



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

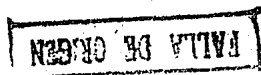
FACULTAD DE CIENCIAS

ZONACIÓN Y CARACTERIZACIÓN
DE LOS ESCLERACTINIOS
EN EL
ARRECIFE ANEGADA DE AFUERA, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS

Que para obtener el Título de
BIÓLOGO
presenta

MARIO LARA PÉREZ SOTO



CD. UNIVERSITARIA

1989



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ZONACION Y CARACTERIZACION DE LOS ESCLERACTINIOS EN EL ARRECIFE ANEGADA DE AFUERA, VERACRUZ, MEXICO.

INDICE.

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS.

RESUMEN.	2
AGRADECIMIENTOS.	4
I.INTRODUCCION.	6
1.1 Descripción del área de estudio.	8
1.1.2 Los arrecifes del Golfo de México.	8
Sección de Antón Lizardo.	9
Ubicación, Clima e Hidrografía.	9

II. REVISION BIBLIOGRAFICA.	11
2.1 Estudio de las Comunidades.	11
2.2 Com unidades Arrecifales Coralinas.	12
2.2.1 Los arrecifes como ambientes de depósito.	13
2.2.2 Zonación y composición de especies.	14
2.2.3 Patrones en las comunidades coralinas.	16
2.3 Indices de Diversidad.	18
2.3.1 Indice de Simpson.	18
2.3.2 Indice de Shannon-Wiener.	19
2.3.3 Tamaño de muestra y Análisis de Varianza.	20
2.3.4 Metodos de campo.	21
III. ZONACION Y COMPOSICION ESPECIFICA.	22
3.1 Introducción.	22
3.2 Material y Métodos.	23
3.2.1 Trabajo de Campo.	23
• Prospecciones.	23
• Composición específica.	24
3.3 Resultados.	24
3.3.1 Zonación.	24
• -Comunidad arrecifal de Sotavento.	24
.Platos de Hexacorales.	25
.Cementerio de <i>A. cervicornis</i> .	25
• -Laguna Arrecifal.	26
.Transición Sotavento.	26
.Parches.	27
• -Cresta Arrecifal.	27
.Arrecife Posterior.	27
.Rompiente Arrecifal.	28
.Transición Barlovento.	28
• -Arrecife Frontal.	28
.Frontal Interior.	29
.Frontal Exterior	29

3.4 Discusion.	30
3.4.1 Fases Constructivas.	30
3.4.2 Asociaciones de especies.	31

IV. DIVERSIDAD. 40

4.1 Introducci3n.	40
4.2 Material y M3todos.	41
4.2.1 Trabajo de campo.	41
• Transectos.	41
• Area de muestreo.	41
4.2.2 An3lisis.	41
• Indices de Diversidad.	41
• Relaciones entre Densidad y Cobertura.	42
4.3 Resultados.	42
4.3.1 Cobertura y Densidad Relativas.	42
• Cobertura.	42
• Densidad.	45
• Relaciones de Riqueza espec3fica por Zonas.	46
• Relaciones de Riqueza espec3fica por Subzonas.	48
4.3.2. Indices de Diversidad.	50
• Patrones por Densidad.	50
• Patrones por Cobertura.	53
• Equitabilidades.	54
• Relaci3n entre los Indices.	57
4.3.3 Curvas Dominancia/Diversidad.	59
• Sotavento.	65
• Laguna.	66
• Cresta.	67
• Barlovento.	68
4.4 Discusi3n.	69
4.4.1 Cobertura.	69
4.4.2 Densidad.	70
4.4.3 Patrones de Diversidad.	70

V. DISCUSION GENERAL.	73
5.1 Zonación y Composición Específica.	73
5.2 Diversidad.	75
5.3 Conclusiones.	76
VI BIBLIOGRAFIA.	79

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS.

TABLAS:

TABLA 3.1 ZONACION	34
TABLA 3.2 COMPOSICION ESPECIFICA	36
TABLA 3.3 TAMAÑO DE MUESTRA	37
TABLA 4.1 RIQUEZA ESPECIFICA, COBERTURA Y DENSIDAD.	43
TABLA 4.2 VALORES DE DIVERSIDAD.	51
TABLA 4.3 REGRESION LINEAL Y ANALISIS DE VARIANZA	61
TABLA 4.4 CORRELACIONES NO-LINEALES DE RANGOS DE SPEARMAN Y KENDALL.	63
TABLA 4.5 VALOR DE IMPORTANCIA RELATIVA	64

MAPA DE LA ZONA. 33

MAPA Y BATIMETRIA GENERAL DE LA ANEGADA
DE AFUERA. 38

FISIOGRAMA. 39

FIGURAS:

FIGURA 4.1 COBERTURA RELATIVA POR SUBZONAS. 44

FIGURA 4.2 DENSIDAD RELATIVA POR SUBZONAS. 45

FIGURA 4.3 RELACION ENTRE DENSIDAD RELATIVA
Y RIQUEZA ESPECIFICA POR ZONAS. 46

FIGURA 4.4 RELACION ENTRE COBERTURA
RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR ZONAS. 47

FIGURA 4.5 RELACION ENTRE DENSIDAD RELATIVA
Y RIQUEZA ESPECIFICA POR SUBZONAS. 48

FIGURA 4.6 RELACION ENTRE COBERTURA
RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR SUBZONAS. 49

FIGURA 4.7 PATRON DE DIVERSIDAD H' POR DEN-
SIDAD RELATIVA. 50

- FIGURA 4.8 PATRON DE DIVERSIDAD D' POR DENSIDAD RELATIVA. 52**
- FIGURA 4.9 PATRON DE DIVERSIDAD H' POR COBERTURA RELATIVA. 53**
- FIGURA 4.10 PATRON DE DIVERSIDAD D' POR COBERTURA RELATIVA. 54**
- FIGURA 4.11 PATRON DE EQUITABILIDAD J POR SUBZONAS. 55**
- FIGURA 4.12 PATRON DE EQUITABILIDAD E POR SUBZONAS. 56**
- FIGURA 4.13 REGRESION DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD ESTIMADOS POR DENSIDAD. 57**
- FIGURA 4.14 REGRESION DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD ESTIMADOS POR COBERTURA. 58**
- FIGURA 4.15 REGRESION DEL INDICE DE SIMPSON ESTIMADO POR DENSIDAD Y COBERTURA. 59**
- FIGURA 4.16 REGRESION DEL INDICE DE SHANNON-WIENER ESTIMADO POR DENSIDAD Y COBERTURA. 60**
- FIGURA 4.17 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA EL SOTAVENTO. 65**
- FIGURA 4.18 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA LA LAGUNA. 66**
- FIGURA 4.19 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA LA CRESTA. 67**
- FIGURA 4.20 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA EL BARLOVENTO. 68**

"Dos características notables de los trabajos publicados recientemente, son el gran interés por los métodos cuantitativos de campo en el estudio de la densidad poblacional, las tasas de dispersión, fluctuación, reproducción, alimentación, o mortalidad; y un incremento en la conciencia de los problemas evolutivos dinámicos tal como son la selección y la competencia. Al mismo tiempo existe una adopción general y un fuerte tendencia para el tratamiento estadístico de los datos ecológicos, lo cual, se piensa y suena como enteramente necesario; pudiendose volver una característica negativa, si se tiende a excluir el gran valor de las observaciones de patrones en la naturaleza, y los hábitat y distribución de los animales, con que los ecólogos y los naturalistas pueden contribuir".

Charles Elton, 1947.

RESUMEN

El presente trabajo describe la zonación, composición específica y diversidad de los corales escleractinios, principales organismos hermatípicos, del arrecife Anegada de Afuera, segunda estructura en área (eje mayor 5.8 km. y eje menor 2.1 km.) y más alejada de la costa (entre los 19°08' y los 19°10' de latitud N, y los 95°50' y los 95°52' de longitud oeste), del Sistema Arrecifal del Puerto de Veracruz-Antón Lizardo.

El trabajo de campo se realizó en enero, abril y julio de 1987, y en la última campaña se contó con el apoyo del Guardacostas Halcón GH-06 "Ángel Ortiz Monasterio" para el transporte y base de operaciones del personal que participó en el estudio. Se utilizó buceo libre y autónomo (SCUBA) en la toma de datos según la profundidad hasta un máximo de 30 metros.

Para el muestreo se determinaron nueve subzonas a lo largo del eje menor (de Sotavento a Barlovento), mismas en las que se subdividió, en cuadros de 300 metros aproximadamente, para obtener mediante una tabla de números al azar los sitios de muestreo.

En cada subzona se muestreó el número de especies y el número de colonias, y la cobertura por especie de los hexacorales, de la manera propuesta por Loya (1972; 1978) y Porter (1972). De esta forma se hace el análisis de distribución espacial de las especies de escleractinios, se describen las principales zonas estructurales, se caracteriza al hábitat y a la comunidad bentónica dominante y se discute acerca de las asociaciones de especies de escleractinios, y también sobre las fases sedimentarias propuestas para el Sistema Arrecifal Veracruzano. Se registraron 14 géneros y 20 especies (Capítulo III. Zonación y composición específica)

De la misma forma, se presenta un análisis de la diversidad de los escleractinios utilizando como estimadores la riqueza de especies, y los índices de diversidad de Shannon-Wiener y el de Simpson. Se comprobó la hipótesis del patrón de diversidad propuesto en la revisión de Huston (1985), acerca de un gradiente de diversidad en relación a la profundidad. Se encontró que para la Anegada de Afuera se cumple dicho patrón donde la diversidad es baja

cerca de la superficie aumentando a un máximo entre los 10 a 20 metros (subzona: Arrecife Frontal Interior) para el arrecife frontal, y entre los 3 y 15 metros (subzona: Cementerio de *A. cervicomis*) para la pendiente de sotavento; en ambos casos la diversidad disminuye gradualmente hasta la base arrecifal de las dos pendientes (Capítulo IV. Diversidad).

Por último se discute de manera general, la sucesión de especies de los corales hermatípicos en las fases constructivas observadas y su relación con los factores físicos y biológicos que determinan la diversidad de esta comunidad (Capítulo V. Discusión General).

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer en primera instancia, a las personas que colaboraron para la toma de datos de este trabajo, a mis compañeros y amigos: Claudia Padilla, Gabriela Carranza, Juan José Espejel, Vladimir Danzos, Andrea Bolongaro y Ella Vázquez. A todos ustedes gracias por su entusiasmo e interés.

Por la dirección, consejos y comentarios, agradezco a mis amigos y compañeros, Dr. Carlos García Saez, M. en C. Juan Luis Cifuentes y al Biol. Juan José Espejel. Mis más sinceras gracias, por el apoyo y todo lo aprendido durante la elaboración de este trabajo.

A mis queridos compañeros y amigos, mis queridos alumnos: Claudia Padilla, Longino Jácome e Iván Proaño, por su desinteresada colaboración, comentarios, ideas y apoyo, muchas gracias. Este tiempo realmente fué interesante y provechoso en su compañía.

Agradezco a los Biólogos Carlos Candelaria y Jesús Serrano por la revisión final del trabajo y por sus valiosos y atinados comentarios.

Al personal del equipo de buceo de la Facultad de Ciencias, quien sin su participación y apoyo logístico este trabajo no hubiera sido posible. En particular deseo agradecer al personal del I curso de Buceo Básico aplicado a la toma de datos y a mi compañera y amiga Jena Rosado por el excelente trabajo de fotografía que apoya este estudio.

Al personal del buque Guardacostas Halcón GH-06 por el apoyo logístico durante las campañas de trabajo. Así mismo, al Contralmirante Gabriel Serrano y a los pescadores de Antón Lizardo la "Moya" y "Fito" por todos los conocimientos transmitidos acerca de los arrecifes de Veracruz su amistad.

De manera muy especial deseo agradecer a mi hermana menor Claudia Lara por su amor y estímulo, y además por el financiamiento de la impresión de este trabajo. De la misma manera quiero expresar mi gratitud y amor a mi Padre Mario Lara Tapia y a la Dra. Amelia Cabrera por su infinita paciencia y apoyo en esta etapa de mi vida. Muchas gracias.

Finalmente agradezco a mi amada pareja Claudia Padilla Souza, la Osa, por su infinito apoyo y comprensión durante la elaboración de este trabajo, gracias.

También deseo agradecer a todas aquellas personas que de alguna u otra forma contribuyeron con ideas a través de pláticas y discusiones a la elaboración de este trabajo. A la Banda gracias.

I. INTRODUCCION.

La primera recopilación de estudios de descripción y caracterización de los arrecifes coralinos, se remontan al siglo pasado con los trabajos de Darwin, publicados en 1842 después de su viaje en el Beagle. Sin embargo, no es sino hasta este siglo cuando tienen auge los estudios sobre los arrecifes de coral.

Los trabajos de Goreau en Jamaica y de Loya en el Mar Rojo marcan la pauta a seguir en lo que a estudios sistemáticos y metodologías de descripción y caracterización de estructuras arrecifales se refiere, mismas que han quedado descritas en el trabajo de recopilación de Stoddart y Johanes en 1978 "*Coral reefs: Research methods*" publicado por la Unesco.

Los estudios en arrecifes de coral de las regiones Zoogeográfica del Indopacífico y de la Zoogeográfica del Caribe, a partir de esta metodología han permitido describir las Costas y hacer un inventario de los recursos naturales de cada uno de ellos. Por otro lado, algunos han sido, objeto de investigación científica en diversos campos de las ciencias o áreas de trabajo docente.

En México, los estudios acerca de los arrecifes de coral son escasos y desconocidos en el ámbito internacional, por lo que es muy poco lo que se conoce acerca de ellos y de sus recursos. En su mayoría las estructuras arrecifales del país son explotadas tanto por el turismo como por la pesca de producción y subsistencia, y también por la exploración y explotación petrolera en áreas aledañas a dichas estructuras. Por esta razón, constituyen un recurso natural apreciable para el país desde el punto de vista económico y de investigación.

Numerosos estudios se han realizado en la región arrecifal de Veracruz, lo cual ha demostrado que esta área es de gran interés para la docencia y la investigación. Sin embargo, la gran mayoría han sido trabajos aislados que no se publicaron o que han carecido de la debida formalidad para su continuidad y conclusión o bien, no se han difundido en los ámbitos de interés nacional e internacional, por lo que poco se conoce formalmente para el área.

El presente estudio es el principio del Proyecto: "*Estudios Biológicos en los Arrecifes coralinos del Puerto de Veracruz*", y tiene como finalidad desarrollar y sintetizar la planeación de metodologías de muestreo y toma de datos, así como el alcance de varios métodos de análisis de resultados, para ser utilizados en la prospección y valoración de diferentes comunidades coralinas del país.

Este trabajo, constituye el primer ensayo de estas metodologías, que son utilizadas para la descripción fisiográfica de las estructuras arrecifales y para evaluar algunos estimadores de la estructura comunitaria de los corales escleractinios, que son los principales constructores arrecifales, por lo que el estudio se enmarca dentro de la Ecología de comunidades.

Los Objetivos del presente trabajo son:

- 1.- Revisar el inventario de especies de escleractinios para la zona tomando como referencia a la Anegada de Afuera.
- 2.- Describir la zonación y morfología de las estructuras arrecifales veracruzanas tomando como modelo a la Anegada de Afuera.
- 3.- Caracterizar algunos de los parámetros de la comunidad de escleractinios como son la diversidad, densidad, distribución espacial y cobertura.

Este trabajo presenta en este mismo capítulo, una descripción general del área de estudio, ubicando su posición en la región zoogeográfica del Caribe, hasta referirse de manera particular al Golfo de México y en particular a el Puerto de Veracruz.

El capítulo II comprende una revisión bibliográfica desde las tendencias actuales en el estudio de las comunidades en general, hasta los estudios geológicos y biológicos más relevantes en las comunidades arrecifales coralinas y los patrones encontrados en ellas, además de las bases y supuestos de los índices de diversidad y los métodos de campo.

En el capítulo III, se describe la zonación encontrada para la Anegada de Afuera y la composición específica de los escleractinios de cada subzona determinada. Se presenta la descripción de cada subzona señalando la región estructural y las características del hábitat haciendo referencia a la topografía, el sustrato, los sedimentos, la energía del oleaje y a la comunidad bentónica dominante.

El capítulo IV, muestra el análisis de la diversidad de los escleractinios desde varios puntos de vista; considerando la densidad y cobertura relativas de cada zona y subzona, estimando los patrones por densidad y cobertura de cada subzona con base en los índices de Shannon-Wiener y de Simpson (de los cuales se analiza su relación), hasta considerar la frecuencia relativa, la abundancia (densidad) y la dominancia (cobertura) de cada una de las especies en las distintas subzonas elaborando las curvas de Dominancia/Diversidad.

Finalmente, en el capítulo V se discute de manera general los resultados acerca de la Zonación y Composición específica, y de la Diversidad para los escleractinios de la Anegada de Afuera. El capítulo VI reúne a la bibliografía citada o consultada en este trabajo.

1.1 Area de Estudio.

La mayoría de los arrecifes de coral en el Océano Atlántico están limitados a la parte Oeste del océano. Aunque se pueden encontrar algunas comunidades coralinas en la costa de Africa, estas no están bien desarrolladas para considerarlas como verdaderas estructuras arrecifales.

Las causas de esto, son debidas a las corrientes frías que corren a lo largo del litoral Africano y por los flujos de los ríos, los cuales descargan grandes cantidades de terrígenos que cubren el sustrato potencial donde se podrían desarrollar las larvas de los corales (Milliman, 1973).

De igual manera, las descargas de los ríos Orinoco y Amazonas limitan el desarrollo de las estructuras arrecifales en el Oeste del Atlántico Sur. El límite al Norte del Atlántico es la Península de Florida, en donde las temperaturas en el Invierno evitan el desarrollo de las estructuras.

Así, la mayoría de los desarrollos coralinos en el Oeste del Atlántico se encuentra restringido a la parte del Mar Caribe, a las áreas adyacentes al Sur de Florida, Bahamas y Bermuda, y en el Golfo de México, aunque esta, es un área de sedimentación terrígena, se encuentran algunos crecimientos marginales de arrecifes coralinos.

Los arrecifes de la zoogeografía del caribe, se parecen entre sí (respecto a las zonas y características distintivas como estructuras coralinas), pero se distinguen unos de otros por sus características fisiográficas, lo que resulta en un grado diferente de zonación en cuanto a las subzonas se refiere (Milliman, 1973).

Estos arrecifes, se dividen en los de la parte Norte que comprende principalmente los de Florida en el sur de la península, los de Bahamas, Cuba, República Dominicana, Puerto Rico, Jamaica, Islas Virgenes, etc. Los de la región Sureste que comprende principalmente los de Aruba, Curaçao, Barbados, Martinica, costa de Venezuela, Trinidad y Tobago, etc. Los de la región del Suroeste que comprenden a los alledaños a la costa de Centro América enfrente de Honduras, Nicaragua, Costa rica y Panamá principalmente. Finalmente los de el Noroeste que comprenden la costa de Belice, Península de Yucatán y Golfo de México.

1.1.2 Los Arrecifes del Golfo de México.

Los arrecifes coralinos del Golfo de México son estructuras que existen desde hace aproximadamente 8000 años (Milliman, 1973); tiempo en que se fecha la antigüedad para el arrecife Alacranes en la parte Norte de la Península de Yucatán. Hacia el centro del Golfo bordeando el litoral mexicano, encontramos los Sistemas Arrecifales de Campeche com-

puestos por el de Cayo Arcas y Cayo nuevo y los Sistemas Arrecifales de Veracruz constituido por los del Puerto de Veracruz e Isla Lobos en Tuxpan.

El Sistema del Puerto de Veracruz se divide en dos secciones, la de los arrecifes del Puerto y los de Antón Lizardo, separadas por la desembocadura del Río Jamapa en Boca del Río. En total el sistema se compone de 17 estructuras principales de las cuales 10 se desarrollan en Antón Lizardo, en donde además se encuentran las de dimensiones mayores (eje mayor y eje menor).

Los arrecifes de este sistema se desarrollan sobre la plataforma continental hasta una profundidad máxima entre los 35 a 40 metros. Son pocos los estudios de investigación formales que se han realizado para la zona, por lo que no se ha descrito el tipo de arrecife que se forma en el lugar. Con base en las clasificaciones de varios autores (Goreau, 1959; 1963; Stoddart, 1969; Milliman, 1973) los arrecifes de este Sistema se pueden considerar como **arrecifes bordeantes** (Fringing reefs) o bien algunos como bancos arrecifales. De manera personal por las características observadas, los denomino como **arrecifes de plataforma**, ya que al presentar una pendiente protegida (Sotavento) y no desarrollarse más allá de los 40 metros se diferencian de los arrecifes bordeantes típicos como los de Jamaica o Belice por ejemplo.

Sección de Antón Lizardo.

La sección de Antón Lizardo se ha dividido en tres grupos de arrecifes. El primero reúne a los más alejados de la costa como son Anegada de Afuera, Santiaguillo, Anegadilla y El Cabezo en Punta Valiente (NW) y el Centro de la estructura, siendo su principal característica el desarrollo continuo de las pendientes de Barlovento y Sotavento, pudiéndose desarrollar hasta los 40 metros la primera pendiente y hasta los 27 metros la segunda.

El segundo grupo reúne a los arrecifes Isla de Enmedio, El Rizo y El Cabezo en Punta del Aguila (SE), estos, se caracterizan por presentar la pendiente de Sotavento con una inclinación muy suave (nunca mayor de 30°) y extensa; donde se encuentran numerosos bancos de arena, entre los crecimientos coralinos que se dan en forma discontinua. Por el otro lado, en la pendiente expuesta es común encontrar una red calcárea formada por los restos de *Acropora cervicornis*.

Un tercer grupo es formado por La Blanca, El Bajito, El Polo y Chopas. Se caracterizan en primera instancia por la gran cantidad de sedimentos que se acumulan sobre todo hacia el Sotavento, que son transportados desde el Barlovento y también por las descargas de los ríos cercanos a la Sección. Además, se distinguen por el pobre desarrollo de esta pendiente donde se encuentran muy pocos crecimientos coralinos y en general una gran cantidad de esponjas.

Ubicación, Clima e Hidrografía.

El tipo de clima según Köppen modificado por García es AW2*(w)(i'). Cálido, con temperatura media anual de 25.2 °C, es el subhúmedo de mayor humedad; con canícula, un porcentaje bajo de precipitación invernal y escasa oscilación anual de las temperaturas medias mensuales (6.3 °C), el mes más caliente es junio con 27.7 °C de promedio.

La mayor parte de la precipitación depende de los vientos Alisios provenientes de la zona Ecuatorial y de los ciclones tropicales, por lo que se concentra en Verano y Otoño, sin embargo ocurren también lluvias en invierno que están relacionadas con los vientos Nortes provenientes de la región Boreal.

Estos mismos patrones de vientos provocan corrientes dominantes del Sureste durante los meses de abril-mayo a septiembre-octubre y fuertes pero esporádicas corrientes del Norte durante los meses de noviembre a abril, asociadas a los llamados "Nortes".

Son varios los ríos que afectan la Bahía de Veracruz. Al Norte la descarga más importante es la del río La Antigua, hacia el centro en Boca del Río el río Jamapa y hacia el Sur y quizás la de mayor efecto es la del río Papaloapan en la boca de la Laguna de Alvarado.

II. REVISION BIBLIOGRAFICA.

2.1 Estudio de las Comunidades.

En la naturaleza, las áreas de tierra y los volúmenes de agua reúnen diferentes grupos de especies, en diferentes proporciones y haciendo cosas diferentes. Estas comunidades de organismos tienen propiedades que son la suma de las propiedades de los individuos más sus interacciones. Estas interacciones hacen de la comunidad más que la suma de sus componentes. Debido a esto, los ecólogos utilizan el conocimiento de las interacciones entre los organismos para tratar de explicar el comportamiento y estructura de una comunidad. De hecho, estos patrones estructurales pueden ser observados en cualquier entidad compuesta por elementos que interactúan sean vivos o no vivos. Así pues, La ecología de las comunidades es definida como el estudio de las propiedades emergentes en la estructuración y comportamiento de grupos de especies reunidos (Begon, 1986).

Cuando se habla de comunidades, se debe considerar que los investigadores pueden categorizar de acuerdo a las características que significan algo para ellos. Así, se impone un punto de vista antropocéntrico en el proceso de decisión acerca de lo que se define como una comunidad. En el caso de los arrecifes de coral, por ejemplo, se puede considerar como una comunidad a todo el arrecife, a una zona, a una subzona, a los moluscos de ese arrecife, a los gasterópodos o a las poblaciones de un género. Considerando lo anteriormente expuesto, es muy importante percatarse que las categorías elegidas pueden carecer de relevancia para los organismos, y que el punto de vista de los organismos de una comunidad puede variar de especie a especie. (Begon, 1986).

Si la comunidad es una congregación de poblaciones de especies que existen juntas en espacio y tiempo, el principal interés de los ecólogos de comunidades es el de conocer la manera por la cual estas agrupaciones de especies están distribuidas en la naturaleza y la forma en la que estos grupos son influenciados por las interacciones entre ellos y por las fuerzas físicas del medio ambiente en que habitan (Hughes, 1986).

En cada comunidad encontramos propiedades emergentes que dan un patrón. En este caso, la diversidad de especies, los límites de similitud entre especies que compiten, la estructura de la red alimenticia, la biomasa de la comunidad y su productividad son ejemplos de las propiedades emergentes que caracterizan a cada comunidad (Begon, 1986).

Trabajar a nivel de comunidad genera una gran cantidad de datos que pueden ser complejos en su manejo. Un primer paso es el de buscar patrones en la composición y estructura de las comunidades (Hughes, 1986). El reconocimiento de tales patrones como por ejemplo,

grupos repetidos de las mismas especies en distintos lugares (asociaciones), productividades similares, formas de crecimiento parecidas, diversidad, etc., nos lleva a proponer hipótesis acerca de las causas que provocan esos patrones. Estas proposiciones pueden ser demostradas por observaciones posteriores o haciendo experimentos (Begon, 1986).

Para describir y simular estos patrones se utilizan modelos matemáticos. En el estudio de la ecología de las comunidades se han utilizado para analizar patrones como el número de especies por género (Elton, 1944; 1946; Williams, 1964; Simberloff, 1970; 1984; y Strong 1980; todos citados por May, 1984), la estabilidad y complejidad (Elton, 1958; May, 1973; 1984; Pimm y Lawton, 1978; DeAngelis, 1978), la abundancia relativa de especies (Preston, 1962; MacArthur y Wilson, 1967; May, 1975; Caswell, 1976; Sugihara, 1980; Hughes, 1986), relaciones especies área (Preston, 1962; MacArthur y Wilson, 1967; Connor y McCoy 1979; Sugihara, 1981; May, 1984), etc. En los últimos años, en algunos de estos trabajos, una técnica empleada para discernir los patrones reales de los aparentes, es la construcción de "modelos neutrales" o hipótesis nulas. Básicamente en estos modelos, se pretende elucidar los patrones reales de aquellos patrones aparentes que pueden aparecer cuando se hacen comparaciones entre grupos de comunidades, asumiendo que algunas o todas las interacciones biológicas no se dan.

Aunque estos modelos son característicos de trabajos relativamente recientes, las ideas básicas han sido aplicadas en diversos contextos de la ecología de comunidades durante años (May, 1984).

Finalmente, se puede resumir que el análisis de las comunidades tienden a dividirse en estudios descriptivos y estudios mecanistas (experimentales y de modelaje). Esto se ha reflejado en el desarrollo de la ecología como una ciencia, empezando la caracterización de las comunidades con la clasificación de las mismas, definiendo asociaciones y diversidad de especies, siguiendo con intentos por comparar diferentes tipos de comunidades y finalmente por discernir las reglas que gobiernan su estructura (García Saez, comunicación personal).

2.2 Comunidades Arrecifales Corallinas.

Los estudios acerca de las comunidades arrecifales corallinas se han llevado a cabo desde dos puntos de vista básicamente. Sobre trabajos en donde se considera a los arrecifes desde un punto de vista geológico como ambientes marinos de depositación (Darwin, 1851; Wells, 1954; Goreau, 1959; 1973; Stoddart, 1969; Milliman, 1973; por citar algunos ejemplos), y desde un punto de vista biológico como comunidades ecológicas (Loya, 1972; Glynn, 1976; Dana, 1976; Pichon 1981; Rutzler, 1982; Bull, 1983; Grigg, 1983; Huston, 1985b). A pesar de estos puntos de vista, todos estos trabajos tienen en común, que en todos se reconocen distintas regiones o zonas que forman la estructura o comunidad arrecifal coralina.

Goreau (1973), señala que un tema central en el estudio de los arrecifes coralinos es el cómo la intensa secreción y acumulación de carbonato de calcio biogénico (bajo condiciones adecuadas), es utilizado en la formación de comunidades complejas y especializadas como

lo son los arrecifes de coral. El problema es relacionar la secreción fisiológica con los procesos ecológicos que regulan el crecimiento y formación de los arrecifes (Stoddart, 1969).

En las comunidades coralinas existe un precario balance entre los procesos biológicos de calcificación (acreción) y los procesos físicos, químicos y biológicos que causan la pérdida de mineral del sistema (Goreau, 1959).

Este movimiento de material calcáreo a través de la comunidad bajo las fuerzas biológicas, gravitacionales y de turbulencia son factores dinámicos que contribuyen a la morfogénesis en la construcción de la comunidad arrecifal (Goreau, 1973).

2.2.1 Los arrecifes como ambientes de depósito.

Los arrecifes coralinos han sido definidos como localidades o matrices donde se desarrollan plantas y animales (Schuhmacher, 1983). Son estructuras geológicas que provienen de características de crecimiento del pasado y al mismo tiempo son modificadas por crecimientos del presente. Desde el punto de vista geológico, son agregados de carbonato de calcio secretado y estructurado por organismos, con sedimentos principalmente biogénicos (Wells, 1954).

Los arrecifes de coral se distinguen de otros ambientes marinos de depósito por las siguientes características (Goreau, 1973):

- 1.- Están limitados a los litorales marinos someros (límite de 200 metros o plataforma continental) donde la temperatura del agua no es menor en promedio a los 21°C
- 2.- Los organismos bentónicos dominantes, son sésiles en su mayoría y contienen estructuras formadas por cantidades importantes de CaCO_3 .
- 3.- El material calcáreo secretado por este tipo de organismos, es eventualmente depositado en dos distintas fases:
 - Un armazón rígido compuesto por un entrelazado de esqueletos enterrados.
 - Sedimentos finos (Bioclastos) depositados dentro del armazón en las partes someras y planas o en las pendientes de la estructura arrecifal.
- 4.- La calcificación y fotosíntesis están relacionadas fisiológica y ecológicamente.
- 5.- Las condiciones óptimas para la acreción ocurren en la zona eufótica donde además las fuerzas de erosión son también máximas.

Pocos organismos en el arrecife son verdaderos constructores arrecifales o hermatípicos, su designación es determinada no por la cantidad de CaCO_3 producida sino por el tipo de sedimento formado (tamaño). Considerando esto, la biota arrecifal se puede dividir en dos grandes grupos: Los hermatípicos primarios, cuyo esqueleto forma el armazón rígido (generalmente son los escleractinios) y los hermatípicos secundarios, que son organismos cuyo material calcareo no posee las propiedades mecánicas para formar el armazón rígido (Loya, 1972).

Los hermatípicos secundarios son extremadamente importantes como productores de bioclastos, llegando a producir más CaCO_3 que los primarios. Los secundarios cubren funciones importantes como rellenadores de huecos, cementadores y productores de sedimento (Goreau, 1973).

Goreau (1973), a definido al armazón rígido como una fase continua formada por el entrelazado de los exoesqueletos de los escleractinios enterrados en el lugar. Así, estos crecimientos confieren una enorme resistencia al movimiento de la masa de agua, por lo que confieren estabilidad mecánica. Además la pendiente y la gran superficie formada por los exoesqueletos proporciona un sustrato con condiciones óptimas para el desarrollo de los corales.

De igual manera, define a los sedimentos de menor tamaño como un armazón clástico o fase dispersa. Estos son depositados más tarde entre la trama del armazón rígido. Los sedimentos calcareos forman una recubrimiento de pedacería, grava, arena, sedimentos finos o lodos siendo, obviamente, un sustrato inestable debido a que no están consolidados y son rápidamente desplazados de su sitio de producción, ya sea por turbulencias, gravedad o agentes biológicos.

Bajo estas condiciones y de acuerdo a su tamaño y densidad los sedimentos serán depositados en distintos lugares del arrecife; transportándose mientras más finos más lejos de su lugar de origen, por lo que es posible encontrar gradientes de sedimentos (Goreau, 1973).

2.2.2 Zonación y composición de especies.

Desde Darwin (1851), tres tipos principales de arrecifes coralinos se han descrito: los atolones, los de barrera y los bordeantes. Milliman (1973) señala que los arrecifes de coral son definidos por su morfología y las diferentes zonas o áreas que se reconocen están determinadas por la distribución y formas de crecimiento de los organismos arrecifales que las componen.

Las diferentes regiones que se reconocen en los arrecifes de coral son descritas y nombradas de acuerdo a su fauna más conspicua y a sus características topográficas más generales (Goreau, 1959), muchas de las cuales, están determinadas por las formas de crecimiento de los escleractinios. Entonces, los patrones de zonación descritos para los arrecifes coralinos

se basan en la topografía, así como en la abundancia relativa y la cobertura de tejido vivo de diferentes especies (Loya, 1972).

De manera general, la morfología, ecología y la distribución de corales y de otros organismos en las zonas es básicamente la misma en todos los arrecifes del Caribe (Milliman, 1973), característica que permite reconocerlos como estructuras semejantes. Apesar de esto, existen algunas diferencias específicas que permiten caracterizarlas como estructuras que presentan diferentes grados de desarrollo en las zonas generales que las distinguen.

Probablemente los mejores ejemplos de zonación en los arrecifes, los encontramos en los atolones (Milliman, 1973). En este tipo de arrecife se encuentran cuatro zonas fisiográficas principales: En el Barlovento, se distinguen el arrecife Frontal y la Cresta arrecifal (o arrecife plano de Barlovento) y en el Sotavento se encuentran a la laguna (que incluye el arrecife en Parches) y el arrecife de Sotavento. Los arrecifes bordeantes y los de barrera, en algunos casos carecen de pendiente de Sotavento y/o de Laguna, dependiendo de su proximidad a la playa o bien si se trata de una isla.

A partir de estas cuatro zonas generales, uno puede definir las subzonas que realmente son las áreas que distinguen una comunidad arrecifal de otra, dependiendo básicamente del grado de desarrollo y sucesión de la comunidad bentónica. Así por ejemplo, en Jamaica, en los arrecifes de la parte Norte de la Isla (Barlovento), se han caracterizado arrecifes de barrera en los que se han reconocido 3 zonas generales (Laguna, Cresta y Frontal) y 11 subzonas (Goreau, 1973), en Belice se han descrito 5 zonas y 15 subzonas sin pendiente de Sotavento (Rutzler, 1982), en Eilat (Mar Rojo) se describen 3 zonas y 7 subzonas también sin pendiente de Sotavento (Loya, 1972).

El arrecife frontal, se caracteriza por presentar un sistema de macizos (crecimientos verticales de escleractinios que forman afloramientos calcareos) y canales (cañones que se forman entre los afloramientos). En los arrecifes más desarrollados, en la pendiente expuesta, además se encuentra una pared calcárea que generalmente esta en ángulo recto con la superficie del agua, y que alcanza profundidades considerables, como en el caso de Jamaica, en el que se ha reportado hasta los 200 metros (Goreau, 1959).

La Cresta arrecifal, es la parte somera del Barlovento y se distingue porque la profundidad rara vez es mayor a un metro. La comunidad bentónica cambia y los escleractinios dejan de ser la fauna conspicua, encontrándose diferentes tipos de algas, el hidrocoral pétreo *Millepora*, corales blandos, zoanthidos, etc. dependiendo de las condiciones de energía del oleaje (Millinan, 1973; Pichon, 1981).

En los arrecifes de barrera y en los atolones, la transición del arrecife expuesto y somero hacia las zonas protegidas es gradual, de esta manera, la Laguna arrecifal puede tener varios gradientes que la definan. Por ejemplo, la profundidad en la Cresta arrecifal es de un metro aproximadamente y en algunos arrecifes como el de Alacranes, la Laguna alcanza hasta los 15 metros (Milliman, 1973). Otros gradientes importantes son los de sedimentación, pero lo que distingue a estas zonas es la presencia del pasto marino *Thalassia*, que desarrolla

grandes tapetes que se distribuyen como mosaicos entre arena, rocas y pedacera calcarea de diferentes tamaños.

La pendiente de Sotavento, se encuentra en pocos arrecifes en continuidad con la Laguna, en algunos casos se debe a la presencia de una isla o al litoral del continente como sería el caso de Isla Cozumel y la costa de Q. Roo, en México. Esta zona varía mucho de estructura a estructura, puede desarrollar bancos arrecifales, pequeñas comunidades coralinas, o bien, subzonas bien definidas. Sin embargo, algunas de estas zonas se distinguen por el reducido movimiento de la masa de agua y su turbidez (Huston, 1985), además en estas áreas protegidas, es común observar la matriz calcarea que forman los exoesqueletos de *A. cervicornis* (Lang, 1973).

2.2.3 Patrones en las comunidades coralinas.

Varios son los patrones que se han descrito para los escleractinios en los arrecifes coralinos. Los principales son:

- 1) El de diversidad a lo largo de un gradiente de profundidad (Huston, 1985).
- 2) El de formas de crecimiento y zonación de especies dominantes (Pichon, 1981).
- 3) El de reparto de recursos y hábitos tróficos de las especies de escleractinios (Porter, 1976).
- 4) El de distribución en las estructuras arrecifales y las estrategias modulares e individuales (Jackson, 1977).
- 5) El de las estrategias de vida y las condiciones ambientales predominantes (Rosen, 1983).
- 6) El de las dimensiones de los pólipos y su éxito en la digestión extracelentérica (Lang, 1973).
- 7) El de los patrones de dispersión y las variables medio ambientales (Dana, 1976).

Todos estos patrones están relacionados de alguna manera con la abundancia y distribución de los escleractinios a lo largo de toda la estructura arrecifal.

Los estudios ecológicos que relacionan la variación de los factores físicos y biológicos concluyen que el medio ambiente arrecifal es extremadamente heterogéneo y que la composición de especies y su diversidad no solo se deben a factores físicos, sino principalmente a las condiciones de microhábitat resultantes del complejo de interacciones bióticas (Dana, 1976).

El crecimiento coralino modifica la estructura geológica en una serie de fases sedimentarias o regiones arrecifales, construyendo de esta manera diferentes hábitat bentónicos donde se distribuyen las especies. Por ello, a pesar de la heterogeneidad del sustrato en los arrecifes coralinos, se pueden distinguir patrones de diversidad específica a lo largo del gradiente de profundidad (Huston, 1985), describiendo así, una zonación donde las diferencias ecológicas locales se reflejan en las asociaciones de especies coralinas que están señaladas por una o más especies dominantes.

Los arrecifes coralinos han sido descritos recientemente como ecosistemas en no-equilibrio, donde la exclusión competitiva es prevenida por continuas perturbaciones, tal y como lo predice la Hipótesis de Perturbación Intermedia (Connell, 1978). Así mismo, el gradiente lumínico en estas comunidades dependientes de la luz, permite una interacción potencial entre la tasa de crecimiento coralino y dichas perturbaciones (Huston, 1979).

Antes de que fuera posible un estudio completo de los arrecifes por el desarrollo del equipo de buceo autónomo (SCUBA), los biólogos creían que la diversidad de especies de coral decrecía con la profundidad, siguiendo el gradiente de decremento en la intensidad luminosa (Wells, 1957). Sin embargo, en el primer estudio sistemático de un arrecife bien desarrollado, se encontró el patrón opuesto (Loya, 1972). A partir de estos estudios en los arrecifes coralinos, las experiencias han sugerido un patrón de diversidad de especies de coral predecible a lo largo del gradiente de profundidad. Huston (1985), menciona de manera general, que la diversidad es baja cerca de la superficie y se incrementa a un máximo entre los 15 y 30 metros, después de los cuales, la diversidad disminuye gradualmente.

La competencia por el sustrato (espacio) es intensa en los arrecifes (Jackson, 1977). En las áreas someras las algas crecen muy rápido, y algunos experimentos de exclusión han demostrado que sin el forrajeo de peces y erizos, las algas sobrecrecerían sobre los corales y los eliminarían (Brock, 1979; Sammarco, 1974; 1980). En una forma muy sencilla de ver este hecho, la existencia y crecimiento de los arrecifes de coral depende de la reducción de las algas (en la competencia por el sustrato) por los herbívoros.

Respecto a las dimensiones del pólipo, se puede observar una correlación entre un menor diámetro y una mayor relación volumen/área y viceversa (Porter, 1976). Esto se refleja en la distribución espacial de las especies de escleractinios de las siguientes maneras:

-Las especies con pólipos pequeños tienen tasas de crecimiento altas y se les observa preferentemente en las regiones someras, donde su mayor número de pólipos por unidad de área les permite iterarse y reproducirse rápidamente, lo cual resulta en mayores tasas de reclutamiento permitiéndoles contrarrestar los crecimientos algales que los pueden cubrir y causar la muerte de la colonia (Jackson, 1977; Gladfelter, 1978).

-También, algunas de las especies con pólipos pequeños son hábiles removiendo partículas de sedimentos con sus tentáculos, aunque las partículas más grandes son removidas más eficientemente por los cálices complejos o grandes (Hubbard, 1972).

-Lang (1973), señala que los corales con pólipos grandes son más eficientes en la digestión extracelentérica, lo cual se refleja en que estas especies se encuentran en las zonas profundas, donde la competencia por sustrato se da entre organismos coloniales (Jackson, 1977).

-Porter (1976), también menciona que los pólipos grandes son más eficientes en la captura de zooplakton, por lo que estas especies al estar distribuidas en las regiones profundas donde la intensidad luminosa disminuye, desarrollan hábitos heterotróficos para compensar la menor tasa de fotosíntesis de las zooxantelas simbiotes de todos los escleractinios.

2.3 Índices de Diversidad.

Los análisis descriptivos de la diversidad de especies de escleractinios, a través de la zonación del arrecife, se basan en un análisis numérico de la abundancia de especies (Loya, 1972; 1978; Porter, 1972).

La diversidad es un parámetro de la estructura comunitaria (Begon, 1986). La forma más sencilla de medirla es el simple conteo de especies (riqueza específica); sin embargo, una medida más completa y con más información sobre la comunidad toma en cuenta, además, el número de individuos por especie y su uniformidad (equitabilidad).

Loya (1972), divide en tres categorías las medidas o índices de diversidad, que describen los patrones de arreglo espacial de las especies en base a distribuciones matemáticas (modelos) como las series log (Fisher, 1943), log-normal (Preston, 1948), Dinámico (Hughes, 1984), etc.

El segundo grupo se basa en la teoría de las probabilidades como el Índice de Simpson (D') (Washington, 1984; Ludwig y Reynolds, 1988).

El tercer grupo de índices se fundamenta en la teoría de la información como el índice de Shannon-Wiener (H') (Washington, 1984; Ludwig y Reynolds, 1988).

2.3.1 Índice de Simpson

Simpson en 1949 introduce su medida de la diversidad, que se interpreta como la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar e independientemente de la población sean de la misma especie.

Esto se define como:

$$\lambda = \sum_{i=1}^s (n_i - 1) / (N - 1)$$

donde:

n = número de individuos de la sp. i

λ = probabilidad de que dos individuos sean de la misma especie.

N = número de individuos totales.

Si N es suficientemente grande entonces:

$$\lambda = \sum_{i=1}^s (n_i/N)^2$$

Con el objeto de estandarizar el Índice de Simpson con los demás índices, Loya lo presenta como sigue:

$$D_n = 1 / \sum_{i=1}^s (n_i/N)^2$$

donde:

D_n = expresión revisada para el Índice de Simpson.

Según Washington (1984), cuando el total de la comunidad no se conoce y el índice tiene que ser estimado en base a muestras, la equivalencia es:

$$D_n = 1 / \sum_{i=1}^s P_i^2$$

La Equitabilidad se cuantifica en este caso como:

$$E = D_n / D_{max}$$

donde $D_{max} = S$

Los valores de D_n van de cero (mínima diversidad) a S (máxima diversidad).

2.3.2 Índice de Shannon-Wiener.

El contenido de información es una medida de la magnitud de la incertidumbre, donde algunos autores igualan la incertidumbre al concepto termodinámico de entropía. Según Washington (1984), la entropía es una forma de expresar la heterogeneidad de la población y por tanto de la diversidad.

El Índice de Shannon-Wiener se define como:

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i)$$

donde:

P_i = proporción de individuos de la sp. i .

S = número de especies.

Los valores de H oscilan entre cero y H_{\max} definida como $\ln S$, que es igual a calcular H cuando el número de individuos es igual para todas las especies. Para estandarizar y poder comparar los valores de diversidad entre muestras se calcula el valor de Equitabilidad que da idea de qué tan cerca está la diversidad observada de la máxima teórica para esa comunidad en particular.

$$J = H/H_{\max}$$

Donde J = Equitabilidad de Shannon-Wiener.

2.3.3 Tamaño de muestra y Análisis de Varianza

Según el plan de muestreo planteado para la toma de datos, el muestreo aleatorio estratificado es la técnica más adecuada porque la estratificación del arrecife permite hacer subpoblaciones o estratos que son menos variables que el conjunto total. La estratificación se utiliza por varias razones. Existen diferencias entre las medidas de estratos en la población y estas diferencias no contribuyen al error de muestreo, es decir el error de muestreo surge únicamente de las variaciones entre las unidades de muestreo que están en el mismo estrato. Al formar estratos homogéneos a partir de una población heterogénea permite esperar un aumento de precisión en relación al muestreo aleatorio simple (Proaño y Jácome, 1989).

En el muestreo estratificado se puede escoger el tamaño de muestra que se va a tomar en cualquier estrato, es decir, el tamaño de muestra es independiente en cada estrato (Snedecor y Cochran, 1971). Esta libertad de selección nos da margen para hacer un buen trabajo en aprovisionar recursos para el muestreo de estratos.

Para comprobar que tan efectiva es la estratificación, se recurre al Análisis de Varianza para determinar la variación global dentro de los estratos y obtener el error estándar de la estratificación, de tal forma, que se pueda comparar con el error estándar del muestreo si este hubiera sido aleatorio simple sin estratificación de ninguna especie (Proaño y Jácome, 1989).

Algunas veces se piensa que en el muestreo estratificado se debería muestrear la misma fracción de cada estrato. Sin embargo, un análisis más detallado del problema indica que la designación óptima consiste en tomar el número de unidades de muestreo proporcional a la desviación estándar de las unidades de muestreo en determinado estrato. Este método de designación da el error estándar más pequeño para cada estrato. Según estos se tomará una muestra mayor en aquellos estratos más variables (grande).

Para aplicar esta técnica, se necesita estimar la desviación estándar relativa a cada estrato. Estas estimaciones no necesitan ser altamente precisas y se obtienen de un muestreo piloto o utilizando algunos supuestos estadísticos y considerar que la población se distribuye normalmente, entonces la desviación estándar es aproximadamente igual a $1/6$ del rango (Daniels, 1984).

Este método permite saber que estratos son los más variables, en los que se deberán tomar más muestras. Además permite optimizar el muestreo, al determinar el número de muestras que se quieren tomar en función del tiempo y costos del muestreo (Snedecor y Cochran, 1971).

2.3.4 Métodos de campo.

En este tipo de estudios sistemáticos sobre la diversidad de especies de los corales, el número de especies y su abundancia relativa, son estimados con transectos señalados por cadenas tal y como lo describen Loya (1972 y 1978) para la densidad y Porter (1972) para la cobertura. La cadena es colocada lo más cercana posible al contorno del sustrato en todas las zonas del arrecife. Su longitud varía según los diferentes estudios, pero nunca es menor de 10 metros (Porter, 1972) a un máximo de 30 (Huston, 1985b). Además, las cadenas están formadas por eslabones cuyas medias oscilan entre entre los 1.3 a los 2.5 centímetros.

Los sitios de muestreo son localizados por prospecciones sobre el fondo marino, en línea recta perpendicular o paralela al eje mayor del arrecife, y el primer parche de coral encontrado se selecciona como sitio de muestreo (Glynn, 1976). Otra forma de seleccionar las áreas de muestreo, es determinar las profundidades a las que se desea colocar los transectos y durante las prospecciones cuando se alcanzan las profundidades deseadas se coloca el transecto (Loya, 1972).

Un aspecto importante de considerar en la elección del sitio de muestreo es la uniformidad del área donde se toma la muestra, es decir, que como se trata de un muestreo estratificado, las muestras de un mismo estrato deben ser tomadas en donde las características fisiográficas sean iguales o semejantes, lo cual por el crecimiento en parches de los corales muchas veces no se logra si se considera únicamente la profundidad para la selección de los sitios de muestreo (Loya, 1978).

III. ZONACION Y COMPOSICION ESPECIFICA.

3.1 Introducción.

El estudio de los patrones espaciales entre las especies de corales, recientemente ha empezado a ser objeto de atención de estudios sistemáticos y descriptivos (Dana, 1976). Algunos de estos trabajos se han realizado en zonas particulares de las estructuras (generalmente las partes someras) y pocos a lo largo de todo el arrecife. Así, los patrones de asociaciones de especies de los corales escleractinios, que ocupan las regiones por debajo de las áreas afectadas por bajamares, empiezan recientemente a recibir atención, y en estas fechas, algunos se han detallado aunque todavía falta información en este sentido (Pichon, 1981).

La distribución espacial de los individuos de una especie, es un aspecto estático de la organización de las comunidades. Puede resultar de eventos al azar, así como también de relaciones funcionales entre poblaciones de diferentes especies, entre individuos de la misma especie, y entre los organismos y su medio ambiente físico-químico (Dana, 1976).

Hutchinson (1953), señala algunos factores que afectan la distribución espacial de los organismos en las comunidades. Estos son: los gradientes físicos y químicos, la reproducción, la conducta social particular, las interacciones con otras poblaciones y el azar. Concluyo que una posible explicación para el hecho de encontrar un gran número de parches en los ecosistemas tropicales (como es el caso de los arrecifes de coral) es que los competidores están estrechamente relacionados, causando que las especies persistan solo cuando se reúnen condiciones adecuadas y particulares para cada una de ellas.

En los arrecifes de México, y en particular en los de Veracruz, no existen trabajos sistemáticos que describan estos patrones de distribución para los diferentes organismos que componen la biota arrecifal.

En el presente capítulo se exponen los resultados de las prospecciones realizadas en la Anegada de Afuera, donde se propone una zonación con base en la descripción de las regiones estructurales caracterizando el hábitat y a la comunidad bentónica dominante, misma que puede utilizarse como modelo para los arrecifes de Veracruz. También se discute acerca de las fases sedimentarias observadas en Veracruz y de las asociaciones de especies encontradas para la Anegada de Afuera.

3.2 Material y métodos.

3.2.1 Trabajo de campo.

Aunque las muestras al azar tienen la ventaja de eliminar cualquier prejuicio en el muestreo, en las comunidades arrecifales su uso no es recomendable por la evidente zonación y el crecimiento en parches típico de muchos de ellos (Loya, 1978). Por otro lado, un patrón de muestreo sistemático aunque atractivo para el análisis de distribución y abundancia a lo largo de gradientes medioambientales, puede causar serias dificultades en su manejo estadístico (Southwood, 1966 en Loya, 1978). La técnica de muestreo estratificado al azar es actualmente la más utilizada en el estudio de las comunidades coralinas (Goreau, 1959; 1963; Loya, 1972; 1976; Glyn, 1976; Bull, 1982; Rutzler, 1982; Huston, 1985b).

Prospecciones

Para la determinación y reconocimiento de las zonas y subzonas se utilizaron los métodos prospectivos que se listan a continuación: fotografías aéreas y submarinas, recorridos exploratorios en buceo libre y autónomo, recorridos en embarcaciones mayores alrededor de la estructura y en menores sobre los bajos del arrecife.

Los recorridos de prospección en buceo libre en las regiones someras y con equipo de buceo autónomo en las pendientes arrecifales se realizaron no solamente en el arrecife Anegada de Afuera sino en varias estructuras como Anegada de Adentro (agosto de 1986), Isla de Enmedio (enero de 1987), Anegada de Afuera (enero, abril y julio de 1987) y El Cabezo (abril, 1987) de tal manera de que se tuviera una idea general de las características físicas y topográficas del ambiente arrecifal veracruzano.

Las prospecciones en las regiones someras se efectuaron a lo largo del eje menor del arrecife (perpendicular a la Rompiente arrecifal) desde la región protegida (Sotavento) hacia la Cresta arrecifal. Los recorridos con equipo autónomo fueron hechos de dos maneras, la primera fué desde la base arrecifal (borde de la estructura donde terminan los crecimientos coralinos y solo se encuentra arena) hacia las regiones someras, la segunda haciendo recorridos paralelos a la cresta arrecifal (al eje mayor) a una profundidad dada.

En estas exploraciones se registraban las especies de escleractinios más conspicuas, las características del sustrato más sobresalientes, el perfil topográfico incluyendo la pendiente, además de fotografía submarina panorámica y a detalle de la estructura y organismos característicos de cada área.

En las embarcaciones, los recorridos fueron efectuados con la intención de familiarizarse y determinar las áreas de cada estrato identificado en las exploraciones bajo el agua. Se tomaron fotografías panorámicas de la estructura y también con ayuda de la carta batimé-

trica (Sec. Marina, 1979) se realizó un fisiograma y un mapa del arrecife detallando algunos puntos de la batimetría (elaborados por Proaño, 1988).

Tomando en cuenta todo lo anterior, el arrecife Anegada de Afuera se dividió en cuatro zonas y nueve subzonas tal y como se describe más adelante en los resultados. Esta división fue corroborada utilizando la prueba estadística de análisis de varianza unifactorial (Snedecor y Cochran, 1971; Daniels, 1984) considerando el número de especies como la variable en análisis.

Composición específica

Una vez identificados los estratos en los que se subdividió el arrecife, para la determinación de las especies presentes en cada zona y subzona, se utilizó el método descrito por Loya (1972, 1978). En este, mediante el uso de transectos que se delimitaron por dos cadenas arregladas en forma de cruz (cada una con una longitud de 20 metros), se marcaron las áreas de muestreo. Una de las cadenas, se orientó paralela al eje mayor, la otra la interceptó por la mitad siendo perpendicular a la Rompiente arrecifal.

Sobre cada estrato se colocó la cruz formada por las cadenas en un área homogénea (con respecto a las características de cada estrato) además; para la elección de los puntos de muestreo se utilizó una carta batimétrica (Sec. Marina, 1979), sobre la que se hizo una división arbitraria trazando líneas perpendiculares al eje mayor del arrecife separadas, aproximadamente, por una distancia de 300 metros, formando de esta manera una cuadrícula para cada una de las subzonas.

Se numeró cada cuadro para cada subzona y empleando una tabla de números al azar (Zar, 1974) se obtuvieron los puntos de muestreo. Sobre cada uno, se registró en una tablilla de acrílico, el número de especies, sus formas de crecimiento y el tamaño de las colonias. Esto se hizo para cada estrato utilizando el formato diseñado para tal efecto.

3.3 Resultados.

3.3.1 Zonación.

Con base en las características geológicas y biológicas dominantes observadas durante las prospecciones, análisis fotográfico (aéreo y submarino), el Arrecife Anegada de Afuera se dividió en cuatro zonas principales: Comunidad Arrecifal de Sotavento (pendiente protegida), Laguna Arrecifal, Cresta Arrecifal, Arrecife Frontal (pendiente de Barlovento). Cada una de estas zonas puede ser subdividida en distintas subzonas y las características de cada una se describen a continuación y se resumen en la Tabla 3.1.

La pendiente protegida se caracteriza por un costante aporte de sedimentos, baja energía del oleaje, turbidez del agua y profundidades desde los 3 a los 24 metros.

En la región profunda (de los 10 a los 24 metros como máximo) la pendiente es poco pronunciada (entre los 10° a 30°) y es donde se encuentra la subzona de los Platos de hexacorales llamada así por los crecimientos planos en forma de repisas del coral *M. annularis* que caracterizan esta subzona.

Hacia la región somera (de 3 hasta un máximo de 15 metros), la pendiente generalmente es pronunciada (alrededor de 45°) y es donde se encuentra la subzona del Cementerio de *A. cervicomis* denominada así por el entramado calcareo formado por los restos de esta especie de coral hermatípico.

El reducido movimiento de las masas de agua en la zona, provoca turbidez en el agua ya que los aportes de sedimentos que se transportan de otras zonas del arrecife y de los aportes de agua del continente provenientes de las desembocaduras de los ríos Papaloapan (boca de Alvarado) y Jamapa (Boca del Río) hacen que la zona este constantemente perturbada por una alta tasa de sedimentación (Lara y Padilla, 1988), que seguramente es causa de selección para las especies que caracterizan el lugar.

Platos de Hexacorales.

Esta subzona se encuentra bastante desarrollada hacia el centro del Sotavento (de 100 a 150 metros en una línea perpendicular a la rompiente) mostrando hacia los extremos crecimientos aislados en forma de parches cada vez más escasos conforme se acerca a las puntas de la estructura. Se registraron 6 géneros y 8 especies de escleractinios (tabla, 3.2).

En la subzona los organismos más evidentes son las esponjas y los escleractinios. Los crecimientos planos y masivos de los corales forman el sustrato duro donde encontramos aparte de los hexacorales, esponjas como *Verongia fistularis*, *Calispongia falax*, *Ircinia campana*, *I. fasciculata* e *I. strobilina* (Márquez y López, 1988), equinodermos como *Nemaster rubiginosa* (Proaño, 1988).

También es característico en el área los numerosos bancos de arena (sedimentos finos) entre los crecimientos coralinos cuyos órdenes de magnitud oscilan entre los 0,4 y los 2 metros, siendo las especies características las de los géneros *Montastrea* y *Siderastrea* (tabla, 3.2).

Cementerio de A. cervicomis.

Esta subzona es quizás la más diversa de toda la estructura no solo por el número de especies de los escleractinios donde encontramos 10 géneros y 15 especies (tabla, 3.2), sino por la variedad de otros taxa de invertebrados betónicos. El desarrollo de la región se extiende a

lo largo de todo el Sotavento siendo escaso y con poco tejido vivo (de escleractinios) hacia los extremos del arrecife.

La red calcarea formada por *A. cervicomis* es una matriz que sirve de sustrato a diversas especies como son poríferos de los géneros *Ircinia*, *Calispongia*, *Verongia* y *Haliclona* (Márquez y López, 1988), equinodermos como *Echinometra viridis*, *Ophiocoma echinata*, *Eucladus tribuloides*, *Euapta lappa* y *Strongylocentrotus droebachiensis* (Proaño, 1988), moluscos como *Lyropecten sp.* y *Lima scabra* (Jácome, 1988).

Los patrones de crecimiento de los escleractinios son planos e incrustantes o en forma de platos ordenados como repisas, todos creciendo sobre el entramado de *A. cervicomis* las especies comunes son *C. natans*, las de los géneros *Montastrea*, *Siderastrea*, *Porites*, y *Diploria* (Tabla 3.2).

Laguna Arrecifal.

Esta zona corresponde a la región somera y plana del Sotavento, se caracteriza por una alta tasa de sedimentación, reducido movimiento de las masas de agua y por profundidades que oscilan entre 0.5 a 2 metros.

La región más profunda (de 1 a 2 metros) es la que colinda con la pendiente del Sotavento y la inclinación del sustrato nunca es mayor de 15° y es donde se localiza la subzona denominada Transición de Sotavento precisamente por ser el área de inicio de la pendiente protegida.

En la región menos profunda (0.5 a 1 metros) prácticamente no existe pendiente en el sustrato y se caracteriza por los numerosos manchones de pasto marino, arena y roca, de ahí que se le llamo subzona de Parches.

En la zona posee una alta tasa de sedimentación y movimiento de agua muy reducido, aunque por la profundidad la intensidad luminosa es elevada dando como resultado la dominancia de algas y el pasto marino *Thalassia* en grandes áreas del lugar.

Transición Sotavento.

La subzona se extiende como una franja de 50 a 100 metros en el borde del bajo, del lado contrario a la rompiente arrecifal, haciéndose más ancha hacia los extremos de la estructura. Se encontraron 5 géneros y 8 especies de hexacorales (tabla, 3.2).

Esta área se distingue por los crecimientos aislados de los corales (el tamaño de las colonias no es mayor de 1 metro) que presentan patrones ramificados como los de *A. palmata*, *A. cervicomis*, *P. porites* y *P. astreoides*, o planos másivos como los de *D. clivosa*, *D. strigosa* (especies más comunes), *S. radicans* y *S. sidera*.

La gran cantidad de sedimentos finos y gruesos también es característico de la subzona, así como la presencia de esponjas de los géneros *Haliclona* y *Tedania* (Márquez y López, 1988), los erizos del género *Echinometra* y *Triplonaster ventricosus* (Proaño, 1988) y los gasterópodos *Cerithium literatum* y los del género *Conus* (Jácome, 1988).

Parches.

La principal característica de esta subzona es la red calcarea formada por el coral hermatípico *P. portes*, cuya extensión alcanza de 300 a 600 metros (con respecto a una línea perpendicular a la rompiente). Sobre esta matriz se deposita el sedimento, crece la *Thalassia* y se desarrollan crecimientos aislados y planos de otros escleractinios, de los cuales se encontraron 3 géneros y 5 especies (tabla, 3.2).

En esta subzona los géneros dominantes de escleractinios son *Portes* y *Siderastrea*, la cobertura es reducida y se observa una alta mortalidad entre los corales, formando con sus restos parte de la pedacera gruesa que se deposita junto con sedimentos más finos.

Entre la *Thalassia*, en los restos de coral y los parches de arena se encontraron poríferos de los géneros *Haliclona* y *Tedania* (Márquez y López, 1988), erizos como *Diadema antillarum*, *Triplonaster ventricosus* y género *Echinometra* (Proaño, 1988), y moluscos como *Tridachna crispata*, *Pinna sp.* y *Cerithium literatum* (Jácome, 1988).

Cresta Arrecifal.

Con respecto a las demás subzonas se caracteriza por la máxima energía del oleaje aunque en general esta es más o menos moderada, con excepción en la época de "Nortes" en la que es intensa. La sedimentación es baja y abunda el sustrato duro (como roca más o menos lisa formando un piso), pedacera gruesa y tapetes algales. Es el área menos profunda de la estructura (la profundidad va de los 0 a máximo 3 metros), su extensión es de 70 a 150 metros con respecto al eje mayor de la estructura.

Se distingue de las demás zonas por la gran densidad poblacional del erizo *Echinometra lucunter* que prácticamente ocupa la mayor parte del sustrato con hasta 90 individuos por 2 m² siendo ésta característica común a otros arrecifes de Veracruz (Proaño y Padilla, comunicación personal).

Arrecife posterior.

La zona se subdividió en 3 subzonas. La primera es la que colinda con la Laguna y se denominó Arrecife posterior, caracterizándose por un sustrato poco abrupto y plano, encontrándose crecimientos aislados de escleractinios donde se registraron 3 géneros y 5 especies de corales.

Los sedimentos más comunes son de pedacería gruesa y la mayoría del sustrato es ocupado por algas, erizos y moluscos como *Cerithium sp.*, *Astrea sp.*, *Diodora cayenensis* (Jácome, 1988). La especie dominante de escleractinios es *P. porites* y en menor grado *S. radians* y *D. clivosa* (tabla, 3.2) cuyos restos producen la pedacería característica de la subzona.

Romplante arrecifal.

Es la subzona con menor profundidad de la estructura (de los 0 a 1 metro como máximo), y es afectada por las bajamares. Marca la mayor parte del eje mayor de la estructura por ser el área donde rompen las olas y sobresalen restos del crecimiento coralino fuera de la superficie del mar.

Caracterizan el sustrato algas calcáreas, el erizo *Echinometra lucunter* y el hidrocoral pétreo *Millepora complanata*. Los crecimientos de hexacorales son dispersos, pequeños (el tamaño de las colonias muy rara vez es mayor a 50 centímetros) e incrustantes. Se encontraron 5 géneros y 6 especies de los cuales las especies dominantes son *P. porites*, *S. siderea* y *D. clivosa* (tabla, 3.2).

Transición Barlovento.

La subzona se extiende como una franja de 20 a 50 metros en el borde de la cresta continuándose hacia la pendiente expuesta (Arrecife Frontal), la energía del oleaje es de moderada a intensa y la pendiente es irregular y nunca es mayor a 30°. La profundidad va desde 1 a los 3 metros y se registraron 3 géneros y 4 especies de corales (tabla, 3.2).

La comunidad bentónica se caracteriza por la presencia de tapetes algales, erizos del género *Echinometra* (Proaño, 1988), zoanthidos de los géneros *Palythoa* y *Zoanthus* (Rosado, 1989). Los corales presentan crecimientos dispersos e incrustantes y conforme se gana profundidad se encuentran crecimientos másivos de *A. palmata* que es la especie dominante.

Arrecife Frontal.

El barlovento se caracteriza por su sistema de macizos y canales (afloramientos y cañones que se forman como producto del crecimiento de organismos hermatípicos). La energía del oleaje disminuye con la profundidad, la sedimentación es baja y se da sobre los canales. La base del arrecife se encontró entre los 30 a 40 metros de profundidad.

Entre los 3 a los 15 metros la pendiente es suave (entre los 20° a los 40°) y encontramos terrazas donde se inicia el desarrollo de los macizos y canales. A esta área del Barlovento se le denominó como Arrecife Frontal Interior.

En la región profunda (de los 15 a los 40 metros como máximo) la pendiente es pronunciada alcanzando ángulos de hasta 90°. Se encuentran cañones con montículos escarpados y afloramientos producto del crecimiento de los corales hermatípicos. Se le denominó como Arrecife Frontal Exterior.

La erosión mecánica causada por el movimiento del agua en la parte somera de la pendiente de barlovento, provoca la producción de sedimentos de los cuales una parte son transportados hacia el sotavento y otros son depositados sobre los canales y transportados hasta la base del arrecife. A pesar de esto, la tasa de sedimentación es baja comparada con otras zonas de la estructura, lo cual da como resultado que la transparencia del agua sea mayor que en la pendiente de Sotavento aún cerca de la base arrecifal.

Arrecife frontal interior.

Esta subzona se encuentra bastante desarrollada a lo largo de todo el eje mayor del arrecife (de la punta NW hacia la punta SE) con una anchura de 70 a 150 metros. El sustrato se caracteriza por presentar oquedades que sirven de refugio a otros organismos. Se registraron 8 géneros y 11 especies de hexacorales (tabla, 3.2).

La comunidad bentónica se caracteriza por la presencia de corales escleractinios, esponjas como *Calispongia falax*, *Haliclona rubens* y especies del género *Ircinia* (Márquez y López, 1988), algas sobre todo costrosas y el crinoideo *Nemáster nubiginosa* (Proaño, 1988).

El coral dominante es *A. palmata* el cual presenta formás de crecimiento ramificadas y másivas e inicia la formación de el sistema de macizos y canales. Otras especies comunes son *M. annularis*, *C. natans* y las del género *Diploria* (tabla, 3.2), presentando formás de crecimiento planas y másivas. El tamaño de las colonias alcanza hasta los 2.5 metros sobre todo las de *A. palmata* y *M. annularis*.

Arrecife frontal exterior.

La subzona se caracteriza por la topografía escarpada entre los macizos y canales que presenta caídas de hasta 15 metros. Los afloramientos y montículos son formados por el crecimiento de los escleractinios sobre todo de las especies dominantes como *M. annularis* y en menor grado *S. sidera*. Estos crecimientos son planos y másivos ó en forma de platos y asemejan formás como de hongos que alcanzan hasta más de 2.5 metros de altura.

El sustrato es irregular (existen muchos huecos en los afloramientos) y es ocupado preferentemente por hexacorales, algas y en menor grado por esponjas como *Ircinia campana* y *Verongia fistularis* (Márquez y López, 1988). Las especies comunes de corales son *M. cavemosa*, *C. natans* y *P. astreoides*.

Esta subzona se extiende como una franja de 100 a 200 metros hasta la base arenosa, siendo más ancha en el centro del arrecife.

3.4 Discusión.

3.4.1 Fases Constructivas.

En la Anegada de Afuera los principales constructores y productores de sedimentos de carbonato de calcio son (en orden de importancia) los escleractinios, las algas los erizos y los gasterópodos. Goreau (1959; 1963) señala que en los arrecifes coralinos ocurren depósitos calcareos de dos diferentes clases: El armazón arrecifal primario (armazón rígido) y los sedimentos calcareos secundarios (armazón clástico). En este caso los escleractinios son los responsables de la construcción del armazón rígido o fase continua y los demás organismos mencionados arriba son los productores de los sedimentos más finos que constituyen la fase dispersa o armazón clástico.

Desde este punto de vista, en esta estructura se aprecian tres áreas principales de deposición de carbonato de calcio o fases constructivas, las cuales son definidas por una especie de coral hermatípico que caracteriza cada una de estas regiones.

La primera de ellas se ubica hacia la región somera y plana de la estructura, es caracterizada por una red calcarea formada por el crecimiento del coral *P. porites* que predomina en las subzonas de Parches, Posterior y Rompiente. Sobre esta matriz los sedimentos más finos producidos por los restos de la *Thalassia*, algas, erizos y gasterópodos rellenan los huecos sobre la red caracterizando con sedimentos de varios tamaños el sustrato de estas subzonas.

Hacia los bordes de la estructura, en donde inician las dos pendientes, se encuentra la segunda área de construcción arrecifal. Esta región de transición (entre el arrecife plano y la pendiente arrecifal) es caracterizada por el crecimiento de los especies de escleractinios *A. palmata* hacia el Barlovento y *D. clivosa* y *D. strigosa* hacia el Sotavento. Geister (1977, citado en Huston, 1985) ha señalado la presencia de estas especies en la Cresta arrecifal de otras estructuras del Caribe.

En la Anegada de Afuera se les encontró juntas en los dos extremos (Transiciones de Sotavento y Barlovento), pero la dominancia cambia en cada uno de estos. Rosen (1971; 1975) y Pichon (1973) (ambos citados en Bull, 1982) en su modelo sintético sobre estructuración de comunidades coralinas, analizan las formas de crecimiento de los escleractinios, en donde señalan una mayor abundancia de crecimientos ramificados en los extremos someros con movimiento moderado de la masa de agua (Barlovento), y crecimientos planos y masivos hacia los extremos con poco movimiento del agua (Sotavento).

En las áreas profundas la principal especie constructora es *M. annularis* aunque en general hay un mayor número de especies de escleractinios que contribuyen de manera significativa a la depositación del armazón rígido dependiendo de la subzona de que se trate.

En el Sotavento, en la subzona del Cementerio de *A. cervicornis* los restos de esta especie constituyen el sustrato primario donde otros escleractinios crecen y depositan su exoesqueleto de carbonato de calcio que se integra al armazón rígido. Hacia el Barlovento, en el Arrecife frontal interior, aparte de *M. annularis*, otra especie importante lo es *A. palmata*, la cual inicia la formación de los macizos y canales que forman la matriz calcarea que caracteriza a toda la pendiente de Barlovento.

En ambas subzonas la profundidad máxima es de 15 metros lo cual aparentemente limita la presencia del género *Acropora*. Rutzler (1982) y Bull (1983) mencionan una selección de la presencia de especies de corales en diferentes zonas de las estructuras arrecifales, con base en su resistencia a los sedimentos. Por otro lado Glynn (1976) y Jokiel (1978) señalan a la agitación de la masa de agua como factor que afecta la distribución de las especies de escleractinios en los arrecifes.

Tomando en cuenta lo anterior, se puede suponer que la presencia de *A. palmata* en la pendiente de barlovento es el resultado de su resistencia al movimiento de agua, debido a su forma de crecimiento ramificada y masiva, que le permite desarrollarse en estas regiones. En el otro extremo, la presencia de *A. cervicornis* en la pendiente de Sotavento se debe a su forma (Ramificada arborecente) y su alta velocidad de crecimiento, la cual le permite fijarse y desarrollarse en donde el sustrato duro es escaso por la gran cantidad de sedimentos que lo cubren.

En las regiones profundas de las dos pendientes (subzonas de Platos de hexacorales y Frontal exterior), predominan los patrones de crecimiento planos de varias formas, siendo escasos los patrones ramificados. Horn (1971, citado en Porter, 1976) ha señalado que un medio de la máxima intensidad luminosa favorece una morfología de multicapas, que en el caso de los corales serían formas de crecimiento planas incrustantes, planas masivas y planas como repisas (platos). Las especies características que presentan estas formas de crecimiento pertenecen a los géneros *Montastrea*, *Siderastrea* y *Colpophyllia* que asemejan con sus crecimientos formas de hongos, que se van sobreponiendo unos sobre otros para formar los montículos o afloramientos típicos de las subzonas.

3.4.2. Asociaciones de especies.

En diversos estudios (Loya, 1972; 1976; Dana, 1976; Glynn, 1976; Rutzler, 1982; Huston, 1985b) se ha mencionado que los factores que preferentemente afectan la distribución espacial de las especies en las comunidades coralinas, son por un lado, las perturbaciones físicas que principalmente afectan en las zonas someras, y las interacciones biológicas que son más importantes conforme se gana profundidad.

Por otro lado, Jackson (1977) argumenta la existencia de patrones de distribución espacial para los organismos bentónicos en Jamáica, donde menciona que los organismos solitarios y las algas ocupan preferente los lugares someros desplazando a los coloniales hacia las regiones profundas en la competencia por el sustrato.

Considerando estos dos puntos de vista, se encontraron para la Anegada de Afuera tres grupos de asociaciones de especies de escleractinios que son las mismas que caracterizan las fases constructivas mencionadas anteriormente.

En las regiones someras y sin pendiente (planas), las especies que se ahí encuentran como *P. porites*, *D. clivosa* y *S. radians* (tabla 3.2), poseen una alta tasa de crecimiento (Buddemeier, 1974) y capacidad de regeneración de fragmentos (Bull, 1983), características comunes que les permiten desarrollarse en la zona donde las principales presiones de selección son los crecimientos algales (Lubchenko, 1978), los aportes de sedimentos (Loya, 1976; Dana, 1976) y los erizos (Sammarco, 1980; 1982). Todos estos factores afectan a los corales desde el punto de vista de ocupación del sustrato.

En las zonas de transición hacia las zonas profundas, las especies que ahí se encuentran están sometidas a diferentes perturbaciones según se localicen en lugares con agitación de la masa de agua (Barlovento) o en lugares con menor energía del oleaje (Pichon, 1981), aunque en este caso con mayor aporte de sedimentos (Sotavento). Las especies de los géneros *Acropora* y *Diploria* son las características (tabla 3.2); poseen tasas de crecimiento altas (Buddemeier, 1974) y junto con sus patrones de crecimiento como en el caso de *A. palmata* (hacia Barlovento) y/o la arquitectura de sus pólipos como en el caso de *D. clivosa* y *D. strigosa* hacia el Sotavento (Hubbart, 1972; citado en Huston 1985) se pueden desarrollar sobreponiéndose a las condiciones particulares de estas áreas de transición.

En las pendientes de la estructura, encontramos un gran número de especies con pólipos grandes como *M. cavernosa*, *M. annularis*, o complejos en su arquitectura como *C. natans*, *M. lamarkiana*, *M. areolata*, *D. labyrinthiformis*, *M. meandrites* o incluso de pólipo solitario como es el caso de *S. lacera* (tabla 3.2). Esta característica según Porter (1976) refleja una preferencia conductual hacia la heterotrofia, ya que esta manera se compensa la disminución en la intensidad luminosa la cual afecta directamente sus posibilidades autotróficas, dando como resultado una reducción en su velocidad de crecimiento (Buddemeier, 1974).

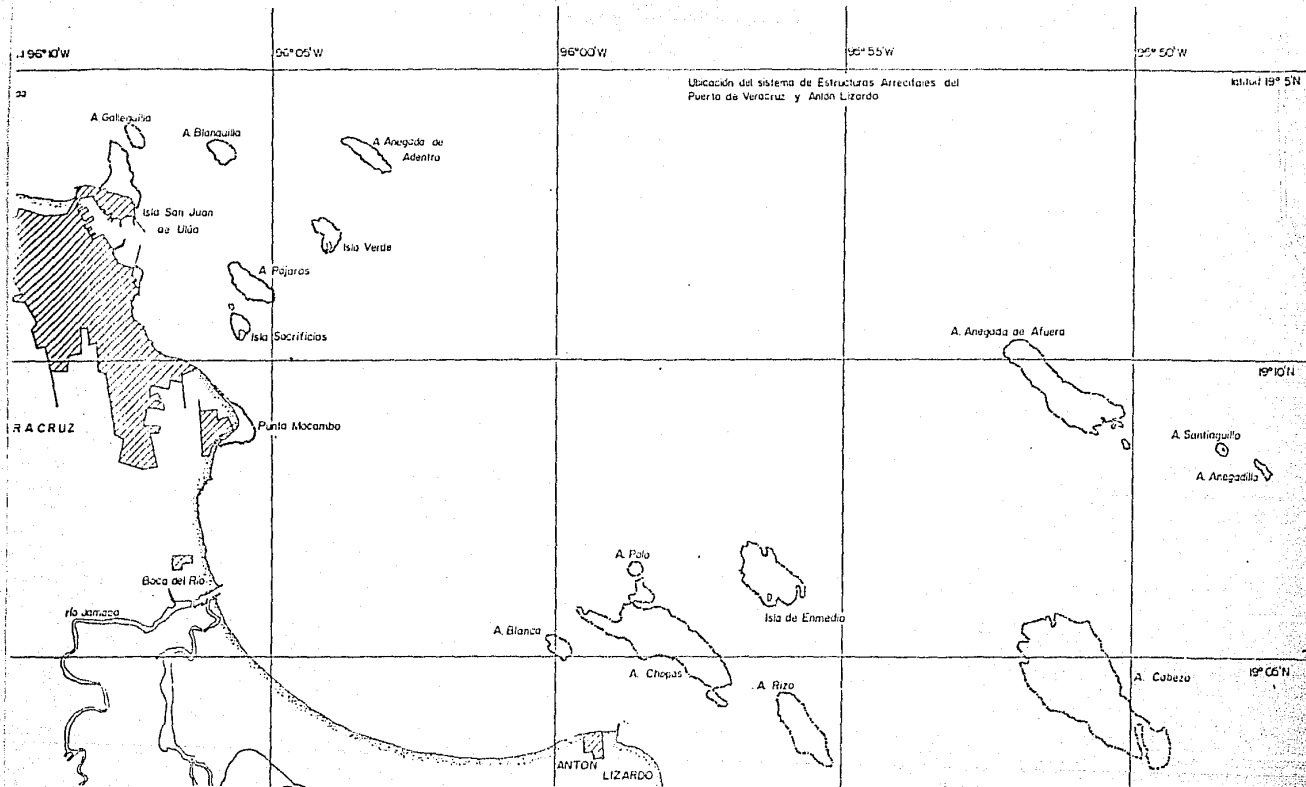


TABLA 3.1 ZONACION

REGION ESTRUCTURAL	CARACTERISTICAS DE HABITAT COMUNIDAD BENTONICA DOMINANTE	PROF (Mt)
I. SOTAVENTO		
1. Comunidad arrecifal de Sotavento	1. Pendiente protegida Baja energia del oleaje Lluvia de sedimentos	3-24
1) Platos de Hexacorales	1) Crecimientos planos de escleractinios entre bancos de arena. Esponjas masivas de crecimiento vertical. Zona de <i>M. annularis</i> y <i>S. siderea</i> .	10-24
2) Cementerio de <i>A. cervicornis</i>	2) Matriz calcarea de res- tos de <i>A. cervicornis</i> . Crecimientos planos de Hexacorales. Esponjas Sustrato muy heterogéneo	3-15
2. Laguna arrecifal	2. Somero, plano arenoso. Baja energia del oleaje. Sedimentacion alta.	0.5-3
3) Transicion Sotavento	3) Cabezos aislados de Hexacorales entre bancos de arena. Zona de <i>Diploria</i> y <i>Acropora</i> aisladas	1-3
4) Parches	4) Camas de <i>Thalassia</i> , arena y roca. Zona de <i>P. porites</i> y <i>S. radians</i> . Zona de Gasteropodos.	0.5-1.5

II. BARLOVENTO

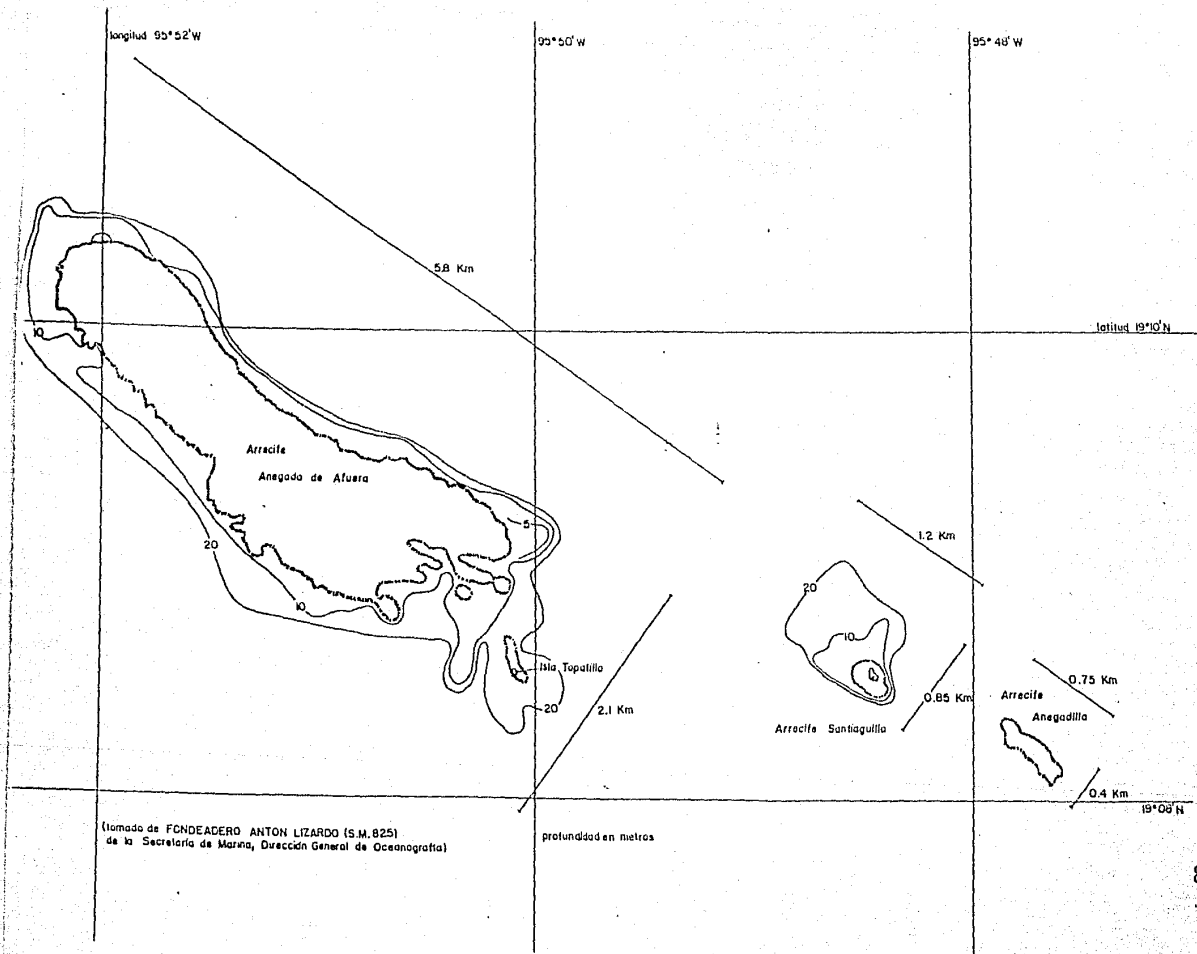
- | | | |
|---------------------------|---|------|
| 3. Cresta arrecifal | 3. Somero, plano y rocoso
Pedaceria gruesa. Alta
energía del ojeaje.
Zona afectada por bajamares. | 0-3 |
| 5) Arrecife
Posterior | 5) Erizos y algas. Zona de.
Porites sp. y S. radians.
Pedaceria gruesa. | 2-1 |
| 6) Rompiente
Arrecifal | 6) Erizos y Millepora sp.
Zona de Porites sp. y
Diploria clivosa.
Zona de bajamares. | 0-1 |
| 7) Trancion
Sotavento | 7) Zoanthus, Palitoya y
algas. Zona de
A. palmata incrustante. | 1-3 |
| 4. Arrecife Frontal | 4. Macizos y canales
Terrazas y pendientes. | 3-40 |
| 8) Frontal
Interior | 8) Terrazas y pendientes
suaves. Inicio de Maci-
zos y canales. Zona de
A. palmata ramificada y
masiva. Crecimientos
planos de hexacorales.
Zona de bivalvos. | 3-15 |
| 9) Frontal
Exterior | 9) Montículos escarpados
y afloramientos. 15-40
Pendientes pronunciadas
y canones.
Zona de M. annularis y
C. natans. Crecimientos
planos de hexacorales. | |

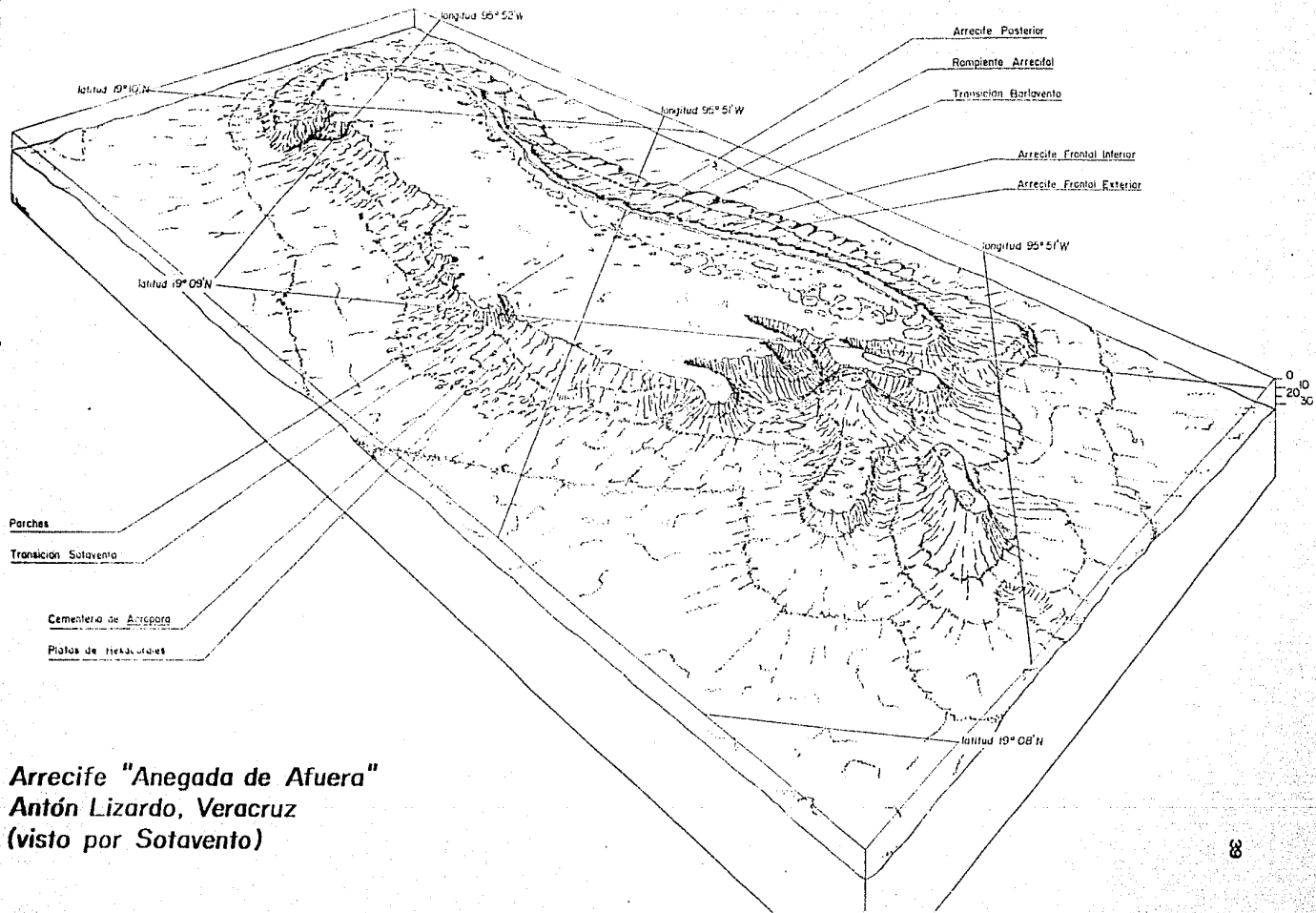
TABLA 3.2 COMPOSICION ESPECIFICA

Listado de sp.	ZONAS - SOTAVENTO		LAGUNA		CRESTA			BARLOVENTO	
	SUBZONAS - Pla	Cem	T.S	Par	Pos	Rom	T.B	AFI	AFE
<i>A. cervicornis</i>		*							
<i>A. palmata</i>			*				*	*	
<i>A. agaricites</i>	*	*	*	*		*			*
<i>C. natans</i>		*						*	*
<i>D. clivosa</i>		*	*		*	*	*	*	
<i>D. labyrinthiformis</i>		*						*	*
<i>D. strigosa</i>		*	*				*	*	
<i>M. areolata</i>		*							
<i>M. meandrites</i>		*				*		*	
<i>M. lamarckiana</i>								*	
<i>M. annularis</i>	*	*						*	*
<i>M. cavernosa</i>	*	*						*	*
<i>M. angulosa</i>		*							
<i>P. astreoides</i>	*	*	*	*	*	*			*
<i>P. porites</i>			*	*	*	*	*		*
<i>S. lacera</i>		*							
<i>S. radians</i>	*	*	*	*	*	*		*	*
<i>S. siderea</i>	*	*	*	*	*			*	*
<i>Solenastrea</i> sp.		*							
<i>Stephanocoenia</i> sp.		*							
TOTAL POR SUBZONAS	8	15	8	5	5	6	4	11	9
TOTAL POR ZONAS		17		8		9		14	

TABLA 3.3 TAMANO DE MUESTRA
(Tamaño en metros cuadrados)

SUBZONAS	muestreado	calculado
Platos de Hexacorales	100	116.6
Cementerio de <i>A. cervicornis</i>	160	307.4
Transición Sotavento	180	180.2
Parches	80	84.8
Arrecife Posterior	80	42.4
Rompiente arrecifal	120	84.8
Transición Barlovento	80	53.0
Frontal Interior	160	127.2
Frontal Exterior	100	43.0





Arrecife "Anegada de Afuera"
Antón Lizardo, Veracruz
(visto por Sotavento)

IV Diversidad

4.1 Introducción

La zonación de especies dominantes y las formas de crecimiento es uno de los patrones más interesantes encontrados en cualquier comunidad natural (Goreau, 1959; 1973; Stoddart, 1969). Algunos de los factores que son importantes para controlar la distribución de las especies de coral y su diversidad son señalados en la revisión de Huston (1985). Estos incluyen a la luz, usualmente correlacionada con la profundidad; la sedimentación; la temperatura; la energía del oleaje; la disponibilidad de plancton; la frecuencia de mortalidad causada por tormentas o exposición a mareas; y el forrajeo de peces y erizos. Algunos estudios que correlacionan la variación de los factores físicos con la diversidad y la composición de especies sobre la profundidad y su posición horizontal con respecto al sustrato, concluyen que el medio arrecifal es extremadamente heterogéneo y que la composición de especies y la diversidad están determinadas no por los gradientes físicos y químicos, sino por las condiciones del microhábitat y el complejo de interacciones bióticas (Dana, 1976).

A pesar de tal heterogeneidad, en los arrecifes de coral, las evidencias sugieren, la existencia de patrones a lo largo de un gradiente de profundidad (Huston, 1985). Cuatro trabajos realizados en arrecifes bien desarrollados, sugieren un patrón similar para los escleractinios (Loya, 1972; Liddell, 1984; citado por Huston, 1985; Sheppard, 1980; Huston, 1985b).

Las altas tasas de crecimiento de los corales y la presencia de las algas en las aguas someras, genera competencia por el sustrato (espacio) y reduce la diversidad de especies como resultado de la dominancia de las especies superiores en la competencia por el espacio. La variedad de perturbaciones físicas señaladas anteriormente, pueden incrementar la diversidad por la reducción del tamaño poblacional de las especies dominantes, pero a pesar de que estas perturbaciones físicas mantienen la diversidad, sobre todo en las regiones someras, la diversidad se incrementa con la profundidad.

En este capítulo, se hace el análisis de la diversidad de los escleractinios tomando en cuenta la zonación propuesta en el capítulo anterior, debido a esto, se argumenta el patrón observado tomando en cuenta las características del hábitat (físicas) y a la comunidad bentónica dominante (biológicas) y no solamente a la profundidad. Finalmente se discute acerca de la cobertura y densidad y los patrones de diversidad observados para la Anegada de Afuera.

4.2 Material y Metodos.

4.2.1 Trabajo de campo.

Transectos

La toma de información se realizó según el método descrito por Loya (1972; 1978) y Porter (1972). El número de especies, abundancia y cobertura relativas fueron determinadas mediante el uso de transectos de cadena de 20 metros de longitud y un tamaño uniforme de eslabones (1.2 x 3 cm.).

Las cadenas fueron colocadas sobre el sustrato conforme el contorno del fondo. En cada punto de muestreo se colocaron dos cadenas orientadas una paralela y la otra perpendicular a la rompiente arrecifal interceptandose por la mitad (a los 10 metros), formandose de esta manera una cruz.

Áreas de Muestreo

Para la selección de los puntos de muestreo se consideraron áreas generales correspondiendo a las 4 zonas y las 9 subzonas descritas anteriormente (Capítulo III), de tal manera que cada cruz se colocó dentro de un área visiblemente homogénea. Además, para cada subzona se hizo una división arbitraria sobre el portulano del área (Sec. Marina, 1979) trazandolíneas perpendiculares al eje mayor del arrecife separadas, aproximadamente, por una distancia equivalente a los 300 m., formando de esta manera una cuadrícula.

Cada cuadro se numeró para cada subzona y con ayuda de una tabla de números al azar (Zar, 1974) se realizó la elección de los sitios de muestreo a lo largo de cada zona.

Las zonas someras (Laguna y Cresta) se trabajaron en buceo libre y las pendientes de Sotavento y Barlovento mediante el uso de buceo autónomo hasta los 27 m.

4.2.2 Análisis

Índices de diversidad

Para el análisis de la diversidad, en cada transecto se registraron el número de especies, el número de colonias por especie y el número de eslabones en contacto con el tejido vivo de cada colonia. Con estos datos se calculó la diversidad de especies de hexacorales por zona y subzona, mediante el uso de los índices de Shannon-Wiener (H) y Simpson (D) según las fórmulas y notas de Poole (1974), Washington (1984) y Begon (1986) considerando por

separado y para cada índice el número de colonias por especie (densidad) (Loya, 1972) y el porcentaje de tejido vivo por especie (cobertura) (Porter, 1972). En el caso del Índice de Shannon-Wiener se calculó, además, la varianza, el error estándar y el límite de confianza al 95 % (Poole, 1974).

Asimismo, se realizaron análisis de correlación paramétrica como regresión lineal y análisis de varianza (Zar, 1974), y no paramétrica como rangos de Spearman y de Kendall (Bhattacharyya, 1977) de los valores obtenidos para cada índice entre densidad y cobertura, así como entre H y D. Se calculó, también la equitabilidad J (H/H_{max}) y E (D/D_{max}) dentro de cada zona y subzona, según las consideraciones de Pielou (1975) y Begon (1986).

Todos los valores de diversidad, equitabilidad y límites de confianza fueron obtenidos mediante el programa elaborado por Jacome y Proaño (1989). Los valores obtenidos para las correlaciones paramétricas y no paramétricas se obtuvieron del programa Statgraphics versión 2.6 (1987).

Relaciones entre densidad y cobertura.

Se analizó la relación entre la riqueza específica y la densidad, y la riqueza específica y cobertura relativas para cada zona y subzona; además se señalan los principales gradientes ambientales para el Arrecife en conjunto (Lara 1988).

Por último, se analizó el Valor de Importancia Relativa (V.I.R.) por especie para cada una de las subzonas, según el método descrito por Krebs (1985) y desarrollado por la escuela del Análisis de gradiente de Whittaker (1975) para comunidades vegetales, donde se consideran la densidad, frecuencia y coberturas relativas específicas para su cálculo. Se arreglaron las especies en Orden de Importancia Relativa (O.I.R.) (Glynn, 1976; Hughes, 1984) respecto a su valor de V.I.R.

4.3 Resultados.

4.3.1 Cobertura y densidades relativas.

Todos los valores calculados y observados que se consideran dentro de este punto se presentan en la tabla 4.1.

Cobertura

La cobertura varía conforme aumenta la profundidad, encontrándose un mayor porcentaje de tejido vivo en las subzonas más profundas (platos y frontal exterior), decreciendo hacia las zonas afectadas por bajamares (Cresta). En la figura 4.1 se muestra el porcentaje de tejido

TABLA 4.1 RIQUEZA ESPECIFICA, COBERTURA Y DENSIDAD

ZONACION	Ptsp.	Ptra	Pt esl	Pt col	% cob	Col/tran
Platos hexacor.	8	5	796	54	33.16	10.8
Cementerio	15	3	370	71	18.12	8.8
COM. ARREC SOT.	17	13	1666	125	21.2	9.6
Trans. Sotav.	8	9	422	61	8.79	6.7
Parches	5	4	79	38	3.29	9.5
LAGUNA	8	13	521	99	7.62	7.6
Posterior	5	4	65	19	2.66	4.7
Rompiente	6	6	61	25	1.69	4.1
Trans. Barlov.	4	4	121	13	5.04	3.2
CRESTA	9	14	247	57	3.32	4.3
Frontal Inter.	11	8	550	37	15.27	4.6
Frontal Exter.	9	5	534	30	22.24	6.0
BARLOVENTO	14	13	1004	67	18.40	5.1

vivo encontrado en cada una de las subzonas y la especie con mayor cobertura para cada una de ellas.

COBERTURA

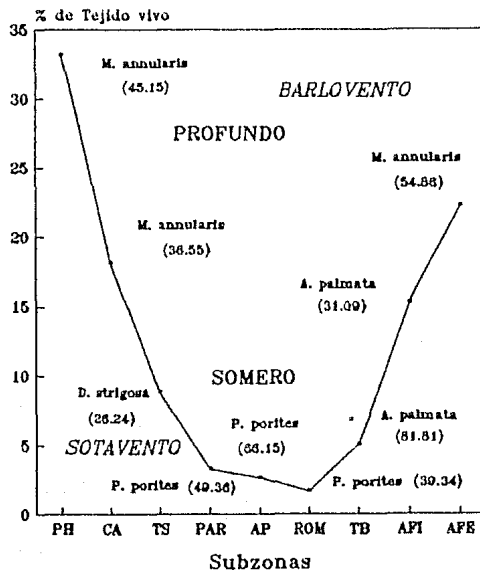


FIGURA 4.1 COBERTURA RELATIVA POR SUBZONAS.

La gráfica muestra el porcentaje de tejido vivo total (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se señalan las zonas profundas y someras. Se indican a las especies con mayor cobertura en cada una de las subzonas y entre paréntesis el porcentaje que representaron en la muestra. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornia*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

DENSIDAD

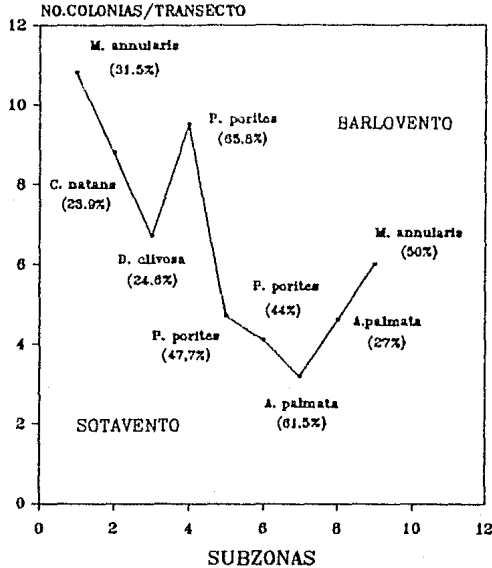


FIGURA 4.2 DENSIDAD RELATIVA POR SUBZONA

La gráfica muestra el número de colonias promedio encontradas por cada veinte metros de transecto (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenaron de Sotavento hacia Barlovento. Se señalan a las especies con mayor número de colonias encontradas en cada una de las subzonas y entre paréntesis se indica el porcentaje que representaron en la muestra. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

La especie con mayor cobertura en las zonas profundas es *M. annularis* con aproximadamente una tercera parte de la cobertura total de escleractinios. En las zonas de transición *D. strigosa* y *A. palmata* son las especies con mayor cobertura y en las zonas someras *P. porites* es la especie con más cobertura.

Densidad.

La Densidad es mayor en la región de Sotavento, encontrándose un mayor número de colonias (promedio en cada veinte metros muestreados) tanto en su parte somera como en la profunda, en relación a la región de Barlovento. En la figura 4.2 se muestra el promedio

del número de colonias encontradas en cada una de las subzonas y se indica a la especie con el mayor número de colonias en cada una de ellas.

Las especies con mayor número de colonias en las zonas profundas son *M. annularis* y *C. natans*, en las zonas de transición *A. palmata* y *D. clivosa* y en las zonas someras *P. porites*.

Relaciones de riqueza específica por zona

Considerando el promedio del número de colonias por cada transecto y la riqueza específica de cada una de las zonas, como se muestra en la figura 4.3, se aprecian las diferencias que existen entre las zonas profundas y someras y entre las regiones de Sotavento y Barlovento.

Densidad vs. Riqueza específica

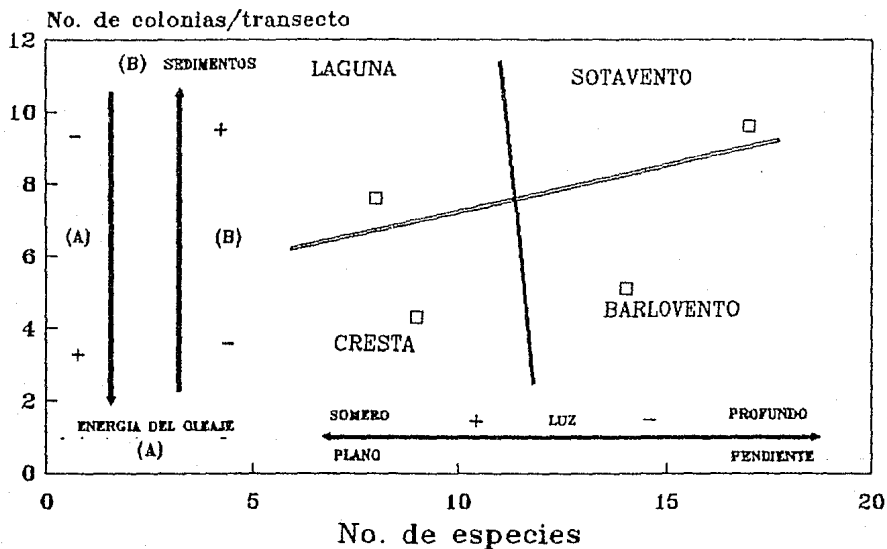


FIGURA 4.3 RELACION ENTRE DENSIDAD RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR ZONAS.

La gráfica muestra el número de colonias promedio por cada veinte metros de transecto (eje de las ordenadas) y el número de especies (eje de las abscisas) para cada una de las zonas que se señalan en la figura. Con la línea horizontal se indican las diferencias entre las zonas en cuanto a los gradientes (estimados por experiencia personal) de luz, profundidad y pendiente del sustrato. Con la línea vertical se señalan las diferencias en cuanto a los gradientes (estimados por experiencia personal) de energía del oleaje y lluvia de sedimentos.

En la misma figura se muestran los gradientes de energía del oleaje, sedimentación, inclinación del sustrato, profundidad y luz (estimados por experiencia personal).

Se encontró que en la Comunidad Arrecifal de Sotavento existen el mayor número de especies y colonias de hexacorales, a pesar de ser un lugar perturbado por un constante transporte de sedimentos y baja energía del oleaje. Por el contrario la Cresta Arrecifal resultó ser la zona con menor número de colonias, siendo perturbada por las bajamares y una mayor energía del oleaje.

Considerando el porcentaje de tejido vivo y la riqueza específica de cada una de las zonas, como se muestran en la figura 4.4, se vuelven evidentes las diferencias entre las zonas profundas y con pendiente y las zonas someras y planas. En la misma figura se muestra el gradiente de luz.

Cobertura vs. Riqueza específica

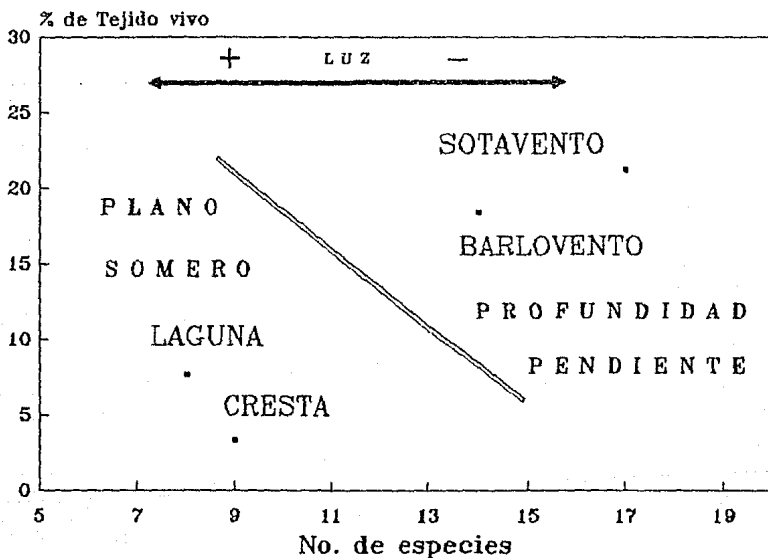


FIGURA 4.4 RELACION ENTRE COBERTURA RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR ZONAS

La gráfica muestra el porcentaje de tejido vivo total (eje de las ordenadas) y el número de especies (eje de las abscisas) para cada una de las zonas que se señalan en la figura. Con la línea sin llenar se indican las diferencias en cuanto al gradiente de luz (estimado por experiencia personal) y se señalan las zonas profundas y la inclinación del sustrato.

Se encontro una mayor cobertura y número de especies en las zonas de pendiente en Sotavento y Barlovento y de menor cobertura y número de especies en las zonas planas de la Cresta y Laguna Arrecifales.

Relación de riqueza específica por subzonas.

La figura 4.5 muestra la relación que existe entre la densidad por transecto y el número de especies de escleractinios por cada una de las subzonas, las principales diferencias se aprecian entre las regiones de Sotavento y Barlovento. La subzona con mayor número de especies y colonias es el Cementerio de *A. cervicomis* de la pendiente de Sotavento y la subzona con menor número de especies y colonias de hexacorales es la Transición de Barlovento de la Cresta arrecifal.

Densidad vs. Riqueza específica

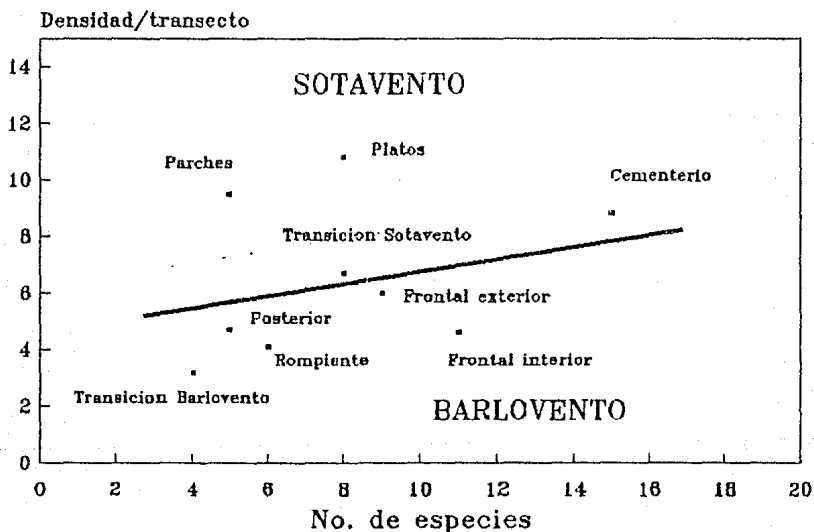


FIGURA 4.5 RELACION ENTRE DENSIDAD RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR SUBZONA

La gráfica muestra el número de colonias (eje de las ordenadas) y el número de especies (eje de las abscisas) encontrados en cada subzona que se señala en la figura. Con la línea se indican las diferencias entre Sotavento y Barlovento.

En la figura 4.6 se muestra la relación encontrada entre la cobertura de tejido vivo y el número de especies de escleractinios de cada una de las subzonas, las principales diferencias se aprecian entre las regiones profundas y someras. La subzona con mayor cobertura corresponde a los Platos de Hexacorales y el mayor número de especies al Cementerio de *A. cervicomis* ambas de la parte profunda de la región de Sotavento. En la Cresta Arrecifal se encontraron a las subzonas con menor cobertura Rompiente Arrecifal y menor número de especies Transición Barlovento.

Cobertura / Riqueza específica

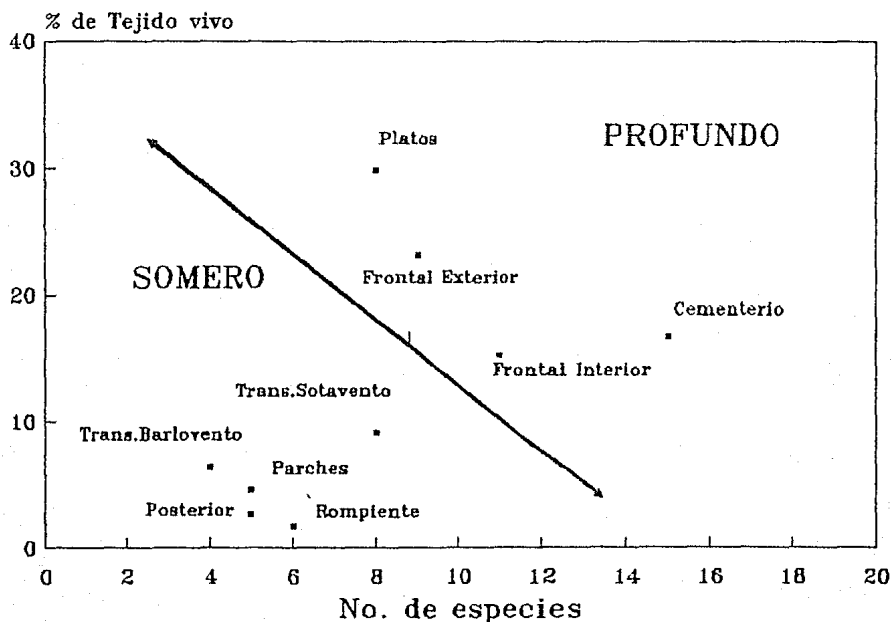


FIGURA 4.6 RELACION ENTRE COBERTURA RELATIVA Y RIQUEZA ESPECIFICA POR SUBZONA

La gráfica muestra el porcentaje de tejido vivo total (eje de las ordenadas) y el número de especies (eje de las abscisas) que se muestrearon en cada una de las subzonas que se señala en la figura. Con la línea se indican las diferencias entre las zonas profundas y someras.

4.3.2 Índices de diversidad.

El análisis de zonación y diversidad de especies fue realizado con la base numérica de los datos de abundancia relativa y cobertura de tejido vivo de las especies de corales. Los índices H y D muestran un patrón general de diversidad donde esta aumenta gradualmente conforme a la profundidad hasta los 10 a 15 metros y después disminuye poco a poco hasta los 25 a 30 metros. En todos los casos donde se utiliza el índice de Shannon-Wiener se muestra el límite de confianza al 95 por ciento. La tabla 4.2 muestra los valores de diversidad y equitabilidad para los dos índices y todos los casos contemplados.

Patrones por densidad.

Tanto para el índice de Shannon-Wiener (H) como para el de Simpson (D), el patrón de diversidad (figura 4.7 y 4.8 respectivamente) considerando la densidad relativa, muestra a

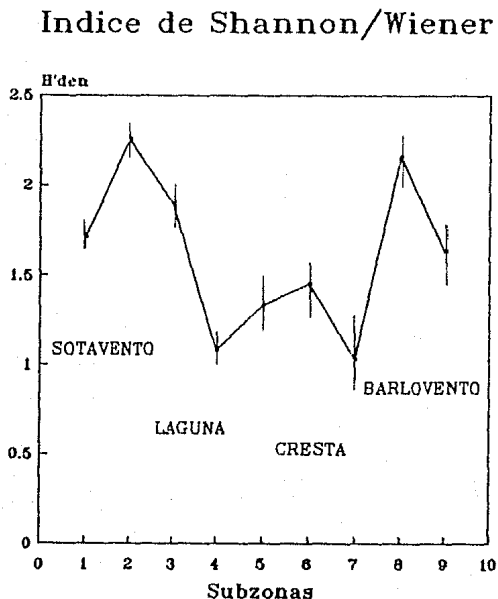


FIGURA 4.7 PATRON DE DIVERSIDAD H' POR DENSIDAD RELATIVA

La gráfica muestra el valor estimado del índice de Shannon-Wiener H', considerando el número de colonias por cada especie de escleractinios (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas) que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se señalan las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

TABLA 4.2 VALORES DE DIVERSIDAD

Por Densidad:

SUBZONA	Ptcol	Ptsp	H	Hmáx	Var	E.S.	L.C.	J	D	Dmáx
Platos	54	8	1.71	2.08	0.12	0.02	0.03	0.82	4.47	8
Cementerio	71	15	2.26	2.71	0.15	0.02	0.04	0.83	7.07	15
Trans. Sotav.	61	8	1.90	2.08	0.12	0.02	0.03	0.91	6.05	8
Parches	38	5	1.08	1.61	0.08	0.01	0.03	0.67	2.14	5
Posterior	19	5	1.33	1.61	0.21	0.05	0.10	0.83	3.14	5
Rompiente	25	6	1.45	1.79	0.19	0.14	0.08	0.81	3.42	6
Trans. Barlov.	13	4	1.03	1.39	0.21	0.06	0.44	0.74	2.25	4
Frontal Inter.	37	11	2.16	2.40	0.27	0.04	0.09	0.90	7.09	11
Frontal Exter.	30	9	1.63	2.20	0.21	0.04	0.08	0.74	3.38	9

Por Cobertura:

SUBZONA	Ptesl	Ptsp	H	Hmáx	Var	E.S.	L.C.	J	D	Dmáx
Platos	796	8	1.47	2.08	0.01	0.000	0.000	0.72	3.46	8
Cementerio	370	15	1.85	2.71	0.01	0.000	0.001	0.68	4.51	15
Trans. Sotav.	422	8	1.84	2.08	0.01	0.001	0.001	0.89	5.69	8
Parches	79	5	1.25	1.61	0.03	0.003	0.005	0.78	2.92	5
Posterior	65	5	1.03	1.61	0.04	0.006	0.011	0.64	2.09	5
Rompiente	61	6	1.50	1.79	0.08	0.010	0.020	0.84	3.75	6
Trans. Barlov.	121	4	0.62	1.39	0.01	0.001	0.002	0.45	1.46	4
Frontal Inter.	550	11	2.00	2.40	0.01	0.000	0.000	0.83	5.67	11
Frontal Exter.	534	9	1.47	2.20	0.01	0.000	0.001	0.67	2.89	9

Indice de Simpson

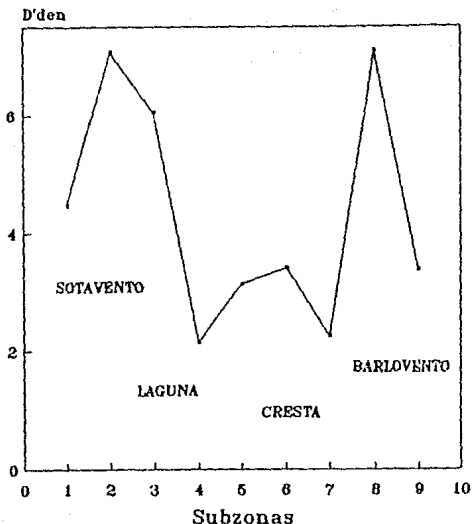


FIGURA 4.8 PATRON DE DIVERSIDAD D' POR DENSIDAD RELATIVA

La gráfica muestra el valor estimado del índice de Simpson D', considerando el número de colonias por cada especie de escleractinios (eje de la ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se indican las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

las subzonas de el Cementerio de *A. cervicornis* y el Frontal interior (ambas con un rango de profundidad entre los 3 a 15 metros) como los lugares más diversos. Las subzonas de Parches (entre 0.5 a 1.5 metros) y Transición Barlovento (entre 1 a 3 metros) son los lugares menos diversos.

La ventaja de graficar los valores de diversidad para cada una de las subzonas es que no solo se consideran las diferencias en las profundidades, sino también las características del

sustrato, de los gradientes ambientales y a los demás organismos presentes en cada una de ellas.

Patrones por cobertura.

El patrón de diversidad (figuras 4.9 y 4.10) considerando la cobertura relativa en cada índice (H y D respectivamente), indica que las subzonas más diversas son el Cementerio de *A. cervicornis*, la Transición Sotavento (continuas una de la otra y entre un rango de profundidades entre 1 a 15 metros) y el Frontal interior (de 3 a 15 metros). Las subzonas con menor diversidad, por otro lado, pertenecen a la Cresta Arrecifal, y son el Arrecife Posterior (de 0.2 a 1 metros) y la Transición de Barlovento (de 1 a 3 metros).

Indice de Shannon-Wiener

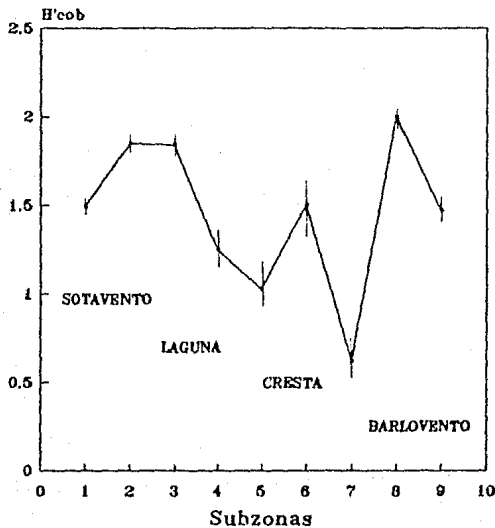


FIGURA 4.9 PATRON DE DIVERSIDAD H' POR COBERTURA RELATIVA

La gráfica muestra el valor estimado del índice de Shannon-Wiener H' , considerando la cobertura de tejido vivo de cada especie de escleractinio (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de sotavento hacia Barlovento. Se señalan las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

Indice de Simpson

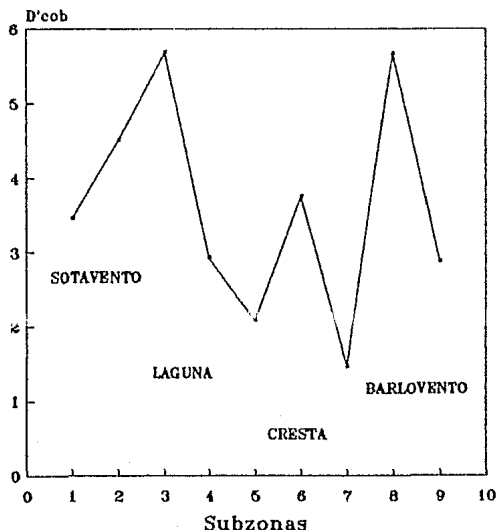


FIGURA 4.10 PATRON DE DIVERSIDAD D' POR COBERTURA RELATIVA

La gráfica muestra el valor estimado del índice de Simpson D' , considerando la cobertura de tejido vivo de cada especie de escleractinio (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se indican las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornia*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

Equitabilidades.

También se revisó la relación entre la diversidad máxima y la diversidad encontrada (J para el índice de Shannon-Wiener y E para el de Simpson) para cada una de las subzonas, observándose también un patrón general para toda la estructura (figuras 4.11 y 4.12).

Equitabilidad

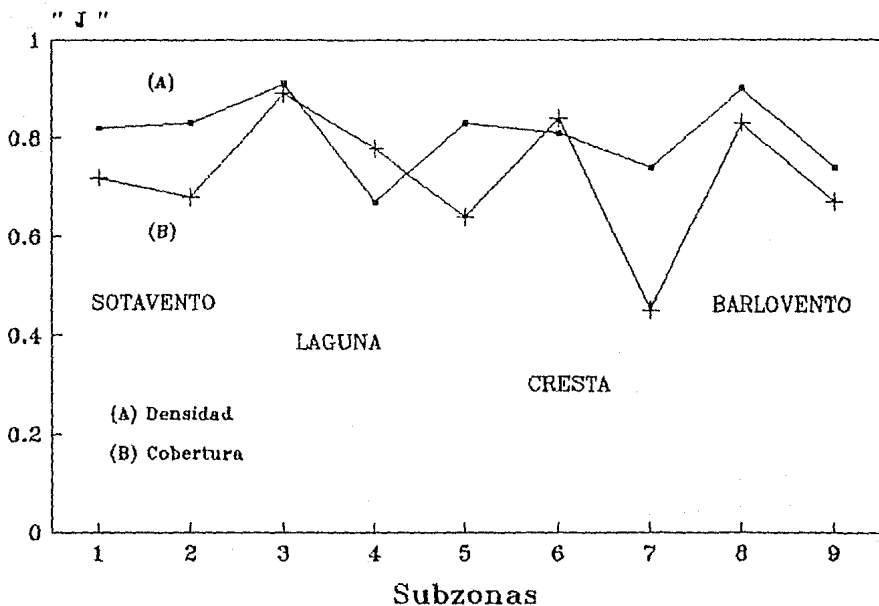


FIGURA 4.11 PATRON DE EQUITABILIDAD J POR SUBZONAS

La gráfica muestra los valores estimados de la relación entre H' y H_{\max} (J) estimada por densidad y por coberturas relativas (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se señalan las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

El patrón encontrado considerando la abundancia relativa de colonias por especie, indica a las subzonas de Transición Sotavento, Rompiente arrecifal y Frontal interior con la relaciones más altas. La subzona de Parches se encontró con la más baja.

Equitabilidad

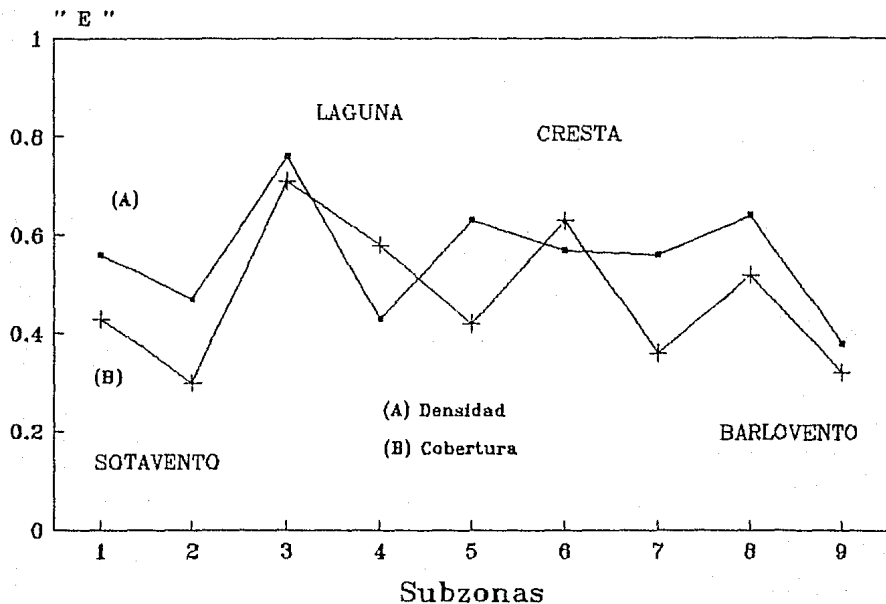


FIGURA 4.12 PATRON DE EQUITABILIDAD E POR SUBZONAS

La gráfica muestra los valores estimados de la relación entre D' y D_{\max} (E) estimada por densidad y por cobertura relativas (eje de las ordenadas) en cada una de las subzonas (eje de las abscisas), que se ordenan de Sotavento hacia Barlovento. Se señalan las zonas generales. Subzonas: 1. Platos de hexacorales, 2. Cementerio de *A. cervicornis*, 3. Transición Sotavento, 4. Parches, 5. Arrecife posterior, 6. Rompiente arrecifal, 7. Transición Barlovento, 8. Frontal interior, 9. Frontal exterior.

El patrón observado tomando en cuenta la cobertura del tejido vivo de los hexacorales, muestra ligeros cambios respecto a considerar la densidad relativa. Este, indica a las subzonas de Transición Sotavento, Rompiente arrecifal y Frontal interior con los máximos

Regresión Densidad, Shannon vs Simpson

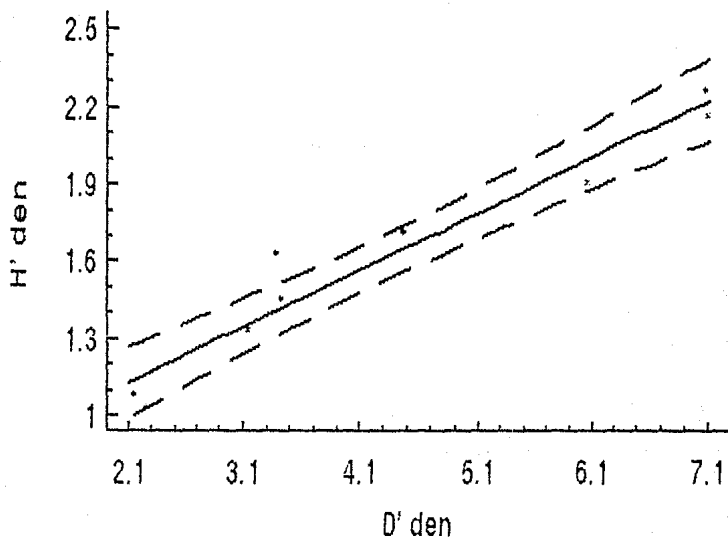


FIGURA 4.13 REGRESION DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD ESTIMADOS POR DENSIDAD. La gráfica muestra a la curva de la regresión lineal de H' estimado por densidad (H' den en el eje de las ordenadas), contra, D' estimado por densidad (D' den en el eje de las abscisas). Los valores de diversidad de cada índice, corresponden a las nueve subzonas descritas, además se señala el intervalo de confianza al 95%.

cocientes de relación, y a las subzonas de Transición Barlovento, Cementerio de *A. cervicomis* y Frontal exterior con los menores.

Relación entre los índices.

La relación entre los valores de diversidad calculados de H como de D , se analizaron tanto paramétrica (Zar, 1974) como no paramétricamente (Bhattacharyya, 1977) para densidad y cobertura para cada subzona, así como también, la relación entre ambos índices.

Las figuras 4.13 y 4.14 muestran respectivamente la relación lineal entre el índice H, calculado por densidad y cobertura, y de igual forma para el índice D. Las figuras 4.15 y 4.16 muestran la misma relación pero en esta caso entre H contra D por densidad y cobertura, respectivamente.

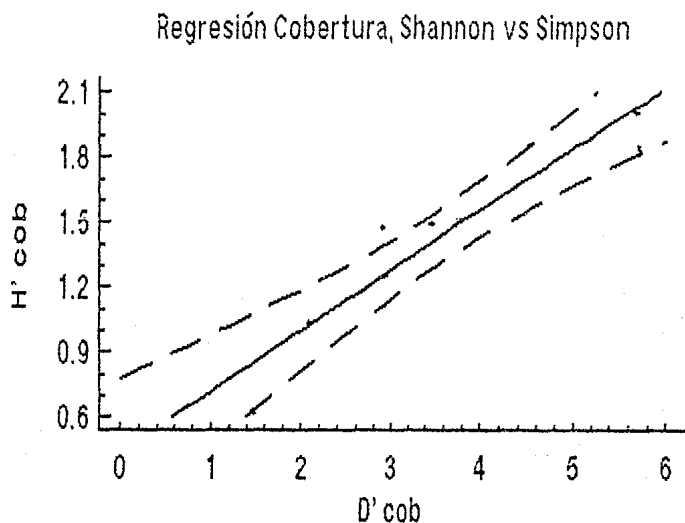


TABLA 4.14 REGRESION DE LOS INDICES DE DIVERSIDAD ESTIMADOS POR COBERTURA. La gráfica muestra a la curva de la regresión lineal de H' estimado por cobertura ($H'cob$ en el eje de las ordenadas), contra, D' estimado por cobertura ($D'cob$ en el eje de las abscisas). Los valores de diversidad de cada índice, corresponden a las nueve subzonas descritas, además se señala el intervalo de confianza al 95%.

Las hipótesis nulas fueron: "existen diferencias en utilizar el índice de Shannon-Wiener o el índice de Simpson para evaluar la diversidad específica" y "existen diferencias en la evaluación de la diversidad de escleractinios utilizando índices estimados por densidad o cobertura relativas".

Regresión Simpson, Densidad vs Cobertura

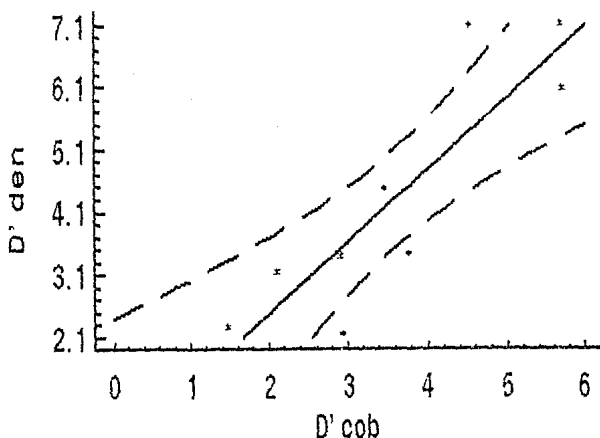


FIGURA 4.15 REGRESION DEL INDICE DE SIMPSON ESTIMADO POR DENSIDAD Y COBERTURA. La gráfica muestra a la curva de la regresión lineal de D' estimado por densidad (D' den en el eje de las ordenadas), contra, D' estimado por cobertura (D' den en el eje de las abscisas). Los valores de diversidad de cada índice, corresponden a las nueve subzonas descritas, además se señala el intervalo de confianza al 95%.

Los resultados se muestran en las tablas 4.3 (regresión lineal y análisis de varianza) y 4.4 (correlaciones de rango de Spearman y Kendall) e indican que en todos los casos la relación es muy alta y el nivel de probabilidad de error es menor al 0.05, por lo que las hipótesis nulas se rechazan.

4.3.3 Curvas dominancia/diversidad.

Regresión Shannon, Densidad vs Cobertura

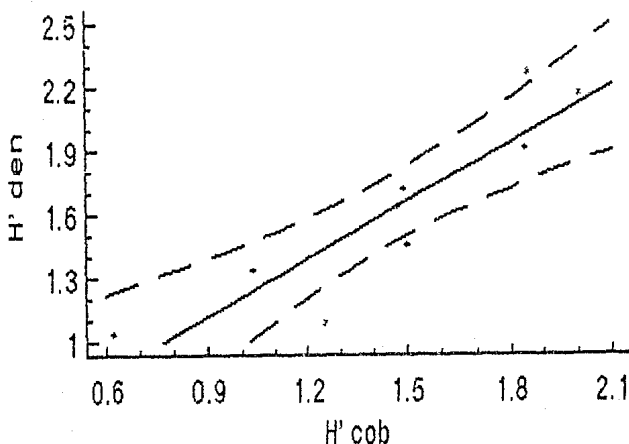


FIGURA. 4.16 REGRESION DEL INDICE DE SHANNON-WIENER ESTIMADO POR DENSIDAD Y COBERTURA. La gráfica muestra a la curva de la regresión lineal de H' estimado por densidad (H'_{den} en el eje de las ordenadas), contra, H' estimado por cobertura (H'_{cob} en el eje de las abscisas). Los valores de diversidad de cada índice, corresponden a las nueve subzonas descritas, además se señala el intervalo de confianza al 95%.

Se relacionó el Valor de Importancia Relativo (V.I.R.) y el Orden de Importancia Relativo (O.I.R.) de cada especie por subzona para generar las curvas de dominancia/diversidad. De esta manera se pondera en un solo valor a cada especie por la abundancia, frecuencia y cobertura registradas en las muestras de cada una de las subzonas. Los valores obtenidos por las especies en cada subzona se muestran en la tabla 4.5.

Se encontró que las curvas generadas en las subzonas profundas muestran a las especies con diferencias no tan marcadas en cuanto a sus valores de importancia formando curvas sigmoides acostadas, lo cual indica que son varias las especies dominantes en estas zonas.

TABLA 4.3 REGRESION LINEAL Y ANALISIS DE VARIANZA.

Datos Generales:

Análisis de regresión/modelo lineal: $Y = a + bX$.

H' vs. D' estimadas por densidad.

Parámetro	Estimado	Error estandar	Valor T	Nivel. probabilidad.
Intercepción	0.86929	0.0965585	6.93145	0.00022.
Pendiente	0.218569	0.0205109	10.6562	0.00001.

Análisis de varianza.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Valor F	Nivel. probabilidad.
modelo	1.45096	1	1.45096	113.55	0.00001.
error	0.0894427	7	0.012777		
Total	1.54040	8			

Coefficiente de correlación = 0.970534.

Error estandar de la estimación = 0.113038.

R cuadrada = 94.19.

H' vs. D' estimadas por cobertura.

Parámetro	Estimado	Error estandar	Valor T	Nivel. probabilidad.
Intercepción	0.46735	0.146426	3.19171	0.01524
Pendiente	0.275704	0.037908	7.27284	0.00017

Análisis de varianza.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Valor F	Nivel. probabilidad.
Modelo	1.318764	1	1.318764	52.894	0.00017
Error	0.1745247	7	0.024932		
Total	1.4932889	8			

Coefficiente de correlación = 0.939749

Error de la estandar estimación = 0.157899

R cuadrada = 88.31

D' estimadas por densidad y por cobertura.

Parámetro	Estimado	Error estandar	Valor T	Nivel. probabilidad.
Intercepción	0.167453	0.939517	0.17823	0.86359.
Pendiente	1.15607	0.243234	4.75291	0.00208

Análisis de varianza.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Valor F	Nivel. probabilidad.
Modelo	23.187214	1	23.187214	22.590	0.00208
Error	7.1850082	7	1.0264297		
Total	30.372222	8			

Coefficiente de correlación = 0.873748

Error estandar de la estimación = 1.01313

R cuadrada = 76.34

H' estimadas por densidad y por cobertura.

Parámetro	Estimado	Error estandar	Valor T	Nivel probabilidad.
Intercepción	0.321849	0.284479	1.13136	0.29517
Pendiente	0.886187	0.187548	4.72511	0.00214

Análisis de varianza.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrados medios	Valor F	Nivel. probabilidad.
Modelo	1.172721	1	1.172721	22.326	0.00214
Error	0.3676791	7	0.0525256		

Coefficiente de correlación = 0.87253.

Error estandar de la estimación = 0.229185.

R cuadrada = 76.13.

TABLA 4.4 CORRELACIONES NO-LINEALES DE RANGO DE SPEARMAN Y KENDALL.

Correlación de rango de Spearman:

	H' den	H' cob	D' den	D' cob
H' densidad	1.0000 (9)	0.9167 (9)	0.9500 (9)	0.8167 (9)
	1.0000	0.0095	0.0072	0.0209
H' cobertura	0.9167 (9)	1.0000 (9)	0.9333 (9)	0.9333 (9)
	0.0095	1.0000	0.0083	0.0083
D' densidad	0.9500 (9)	0.9333 (9)	1.0000 (9)	0.8333 (9)
	0.0072	0.0083	1.0000	0.0184
D' cobertura	0.8167 (9)	0.9333 (9)	0.8333 (9)	1.0000 (9)
	0.0209	0.0083	0.0184	1.0000

coeficiente, (tamaño de muestra), nivel de significancia.

Correlación de rango de Kendall:

	H' den	H' cob	D' den	D' cob
H' densidad	1.0000 (9)	0.7778 (9)	0.8333 (9)	0.6111 (9)
	1.0000	0.0035	0.0018	0.0218
H' cobertura	0.7778 (9)	1.0000 (9)	0.8333 (9)	0.8333 (9)
	0.0035	1.0000	0.0018	0.0018
D' densidad	0.8333 (9)	0.8333 (9)	1.0000 (9)	0.6667 (9)
	0.0018	0.0018	1.0000	0.0123
D' cobertura	0.6111 (9)	0.8333 (9)	0.6667 (9)	1.0000 (9)
	0.0218	0.0018	0.0123	1.0000

coeficiente, (tamaño de muestra), nivel de significancia.

En las subzonas someras, por el contrario, son notables las diferencias entre la especie con el valor de importancia más alto y la segunda, por lo que las curvas forman sigmoides pronunciadas indicando una o pocas especies dominantes en las zonas.

Sotavento.

La figura 4.17 muestra las curvas obtenidas para las subzonas del Sotavento, donde también se listan las especies en O.I.R. para cada una de ellas. La especie más importante para la zona en *M. annularis*, seguida de especies del género *Siderastrea* en la subzona de Platos de hexacorales y por *C. natans* en el Cementerio de *A. cervicornis*. Cabe señalar que ninguna especie obtuvo más de 100 puntos (de 300 posibles) en su V.I.R.

SOTAVENTO

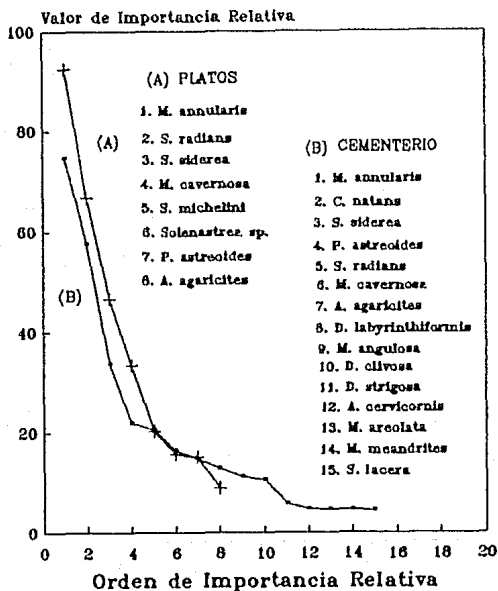


FIGURA 4.17 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA SOTAVENTO

La gráfica muestra las curvas estimadas para las subzonas de Platos de hexacorales y Cementerio de *A. cervicornis*, de la relación entre el Valor de Importancia Relativo (V.I.R.) para cada especie de escleractinios (eje de las ordenadas) y el Orden de Importancia Relativo (O.I.R.) de cada especie respecto a su V.I.R. (eje de las ordenadas). Se lista el número de especies totales para cada una de las subzonas respecto a su O.I.R.

Laguna.

Las curvas de la figura 4.18 muestran los valores obtenidos por las especies en las subzonas de la Laguna arrecifal. La lista de especies en O.I.R. indica que las más importantes en la zona son *D. strigosa* y *D. clavosa* para la subzona de Transición Sotavento y *P. porites* para la de los Parches.

LAGUNA

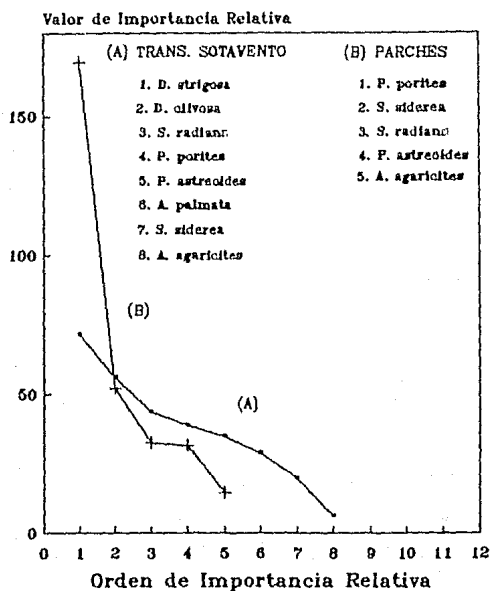


FIGURA 4.18 CURVA DE DOMINANCIAS / DIVERSIDAD PARA LA LAGUNA

La gráfica muestra las curvas estimadas para las subzonas de Transición Sotavento y Parches, de la relación entre el Valor de Importancia Relativa (V.I.R.) para cada especie de escleractinios (eje de las ordenadas) y el Orden de Importancia Relativa (O.I.R.) de cada especie respecto a su V.I.R. (eje de las ordenadas). Se lista el número de especies totales para cada una de las subzonas respecto a su O.I.R.

Es notable la diferencia que existe entre los valores de importancia de la especie dominante en los Parches y la segunda, existiendo una diferencia del triple aproximadamente. En la zona de transición los valores encontrados son muy semejantes y disminuyen suavemente uno respecto de otro, por lo que hacen que la curva sea la más acostada de todo el arrecife indicando la carencia de una sola especie dominante.

Cresta.

La cresta arrecifal muestra las curvas más pronunciadas de todo el arrecife (figura 4.19), lo cual indica dominancia de una o pocas especies. La lista de O.I.R. señala a *P. porites* como la especie dominante en las subzonas Posterior y de Rompiente, obteniendo valores de importancia del doble con respecto a las segundas especies. En la Transición Barlovento la

CRESTA

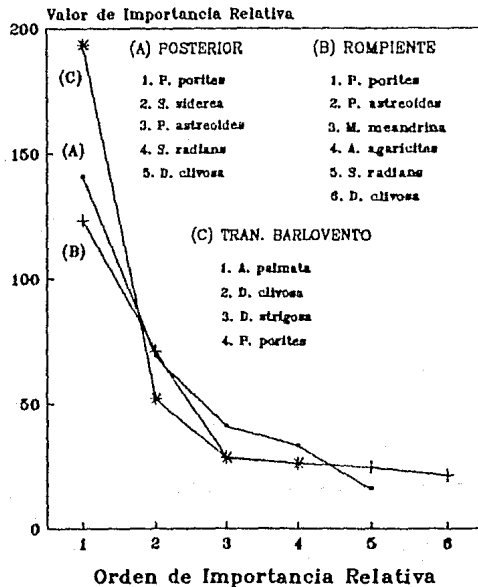


FIGURA 4.19 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA LA CRESTA

La gráfica muestra las curvas estimadas para las subzonas de Arrecife posterior, Rompiente arrecifal y Transición Barlovento, de la relación entre el Valor de Importancia Relativa (V.I.R.) para cada especie de escleractinios (eje de las ordenadas) y el Orden de Importancia Relativa (O.I.R.) de cada especie respecto a su V.I.R. (eje de las ordenadas). Se lista el número de especies totales para cada una de las subzonas respecto a su O.I.R.

especie dominante es *A. palmata* logrando el valor más alto para una especie en todo el arrecife (193.34 de 300 posibles).

Barlovento.

La figura 4.20 muestra las curvas obtenidas para las subzonas del Arrecife frontal y también se listan a las especies en O.I.R. para cada una de ellas. Las especies más importantes para el Frontal interior son *A. palmata*, especies del género *Diploria* y *M. annularis*, esta curva es

BARLOVENTO

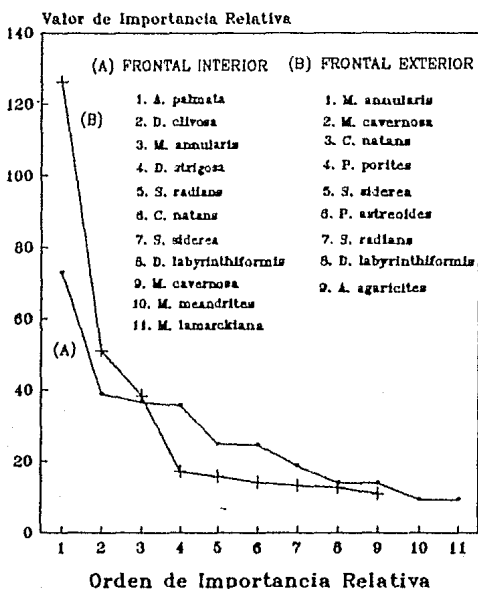


FIGURA 4.20 CURVA DE DOMINANCIA / DIVERSIDAD PARA BARLOVENTO

La gráfica muestra las curvas estimadas para las subzonas Frontal interior y Frontal exterior, de la relación entre el Valor de Importancia Relativa (V.I.R.) para cada especie de escleractinios (eje de las ordenadas) y el Orden de Importancia Relativa (O.I.R.) de cada especie respecto a su V.I.R. (eje de las ordenadas). Se lista el número de especies totales para cada una de las subzonas respecto a su O.I.R.

también de las sigmoides más suaves del arrecife. En el frontal exterior dominan especies del género *Montastrea*, *C. natans* y los géneros *Siderastrea* y menos importante *Porites*, esta

curva es más pronunciada debido a que *M. annularis* es la única especie que en las zonas profundas alcanza una V.I.R. por arriba de los 100 puntos.

4.4 Discusión

4.4.1 Cobertura

En los resultados obtenidos para la Anegada de Afuera con respecto a la cobertura de tejido vivo de los corales hermatípicos, es evidente una mayor cobertura en la zonas profundas y con pendiente en el sustrato (cualquier inclinación de la estructura calcarea que no se mantenga paralela a la superficie del agua), disminuyendo conforme se acerca a las zonas someras y planas.

Huston (1985) ha señalado que las perturbaciones causantes de mortalidad son más frecuentes e intensas cerca de la superficie y decrecen en intensidad y frecuencia con la profundidad. Algunas de las causas de perturbación más importantes para los escleractinios ya han sido señaladas (capítulo II). Cabe mencionar que las que afectan directamente la cobertura son el grado de exposición al oleaje, la sedimentación y las bajamares.

En este caso, la acción intensa del oleaje y su alta energía, afectan directamente la cobertura de coral principalmente en la zona de la Cresta arrecifal, encontrándose especies con crecimientos planos e incrustantes (Rosen, 1971; 1975) como los de *P. porites* y *D. clivosa* entre tapetes algales (calcareas y menos de foliosas).

Otro factor importante sobre la cobertura de los corales en el caso de Veracruz al igual que en otros arrecifes, lo constituyen los herbívoros. Huston (1985) señala que el efecto de los herbívoros y coralívoros es mucho más importante que los cambios causados por tormentas y mareas en la Cresta arrecifal.

Los forrajeadores dominantes en los arrecifes son los peces y los erizos (Lubchenco, 1978; Ogden y Lobel, 1978). Todos los erizos y un gran número de especies de peces se alimentan principalmente de algas, sin esta acción de forrajeo las algas podrían crecer sobre los corales y matarlos (Brock, 1979; Sammarco, 1980; 1982). Sin embargo, los herbívoros también pueden dañar el tejido vivo de los corales, más aun, pueden eliminar a las larvas que empiezan a fijarse al sustrato, principalmente los erizos (Dant, 1972; Sammarco, 1980).

En el Sistema arrecifal Veracruzano, una característica importante en las zonas Someras y planas, es la gran densidad de erizos que distinguen a todas estas comunidades bentónicas. Por lo que se observa que apesar del efecto de estos herbívoros reduciendo la biomasa de algas (lo cual beneficia a los corales), tienden además, a ocupar la mayoría del sustrato (Padilla, 1987; Proaño, 1988), produciendo un importante efecto sobre el reclutamiento de larvas de coral en estas zonas, reduciendo las posibilidades de tener una alta cobertura de tejido vivo.

Hacia las zonas profundas estos efectos se ven atenuados sobre todo por la disminución de la intensidad luminosa y la inclinación del sustrato, reduciéndose la biomasa de algas y el número de erizos (Padilla y Proaño, comunicación personal). Se observa entonces, una mayor cobertura y un mayor número de especies dando como resultado una diversidad más alta de escleractinios.

4.4.2 Densidad

La sedimentación puede ser importante a cualquier profundidad afectando a los corales de dos maneras principalmente: Depositándose sobre ellos, interfiriendo con la alimentación y fotosíntesis (Dodge, 1974), y/o reduciendo la cantidad de sustrato disponible para el crecimiento coralino (Loya, 1976).

Ya se ha señalado que los corales difieren en su habilidad para remover el sedimento (capítulo II). Esto es un factor importante que influye en la distribución de las especies de corales en las distintas subzonas, en las que se encontraron diferentes tasas de sedimentación (Lara, 1988).

Así mismo, Jackson (1977) señala que la competencia por sustrato afecta las tasas de reclutamiento de los organismos bentónicos y Lang (1973) menciona diferentes capacidades de los corales para ganar el sustrato, lo cual también afecta la cantidad de colonias en determinada área.

Tomando en cuenta todo lo anterior, podemos suponer que los factores que afectan los ordenes de magnitud y formas de crecimiento característicos de cada especie de hexacorales determinan el tamaño y número de colonias encontrados en cada subzona.

En el caso de la Anegada de Afuera se observó que en la región protegida del Sotavento desde la zona somera hasta en la pendiente arrecifal, las colonias son más pequeñas y numerosas (mayor densidad) con respecto al Barlovento que exhibe una menor densidad, aun que el tamaño de las colonias es mayor en la pendiente del arrecife frontal.

4.4.3 Patrones de diversidad

En el Capítulo II se ha señalado que en los arrecifes coralinos existe un patrón de diversidad predecible a lo largo de un gradiente de profundidad. Los estudios que han servido de evidencia a este patrón (Loya, 1972; Huston, 1985b; Liddell, 1984; Sheppard, 1980) se han llevado a cabo en estructuras bien desarrolladas.

En el caso de la Anegada de Afuera y en general del Sistema Veracruzano a pesar de ser arrecifes relativamente recientes (Milliman, 1973) se encontro que las diferencias observadas entre las zonas profundas y someras son tal y como lo predice dicho patrón con respecto

a el número de especies de coral y a los valores de los índices de diversidad, siendo mayores hacia las zonas profundas.

Apesar de existir diferencias morfológicas y estructurales entre el Sotavento y el Barlovento, en lo que a diversidad se refiere, se distinguen (al igual que en lo señalado en el Capítulo III) regiones en donde encontramos similitud en algunos parámetros (Diversidad, biomasa, especies dominantes, etc.) de la estructura comunitaria de los escleractinios.

En las regiones profundas donde la especie dominante es *M. annularis* y en menor grado *S. siderea* en las subzonas de Platos de hexacorales y Frontal exterior, se observa una disminución en la diversidad. Las condiciones medioambientales locales influyen en gran medida a esta situación principalmente la disminución del gradiente de luz (Dana, 1976; Huston, 1985b) y en general el hecho de tener condiciones más estables propicia que algunas especies dominen el sustrato (Hughes, 1986).

En las regiones de transición entre las profundas y las someras encontramos los valores de diversidad más altos. Las especies características son *M. annularis*, *C. natans*, *D. strigosa*, *A. palmata* en el Frontal interior y *A. cervicomis* en el Cementerio (matriz calcarea formada por los restos de esta especie). Evidentemente la mezcla de especies que encontramos dominando en profundidad ó en lugares someros nos da idea de alta diversidad ya que se puede denominar a esta región como una zona mixta. En estas áreas, la competencia por sustrato con algas no es tan importante como en las regiones someras y se da básicamente con otros organismos coloniales (Jackson, 1977), teniendo oportunidad de ocuparlo corales con tasas de crecimiento bajas.

En esta región de transición, las especies más comunes en lugares someros (géneros *Acropora* y *Diploria*) tienen como principal perturbación la disminución de la intensidad lumínica, lo cual reduce sus tasas de crecimiento por tanto no pueden acapar el sustrato aunque se puede observar un predominio de estas especies conforme se disminuye la profundidad (Transición Barlovento y Sotavento).

De esta región hacia la profunda, se empiezan a encontrar predominio de especies con polipos más grandes, característica que según Porter (1976) favorece la eficiencia para la ingestión de zooplakton, lo cual implica una preferencia conductual hacia la heterotrofia de estas especies, que les sirve para compensar la disminución de luz.

Las perturbaciones favorecen el establecimiento de un mayor número de especies, ya que en condiciones desfavorables la intensidad de competencia se reduce y la mortalidad es alta, permitiendo un mayor reclutamiento de especies nuevas (Huston, 1985; Hughes, 1986). La competencia por sustrato y la disminución de la intensidad de luz son causas de perturbación que bajo los supuestos de la hipótesis de perturbación intermedia (Capítulo II) pueden mantener la diversidad en estas áreas (Connell, 1978).

En las áreas poco profundas y sin pendiente en el sustrato, la especie dominante para la Anegada de afuera lo fue *P. porites* tanto en las subzonas de la Cresta (rompiente y posterior) como en la subzona de parches en la Laguna arrecifal.

En estas regiones someras los escleractinios al igual que otros grupos de organismos coloniales se ven desplazados por las algas y otros productores primarios en la competencia por el sustrato (Fishelson, 1973; Jackson, 1977; Kenneth, 1982; Huston, 1985), por lo que la diversidad de estos en general es baja en comparación con las regiones profundas.

Otros factores importantes para reducir la diversidad de los corales en estas áreas lo constituyen los erizos (Dant, 1972; Sammarco, 1980; 1982; Evert, 1985) y la inestabilidad del sustrato (Bull, 1983) hacia las subzonas de la Cresta arrecifal.

Los erizos como ya hemos mencionado anteriormente en estos arrecifes ocupan la mayor parte del sustrato habiéndose registrado densidades de hasta 90 individuos de *E. lucunter* en 2 m² (Padilla y Proaño, comunicación personal) en las subzonas de rompiente y arrecife posterior, dando como resultado un efecto negativo en el reclutamiento de larvas de corales apesar de la reducción en la biomasa de algas carnosas (Lubchenco, 1978).

Respecto a la inestabilidad del sustrato (pedazos de roca sueltos), Bull (1983) menciona que es una perturbación importante ya que selecciona a las especies que ahí se encuentran, sobre todo en regiones como el arrecife posterior en donde ya se ha mencionado como característica de esta subzona, la pedacería gruesa y suelta que forma parte del sustrato (Capítulo III). En la Anegada de Afuera, en estas áreas se encuentran pocas especies por lo que la diversidad es baja, estas especies, como *P. porites*, *S. radians* con tasas de crecimiento altas (Buddemeier, 1974; Glandfetter, 1978) y habilidad para regenerar de fragmentos, hacen que ellas mismas generen este tipo de sustrato.

Hacia la Laguna, la sedimentación empieza a ser el factor más importante para la selección de especies que ahí se desarrollan (Bull, 1983). En este arrecife, a parte de estar presente *P. porites*, encontramos especies como las del género *Diploria* la cuales tiene por las características de sus pólipos habilidad para remover los sedimentos (Hubbard, 1972 en Huston, 1985; Loya, 1976).

V DISCUSION GENERAL.

5.1 Zonación y composición específicas.

La información que existe acerca del desarrollo y construcción de la estructura geológica de los arrecifes coralinos, ha sido recopilada a través de observaciones en las diferentes zonas (áreas con características geológicas y biológicas diferentes entre sí) que componen a estos ambientes marinos de depositación. También, mucha información ha sido recopilada con base en estudios de recolonización del sustrato arrecifal después de destrucción natural (tormentas, huracanes, "nortes", etc.) o perturbaciones causadas por el hombre o bien por estudios de colonización en sustratos artificiales (Goreau, 1959; 1973; Loya, 1972; Grigg, 1974; Schuhmacher, 1974; 1977; Pichon, 1981; Rutzler, 1982; Bull, 1983; Lara y Padilla, 1988).

Considerando esta información, se puede suponer que hay una estrecha y continua relación entre las tres fases constructivas encontradas para la Anegada de Afuera, considerando el punto de vista del desarrollo geológico de la estructura, y las comunidades coralinas existentes en cada una de ellas.

Hubbard (1974) ha señalado que las especies como *M. annularis*, *S. siderea*, *P. astreoides* y *D. clivosa* son pioneras en la colonización inicial con la que principia la construcción del armazón rígido en los arrecifes de la Provincia Faunística de la Zoogeográfica del Caribe. Las primeras tres especies se han observado como dominantes o comunes en las zonas más profundas de este arrecife. Ahí es donde inician la depositación de carbonato de calcio, que característicamente genera un crecimiento vertical como resultado de los patrones de crecimiento planos, formando de esta manera los afloramientos escarpados que constituyen la base del sistema de macizos y canales en el arrecife frontal, y los montículos en la subzona de Platos de hexacorales.

Pichon (1981) menciona que estos crecimientos verticales constituyen la base sobre la cual se formará otro estrato con especies diferentes de hexacorales, donde el principal coral hermatípico es *A. palmata*. Generalmente esta especie está acompañada por *D. strigosa* como especies dominantes y por otras especies comunes como *C. natans*, *D. clivosa* y *D. labyrinthiformis*.

A medida que los afloramientos se desarrollan y se aproximan hacia la superficie del agua, *A. palmata* coloniza el sustrato continuando la formación del sistema de macizos y canales hacia las regiones someras del arrecife frontal. Los canales se van reduciendo en amplitud y profundidad conforme se acercan a la cresta arrecifal debido en gran parte a los crecimen-

tos masivos y ramificados de los escleractinios, y a la acción de cementación y relleno de los hermatípicos secundarios. Esta fase constructiva servirá de base para la formación del arrecife somero y plano.

En la zona de transición de la pendiente de Sotavento, la principal causa de selección para los organismos bentónicos que ahí habitan es la sedimentación. La tasa de sedimentación particular del área y la resistencia a los sedimentos, que es característica de cada especie, son determinantes para que se de esta selección (Loya, 1976; Bull, 1983). Se observó que la especie *A. cervicornis* se desarrolla en estas zonas de alta sedimentación depositando una franja de entramado calcareo (gracias a su forma y velocidad de crecimiento ramificada arborecente), formado por su exoesqueleto. Esta red calcárea que coloniza sustrato arenoso permite que otras especies aparezcan secundariamente y dominen la cobertura de los hexacorales, tal es el caso de *M. annularis* entre otras especies para la Anegada de Afuera.

Hacia la región plana de estas zonas, el cementerio de *A. cervicornis* va desapareciendo y sirve de basamento para que se forme la región trasera de la Laguna arrecifal, donde las especies *D. clavosa*, *D. strigosa* y algunos crecimientos aislados de *A. palmata* y *A. cervicornis* son las más importantes como organismos hermatípicos.

En la formación del arrecife somero y plano, el basamento calcareo formado por las especies de las zonas de transición, empieza a ser colonizado por pocas especies de escleractinios donde las más importantes son *P. porites* y en menor grado *S. radians* y *D. clavosa* siendo esta los principales hermatípicos primarios.

Los hermatípicos secundarios, si bien son importantes en cualquier zona de las estructuras arrecifales, en el área somera y plana su efecto como productores de sedimentos, cementadores y rellenos es determinante para la formación de esta zona (Goreau, 1973; Rutzler, 1982; Lara y Padilla, 1988). En esta fase constructiva de la estructura se reconocen dos zonas principales el Plano arenoso (Laguna arrecifal) y el Plano rocoso (Cresta arrecifal).

En el plano arenoso de la Anegada de Afuera, el acarreo de sedimentos del Frontal y Cresta arrecifales rellena los huecos del basamento calcareo producido en las zonas de transición. También, llenan los huecos de la red calcarea que se empieza a formar como resultado del crecimiento de *P. porites* en todo el plano arrecifal. Los restos de hexacorales, esqueletos de erizos, conchas de gasterópodos y/o bivalvos, y restos de algas calcareas constituyen los principales sedimentos que rellenan los huecos. El pasto marino *Thalassia testudinum*, juega un papel importante como retenedor y afianzador de los sedimentos (estabilizador del sustrato); a parte, sirve como refugio y sustrato para otros organismos bentónicos que habitan la zona.

En la cresta arrecifal, las algas costrosas y los erizos son importantes en la determinación de las características topográficas de esta zona (Lara, 1987). Pichon (1981) menciona que existe una relación entre las condiciones hidrodinámicas y las formas de crecimiento de los corales, donde las formas incrustantes se desarrollan preferentemente en zonas de alta energía del oleaje.

Tomando en cuenta lo anterior, en la Anegada de Afuera se encontro que hacia la cresta arrecifal los corales tienden a crecer como formas planas e incrustantes, también existe una dominancia de algas calcáreas que crecen incrustandose en los restos de los corales. Estos procesos han dado como resultado que los huecos que existen en la zona se vayan cementando y cubriendo. Por otro lado, los erizos tienen una acción contraria ya que se encuentran refugiándose en los huecos mismos que hacen más grandes por la posibilidad de escavar en el sustrato (Padilla y Proaño, comunicación personal).

En este sustrato también es común encontrar crecimientos bastante desarrollados del hidrocoral petreo *Millepora complanata* con el mismo patrón de crecimiento incrustante.

5.2 Diversidad.

Los arrecifes de coral están sujetos a una gran variedad de procesos físicos y biológicos que pueden tener efectos opuestos en la diversidad de especies (Huston, 1985).

En las zonas someras y planas, y en las transiciones hacia las pendientes arrecifales, las perturbaciones abióticas parecen tener una influencia mayor sobre la variedad de especies de escleractinios que se encuentran ahí.

Podría suponerse que la competencia por el sustrato con las algas que aparentemente reduce la diversidad y propicia dominancia de algunas de estas especies, puede ser abatida por las perturbaciones físicas que propician un incremento en la diversidad por la reducción en el tamaño poblacional de las especies dominantes (Hughes, 1986).

A pesar de esto, las perturbaciones constantes y de gran magnitud (como lo son los "Nortes" en el caso de Veracruz) reducen la diversidad (Connell, 1978; Huston, 1979), lo que significa que tienen un efecto más importante sobre el número de especies, la densidad y cobertura de escleractinios que caracterizan estas áreas.

Por el contrario, en las regiones profundas las interacciones biológicas como la competencia por el sustrato, y características como la velocidad de crecimiento, los patrones de crecimiento y los diferentes hábitos tróficos de cada especie (estrategias de vida), parecen ser los factores más importantes en la determinación de la variedad de especies presentes en cada zona (Glynn, 1976; Porter, 1976; Jackson, 1977; Stearns, 1980; Rosen, 1983; Huston, 1985).

Grime (1974; 1979) desarrolló una clasificación de hábitat e historias de vida para las plantas, misma que Rosen (1983) extrapolaron para los escleractinios. En estos trabajos se sugiere que cuando las perturbaciones son bajas y los recursos abundantes, las condiciones son propicias para el establecimiento y desarrollo de especies que son competidores hábiles.

Estas especies se caracterizan por su crecimiento lento, grandes tallas, longevidad alta y reclutamiento bajo.

En las zonas profundas se encuentran especies con pólipos de tallas mayores con respecto a las de zonas someras. Lang (1973), señala una correlación entre el tamaño del pólipo y su eficiencia para la digestión extracelenterica, donde los pólipos más grandes son más eficientes, por lo que estas especies son hábiles en la competencia por sustrato. Por otro lado, Porter (1976) muestra una correlación entre el tamaño del pólipo y su eficiencia para la captura de zooplancton que favorece también a los de tallas mayores, por lo cual pueden compensar la disminución en la intensidad luminosa, aunque siguen teniendo tasas de crecimiento bajas, como es el caso de *M. annularis*, *M. cavernosa* o *C. natans*.

En la clasificación de Grime (1974; 1979), las especies tolerantes a las perturbaciones se establecen cuando los recursos son escasos o las condiciones del medio son severas aunque las perturbaciones no son constantes. Estas especies muestran tallas y tasas de crecimiento moderadas, y tasas de reclutamiento y mortalidad altas.

Las especies de coral encontradas en las zonas de transición (entre el arrecife plano y las pendientes) en la Anegada de Afuera, están sujetas a condiciones severas que varían en frecuencia e intensidad dependiendo de la estación del año. Estas condiciones son principalmente, la sedimentación más frecuente e intensa durante la época de lluvias en Verano, o la alta energía del oleaje más frecuente e intensa durante el Otoño y el Invierno en la época de "Nortes", por lo que se puede suponer que especies como *A. palmata* (hacia el Barlovento) o *A. cervicornis* y *D. strigosa* (hacia el Sotavento) tienen este tipo de estrategias.

Las especies ruderales se establecen cuando las perturbaciones son altas y constantes, pero los recursos son abundantes. Estas especies de escleractinios presentan tasas de crecimiento altas, tallas pequeñas y mortalidad alta como en las regiones someras y planas del arrecife.

La alta intensidad luminosa en estas zonas, permite un gran desarrollo de la biomasa de algas, lo que resulta en una gran presión de selección para las especies de corales y en general para los demás organismos coloniales. Además en la Anegada de Afuera, la poca profundidad del plano arrecifal (nunca más de dos metros), la sedimentación (en la Laguna) y algunos organismos solitarios como los erizos (en la Cresta), provocan condiciones constantes de alta perturbación, con base en esto se puede suponer que las especies de escleractinios que ahí encontramos, exhiben este tipo de estrategias de vida como sería el caso de *P. portites*.

5.3 Conclusiones.

La Anegada de Afuera es el segundo arrecife en extensión de la Sección Arrecifal de Antón Lizardo en Veracruz. Por las características geológicas y biológicas observadas se reconocieron 4 zonas y 9 subzonas en toda la estructura como se resume en el siguiente cuadro:

ZONA	SUBZONAS	PROFUNDIDAD
------	----------	-------------

a) Comunidad	1) Platos de	de 10 a 24 mts.
Arrecifal de	Hexacorales	
Sotavento	2) Cementerio de	de 3 a 15 mts.
	<i>A. cervicornis</i>	
b) Laguna	3) Transición de	de 1 a 3 mts.
	Sotavento	
Arrecifal	4) Parches	de 1 a 2 mts.
c) Cresta	5) Arrecife	de 1 a .5 mts
	Posterior	
	6) Rompiente	de 1 a 0 mts.
Arrecifal	Arrecifal	
	7) Transición de	de 1 a 5 mts.
	Barlovento	
d) Arrecife	8) Frontal	de 3 a 15 mts.
	Interior	
Frontal	9) Frontal	de 10 a 40 mts.
	Exterior	

Dentro de estas zonas se registraron un total de 14 géneros y 20 especies de escleractinios, correspondiendo a las zonas profundas el mayor número de estas.

Respecto a las fases constructivas en este arrecife, se observaron tres diferentes áreas de depositación para los escleractinios.

La primera se ubica en las regiones profundas en donde la principal especie de hermatípico es *M. annularis* y se caracteriza por los crecimientos planos y verticales de los escleractinios.

La segunda se encuentra en las regiones de transición entre el arrecife plano y las pendientes. Las especies características pertenecen a los géneros *Acropora* y *Diploria*, y se aprecian crecimientos ramificados y masivos de las especies de hexacorales.

La tercera se observa en las regiones someras y planas de la estructura, siendo la principal especie de escleractinios *P. porites*. Son característicos los crecimientos incrustantes y digitiformes de los corales.

Respecto a la diversidad, se encontró que en la Anegada de Afuera la hipótesis del patrón de diversidad que aumenta con respecto a la profundidad se cumple, siendo el rango de mayor diversidad entre los 10 a 20 metros en el arrecife frontal y entre los 3 a 15 metros en la pendiente de Sotavento.

Respecto a la densidad se observó que hacia las zonas protegidas hay un mayor número de colonias por unidad de área.

La cobertura se observó que aumenta proporcionalmente con la profundidad hasta la base del arrecife, a los 30 metros en Barlovento y hasta los 24 metros en Sotavento.

BIBLIOGRAFIA

Bhattacharyya, G. K., Johnson, R. A. (1977). Statistical concepts and methods. Jonh Wiley & Sons. 639 pp.

Brock, R. E. (1979). An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. Mar. Biol. 51:381-88.

Buddemeier, R. W., Kinzie, R. A. (1976). Coral growth. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 14:183-225.

Buddemeier, R. W., et al, (1974). Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. J. Exp. Mar. Biol. 14:179-200.

Bull, G. D. (1982). Scleractinian coral communities of two inshore island fringing reefs at Magnetic Island, North Queensland. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7:287-72.

Buss, L. W. y J. B. C. Jackson (1979). Competitive networks non transitive competitive relationships in criptic coral reef enviroment. Am. Nat. 133(2): 223-234.

Caswell, H. (1982). Life history theory and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.* 120: 317-339.

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science*. 199: 1302-1310.

Dana, F. T. (1976). Reef-coral dispersion patterns and environmental variables on a Caribbean coral reef. *Bulletine of Marine Science*. 26(1): 1-13.

Dart, J. K. G. (1972). Echinoids, algal lawn, and coral recolonization. *Nature* 239:50-51.

Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. monogr.* 41:351-89.

Dodge, R. E., et al (1982). Quantitative reef assessment studies in Bermuda. A comparative methods and preliminary results. *Bulletin of Marine Science*. 32(3): 745-760.

Dustan, P. (1975). Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 33:101-107.

García de Miranda, E. (1986). *Apuntes de Climatología*. UNAM, Mexico. 155 pp.

Fadlallah, Y. H. (1983). Sexual reproduction development and larval biology in Scleractinian Corals. *Coral Reef*. 2: 129-150.

Fishelson, L. (1973). Ecological and Biological phenomena influencing coral species composition on the reef tables at Eliat (Gulf of Eliat, Red Sea). *Marine Biology*. 19: 183-196.

Fox, J. F. (1979). Intermediate-disturbance hypothesis. *Science* 204:1344-45.

Geister, J. (1977). The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reef. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp.* 1:23-29.

Gladfelter, E. H., et al. (1978). Growth rates of five reef-building corals in the north-eastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 28:728-34.

Glynn, P. W. (1973). Ecology of Caribbean coral reef. The *Porites* reef-flat biotype: Part II. Plankton community with evidence from depletion. *Mar. Biol.* 22:1-21.

...(1976). Some Physical and Biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs*. 46: 1431-1453.

...(1977). Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. *J. Mar. Res.* 35:567-85.

Goldberg, W. M. (1973). The ecology of the coral-octocoral communities off the southeast Florida coast: geomorphology, species composition, and zonation. *Bull. Mar. Sci.* 23:465-88.

Goreau, T. F. (1959). The ecology of Jamaica Reef I. Species composition and zonation. *Ecology*. 40: 67-90.

...(1967). The shallow-water Scleractinian of Jamaica: Reversed list species and their vertical ranger. *Bull. Mar. Sci.* 17: 442-453.

...(1973). The ecology of Jamaican coral reefs. II. Goemorphology, zonation, and sedimentary phases. *Bull. Mar. Sci.* 23:399-464.

...(1979). Corales y Arrecifes Coralinos. *Investigación y Ciencia*. 37: 48-60.

Grigg, R. W. (1983). Community structure, sucesion, and developemnt of coral reefs in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11:1-14.

Grigg, R. W., Maragos, J. E. (1974). Recolonization of hermatipic corals on sumerged lava flows in Hawaii. *Ecology*. 55:387-95.

Grime, J. P. (1973). Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environ. Mgmt* 1:151-67.

Hay, M. E. 1984. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? *Ecology*. 65:446-54.

Horn, H. S. (1971). The adaptive geometry of trees. Princeton Univ. Press. 144 pp.

Hubbard, J. A. E. B., et al. (1972) Sediment rejection by recent Scleractinian corals: a key to paleoenvironmental reconstruction. *Geol. Rundschau* 61:598-626.

Hughes, R. G. (1984). Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *Am. Nat.* 123(6): 779-795.

...(1986). Theories and models of species abundance. 128:879-99.

Huston, M. A. (1979). A general hypothesis of species diversity on coral reefs. *Am. Nat.* 113: 81-101.

...(1985). Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol.* 16: 149-177.

...(1985b). Patterns of species diversity in relation to depth at Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 37(3):928-35.

Jackson, J. B. C. (1977). Competition on marine hard substrate: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.* 111(998): 743-767.

Jeyasuria, P. y J. C. Lewis (1986). Mechanical properties of the axial skeleton in gorgonians. *Coral Reefs.* 5: 213-219.

- Jokiel, P. L. (1978). Effects of water motion on reef corals. *J. Exp. Mar. Biol.* 35:87-97.
- Kaplan, E. H. (1982). *A field Guide to Coral Reef of the Caribbean and Florida.* Houghton Mifflin Co., Boston.
- Kenneth, P. S. (1982). Competition for space: Growth rate, reproductive output and escape in size. *Am. Nat.* 120: 189-197.
- Kinzie, R. F. (1973). The zonation of West Indian gorgonians. *Bull. Mar. Sci.* 23: 93-155.
- Knudsen, J. W. (1966). *Biological techniques.* Harper and Row, International. 517 pp.
- Krebs, J. C. (1985). *Ecología, Estudio de la Distribución y Abundancia.* Haria, Mexico. 753 pp.
- Lang, J. C. (1973). Interspecific aggression by Sclerectinian corals. 2. Why the race in not only to the swift. *Bull. Mar. Sci.* 23:260-79.
- Lang, J. C. y N. Knowlton (1981). Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaica staghorn corals. *Nature.* 294(5838): 251-252.

Liddell, W. D., Ohlhorst, S. L. (1981). Geomorphology and community composition of two adjacent reef areas. Discovery Bay, Jamaica. *J. Mar. Res.* 39:791-804.

Liddell, W. D., Ohlhorst, S. L., (1984). Community patterns on the Jamaican fore reef (15-56). *Paleo. Americana* 54:385-89.

Loucks, O. (1970). Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Ann. Zool.* 10:17-25.

Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13:100-123.

... (1976). Effects of water turbidity and sedimentation on community structure of Puerto Rican corals. *Bull. Mar. Sci.* 26:450-66.

Loya, Y. y L. D. Slobodkin (1971). The Coral Reef of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea) Variation in Indian Ocean Coral Reef. R. D. Stoddart, C. M. Yonge, London, pages 117-13 p.

Lubchenko, J. (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112:23-39.

Macintyre, I. G. (1974). X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 2:277-87.

Myers, L.W. (1980) *Survey methods for ecosystem management*. John Wiley & sons, USA. 403 pp.

Milliman, J.D. (1973) Caribbean coral reefs. In O. A. Jones & R. Endean. *Biology and geology of corals reefs*. Vol I pags 1-50.

Ogden, J. C. (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environ. Biol. Fish.* 3:49-63.

Out, B. (1975). Community patterns on a submerged barrier reef at Barbados, West Indies. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* 60:719-36.

Pichon, M. (1981). Dynamic aspects of coral reefs Benthic structures and zonation. *Proc. Fourth Int. Coral Reef Symposium.* 1:581-94.

Porter, J. W. (1976). Autotrophy, heterotrophy and resource partitioning in Caribbean Reefs-Building Corals. *Am. Nat.* 110(975):731-752.

Preston, E. M. y J. L. Preston (1975). Ecological structure in west indian gorgonian fauna. *Bull. Mar. Sci.* 25(2): 248-258.

Rosen, D. (19) The tropical high diversity enigma of the corals eye view. En The evolving biosphere. Chap 9

Rutzler, K. y I. G. Macintyre (1982). The habitat distribution and community structure of their barrier reef complex at Carrie Bow Cay, Belice. Smithsonian Institute to the Marine Science. 12: 9-45.

Santiago, V. (1977). Estudio taxonómico y algunos aspectos sobre las madréporas (Coelenterata Hexacorallia) del arrecife de la Blanquilla, Veracruz. Tesis Profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México. 98 pp.

Sammarco, P. W. (1980). *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. J. Exp. Mar. Biol. 45:245-72.

Sammarco, P. W., et al (1982). Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata: echinoidea): a preliminary study. J. Mar. Res. 32:47-53.

Schuhmacher, H. (1974). On the conditions accompanying the first settlement of corals on artificial reefs with special reference to the influence of grazing sea urchins (Eilat Red Sea). Proc. Second Int. Coral Reef Symp. 1-257-67.

Sheppard, C. R. C. (1980). Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos Atolls, and populations structures of the major species. Mar. Ecol. Prog. Ser. 2:193-205.

Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía (1979). Carta de Navegación. Veracruz y sus proximidades. S.M. #823.

Secretaría de Programación y Presupuesto (1981). Atlas Nacional del Medio Físico. México. 209 pp.

Strong, D. R., Simberloff, D., Abele, L. G., Thistle, A. B. (1984). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton Univ. Press. 610 pp.

Snedecor, A.J. y W. G. Cochran (1971). Métodos Estadísticos. C.E.C.S.A., México.

Stoddart, D. R. (1969). Ecology and morphology of recent coral reefs coral. Biol. Rev. 44: 433-498.

Stoddart, D. R. y R. E. Johannes (1978). Coral Reefs Research Methods. UNESCO.

Strang, D., et al (1984). Ecological Communities Conceptual Issues and the Evidence. Princeton University Press, U.S.A.

Wells, J. W. (1957). Coral Reefs. Memoirs Geol. Soc. Am. 67:609-31.

Washington, H. G. (1984). Diversity biotic and similarity indices a review with special relevance to aquatic ecosystem. Water Rev. 18(6): 653-694.

Zar, J. H. (1974). Bioestadistical Analysis. Englewood Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of caribbean reefs coral. Coral Reefs. 5: 43-54.

Biología de Campo. (1971) "Estudio preliminar del arrecife de Isla Verde Veracruz, Ver." Biol. de campo. Asesor: M.en C. Juan Luis Cifuentes L. Fac de Ciencias, UNAM.

Biología de Campo. (1979) "Buceo en el estudio de la distribución del bentos profundo en Isla Sacrificios Veracruz Ver." Biol. de campo. Asesores: M.en C. Juan Luis Cifuentes L y Comisión Académica del Equipo de Buceo; Fac. de Ciencias, UNAM.

Biología de Campo. (1981) "Distribución y abundancia de los moluscos del arrecife de Isla Sacrificios Veracruz, Ver." Biol. de campo. Asesores: M. en C. Juan Luis Cifuentes L y Comisión Académica del Equipo de Buceo. Fac. de Ciencias, UNAM.

Biología de Campo. (1983) "Análisis de la distribución y abundancia del género *Cip-homa* (gasteropoda: Ovulidae), en el arrecife de Puerto Morelos, en Quintana Roo." Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM.

Biología de Campo. (1984) Estimación de la diversidad, dominancia y equitabilidad de Hexacorales y Octacorales del arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Biol. de campo. Asesores: Biol. Carlos García Sáez y Biol. Juan José Espejel M.

Biología de Campo. (1986) "Estudio descriptivo y colecta preliminar de cinco taxa de invertebrados bentónicos en regiones arrecifales del puerto Veracruz." Biol. de campo. Asesores: Biol. Juan José Espejel M., Biol. Gerardo Campos. Pólito y Pas. Biol. Mario Lara Pérez Soto.

Biología de Campo. (1987) "Caracterización de las asociaciones de especies de corales Escleractinos y Gorgonáceos y estructura comunitaria de cinco taxa de invertebrados bentónicos conspicuos en regiones arrecifales del Puerto de Veracruz, Mex." Biol. de campo. Asesores: Biol. Gerardo Campos Pólito., Biol. Gerardo Berges P., Pas. Biol. Mario Lara Pérez Soto.

Biología de Campo. (1989). "Estudios Básicos para el establecimiento de recomendaciones de conservación en sustratos betónicos arrecifales del Puerto de Veracruz, México. Biol. Juan José Espejel Montes, Pas. Biol. Mario Lara Pérez Soto, Pas. Biol. Claudia Padilla Souza, Pas. Biol. Longino Jácome Pérez.

Jacome, L., M. López, J. Márquez, I. Proaño, (1988). "Invertebrados bentónicos de los arrecifes de Veracruz".

I. Ciclo de Conferencias: "La ciencia y el buceo". Fac de Ciencias, UNAM.

Lara, M., C. Padilla, J. Espejel, (1988). "Ecología comunitaria de los corales hermatípicos de Veracruz, Mex".I. Ciclo de Conferencias: "La ciencia y el buceo". Fac de Ciencias, UNAM.

Lara, M. y C. Padilla (1988). "Análisis de la estructura comunitaria de corales escleractinios en arrecifes de Antón Lizardo, Veracruz". Memorias del VI Simposium Ciencias en Sistemas Biológicos, Facultad de Ciencias.

Jacome, L. (1988). "Estructura comunitaria de moluscos bentónicos en regiones arrecifales del Puerto de Veracruz, Mex". Memorias del VI Simposium Ciencias en Sistemas Biológicos, Facultad de Ciencias.

Biología de Campo: "Caracterización de los arrecifes coralinos de la sección del Puerto de Veracruz". Asesores, Carlos García, Mario Lara, Claudia Padilla y Longino Jácome. Proyecto en colaboración con la Secretaría de Marina. Estructuras a revisar Isla Sacrificios, Pajaros, Isla Verde, La Blanquilla, Galleguilla y Gallega. En preparación.

Jacome, L., C. García, M. Lara, (1989). "Benthic molluscs of Veracruz. I Community structure of Anegada de Afuera reef. trabajo aceptado en el Tenth International Malacological Congress, Tuebingen, GFR. En prensa.

García, C., Jacome, L., Lara, M., Padilla, C. y Rosado, J. (1989). Fauna arrecifal de Veracruz: Una guía de campo. En elaboración. Proyecto en colaboración con el ICMYL, UNAM.

Lara, M., C. Padilla y C. García. (1989). "Los arrecifes coralinos de Antón Lizardo, Veracruz". I Zonación y Fases Sedimentarias. Artículo en preparación.

Padilla, C., M. Lara, C. García. (1989). "Los arrecifes coralinos de Antón Lizardo, Veracruz". II Estructura comunitaria y diversidad. Artículo en preparación.

Proaño, I., L. Jácome, C. García. Diversid: Un programa para el análisis de diversidad de comunidades. Anales del I.C.M.y L., UMAN. ref. 51 en prensa.