



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES

" I Z T A C A L A "

**ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO DE ALGUNAS
ESPECIES DE CORALES ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE
LA BLANQUILLA, VERACRUZ, MEXICO**

T E S I S

Que para obtener el Título de:

B I O L O G A

Presenta:

NORMA BARBARA FERRIZ DOMINGUEZ

Los Reyes, Iztacala 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 esta 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.

A mis queridos padres
quienes me han dado su amor,
apoyo y aliento en todo momento.

*Donde quiera que haya la menor posibilidad
para la mente humana por conocer algo nuevo,
existe un legítimo problema para la ciencia.*

Karl Pearson

RESUMEN

La competencia por espacio dentro de un arrecife, es uno de los factores bióticos que regulan la distribución, abundancia, y diversidad coralina dentro del mismo. Los corales escleractinios emplean diversas estrategias competitivas que les permiten ganar y/o mantener el espacio que habitan. Una de estas estrategias es la agresión activa a través de digestión extracelentérica mediante filamentos mesentéricos. El objetivo de este trabajo es el caracterizar el comportamiento agresivo de 15 especies de escleractinios del arrecife La Blanquilla, Veracruz, como uno de los pasos necesarios para reconocer los factores que regulan la organización de la comunidad coralina de esta zona.

Fragmentos de colonias de diferentes especies se colocaron en contacto directo en acuarios con agua en continua recirculación, y en la plataforma y taludes arrecifales a profundidades de 4 a 8 metros, simulando situaciones de competencia espacial. Se determinaron tres tipos de interacciones: (a) Agresión unilateral, (b) agresión bilateral, y (c) Neutralidad o indiferencia. En los casos de agresión unilateral se observó la extrusión de filamentos mesentéricos, a través de las bocas y paredes de los pólipos, de la especie más agresiva, principalmente de noche.

Los resultados de experimentos de este tipo indican que: (a) *Mussa angulosa*, de la familia Mussidae, es la especie más agresiva. (b) Los organismos de la familia Faviidae (*Montastrea cavernosa*, *M. annularis*, *Manicina areolata*, *Diploria strigosa*, y *D. ciliósa*) son muy agresivos. (c) Las especies pertenecientes a la familia Agaricidae (*Agaricia agaricites*, *A. lamarcki*, y *Leptoseris*

cucullata) son moderadamente agresivas. (d) Las especies de las familias Astrocoeniidae (*Stephanocoenia michelini*), Siderastreidae (*Siderastrea siderea*), Pocilloporidae (*Madracis decactis*), Poritidae (*Porites astreoides*), y Oculinidae (*Oculina diffusa*) son poco agresivas. El nivel de agresividad no es estrictamente jerárquico, pues las especies muy agresivas (b) tienen capacidades agresivas equivalentes, y las poco agresivas (d) parecen compartir esta característica. Se demostró que el transporte y mantenimiento de los corales en acuarios, no parece modificar significativamente su capacidad agresiva, en relación a las respuestas que ocurren dentro del arrecife. Las respuestas agresivas varían de una manera especie-específica, independientemente del tamaño de los fragmentos o del tratamiento experimental utilizado.

Se realizó una evaluación general de las interacciones naturales dentro del arrecife, registrándose 87 observaciones de interacciones entre 11 especies diferentes, observándose el mismo orden general entre las capacidades agresivas de cada especie que el descrito en las interacciones experimentales. Algas filamentosas, encostrantes, y anémonas se observaron como competidores por espacio importantes con los corales escleractinios dentro del arrecife.

Se exploraron, a través de métodos gráficos y numéricos, las relaciones entre la agresividad relativa, caracteres morfológicos, y posición sistemática de cada especie de coral, encontrando que: (a) Las especies más agresivas tienen los pólipos más grandes. (b) Las especies con forma de crecimiento masivo, presumiblemente con ritmos de crecimiento mas lento, son más agresivas que las especies foliáceas, encostrantes y ramificadas, donde la agresión

parece emplearse como estrategia alterna a las diferencias en el ritmo de crecimiento. (c) Los organismos del suborden Faviina son, en general, los más agresivos. La agresión, es pues, altamente predecible en base a estas características.

Se exploró la relación entre agresividad y cobertura relativa de cada especie en los taludes arrecifales, mediante un análisis gráfico, encontrando que la capacidad agresiva de especies como *Montastrea cavernosa*, *M. annularis*, y *Colpophyllia natans*, puede contribuir a su amplia cobertura dentro del arrecife. Mientras que la amplia cobertura de *Siderastrea siderea*, se debe tratar de explicar en función de otras características de la misma.

A través de una comparación gráfica entre las capacidades agresivas de corales reportadas previamente en arrecifes de Jamaica y las Bermudas, con las de los corales de Veracruz, se observaron las mismas tendencias generales. Encontrándose una mayor correspondencia entre las capacidades agresivas de corales de Jamaica y Veracruz, con respecto a las de las Bermudas; explicable en base a la posición geográfica (latitudinal) de las tres localidades.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el final de un largo camino en donde un gran número de personas participaron para ayudarme a recorrerlo; y aunque sería imposible mencionarlas sin cometer alguna omisión, a todas ellas quiero hacer llegar mi sincero agradecimiento.

En especial quiero agradecer a Guillermo Horta por su invaluable asesoría, apoyo y amistad brindados en todo momento. Sin su ayuda el trabajo de campo no hubiera salido adelante.

Leonardo Alcántar compartió conmigo momentos fáciles y difíciles durante la realización de esta tesis, y siempre estuvo a mi lado brindandome su apoyo, paciencia, confianza y cariño; su ayuda fue determinante en la culminación de este trabajo. Gracias por creer en mí.

Mi abuelita, Guillermina Sedas, guarda un lugar muy especial, porque no solo me ofreció su casa durante mis frecuentes visitas a Veracruz, sino que siempre supo darme más de lo que yo le podía pedir.

Jaime Curtis además de sus valiosos comentarios y sugerencias en torno al tratamiento estadístico de los datos, en torno a la estructuración final de este trabajo, siempre tuvo un gesto de amistad que me impulsaba a seguir adelante, por lo que le estoy profundamente agradecida.

Juan Pablo Carricart, Ricardo Saenz, Joel Reyes, Jaime Camacho, Juan Bravo, Hugo Castro, Miguel Fuentes y los alumnos que cursaron las biología de campo de corales escleractinios durante los periodos escolares 1987 y 1988, siempre me brindaron su ayuda en el campo, y facilitaron enormemente el avance de éste trabajo.

Mis hermanos Armando y Horacio, con su ejemplo me han indicado el camino en mi desarrollo académico, en especial quiero agradecer a Horacio por que siempre se dio tiempo para leer y comentar esta tesis a medida que avanzaba en su realización.

El trabajo experimental de acuario no hubiera sido posible sin la ayuda de Silvia y Edsel de los Ríos, quienes desinteresadamente me facilitaron sus peceras por un largo periodo de tiempo.

Ricardo Gonzalez "Chanoc", quien en numerosas ocasiones me transportó en su lancha al arrecife, y siempre estuvo dispuesto a ayudarme y enseñarme nuevos aspectos acerca del mundo marino que el tan bien conoce, merece un reconocimiento especial.

Quiero agradecer a Humberto Lagrave "Don Beto" por su apoyo para la transportación al arrecife, y por haber esperado pacientemente en superficie durante todas las inmersiones que fueron necesarias para la realización del trabajo de campo.

La presentación final de las tablas y figuras de este trabajo fueron realizadas por Jorge Flores Escamilla, quien desinteresadamente me ayudo con la mejor disposición.

Un agradecimiento especial a mis tíos Guillermina y Carlos Gasteasoro, por su ayuda durante mi estancia en Veracruz.

Quiero agradecer al personal académico de los laboratorios de zoología, ecología y genética, así como a mi tío Alfonso Ferriz, por haberme facilitado el uso de su computadora para el procesamiento estadístico de los datos.

CONTENIDO

RESUMEN	IV
AGRADECIMIENTOS	VII
INDICE DE TABLAS	XII
INDICE DE FIGURAS	XIV
INDICE DE FOTOGRAFÍAS	XX
I. INTRODUCCION	1
I.1. Antecedentes generales	1
I.2. Objetivos del estudio	3
II. REVISIÓN DE LA LITERATURA	6
II.1. Introducción	6
II.2. Estrategias competitivas	7
II.2.1. Sobrecrecimiento	7
II.2.2. Adaptabilidad diferencial a condiciones ambientales	7
II.2.3. Secreción de aleloquímicos	8
II.2.4. Agresión	8
II.3. Conclusiones	12
III. AREA DE ESTUDIO	14
III.1. Introducción	14
III.2. Localización del area de estudio	14
III.3. Antecedentes del area	16
III.4. Descripción del arrecife	17
III.5. Régimen climático, características hidrográficas	20
IV. MATERIAL Y METODOS	22
IV.1. Introducción	22

IV.2. Observaciones de acuario	22
IV.3. Observaciones de campo	29
IV.3.1. Interacciones agresivas en poblaciones experimentales	29
IV.3.2. Interacciones agresivas en poblaciones naturales	32
IV.4. Metodología estadística	33
V. RESULTADOS Y DISCUSION	38
V.1. Introducción	38
V.2. Interacciones agresivas en poblaciones experimentales de acuario	39
V.2.1. Patrones de comportamiento	39
V.2.2. Ordenación de dominancia agresiva de acuario	49
V.3. Interacciones agresivas en poblaciones experimentales de campo	53
V.4. Comparación entre las capacidades agresivas de los corales, establecidas a través de observaciones experimentales de acuario y campo	57
V.5. Agresión en poblaciones coralinas naturales	65
V.6. Relación entre agresividad y tamaño del pólipo	78
V.7. Relación entre agresividad y forma de crecimiento .	85
V.8. Relación entre agresividad y grupo taxonómico	91
V.9. Agresión coralina en relación al efecto simultáneo del tamaño del pólipo, forma de crecimiento, y grupo taxonómico de cada especie	100
V.10. Relación entre agresividad y cobertura relativa ..	110

V.11. Comparación entre las capacidades agresivas de corales de Jamaica, las Bermudas, y Veracruz	113
VI. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	129
VI.1. Conclusiones	129
VI.2. Recomendaciones	133
APENDICE	135
LITERATURA CITADA	148

INDICE DE TABLAS

1. Lista de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla, Veracruz	23
2. Matriz de interacciones competitivas bajo condiciones experimentales de acuario	40
3. Horario de actividad de las especies involucradas en las interacciones experimentales de acuario	45
4. Matriz de interacciones competitivas bajo condiciones experimentales de campo	56
5. Valores de agresividad relativa (acuario y campo), forma de crecimiento, familia, suborden, tamaño del pólipo (mm), y cobertura relativa de cada una de las especies incluidas en este estudio	60
6. Matriz de interacciones competitivas naturales observadas dentro del arrecife	66
7. Tabla de dos vías de los valores de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y la forma de crecimiento	106
8. Resultados del análisis de tablas de dos vías a través de las medianas, de la agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y la forma de crecimiento	107
9. Tabla de dos vías de los valores de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y el suborden	108
10. Resultados del análisis de tablas de dos vías a través de las medianas, de la agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y el suborden	109

11. Valores de agresividad relativa de especies manejadas por diferentes autores y distintas modalidades experimentales	115
---	-----

INDICE DE FIGURAS

1. Mapa del sistema arrecifal situado frente al Puerto de Veracruz y Punta Antón Lizardo	15
2. Mapa del arrecife La Blanquilla, Veracruz	19
3. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales de acuario	50
4. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales campo	58
5. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie, obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario, versus los valores de agresividad relativa, obtenidos bajo condiciones experimentales de campo	63
6. Representación gráfica de los residuos versus los valores de agresividad relativa de acuario, suponiendo un modelo de regresión lineal	64
7. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife	70
8. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Siderastrea siderea</i>	81
9. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Colpophyllia natans</i>	82
10. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro	

de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Stephanocoenia michelinii</i>	83
11. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo	84
12. Diagramas de cajas en paralelo de los valores de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo	86
13. Polígono de frecuencia de las medidas del tamaño del pólipo de las 15 especies de escleractinios incluidas en las ordenaciones de dominancia agresiva	87
14. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su forma de crecimiento	89
15. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales de acuario, substituida por la familia correspondiente a cada especie	92
16. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales campo, substituida por la familia correspondiente a cada especie	93
17. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife, substituida por la familia correspondiente a cada especie	94
18. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales	

de acuario, substituida por el suborden correspondiente a cada especie	96
19. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones experimentales campo, substituida por el suborden correspondiente a cada especie	97
20. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios, basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife, substituida por el suborden correspondiente a cada especie	98
21. Diagramas de cajas en paralelo de los valores de agresividad relativa en función del suborden de cada especie	99
22. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo, codificados por la forma de crecimiento correspondiente	101
23. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo, codificados por el suborden correspondiente	103
24. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo, codificados por la familia correspondiente	104
25. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus sus valores de cobertura relativa dentro de los taludes arrecifales	111
26. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz acuario	

	(Veracruz), versus Lang (Jamaica)	117
27.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz campo (Veracruz), versus Lang (Jamaica)	118
28.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz acuario (Veracruz), versus Ferriz campo (Veracruz)	119
29.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas), versus Lang (Jamaica)	120
30.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas), versus Lang (Jamaica)	121
31.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas), versus Logan campo (Bermudas)	122
32.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas), versus Ferriz acuario (Veracruz)	124
33.	Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las	

ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas), versus Ferriz acuario (Veracruz)	125
34. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas), versus Ferriz campo (Veracruz)	126
35. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas), versus Ferriz campo (Veracruz)	127
36. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Madracis decactis</i>	136
37. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Agaricia agaricites</i>	137
38. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Agaricia lamarcki</i>	138
39. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Leptoseria cucullata</i>	139
40. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Porites astreozoides</i>	140
41. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Diploria clivosa</i>	141

42. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Diploria strigosa</i>	142
43. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Manicina areolata</i>	143
44. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Montastrea annularis</i>	144
45. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Montastrea cavernosa</i>	145
46. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Oculina diffusa</i>	146
47. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm) representativos del tamaño del pólipo de la especie <i>Mussa angulosa</i>	147

INDICE DE FOTOGRAFIAS

1. Sistema de recirculación de agua empleado para la observación de interacciones agresivas en acuarios	25
2. Forma de unión de los pares experimentales de campo	30
3. Fragmento de una colonia de <i>Montastrea cavernosa</i> , que dominó sobre el fragmento de <i>Siderastrea siderea</i> que se observa en la parte superior izquierda. Las flechas señalan los filamentos mesentéricos extruidos como respuesta agresiva	43
4. Parte de una colonia de <i>Siderastrea siderea</i> (derecha), que fue probablemente muerta en su margen (flechas) por los pólipos de <i>Colpophyllia natans</i> (izquierda), que es una especie más agresiva	68
5. Colonias de diferentes especies de corales creciendo muy próximas entre sí, sin causarse daño alguno	69
6. Margen muerto de una colonia de <i>Siderastrea siderea</i> (derecha), provocado por efecto de <i>Montastrea cavernosa</i> (izquierda), cubierto por algas filamentosas y encostrantes	73
7. Esponjas como competidores por espacio con los corales escleractinios dentro del arrecife	75
8. Anémona que resultó dominante sobre diferentes especies de escleractinios dentro del arrecife	76
9. Anémonas (parte inferior), dominando competitivamente sobre una colonia de <i>Montastrea cavernosa</i> . Las flechas señalan el margen muerto de <i>M.cavernosa</i>	77

10. Esqueleto de una colonia de *Leptoseris cucullata* (derecha), arqueado sobre un individuo de *Scolymia cubensis* (izquierda), creciendo de esta manera fuera de su alcance 79

INTRODUCCION

I.1. Antecedentes generales.

Los corales escleractinios o corales pètreos, son cnidarios antozoos que se encuentran comunmente en aguas claras y someras de las regiones tropicales. Los escleractinios hermatìpicos forman, junto con las algas calcàreas, la estructura bàsica de muchos arrecifes. Los arrecifes coralinos son una de las comunidades màs complejas del ambiente marino, donde un gran nùmero de especies viven en estrecha relaciòn y ocupan una amplia variedad de nichos ecològicos (Wells, 1957; Goreau, 1959; Loya, 1972; Barnes, 1984).

La morfologia, distribuciòn y diversidad de los escleractinios dentro de un arrecife, se encuentra controlada por una serie de factores abiòticos y biòticos. Los factores abiòticos o físicos incluyen niveles de irradiaciòn solar, absorciòn diferencial de bandas espectrales por el agua, temperatura del agua, disponibilidad de alimento y oxígeno, ritmo de sedimentaciòn, tipo y estabilidad del substrato, morfologia del fondo, y condiciones hidrodinàmicas (Goreau, 1963; Braithwaite, 1973; Connell, 1973; Barnes, 1973; Porter, 1974; Bak, 1975; Dustan, 1975; Glynn, 1976; Jackson, 1977; Sheppard, 1980a, 1982). Los factores biòticos incluyen caràcteres intrinsecos de los corales, como son la capacidad de tolerar y contener àreas muertas, los ritmos de reproducciòn y crecimiento, requerimientos nutricionales, niveles de depredaciòn, y el desarrollo de interacciones competitivas intra e

interespecificas. (Connell, 1973, 1976; Porter, 1974, 1976; Bak, 1975; Glynn, 1976; Jackson, 1977; Sheppard, 1979, 1980a, 1982; Logan, 1984).

El papel que juega la competencia interespecifica de escleractinios sobre la estructura de la comunidad coralina dentro de un arrecife, no ha sido claramente establecido. Connell (1973), Bak (1975), y Bradbury y Young (1981, 1983) entre otros, sugieren que la distribución de las diferentes especies de escleractinios, y las características estructurales de los arrecifes, están controladas principalmente por factores abióticos. Por otra parte, Sheppard (1979, 1980a), Richardson, Dustan, y Lang (1979), y Bothwell (1983) consideran que la competencia por espacio es un factor importante que debe incluirse en los modelos utilizados en el estudio ecológico de un arrecife. Porter (1974), Sheppard (1981, 1982) y Bak, Termaat, y Dekker (1982) opinan que la competencia intra e interespecifica, es un factor estructural importante en comunidades desarrolladas bajo condiciones ambientales estables y más o menos constantes.

Las observaciones que se necesitan para resolver la controversia acerca del papel relativo de los factores abióticos y bióticos sobre la estructuración de comunidades coralinas, se pueden catalogar dentro de tres tipos:

1. Caracterización de cada uno de los factores (e.g. estableciendo el orden de capacidad competitiva entre las distintas especies de corales en un arrecife).

2. Evaluación de la influencia individual de cada factor en la estructura del arrecife.

El objetivo central de este estudio es el examinar el comportamiento agresivo de algunas especies de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla. El comportamiento agresivo fue inducido a través de encuentros interespecíficos, tanto bajo condiciones experimentales de acuario y campo, y observado en condiciones naturales dentro del arrecife. Para alcanzar este objetivo fue necesario:

1.2. Objetivos del estudio.

(Ferre-D'Amaré, 1985).

El conocimiento de patrones conductuales de los corales escleractinios, resulta importante tanto por su interés científico intrínseco (en relación a la estructura del arrecife), como para incrementar la comprensión del impacto creciente de las actividades humanas en los arrecifes. Ya que el control necesario de este impacto, solo puede ser efectivo si se basa en un adecuado conocimiento de la biología de las especies arrecifales

La biología de los corales de México.

El primer estudio que aborda aspectos etológicos de los corales escleractinios del Golfo de México, ampliando el conocimiento de efecto de la competencia por espacio dentro del arrecife. Este es Veracruz, cuando éstas se colocan en contacto para simular el comportamiento de algunas especies de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla.

El presente estudio se enfoca al primero de estos puntos, a través de un examen de los patrones de comportamiento de algunas especies de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla.

3. Documentación de la influencia simultánea de dos o más factores sobre la comunidad coralina.

1. Determinar los mecanismos a través de los cuales distintas especies de corales se dañan entre sí al entrar en contacto.

2. Describir el patrón de dominancia competitiva basado en la capacidad agresiva a corto plazo de las especies estudiadas, a través de la formación de pares experimentales bajo condiciones de acuario y de campo.

3. Comparar los patrones de comportamiento determinados bajo condiciones experimentales de acuario y bajo condiciones experimentales de campo. Esta comparación es necesaria para explorar hasta que punto ligeros cambios en el entorno ambiental en el que se desarrollan normalmente los corales, modifican sus patrones conductuales (específicamente su capacidad de agresión).

4. Comparar las ordenaciones de dominancia agresiva obtenidas bajo condiciones experimentales, y la ordenación general deducida a partir de observaciones pasivas de encuentros naturales en el arrecife. Esta comparación permite determinar si las respuestas agresivas desarrolladas a corto plazo (periodo máximo de 8 días) bajo condiciones experimentales, experimental, se asemejan a los patrones competitivos observados en el arrecife como parte de su proceso natural de desarrollo.

5. Reconocer a través de métodos gráficos y numéricos exploratorios, las relaciones entre agresividad relativa de una especie, tamaño del pólipo, forma de crecimiento, y grupo taxonómico al que pertenece (familia y suborden). Estas relaciones, ayudan a determinar si existen características morfológicas o taxonómicas que permitan predecir el carácter

agresivo de una especie dentro de la zona de estudio.

6. Analizar gráficamente la relación que existe entre el orden de agresividad de diferentes especies y su cobertura relativa dentro del arrecife. Este análisis contribuye a determinar el papel de la competencia (en forma de agresión) sobre la estructura coralina dentro del arrecife.

7. Confrontar el patrón de comportamiento agresivo de las especies del arrecife La Blanquilla, con los patrones de comportamiento agresivo descritos por otros autores en arrecifes de Jamaica y las Bermudas. Esta comparación permite establecer hasta que punto es válido hacer generalizaciones respecto a la agresividad de diferentes especies de escleractinios en distintas localidades.

REVISION DE LA LITERATURA

II.1. Introducción.

El espacio aprovechable dentro de un arrecife es un recurso limitado por el cual los corales compiten activamente (Bak, 1975; Connell, 1976). En sentido general, la competencia tiene lugar cuando un número de organismos (de la misma o diferente especie) utilizan recursos comunes cuya disponibilidad es escasa; o, si los recursos no se encuentran limitados, la competencia ocurre cuando las especies se dañan entre sí en la búsqueda de los mismos (Birch, 1957). En los escleractinios hermatípicos, la competencia ocurre para capturar zooplancton como alimento, y para proveer luz para las algas simbióticas propias de estos organismos (Goreau, 1959; Bak, 1975; Connell, 1976; Glynn, 1976).

La competencia por espacio entre corales escleractinios, actúa como una fuerza selectiva que ha resultado en la evolución de diversas estrategias competitivas. Es a través de estas estrategias, que organismos bentónicos, tales como los corales, mantienen y/o extienden el espacio en que habitan (Dayton, 1971; Jackson, 1977).

Las estrategias competitivas pueden ser clasificadas en las categorías de : (a) sobrecrecimiento, (b) adaptabilidad diferencial a condiciones ambientales, (c) secreción de aleloquímicos, y (d) agresión activa. Las primeras tres categorías son discutidas brevemente a continuación. La última categoría es discutida más ampliamente por ser el tema principal de esta tesis.

II.2. Estrategias competitivas.

II.2.1. Sobrecrecimiento.

En su forma más simple, la competencia espacial entre escleractinios se resuelve a través de defensas generalizadas, como un aumento en el tamaño colonial. Este incremento de tamaño compensa la existencia de áreas muertas, que de otra manera tendrían un efecto letal para la colonia (Ohlhorst, 1984; Jackson, 1977; Sheppard, 1981). Por otro lado, mediante diferencias en el ritmo de crecimiento, ciertas especies son capaces de crecer por encima de otras, disminuyendo el acceso de luz y nutrientes a las especies de crecimiento más lento, causando eventualmente su muerte (Connell, 1973; Richardson et al., 1979; Sheppard, 1980b, 1981).

II.2.2. Adaptabilidad diferencial a condiciones ambientales.

La capacidad de adaptación de cada especie a diversas condiciones ambientales, puede considerarse como una importante estrategia en contra de la dominancia competitiva de otras especies. Dentro de dicha estrategia se pueden incluir: (a) la adaptación a ambientes inestables a través de la regulación de tasas de crecimiento y reproducción; (b) la capacidad de soportar destrucción mecánica, con su consecuente capacidad de regeneración o resistencia a la contracción de enfermedades; (c)

la capacidad de repeler sedimento; y (d) la capacidad para soportar condiciones ambientales hostiles, como desecación o presencia de depredadores (Connell, 1973; Porter, 1974; Jackson, 1977; Bak y Cuiens, 1981).

II.2.3. Secreción de aleloquímicos.

La liberación de sustancias tóxicas o aleloquímicos en el agua, por organismos sésiles como los escleractinios, constituye un importante mecanismo de defensa ante depredación y competencia (Burkholder, 1973; Jackson and Buss, 1975; Jackson, 1977; Bakus, 1981; Rinkevich y Loya, 1983). La secreción de aleloquímicos, frecuentemente en muy bajas concentraciones, inhibe el crecimiento de otros organismos (Hildemann, Raison, Cheung, Hull, Akaka, y Dkamoto, 1977). Sin embargo, los estudios realizados hasta el momento en torno al efecto de aleloquímicos, no han establecido la importancia relativa de esta estrategia en la formación de interacciones competitivas, o en el control de la estructura comunitaria.

II.2.4. Agresión

* La agresión es un mecanismo competitivo de interferencia directa, que resulta en el daño tisular del organismo agredido, y eventualmente puede provocar su muerte (Porter, 1974). Se trata de una estrategia desarrollada para contrarrestar los efectos de los mecanismos de competencia anteriormente mencionados. La agresión se realiza por medio de órganos competitivos

especializados, o a través de digestión extracelentérica, mediante la extrusión de filamentos mesentéricos.

El desarrollo de órganos especializados se descubrió primeramente en Actiniarios. Francis (1973) fue el primero en notar que cuando dos anémonas genotípicamente diferentes entran en contacto, se desarrollan unas protuberancias con un patrón cnidocítico particular, llamadas *acrorhagi*, que provocan la retracción de una de las anémonas. Posteriormente, Williams (1975) y Purcell (1977), observaron que los tentáculos de captura de algunos actiniarios, comunmente considerados como órganos de función alimenticia, también participaban en la competencia por espacio.

En 1977 Den Hartog observó la formación de tentáculos muy largos (1 a 10 cm) en corales escleractinios. Dichos tentáculos funcionaban como órganos de defensa que les conferían protección cuando estaban siendo dominados competitivamente a través de otras estrategias (Den Hartog, 1977). A estos tentáculos, cuya función inicial se consideró puramente alimenticia, se les ha dado el nombre de tentáculos barrenadores por su característico movimiento ondulante (Lewis y Price, 1975). A partir de entonces, ha habido varios estudios acerca de su efecto competitivo a nivel interespecífico (Richardson et al., 1979; Wellington, 1980; Lang, 1980; Chornesky, 1983; Chornesky y Williams, 1983; Ates, 1989) y a nivel intraespecífico (Hidaka y Yamazato, 1984).

Exclusivo de los escleractinios es un mecanismo competitivo de agresión que consiste en la digestión extracelentérica del tejido coralino mediante la extrusión de filamentos mesentéricos

(Lang, 1970, 1973). Las primeras observaciones al respecto fueron realizadas por Gravier (1910), quien reportó que porciones de colonias pertenecientes a los generos de *Favia* y *Cyphastraea*, estaban muertas en la zona de contacto con una colonia adyacente de *Hydnophora*. También, observó algunos pólipos muertos de una colonia de *Porites* en una banda de algunos milímetros alrededor de una colonia de *Pavona*.

Posteriormente, Catala (1964) notó que la interacción entre dos corales de los generos *Trachyphyllia* y *Cynarina* resultaba en la muerte de ambos, lo que interpretó como "canibalismo reciproco" debido a la sobrepoblación dentro de sus acuarios. La digestión extracelentérica fue reportada formalmente como estrategia competitiva por Lang en 1970, iniciandose de esta manera una serie de investigaciones acerca de la frecuencia con que sucede, su utilidad como herramienta taxonómica, y su efecto sobre la estructura de la comunidad coralina.

Lang (1970, 1973) describió un orden jerárquico lineal de dominancia agresiva entre 50 especies de corales escleractinios de Jamaica, basado en la capacidad de digestión extracelentérica de cada especie mediante la extrusión de filamentos mesentéricos. La extrusión de dichos filamentos había sido reconocida con anterioridad, pero solamente se había asociado con actividades alimenticias y reacciones ante disturbios o tensiones físicas sobre los corales (Duerden 1902; Carpenter, 1910; Yonge, 1930; Goreau, Goreau, y Yonge, 1971). Lang reportó la jerarquía como inflexible e independiente del estado fisiológico o la edad de los corales interactuantes. Por otra parte, Logan (1984) analizó las habilidades competitivas de los escleractinios de las

Bermudas, y concluyó que el orden de las capacidades agresivas de los corales no es inflexible, y no necesariamente obedece a una jerarquía lineal, pues distintas especies de corales pueden tener capacidades agresivas semejantes. Estudios análogos, en torno al orden de las habilidades competitivas de los escleractinios a través de digestión extracelentérica, también se han llevado a cabo en arrecifes del archipiélago de Chagos en el Océano Índico (Sheppard, 1979), en arrecifes de Hong Kong (Cope, 1981), y de Tailandia (Yamazato y Yeemin, 1986).

Lang también orientó sus estudios de agresividad hacia el campo taxonómico, considerando a la agresión entre especies como un criterio para poder diferenciarlas. Además, rastreó las diferencias hasta niveles de incompatibilidad serológica del moco coralino, y supuso que representaban diferencias genéticas entre los corales (Lang, 1969, 1971). Esta idea añadió una interpretación novedosa a la controversia en torno a la delimitación interespecífica dada por la variabilidad esquelética de los corales, y fue retomada por Potts (1978) para diferenciar dos especies de *Acropora*. Por otro lado Dustan (1975) y Potts (1976) demostraron que algunas especies presentan reacciones de agresión intraespecíficas, por lo que el carácter de agresividad no sólo se utilizó para diferenciar distintas especies, sino también para identificar diferentes formas fenotípicas dentro de una misma especie a nivel poblacional.

A partir de los años setenta, se han llevado a cabo una serie de investigaciones encaminadas a clarificar el significado ecológico de la agresión (Lang, 1973; Porter, 1974; Richardson et

al., 1979; Sheppard, 1979, 1981, 1982, 1985; Bradbury y Young, 1981, 1983; Bak et al., 1982; Rinkevich y Loya, 1985), sin embargo todavía no existe un acuerdo al respecto. Sheppard (1980a, b) afirma que la competencia dentro de una zona arrecifal resulta en un aumento de la estabilidad de la misma, y de acuerdo a Thomason y Brown (1986) dicha estabilidad aparentemente resulta del establecimiento de un balance entre la eficiencia agresiva y otras estrategias competitivas. Wellington (1980), Bak et al. (1982), y Chornesky (1983) han reportado que el contacto con filamentos mesentéricos de otros corales, puede estimular la formación de tentáculos barrenadores en ciertas especies, contrarrestando el efecto agresivo de la especie supuestamente dominante. En el Caribe, Richardson et al. (1979) demostraron que los tentáculos barrenadores extendidos por *Montastrea cavernosa* dañaron a *Montastrea annularis*, que es dominante en términos de digestión por filamentos mesentéricos.

II.3. Conclusiones.

Cuando menos cuatro mecanismos fisiológicos pueden estar involucrados en la competencia interespecífica entre corales escleractinios. El desarrollo evolutivo de diferentes estrategias competitivas, demuestra la importancia de la competencia por espacio en la biología de los corales escleractinios. Cada estrategia puede dirigir la formación de cierta jerarquía u orden de dominancia competitiva entre los corales. La combinación de las diversas estrategias, sin embargo, resulta en jerarquías complejas y un tanto impredecibles, que pueden modificar

profundamente la organización de la comunidad coralina (Richardson, et al., 1979; Sheppard, 1981; Bak et al., 1982.)

El efecto de cada estrategia competitiva varia según las especies involucradas y el tiempo de contacto entre ellas (Richardson et al., 1979; Sheppard, 1981; Bak et al., 1982; Ates, 1989). Independientemente de la estrategia utilizada, los patrones de habilidad competitiva entre escleractinios determinan distintas características de las comunidades coralinas, tales como: (a) la organización de la comunidad a través del mantenimiento de la diversidad (Bak et al., 1982), (b) la creación y mantenimiento de zonas dentro de un arrecife (Sheppard, 1980a), (c) el mantenimiento de una continua reorganización del espacio utilizable por diversos organismos bentónicos (Sheppard, 1985), y por último bajo una variedad de condiciones, (d) la distribución y abundancia de diferentes especies de corales dentro de un sistema arrecifal (Lang, 1970, 1973; Sheppard, 1980b; Bak et al., 1982).

El significado ecológico de los patrones de habilidad competitiva en corales escleractinios, se centra tanto en la utilización de espacio disponible en el arrecife, como en la canalización de energía al proceso. El gasto energético invertido en el desarrollo de diferentes estrategias competitivas puede afectar procesos importantes en la biología de los individuos interactuantes, disminuyendo por ejemplo, sus tasas de crecimiento y reproducción (Rinkevich y Loya, 1985).

AREA DE ESTUDIO

III.1. Introducción.

El presente estudio se llevó a cabo en el arrecife La Blanquilla, Veracruz. La Blanquilla forma parte de un conjunto de arrecifes coralinos localizados en la mitad interior de la plataforma continental, frente a la costa del puerto de Veracruz y punta Antón Lizardo (Figura 1). El arrecife fue declarado zona de refugio para la protección de flora y fauna marina en 1975 ("Acuerdo que establece," 1975). El estudio de las comunidades de la zona es necesario para poder establecer un programa de protección ambiental adecuado.

Ya que las aguas que rodean al arrecife la Blanquilla incrementan su turbiedad periódicamente por efecto del aporte de sedimentos fluviales en la temporada de lluvias (IUCN, 1984), el estudio del potencial competitivo de las especies resulta significativo. Esto es, porque en aguas turbias los rangos batimétricos de los corales se pueden reducir notablemente, resultando en una distribución de especies con un alto sobrelapamiento espacial que incrementaría la competencia por luz (Glynn, 1976).

III.2. Localización del area de estudio.

El arrecife La Blanquilla se encuentra situado en el Golfo de México, a 1.8 millas náuticas (3.3 km) al noreste del rompeolas del puerto de Veracruz. Sus coordenadas geográficas son

19° 13'35" latitud norte, y 96° 05'54" longitud oeste (Figura 1).

III.3. Antecedentes del area.

Heilprin (1890) fue el primero que hizo mención del arrecife, y presentó una descripción de las principales especies de corales escleractinios del lugar. La comunidad coralina fue posteriormente estudiada por Villalobos (1971) quien citó 16 especies de escleractinios. Kuhlmann (1975) citó 17 especies de corales para los arrecifes frente a Veracruz, incluyendo a La Blanquilla.

Fandiño (1977) fue el primero en realizar estudios ecológicos de la comunidad coralina de La Blanquilla, reportando un total de 26 especies de corales escleractinios. En 1984 se publicó un reporte en el que se revisa la diversidad coralina, situación legal, valor económico y manejo del arrecife (IUCN, 1984). Posteriormente, Petroleos Mexicanos y la Secretaría de Marina (PEMEX-Secretaría de Marina, 1987a, b) prepararon un reporte en torno al Sistema Arrecifal de Veracruz, en el que se incluye una compilación bibliográfica de los estudios realizados en la zona, un marco de referencia ambiental de las condiciones del lugar, y una evaluación cualitativa y cuantitativa de los corales escleractinios de La Blanquilla y otros arrecifes. Finalmente, Bravo y Camacho (1989) realizaron una evaluación ecológica de la comunidad de escleractinios del arrecife, en términos de abundancia, cobertura, distribución, y diversidad específica. Bravo y Camacho (1989) reportan un total de 27

especies de corales escleractinios en la zona.

El arrecife se ha caracterizado en cuanto a topografía (Emery, 1963), características hidrográficas y fisicoquímicas de las aguas que lo rodean (De la Lanza, 1965a, b), flora marina (Díaz, 1966; Lot, 1968), y diversas clases de fauna marina: plancton (Vega y Arenas, 1965; Arenas, 1966), apendicularios (Flores, 1974), esponjas (Green, 1968, 1977), equinodermos (Tommasi, 1966), y peces (Reséndez, 1971).

III.4. Descripción del arrecife.

El arrecife La Blanquilla es, en general, similar a los demás arrecifes del sistema. Tiene una forma ovalada irregular, y su eje mayor está orientado en sentido noroeste-sureste. La barrera arrecifal delimita una área de 668,680 m² (Villalobos, 1971).

De acuerdo con la clasificación de Wells (1957) y Schuhmacher (1978), La Blanquilla es un arrecife tipo plataforma, es decir, una formación de aguas someras, probablemente formada por el crecimiento continuo del arrecife sobre sus propios restos hasta llegar a la superficie (Heilprin, 1890). Presenta una depresión central, cuya profundidad oscila entre 0.3 m y 1.75 m, rodeada casi en su totalidad por una barrera de rocas emergidas que se interrumpe en dos porciones: al suroeste del arrecife por un canal de 600 m de ancho, y al sureste por otro canal de aproximadamente 140 m (Green, 1968). En el extremo sureste del arrecife se encuentra una elevación formada por material

coralígeno en diversos grados de desintegración, denominada El Peyote. Esta elevación se encuentra cubierta por una incipiente vegetación de halófitas terrestres. En el lado occidental del arrecife se encuentran dos faros, separados entre sí unos 745 m (Green, 1968) (Figura 2).

La plataforma arrecifal y la depresión central se encuentran, en buena parte, ocupadas por arena de origen coralino y restos de moluscos. En estas zonas es común observar parches de algas como *Dictyota bartayresii*, *Padina sp.*, *Caulerpa racemosa*, y *Halimeda spp.* entre las más importantes, así como parches de *Thalassia testudinum*. En esta porción del arrecife la abundancia de escleractinios es insignificante en comparación con la de las algas; con un grado de cobertura total de $\approx 7\%$, están representados principalmente por *Diploria clivosa*, *D. strigosa*, *Porites astreoides*, *P. porites*, *Siderastrea siderea* y *S. radians* (Kuhlman, 1975; IUCN, 1984; PEMEX-Secretaría de Marina, 1987b; Bravo y Camacho, 1989).

Las pendientes arrecifales se caracterizan por tener una comunidad coralina abundante y diversa (Fanditto, 1977). La cresta arrecifal tiene pocos corales hermatípicos pero abundantes zooantarios (IUCN, 1984). El talud de barlovento (talud este) es el talud más diverso, incluye muchas colonias grandes de *Montastrea annularis* y *M. cavernosa*, y colonias de *Acropora palmata*, *D. clivosa*, *D. strigosa*, *S. siderea* y *Colpophyllia natans*. El talud de sotavento es más inclinado y sostiene una comunidad coralina menos diversa (Bravo y Camacho, 1989).

El número de especies reportadas para la zona, resulta pobre si se compara con el número de especies reportadas para algunos

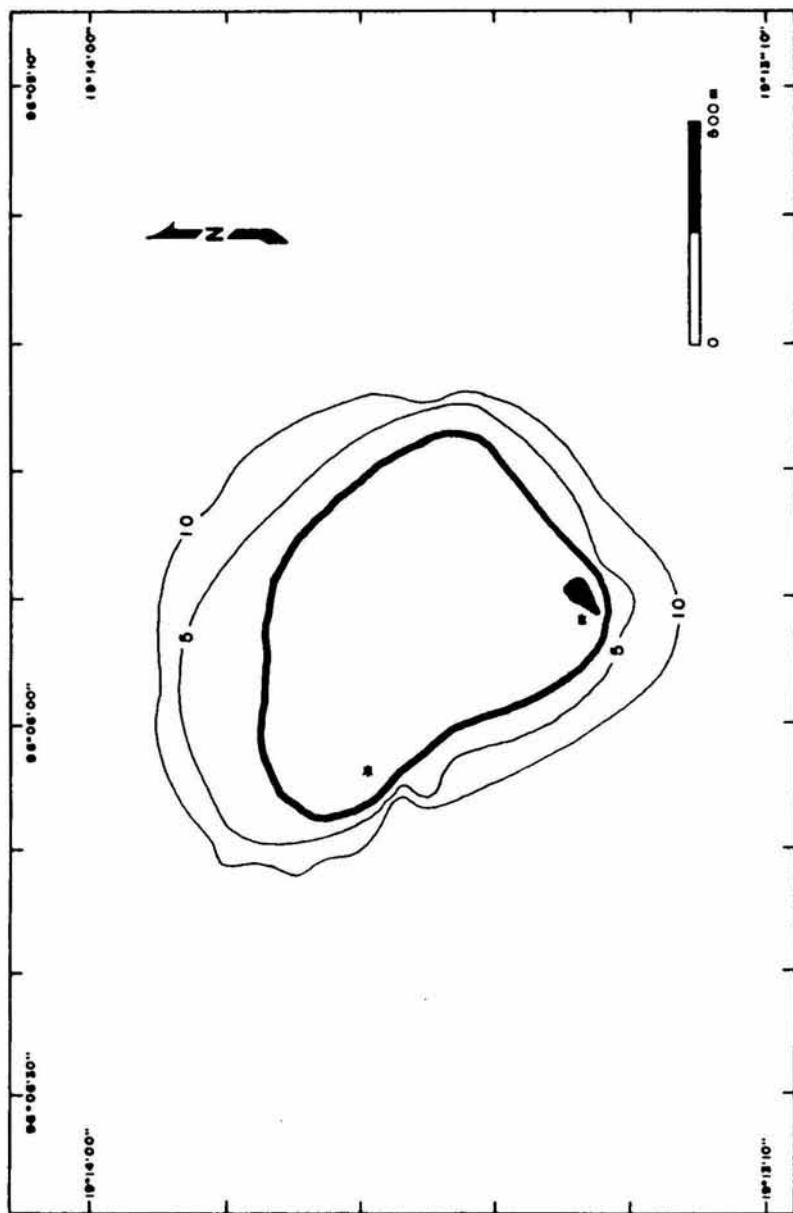


Figura 2. Mapa del arrecife La Blanquilla, Veracruz. La línea más gruesa representa el borde del arrecife. Las estrellas (N) representan los dos faros situados en el arrecife. Curvas batimétricas en metros.

arrecifes del Caribe: 38 para Puerto Morelos, Quintana Roo, México (Castañares y Soto, 1982), 42 para Belice (Cairns, 1982), 45 para Curacao (Lang, 1970), y 69 para Jamaica (Goreau y Wells, 1967). Esta diferencia probablemente se debe a que, por la falta de influencia de la corriente cálida del Golfo en esta zona (Kuhlmann, 1975) y por la incidencia de vientos fríos del norte, la temperatura mínima de invierno rebasa el límite inferior para un crecimiento arrecifal vigoroso (22°C) (IUCN, 1984). Además, los afluentes de agua dulce y sedimento continental de la zona parecen reducir el crecimiento coralino (IUCN, 1984).

III.5. Régimen climático, características hidrográficas.

La estación meteorológica más cercana al arrecife, localizada en el puerto de Veracruz, indica que el clima de la zona es tropical subhúmedo con lluvias predominantes en verano, y temperatura media anual mayor a los 18°C (clasificación de Köppen modificada por García (1977).

La temperatura media anual del agua es de 26.1°C, con una máxima de 33°C y una mínima de 16°C (Secretaría de Marina, 1978). La temperatura en superficie varía de 24 a 29.5°C, y en el nivel de los 10 m de 23.8 a 26.3°C (Green, 1968). Durante la época de Nortes, que va de los meses de septiembre a abril, los vientos desplazan aguas templadas en sentido noroeste-sureste que bañan el arrecife, descendiendo la temperatura del agua (Arenas, 1966).

La salinidad media anual es de 34.5 ‰, con una máxima de 39.3 ‰, y una mínima de 18.2 ‰. (Secretaría de Marina, 1978). La salinidad en superficie varía de 35.9 a 36.6 ‰, y en el nivel de

los 10 m de 36.5 a 36.8 ‰. (Green, 1968), pudiendo descender hasta 32 ‰. en la depresión central (IUCN, 1984). La salinidad desciende principalmente durante el período de lluvias, que va de mayo a agosto, cuando dominan los vientos del este. La precipitación máxima tiene lugar durante los meses de junio y julio (Arenas, 1966; Secretaría de Recursos Hidráulicos, 1970). Los vientos del este alteran la columna de agua y producen un ascenso de nutrientes hacia la plataforma arrecifal (Arenas, 1966).

La concentración de oxígeno disuelto en superficie varía de 4.6 a 5.6 ml/l, y en el nivel de los 10 m de 4.73 a 5.54 ml/l. No obstante las variaciones causadas por vientos estacionales y lluvia, el agua es relativamente homogénea en lo que respecta a oxígeno disuelto (Green, 1968). La claridad del agua varía estacionalmente de 1.5 m, o menos, en la temporada de lluvias, hasta 15 m de visibilidad en la época de secas (IUCN, 1984).

MATERIAL Y METODOS

IV.1. Introducción.

La presente investigación se llevó a cabo entre febrero de 1987 y agosto de 1988, a través de muestreos bimensuales.

El trabajo experimental permitió examinar las interacciones agresivas entre 15 de las 27 especies de corales escleractinios reportadas en La Blanquilla (Bravo y Camacho, 1989) (Tabla 1). Se trabajó con estas especies puesto que se encontraron con mayor frecuencia en las inmersiones realizadas durante el periodo experimental.

Con el fin de cubrir los objetivos planteados, el estudio se dividió en tres aspectos fundamentales:

1. Observaciones de acuario.
2. Observaciones de campo.
3. Metodología estadística.

IV.2. Observaciones de acuario.

Fragmentos de diferentes especies de corales fueron separados cuidadosamente de colonias más grandes, con ayuda de cincel y martillo. Se procuró que todos los fragmentos midieran más de 7 cm, ya que Hildemann, Linthicum y Vann (1975) han señalado que fragmentos más chicos mueren por efecto de la manipulación experimental. Los fragmentos se colectaron en la plataforma arrecifal, y en los taludes norte, sur, y oeste, a profundidades de 4 a 10 m. Las colectas se restringieron a este

Tabla 1. Lista de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla, Veracruz.

- | | |
|---------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>Stephanocoenia michelinii</i> * | 15. <i>Colpophyllia natans</i> * |
| 2. <i>Madracis decactis</i> * | 16. <i>Diploria clivosa</i> * |
| 3. <i>Acropora cervicornis</i> | 17. <i>Diploria strigosa</i> * |
| 4. <i>Acropora palmata</i> | 18. <i>Favia conferta</i> |
| 5. <i>Agaricia agaricites</i> * | 19. <i>Montastrea annularis</i> * |
| 6. <i>Agaricia fragilis</i> | 20. <i>Montastrea cavernosa</i> * |
| 7. <i>Agaricia lamarcki</i> * | 21. <i>Oculina diffusa</i> * |
| 8. <i>Leptoseris cucullata</i> * | 22. <i>Oculina valenciennesi</i> |
| 9. <i>Siderastrea radians</i> | 23. <i>Mussa angulosa</i> * |
| 10. <i>Siderastrea siderea</i> * | 24. <i>Mycetophyllia lamarckiana</i> |
| 11. <i>Porites porites</i> | 25. <i>Scolymia cubensis</i> |
| 12. <i>Porites astreoides</i> * | 26. <i>Scolymia lacera</i> |
| 13. <i>Porites branneri</i> | 27. <i>Astrangia solitaria</i> |
| 14. <i>Colpophyllia natans</i> * | |

Las especies marcadas con un asterisco corresponden a las especies incluidas en el presente estudio.

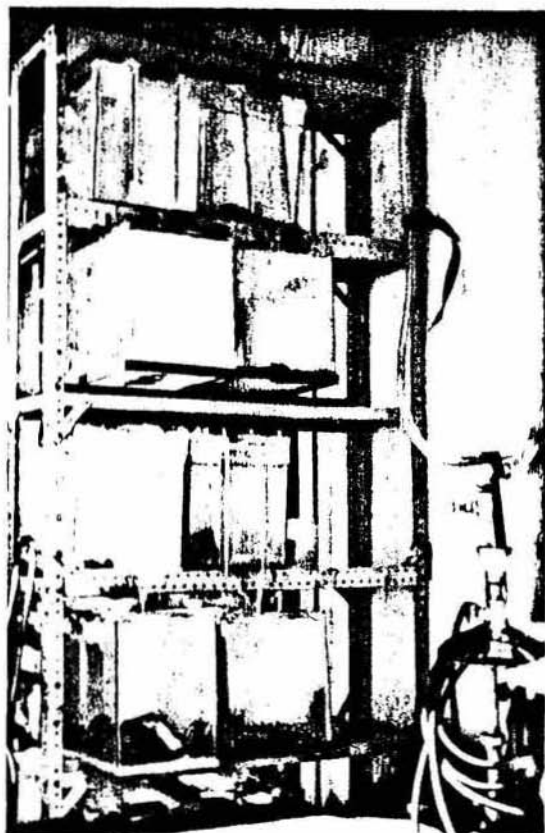
Nota. Lista referida en: *Contribución al conocimiento sobre la estructura de la comunidad de corales Scleractinios en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, México* (pp.23 - 25), Bravo, R.J. y Camacho, R.J., 1989, Tesis profesional. ENEP Iztacala, UNAM. México.

rango batimétrico para reducir las variaciones debido a diferencias en condiciones de iluminación y sedimentación; además, este rango batimétrico se reporta como el óptimo para el crecimiento de corales escleractinios en la zona de estudio (Bravo y Camacho, 1989). Las colectas en la plataforma se realizaron utilizando equipo de buceo libre, mientras que para las colectas en los taludes arrecifales se utilizó equipo de buceo autónomo (SCUBA). La zona y profundidad de colecta se registraba en una tabla de acrílico.

Los fragmentos colectados se colocaban en bolsas de plástico individuales, y eran trasladados al puerto de Veracruz a acuarios de 51 cm de largo, 29 cm de alto y 26 cm de ancho, con capacidad para 40 lt; cuidando que durante el transporte los corales no sufrieran sobrecalentamiento, desecación u otros daños. Los acuarios contenían agua de mar obtenida en el rompeolas del puerto, en donde se desarrolla una comunidad arrecifal denominada arrecife de Hornos. Los acuarios se mantuvieron bajo un sistema de agua en continua recirculación, mediante un diseño en cascada propicio para oxigenar el agua (Fotografía 1). El agua era completamente renovada cada dos o tres días, para proporcionar óptimas condiciones a los corales, y propiciar la mayor semejanza a la situación ambiental encontrada en el arrecife.

La temperatura y salinidad del agua, fueron registradas constantemente con un termómetro de mercurio (-35 °C a 50 °C), y un hidrómetro, manteniéndose entre 20 y 30 °C, y 32 y 34 ppm.

Una vez en los acuarios, los fragmentos de corales se colocaban a unos 15 cm unos de otros, durante 24 hs. Al final de este periodo de tiempo se asumía que los corales ya estaban



Fotografía 1. Sistema de recirculación de agua empleado para la observación de interacciones agresivas en acuarios.

aclimatados a las condiciones de acuario, como lo sugiere el que ya habían extendido sus tentáculos, o se mostraban con los tejidos hinchados, y respondían contrayéndose activamente cuando se estimulaban localmente con una varilla de vidrio.

Después del período de aclimatación, fragmentos de diferentes especies se colocaban en contacto directo formando pares. De acuerdo a Lang (1970), los actos agresivos son estimulados solamente por contacto físico entre pólipos de distintas especies. Cada par se trató de realizar entre fragmentos de aproximadamente el mismo tamaño y de la misma zona de colecta, sin embargo, esto no fue siempre posible debido a la escasez de algunas especies en ciertas zonas. El contacto entre dos especies diferentes se llevó a cabo cuando menos dos veces, y en algunos casos hasta 16 veces.

Los pares de corales se revisaban cada dos o tres horas, con el fin de observar el patrón conductual de cada especie. Dicho patrón se estableció en base a los siguientes criterios:

1. Tipo de interacción resultante entre cada par de especies. A este respecto se definieron tres tipos de interacciones: (a) Agresión unilateral, establecida cuando una sola de las dos especies interactuantes mostraba signos evidentes de haber sido dañada por la otra; (b) Agresión bilateral, registrada cuando los dos fragmentos coralinos en un par presentaban daños significativos en la zona de contacto entre sí; y (c) Neutralidad o indiferencia, establecida en aquellos casos en los que no se observaba daño aparente en ninguno de los corales involucrados, en un lapso de máximo 192 horas. El daño en los casos de agresión unilateral y bilateral, se evidenciaba como

necrosis o eliminación completa del tejido en la zona de contacto entre los fragmentos.

2. Mecanismos de agresión o evasión utilizados en cada interacción.

3. Horario de actividad, definido como extensión tentacular y extrusión de filamentos mesentéricos.

Por otra parte, en base a los resultados de cada interacción, y al número de especies subordinadas, se describió una ordenación de dominancia agresiva de acuario entre las 15 especies manejadas en este estudio (Tabla 1). También se hicieron algunas interacciones con otras dos especies: *Mycetophyllia lamarckiana* y *Scolymia lacera*, sin embargo, estas especies no se incluyeron en la ordenación, porque como solo se encontraron ocasionalmente durante las colectas, no fue posible realizar suficientes interacciones con ellas. Bravo y Camacho (1989) han reportado que la abundancia de estas especies en el arrecife es muy baja.

Como control experimental, se colocaron fragmentos de cada especie de coral en los acuarios, bajo las mismas condiciones ambientales, separados entre sí aproximadamente 10 cm. Lo anterior fue con la finalidad de observar si los resultados obtenidos eran efecto del transporte a los acuarios per se.

Los corales se mantenían en los acuarios por un periodo de máximo 15 días, y eran removidos si presentaban signos de tensión, como producción excesiva de moco o decoloración general, o hasta que una de las dos especies involucradas mostraba signos de haber sido agredida por la otra. Si el coral dominante se

encontraba sano (i.e. no se le notaban signos de tensión y respondía contrayéndose activamente ante un estímulo focal) una vez determinada la dirección de agresión, éste no era removido del acuario, si no que se dejaba en el acuario separado de otros fragmentos durante 48 hs, al cabo de las cuales era utilizado en un nuevo encuentro interespecífico. Los fragmentos no eran reutilizados más de dos veces, y cada contacto interespecífico se realizaba en diferentes áreas del fragmento.

Una vez removidos los corales de los acuarios, se etiquetaron, secaron, y transportaron en bolsas de plástico al Museo de Zoología de la ENEP Iztacala, UNAM. Todos los corales se lavaron con agua dulce a chorro con la finalidad de limpiar de tejidos los exoesqueletos. Una vez limpios se blanquearon con una solución comercial de hipoclorito de sodio al 10 %. Los organismos colectados se determinaron a nivel de especie con la ayuda de las claves y descripciones de Smith (1971), Wells (1973), Cairns (1982), Castañares (1978), Castañares y Soto (1982), y Carricart (1985).

De cada fragmento de coral se registró la forma de crecimiento, y se tomaron al azar 20 mediciones del diámetro máximo de los cálices o coralitas, de una pared de la teca a la pared más lejana. Estas medidas se tomaron en el caso de fragmentos de colonias cerioides, dendroides, faceloides y plocoides. En fragmentos de colonias meandroides se tomaron medidas del ancho de los valles, de colina a colina. Todas las medidas se tomaron con un vernier.

Los especímenes colectados se encuentran en el Museo de Zoología de la ENEP Iztacala, UNAM, formando parte de la

colección de invertebrados marinos.

IV.3. Observaciones de campo.

Las observaciones de campo se manejaron desde dos puntos de vista diferentes: (a) bajo un sistema de diseño experimental, que consistió en la formación de pares experimentales dentro del arrecife, similares a los descritos en la sección anterior; y (b) bajo la observación directa de las interacciones naturales que se dan dentro del arrecife. Ambas modalidades son explicadas a continuación.

IV.3.1. Interacciones agresivas en poblaciones coralinas experimentales:

Fragmentos de corales de diferentes especies se colectaron, con ayuda de cincel y martillo, en la plataforma arrecifal y en los taludes norte, oeste, y este a profundidades de cuatro a nueve metros. En cada sitio de colecta, los fragmentos se unieron en pares, utilizando trozos de alambre de cobre ahulado de aproximadamente 40 cm de largo. Las uniones se realizaron de tal manera que el tejido vivo entre ambos fragmentos estuviera en contacto. Todos los pares se identificaron con una etiqueta de acrílico numerada fija al cable (Fotografía 2).

Cada par de fragmentos, se revisaba después de uno, dos u ocho días en busca de respuestas agresivas entre las especies involucradas. Se consideró que al cabo de estos periodos ya se



Fotografía 2. Forma de unión de los pares experimentales de campo. Barra escala $\cong 3$ cm.

podía determinar la dirección de dominancia, pues, de acuerdo a Lang (1970) las respuestas agresivas se pueden evidenciar en un periodo de 0.5 a 12 horas después de haberse iniciado el contacto interespecífico. La dirección de dominancia en cada par, se determinaba cuando ocurría necrosis o eliminación del tejido en la zona de contacto en uno o ambos fragmentos, tal como se explicó en la sección anterior. El resultado de cada interacción se registraba, junto con la forma de crecimiento de cada coral, en una tabla de acrílico. En todos los casos se verificaba que la zona del coral que no estuviera en contacto con la otra especie, se encontrara sana.

Se estableció una ordenación de dominancia agresiva de campo entre las 15 especies de escleractinios referidas en la Tabla 1. También se formaron algunos pares con organismos de las siguientes especies: *Acropora cervicornis*, *A. palmata*, *Siderastrea radians*, *Porites branneri*, y *P. porites*, sin embargo, estos organismos no se incluyeron en la ordenación, porque no se pudieron formar suficientes pares con todas las demás especies.

Como control experimental, se colocaron fragmentos de cada especie de coral en la misma área general en la que se encontraban los pares. Lo anterior fue con la finalidad de observar si el corte o cambio de posición dentro del arrecife, provocaba por sí mismo una respuesta letal en los organismos.

Una vez determinada la dirección de agresión, los fragmentos fueron trasladados, secos y debidamente etiquetados, al Museo de Zoología de la ENEP Iztacala. En el laboratorio se lavaron, blanquearon, y determinaron a nivel de especie. Los especímenes colectados forman parte de la colección de invertebrados marinos.

Se estableció una comparación cualitativa entre las ordenaciones de dominancia agresiva de acuario y campo.

IV.3.2. Interacciones agresivas en poblaciones coralinas naturales:

A lo largo de las inmersiones efectuadas para la colecta de organismos experimentales, se hicieron observaciones directas en busca de indicaciones de la existencia de interacciones agresivas naturales. Las especies que parecían haber sido dañadas por un vecino, se consideraron como subordinadas. La dirección de agresión se pudo establecer por que en las colonias subordinadas se hace evidente un margen muerto (i.e. coralitos sin tejido), paralelo a la línea de contacto con la otra especie (Sheppard, 1979). Todas las observaciones se registraron en una tabla de acrílico.

En base a las interacciones observadas, se delineó una ordenación de dominancia agresiva preliminar entre las especies involucradas. Una vez descrita esta ordenación, se estableció una comparación cualitativa con las ordenaciones descritas con los resultados de las interacciones experimentales.

La mayoría de los corales observados se determinaron a simple vista dentro del mismo arrecife. En los casos en los que había duda acerca de la especie en cuestión, se cortaba un fragmento pequeño, y posteriormente era determinado con la ayuda de las claves y descripciones de corales mencionadas con anterioridad.

IV.4. Metodología estadística.

Con el propósito de contar con una medida cuantitativa que representara las capacidades agresivas de cada especie, se calculó un valor referido como *agresividad relativa*, para cada una de ellas. Este valor, se definió en base a la posición de cada especie dentro de las ordenaciones de dominancia agresiva descritas a partir de las observaciones experimentales. Para su cálculo, se asignó arbitrariamente un valor de 10 a la especie que contenía el mayor número de especies subordinadas; y los valores de agresividad relativa de las demás especies, se obtuvieron proporcionalmente de acuerdo al número de especies subordinadas correspondiente.

Los datos de agresividad relativa de cada especie, y su relación con otras variables (e.g. forma de crecimiento y cobertura relativa), se analizaron básicamente a través de métodos gráficos. Estos métodos son una de las herramientas más poderosas dentro de la estadística, y permiten visualizar fácilmente el comportamiento de los datos (Curts, Alcántar y Chiappa, 1987). La representación gráfica de los datos facilitó, a su vez, la elección de métodos numéricos más complejos que permitieron completar el análisis de datos. El procesamiento cuantitativo de los datos se realizó, de acuerdo a cada uno de los objetivos planteados, en el siguiente orden:

1. Se graficaron los valores de agresividad relativa obtenidos para todas las especies bajo condiciones de acuario, versus los valores obtenidos bajo condiciones experimentales de

campo. En función del comportamiento gráfico de los datos, se aplicó un análisis de regresión lineal entre ambas variables, para establecer si la magnitud de variación en una variable resultaba en una variación similar en la otra. Lo anterior fue con la finalidad de investigar si el transporte y mantenimiento de los corales en un ambiente artificial (i.e. acuarios) modifica significativamente su capacidad agresiva. La bondad de ajuste del modelo de regresión lineal aplicado a los datos, se confirmó a través del análisis gráfico de los residuos, tal como lo recomienda Curts (1984).

2. Para establecer la relación entre agresividad relativa y tamaño del pólipo de una especie, se consideraron las medidas del diámetro de cáliz y ancho de los valles de cada especie como medidas indirectas del tamaño de sus pólipos (Sheppard, 1981). Se realizó un análisis exploratorio de las medidas de cada especie a través de diagramas de tallo y hoja (Tukey, 1977; Curts, 1986). Lo anterior, permitió presentar simultáneamente los valores numéricos de cada lote de datos y su forma de distribución. En base a esta distribución, se eligió la mediana de cada bloque de datos como medida de centralización representativa. Se elaboraron gráficas de puntos con los datos de agresividad relativa y mediana del tamaño del pólipo de cada especie, con la finalidad de mostrar gráficamente la relación entre ambas variables.

Se elaboró un diagrama de cajas en paralelo (Tukey, 1977) para visualizar la variación de la agresividad relativa en función del tamaño del pólipo de las especies. Para esto, se elaboró un polígono de frecuencia de todas las medidas del tamaño

del pólipo de las 15 especies consideradas en el estudio, y en base a la distribución de los datos, se eligieron cuatro grupos que comprendían un determinado rango de medidas. Para la elaboración de los diagramas de caja, los valores de agresividad relativa de cada especie, se incluyeron en uno o más de estos grupos de acuerdo a las medidas del tamaño de sus pólipos.

3. La relación entre los valores de agresividad relativa de cada especie, y su forma de crecimiento, familia, y suborden correspondiente, se analizó visualmente mediante gráficas de puntos y diagramas de cajas en paralelo. La relación entre las capacidades agresivas de cada especie, y la familia y suborden al que pertenecen, también se exploró cualitativamente, substituyendo la posición de cada especie en las ordenaciones de dominancia agresiva por su familia y suborden respectivos.

4. Se elaboraron gráficas de puntos de los valores de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo de cada especie, codificadas de acuerdo a la forma de crecimiento, familia, y suborden respectivos. Estas gráficas, permitieron analizar los valores de agresividad relativa de cada especie en función de dos variables simultáneamente. Las gráficas se hicieron por pares de acuerdo a los valores de agresividad relativa obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario y campo, respectivamente.

5. El apoyo numérico de los resultados gráficos, se realizó mediante un análisis de tablas de dos vías a través de las medianas (Emerson y Hoaglin, 1983). Este análisis, permite conocer la contribución simultánea de dos factores, tales como el tamaño del pólipo y la forma de crecimiento, y el tamaño del

pólipo y el suborden de cada especie, sobre una variable respuesta, representada en este caso por la agresividad relativa de cada especie. Lo anterior supone un modelo aditivo que se puede referir de la siguiente manera:

$$Y_{ij} = \gamma + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{ij},$$

donde Y_{ij} corresponde a los valores de agresividad relativa referidos, γ corresponde a una constante que resulta del análisis, α_i corresponde a la contribución de uno de los factores sobre la agresividad, β_j representa la contribución del otro factor, y ϵ_{ij} corresponde a los residuos que indican la fluctuación al azar.

6. Se graficaron los valores de agresividad relativa de cada especie, con respecto a su valor correspondiente de cobertura relativa en los taludes arrecifales de la Blanquilla (Bravo y Camacho, 1989).

7. En base a las ordenaciones de dominancia agresiva propuestas por Lang, para los corales escleractinios de los arrecifes de Jamaica (Lang, 1970, 1973), y por Logan para los corales de las Bermudas (Logan, 1984), se calcularon los valores de agresividad relativa de cada especie de acuerdo al número de especies subordinadas, tal como se hizo para las especies manejadas en este estudio. Se elaboraron gráficas de puntos de los valores de agresividad relativa de cada especie, reportados por dos autores diferentes (e.g., Ferriz acuario -este estudio- vs. Lang), o por un mismo autor bajo distintas condiciones experimentales (e.g. Logan acuario vs. Logan campo); codificadas

de acuerdo a la familia y al suborden al que pertenece cada especie.

Dentro de cada una de las gráficas, se distinguieron cúmulos de datos, y se calculó la distancia geométrica entre los mismos. Para obtener la distancia geométrica entre cada par de cúmulos, se obtuvo la mediana de los datos que conformaban cada uno de los cúmulos, y se marcaron dentro del plano cartesiano de cada gráfica (MI (x_1, y_1) , MII (x_2, y_2)). La distancia entre las medianas (d), se calculó de acuerdo al teorema de Pitágoras bajo la siguiente fórmula:

$$d = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$$

La distancia geométrica se utilizó como una medida de referencia que permitió establecer comparaciones entre las gráficas. La similitud entre las distancias geométricas de los cúmulos entre gráficas, se evaluó, cualitativamente, determinando el cociente entre cada par de distancias; cuando el cociente resultaba cercano a uno, la distribución de los datos se consideraba similar. Lo anterior se realizó con la finalidad de explorar las diferencias o similitudes, que se suscitan entre las capacidades agresivas de los corales escleractinios de cada localidad.

El procesamiento cuantitativo de los datos se realizó con la ayuda de los siguientes programas de cómputo:

- SYSTAT. The system for statistics (Wilkinson, L., 1985).
- Statgraphics. Statistical graphics system 2.0 (Statistical graphics corporation, 1985).

RESULTADOS Y DISCUSION

V.1. Introducción.

En este capítulo se presentan, en primer lugar, los resultados y análisis de las interacciones de acuario, definiendo los tipos de interacciones, el comportamiento de los corales, y la ordenación de dominancia agresiva. En segundo lugar, se exponen los resultados de interacciones experimentales de campo, junto con la ordenación de dominancia agresiva determinada en estas condiciones. En tercer lugar, se establece una comparación, cualitativa y cuantitativa, entre ambas ordenaciones de dominancia agresiva. En cuarto lugar, se presenta la evaluación general de las interacciones naturales observadas dentro del arrecife, junto con algunas de sus implicaciones ecológicas. Después, se presentan y analizan, las relaciones entre las capacidades agresivas de los corales y su respectivo tamaño del pólipo, forma de crecimiento, y grupo taxonómico al que pertenecen; haciendo énfasis en el valor predictivo de estas características, sobre la agresividad de cada especie. Posteriormente, se examina la relación entre la agresividad relativa de cada especie y su cobertura dentro del arrecife, junto con sus posibles implicaciones ecológicas. Por último, se presenta el análisis gráfico que permitió establecer similitudes y diferencias, entre las capacidades agresivas de los corales de Veracruz con los corales de otras localidades, explicando las posibles causas de las mismas.

V.2. Interacciones agresivas en poblaciones experimentales de acuario.

V.2.1. Patrones de comportamiento.

Se realizaron un total de 345 pares experimentales, sin embargo, solamente 325 se tomaron en cuenta para el análisis. Los restantes no se consideraron porque en la zona de contacto entre los fragmentos interactuantes se observaba acumulación excesiva de moco, asociada con el desarrollo de infecciones por detritus y hongos que resultaban en la muerte de uno de los fragmentos.

Los resultados de las interacciones se presentan en forma de matriz en la Tabla 2, en donde cada celda de la matriz representa la interacción entre un par de especies.

En un 83 % de las interacciones se observó agresión unilateral entre las especies involucradas, en un 11 % se observó agresión bilateral, y únicamente en un 6 % de los casos se observó neutralidad o indiferencia entre los pares de especies.

Dentro de las interacciones reportadas como indiferencia, se observó un mecanismo particular de rechazo entre ciertas especies. Este mecanismo consiste en la separación espontánea de los fragmentos de coral interactuantes sin causarse daño alguno. Esto es, durante la noche, los tejidos de algunos de los fragmentos se hinchaban de tal manera que empujaban al fragmento adyacente, provocando que, en la mañana siguiente ambos fragmentos se encontraran separados entre sí por una distancia de hasta 3 cm, evadiendo de esta manera el contacto entre los

Tabla 2. Matriz de interacciones competitivas bajo condiciones experimentales de acuario.

	<i>M. decactis</i>	<i>A. agaricites</i>	<i>A. lamarcki</i>	<i>L. cucullata</i>	<i>S. siderea</i>	<i>P. estrooides</i>	<i>D. clivosa</i>	<i>D. strigosa</i>	<i>C. natans</i>	<i>M. areolata</i>	<i>M. annularis</i>	<i>M. cavernosa</i>	<i>O. diffusa</i>	<i>Mussa engelosa</i>	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	<i>Scolymia locera</i>
<i>Stephanocoenia michelini</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Madracis decactis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agaricia agaricites</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agaricia lamarcki</i>			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Leptoseris cucullata</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Siderastrea siderea</i>					1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Porites astrooides</i>						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diploria clivosa</i>							1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diploria strigosa</i>								1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Colpophyllia natans</i>									1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Manicina areolata</i>										1	1	1	1	1	1	1
<i>Montastrea annularis</i>											1	1	1	1	1	1
<i>Montastrea cavernosa</i>												1	1	1	1	1
<i>Oculina diffusa</i>													1	1	1	1

A	C
B	E

A: Nº de experimentos
B: Nº de resultados concluyentes en la dirección de la flecha.
C: Nº de interacciones opuestas a la dirección de la flecha.
D: Nº de interacciones que involucran daño mutuo.
E: Nº de interacciones que resultan neutras.

Nota. Flechas apuntan hacia la especie dominante. Dobles flechas en ambas direcciones indican daño mutuo entre las especies involucradas. Punto negro representa indiferencia o neutralidad. Signo de interrogación indica falta de un resultado concluyente en una dirección.

mismos.

Dado que en el arrecife las colonias coralinas se encuentran fijadas al sustrato, el significado ecológico del carácter de movimiento como respuesta evasiva al contacto interespecífico, resulta bastante cuestionable. Sin embargo, Glynn (1974) observó que algunas especies hermatípticas se pueden presentar bajo formas móviles, y por lo tanto capaces de evadir de cierta manera la competencia por espacio dentro del arrecife. Por otro lado, cuando por efecto de perturbaciones mecánicas (e.g. buceadores descuidados y anclas de embarcaciones) fragmentos de diferentes colonias resultan removidos de su colonia madre, cambian de posición dentro del arrecife, y, al no encontrarse fijados al sustrato, son susceptibles a movimientos provocados por efectos de otras colonias, tal como se explicó anteriormente.

En relación a las interacciones de daño unilateral, en la mayoría de ellas, se observó la extrusión de filamentos mesentéricos por parte de la especie dominante sobre el coral subordinado. Lo anterior, sugiere que la principal estrategia competitiva empleada por los fragmentos interactuantes, fue la digestión extracelentérica. Cabe señalar que, en muchos de los fragmentos pares, la especie dominante no era la única que extruía sus filamentos mesentéricos; por ejemplo, en un caso en que *Manicina areolata* y *Mussa angulosa* se encontraban interactuando, a las 27 horas de haberse formado el par *M. areolata* mostraba un gran número de filamentos mesentéricos extruidos sobre *M. angulosa* quien, sin embargo, no presentaba ningún daño. Eventualmente, al cabo de aproximadamente 100 horas de estar en contacto, *M. angulosa* resultó dominante sobre

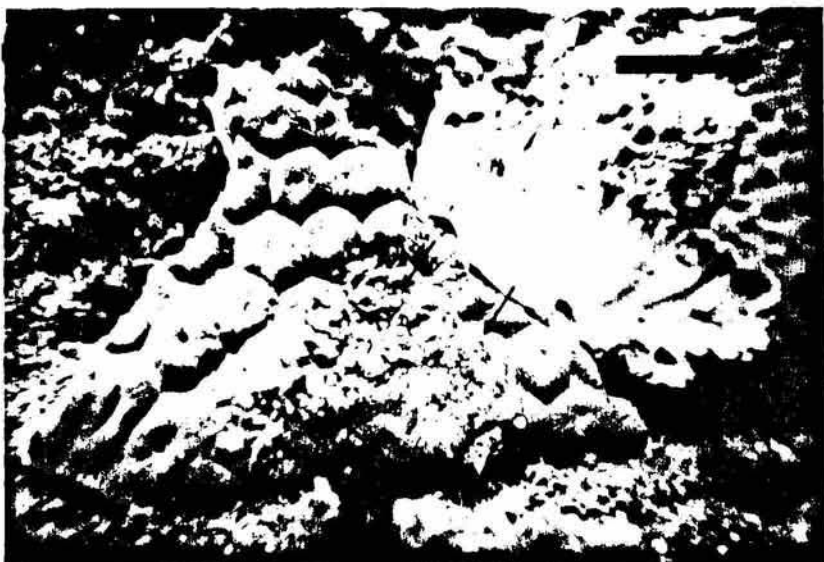
M. areolata, dañandola notablemente.

Los filamentos mesentéricos surgían tanto a través de las bocas, como a través de aperturas temporales en las paredes corporales de los pólipos del coral dominante (Fotografía 3). El número de filamentos mesentéricos variaba notablemente. En la mayoría de los casos se observaban cúmulos de tres o cuatro filamentos por pólipo, y en una ocasión se observó un grupo de aproximadamente treinta filamentos mesentéricos, extruidos a partir de la pared corporal de un solo pólipo, en un fragmento de *Montastrea cavernosa*.

La extrusión de filamentos mesentéricos por parte de la especie dominante no ocurría inmediatamente, sino que, en general, se observaba 9 horas después de que los corales se colocaban en contacto. Cuando los fragmentos se separaban para observar si había daño entre ellos, la especie dominante contraía los filamentos mesentéricos extruidos después de 5 a 25 minutos de haber sido separada. Lo anterior, sugiere que la extrusión de dichos filamentos resulta cuando dos fragmentos se encuentran en contacto directo, tal como lo señaló Lang (1970).

Los filamentos mesentéricos eran visibles comunmente durante la noche. Únicamente en algunos fragmentos de las especies *Montastrea cavernosa* y *Colpophyllia natans*, se observaban los filamentos mesentéricos extruidos incluso durante el día.

El horario de actividad de los corales, definido no solamente como actividad agresiva (por filamentos mesentéricos), sino por la extensión de sus tentáculos, es en general nocturno. Solamente algunas especies como *Madracis decactis*, *Siderastrea*



Fotografía 3. Fragmento de una colonia de *Montastrea cavernosa*, que dominó sobre el fragmento de *Siderastrea siderea* que se observa en la parte superior izquierda. Las flechas señalan los filamentos mesentéricos extruidos como respuesta agresiva. Barra escala \cong 2 cm.

siderea, *Porites astreoides*, *Stephanocoenia michelinii*, *Oculina diffusa*, y *Montastrea cavernosa*, mantienen sus tentáculos extendidos tanto de día como de noche (Tabla 3), comportamiento que también se observó dentro del arrecife.

En los pares en los que especies como *Agaricia agaricites*, *A.lamarcki*, *Leptoseris cucullata*, y *Oculina diffusa* se hallaban involucradas, nunca se llegaron a observar filamentos mesentéricos. No obstante, es probable que la digestión extracelentérica haya sido el mecanismo de agresión también en estos casos, puesto que las reacciones de agresividad mostraron efectividad localizada, y el tipo de lesión fue similar al presentado entre las especies en las que sí se observaron filamentos mesentéricos. Probablemente los filamentos mesentéricos de *Agaricia spp.* y *L.cucullata* son muy cortos, y por eso fue imposible distinguirlos. De acuerdo a Bak, Termaat, y Dekker (1982), la observación de los filamentos mesentéricos de *A.agaricites* solamente es posible mediante microscopía estereoscópica. Los tentáculos de *Agaricia spp.* y *L.cucullata*, tampoco se pudieron distinguir, probablemente también porque se trate de tentáculos muy pequeños.

Durante el transporte hasta los acuarios, se observaron filamentos mesentéricos en algunos fragmentos de diferentes especies, probablemente extruidos como respuesta a las tensiones inherentes al cambio de ambiente y a la manipulación experimental (Duerden, 1902). En la mayoría de los casos, los filamentos se retraían una vez que los corales se encontraban de 2 a 24 horas dentro de los acuarios, tiempo al cabo del cual se consideraba que los corales se encontraban adaptados a las condiciones del

Tabla 3. Horario de actividad de las especies involucradas en las interacciones experimentales de acuario.

Especie	Horario de actividad (horas)												
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Stephanocoenia michelinii</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Madracis decactis</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Agaricia agaricites</i>													
<i>Agaricia lamarchi</i>													
<i>Leptoseris cucullata</i>													
<i>Siderastrea siderea</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Porites astreoides</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Diploria clivosa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx						
<i>Diploria strigosa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx				
<i>Colpophyllia natans</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx						
<i>Manicina areolata</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx						
<i>Montastrea annularis</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx						
<i>Montastrea cavernosa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx				xx	xx	xx
<i>Oculina diffusa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Mussa angulosa</i>	xx	xx	xx										

Nota. xx corresponde a las horas en las que se observaban los tentáculos extendidos.

continua

Tabla 3. continuación

Especie	Horario de actividad (horas)											
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Stephanocoenia michelinii</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Madracis decactis</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Agaricia agaricites</i>												
<i>Agaricia lamarcki</i>												
<i>Leptoseris cucullata</i>												
<i>Siderastrea siderea</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Porites astreoides</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Diploria clivosa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Diploria strigosa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Colpophyllia natans</i>							xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Manicina areolata</i>							xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Montastrea annularis</i>							xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Montastrea cavernosa</i>	xx						xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Oculina diffusa</i>	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Mussa angulosa</i>							xx	xx	xx	xx	xx	xx

nuevo ambiente. También, cabe señalar que muchos de los fragmentos de colonias de *Montastrea annularis*, *Montastrea cavernosa* y *Stephanocoenia michelinii*, evertían notablemente la cavidad gastrovascular durante el transporte y en las primeras horas en las que permanecían en los acuarios. Sin embargo, dicha cavidad se retraía en varios de los fragmentos después de las 24 hs consideradas como período de aclimatación. De lo anterior, se deduce que la eversión de la cavidad gastrovascular, cuando menos en el caso de estas tres especies, ocurre cuando el coral sufre tensiones fisiológicas creadas por un cambio de ambiente.

Montastrea cavernosa fue la única especie en la que se observaron, en dos ocasiones, tentáculos barrenadores. Dichos tentáculos se reconocieron por su apariencia externa, tal como se ha hecho en otros estudios (Lewis y Price, 1975; Den Hartog, 1977; Richardson et al., 1979; Chornesky, 1983; Hidaka y Yamazato, 1984). Se trata de tentáculos más largos que los tentáculos normales, con la punta hinchada y de color blanquecino. Sin embargo, sería incorrecto afirmar que la formación de estos tentáculos fue resultado de los encuentros interespecíficos de los fragmentos en los que se observaron, ya que, desde el momento de colecta dichos fragmentos ya presentaban algunos tentáculos de este tipo. Posiblemente la formación de tentáculos barrenadores no se observó con mayor frecuencia por que el tiempo de interacción fue muy corto (8 días como máximo). Hidaka y Yamazato (1984) reportan que el desarrollo de tentáculos barrenadores en colonias pertenecientes al género *Galaxea* se lleva a cabo después de dos meses de contacto entre diferentes colonias.

En los casos de agresión unilateral o bilateral, el tamaño del área muerta variaba desde pequeñas zonas de 5 mm de diámetro, hasta franjas de 9 cm de largo y hasta de 5 cm de ancho, paralelas al margen de contacto. El daño en una o ambas especies involucradas se hacía evidente entre las 11 y 190 horas después de haber sido formado el par experimental. El tiempo de agresión variaba de acuerdo a las especies involucradas; por ejemplo, *Montastrea cavernosa* dominó sobre *Stephanocoenia michelinii* en 24 horas, mientras que *Manicina areolata* tardó 120 horas en dominar sobre un fragmento de la misma *S. michelinii*. Las diferencias en el tiempo de ataque, se pueden atribuir a diferencias en la sensibilidad de quimiorrecepción entre diversas especies (i.e. algunas especies pueden detectar más rápido a corales extraños que otras) (Hildemann et al., 1975).

Otra posible explicación en torno a las diferencias en el tiempo de agresión, radica en la capacidad de adaptación de cada especie a un ambiente diferente al propio (e.g., acuarios). Una especie que tenga mayor capacidad de adaptación podrá canalizar más energía al proceso agresivo, mientras que otra especie con menor capacidad de adaptación, tendrá que utilizar su energía para tolerar condiciones hasta cierto punto hostiles. De lo anterior, se remarca la importancia de mantener un sistema de recirculación de agua eficiente, que proporcione una máxima oxigenación y uniformización de temperatura, permitiendo la expresión de patrones de comportamiento complejos como la agresión interespecífica. También es conveniente respetar las condiciones fotoperiódicas naturales (ciclo día - noche), es

decir evitar iluminación u obscuridad permanente, si se quieren simular de la mejor manera las condiciones imperantes dentro del arrecife, y por ende disminuir las condiciones hostiles que pudieran implicar las investigaciones en acuarios. En relación a este punto, es importante señalar que en los organismos utilizados como control, no se observaron efectos perjudiciales de ningún tipo causados por la manipulación experimental.

V.2.2. Ordenación de dominancia agresiva de acuario.

De acuerdo con los resultados de las interacciones agresivas presentados en la Tabla 2, se elaboró la ordenación de dominancia agresiva de acuario que se muestra en la Figura 3. En esta figura, las especies en la parte superior son más agresivas que las especies que se encuentran en la parte inferior. La posición de cada especie en dicha ordenación se refiere a lo largo de este trabajo como dominancia agresiva (i.e. las especies más agresivas se consideran dominantes sobre las menos agresivas, referidas como especies subordinadas).

Las 15 especies de escleractinios incluidas en la ordenación presentada en la Figura 3 pueden clasificarse, de manera general, como muy agresivas, moderadamente agresivas, y poco agresivas. Esta clasificación se hizo en base a la posición dentro de la ordenación y al número de especies subordinadas.

Mussa angulosa es la especie más agresiva, ya que resultó dominante en cada encuentro interespecífico, causando necrosis en los tejidos de todos los corales con los que se puso en contacto. *Montastrea cavernosa*, *M. annularis*, *Manicina areolata*,

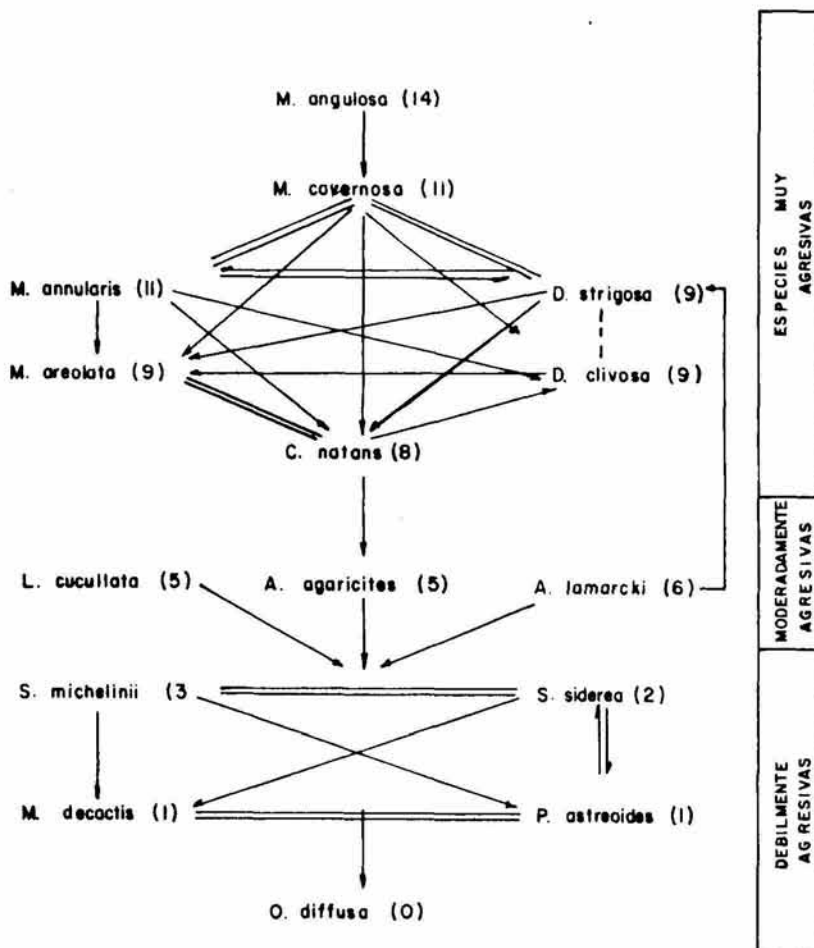


Figura 3. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de acuario. Flechas apuntan hacia la especie subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección. Número de especies subordinadas entre paréntesis.

Colpophyllia natans, *Diploria strigosa* y *D. clivosa*, también son especies muy agresivas.

Agaricia agaricites, *A. lamarcki* y *Leptoseris cucullata*, son especies moderadamente agresivas, y por ende se encuentran en la parte media de la ordenación. Las relaciones entre estas tres especies no se exploraron, ya que a simple vista es muy difícil diferenciarlas. Debido a esta dificultad, nunca se llegaron a formar pares distintos entre estas últimas especies.

Madracis decactis, *Stephanocoenia michelini*, *Porites astreoides*, *Siderastrea siderea* y *Oculina diffusa*, son especies poco agresivas, y son dominadas por todas las demás especies.

Es posible que las categorías en las que se incluye cada especie, cambien si se realizan un mayor número de interacciones experimentales que las llevadas a cabo en el presente estudio.

El orden de dominancia encontrado es básicamente jerárquico, con la excepción de dos anillos competitivos, uno localizado entre algunas de las especies más agresivas, y el otro entre las especies menos agresivas (Figura 3). Estos anillos indican la ausencia de una dominancia definitiva entre las especies involucradas, y se forman cuando existen uno o más de los siguientes tipos de resultados experimentales:

1. La dirección de dominancia se invierte. Es decir, en algunos casos domina la especie A sobre la especie B, y en otros se observa el resultado inverso (e.g., *Montastrea cavernosa* - *Diploria strigosa*).

2. Daño bilateral entre las especies interactuantes (e.g., *Montastrea annularis* - *Diploria strigosa*).

3. Indiferencia o neutralidad entre las especies

interactuantes (e.g., *Diploria clivosa* - *D. strigosa*).

Las capacidades agresivas de las especies involucradas en los anillos competitivos probablemente son equivalentes. Sin embargo, sería adecuado realizar estudios enfocados únicamente a estas especies, con un mayor número de repeticiones, para poder establecer la dirección de dominancia definitiva entre ellas.

Rinkevich y Loya (1983), estudiando las interacciones agresivas entre diferentes formas del coral *Stylophora pistillata*, observaron que, los resultados de las interacciones variaban de acuerdo al tamaño de los organismos involucrados en un par determinado. En la presente investigación, casi siempre se unieron fragmentos de aproximadamente el mismo tamaño, pero en muchos casos esto no fue posible debido a que el tamaño de las colonias de las que se obtenían los fragmentos era muy diferente. Contrario a lo reportado por estos autores, los resultados de todas las interacciones fueron independientes del tamaño de los fragmentos involucrados. Dichos resultados obedecían siempre el orden de la jerarquía propuesta a nivel de especie. Por ejemplo, al unir un fragmento de *Agaricia agaricites* que medía aproximadamente 3 * 3 cm, con un fragmento de *Siderea siderea* de 8 * 7 cm, el primero resultó dominante a pesar de ser mucho más pequeño que el segundo fragmento, obedeciendo la ordenación presentada en la Figura 3. Se puede concluir, por tanto, que las respuestas agresivas entre los corales escleractinios utilizados en este estudio, varían de una manera especie-específica, independientemente del tamaño de los fragmentos involucrados, resultando altamente predecibles de acuerdo su posición en la

ordenación de agresividad. La supervivencia de los fragmentos también resultó independiente de su tamaño, es decir, tanto fragmentos de 7 cm como fragmentos de 25 cm soportaron muy bien las condiciones de acuario.

La mayoría de los pares experimentales, se realizaban de tal manera que los corales interactuantes se encontraban en el mismo plano, con los márgenes del fragmento en contacto; sin embargo, debido a las diferencias de tamaño entre algunos de los fragmentos, en algunas ocasiones los pares se realizaban colocando los fragmentos uno encima del otro. Este procedimiento no resultó ser muy adecuado, ya que, en esta posición se restringía la circulación de agua entre los corales, provocando acumulación de moco e infecciones asociadas, que pueden interferir con el resultado de la interacción. Por ejemplo, cuando un fragmento de *Montastrea annularis* se colocó junto a uno de *M. cavernosa*, en un lapso de 150 horas no se había evidenciado respuesta alguna; sin embargo, cuando los fragmentos se colocaron uno sobre el otro, se registró un daño notable en ambas especies al cabo de aproximadamente 60 horas. Este factor, tal vez explique algunas de las inconsistencias reportadas como daño mutuo o falta de un resultado concluyente en ciertas interacciones. Futuros diseños experimentales tendrán que tomar en cuenta la posición en la que se colocan los fragmentos interactuantes.

V.3. Interacciones agresivas en poblaciones experimentales de campo.

De un total de 300 pares experimentales realizados en el campo, en solo 245 de ellos fue posible determinar algún tipo de resultado. Los restantes se separaron por acción de las corrientes, olas, y peces carnívoros, y por ende no fueron tomados en cuenta para el análisis. En un principio, se pensó utilizar jaulas para meter dentro los fragmentos pares, pero esta idea se eliminó debido a cuestiones logísticas y a que se consideró que el uso de jaulas modificaría las condiciones naturales bajo las que viven los corales, alterando su comportamiento. Por ejemplo, al eliminar los disturbios por depredadores naturales sobre los corales, sus capacidades agresivas probablemente variarían, ya que se disminuiría el gasto energético que comúnmente emplean para defenderse de los depredadores, liberando una mayor cantidad de energía útil para la competencia.

A diferencia de los resultados expuestos en la sección anterior, bajo condiciones experimentales de campo no fue posible observar en todos los casos el mecanismo de agresión utilizado por la especie dominante. En algunos de ellos, sin embargo, se observó la extrusión de filamentos mesentéricos de la especie dominante sobre la especie subordinada, como por ejemplo en *Colpophyllia natans* que dominó sobre *Madracis decactis*. Es probable que éste sea el mecanismo de agresión utilizado por todos los corales incluidos en este estudio, ya que todas las lesiones observadas fueron similares a las presentadas en los pares experimentales realizados bajo condiciones de acuario, donde sí se observó extrusión de filamentos mesentéricos por

parte de la especie dominante. Además, el daño observado estuvo restringido a la zona de contacto de los corales involucrados, lo que reduce la posibilidad de que éste haya sido causado por secreción de aleloquímicos. Probablemente no se llegaron a observar filamentos mesentéricos en estos casos por que todas las observaciones en el campo se realizaron de día, y de acuerdo a las observaciones realizadas bajo condiciones de acuario, la extrusión de filamentos mesentéricos por parte de la especie dominante se lleva a cabo comunmente de noche.

Los resultados se presentan en forma de matriz en la Tabla 4, con un formato similar al expuesto para las interacciones agresivas experimentales de acuario de la sección anterior. Un 89 % del total de las interacciones experimentales de campo se presentaron en forma de agresión unilateral, un 8 % en forma de agresión bilateral, y unicamente un 3 % de las interacciones se presentaron como indiferencia o neutralidad.

A diferencia de las interacciones de acuario, en la experimentación de campo se incluyeron algunas interacciones con especies como *Acropora cervicornis*, *A.palmata*, *Siderastrea radians*, *Porites branneri*, y *P.porites* (Tabla 4). Estas especies no se incluyeron en la experimentación de acuario por dos razones: (a) *Acropora spp.* y *P.porites* resultaron ser muy sensibles a las condiciones de acuario y todos los ejemplares morían invariablemente, y (b) *S.radians* y *P.branneri* no se encontraron durante las inmersiones de colecta de especímenes para acuario.

De manera análoga con la sección anterior, en base a los resultados de la Tabla 4, se elaboró una ordenación de dominancia

Tabla 4. Matriz de interacciones competitivas bajo condiciones experimentales de campo.

	<i>M. decactis</i>	<i>A. agaricites</i>	<i>A. lamarcki</i>	<i>L. cucullata</i>	<i>S. siderea</i>	<i>P. estreoides</i>	<i>D. clivosa</i>	<i>D. strigosa</i>	<i>C. natans</i>	<i>M. areolata</i>	<i>M. annularis</i>	<i>M. cavernosa</i>	<i>O. diffusa</i>	<i>Mussa angulosa</i>	<i>A. palmata</i>	<i>A. cervicornis</i>	<i>S. radians</i>	<i>P. branneri</i>	<i>Porites porites</i>
<i>Stephanocoenia michelini</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Madracis decactis</i>	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agaricia agaricites</i>		2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agaricia lamarcki</i>			2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Leptoseris cucullata</i>				2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Siderastrea siderea</i>					2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Porites estreoides</i>						2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diploria clivosa</i>							2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diploria strigosa</i>								2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Colpophyllia natans</i>									2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Manicina areolata</i>										2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Montastrea annularis</i>											2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Montastrea cavernosa</i>												2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Oculina diffusa</i>													2	1	1	1	1	1	1
<i>Mussa angulosa</i>														2	1	1	1	1	1
<i>Acropora palmata</i>															2	1	1	1	1
<i>Acropora cervicornis</i>																2	1	1	1
<i>Siderastrea radians</i>																	2	1	1
<i>Porites branneri</i>																		2	1

- A**: NR de experimentos
B: NR de resultados concluyentes en la dirección de la flecha.
C: NR de interacciones opuestas a la dirección de la flecha.
D: NR de interacciones que involucran daño mutuo.
E: NR de interacciones que resultan neutras.

Nota. Flechas apuntan hacia la especie dominante. Dobles flechas en ambas direcciones indican daño mutuo entre las especies involucradas. Punto negro representa indiferencia o neutralidad. Signo de interrogación indica falta de un resultado concluyente en una dirección.

agresiva de campo, basada en la habilidad competitiva de 15 de las especies de escleractinios que fueron unidas. Esta ordenación se presenta en la Figura 4. *Acropora palmata*, *A.cervicornis*, *Siderastrea radians*, *Porites branneri* y *P.porites*, no se incluyeron en la ordenación porque no se unieron con todas las demás especies.

La clasificación general de las especies en muy agresivas, moderadamente agresivas y poco agresivas corresponde con los resultados expuestos para las interacciones de acuario. La ordenación realizada en base a la capacidad agresiva de cada especie en este caso, también se presentó en forma básicamente jerárquica, con la excepción de la formación de dos anillos competitivos.

V.4. Comparación entre las capacidades agresivas de los corales, establecidas a través de observaciones experimentales de acuario y campo.

La comparación visual entre las ordenaciones presentadas en las Figuras 3 y 4, de acuario y campo respectivamente, pone en evidencia ligeras diferencias. El anillo competitivo formado entre las especies más agresivas en las interacciones experimentales de campo no incluye a *Diploria clivosa*, ya que todas las especies del anillo dominaron sobre ella. Por el contrario, en las interacciones de acuario *D.clivosa* sí entra en el anillo formado por las especies más agresivas, ya que dominó sobre *Manicina areolata*, y resultó indiferente ante *Diploria strigosa*. También se presentan diferencias entre las especies

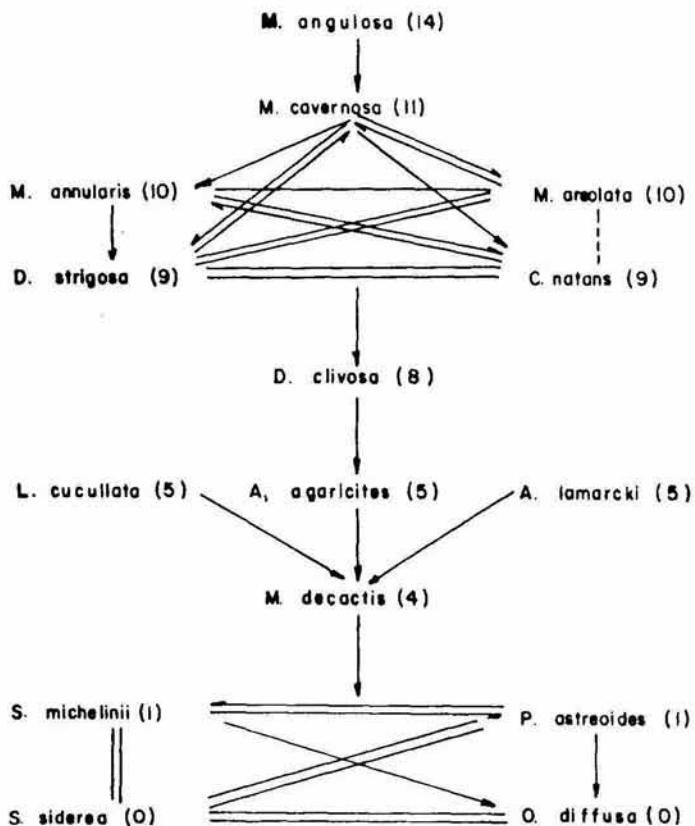


Figura 4. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de campo. Flechas apuntan hacia la especie subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección. Número de especies subordinadas entre paréntesis.

menos agresivas. Por ejemplo, en condiciones experimentales de campo *Madracis decactis* resultò dominante sobre *Stephanocoenia michelinii*, *Siderastrea siderea*, *Porites astreoides*, y *Oculina diffusa*, mientras que en condiciones de acuario *M. decactis* solamente dominò sobre *O. diffusa*, y resultò en daño bilateral con *P. astreoides*.

Las ligeras diferencias entre ambas ordenaciones, probablemente se deban a que algunas especies resultaran afectadas por el transporte a los acuarios, o a las diferencias entre las condiciones de ambos ambientes. Por ejemplo, en las interacciones de acuario, se elimina la influencia que pudieran ejercer depredadores u otros competidores sobre los corales interactuantes. Aunque los efectos del cambio de ambiente no se notaron a simple vista (e.g. con cambios de coloraciòn o muerte del coral), si parecen tomar cierto valor en cuanto a cuestiones de dominancia agresiva se refiere. Esto puede explicarse en base a la canalizaciòn de energía para diferentes procesos. Es decir, si un coral necesita más cantidad de energía para adaptarse a un ambiente distinto al propio, tendrá menos energía disponible para el progreso competitivo. Rinkevich y Loya (1983) proponen que el proceso competitivo necesita una gran cantidad de energía para llevarse a cabo exitosamente.

Las diferencias expuestas, sin embargo, no resultaron estadísticamente significativas. Lo anterior, se comprobò través del análisis gráfico y numérico, de la relación entre los valores de agresividad relativa establecidos en base a cada una de las ordenaciones (Tabla 5). Al graficar los valores de agresividad relativa de acuario de todas las especies, versus sus valores de

Tabla 5. Valores de agresividad relativa (acuuario y campo), forma de crecimiento, familia, suborden, tamaño del pólipo (mm), y cobertura relativa de cada una de las especies incluidas en este estudio.

Especie	Agresiv. acuuario	Agresiv. campo	Forma de crecimiento ^a	Familia ^b
a. <i>S. michelinii</i>	2.14	0.71	E	Ast
b. <i>M. decactis</i>	0.71	2.86	R	Poc
c. <i>A. agaricites</i>	3.57	3.57	F	Aga
d. <i>A. lamarcki</i>	4.28	3.57	F	Aga
e. <i>L. cucullata</i>	3.57	3.57	F	Aga
f. <i>S. siderea</i>	1.43	0	E	Sid
g. <i>P. astreoides</i>	0.71	0.71	E	Por
h. <i>D. clivosa</i>	6.43	5.71	M	Fav
i. <i>D. strigosa</i>	6.43	6.43	M	Fav
j. <i>C. natans</i>	5.71	6.43	M	Fav
k. <i>M. areolata</i>	6.43	7.14	M	Fav
l. <i>M. onnularis</i>	7.86	7.14	M	Fav
m. <i>M. cavernosa</i>	7.86	7.86	M	Fav
n. <i>O. diffusa</i>	0	0	R	Ocu
o. <i>M. angulosa</i>	10	10	R	Mus

a. Codigos Forma de crecimiento: (E) Encostrante, (R) Ramificado, (F) Foliáceo, (M) Masivo.

b. Codigos Familia: (Ast) Astrocoenidae, (Poc) Pocilloporidae, (Aga) Agariciidae, (Sid) Siderastreidae, (Por) Poritidae, (Fav) Faviidae, (Ocu) Oculinidae, (Mus) Mussidae.

continua

Tabla 5. continuación

Especie	Suborden ^c	Tamaño del pólipo (mm) ^d	Cobertura relativa ^e
a. <i>S. michelini</i>	A	2.4	0.0481
b. <i>M. decactis</i>	A	1.3	0.0155
c. <i>A. agaricites</i>	U	2.4	0.008
d. <i>A. lamarcki</i>	U	2.55	0.0095
e. <i>L. cucullata</i>	U	1.9	-
f. <i>S. siderea</i>	U	4.5	0.1974
g. <i>P. astreoides</i>	U	1.4	0.005
h. <i>D. clivosa</i>	F	4.8	0.017
i. <i>D. strigosa</i>	F	8.8	0.0401
j. <i>C. natans</i>	F	12.1	0.1978
k. <i>M. areolata</i>	F	11.1	-
l. <i>M. annularis</i>	F	2.7	0.1375
m. <i>M. cavernosa</i>	F	6.8	0.2774
n. <i>O. diffusa</i>	F	2.0	0.0087
o. <i>M. angulosa</i>	F	27.7	0.0001

Nota. Los datos de cobertura relativa fueron tomados de *Contribución al conocimiento sobre la estructura de la comunidad de corales Scleractinios en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, Mexico*. Bravo, R.J. y Camacho, R.J., 1989. (p. 94). Tesis profesional ENEP Iztacala, UNAM. México.

c. Códigos Suborden: (A) Astrocoenlina, (U) Fungliina, (F) Faviina.

d. Mediana de las medidas del tamaño del pólipo.

e. Cobertura relativa en los taludes arrecifales.

agresividad relativa de campo (Figura 5), se observó un comportamiento lineal en los datos. La regresión lineal generó una línea de correlación con una pendiente de 0.98, y un coeficiente de correlación de 0.95. La estrecha relación entre ambas variables, indica que los valores de agresividad relativa obtenidos bajo condiciones de acuario, varían en la misma magnitud que los valores de agresividad relativa de campo. Lo anterior sugiere que las condiciones de acuario se asemejaron notablemente a las condiciones ambientales generales prevalecientes en el arrecife; permitiendo, de esta manera, denotar que el diseño experimental propuesto en este estudio, resulta adecuado para estudios de patrones de comportamiento en corales escleractinios. También sugiere que el transporte de los corales, y su mantenimiento en un ambiente artificial como los acuarios, no modifica en gran medida la capacidad agresiva de las especies de corales incluidas en este estudio (aun cuando la cantidad de luz que recibe un coral en acuarios de 29 cm de alto, es muy distinta a la que recibe a 6 metros de profundidad).

El modelo lineal resultó ser adecuado para la representación de los datos. Lo anterior se comprobó al analizar la relación gráfica de los residuos con respecto a los valores esperados de acuerdo al modelo (Figura 6). En dicha figura, se puede observar que los residuos no siguen un patrón de comportamiento particular, y se distribuyeron al azar alrededor del cero; de acuerdo a Curtis (1984), este comportamiento indica que el modelo es apropiado para este conjunto de datos.

Las jerarquías propuestas, tanto en condiciones de acuario como en condiciones experimentales de campo, no deben

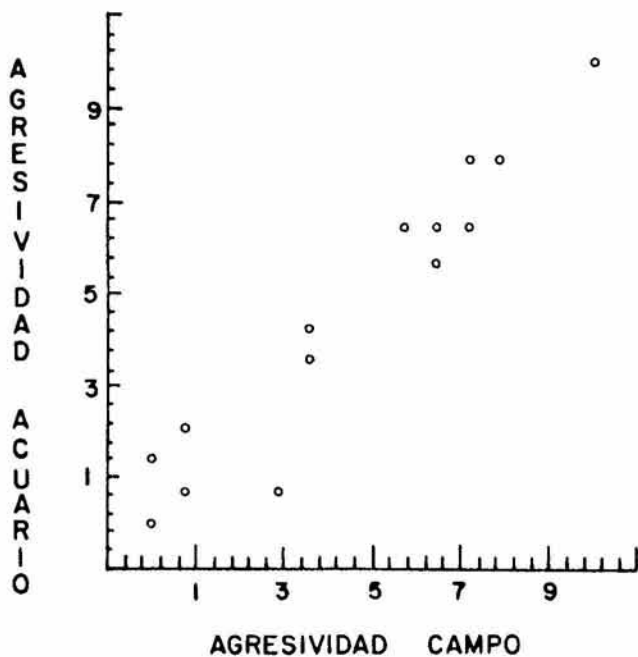


Figura 5. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario, versus los valores de agresividad relativa obtenidos bajo condiciones experimentales de campo.

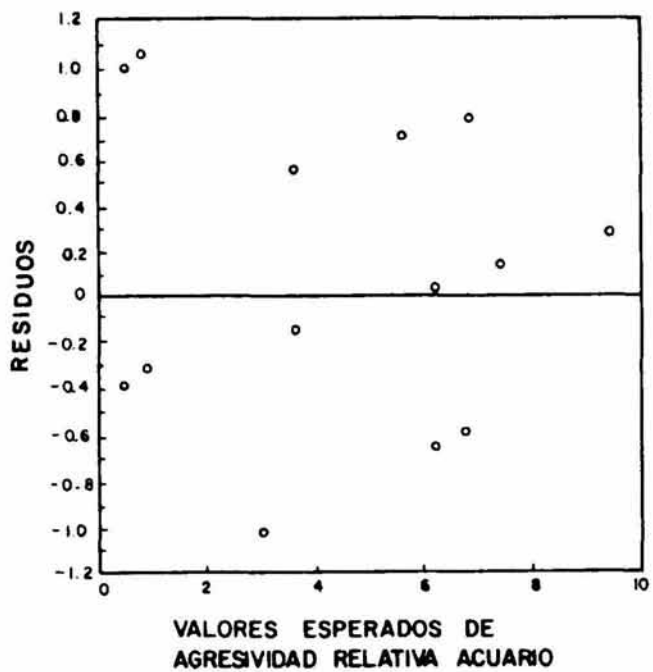


Figura 6. Representación gráfica de los residuos versus los valores esperados de agresividad relativa de acuario, suponiendo un modelo de regresión lineal.

considerarse determinantes e inflexibles. Lo anterior se puntualiza ya que, cuando dos corales se colocan en contacto por vías artificiales, diferentes mecanismos competitivos se pueden dar en distintos lapsos de tiempo, lo cual no se consideró en este estudio. Por ejemplo, la digestión extracelentérica puede efectuarse como una medida inmediata, o de emergencia, que tiene lugar en las primeras horas de contacto, determinando una cierta dirección de dominancia; posteriormente, se pueden observar inversiones en la dirección de dominancia, por efecto del desarrollo tardío de tentáculos barrenadores por parte del coral supuestamente subordinado (Wellington, 1980; Cope, 1981).

V.5. Agresión en poblaciones coralinas naturales

En la evaluación general de competencia interespecífica entre corales escleractinios del arrecife La Blanquilla, se registraron un total de 87 observaciones de interacciones naturales. Las interacciones en este caso involucraron únicamente a 11 especies diferentes. La Tabla 6 indica las especies que se encontraron interactuando, así como el resultado de cada interacción. La tabla anterior solamente incluye un 11 % de las 351 combinaciones posibles entre las 27 especies reportadas para el arrecife.

En las observaciones realizadas en poblaciones coralinas naturales, solamente se evidenciaron dos tipos de interacciones: daño unilateral y neutralidad o indiferencia. En los casos de daño unilateral la especie subordinada se distinguía por una área de coralitos sin tejido, bordeando la línea de contacto entre

Tabla 6. Matriz de interacciones competitivas naturales observadas dentro del arrecife.

	<i>M. decactis</i>	<i>A. agaricites</i>	<i>A. lamarcki</i>	<i>L. cucullata</i>	<i>S. sidera</i>	<i>P. astreoides</i>	<i>D. clivosa</i>	<i>D. strigosa</i>	<i>C. natans</i>	<i>M. areolata</i>	<i>M. annularis</i>	<i>M. cavernosa</i>	<i>O. diffusa</i>	<i>Mussa engelata</i>	<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	<i>Siderastrea radians</i>	
<i>Stephanocoenia michelini</i>	1																
<i>Madracis decactis</i>																	
<i>Agaricia agaricites</i>																	
<i>Agaricia lamarcki</i>																	
<i>Leptoseris cucullata</i>																	
<i>Siderastrea sidera</i>																	
<i>Porites astreoides</i>																	
<i>Diploria clivosa</i>																	
<i>Diploria strigosa</i>																	
<i>Colpophyllia natans</i>																	
<i>Manicina areolata</i>																	
<i>Montastrea annularis</i>																	
<i>Montastrea cavernosa</i>																	
<i>Oculina diffusa</i>																	

A	C	D
B	E	

A = NR de experimentos
 B = NR de resultados concluyentes en la dirección de la flecha.
 C = NR de interacciones opuestas a la dirección de la flecha.
 D = NR de interacciones que involucran daño mutuo.
 E = NR de interacciones que resultan neutras.

Nota. Flechas apuntan hacia la especie dominante. Dobles flechas en ambas direcciones indican daño mutuo entre las especies involucradas. Punto negro representa neutralidad o indiferencia. Signo de interrogación indica falta de un resultado concluyente en una dirección.

ambas especies, mientras que la especie dominante, mostraba coralitos vivos y dividiéndose activamente en el margen de contacto. En la Fotografía 4 el coral de la derecha (*Siderastrea siderea*), resulta subordinado al de la izquierda (*Colpophyllia natans*), tal como se puede apreciar por el margen de color blanco (sin tejido) que presenta en la zona de contacto. El tamaño de la zona muerta variaba de 0.5 a 5 cm paralelo al margen de contacto. Sheppard (1979) encontró que este tamaño variaba como resultado de diferencias de microhabitat y movimientos del agua circundante. La neutralidad se registraba cuando dos corales de especies diferentes se encontraban separados de 0.5 a 2 cm conviviendo sin presentar daños, tal como se muestra que ocurre entre las colonias de la Fotografía 5.

La Figura 7 incluye una ordenación de dominancia agresiva preliminar entre las especies involucradas en las interacciones naturales. Esta ordenación dista mucho de estar completa, ya que no se observaron interacciones entre todas las especies reportadas para la zona de estudio. Los resultados de esta sección, pueden considerarse como una rápida exploración de la frecuencia con la que ocurre la competencia interespecífica dentro del arrecife, como un fenómeno ecológico natural.

A través de un examen visual entre las ordenaciones de agresividad presentadas bajo condiciones experimentales (Figuras 3 y 4), y la ordenación mostrada bajo condiciones naturales dentro del arrecife (Figura 7), se observa que los resultados obtenidos bajo condiciones experimentales, no siempre predicen el resultado de interacciones similares en el arrecife. Por ejemplo, en las interacciones experimentales de acuario no hubo un



Fotografía 4. Parte de una colonia de *Siderastrea siderea* (derecha), que fue probablemente muerta en su margen (flechas) por los pólipos de *Colpophyllia natans* (izquierda), que es una especie más agresiva. Barra escala $\cong 2$ cm.



Fotografía 5. Colonias de diferentes especies de corales creciendo muy proximas entre si, sin causarse daño alguno. Barra escala \cong 25 cm.

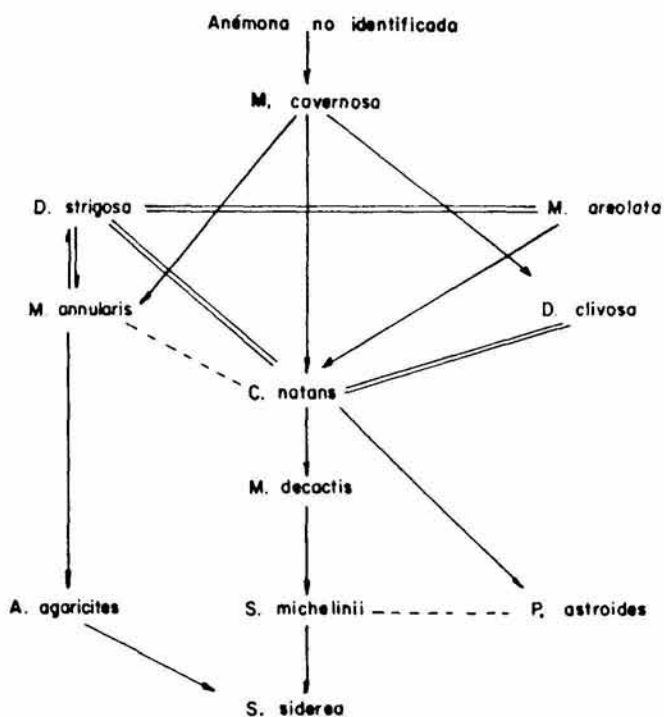


Figura 7. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife. Flechas apuntan hacia la especie subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

resultado concluyente en las relaciones establecidas entre *Montastrea cavernosa* y *M. annularis*, ya que se presentaron casos en los que la primera dominaba sobre la segunda, casos en los que ocurría lo contrario, y casos en los que se presentaba daño mutuo o indiferencia (Tabla 2); mientras que en las observaciones dentro del arrecife, *M. cavernosa* invariablemente dominaba sobre *M. annularis* (Tabla 6).

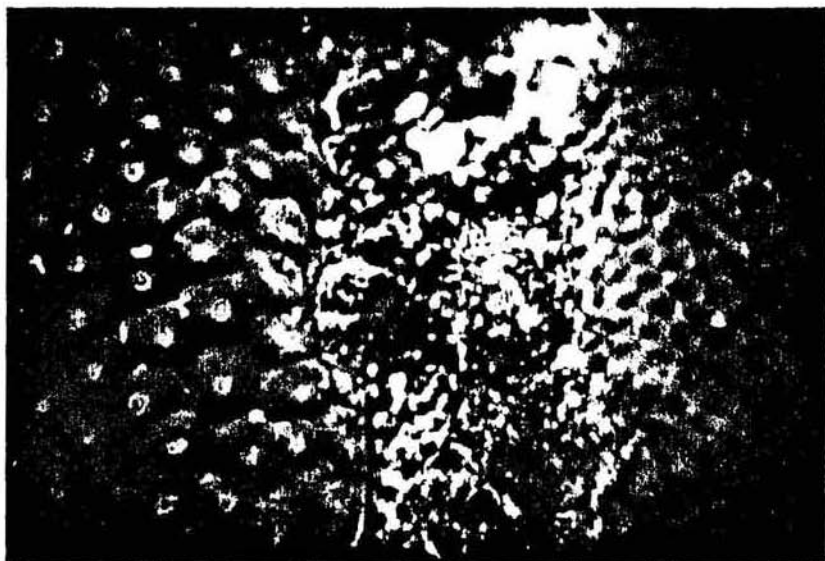
Posiblemente, estas inconsistencias se deben a la participación de otros mecanismos competitivos, que contrarrestan el efecto de la agresión por digestión extracelentérica a largo plazo, tales como el desarrollo tardío de tentáculos barrenadores (Richardson et al., 1979; Wellington, 1980; Cope, 1981; Bak et al., 1982; Sheppard, 1982; Chornesky, 1983). Otra de las causas probables de dichas inconsistencias, se puede atribuir a la interferencia que ejercen otros organismos bentónicos (e.g. cangrejos) a largo plazo en condiciones naturales (Bak et al., 1982).

A pesar de estas diferencias, el agrupamiento básico de las especies, en muy agresivas y poco agresivas observado bajo condiciones naturales dentro del arrecife, se asemeja a las ordenaciones presentadas en las observaciones experimentales de acuario y campo. Lo anterior, permite suponer que el tiempo de interacción considerado en las observaciones experimentales (192 hs), es apropiado para reflejar la situación competitiva dentro del arrecife. De la misma manera, se puede anotar que el mecanismo de digestión extracelentérica observado en los acuarios, es representativo para explicar el proceso de interacción dentro del arrecife.

En aproximadamente un 80 % de las interacciones que implicaban daño unilateral entre dos especies, se observó que el margen muerto de la especie subordinada estaba cubierto por algas filamentosas y encostrantes. Dichas algas, también participan en la competencia por espacio con los corales escleractinios en un sistema arrecifal (Benayahu y Loya, 1977, 1981; Sheppard, 1980b; Ohlhorst, 1984). En la Fotografía 6, se pueden distinguir algas filamentosas y encostrantes establecidas en la zona muerta de *Siderastrea siderea* (lado derecho), causada probablemente por efecto de la especie *Montastrea cavernosa* (lado izquierdo), que resultó superior en la jerarquía competitiva.

Las algas comparten ciertas características con los escleractinios que las favorecen en su capacidad competitiva. Estas características, incluyen reproducción asexual y crecimiento aparentemente indeterminado (i.e. el área colonial se incrementa exponencialmente con respecto al tiempo), mismas que les permiten expansión lateral continua. Además, en ambientes bien iluminados, las algas reciben una gran cantidad de energía útil para la fotosíntesis (Jackson, 1977), por lo que el desarrollo de corales en aguas someras, puede depender de la actividad depredatoria de los erizos y peces herbívoros sobre las algas (Sammarco, 1982; Ohlhorst, 1984).

Bak, Brouns, y Heys (1977), realizando observaciones en torno a la regeneración de corales escleractinios, observaron que cuando un coral sufre una lesión, ésta es colonizada en un par de días por algas filamentosas. Estas algas, forman un tapete que actúa como trampa de sedimento que contribuye a la continuidad de



Fotografía 6. Margen muerto de una colonia de *Siderastrea siderea* (derecha), provocado por efecto de *Montastrea cavernosa* (izquierda), cubierto por algas filamentosas y encostrantes. Barra escala \cong 2 cm.

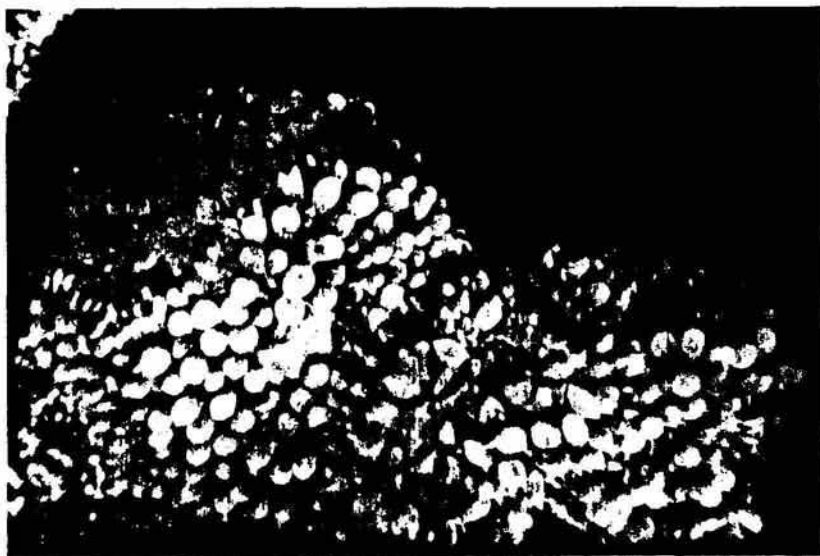
su cobertura, lo que eventualmente produce un mayor deterioro en el coral involucrado. Esta observación, indirectamente provee información en torno a una consecuencia directa de la agresión, que al producir lesiones en un coral puede eventualmente conllevar a su completo deterioro. Se ha demostrado que el efecto de la formación de tapetes algales se vuelve mas crítico en zonas contaminadas (Fishelson, 1973). Dada la cercanía de La Blanquilla con el puerto de Veracruz, los desechos contaminantes de este último pueden alcanzar la zona arrecifal, lo que podría implicar un mayor éxito competitivo de las algas sobre los escleractinios. Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios que aborden este aspecto en el lugar.

Otros organismos que compiten por espacio con los corales escleractinios son las esponjas (Fotografía 7), briozoos, y otros cnidarios como corales blandos y anémonas (Jackson y Russ, 1975; Benayahu y Loya, 1977, 1981; La Barre y Coll, 1982; Sammarco, Coll, La Barre, y Willis, 1983; Ohlhorst, 1984; Sammarco, Coll y La Barre, 1985). Dentro de la zona de estudio se observaron cuatro casos en los que una anémona (Fotografía 8), cuya posición sistemática no fue posible determinar porque los ejemplares colectados no se fijaron correctamente, dominó competitivamente sobre colonias de *Montastrea cavernosa* y *Porites astreoides*. En la Fotografía 9 se puede observar el margen muerto (de color blanco) de *M.cavernosa* (parte superior), paralelo al desarrollo de las anémonas (zona inferior central). El área dañada en estos casos, alcanzó un tamaño máximo de 15 cm de ancho paralela al margen de contacto.

El número de interacciones presentadas en esta sección, es



Fotografía 7. Esponjas como competidores por espacio con los corales escleractinios dentro del arrecife. Barra escala \cong 8 cm. Fotografía cortesía de Guillermo Avón.



Fotografía 8. Anémona que resultó dominante sobre diferentes especies de escleractinios dentro del arrecife. Barra escala \cong 3 cm. Fotografía cortesía de Guillermo Avón.



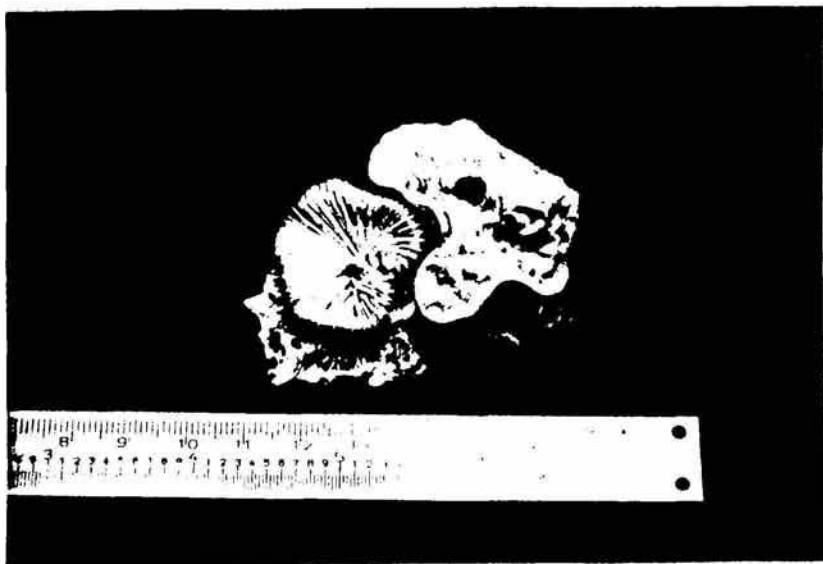
Fotografía 9. Anémonas (parte inferior) dominando competitivamente sobre una colonia de *Montastrea cavernosa*. Las flechas señalan el margen muerto de *M.cavernosa*. Barra escala \cong 9 cm.

probable que sea inferior al número de interacciones que en realidad existen en la zona de estudio. Esto se debe fundamentalmente a dos razones: (a) en muchos casos en los que los corales subordinados mueren totalmente, su esqueleto se cubre completamente por el coral agresor, algas u otros invertebrados, dificultando en gran medida su reconocimiento (Sheppard, 1981); y (b) las observaciones de interacciones naturales se realizaron durante las inmersiones destinadas para colecta de organismos de acuario, por lo que, como el objetivo inmediato de cada inmersión era colectar y no observar interacciones naturales, seguramente muchas de estas pasaron inadvertidas.

Finalmente, es interesante mencionar que dentro de las interacciones naturales, se encontró una colonia de *Leptoseris cucullata* que modificó su dirección de crecimiento con respecto a un ejemplar de la especie *Scolymia cubensis* que se encontraba junto a ella, creciendo fuera de su alcance (Fotografía 10). De acuerdo a Lang (1970, 1973), *S. cubensis* es más agresiva que *L. cucullata*; por lo que, el cambio en la dirección de crecimiento en esta última, puede considerarse como una respuesta alterna a la agresión por filamentos mesentéricos, tal como observaron Sheppard (1979) y Logan (1986) que ocurre entre algunas especies del archipiélago de Chagos y las Bermudas.

V.6. Relación entre agresividad y tamaño del pólipo.

Al ser analizadas las medidas de diámetro de cáliz o ancho de los valles de cada especie por medio de diagramas de tallo y



Fotografía 10. Esqueleto de una colonia de *Leptoseris cucullata* (derecha), arqueado sobre un individuo de *Scolymia cubensis* (izquierda), creciendo de esta manera fuera de su alcance.

hoja (Figuras 8, 9, 10, y Figuras del apendice), se observó que las medidas consideradas se distribuyeron, en general, de una forma normal alrededor de la mediana. Lo anterior, sugiere que las mediciones realizadas para cada especie, conforman un grupo completo y bastante representativo de su tamaño de pólipo, mismo que se puede tomar como referencia taxonómica en trabajos posteriores que se realicen en la zona de estudio.

Para efectos del análisis de datos, se consideró la mediana como medida de centralización indicativa del diámetro de cáliz o ancho de los valles de cada especie. Se eligió la mediana porque, aunque en general los datos se distribuyeron de manera normal, para algunas especies (e.g. Figura 9 correspondiente a *Colpophyllia natans*) se encontró una distribución sesgada hacia uno de los extremos, y en otras se registraron casos aberrantes (e.g. Figura 10 correspondiente a *Stephanocoenia michelinii*), afectandose en ambos casos el valor de la media de una manera significativa. El resumen de las medianas de las medidas del tamaño del pólipo de cada especie, se presenta en la Tabla 5, junto con los valores de agresividad relativa correspondientes a las observaciones realizadas bajo condiciones experimentales de acuario y campo respectivamente.

La relación entre la agresividad relativa de cada especie y su tamaño del pólipo, se presenta en la Figura 11 (a y b), donde cada punto esta codificado de acuerdo a la especie correspondiente (Tabla 5). En ambas gráficas, se observa que las especies más agresivas (marcadas como h, i, j, k, l, m y o), son aquellas que poseen los pólipos más grandes. El caso más notorio es el de *Mussa angulosa* (marcada con la letra o), que posee el

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.9

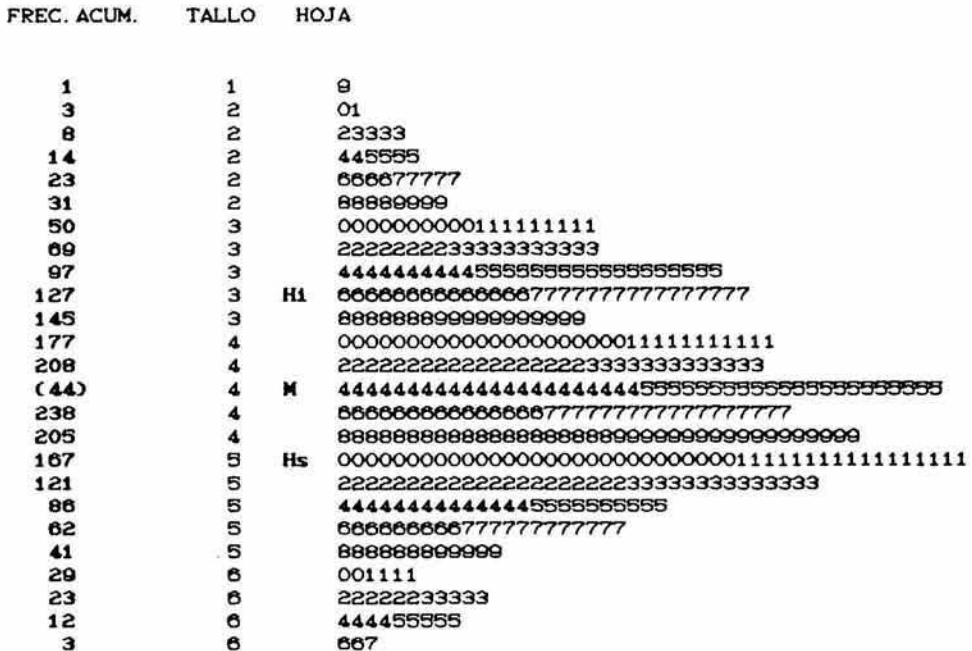


Figura 8. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Siderastrea siderea*. Hl renglón que contiene al cuarto inferior, M renglón que contiene a la mediana, Hs renglón que contiene al cuarto superior.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 5.7

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
3	5	777
14	6	01222334579
43	7	001224444555666667777778889
83	8	00111122234444555555555666778888888999999
115	9	HI 0112233444444455556666777888899999
152	10	0000111111111222233344555667777788999
190	11	0000011122333334555556667777788889999
(42)	12	M 0000001111122222234444455556677788889999
168	13	00011112233334444455556666777778888999
128	14	00222334668889
114	15	Hs 223333344556667899
96	16	0113556668889
83	17	00234788
75	18	0000045556899
62	19	224579
56	20	001
53	21	11378
48	22	0122459
41	23	0011235568888
28	24	56
26	25	9
25	26	125577789
16	27	227
13	28	1277
9	29	0169
5	30	77
3	31	9
2	32	22

Figura 9. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Colpophyllia natans*. HI renglón que contiene al cuarto inferior, M renglón que contiene a la mediana, Hs renglón que contiene al cuarto superior.

UNIDAD = 0.01

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.10

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
1	11	0
	*** Valor aberrante ***	
3	15	00
8	16	00000
14	17	000000
18	18	0000
34	19	0000000000000000
55	20	00000000000000000000
71	21	Hi 0000000000000000
91	22	00000000000000000000
112	23	00000000000000000000
(27)	24	M 000000000000000000000000000000
101	25	0000000000000000000000
80	26	00000000000000
67	27	Hs 000000000000000000
49	28	0000000000000000
35	29	00000000000000
23	30	0000000000
14	31	000000
8	32	0000
4	33	00
2	34	
2	35	0
	*** Valor aberrante ***	
1	39	0

Figura 10. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Stephanocoenia michelinii*. Hi renglón que contiene al cuarto inferior, M renglón que contiene a la mediana, Hs renglón que contiene al cuarto superior.

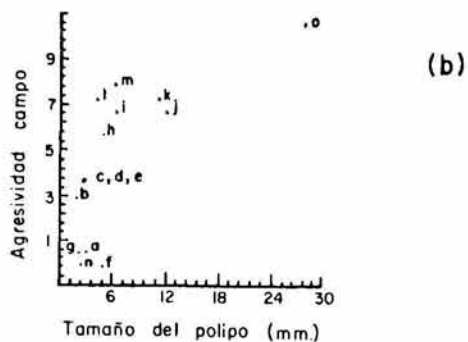
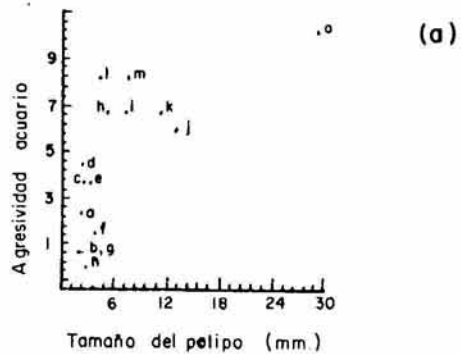


Figura 11. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo. Las letras corresponden a cada especie, de acuerdo al código presentado en la Tabla 5. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

valor más alto de agresividad, y el tamaño de sus pólipos se separa notablemente del tamaño de los pólipos de todas las demás especies. El comportamiento de los datos sugiere, que entre mayor sea el tamaño del pólipo de una especie, mayor será su capacidad de dominar sobre otras especies en cuanto a capacidad agresiva se refiere.

La relación entre agresividad relativa y tamaño del pólipo, se puede apreciar más claramente en los diagramas de cajas en paralelo de la Figura 12. Los grupos referidos en el tamaño del pólipo, se eligieron en base a la distribución de todas las medidas presentada en el polígono de frecuencia de la Figura 13. De acuerdo a Sheppard (1981), las especies de escleractinios con pólipos grandes, tienen un mayor potencial para extender filamentos mesentéricos más largos que las especies con pólipos más pequeños. De esta manera, la cantidad de tejido influye sobre la capacidad agresiva de una especie de coral determinada.

V.7. Relación entre agresividad y forma de crecimiento.

Lang (1973) sugirió que el mecanismo de agresión a través de digestión extracelentérica, es una alternativa de las especies de lento crecimiento, para entrar en competencia con aquellas especies con ritmos de crecimiento más rápidos. En contraste Sheppard (1981), estudiando las interacciones agresivas entre escleractinios del oceano Indico, infirió una relación positiva entre agresividad y ritmo de crecimiento (i.e. los corales más agresivos son los que crecen mas rápido).

El ritmo de crecimiento de una especie se puede inferir,

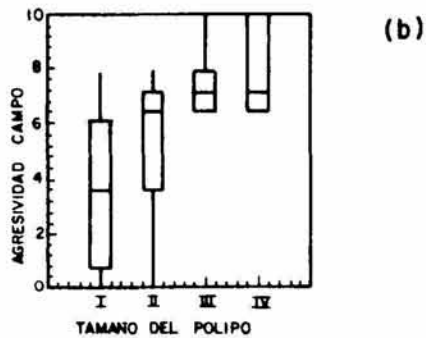
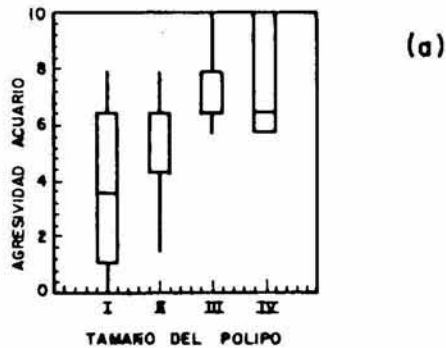


Figura 12. Diagramas de cajas en paralelo de los valores de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo. Grupo I: 0.7 - 4.2 mm, grupo II: 4.3 - 8.4 mm, grupo III: 8.5 - 15 mm, grupo IV: más de 15 mm. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

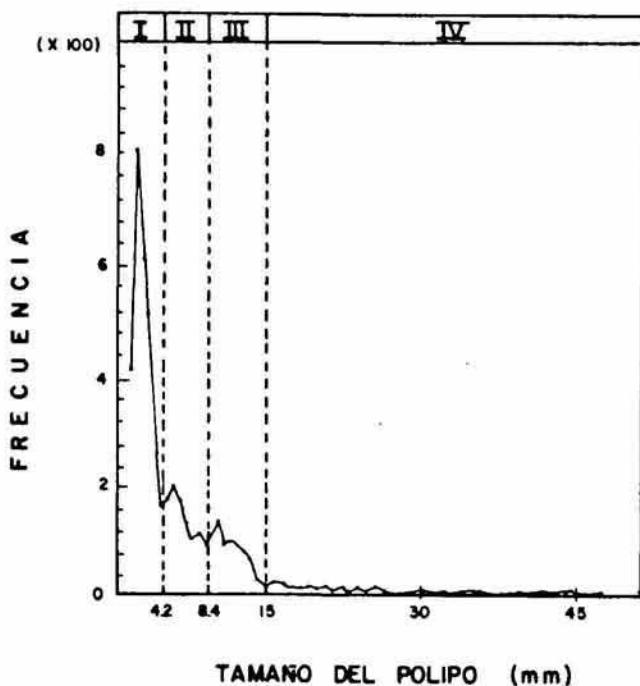


Figura 13. Polígono de frecuencia de las medidas del tamaño del pólipo de las 15 especies de escleractinios incluidas en las ordenaciones de dominancia agresiva. En la parte superior de la gráfica se indican los cuatro grupos de tamaño del pólipo definidos de acuerdo a la distribución de los datos.

aunque con cierta reserva, a través de su forma de crecimiento. Las especies ramificadas y foliáceas (e.g., *Acropora* spp. y *Agaricia* spp.), calcifican, y crecen más rápido que las especies masivas (e.g., *Montastrea cavernosa* y *Diploria strigosa*) (Shinn, 1966; Fishelson, 1973; Porter, 1974; Buddemeier y Kinzie, 1976).

En base a lo anterior, se puede suponer la existencia de una relación entre la forma de crecimiento de una especie de coral y su capacidad agresiva, donde corales con una forma de crecimiento masiva, resulten más agresivos que las especies con crecimiento ramificado o foliáceo, pudiendo protegerse de esta manera de ser cubiertos por ellos.

La forma de crecimiento de cada especie de coral incluida en el análisis se presenta, junto con los datos de agresividad relativa correspondiente, en la Tabla 5. Algunas de las especies manejadas en esta investigación presentan más de una forma de crecimiento (e.g., *S. michelini* puede presentarse de forma encostrante o masiva); para efectos de análisis, únicamente se tomó en cuenta la forma de crecimiento encontrada más comúnmente. La relación gráfica entre estos valores se presenta en la Figura 14.

De acuerdo a lo observado en la Figura 14, a excepción del punto marcado con la letra o, las especies con crecimiento masivo resultaron ser las más agresivas. Este resultado concuerda con lo expuesto por Lang (1970) y Porter (1974) para los corales del Caribe, donde el ritmo de crecimiento, reflejado en la forma de crecimiento, está relacionado inversamente con la dominancia agresiva. Lo anterior permite que las especies masivas de lento crecimiento compitan exitosamente con las especies ramificadas y

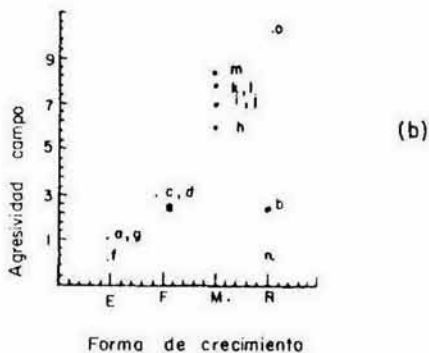
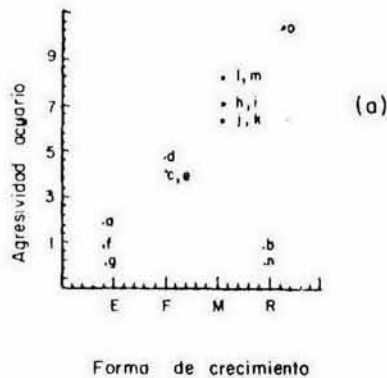


Figura 14. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su forma de crecimiento. Códigos de la forma de crecimiento: E. Encostrante, F. Foliácea, M. Masiva, R. Ramificada. Las letras corresponden a cada especie, de acuerdo al código presentado en la Tabla 5. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

foliáceas de rápido crecimiento. Porter (1974), sugiere que la agresividad y el ritmo de crecimiento representan alternativas fisiológicas, que hasta la fecha no han coevolucionado en el Caribe, y es probable que la misma situación se aplique a los corales del Golfo de México.

El hecho de que las especies masivas, en su mayoría de lento crecimiento resulten ser, en general, las especies más agresivas en el arrecife, junto con los disturbios ambientales periódicos que se dan en el lugar (e.g. Nortes), posiblemente retardan el desarrollo de zonas monoespecíficas dentro del arrecife. Esto contribuye al mantenimiento de la diversidad en la comunidad, tal como sugieren Maguire y Porter (1977) que ocurre en el Caribe. Estos autores, desarrollaron un modelo para estudiar la dinámica estructural de un arrecife, encontrando que una correlación negativa entre el ritmo de crecimiento y dominancia agresiva, aumenta el tiempo que una comunidad arrecifal tarda en alcanzar un equilibrio dinámico, con respecto a la situación en la que se encuentre una correlación positiva entre ambas variables, tal como ocurre entre las especies del Pacífico oriental (Porter, 1974).

Mussa angulosa (punto marcado con la letra o en la Figura 14), constituye una excepción, ya que a pesar de presentar una forma de crecimiento ramificada, resultó ser la especie más agresiva del arrecife. Sin embargo, la relación inversa entre la agresividad y el ritmo de crecimiento se mantiene también en este caso, ya que se ha reportado que a pesar de ser una especie ramificada tiene un ritmo de crecimiento lento (Porter, 1974).

V.B. Relación entre agresividad y grupo taxonómico.

A través del análisis cualitativo de las ordenaciones de dominancia agresiva, en donde la posición de cada especie se sustituía por su familia respectiva (Figuras 15, 16, y 17), se pudo observar que, los organismos de las familias Mussidae y Faviidae, encontrados en la parte superior de la ordenación, fueron los más agresivos. En las ordenaciones correspondientes a interacciones experimentales (Figuras 15 y 16), los organismos pertenecientes a la familia Agaricidae ocuparon una posición intermedia en la ordenación, en ambos casos superior a la posición representada por la familia Pocilloporidae (*Madracis decactis*). La ordenación deducida a partir de observaciones naturales en el arrecife (Figura 17) parece ser diferente, pero dado que dentro del arrecife nunca se observaron organismos pertenecientes a estas dos familias interactuando, no es posible establecer si esta anomalía es real o aparente. Los organismos de las familias Astrocoeniidae, Pocilloporidae, Siderastreidae, Poritidae, y Oculinidae son poco agresivos.

Es interesante remarcar que tanto Lang (1970, 1973), como Logan (1984) encontraron la misma relación general a nivel de familia, con algunas diferencias principalmente atribuibles a la composición específica analizada por cada autor (e.g. las ordenaciones presentadas en este trabajo no incluyen organismos de la familia Meandrinidae, porque no se han encontrado hasta el momento en la zona de estudio).

En las ordenaciones en las que cada especie se substituyo

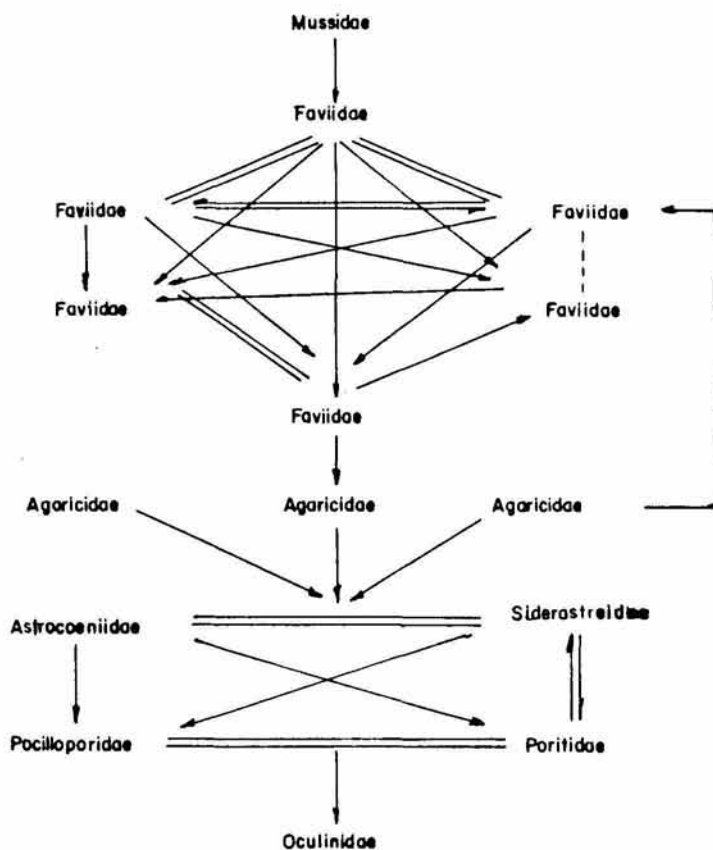


Figura 15. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de acuario, substituida por la familia correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia la familia subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

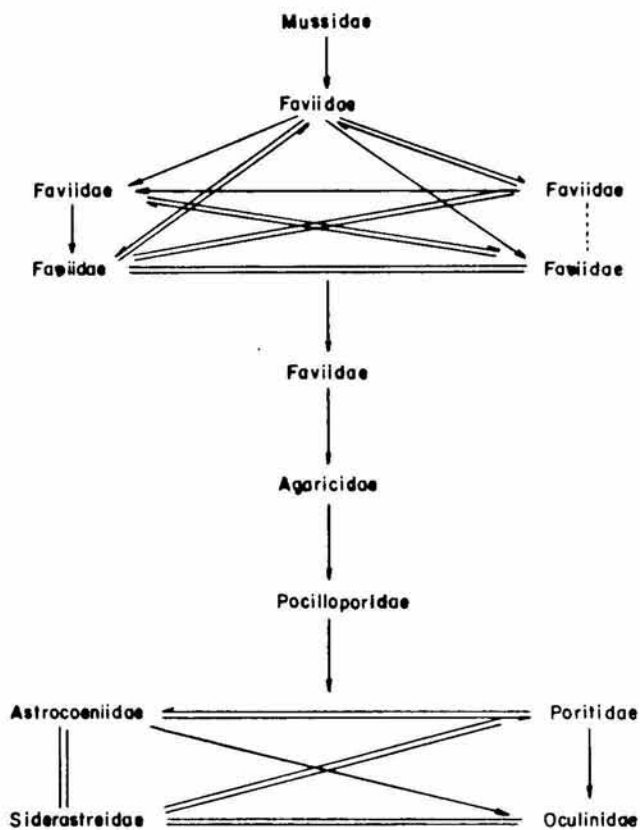


Figura 16. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de campo, substituida por la familia correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia la familia subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

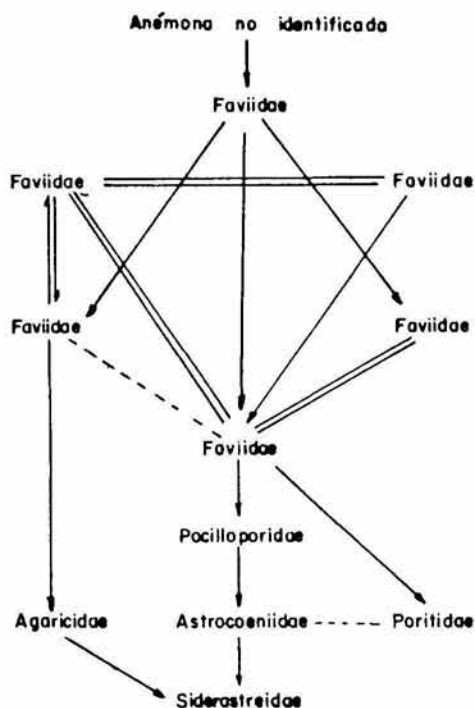


Figura 17. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife, substituida por la familia correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia la familia subordinada. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

por su suborden correspondiente (Figuras 18, 19, y 20), se observó que los organismos pertenecientes al suborden Faviina fueron los más agresivos, mientras que los de los subórdenes Fungiina y Astrocoeniina fueron los menos agresivos. Existe una sola excepción a este patrón, dada por la posición de la especie *Oculina diffusa*, que a pesar de pertenecer al suborden Faviina, se encuentra en la parte inferior de las ordenaciones de dominancia agresiva. El comportamiento de esta especie en particular debe ser estudiado con mayor detalle, a fin de averiguar por qué se sale del patrón de agresividad establecido a nivel suborden.

Las relaciones a nivel suborden se expresan de manera similar en las ordenaciones de dominancia agresivas reportadas por Lang (1970, 1973) y Logan (1984) para Jamaica y Las Bermudas, respectivamente. Lo anterior, permite generalizar que para la zona del Atlántico y Caribe, las especies pertenecientes al suborden Faviina, tienen una alta probabilidad de resultar más agresivas que las especies clasificadas dentro de otros subórdenes.

El análisis presentado en esta sección, se corroboró gráficamente, con el diagrama de cajas en paralelo realizado con los valores de agresividad relativa de cada especie correspondiente a cada suborden (Figura 21). Dicho diagrama, muestra que los organismos pertenecientes al suborden Faviina (codificado con la letra F), presentan valores de agresividad relativa mucho más altos a los de los subórdenes Astrocoeniina y Fungiina (A y U respectivamente). El punto marcado en el diagrama con un asterisco (*) corresponde al valor de agresividad relativa

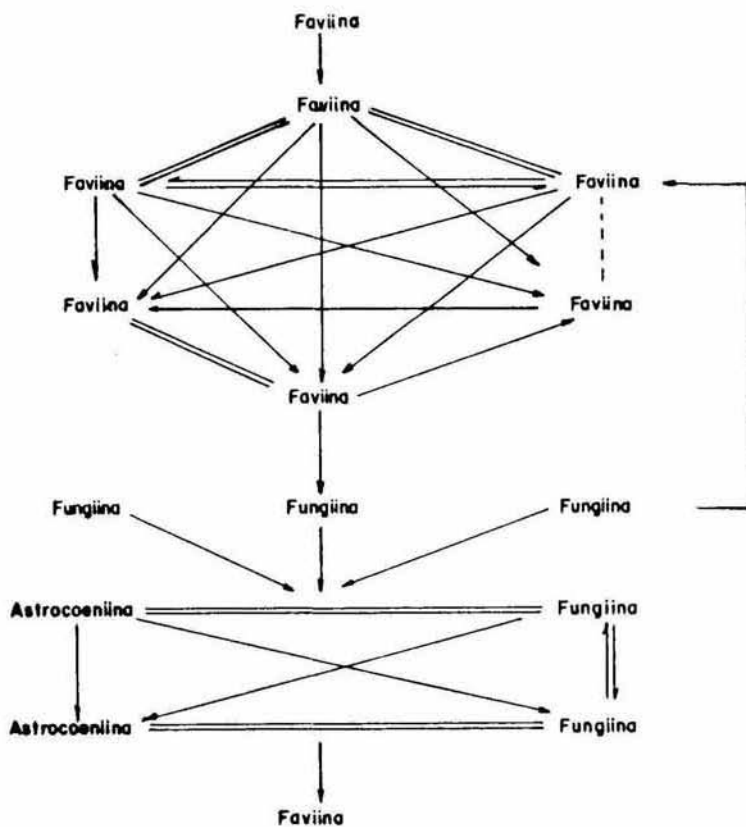


Figura 18. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de acuario, substituida por el suborden correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia el suborden subordinado. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

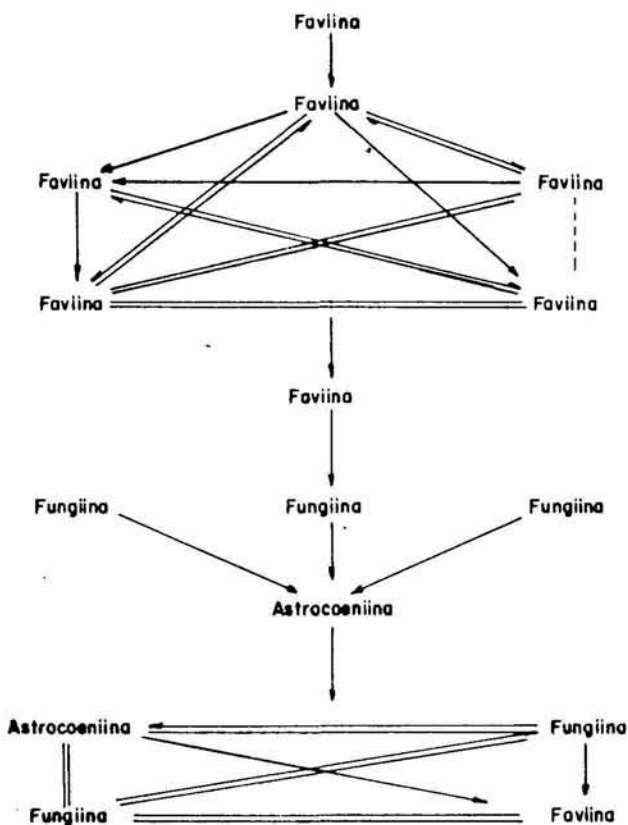


Figura 19. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones experimentales de campo, substituida por el suborden correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia el suborden subordinado. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

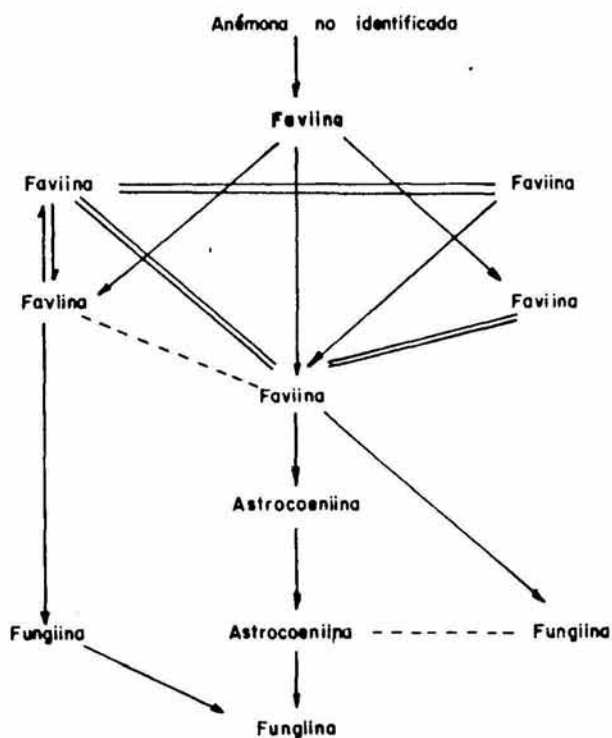


Figura 20. Ordenación de dominancia agresiva de 15 especies de escleractinios basada en interacciones naturales observadas dentro del arrecife, substituida por el suborden correspondiente a cada especie. Flechas apuntan hacia el suborden subordinado. Líneas paralelas con medias flechas indican daño mutuo. Líneas punteadas representan indiferencia o neutralidad. Líneas paralelas indican falta de un resultado concluyente en una dirección.

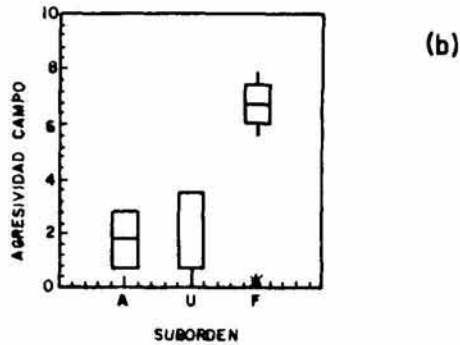
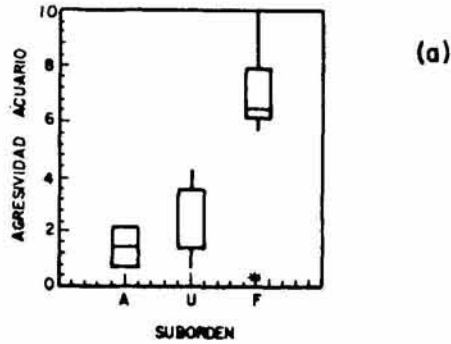


Figura 21. Diagramas de cajas en paralelo de los valores de agresividad relativa en función del suborden de cada especie. Códigos de los subordinados: A. Astrocoeniina, U. Fungiina, F. Faviina. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo. El asterisco corresponde a los valores de *Oculina diffusa*.

de *Oculina diffusa* que, como se mencionò anteriormente, se separa del resto de los organismos del suborden Faviina.

V.9. Agresi3n coralina en relaci3n al efecto simultaneo del tama1o del p3lipo, forma de crecimiento, y grupo taxon3mico de cada especie.

El efecto simultaneo de dos de los car3cteres morfol3gicos y taxon3micos, discutidos de manera aislada hasta este momento, sobre la agresividad relativa de cada especie, se explor3 mediante gr3ficas de puntos codificadas de acuerdo a cada una de las variables.

En la Figura 22 de agresividad relativa versus la mediana de las medidas del tama1o del p3lipo de cada especie, codificada con la forma de crecimiento correspondiente, se observan tres grupos de datos: (a) el dato de extrema derecha, que indica el m3ximo valor de agresividad, el tama1o de p3lipos m3s grande, y una forma de crecimiento ramificada que corresponde a los valores de *Mussa angulosa*, (b) el grupo de datos superior, conformado 3nicamente por organismos con una forma de crecimiento masiva, y que a su vez poseen p3lipos grandes, y (c) el grupo inferior izquierdo conformado por organismos con formas de crecimiento encostrante, foli3cea y ramificada, que poseen los p3lipos m3s peque1os. En base a los car3cteres de cada grupo, se encuentra una clara relaci3n entre el tama1o del p3lipo, la forma de crecimiento y la agresividad relativa de cada especie.

Al acompa1ar el an3lisis de las Figuras 22(a) y 22(b), con gr3ficas similares pero codificadas de acuerdo al suborden

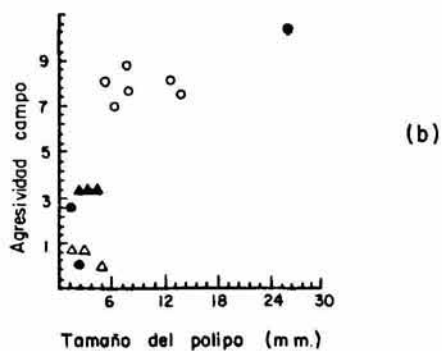
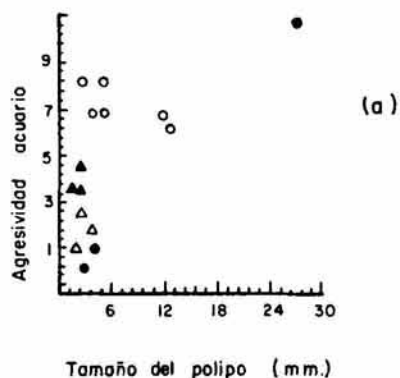


Figura 22 . Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipa, codificados por la forma de crecimiento correspondiente. Simbología: ▲ encostrante, △ foliácea, ● masiva, ◉ ramificada. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

(Figuras 23(a) y 23(b)), se puede observar que los tres grupos de datos referidos anteriormente se pueden conjuntar en dos grupos únicamente: las especies más agresivas, con pólipos más grandes, pertenecen al suborden Faviina, mientras que las de pólipos más pequeños pertenecen a los subordenes Astrocoeniina y Fungiina. Es interesante que los organismos de estos dos subordenes, que tienen a su vez tipos de crecimiento básicamente encostrante y foliáceo, no forman grupos separados, sino que conforman un solo cúmulo de datos.

Cuando los puntos de las gráficas anteriores se codifican de acuerdo a la familia a la que pertenece cada especie (Figura 24), se puede observar que las especies pertenecientes a una sola familia tienden a agruparse (familias Faviidae y Agaricidae), lo que indica que entre organismos de una sola familia hay gran probabilidad de encontrar valores similares de agresividad. Los organismos de las familias Mussidae y Faviidae sobresalen, nuevamente, como los más agresivos.

En base a estos resultados, se pueden realizar predicciones acerca de la capacidad de agresión de las otras especies reportadas para el arrecife. Por ejemplo, *Acropora cervicornis*, que es una especie con pólipos muy pequeños (0.7 a 1.5 mm de diámetro) perteneciente al suborden Astrocoeniina, y que tiene una forma de crecimiento ramificada, es probablemente una especie poco agresiva. Lang (1970, 1973) reporta que esta especie también es poco agresiva en las comunidades arrecifales de Jamaica.

Los resultados gráficos se corroboraron mediante un análisis iterativo de medianas de tablas de dos vías (Emerson y Hoaglin, 1983). Las tablas incluyen los valores de agresividad relativa de

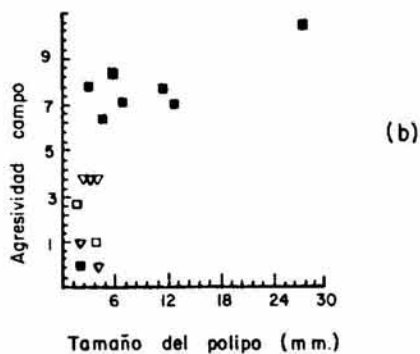
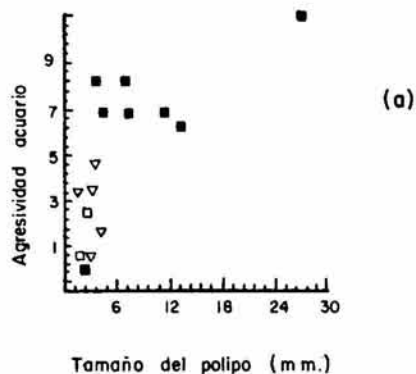


Figura 23. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólip, codificados por el suborden correspondiente. Simbología:
 □ Astrocoeniina, ▽ Fungiina, ■ Faviina. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

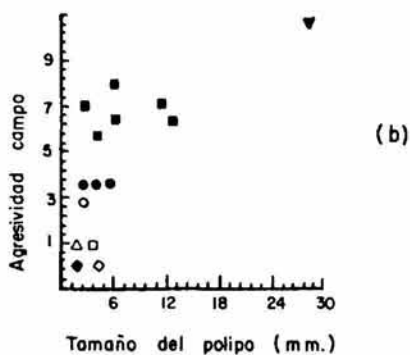
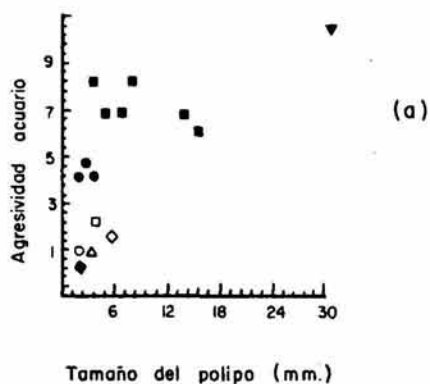


Figura 24. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus su tamaño del pólipo, codificados por la familia correspondiente. Simbología:
 ■ Astrocoenidae, ● Pocilloporidae, ● Agaricidae,
 ◆ Siderastreidae, ▲ Poritidae, ■ Favidae, ◆ Oculinidae, ▼ Mussidae. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

cada especie, en función del tamaño del pólipo y forma de crecimiento (Tablas 7 y 8), y en función del tamaño del pólipo y suborden respectivos (Tabla 9 y 10). En las Tablas 7 y 8 no se incluyeron los datos de agresividad relativa de *Mussa angulosa*, porque como su comportamiento se aparta de la generalidad propuesta (i.e. a pesar de tener una forma de crecimiento ramificada es muy agresiva), se consideró inadecuado incluirla en el análisis.

En la Tabla 8 se puede apreciar que, tanto bajo condiciones de acuario (a), como bajo condiciones experimentales de campo (b), los valores correspondientes al tamaño del pólipo (hilera inferior), son más cercanos al cero, que los valores correspondientes al efecto de la forma de crecimiento (columna extrema derecha). Lo anterior indica que la forma de crecimiento de un coral, es un factor más significativo que el tamaño del pólipo para predecir su agresividad. También, se puede apreciar que, bajo ambas condiciones experimentales, los corales de crecimiento masivo resultan más agresivos que los de crecimiento foliáceo, y éstos a su vez son más agresivos que los organismos con crecimiento encostrante y ramificado, tal como se indicó en la sección V.7. Con respecto al tamaño del pólipo, no se observa ningún patrón determinado, por lo que se puede considerar que este factor, juega un papel secundario en la predictibilidad de la agresividad de una especie determinada. El hecho de que el valor de los residuos (columnas 1-4, hileras 1-4) sea tan pequeño, indica que casi no hay fluctuaciones por azar, lo que robustece este análisis.

En base al análisis de la Tabla 10, se observa que el

Tabla 7. Tabla de dos vías de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y la forma de crecimiento.

(a)

Forma de crecimiento	Tamaño del pólipo (mm)			
	0.7-4.2	4.3-8.4	8.5-15	>15
Encostrante	1.07	1.43	-	-
Foliáceo	3.57	3.92	-	-
Masivo	6.43	6.43	6.43	6.07
Ramificado	0.36	-	-	-

(b)

Forma de crecimiento	Tamaño del pólipo (mm)			
	0.7-4.2	4.3-4.8	8.5-15	>15
Encostrante	0.36	0	-	-
Foliáceo	3.57	3.57	-	-
Masivo	5.71	6.43	6.78	6.78
Ramificado	1.43	-	-	-

Nota. Los valores de agresividad relativa de cada celda corresponden a la mediana de los valores de agresividad de todas las especies con un determinado par de características (Ver Tabla 5).

- a. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario.
- b. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de campo.

Tabla 8. Resultados del análisis de tablas de dos vías a través de las medianas, de la agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y la forma de crecimiento.

(a)

Forma de crecimiento	Tamaño del pólipo (mm)				Efectos hileras
	0.7-4.2	4.3-8.4	8.5-15	>15	
Encostrante	-0.03	0.01	-	-	-1.28
Foliáceo	-0.03	0	-	-	1.22
Masivo	0.1	-0.22	0	0	3.95
Ramificado	0.02	-	-	-	-2.04
Efectos columnas	-0.05	0.27	0.05	-0.31	2.43*

(b)

Forma de crecimiento	Tamaño del pólipo (mm)				Efectos hileras
	0.7-4.2	4.3-4.8	8.5-15	>15	
Encostrante	0.14	-0.09	-	-	-2.28
Foliáceo	-0.04	0.09	-	-	1.11
Masivo	-0.85	0	0	0	4.08
Ramificado	0.04	-	-	-	-1.11
Efectos columnas	-0.11	-0.24	0.11	0.11	2.81*

Nota. Cada celda interna corresponde a los residuos.

* Valor de la constante o gran mediana

a. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario.

b. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de campo.

Tabla 9. Tabla de dos vías de agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y el suborden.

(a)

Suborden	Tamaño del pólipo (mm)			
	0.7-4.2	4.3-8.4	8.5-15	>15
Astrocoenina	1.42	-	-	-
Fungiina	3.57	3.57	-	-
Faviina	6.43	6.43	6.43	6.43

(b)

Suborden	Tamaño del pólipo (mm)			
	0.7-4.2	4.3-4.8	8.5-15	>15
Astrocoenina	1.78	-	-	-
Fungiina	3.57	3.57	-	-
Faviina	6.43	6.78	7.14	7.14

Nota. Los valores de agresividad relativa de cada celda corresponden a la mediana de los valores de agresividad de todas las especies con un determinado par de características (Ver Tabla 5).

- a. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario.
- b. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de campo.

Tabla 10. Resultados del análisis de tablas de dos vías a través de las medianas, de la agresividad relativa en función del tamaño del pólipo y suborden.

(a)

Suborden	Tamaño del pólipo (mm)				Efectos hileras
	0.7-4.2	4.3-8.4	8.5-15	>15	
Astrocoeniina	0	-	-	-	-2.15
Fungiina	0	0	-	-	0
Faviina	0	0	0	0	2.86
Efectos columnas	0	0	0	0	3.57*

(b)

Suborden	Tamaño del pólipo (mm)				Efectos hileras
	0.7-4.2	4.3-4.8	8.5-15	>15	
Astrocoeniina	0.04	-	-	-	-1.83
Fungiina	0	0.05	-	-	0
Faviina	-0.45	-0.05	0	0	3.31
Efectos columnas	-0.13	-0.18	0.13	0.13	3.7 *

Nota. Cada celda interna corresponde a los residuos.

* Valor de la constante o gran mediana

a. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de acuario.

b. Valores obtenidos bajo condiciones experimentales de campo.

suborden al que pertenecen las diferentes especies, constituye un factor de mayor peso sobre la predictibilidad de su agresividad relativa, que el tamaño de sus pólipos. De hecho, en los resultados de las condiciones de acuario (a), el tamaño del pólipo parece no afectar la agresividad, puesto que todos los valores que representan este factor (hilera inferior) son iguales a cero. Tal como se había señalado con anterioridad, los corales pertenecientes al suborden Faviina son los más agresivos, seguidos por los del suborden Fungiina y Astrocoeniina respectivamente.

V.10. Relación entre agresividad y cobertura relativa.

La relación entre los valores de cobertura relativa de cada especie en los taludes arrecifales (Tabla 5), y sus valores de agresividad relativa correspondientes, se presenta, gráficamente, en la Figura 25. En dicha figura, se puede observar que *Montastrea cavernosa*, *M. annularis* y *Colpophyllia natans* (marcadas con las letras m, l y j respectivamente), son las especies más agresivas y con mayor cobertura relativa en los taludes arrecifales. Este patrón de comportamiento permite suponer, que la habilidad competitiva de dichas especies, puede contribuir en la determinación de su cobertura y distribución dentro del arrecife.

Siderastrea siderea (marcada con la letra f en la Figura 25), a pesar de ser una especie poco agresiva, cubre una gran cantidad de espacio en los taludes arrecifales (cobertura relativa = 0.1974). La amplia cobertura de esta especie, no puede explicarse

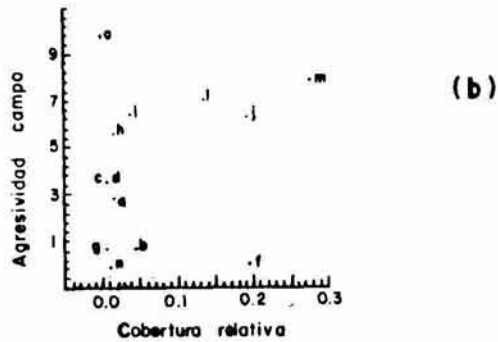
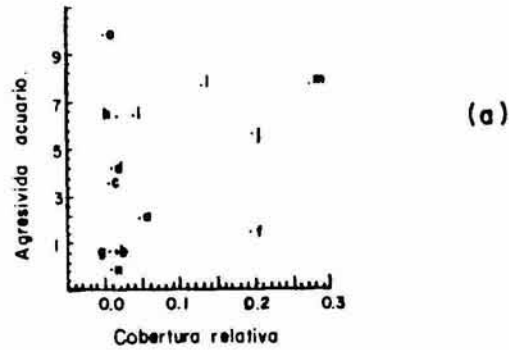


Figura 25. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie versus sus valores de cobertura relativa dentro de los taludes arrecifales. Las letras corresponden a cada especie de acuerdo al código presentado en la tabla 5. a. Valores de agresividad relativa obtenidos en las interacciones experimentales de acuario. b. Valores de interacciones experimentales de campo.

en términos de su habilidad agresiva; probablemente, su vasta cobertura se explique en función de otras características, tales como su potencial reproductivo (Szmant, 1986), y su capacidad de tolerancia fisiológica a condiciones ambientales variables (Bak y Elgershuizen, 1976; Loya, 1976). Esta última característica, posiblemente, le permite soportar condiciones ambientales en las cuales otras especies más agresivas morirían, tal como reporta Porter (1974) que es el caso de *Porites furcata* en los arrecifes de la costa Atlántica de Panamá. Sin embargo, es necesario llevar a cabo otros estudios en el arrecife, para poder determinar las causas de la amplia cobertura de esta especie.

M.angulosa es otro caso particular, ya que a pesar de que es la especie más agresiva reportada en este estudio, es una de las especies con menor cobertura en La Blanquilla (cobertura relativa = 0.0001). En base a lo anterior, se puede suponer que la capacidad agresiva de esta especie, juega un papel secundario en la determinación de su cobertura y distribución.

Es interesante notar, que también existe cierta correlación entre la forma de crecimiento y familia de cada especie, con su cobertura relativa. Esto es, las especies con mayor cobertura son de forma masiva y pertenecen a la familia Faviidae del suborden Faviina, características que a su vez corresponden a las especies más agresivas.

Por otra parte, la formación de anillos competitivos dentro de la ordenación de dominancia agresiva puede contribuir al mantenimiento de la diversidad dentro de la comunidad coralina, más que si se tratara de una ordenación jerárquica lineal. Esto es, en una comunidad donde se encuentren especies con habilidades

competitivas similares, el tiempo que necesita transcurrir para que una especie dada monopolice el recurso espacial (si es que lo llega a hacer), es mucho mayor que el requerido cuando la jerarquía de agresividad es lineal. Lo anterior es válido asumiendo que las tasas de crecimiento y la tolerancia a factores ambientales adversos de cada especie, son equivalentes (Buss y Jackson, 1979).

Es importante resaltar que la competencia espacial interespecifica, no es el único factor regulador que interviene en una comunidad coralina. El efecto de otros factores reguladores, tanto abióticos (e.g. efecto de disturbios periódicos como los Nortes, variaciones térmicas estacionales del agua, y ritmo de sedimentación) como bióticos (e.g. ritmos de reproducción y crecimiento, y requerimientos nutricionales de cada especie), no debe dejar de considerarse. La evaluación de las interacciones agresivas entre distintas especies de corales escleractinios es, pues, uno de los pasos en la elucidación de los elementos causales de la estructura coralina prevaleciente en los arrecifes del Golfo de México.

V.11. Comparación entre las capacidades agresivas de corales de Jamaica, las Bermudas, y Veracruz.

Lang (1970, 1973) y Logan (1984) investigaron las interacciones interespecificas entre corales de Jamaica y las Bermudas respectivamente, donde la fauna de escleractinios es en general, similar a la del arrecife La Blanquilla. Dada esta

similitud faunística general, y a que las tres localidades se incluyen dentro de la misma provincia zoogeográfica (Provincia del Atlántico occidental tropical) (Laborel, 1967 en Lang, 1970), se puede suponer, que la ordenación de las habilidades competitivas de los corales de estas zonas siguen ciertos patrones similares. Lo anterior, se comprobó a través del análisis gráfico de los valores de agresividad relativa calculados para las especies de estas tres localidades, en base a las ordenaciones de dominancia agresiva respectivas (Tabla 11).

La relación gráfica entre los valores de agresividad relativa de las especies reportadas por Ferriz acuario versus Lang (Figura 26), Ferriz campo versus Lang (Figura 27), y Ferriz acuario versus Ferriz campo (Figura 28), presenta las mismas tendencias: En las tres gráficas se pueden distinguir cuatro cúmulos de datos (I al IV), mismos que se discriminan a nivel familia de la siguiente manera: cúmulo I: familia Mussidae; cúmulo II: familia Faviidae; cúmulo III: familia Agaricidae; y cúmulo IV: familias Astrocoeniidae, Pocilloporidae, Siderastreidae, Poritidae, y Oculinidae. Las distancias geométricas presentadas entre cada cúmulo de datos en cada una de las gráficas, son muy similares (e.g. cocientes entre las distancias de los cúmulos II y III: 0.961, 0.961 y 1.0). Lo anterior, indica que las capacidades agresivas de las especies que se encuentran tanto en Jamaica como en Veracruz son muy parecidas.

Por otra parte, en las gráficas que incluyen los datos de agresividad relativa de Logan acuario versus Lang (Figura 29), Logan campo versus Lang (Figura 30), y Logan acuario versus Logan

Tabla 11. Valores de agresividad relativa de especies manejadas por diferentes autores y distintas modalidades experimentales.

Especie	Agresividad relativa por autor				
	a	b	b	c	c
	Lang	Logan acuuario	Logan campo	Ferriz acuuario	Ferriz campo
a. <i>S. michelini</i>	0	2.5	3.08	2.14	0.71
b. <i>M. decactis</i>	0	2.5	3.85	0.71	2.86
c. <i>A. agaricites</i>	3.24	-	-	3.57	3.57
d. <i>A. lamarcki</i>	3.24	-	-	4.28	3.57
e. <i>L. cucullata</i>	3.24	-	-	3.57	3.57
f. <i>S. siderea</i>	2.7	2.5	0	1.43	0
g. <i>P. astreoides</i>	1.35	3.75	3.08	0.71	0.71
h. <i>D. clivosa</i>	6.49	-	-	6.43	5.71
i. <i>D. strigosa</i>	6.49	6.25	6.92	6.43	6.43
j. <i>C. natans</i>	5.68	-	-	5.71	6.43
k. <i>M. areolata</i>	5.68	-	-	6.43	7.14
l. <i>M. annularis</i>	7.3	7.5	8.46	7.86	7.14
m. <i>M. cavernosa</i>	5.68	8.12	10	7.86	7.86
n. <i>O. diffusa</i>	-	2.5	0	0	0
o. <i>M. angulosa</i>	10	-	-	10	10

Nota. Solamente se incluyen los valores de las especies que comparten dos autores determinados.

- Valores de agresividad relativa calculados a partir de la ordenación de dominancia agresiva propuesta por Lang (1970, 1973) para los corales de Jamaica.
- Valores de agresividad relativa calculados a partir de las ordenaciones de dominancia agresiva propuestas por Logan (1984) para los corales de las Bermudas.
- Valores de agresividad relativa calculados a partir de las ordenaciones de dominancia agresiva propuestas por Ferriz (este estudio) para los corales de Veracruz.

continua

Tabla 11. continuación

Especie	Agresividad relativa por autor				
	a Lang	b Logan acuario	b Logan campo	c Ferriz acuario	c Ferriz campo
p. <i>A. fragilis</i>	3.24	0	1.54	-	-
q. <i>S. radians</i>	2.7	2.5	0	-	-
r. <i>P. porites</i>	1.35	1.25	0.77	-	-
s. <i>S. cubensis</i>	7.57	6.88	7.89	-	-
t. <i>H. meandrites</i>	9.19	10	6.92	-	-
u. <i>I. sinuosa</i>	9.19	9.38	8.46	-	-

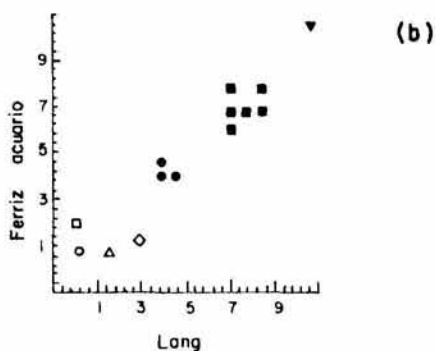
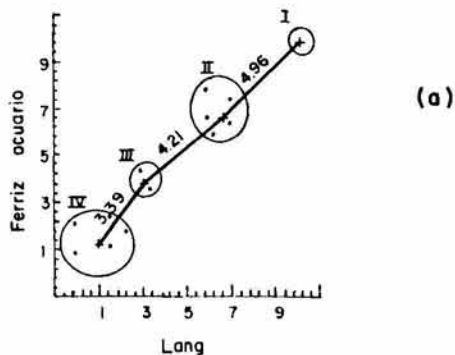
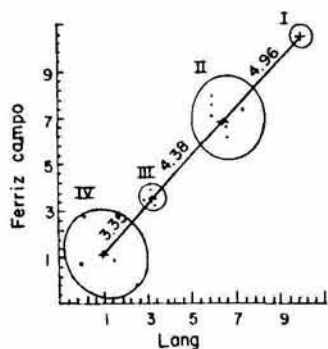
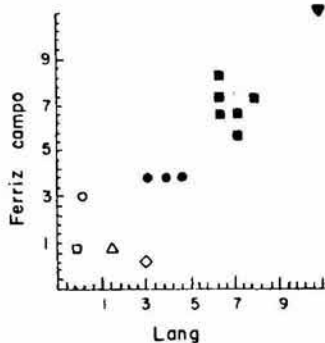


Figura 26 . Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz acuario (Veracruz) versus Lang (Jamaica). a. Indicando cuatro cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a familia:
 Astrocoeniidae, ◻ Pocilloporidae, ◦ Agaricidae, ●
 Siderastreidae, ◊ Poritidae, ▲ Faviidae, ■ Mussidae, ▼



(a)



(b)

Figura 27. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz campo (Veracruz) versus Lang (Jamaica). a. Indicando cuatro cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a familia: Astrocoeniidae, ▣ Pocilloporidae, ● Agaricidae, ● Siderastreidae, ◊ Poritidae, ▲ Faviidae, ■ Mussidae, ▼

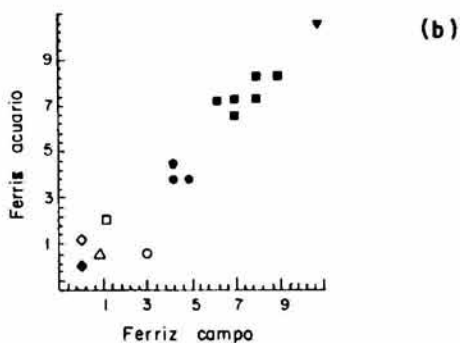
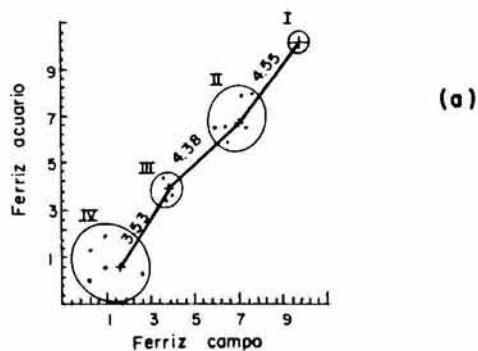
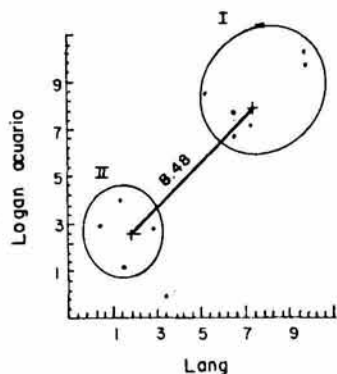
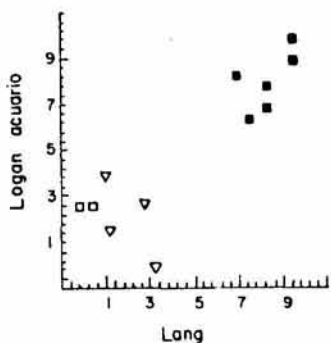


Figura 28. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Ferriz acuario (Veracruz) versus Ferriz campo (Veracruz). a. Indicando cuatro cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a familia: Astrocoeniidae, ■ Pocilloporidae, ● Agaricidae, ● Siderastreidae, ◆ Poritidae, ▲ Favidae, ■ Mussidae, ▼



(a)



(b)

Figura 29. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Loggan acuario (Bermudas) versus Lang (Jamaica). a. Indicando dos cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a suborden: Astrocoenina, \square Fungiina, ∇ Faviina, \blacksquare

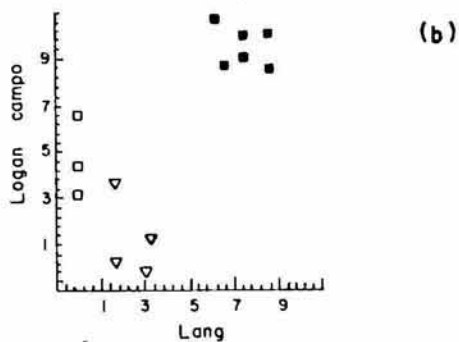
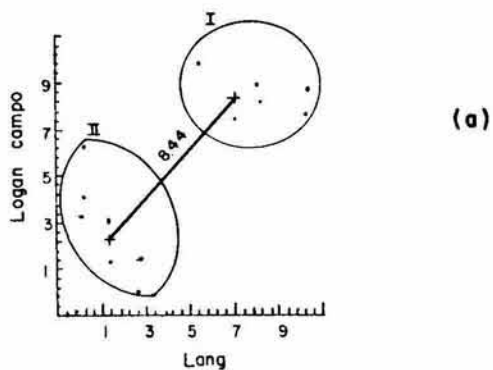


Figura 30. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas) versus Lang (Jamaica). a. Indicando dos cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a suborden: Astrocoeniina, ■ Funglina, ▼ Favilina, ■

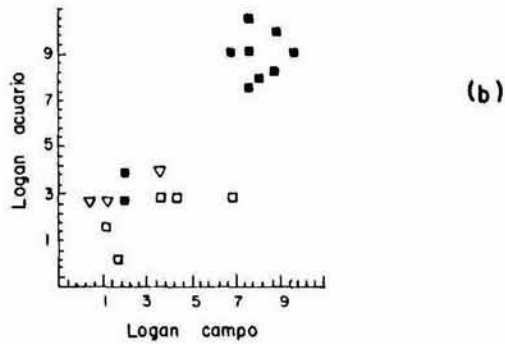
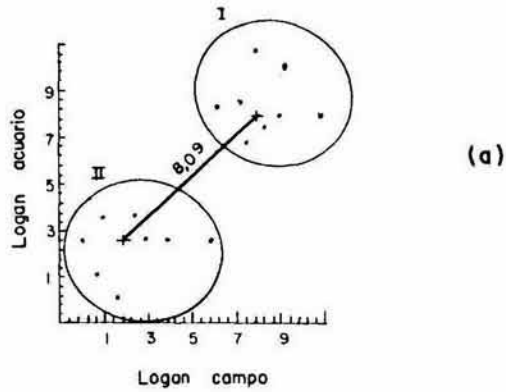


Figura 31. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logon acuario (Bermudas) versus Logon campo (Bermudas). a. Indicando dos cúmulos de datos con sus respectivas distancias geométricas. b. Codificado de acuerdo a suborden: Astrocoenina, □ Fungiina, ▽ Faviina, ■

campo (Figura 31), se distinguen dos cúmulos de datos muy parecidos, mismos que se discriminan a nivel suborden. En las tres gráficas, el cúmulo superior (I) incluye especies pertenecientes al suborden Faviina, y el inferior (II) especies de los subordenes Fungiina y Astrocoeniina. El cociente entre las distancias geométricas entre los cúmulos de cada una de estas gráficas, es muy cercano a la unidad (1.005, 1.048, 1.043), indicando gran similitud entre ellas; sugiriendo de esta manera que los datos de agresividad relativa reportados por Lang y Logan (tanto bajo condiciones de acuario como de campo), en Jamaica y las Bermudas, se asemejan notablemente.

En base a las observaciones anteriores, se podría esperar que los datos de agresividad reportados por Logan (acuario y campo), y por Ferriz en este estudio (acuario y campo) resultaran parecidos. Lo anterior se confirmó mediante el análisis de las Figuras 32, 33, 34, 35. En las cuatro gráficas se observan los datos agrupados en dos cúmulos, mismos que corresponden nuevamente al suborden Faviina (I), y Astrocoeniina y Fungiina (II). El cociente entre las distancias geométricas entre cúmulos respectivo a cada gráfica, es muy cercano a 1 (0.909, 0.869, 1.01, 0.956, 1.162), lo que indica similitud entre los valores de agresividad reportados entre estos dos autores.

En base al análisis anterior se observa que, a nivel suborden se presentan las mismas tendencias entre las jerarquías propuestas entre los corales de Jamaica, las Bermudas, y Veracruz respectivamente. Sin embargo si se analizan estas jerarquías a nivel familia, los resultados expuestos por Logan (1984) para las Bermudas, se alejan un poco de los expuestos para Jamaica y

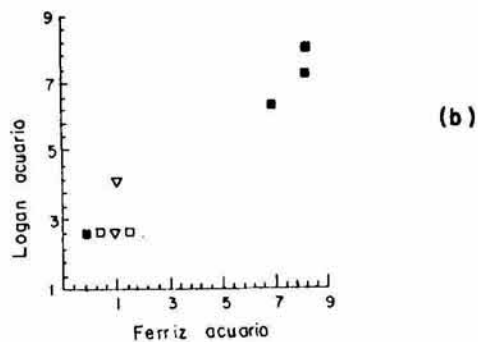
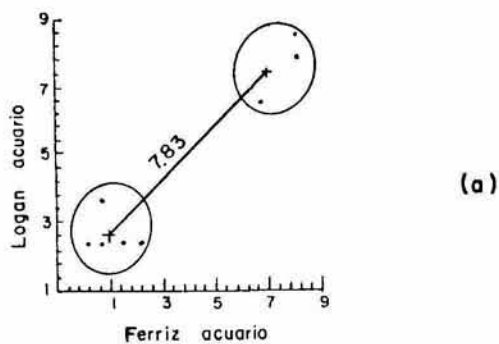


Figura 32. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas) versus Ferriz acuario (Veracruz). a. Indicando dos cúmulos de datos con su respectiva distancia geométrica b. Codificado de acuerdo a suborden: ■ Astrocoenina, ▼ Fungiina, ■ Faviina.

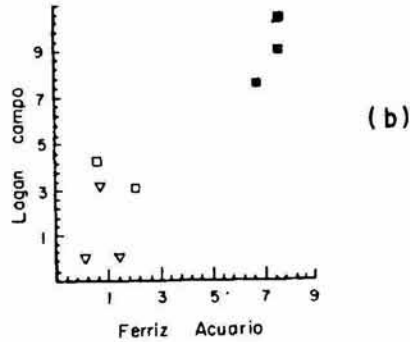
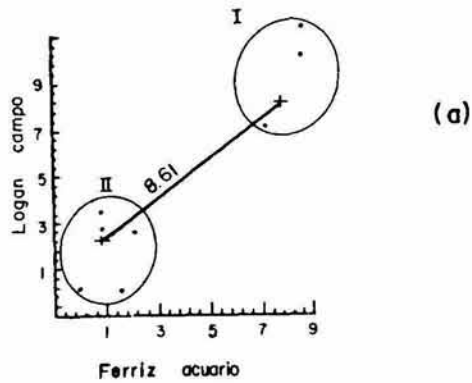


Figura 33. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas) versus Ferriz acuario (Veracruz). a. Indicando dos cúmulos de datos con su respectiva distancia geométrica b. Codificado de acuerdo a suborden: ■ Astrocoeniina, ▼ Fungiina, ■ Favlina.

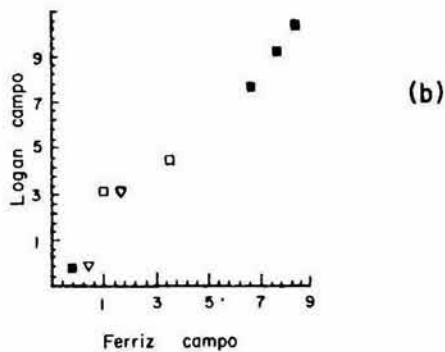
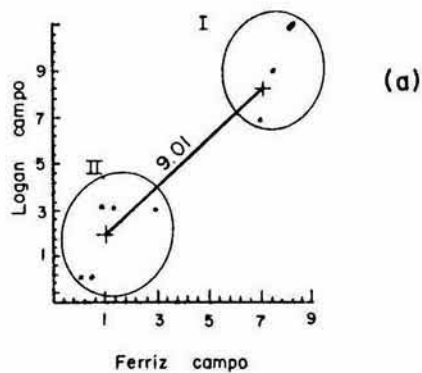


Figura 34. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan campo (Bermudas) versus Ferriz campo (Veracruz). a. Indicando dos cúmulos de datos con su respectiva distancia geométrica b. Codificado de acuerdo a suborden: \square Astrocoeniina, ∇ Fungiina, \blacksquare Faviina.

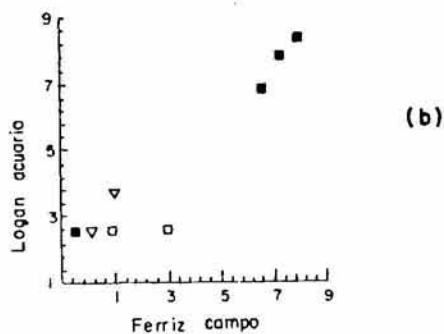
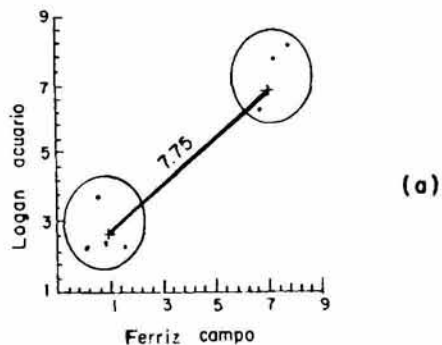


Figura 35. Representación gráfica de los valores de agresividad relativa de cada especie calculados en base a las ordenaciones de dominancia agresiva de Logan acuario (Bermudas) versus Ferriz campo (Veracruz). a. Indicando dos cúmulos de datos con su respectiva distancia geométrica b. Codificado de acuerdo a suborden: ◻ Astrocoenina ◣ Fungiina. ■ Faviina.

Veracruz (Lang, 1970, 1973; Ferriz, presente estudio). Lo anterior, se puede explicar en referencia a las posiciones geográficas de las tres localidades: los arrecifes de las Bermudas se encuentran aproximadamente en los 32° de latitud norte, mientras que los arrecifes de Jamaica y Veracruz, se localizan entre los 18° y 19° de latitud norte. Las diferencias geográficas implican a su vez diferencias ambientales (e.g. en las Bermudas la temperatura es menor), mismas que pueden tener efecto sobre la composición y comportamiento de las especies en las tres zonas.

Las diferencias entre las capacidades agresivas reportadas por cada autor, que se hacen mas evidentes si se analizan a nivel especie, se pueden adjudicar probablemente a diferencias en el estado de salud de los corales empleados en las interacciones, a diferencias estacionales, o a diferencias en las profundidades de interacción manejadas por cada autor, tal como lo sugiere Logan (1984, 1986).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

VI.1. Conclusiones.

De acuerdo a las observaciones realizadas en este estudio, cuando dos corales de especies diferentes entran en contacto, se pueden observar tres tipos de respuestas: (a) Agresión unilateral, (b) agresión bilateral, y (c) indiferencia o neutralidad. Los casos de agresión unilateral indican que los escleractinios pueden competir efectivamente entre sí, causando mortalidad localizada en las especies subordinadas.

Las reacciones de indiferencia, se pueden manifestar a través de la separación espontanea de los corales cuando estos no se encuentran fijos al sustrato; mediante cambios en la dirección de crecimiento de uno de los corales interactuantes, o simplemente mediante la convivencia sin efecto sobre ninguno de los corales.

La principal estrategia empleada por los corales cuando se colocan en contacto directo, durante un periodo máximo de 15 días, es la digestión extracelentérica por medio de filamentos mesentéricos; mismos que pueden extruir a través de la boca o de aperturas temporales en las paredes de sus pólipos.

Los eventos secuenciales de la agresión, de manera general, se pueden resumir de la siguiente manera:

1. Extrusión de los filamentos mesentéricos por parte del coral dominante en la zona de contacto con el coral subordinado.
2. Hinchazón y necrosis del tejido del coral subordinado en la zona de contacto.
3. Eliminación completa del tejido del coral subordinado. La

digestión extracelentérica puede tomar de 11 a 190 horas antes de que el esqueleto del coral subordinado resulte limpio de tejido.

Las respuestas agresivas entre los corales escleractinios utilizados en este estudio, varían de una manera especie-específica, independientemente del tamaño de los fragmentos involucrados, o del tratamiento experimental aplicado (i.e. bajo condiciones de acuario o campo). Las especies consideradas se pueden clasificar de manera general como:

- Especies muy agresivas: *Mussa angulosa*, *Montastrea cavernosa*, *M.annularis*, *Manicina areolata*, *Diploria strigosa*, *D.clivosa*, y *Colpophyllia natans*.

- Especies moderadamente agresivas: *Agaricia agaricites*, *A.lamarcki*, y *Leptoseris cucullata*.

- Especies poco agresivas: *Stephanocoenia michelinii*, *Siderastrea siderea*, *Madracis decactis*, *Porites astreoides*, y *Oculina diffusa*.

En las interacciones naturales observadas dentro del arrecife, la clasificación general de las especies en base a sus capacidades agresivas es similar, pero debe tomarse en cuenta que no se observaron interacciones entre todas las especies. En la mayoría de las interacciones naturales que implican daño unilateral, se observó que el esqueleto muerto del coral subordinado, se encuentra usualmente colonizado por otros organismos, tales como algas filamentosas y encostrantes, que también parecen participar en la competencia por espacio, con los corales escleractinios dentro del arrecife.

La ordenación de las especies en base a sus capacidades

agresivas no obedece una simple jerarquía lineal, sino que determina la existencia de dos grupos de anillos competitivos. Estos anillos denotan probables equivalencias competitivas entre las especies involucradas.

De manera general, el carácter agresivo de las especies de escleractinios comprendidas en este estudio, se puede predecir en base al tamaño del pólipo, forma de crecimiento y posición sistemática correspondiente, de la siguiente manera:

1. Las especies con pólipos más grandes, son más agresivas que las especies con pólipos más pequeños.

2. Las especies con crecimiento masivo son más agresivas que las especies foliáceas, encostrantes y ramificadas.

3. Los organismos de las familias Mussidae y Faviidae, ambas consideradas dentro del suborden Faviina, son los más agresivos, mientras que los de las familias Pocilloporidae, Astrocoenidae, Poritidae, Siderastreidae, y Oculinidae son los menos agresivos.

Es probable que para algunas especies, como *Montastrea cavernosa*, *M. annularis*, y *Colpophyllia natans*, su capacidad agresiva contribuya en la determinación de su cobertura dentro del arrecife. Mientras que para el caso de otras, como *Siderastrea siderea*, que a pesar de ser una especie poco agresiva tiene una alta cobertura dentro del arrecife, su cobertura se explique en base a otras características de la especie, tales como sus capacidades de tolerancia fisiológica a condiciones ambientales variables, o ritmos de crecimiento y reproducción.

Existen ligeras variaciones respecto a las capacidades agresivas reportadas en las especies de los arrecifes de Jamaica, las Bermudas, y Veracruz. Sin embargo, si las capacidades

agresivas se refieren a nivel de suborden, se observan las mismas tendencias en el comportamiento de los corales de las tres localidades. Si se analizan las capacidades agresivas a nivel familia, más que a nivel especie o suborden, se observa una mayor correspondencia entre los organismos de Jamaica y Veracruz, que con respecto a los de las Bermudas, probablemente debido a las diferencias geográficas entre las tres localidades. Los arrecifes de las Bermudas, que están localizados más al norte, probablemente se ven regidos por diferentes condiciones ambientales, que pueden modificar los patrones de comportamiento de las especies de la zona, con respecto a otras localidades. Las diferencias también podrían adjudicarse a fluctuaciones climáticas estacionales, o a diferencias en los periodos de observación y experimentación, manejados en cada localidad.

El uso de métodos gráficos - numéricos exploratorios tales como: gráficas de puntos codificadas de acuerdo a una tercera variable, diagramas de tallo y hoja, diagramas de cajas en paralelo y análisis de tablas de dos vías a través de las medianas, resultó determinante en la interpretación de los datos obtenidos en este estudio. A lo largo de este trabajo se demostró que la adecuada representación gráfica de los datos, constituye una herramienta poderosa para la evaluación de sus patrones de comportamiento, y para la búsqueda de asociaciones entre los mismos. La utilización de las distancias geométricas entre cúmulos de datos dentro de un plano cartesiano, se demostró como un método comparativo adecuado para el establecimiento de relaciones entre datos de diferentes juegos de gráficas.

VI.2. Recomendaciones.

La interpretación de los resultados aquí obtenidos, eventualmente tendrá que ser complementada, con observaciones acerca de la frecuencia y resultado de los encuentros interespecíficos dentro del arrecife, en relación a la abundancia, distribución y diversidad coralina dentro del mismo. Lo anterior, permitirá establecer el papel relativo de la competencia interespecífica, sobre la estructuración de la comunidad coralina de la zona.

Dado que la actividad coralina, definida como extensión tentacular y agresión activa por medio de digestión extracelentérica, es principalmente nocturna, estudios enfocados a la observación directa de este fenómeno dentro del arrecife, deben efectuarse preferentemente durante inmersiones nocturnas.

Sería interesante que futuras líneas de investigación se enfocaran a:

1. Elucidar otros mecanismos involucrados en la competencia por espacio.
2. Determinar cómo estos mecanismos, participan en la regulación de la distribución, abundancia, y uso del recurso espacial en la comunidad coralina, en diferentes arrecifes de costas mexicanas, en relación a otros controles físicos y biológicos.
3. Trabajar en torno al significado adaptativo de las diferentes respuestas competitivas, así como en torno al desarrollo de patrones de comportamiento en individuos inmaduros.

4. Establecer el mecanismo fisiológico o inmunológico de reconocimiento, que dispara las respuestas agresivas cuando dos corales entran en contacto.

5. Investigar la relación entre las habilidades competitivas de los escleractinios y otros organismos colonizadores.

6. Explorar las posibles variaciones de las respuestas competitivas entre corales, en relación a fluctuaciones ambientales.

Con esto, no se pretende decir que éstas sean todas las inquietudes por cubrir en relación a los patrones de comportamiento competitivo de corales escleractinios, sino presentar algunas de las posibilidades de investigación que continuaran la aportación que este trabajo representa.

Por último, es importante enfatizar la necesidad de una colaboración estrecha entre investigadores de diferentes ramas de la biología, como zoología, ecología, bioquímica, genética, y paleontología, para lograr un mayor entendimiento del proceso competitivo, así como sus causas y consecuencias. Sin olvidar el papel que el manejo estadístico de los datos, debe jugar en la interpretación adecuada de los mismos.

APENDICE

Diagramas de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo de las siguientes especies: *Madracis decactis*, *Agaricia agaricites*, *A. lamarcki*, *Leptoseris cucullata*, *Porites astreoides*, *Montastrea annularis*, *M. cavernosa*, *Oculina diffusa*, y *Mussa angulosa*.

Diagramas de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm), representativos del tamaño del pólipo de las siguientes especies: *Diploria clivosa*, *D. strigosa*, y *Manicina areolata*.

Cada uno de los diagramas contiene la siguiente información adicional:

Refiere las unidades en que está expresado el diagrama. Por ejemplo: UNIDAD = 0.1, indica un que 1 (TALLO) y un 2 (HOJA) deben leerse como 1.2 mm.

Indica el valor más pequeño en la parte superior del diagrama (mm).

Una **Hi** indica la línea o renglón en el que se localiza el cuarto inferior del lote de datos.

Una **M** indica la línea o renglón en el que se localiza la mediana del lote de datos.

Una **Hs** señala la línea o renglón en el que se localiza el cuarto superior del lote de datos.

En los casos en los que aparecen asteriscos en las columnas de extrema derecha, se refiere a que hay un mayor número de datos, que no se pudo incluir en el diagrama por falta de espacio, en la hilera correspondiente.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.3

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
1	1	3
3	1	45
11	1	66666667
14	1	889
33	2	Hi 0000000000000000111
42	2	222222333
(8)	2	M 45555555
50	2	6666777
43	2	888999
37	3	Hs 000000111111
24	3	22222223
15	3	4445
11	3	6777
7	3	888
4	4	01
*** Valores aberrantes ***		
2	4	66

Figura 38. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Agaricia lamarcki*.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.0

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
0	1	001111
31	1	2222222233333333333333333333
56	1	HI 44444444444444444444444455555
80	1	66666666666666666666666677777777
(20)	1	M 888888889999999999999999
84	2	00000000011111111111111111111
57	2	Hs 2222333333333
45	2	4444444444444444444455555555
23	2	666666777
14	2	88
12	3	01
10	3	223333
4	3	45
2	3	6
	***	Valor aberrante ***
1	3	7

Figura 39. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Leptoseris cucullata*.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 3.0

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
4	3	0011
6	3	23
9	3	455
19	3	666677777
33	3	88888999999999
46	4 Hl	000000001111
52	4	222233
69	4	444444444444455555
(8)	4 M	6666777
63	4	8888899999
53	5	00000111
44	5	2222233
37	5 Hs	5555
33	5	66
31	5	88899
26	6	0001
22	6	2222223333
12	6	44
10	6	66777
5	6	88
3	7	0
2	7	
2	7	55

Figura 41. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Diploria ciliuosa*.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 3.8

FREC. AC.	TALLO	HOJA
1	3	8
4	4	001
7	4	223
10	4	445
15	4	66677
21	4	888999
28	5	0001111
45	5	222222333333333333
58	5	4445555555555
71	5	6666667777777
85	5	HI 88888888999999
114	6	0000000000000011111111111111
142	6	2222222222333333333333333333
158	6	4444444445555555
(22)	6	M 66666666666666777777777
160	6	8888888888889999999999
140	7	000000000111111111
121	7	2222222222222333333
102	7	Hs 44444444444444555555555
80	7	66666666666666667777
60	7	88889999
52	8	0001111111111
39	8	223333
33	8	44444555555
22	8	6667
18	8	88999
13	9	001
10	9	23
8	9	5
7	9	6677
*** Valores aberrantes ***		
3	10	1
2	10	5
1	12	3

Figura 42. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Diploria striigosa*.

UNIDAD = 0.1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 0.4

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
1	6	4
4	6	579
7	7	344
18	7	56688888899
36	8	001112222333444444
61	8	55555566666778888889999
102	9	00000011111222233333333333344444444444444
132	9	HL 55555566666666777778888888999
174	10	000000000000111111111111222233333444444444
221	10	5555555566666666666677777777888888889999999
(36)	11	M 0000000111111222223333333333344444
203	11	55555555556666666666667778888888999
168	12	000000001111111222233333334444444
134	12	Hs 55555566666666777777788899999
105	13	00001122233334444
87	13	5555555677888888899
66	14	000011223333444
51	14	555566666789
39	15	011222334
30	15	5678
26	16	000133
20	16	55566
14	17	1223
10	17	6
9	18	4
		*** Valores aberrantes ***
8	19	489
5	20	47
3	22	2
2	23	02

Figura 43. Diagrama de tallo y hoja de los valores del ancho de los valles (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Manicina areolata*.

UNIDAD = 0.01

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.4

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
2	14	00
9	15	0000000
13	16	0000
18	17	00000
32	18	0000000000000000
44	19	000000000000
57	20	0000000000000
73	21	0000000000000000
94	22	00000000000000000000
116	23	00000000000000000000
156	24	Hi 000
198	25	000
237	26	000
(29)	27	M 000
212	28	000
182	29	00
138	30	Hs 000
113	31	000
81	32	000
60	33	00000000000000
47	34	0000000000000000000000
28	35	00000000000000
16	36	000000
10	37	00000
5	38	0
4	39	0
*** Valores aberrantes ***		
3	42	0
2	44	00

Figura 44. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Montastrea annularis*.

UNIDAD = 0.01

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 1.20

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
2	12	00
4	13	00
11	14	0000000
21	15	000000000
36	16	00000000000000
60	17	000000000000000000
81	18	Hi 000000000000000000
107	19	0000000000000000000000
(34)	20	M 000000000000000000000000000000
104	21	00000000000000000000
83	22	Hs 000000000000000000000000
58	23	000000000000
46	24	00000000000000
32	25	000000000000000
17	26	00000000
9	27	00
7	28	00
5	29	
5	30	0
4	31	00
*** Valores aberrantes ***		
2	35	0
1	42	0

Figura 46. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Oculina diffusa*.

UNIDAD = 1

Valor más pequeño en la parte superior del diagrama es 10

FREC. ACUM.	TALLO	HOJA
3	1	001
4	1	3
8	1	4555
11	1	677
17	1	888899
24	2	0000111
30	2	Hi 333333
40	2	4444455555
(12)	2	M 888888677777
48	2	8888888999
38	3	00000011
30	3	333
27	3	Hs 44555
22	3	6677777
15	3	89
13	4	0111
9	4	23
7	4	555
4	4	67
2	4	9
1	5	
1	5	2

Figura 47. Diagrama de tallo y hoja de los valores del diámetro de cáliz (mm), representativos del tamaño del pólipo, de la especie *Mussa angulosa*.

LITERATURA CITADA

- Acuerdo que establece como zona de refugio para la protección de flora y fauna marinas, las aguas comprendidas en el área de "La Blanquilla", Estado de Veracruz. (1975, Julio 28). Secretaría de Industria y Comercio. *Diario oficial*, p.12.
- Arenas, F. V. (1966). *Hydrografía y plancton en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, Ver.* Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ates, R. (1989). Aggressive behavior in corals. *Freshwater and Marine Aquarium*, 12 (8): 104-112.
- Bak, R. P. M. (1975). Ecological aspects of the distribution of reef corals in the Netherlands Antilles. *Bijdragen tot de dierkunde*, 45 (2): 181-190.
- Bak, R. P. M., Browns, J. J. W. M. & Heys, F. M. L. (1977). Regeneration and aspects of spatial competition in the Scleractinian corals *Agaricia agaricites* and *Montastrea annularis*. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium: Vol. 1* (pp. 143-148). Miami, USA.
- Bak, R. P. M. & Criens, S. R. (1981). Survival after fragmentation of colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (Scleractinia) and the subsequent impact of a coral disease. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium: Vol. 2* (pp. 221-227). Manila, Philippines.
- Bak, R. P. M. & Elgershuizen, J. H. B. W. (1976). Patterns of oil-sediment rejection in corals. *Marine Biology*, 37: 105-113.
- Bak, R. P. M., Termaat, R. M. & Dekker, R. (1982). Complexity of coral interactions: Influence of time, location of interaction and epifauna. *Marine Biology*, 69: 215-222.
- Bakus, G. J. (1981). Chemical defense mechanisms on the Great Barrier Reef, Australia. *Science*, 211: 497-499.
- Barnes, D. J. (1973). Growth in colonial scleractinians. Coral reef project-Papers in memory of Dr. Thomas R. Goreau. 12. *Bulletin of Marine Sciences*, 23: 280-298.
- Barnes, R. D. (1984). *Zoología de los invertebrados. Cap. 6. Arrecifes coralinos.* (4ta ed.). México: Ed. Interamericana.
- Benayahu, Y. & Loya, Y. (1977). Space partitioning by stony corals soft corals and benthic algae on the coral reefs of the northern Gulf of Eilat (Red Sea). *Helgolander wiss. Meeresunters*, 30: 362-382.

- Benayahu, Y. & Loya, Y. (1981). Competition for space among coral reef sessile organisms at Eilat, Red Sea. *Bulletin of Marine Science*, 31 (3): 514-522.
- Birch, L. C. (1957). The meaning of competition. *American Naturalist*, 91: 5-18.
- Bothwell, A. M. (1983). Toppling, contact overgrowth and extracoelenteric digestion among corals and the intermediate disturbance hypothesis [Abstract]. *Australian Coral Reef Society, Annual Scientific Meeting* (pp. 16-21). Brisbane, Australia.
- Bradbury, R. H. & Young, P. C. (1981). The race and the swift revisited, or is aggression between corals important?. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium: Vol. 2* (pp. 351-356). Manila, Philippines.
- Bradbury, R. H. & Young, P. C. (1983). Coral interactions and community structure: An analysis of spatial pattern. *Marine Ecology Progress Series*, 11: 265-271.
- Braithwaite, C. J. R. (1973). Reef: Just a problem of semantics? *The American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 57 (6): 1100-1116.
- Bravo, R. J. y Camacho, R. J. (1989). *Contribución al conocimiento sobre la estructura de la comunidad de corales Scleractinios en el arrecife "La Blanquilla". Veracruz, México*. Tesis profesional. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- Buddemeier, R. W. & Kinzie, R. A. (1976). Coral growth. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, 14: 183-225.
- Burkholder, P. R. (1973). The ecology of marine antibiotics and coral reefs. In D. A. Jones & R. Endean (Eds.), *Biology and geology of coral reefs: Vol. 2* (pp. 117-182). New York: Academic Press.
- Buss, L. W. & Jackson, J. B. C. (1979). Competitive networks: Nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. *The American Naturalist*, 113 (2): 223-234.
- Cairns, S. D. (1982). Stony corals (Cnidaria, Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. In Rutzler, K. & I. G. McIntyre (Eds.), *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I* (pp. 271-302). New York: Smithsonian Institution Press.
- Carpenter, F. W. (1910). Feeding reactions of the rose coral (*Isophyllia*). *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 46: 149-162.

- Carricart, G. J. F. (1985). *Descripción de las especies de corales Scleractinios de Isla de Enmedio, Ver.* Tesis profesional. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- Castañares, L. G. (1978). *Corales petreos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia)*. Tesis profesional, UNAM, México.
- Castañares, L. G. y Soto, L. A. (1982). Estudio sobre los corales Scleractinios hermatípicos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México. Parte I: Sinopsis taxonómica de 38 especies (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 9 (1): 295-344.
- Catala, R. L. A. (1964). *Carnival sous la mer*. Paris: R. Sicard.
- Connell, J. H. (1973). Population ecology of reef-building corals. In D. A. Jones & R. Endean (Eds.), *Biology and geology of coral reefs: Vol. 1* (pp. 205-245). New York: Academic Press.
- Connell, J. H. (1976). Competitive interactions and the species diversity of corals. In G. D. Mackie (Ed.), *Coelenterate ecology and behaviour* (pp. 51-58). New York: Plenum Press.
- Cope, M. (1981). Interspecific coral interactions in Hong Kong. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium: Vol. 2* (pp. 357-362). Manila, Philippines.
- Curts, J. B. (1984). Introducción al análisis de residuos en biología. *Biótica*, 9 (3): 271-278.
- Curts, J. B. (1986). El diagrama de tallo y hoja. *Biología*, 15 (1-4): 7-12.
- Curts, J. B.; Alcántar, L. L. & Chiappa, C. X. (1987). Introducción al análisis exploratorio de datos multidimensionales. *Ciencias*, 11: 30-35.
- Chornesky, E. A. (1983). Induced development of sweeper tentacles on the reef coral *Agaricia agaricites*: A response to direct competition. *Biological Bulletin*, 165: 569-581.
- Chornesky, E. A. & Williams, S. L. (1983). Distribution of sweeper tentacles on *Montastrea cavernosa*. In M.L. Reaka (Ed.), *The ecology of deep and shallow coral reefs. Symposia Series on Undersea Research* (pp. 61-67). National office of undersea research, NOAA, Rockville, Maryland, U.S.A.
- Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41: 351-389.

- De la Lanza, E.G. (1965a). *Estudio preliminar de algunos factores físicos y químicos de las aguas costeras de Veracruz*. Ver. Tesis profesional, Facultad de Química, UNAM, México.
- De la Lanza, E.G. (1965b). Algunas características hidrográficas del sistema litoral de Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 36 (1-2): 47-52.
- Den Hartog, J. C. (1977). The marginal tentacles of *Rhodactis sanctithomae* (Corallimorpharia) and the sweeper tentacles of *Montastrea cavernosa* (Scleractinia); their cnidom and possible function. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium: Vol. 1* (pp. 463-469). Miami, USA.
- Díaz-Garcés, J. J. (1966). *Estudio preliminar de la sistemática y distribución de la flora marina del arrecife "La Blanquilla"*. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Duerden J. E. (1902). West Indian madreporarian polyps. *Memoir of the National Academy of Sciences*, 8: 399-597.
- Dustan, P. (1975). *Genecological differentiation in the reef building coral Montastrea annularis*. Tesis doctoral, State University of New York, Stony Brook, EUA.
- Emerson, J. D. & Hoaglin, D. C. (1983). Analysis of two-way tables by medians. In D.C. Hoaglin, F. Mosteller & J. W. Tukey (Eds.), *Understanding robust and exploratory data analysis* (Chap. 6). New York: John Wiley & Sons.
- Emery, K. D. (1963). Estudios regionales. Arrecifes coralinos en Veracruz, Mex. *Geofísica Internacional*, 3 (1): 11-17.
- Fandiño, S. (1977). *Estudios taxonómicos y algunos aspectos ecológicos sobre las madreporas del arrecife Blanquilla*. Veracruz, Mex. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ferre-D'Amare, A. R. (1985). Reefs of the Mexican Atlantic: A review. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress: Vol. 6* (pp. 349-354). Tahiti.
- Fishelson, L. (1973). Ecology of coral reefs in the Gulf of Aqaba (Red Sea) influenced by pollution. *Oecologia (Berlin)*, 12: 55-67.
- Flores, C. C. (1974). Contribución al conocimiento de los apendicularios del arrecife "La Blanquilla", Veracruz, Mex. con descripción de una nueva especie. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 1 (1): 41-60.
- Francis, L. (1973). Intraspecific aggression and its effect on

- the distribution of *Anthopleura elegantissima* and some related anemones. *Biological Bulletin*, 144: 73-92.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Glynn, P. W. (1974). Rolling stones among the Scleractinia: Mobile coralliths in the Gulf of Panama. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium: Vol. 2* (pp. 183-198). Brisbane, Australia.
- Glynn, P. W. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs*, 46: 431-456.
- Goreau, T. F. (1959). The ecology of Jamaican coral reefs. *Ecology*, 40: 67-90.
- Goreau, T. F. (1963). Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders. *Annals of the New York Academy of Science*, 109: 127-167.
- Goreau, T. F., Goreau, N. I. & Yonge, C. M. (1971). Reef corals: autotrophs or heterotrophs. *Biological Bulletin*, 141: 247-260.
- Goreau, E. A. & Wells, J. W. (1967). The shallow-water Scleractinia of Jamaica: Revised of species and their vertical distribution range. *Bulletin of Marine Science*, 17: 442-453.
- Gravier, M. C. (1910). Sur la lutte pour l'existence chez les Madréporaires des récifs coralliens. *C.r. hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 151: 955-956.
- Green, M. G. (1968). *Contribución al conocimiento de la sistemática y ecología de las esponjas del arrecife La Blanquilla, Veracruz*. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Green, M. G. (1977). Sinopsis taxonómica de 13 especies de esponjas del arrecife La Blanquilla, Veracruz, Mex. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 4 (1): 78-98.
- Heilprin, A. (1890). The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of México. *Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia*, 42: 303-316.
- Hidaka, M. & Yamazato, K. (1984). Intraspecific interactions in scleractinian coral, *Galaxea fascicularis*: Induced formation of sweeper tentacles. *Coral Reefs*, 4: 111-116.
- Hildemann, W. H., Linthicum, D. S. & Vann, D. C. (1975).

- Transplantation and immunoincompatibility reactions among reef-building corals. *Immunogenetics*, 2: 269-284.
- Hildemann, W. H., Raison, R. L., Cheung, G., Hull, C. J., Akaka, L. & Okamoto, J. (1977). Immunological specificity and memory in a scleractinian coral. *Nature*, 270: 219-223.
- IUCN. (1984). *Directory of coral reefs of international importance. Vol. 1. Caribbean and East Pacific. USA.*
- Jackson, J. B. C. (1977). Competition on marine hard substrata: The adaptative significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist*, 111 (980): 743-767.
- Jackson, J. B. C. (1979). Morphological strategies of sessile animals. In Larwood, G. & Rosen, B. R. (Eds.), *Biology and systematics of colonial organisms* (pp. 499-555). New York: Academic Press.
- Jackson, J. B. C. & Buss, L. (1975). Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Science*, 72 (12): 5160-5163.
- Kuhlmann, D. H. H. (1975). Charakterisierung der Korallenriffe vor Veracruz/Mexiko (Characterization of the coral reefs of Veracruz, Mexico). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 60 (4): 495-521.
- La Barre, S. & Coll, J. (1982). Movement in soft corals: An interaction between *Nephthea brassica* (Coelenterata: Octocorallia) and *Acropora hyacinthus* (Coelenterata: Scleractinia). *Marine Biology*, 72: 119-124.
- Laborel, J. (1967). *Madrépores des côtes du Brésil*. Deuxième these, Université d'Aix-Marseille, Francia.
- Lang, J. C. (1969). New characters for coral taxonomy [Abstract]. In: *Association of Island Marine Laboratories Eighth Meeting. Jamaica.*
- Lang, J. C. (1970). *Inter-specific aggression within the scleractinian reef corals*. Tesis doctoral, Yale University, New Haven, Connecticut.
- Lang, J. C. (1971). Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne, Edwards & Haime). *Bulletin of Marine Science*, 21 (4): 952-959.
- Lang, J. C. (1973). Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. *Bulletin of Marine Science*, 23 (2): 260-279.
- Lang, J. C. (1980). Are the sweeper tentacles of *Montastrea cavernosa* polyfunctional organs? [Abstract]. *Proceedings of*

the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean, 15: 8.

- Lewis, J. B. & Price, W. S. (1975). Feeding mechanisms and feeding strategies of Atlantic reef corals. *Journal of Zoology, London, 176: 527-544.*
- Logan, A. (1984). Interspecific aggression in hermatypic corals from Bermuda. *Coral Reefs, 3: 131-138.*
- Logan, A. (1986). Aggressive behavior in reef corals: A strategy for survival. *Sea Frontiers/Sea Secrets, 32 (5): 347-351.*
- Lot-Helgeras, A. (1968). *Estudios sobre fanerogamas marinas en las cercanías de Veracruz, Ver.* Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Loya, Y. (1972). Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biology, 13: 100-123.*
- Loya, Y. (1976). Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bulletin of Marine Science, 26 (4): 450-466.*
- Maguire, L. A. & Porter, J. W. (1977). A spatial model of growth and competition strategies in coral communities. *Ecological Modelling, 3: 249-271.*
- Ohlhorst, S. L. (1984). Spatial competition on a Jamaican coral reef. *Advances in Reef Science*. Abstracts of a joint meeting of the Atlantic reef committee and international society for reef studies (pp. 91-92). University of Miami, Florida.
- PEMEX-Secretaría de Marina. (1987a). *Evaluación de los corales escleractinios del sistema arrecifal del Puerto de Veracruz.* (GPTA-E-01/87). México, D.F.: Subdirección de planeación y coordinación, Gerencia de coordinación y control de protección ambiental, Dirección general de Oceanografía.
- PEMEX-Secretaría de Marina. (1987b). *Informe del estudio de evaluación de corales escleractinios: Arrecife La Blanquilla, Ver, México.* Subdirección de planeación y coordinación, Gerencia de coordinación y control de protección ambiental, Dirección general de Oceanografía. México.
- Porter, J. W. (1974). Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. *Science, 186: 543-545.*
- Porter, J. W. (1976). Autotrophy, heterotrophy, and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. *The American Naturalist, 110 (975): 731-742.*

- Potts, D. C. (1976). Growth interactions among morphological variants of the coral *Acropora palifera*. In G. D. Mackie (Ed.), *Coelenterate ecology and behaviour* (pp. 79-88). New York: Plenum Press.
- Potts, D. C. (1978). Differentiation in coral populations. *Atoll Research Bulletin*, 220: 55-74.
- Purcell, J. E. (1977). Aggressive function and induced development of catch tentacles in the sea anemone *Metridium senile* (Coelenterate, Actiniaria). *Biological Bulletin, Marine Biology Laboratory, Woods Hole*, 153: 355-368.
- Resendez, M. A. (1971). Peces colectados en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 42: 7-30.
- Richardson, C. A., Dustan, P. & Lang, J. C. (1979). Maintenance of living space by sweeper tentacles of *Montastrea cavernosa*, a Caribbean reef coral. *Marine Biology*, 55: 181-186.
- Rinkevich, B. & Loya, Y. (1983). Intraspecific competitive networks in the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 1: 161-172.
- Rinkevich, B. & Loya, Y. (1985). Intraspecific competition in a reef coral: Effects on growth and reproduction. *Oecologia (Berlin)*, 66: 100-105.
- Sammarco, P. W. (1982). Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: Whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61: 31-55.
- Sammarco, P. W., Coll, J. C. & La Barre, S. (1985). Competitive strategies of soft corals (Coelenterata: Octocorallia). II. Variable defensive responses and susceptibility to scleractinian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 91 (3): 199-216.
- Sammarco, P. W., Coll, J. C., La Barre, S. & Willis, B. (1983). Competitive strategies of soft corals (Coelenterata, Octocorallia): Allelopathic effects on selected scleractinian corals. *Coral reefs*, 1: 173-178.
- Schuhmacher, H. (1978). *Arrecifes coralinos. Su extensión, mundo animal y ecología*. Barcelona: Omega.
- Secretaría de Marina. (1978). *Temperatura y salinidad en los puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe, México*. Dirección general de oceanografía. México.
- Secretaría de Recursos Hidráulicos. (1970). *Región hidrológica No. 28. Parcial: Ríos Atoyac, La Antigua y Jamapa, México*.

- Sheppard, C. R. C. (1979). Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 1: 237-247.
- Sheppard, C. R. C. (1980a). Roles of interspecific and intraspecific competition in coral zonation. *Progress in Underwater Science*, 6: 57-60.
- Sheppard, C. R. C. (1980b). Coral cover, zonation and diversity on reef slopes of Chagos atolls, and populations structures of the major species. *Marine Ecology Progress Series*, 2: 193-205.
- Sheppard, C. R. C. (1981). "Reach" of aggressively interacting corals, and relative importance of interactions at different depths. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium: Vol. 2* (pp.363-369). Manila, Philippines.
- Sheppard, C. R. C. (1982). Coral populations on reef slopes and their major controls. *Marine Ecology Progress Series*, 7: 83-115.
- Sheppard, C. R. C. (1985). Unoccupied substrate in the central Great Barrier reef: Role of coral interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 259-268.
- Shinn, E. A. (1966). Coral growth-rate an environmental indicator. *Journal of Paleontology*, 40 (2): 233-240.
- Smith, F. G. W. (1971). *Atlantic reef corals*. Florida: Miami University Press.
- Statistical Graphics Corporation. (1985). *Statgraphics. The system for statistics 2.0* [Programa de cómputo]. STSC.
- Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 5: 43-54.
- Thomason, J. C. & Brown, B. E. (1986). The cnidom: An index of aggressive proficiency in scleractinian corals. *Coral Reefs*, 5: 93-101.
- Tommasi, L. R. (1966). Sobre algunas equinodermas da regio do Golfo de México e do mar dos Antillas. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 37: 155-165.
- Tukey, J. W. (1977). *Exploratory data analysis*. Princeton University, USA: Addison-Wesley.
- Vega, R. F. y Arenas, V. (1965). Resultados preliminares sobre la distribución del plancton y datos hidrográficos del arrecife "La Blanquilla" Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de*

Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 36: 53-59.

- Villalobos, A. F. (1971). Estudios ecológicos en un arrecife coralino en Veracruz, Mex. En: *Coloquio sobre investigaciones y recursos del mar Caribe y regiones adyacentes* (pp. 531-545). UNESCO.
- Wellington, G. M. (1980). Reversal of digestive interactions between Pacific reef corals: Mediation by sweeper tentacles. *Oecologia (Berlin)*, 65: 516-525.
- Wells, J. W. (1957). Coral reefs. *Geol. Soc. America, Memoir 67, 1: 609-631.*
- Wells, J. W. (1973). New and old scleractinian corals from Jamaica. *Bulletin of Marine Science*, 23: 16-58.
- Wilkinson, L. (1985). *SYSTAT. The system for statistics* [Programa de computador]. Evanston, Illinois: SYSTAT Inc.
- Williams, R. B. (1975). Catch tentacles in sea anemones: Occurrence in *Haliplanella luciae* (Verrill) and a review of current knowledge. *Journal of Natural History*, 9: 241-248.
- Yamazato, K. & Yeemin, T. (1986). Preliminary study on the inter- and intra-specific interactions among corals of Khang Khao island, the Sichang islands, Gulf of Thailand. *Galaxea*, 5: 163-174.
- Yonge, C. M. (1930). Studies on the physiology of corals. I. Feeding mechanisms and food. *Scientific Report on the Great Barrier Reef Expedition, 1 (2): 13-57.*