *et al.* (2006) registraron varias especies en un arrecife artificial de Miami-Dade, en Florida (6093 m^2) y Blair y Flynn (1989) mencionan que existe 29 % de cobertura de algas para el mismo arrecife. Considerar la dimensión (área) de estos arrecifes naturales y artificiales es importante, ya que superan al pecio Ana Elena (344.5 m^2), y, a pesar de ello, éste tiene un porcentaje de cobertura de algas más alto (50% en el casco) que el del arrecife artificial de Miami-Dade.

La mayor riqueza macroalgal registrada en el pecio Ana Elena corresponde a la División Rhodophyta, lo cual ha sido mencionado por diferentes autores con respecto a los sustratos naturales (Ortega *et al.*, 2001; Galicia-García & Morales-García, 2007; Fernández, 2008) y artificiales (Borowitzka *et al.*, 1978; Falace & Bressan, 2002).

Anadyomene saldanhae tiene una distribución anfiatlántica (Cabo Verde y mar Caribe) (Collado-Vides *et al.*, 2013). No obstante, en Veracruz, *A. saldanhae* constituye un nuevo registro para la región suroeste

del golfo de México, ya que complementa la distribución geográfica de especies con afinidades a regiones tropicales. Sólo se había reportado previamente en Florida y el mar Caribe (Littler & Littler, 2000). Por ahora no es posible deslindar provincias biogeográficas de esta especie (Europea, golfo de México y el Caribe), ya que existen pocos datos moleculares publicados; sin embargo, llama la atención que existe un clado del mar Caribe (Santa Cruz, Islas Vírgenes, isla de Bonaire) (Collado-Vides *et al.*, 2013) estrechamente relacionada con *A. stellata*, pero la muestra de Florida (*Anadyomene* sp.) se sale de ese clado. Esto resulta interesante para estudiar en un futuro, comparando los registros de Veracruz para comprobar su identidad y probar que la región del golfo de México difiere de la del Caribe. Una cuestión similar sucede con *Dictyota friabilis*, reportada para el Pacífico Sur y señalada como *D. pfaffii* para el Caribe (Littler & Littler, 2000). Pocos estudios moleculares se han realizado de esta especie proveniente de Tahití (Polinesia) y Saba (Antillas holandesas) (Lozano-Orozco *et al.*, 2015), y no se han relacionado con las especies del golfo de México y otras regiones del Caribe. La presencia de esta especie con bandas iridiscentes conduce precisamente a *D. friabilis*, por lo que es necesario revisar en el futuro.



Figuras 4A-C. *Peyssonnelia inamoena* Pilger. A) Aspecto del talo sobre estructuras del Pecio Ana Elena, barra = 10 cm. B) Corte longitudinal mostrando células basales largas y células pequeñas de la superficie, barra = 50 μm . C) Corte longitudinal mostrando rizoides en la base, barra = 50 μm .

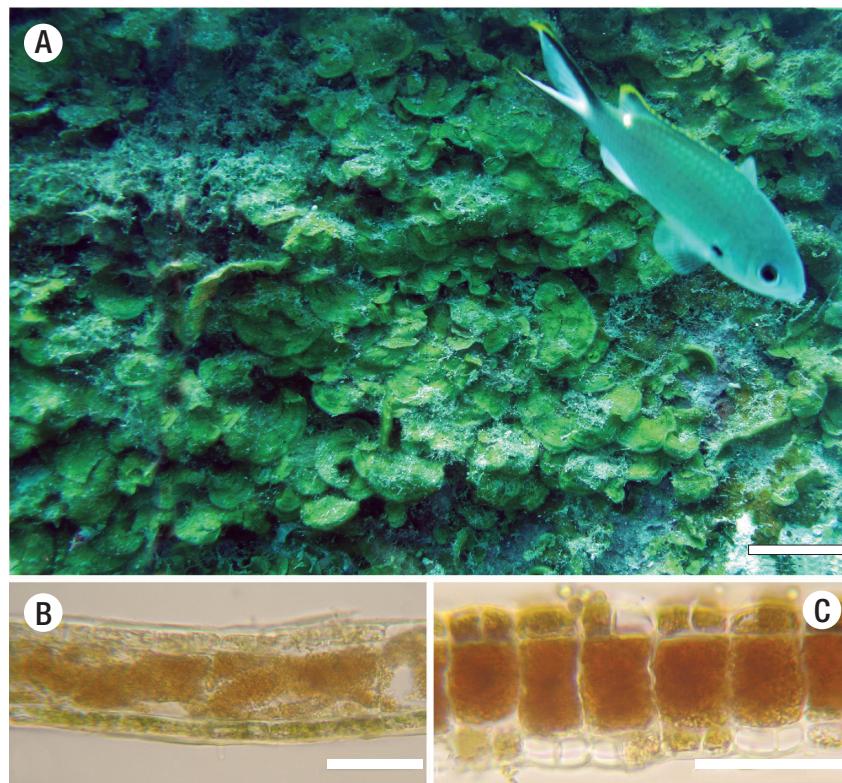
El siglo XXI se ha caracterizado por el descubrimiento de numerosos registros nuevos y especies para México (Wynne, 2011), lo cual es un indicador de que en el país se están realizando investigaciones en regiones poco exploradas. En este estudio se explora por primera vez el arrecife Anegada de Afuera, donde un barco crea un arrecife artificial rico en flora con afinidades a regiones cálidas. Por otra parte, pone de manifiesto la importancia de trabajar los pecios (sustratos artificiales) con el fin de complementar el inventario biótico del bentos veracruzano y de México.

El arreglo algal sobre la borda del pecio es diferenciado de acuerdo con el gradiente batimétrico, principalmente por el cambio en la radiación lumínica y la historia de vida de las especies (Falace & Bressan, 2002). En efecto, las diferentes zonas del pecio parecen tener relevancia con la presencia de macroalgas, ya que en el puente, el alga coralina dominante (30%) es *L. congestum* ($p = 0.001$), un alga incrustante que se encontró unida al pecio, cuya dureza favorece su crecimiento y, a su vez, permite que otras especies de algas se establezcan (Borowitzka et al., 1978), por lo que se considera pionera en el Ana Elena. En el pasillo del pecio, que tiene un techo que lo vuelve sombrío, domina *Peyssonnelia inamoena* (48%), especie adaptada a zonas con poca luz y protegidas del oleaje, que puede habitar en profundidades mayores a 20 m (Littler & Littler, 2000; Cebrián & Ballesteros, 2004). En el casco, la zona más profunda del pecio, domina (50%) *L. variegata* ($p = 0.001$), una especie presente en zonas sombrías o profundas (100-120 m), donde la luz es un factor limitante (Littler et al., 1985; Littler & Littler, 2000). Esta especie se encontró también en la zona del pasillo, pero no en la del puente.

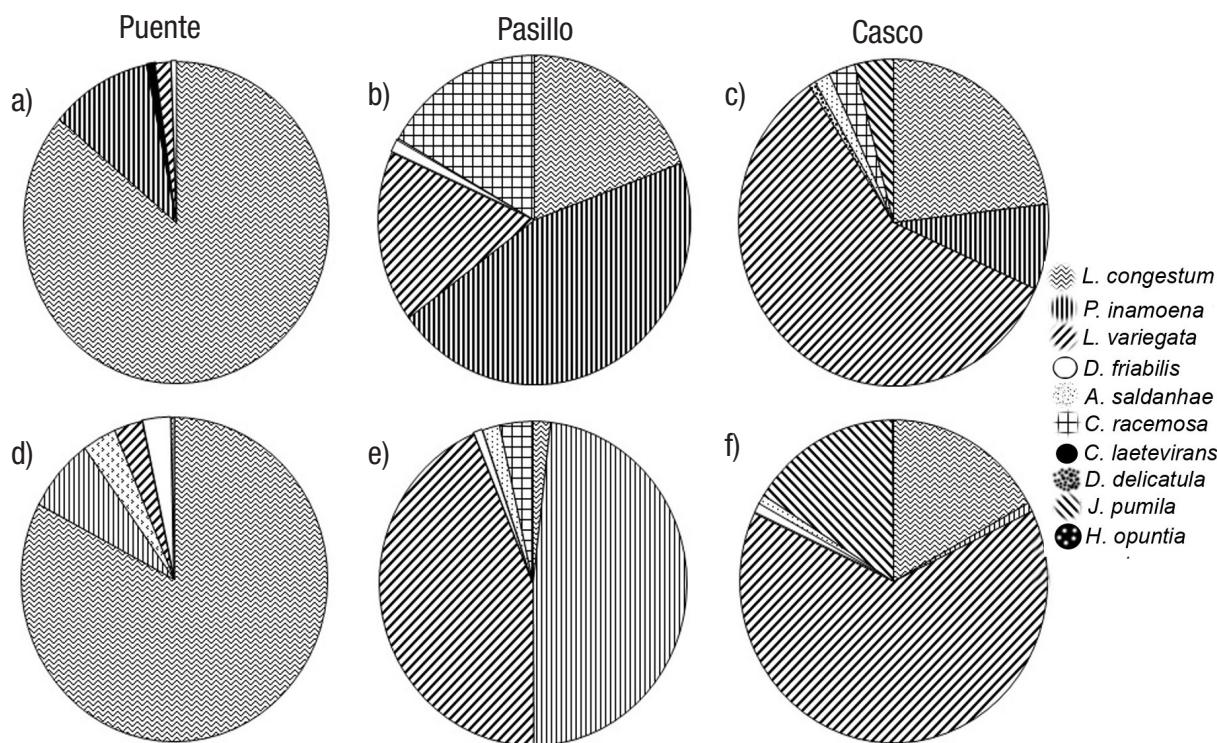
Este tipo de estudios sobre sustratos artificiales adquieren relevancia cuando se realizan en zonas arrecifales, en donde incluso se han utilizado pecios como arrecifes artificiales (Martínez-Hernández & Camacho-Olivares, 2007). En este contexto, cuando se compara la composición algal del pecio Ana Elena con la de un arrecife natural, se observa que en ambos la parte superior está dominada por algas coralinas, mientras que la parte inferior por algas carnosas y tapetes algales (Borowitzka & Larkum, 1986). Para algunos arrecifes del SAV (Anegada de Adentro, Sacrificios, Blanca, Pájaros, Sacrificios, Verde, Enmedio y Santiaguillo), Pérez-España y Vargas-Hernández (2008) registran que el porcentaje de algas coralinas a profundidades de 0-12 m es alto (7-8.1%), siendo mayor al de 12-15 m (14.0 %); *L. variegata* sólo fue encontrada a profundidades de entre 6 y 15 m, mientras que los tapetes algales presentaron un mayor porcentaje (9.2%) de 0-12 m, lo que aumentó en profundidades de entre 12-15 m (14.0%).

Con este estudio, se da a conocer la riqueza biótica potencial de los pecios en el SAV y se detecta la necesidad de realizar mayores investigaciones en el Ana Elena, pues lo que se logró fotografiar no necesariamente representa a todas las estructuras presentes en él (barandales, proa, popa, etcétera) ni lo que está enterrado con las macroalgas visibles. Por ejemplo, dentro de los compartimentos del barco se observó una comunidad de cianobacterias, por lo que sería interesante estudiarla, así como al resto del componente faunístico.

El estudio del funcionamiento ecológico de los pecios debe ser una línea de investigación en el PNSAV, ya que es un área vulnerable ante los encallamientos debido a que el canal de navegación cruza el área



Figuras 5A-C. *Lobophora variegata* (J.V. Lamouroux) Womersley ex E.C. Oliveira. A) Aspecto sobre el casco del barco Ana Elena, barra = 3 cm. B) Corte longitudinal de la lámina, barra = 50 μ m. C) Corte transversal, barra = 50 μ m.



Figuras 6a-f. Porcentajes de las coberturas algales del Pecio Ana Elena. a-c) Mes de marzo. d-f) Mes de mayo.

protegida entre los arrecifes para acceder al puerto de Veracruz, mismo que se pretende ampliar al doble de su capacidad en los próximos años (DOF, 2012).

AGRADECIMIENTOS

El trabajo se realizó en el marco del proyecto “Bases para el análisis y síntesis de los sistemas costeros de Veracruz”, como parte de la Red para el Análisis y Síntesis de la Zona Costera Veracruzana, Golfo de México (RASZCOV), de las redes temáticas del Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP-SEP).

REFERENCIAS

- ANTIT, M., A. DAOULATLI, J. L. RUEDA & C. SALAS. 2013. Temporal variation of the algae-associated molluscan assemblage of artificial substrata in the Bay of Tunis (Tunisia). *Mediterranean Marine Science* 14: 390-402. DOI: 10.12681/mms.379
- BARBIER, E. B., S. D. HACKER, C. KENNEDY, E. W. KOCH, A. C. STIER & B. R. SILLIMAN. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 81: 169-193. DOI: 10.1890/10-1510.1
- BLAIR, S. M. & B. S. FLYNN. 1989. *Biological monitoring of hard bottom reef communities off Dade County Florida: community description*. Proceedings, 9th Annual Scientific Diving Symposium, American Academy of Underwater Sciences, September 28-October, 1989: 9-24.
- BOROWITZKA, M. A. & A. W. D. LARKUM. 1986. Reef algae. *Oceanus* 29: 49-54.
- BOROWITZKA, M. A., A. W. D. LARKUM & L. J. BOROWITZKA. 1978. A preliminary study of algal turf communities of shallow coral reef lagoon using an artificial substratum. *Aquatic Botany* 5: 365-381.
- BRADBURY, R. H. & R. M. SEYMOUR. 2009. Coral reef science and the new commons. *Coral Reefs* 28: 831-837. DOI: 10.1007/s00338-009-0540-6
- CARTER, J. W., A. L. CARPENTER, M. S. FOSTER & W. N. JESSEE. 1985. Benthic succession on an artificial reef designed to support a kelp-reef community. *Bulletin of Marine Science* 37: 86-113. <http://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1985/00000037/00000001/art00007>
- CEBRIÁN, E. & E. BALLESTEROS. 2004. Zonation patterns of benthic communities in an upwelling area from the western Mediterranean (La Herradura, Alboran Sea). *Scientia Marina* 68: 69-84. <http://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/view/346/346>
- COLLADO-VIDES, L., C. AVILAC, S. BLAIR, F. LELIAERT, D. RODRÍGUEZ, T. THYBERG, S. SCHNEIDER, J. ROJAS, P. SWEENEY, C. DRURY & D. LIRMAN. 2013. A persistent

- bloom of *Anadyomene* J. V. Lamouroux (Anadyomenaceae, Chlorophyta) in Biscayne Bay, Florida. *Aquatic Botany* 111: 95-103. DOI: 10.1016/j.aquabot.2013.06.010
- COSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG, S. NAEEM, R. V. O'NEILL, J. PARUELO, R. G. RASKIN, P. SUTTON & M. VAN DEN BELT. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260. <http://www.nature.com/nature/journal/v387/n6630/abs/387253a0.html>
- CUMMINGS, S. L. 1994. Colonization of a nearshore artificial reef at Boca Raton (Palm Beach County), Florida. *Bulletin of Marine Science* 55: 1193-1215. <http://www.ingentaconnect.com/contentone/umrmas/bullmar/1994/00000055/F0020002/art00075>
- DE GROOT, R. S., M. A. WILSON & R. M. J. BOUMANS. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393-408. DOI: 10.1016/S0921-8009(02)00089-7
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2012. Decreto por el que se modifica al diverso por el que se declara Área Natural Protegida, con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano, ubicada frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del Estado de Veracruz Llave. Jueves 29 de Noviembre. 21, p.p.1-14.
- ESTON, V. R., M. R. A. BRAGA, M. CORDEIRO-MARINO, M. T. FUJII & N. S. YOKOYA. 1992. Macroalgal colonization patterns on artificial substrates inside southeastern Brazilian mangroves. *Aquatic Botany* 42: 315-325. DOI: 10.1016/0304-3770(92)90051-J
- FAGER, E. W. 1971. Pattern in the development of a marine community. *Limnology and Oceanography* 16: 241-253. http://www.aslo.org/lo/toc/vol_16/issue_2/0241.pdf
- FALACE, A. & G. BRESSAN. 2002. A qualitative and quantitative analysis of the evolution of macroalgal vegetation on an artificial reef with anti-grazing nets (Loano-Ligurian Sea). *ICES Journal of Marine Sciences* 59: S150-S156. DOI: 10.1006/jmsc.2002.1278.
- FERNÁNDEZ, C. 2008. Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Oriental Tropical. *Revista de Biología Tropical* 56: 57-69. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44920231005>
- GALICIA-GARCÍA, C. & A. MORALES-GARCÍA. 2007. Investigaciones sobre macroalgas realizadas en el Sistema Arrecifal veracruzano. In: Granados-Barba, A., L. G. Abarca-Arenas & J. M. Vargas-Hernández (Eds.). *Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, p.p. 141-159.
- HAYASAKA-RAMÍREZ, S. & L. ORTIZ-LOZANO. 2014. Anthropogenic pressure indicators associated with vessels groundings on coral reefs in a marine protected area. *Ciencias Marinas* 40: 237-249. DOI: 10.7773/cm.v40i4.2459
- HUGHES, T. P., A. H. BAIRD, D. R. BELLWOOD, M. CARD, S. R. CONNOLLY, C. FOLKE, R. GROSBERG, O. HOEGH-GULDBERG, J. B. C. JACKSON, J. KLEYPAS, J. M. LOUGH, P. MARSHALL, M. NYSTRÖM, S. R. PALUMBI, J. M. PANDOLFI, B. ROSEN & J. ROUGHGARDEN. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929-933. DOI: 10.1126/science.108504
- HUGHES, T. P., D. R. BELLWOOD, A. H. BAIRD, J. BRODIE, J. F. BRUNO & J. M. PANDOLFI. 2011. Shifting base-lines, declining coral cover, and the erosion of reef resilience: comment on Sweatman et al. (2011). *Coral Reefs* 30: 653-660. DOI: 10.1007/s00338-011-0787-6
- KNOWLTON, N. 2001. The future of coral reefs. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 98: 5419-5425. DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.091092998
- KNOWLTON, N. & J. B. C. JACKSON. 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *PLoS Biology* 6: 215-220. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060054
- KRAUFVELIN, P., A. T. RUUSKANEN, N. NAPPU & M. KIIRIKKI. 2007. Winter colonisation and succession of filamentous macroalgae on artificial substrates and possible relationships to *Fucus vesiculosus* settlement in early summer. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 665-674. DOI: 10.1016/j.ecss.2006.11.029
- LITTLER, D. S. & M. M. LITTLER. 2000. *Caribbean reef plant. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of México*. Offshore Graphics. Washington, 542 p.
- LITTLER, M. M., D. S. LITTLER & P. R. TAYLOR. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology* 19: 229-237. DOI: 10.1111/1529-8817.ep10994410
- LITTLER, M. M., D. S. LITTLER, S. M. BLAIR & J. N. NORRIS. 1985. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Science* 227: 57-59. http://go.galegroup.com/ps/retrieve.do?sort=DA-SORT&docType=Article&tabID=T002&prodId=AONE&searchId=R3&resultListType=RESULT_LIST&searchType=AdvancedSearchForm&contentSegment=¤tPosition=33&searchResultsType=SingleTab&inPS=true&userGroupName=pu&docId=GALE%7CA359272-9&contentSet=GALE%7CA3592729
- LOZANO-OROZO, J. G., A. SENTÍES, O. DE CLERCK, K. M. DRECKMANN & J. DÍAZ-LARREA. 2015. Two New Species of the Genus *Dictyota* (Phaeophyceae: Dictyotales) from the Mexican Caribbean. *American Journal of Plant Sciences* 6: 2492-2501. DOI: 10.4236/ajps.2015.615251
- MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, J. A. & B. CAMACHO-OLIVARES. 2007. Ictiofauna del arrecife artificial "Ex-Cañonero C-50, General Vicente Riva Palacio" en el Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In: Granados-Barba, A., L.G. Abarca-Arenas & J.M. Vargas-Hernández (Eds.). *Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano*. Universidad Autónoma de Campeche, pp. 209-219.
- MOBERG, F. & C. FOLKE. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* 29: 215-233. DOI: 10.1016/S0921-8009(99)00009-9
- MOURA, A., D. BOAVENTURA, J. CÚRDIA, S. CARVALHO, P. PEREIRA, L. CANCELA DA FONSECA, F. M. LEITAO, M. N. SANTOS & C. C. MONTEIRO. 2004. Benthic succession on an artificial reef in the South of Portugal-Preliminary results. *Revista Biológica (Lisboa)* 22: 169-181.
- ORTEGA, M. M., J. L. GODÍNEZ & G. GARDUÑO. 2001. *Catálogo de algas bentónicas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 594 p.

- ORTH, R. J., T. J. B. CARRUTHERS, W. C. DENNISON, C. M. DUARTE, J. W. FOURQUEAN, K. L. HECK JR., A. R. HUGHES, G. A. KENDRICK, W. J. KENWORTHY, S. OLYARNIK, F. T. SHORT, M. WAYCOTT & S. L. WILLIAMS. 2006. A global crisis for seagrass ecosystem. *BioScience* 56: 987-996. DOI: 10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2
- ORTIZ-LOZANO, L. 2012. Identification of priority conservation actions in marine protected areas: using a causal networks approach. *Ocean & Coastal Management* 55: 74-83. DOI: 10.1016/j.ocecoaman.2011.10.013
- ORTIZ-LOZANO, L., H. PÉREZ-ESPAÑA, A. GRANADOS-BARBA, C. GONZÁLEZ-GÁNDARA, A. GUTIÉRREZ-VELÁZQUEZ & J. MARTOS. 2013. The reef corridor of the Southwest Gulf of Mexico: challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management* 86: 22-32. DOI: 10.1016/j.ocecoaman.2013.10.006
- PÉREZ-ESPAÑA, H. & J. M. VARGAS-HERNÁNDEZ. 2008. *Caracterización ecológica y monitoreo del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: Primera Etapa*. Universidad Veracruzana. Centro de Ecología y Pesquerías. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM002. México, 70 p.
- SALAS-PÉREZ, J. J. & A. GRANADOS-BARBA. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera* 21: 281-301. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=56512098005>
- SCHUHMACHER, H. 1977. Initial phases in reef development, studied at artificial reef types off Eilat, (Red Sea). *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 30: 400-411.
- THANNER, S. E., T. L. MCINTOSH & S. M. BLAIR. 2006. Development of benthic and fish assemblages on artificial reef materials compared to adjacent natural reef assemblages in Miami-Dade County, Florida.
- VALADEZ-ROCHA, V. & L. ORTIZ-LOZANO. 2013. Spatial and temporal effects of port facilities expansion on the surface area of shallow coral reefs. *Environmental Management* 52: 250-260. DOI: 10.1007/s00267-013-0098-5
- WALKER, S. J., T. A. SCHLACHER & M. A. SCHLACHER-HOENLINGER. 2007. Spatial heterogeneity of epibenthos on artificial reefs: fouling communities in the early stages of colonization on an East Australian shipwreck. *Marine Ecology* 28:1-11. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2007.00193.x
- WAYCOTT, M., C. M. DUARTE, T. J. B. CARRUTHERS, R. J. ORTH, W. C. DENNISON, S. OLYARNIK, A. CALLADINE, J. W. FOURQUEAN, K. L. HECK JR., A. R. HUGHES, G. A. KENDRICK, W. J. KENWORTHY, F. T. SHORT & S. L. WILLIAMS. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 106: 12377-12381. DOI: 10.1073/pnas.0905620106
- WYNNE, M. J. 2011. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia Beiheft* 140: 1-166.

Recibido: 19 de marzo de 2015.

Aceptado: 09 de abril de 2016.