



# Universidad Nacional Autónoma de México

Escuela Nacional de Estudios Profesionales  
I Z T A C A L A

Análisis Retrospectivo del Crecimiento de  
*Montastrea annularis* ( Ellis y Solander, 1786 )  
del Arrecife de Enmedio, Veracruz.

T E S I S

Que para obtener el Título de  
LICENCIATURA EN BIOLOGIA

P r e s e n t a

ANDREA PILAR LIPSTEIN DAWSON

Los Reyes, Iztacala

Invierno, 1989



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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 Charlotte : Por ser mi primera gran maestra, ejemplo  
y guía de mi vida.*

*Gracias por todo mamá.*

*A César: Por ser presencia y energía que están siempre  
a mi lado.*

*A David y Linda: Por que son un ejemplo de comunión.*

*A Michael: Por la generosidad y el amor que se encuentra  
en tí.*

*A Alejandra: Por lo divertido que es tener una hermana  
como tú.*

*A Chella*

*y Alfreda: Por el apoyo de todos los días durante casi  
todos mis años.*

*A los amigos que he encontrado en mi camino.*

*Por último, a los corales que fenecieron, obligadamente, para  
la realización de este estudio.*

*"Epigrama de espuma que se espiga  
ante un auditorio anestesiado,  
incisivo clamor que la sordera  
tenaz de los objetos amordaza,  
flor mineral que se abre para adentro  
hacia su propia luz,  
espejo ególatra  
que se absorbe a sí mismo contemplándose."*

*Muerte Sin Fin*

*José Gorostiza*

## Indice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	5
Antecedentes.....	15
Area de Estudio.....	23
Descripción del Arrecife de Enmedio.....	25
Condiciones ambientales.....	28
Metodología.....	33
Descripción de la población.....	33
Metodología de campo.....	34
Metodología de laboratorio.....	35
Descripción de la muestra.....	38
Metodología de análisis de datos.....	38
Análisis gráfico-numérico.....	39
Análisis de varianza multifactorial.....	43
Análisis de regresión cualitativo.....	44
Resultados.....	51
Bandas de crecimiento.....	51
Análisis gráfico-numérico.....	53
Análisis exploratorio.....	53
Índice cronológico del patron de crecimiento.....	59
Índices climáticos e hidrográficos.....	62
Análisis robusto no-lineal.....	68
Análisis de Varianza.....	69
Superficie de Respuesta.....	79
Discusión.....	89
Crecimiento.....	89
El crecimiento en relación a los sujetos.....	89
El crecimiento en relación al tiempo.....	91
El crecimiento en relación a zonas.....	98
Significancia de las bandas de estrés y de las de alta densidad.....	102
Relaciones con estudios similares.....	105
Conclusiones.....	117
Agradecimientos.....	121
Literatura Citada.....	125

Indice de Figuras.....	133
Indice de Tablas.....	137
Apéndice A.....	139
Apéndice B.....	145
Apéndice C.....	151

## Resumen

Para la realización de este estudio, se efectuó el análisis retrospectivo del crecimiento del coral *Montastrea annularis* en el Arrecife de Enmedio, Veracruz. Las tasas de crecimiento se determinaron por medio de la técnica de rayos X, para tres zonas del arrecife, con diez ejemplares cada uno y en el período de 1976 a 1984. A través de diversos análisis gráficos y estadísticos, se estudiaron a las variables sujetos, períodos de tiempo y zonas con respecto al crecimiento, las diferencias entre cada una de estas resultaron claras. El factor tiempo denotó dos grandes grupos: el primero para los cuatro años iniciales (1976-77 a 1979-80) con índices bajos de crecimiento, y el segundo con índices altos para los cuatro restantes (1980-81 a 1983-84). Por otro lado, la variable zonas agrupó a las estaciones norte y noroeste diferenciándolas de la zona sureste, la cual tuvo las mayores tasas de crecimiento. También se obtuvo un modelo de crecimiento, que resultó con un 97% de confiabilidad para los datos reportados en este estudio.

En cuanto a los parámetros ambientales, se encontró que las mayores relaciones con el crecimiento fueron la insolación, la temperatura y el número de días con norte franco; los primeros en forma positiva mientras el último lo hace en forma negativa. Otro factor importante, fue la dirección, frecuencia e intensidad de los vientos, por el efecto que producen en las distintas zonas del arrecife. Es menester mencionar la presencia de bandas de estrés en estas muestras, siendo la más notable la del año 1976-77, la cual solamente había sido reportada para latitudes mayores a la de Veracruz.

Finalmente, el crecimiento promedio obtenido para las zonas estudiadas en el Arrecife de Enmedio fue de 8.78 mm/año, mismo que se coloca entre los más altos del Caribe en relación a otros estudios similares.

## Abstract

In order to form this study, it was necessary to make a retrospective analysis of growth of the coral, *Montastrea annularis* on the reef of Enmedio off the coast of Veracruz. The growth results were determined by the use of X-ray for three zones of the reef with ten examples from each zone during the period from 1976 to 1984. By means of various graphic analysis and statistics the coral samples were studied in their variables of subjects, periods of time and zones in respect to their growth from which differences between each one of these were clearly determined. The time factor demonstrated two large groups: the first for the initial years of 1976-77 and 1979-80 with indices of slow growth. The second group with high indices for the four remaining years studied, 1980-81 and 1983-84. On the other hand, the zone variable grouped, the north and the northwest establishing a difference from the southeast zone where the growth rate was greater. A 97% confiable model of growth rate was also obtained based on the data reported in this study.

As to the conditions of the area, it was found that the factors that had the most influence on growth were the solar radiation, temperature and the number of days of northern storms. The first ones were a positive situation whereas the last one was a negative influence. Another important factor was the direction, frequency and intensity of winds because of the effect they produced upon the distinct zones of the reef. It is also important to mention the presence of stress bands most notable in these samples in the year 1976-77, which had only been reported, previously, for latitudes farther to the north than that of Veracruz.

Finally, the average growth obtained of the studied zones of the Enmedio Reef was 8.78 mm per year which is among the greatest of the Caribbean in relation to other similar studies.



## **Introducción**

2

Los arrecifes de coral se consideran como uno de los ecosistemas más complejos, productivos y vulnerables del mundo. Albergan gran diversidad de especies, tanto vegetales como animales, formando una red trófica intrincada pero energéticamente autosuficiente. La base de esta red se sustenta en una alta producción orgánica, aún cuando los arrecifes se encuentren en medios oceánicos generalmente pobres en nutrientes. (Stoddart, 1969).

Los arrecifes están constituidos por una estructura rígida formada por el cúmulo y cementación de material calcáreo, el cual proviene principalmente de los corales constructores de arrecifes, además de otros organismos. De una forma general, un arrecife es una estructura compleja que resulta de la interacción tanto de fuerzas constructivas (organismos que fijan carbonato de calcio) y fuerzas destructivas (organismos perforantes y fuerzas fisicoquímicas) que actúan de una forma casi equilibrada (Goreau, Goreau y Goreau, 1979; Wells, 1957).

Los ecosistemas arrecifales tienen una gran importancia biológica, ya que proveen de refugio y alimento tanto a los organismos que ahí habitan, como a especies que no pertenecen al arrecife (Snedaker y Getter, 1985).

Por otro lado, los arrecifes ofrecen protección a la costa del oleaje y corrientes producidos por tormentas y huracanes, resguardando así a las comunidades ahí establecidas. Como recurso económico se obtienen rendimientos considerables de las actividades pesqueras, así como la explotación de diversas especies como fuente de materia prima

para la elaboración de artículos de joyería, objetos de ornato, entre otros. Además, tienen un efecto significativo en el desarrollo de la industria turística de diversos países cuando se usan estos ecosistemas como áreas recreativas y de esparcimiento (IUCN, 1984; Jordan, 1980; Salvat, 1981).

Los corales constructores de arrecifes, pertenecen al Filo Cnidaria, Clase Anthozoa, Orden Scleractinia (Hyman, 1940). Estos se caracterizan por poseer un exoesqueleto de carbonato de calcio (formado por cristales de aragonita) secretado por los pólipos que se ubican en las copas, en cuyo interior se localizan escleroseptos con un arreglo hexámero (Wells, 1956). En sus tejidos gastrodérmicos se encuentran un gran número de algas simbiotes conocidas como zooxantelas (*Symbiodinium microadriaticum*). Con éstas, se lleva a cabo un intercambio de nutrientes, lo que permite una mayor depositación de carbonato de calcio (Muscantine, 1973; Pearse y Muscantine, 1971; Younge, 1973). Dadas las necesidades ecofisiológicas de ésta simbiosis, la distribución y formación de arrecifes se encuentra restringida entre los 30° latitud norte y sur, delimitada por los siguientes factores: aguas claras, temperatura mínima anual de 18 °C, salinidades óptimas de 36 ‰, una alta luminosidad y profundidades generalmente no mayores a los 25 m; lo que trae consigo un crecimiento más vigoroso. Otros factores importantes que contribuyen al desarrollo del arrecife, son la sedimentación así como la frecuencia e intensidad del oleaje (Kinsman, 1964; Mann, 1982; Stoddart, 1969; Wells, 1956).

Los corales escleractinios son uno de los elementos faunísticos principales en la estructura arrecifal. El conocimiento de su tasa de

crecimiento permite conocer de una forma indirecta el proceso de crecimiento de los arrecifes y de esta manera comprender mejor la dinámica de este tipo de ecosistemas.

El estudio del crecimiento ha comprendido diferentes trabajos como los hechos por Buddemeier y Kinzie, quienes en 1976 realizaron una compilación de los estudios a este respecto, tomando principalmente los factores geológicos, biológicos, ecológicos y fisiológicos que lo afectan. Estos han permitido conocer mediante diferentes técnicas y métodos, el desarrollo de los arrecifes, su tasa de crecimiento, sus relaciones con los parámetros ambientales y la relación alga-coral en la formación del esqueleto.

Algunos de estos trabajos han permitido detectar la influencia de diversos factores sobre el crecimiento y por lo tanto utilizar a los corales como indicadores de "Salud Ecológica Arrecifal" (Salvat, 1981).

Los métodos para la evaluación del crecimiento se dividen en dos categorías: la primera se refiere a los de tiempo real, que se realizan mediante dos tomas de datos, una inicial y otra final, en un transcurso de tiempo determinado. Estas mediciones pueden ser dimensiones lineales, peso, o la incorporación de algún elemento químico al esqueleto. El resultado de la diferencia entre la cifra final y la inicial, es la tasa de crecimiento promedio obtenida para el lapso de estudio determinado. La segunda categoría se refiere a los análisis retrospectivos, que se obtienen a partir de estudios radiográficos y/o radiométricos del esqueleto del organismo. Dichos estudios permiten conocer, según su grado de exactitud, el crecimiento en forma anual, estacional o diario.

La técnica radiográfica fue desarrollada por Knutson, Buddemeier y Smith en 1972, quienes colocaron cortes de corales que provenían del atolón de Eniwetok, sobre una película de rayos X sin pantalla. Después de una exposición de 40 días, la autorradiografía reveló la presencia de diferentes bandas, atribuible a la inclusión de isótopos ( $^{90}\text{Sr}$  y  $^{90}\text{Y}$ ) en el coral. Lo anterior fue resultado de las pruebas nucleares que se realizaron en este atolón a finales de los años cuarenta y durante la década de los cincuenta. Posteriormente, Knutson y colaboradores obtuvieron radiografías de los mismos cortes de coral con los que se habían realizado las autorradiografías. Los resultados de dichas radiografías revelaron un patrón de bandas alternantes de baja y alta densidad (clara y oscura respectivamente). Estos resultados evidenciaron que la alternancia de bandas reflejaba cambios de crecimiento estacional, y que cada par de bandas correspondía a un período de tiempo de un año. La Figura 1 tomada de Knutson *et al.* (1972), ilustra el patrón de bandas alternantes tanto de autorradiografías como de radiografías en corales del atolón de Eniwetok.

Después de los estudios de Knutson y colaboradores, siguieron otros como los de Buddemeier (1974), Buddemeier, Maragos y Knutson (1974), Dodge y Thomson (1974), Macintyre y Smith (1974), Moore y Krishnaswami (1974), y Weber, White y Weber (1975) en los que se confirmó a través de diversas técnicas la periodicidad anual de las bandas en distintas especies y de diferentes localidades. Cabe señalar, que Hudson, Shinn, Halley y Lidz en 1976, acuñaron el término "esclerocronología" para describir los estudios de bandas de coral.

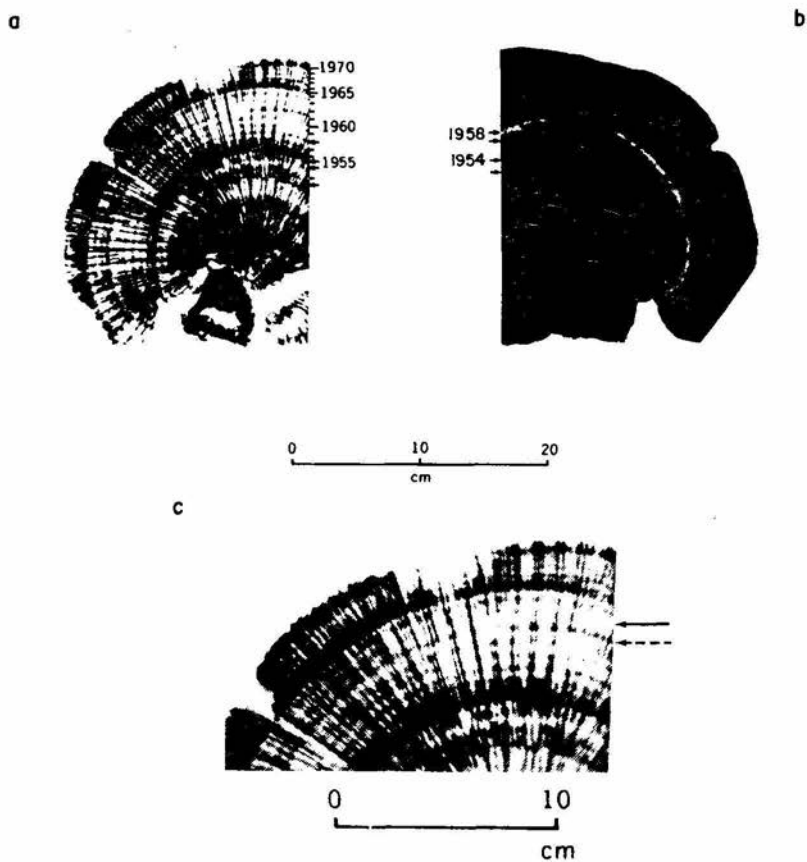


Figura 1. a) Radiografía de la muestra 1; las bandas están indicadas por líneas y fechas; las flechas muestran la localización del momento de las bandas radioactivas en b. b) Autorradiografía de la muestra 1, con las fechas de las series de pruebas nucleares asociadas con las bandas observadas. c) Ampliación de la radiografía "a)" donde se señala a la banda de baja densidad (clara) con flecha continua y a la banda de alta densidad (oscura) con flecha discontinua. Las fotos son impresiones positivas de negativos de rayos X, por lo que las áreas oscuras corresponden a las porciones más densas del coral. Para poder indicar las bandas cerca del centro del coral, la mitad de cada radiografía es mostrada. Tomado de "Coral chronometers: Seasonal growth bands in reef corals" por D. W. Knutson, R. W. Buddemeier y S. T. Smith, 1972, *Science*, 177, p. 270.

En relación a la densidad de las bandas, se ha observado que la banda de baja densidad (señalada en la Figura 1 (c) con flecha continua) representa una tasa de crecimiento más rápida, con respecto a la banda de alta densidad (señalada en la Figura 1 (c) con flecha discontinua). Además de los autores antes mencionados, Dodge y Vaisnys (1980) y Highsmith (1979) concuerdan en que la banda de alta densidad se deposita durante los meses de mayor temperatura en el agua, mientras la de baja densidad, ocurre durante el resto del año para diversos arrecifes del Indopacífico y del Atlántico. Buddemeier *et al.* (1974), Macintyre y Smith (1974) y Dodge y Vaisnys (1980) también definen la diferencia de las densidades como la variación en el arreglo de los cristales de los esclerodermitos o las distintas dimensiones de la teca o escleroseptos.

Buddemeier y colaboradores (1974) explicaron que la ventaja que proporciona la técnica radiográfica, radica en que se obtienen datos de crecimiento de carácter retrospectivo para períodos de tiempo largos, sin la necesidad de llevar a cabo las observaciones *in situ*. Además los datos obtenidos no se ven influenciados por el manejo de los organismos, estrés o toxicidad como ocurre con otro tipo de técnicas.

Con base al marco de referencia descrito anteriormente, el presente estudio pretende ampliar el conocimiento y aclarar, en alguna medida, la problemática del crecimiento en *Montastrea annularis*, debido a su importancia ecológica, al ser una de las especies dominantes y de mayor participación en la formación de arrecifes del océano Atlántico (Goreau, 1959a).

El uso de la técnica radiográfica en esta especie, es ideal ya que

presenta bandas de densidad bien definidas (Dodge y Brass 1984; Hudson et al., 1976) y la constitución del esqueleto es densa. Además es factible relacionar los resultados obtenidos con otros estudios similares sobre la misma especie.

En particular, este trabajo analiza retrospectivamente el crecimiento\* de *Montastrea annularis*, a partir de muestras obtenidas en tres zonas del Arrecife de Enmedio, Veracruz. El crecimiento se expresó mediante una tasa anual para cada una de las zonas de estudio en el período que va de 1976 a 1984. Por otra parte se observaron las posibles relaciones de éstas tasas con los parámetros ambientales reportados para el Puerto de Veracruz.

Finalmente, se elaboró un modelo de superficie de respuesta para determinar la especificidad de la tasa de crecimiento con respecto a la variabilidad intra-sujeto, el período de tiempo de investigación y las zonas de estudio.

---

\* La palabra crecimiento se refiere al incremento lineal de la masa del esqueleto calcáreo en un tiempo determinado.



**Antecedentes**

Los estudios sobre crecimiento coralino datan de finales del siglo pasado hasta la fecha. Los primeros trabajos consistían en reportar datos biométricos *in situ* (denominado método de tiempo real). En el estudio reportado por Stoddart (1969), se hace mención a este tipo de trabajos, citando a Vaughan (1915), Mayor (1924), Edmonson (1929), Stephenson y Stephenson (1933), Motoda (1940) y Abe (1940), entre otros.

Desde un inicio se observó que algunas especies de corales mostraban bandas de crecimiento internas o incrementos esqueléticos externos (método retrospectivo). Whitfield (1898) fue el primer autor que sospechó la presencia de incrementos esqueléticos, mientras que de acuerdo a Wells en 1966, (citado por Dodge y Vaisnys, 1980), Ma (1933) fue el primero en sugerir la presencia de bandas internas en los corales.

En la actualidad, los estudios basados en el método de tiempo real, utilizan principalmente técnicas de tinción o incorporación de radioisótopos. De éstas últimas, la de mayor frecuencia es la que utiliza el colorante Alizarina roja S (desarrollado por Barnes, 1970; 1972). Sin embargo, la técnica de incorporación de radioisótopos (Goreau, 1959b) también es importante, aunque su aplicación se limita a estudios sobre calcificación. Las ventajas y desventajas de estas técnicas varían de acuerdo al objetivo de estudio.

A partir de la década de los sesenta, surgen con el trabajo de Wells (1963), los estudios retrospectivos sobre crecimiento de corales.

Este último autor determinó el ciclo diario y anual de los incrementos externos de la epiteca de corales actuales y fósiles. Sus resultados fueron sorprendentes, ya que los datos sobre corales fósiles mostraban que los ciclos diarios y anuales eran mayores que en los corales actuales.

Posteriormente, el interés sobre las características de las bandas internas en el crecimiento coralino resurgió con el trabajo de Knutson et al. en 1972, quienes usaron la técnica radiográfica aunada a las técnicas radiométricas. Dicho estudio demostró que las bandas formadas eran anuales, abriendo así un nuevo campo de aplicación de estas técnicas a otras áreas de estudio.

A partir de este último estudio, se dió un gran incremento en los trabajos de crecimiento coralino en diversos lugares del mundo, con distintas especies y enfocado a diferentes aspectos.

Para el Atlántico la especie más estudiada con la técnica de rayos X es *Montastrea annularis*. Aller y Dodge (1974), estudiaron la relación entre la diversidad de especies macrobentónicas y el crecimiento coralino con el gradiente de estabilidad del suelo en la laguna arrecifal de Discovery Bay, Jamaica. Dodge y Thomson (1974) observaron la relación entre datos radiométricos y los registros del crecimiento coralino en Bermudas y Jamaica. Macintyre y Smith (1974) realizaron estudios detallados sobre la estructura de las bandas de crecimiento para las especies *Pavona gigantea* en el Golfo de Panamá y *Solenastrea hyades* en Carolina del Norte. Además compararon las bandas de crecimiento obtenidas por rayos X con las tasas de crecimiento calculadas por radiometría, tinción y mediciones directas de corales en

varias localidades del mundo, con distintas especies entre las que se encontró a *M. annularis*. Weber y White (1974) evaluaron las extensiones de crecimiento coralino en especies actuales y fósiles con relación a la profundidad y temperatura en Jamaica, Barbados, Key West, Belice y Panamá. Baker y Weber (1975) relacionaron el crecimiento lineal, densidad y tasa de calcificación con respecto a la profundidad en St. Croix, Islas Vírgenes. Weber, White y Weber (1975) determinaron las bandas de crecimiento estacional y su relación con la temperatura y radiación solar en el Indo-Pacífico y el Atlántico. Hudson et al. (1976) compararon la densidad de las bandas, con la temperatura del aire en el parche arrecifal de Hen y Chickens y concluyeron que la esclerocronología es una herramienta para determinar ambientes del pasado. Dodge, Turekian y Vaisnys (1977) analizaron las bandas de crecimiento de corales recientes y fósiles para explicar el tipo de paleoclima en el arrecife de Barbados. Hudson (1977) determinó las tasas de bioerosión a partir de mediciones de crecimiento obtenidas en radiografías de coral muerto en el arrecife de Hens y Chickens en Florida. Stearn, Scoffin y Martindale (1977) describen parte de la zona oeste de un arrecife de Barbados a partir de la cobertura, tasa de crecimiento y densidad coralina para determinar la producción de carbonato de calcio. Dustan (1979) estudió la respuesta de *M. annularis* y sus zooxantelas al transplantarlo a distintas profundidades. Tales condiciones sub-óptimas reflejaron un crecimiento en la densidad algal por  $\text{cm}^2$  de tejido de coral vivo, un decremento en la concentración de pigmentos fotosintéticos intracelulares de las zooxantelas, y una disminución significativa en las tasas de extensión

esquelética del coral, en Jamaica. Dodge (1981) mostró que las variaciones de temperatura intervienen directamente sobre el crecimiento coralino en Vieques, Puerto Rico. Hudson (1981a) observó el crecimiento de corales a tres diferentes distancias del arrecife Key Largo y su relación con tres factores ambientales (distancia de la costa, calidad del agua y profundidad). Hudson (1981b) transplató corales en un transecto perpendicular a la costa, donde relacionó el crecimiento, estrés y mortalidad con datos de temperatura superficial del agua. Hudson y Robbin (1980) determinaron la relación de crecimiento con las actividades de perforación en el Banco este de Flower Gardens. En la misma localidad Dodge y Lang (1983) hicieron comparaciones de éstas tasas con datos ambientales del lugar. Bright, Kraemer, Minnery y Viada (1984) hicieron un estudio ecológico de la diversidad, abundancia y tasas de crecimiento coralino en los parches del este y oeste de Flower Gardens. Dodge y Brass (1984) determinaron la extensión lineal, densidad y calcificación coralina en St. Croix, Islas Vírgenes. Cortés y Risk (1985) describen un arrecife pobremente desarrollado en Costa Rica, e investigaron algunas de las relaciones entre la sedimentación y aspectos ecológicos arrecifales entre los que se considera el crecimiento coralino. Hubbard y Scaturro (1985) determinaron las tasa de crecimiento de *M. annularis* y otras seis especies de escleractinios en relación a algunos parámetros ambientales en St Croix, Islas Virgenes. Huston (1985) observó la relación de las tasas de crecimiento con la profundidad de 6 especies de corales (entre las que se encuentra *M. annularis*) en Discovery Bay, Jamaica. Por último, Tomascik y Sander en 1985 analizaron catorce variables

ambientales con respecto al crecimiento en la costa oeste de Barbados.

En cuanto a los estudios de crecimiento en la República Mexicana, sólo se puede citar el de Rannefeld (1972) quien trabajó en el Arrecife de Enmedio, Veracruz. En dicho trabajo se reporta el uso de dos técnicas de tinción (HCl-Tetraciclina y Alizarina Roja S) y una de medición directa (marcaje con cintas) en *Acropora palmata*. Asimismo, se comparó la utilidad de éstas y concluyó que la Alizarina Roja S y el marcaje con cintas son aplicables. Sin embargo, éste sólo realizó el seguimiento por 6 meses y declaró que el estudio fue inconcluso, aunque considera que los resultados pueden ser comparables con los de otros trabajos en las Indias Occidentales (Arrecifes al oeste del Atlántico).

Dada la importancia que tienen las técnicas radiográficas en corales, y en ausencia de trabajos de este tipo para los litorales del país, el presente estudio pretende ampliar el contexto de la esclerocronología a la especie *Montastrea annularis*, ubicada en el Arrecife de Enmedio, Veracruz.

**Area de Estudio**

Las áreas de arrecifes y formaciones de coral de las costas de la República Mexicana se encuentran en ambos litorales. En el Pacífico, se localizan en la península de Baja California, Islas Revillagigedo y sur de este litoral, considerándose como comunidades coralinas poco desarrolladas (Dana, 1975). En cambio, las principales áreas y formaciones se distribuyen en el Atlántico, tanto en las costas de la Península de Yucatán (Mar Caribe y Golfo de México) como en las de Veracruz (IUCN, 1984).

El Sistema Arrecifal del Puerto de Veracruz, comprende un conjunto de arrecifes que se encuentran más al sur de la parte occidental del Golfo de México. A su vez, constituyen un punto de unión entre los del este de la Sonda de Campeche y los dos arrecifes aislados más al norte: Isla Lobos situado al norte de Veracruz y Flower Garden Banks en Galveston, Texas (Krutak, 1982).

Este sistema formado por dos series de arrecifes se sitúa entre los 19°03'00" y 19°14'15" latitud norte y los 95°47'36" y 96°08'13" longitud oeste. El primero a lo largo de la costa del Puerto de Veracruz que incluye a La Anegada de Adentro, Isla Verde, La Blanquilla, Pájaros, Sacrificios, La Gallega, La Galleguilla y Hornos. El segundo, localizado a ocho millas náuticas (14.8 km) al sureste del primero, frente a la punta Antón Lizardo, que incluye arrecifes con mayores dimensiones: Anegada de Afuera, Santiaguillo, Anegadilla, Cabezo, Rizo, Chopas, Los Bajitos, Blanca, Giote, Topatillo y Enmedio (Figura 2).



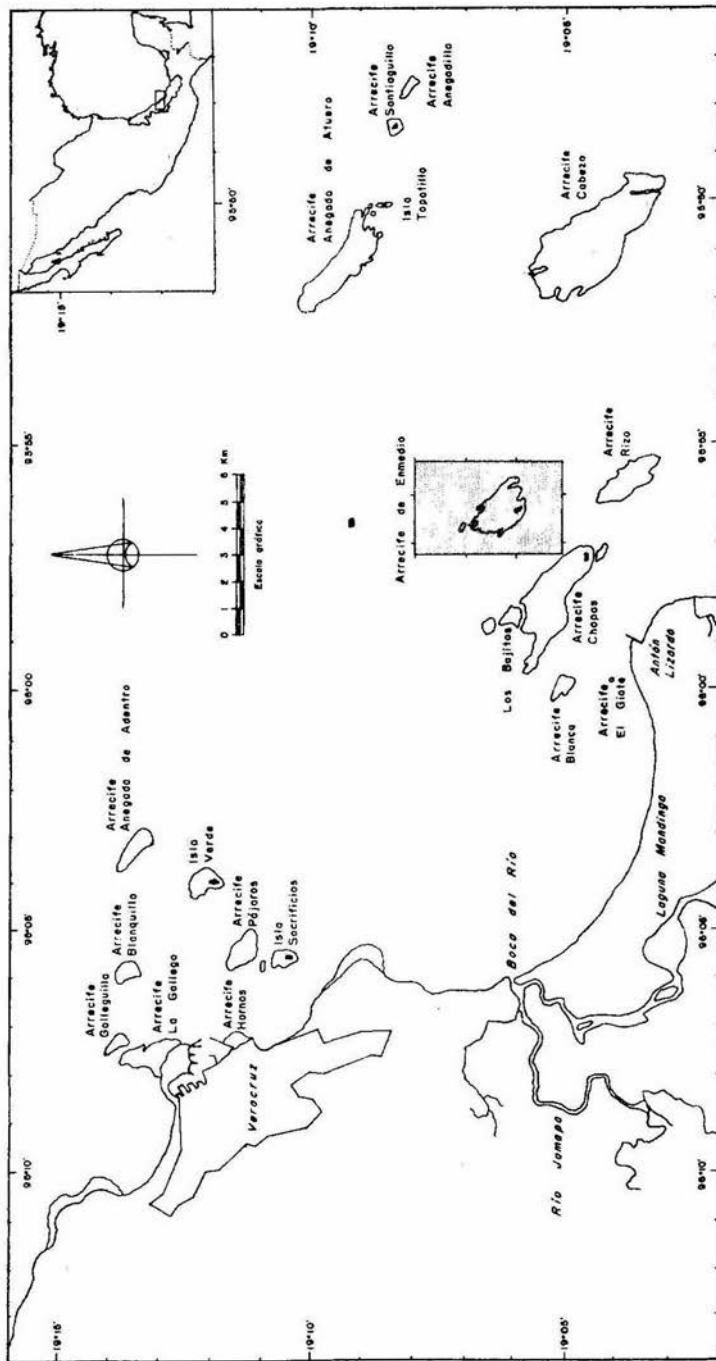


Figura 2. Mapa del Sistema Arrecifal del Puerto de Veracruz y localización del Arrecife de Enmedio.

La división de este complejo se debe al abanico fluvial que se forma por la descarga de sedimentos del río Jamapa al Golfo de México en Boca del Río. Por otro lado el río Papaloapan, que vierte sus aguas al sur del Golfo por la Laguna de Alvarado, también influye en la sedimentación del promontorio de Antón Lizardo y en general del complejo arrecifal (Krutak, 1982; Petróleos Mexicanos y Secretaría de Marina [PEMEX y SM], 1987).

Sin embargo, ambas series son muy similares ya que se originaron en el periodo post-glacial y además, se ubican en un suave declive de la plataforma continental. Estos arrecifes son tanto de tipo costero como de tipo plataforma, encontrándose a profundidades no mayores de 40 m (Freeland, 1971; Kühlmann, 1975; Wells, 1957). En su mayoría, presentan una forma alargada en dirección noroeste-sureste en relación a la línea de la costa, así como la presencia de cayos o islas en su extremo sur. Esto se debe a la dirección de los vientos y olas (Heilprin, 1890). Aunque no se reportan trabajos de zonación para este sistema, Emery (1963) señala la ausencia de una cresta algal, así como la falta de una laguna.

#### Descripción del Arrecife de Enmedio

El arrecife de Enmedio se encuentra frente a la punta Antón Lizardo, a una distancia de cuatro millas náuticas (7.4 km) y se localiza entre los 19°05'51" y 19°06'59" latitud norte y entre los 95°55'39" y 95°56'51" de longitud oeste (Figura 3). Este arrecife pertenece a los determinados como de tipo plataforma, con una extensión de 235 Ha y de forma semi-oval. En su extremo sur se ubica una porción

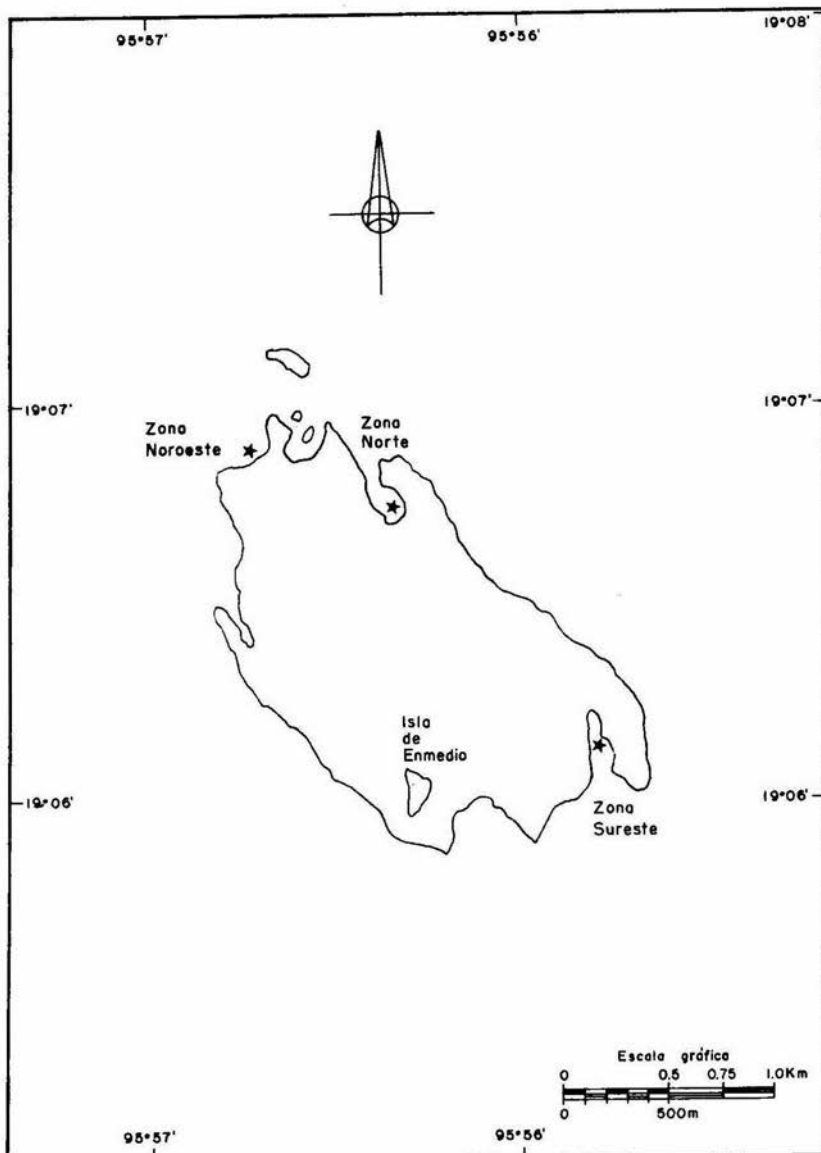


Figura 3. Mapa y zonas de estudio del Arrecife de Enmedio.

emergida denominada Isla de Enmedio, con una longitud de 225 m por 100 m de ancho, dominado por una vegetación halófila de arbustos bajos y árboles tropicales. Sus playas están formadas de arenas de carbonato con fragmentos de coral y conchas de moluscos.

La fisiografía del arrecife se describe en base a puntos cardinales, porque como ya se mencionó, no existen estudios de zonación para el sistema. En el lado este y hacia la zona de rompientes se encuentra la cresta arrecifal, la cual esta formada por una serie de bloques coralinos que son visibles solamente en bajamar. El talud norte, presenta profundidades máximas de 20 m con pendientes abruptas, y en algunas partes la plataforma llega a presentar cornisas más o menos desarrolladas, en tanto que a lo largo del talud se puede observar una gran cantidad de canales que cortan la masa arrecifal de forma perpendicular. En el talud este, se encuentran las mayores profundidades del arrecife (23 m). Aquí las pendientes son menos abruptas y los canales se presentan a mayores profundidades. En estos taludes, se encuentran dos entradas: el primero al norte, con una longitud de 350 m por 125 m de ancho y una profundidad máxima de 16 m. El fondo es arenoso, pero sus perímetros presentan diversas formaciones coralinas. El segundo, al sureste, es similar al anterior con 375 m de largo por 100 m de ancho y una profundidad de 11 m. Ambas zonas registran una gran turbiedad cuando las condiciones son adversas.

A continuación se presenta una plataforma arrecifal escabrosa con pendientes muy suaves, y profundidades que oscilan entre los 0.60 y 1.20 m. Además se encuentran tres canales: el primero construido por el hombre en la zona sureste como vía de comunicación a la isla. Los

otros dos, se sitúan al sur y suroeste del arrecife. Por último, se localiza una hondonada de 6 m en la parte oeste. El sustrato que caracteriza a la plataforma es de tipo arenoso-calcareo, con restos de coral muerto. La zona está dominada principalmente por manchones de la fanerógama *Thalassia testudinum* y diversas algas, mientras que en sus márgenes se incrementa la cobertura por coral vivo.

Finalmente, en los taludes oeste y sur se encuentran las menores profundidades del arrecife de 9 y 10 m respectivamente, con pendientes suaves que son consecuencia de la protección a los vientos y corrientes. En el primero, el sustrato es arenoso y presenta coral vivo así como restos de coral muerto, a diferencia del segundo que solo presenta un sustrato arenoso (PEMEX y SM, 1987; Rannefeld, 1972).

La fauna coralina que se presenta en el lugar es característica de las Indias Occidentales (Horta y Carricart, 1985; PEMEX y SM, 1987; Rannefeld, 1972).

#### Condiciones Ambientales

La meteorología tanto del Arrecife de Enmedio como de Antón Lizardo se desconoce, por lo que en el presente se reportan las características climáticas de la estación meteorológica del Puerto de Veracruz (19°12' latitud norte y 96°08' longitud oeste) por ser la más cercana al lugar de estudio.

Para el periodo de 1941-1985 y de acuerdo al sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1973), el clima que se reporta es  $Aw''_2(w)(i')$  que corresponde a un clima tropical subhúmedo con lluvias predominantes en verano, temperatura media anual de 25.4

°C, insolación de 2171.1 hrs y precipitación media anual de 1738.3 mm (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos [SARH], 1982).

La época de lluvias se reporta de junio a septiembre, donde la turbiedad del mar circundante a los arrecifes se eleva debido a los aportes continentales de los ríos cercanos.

Con respecto a los vientos para el período de 1970 a 1985, la media anual dominante proviene del norte con una velocidad de 9.1 m/s, con una influencia del este y noreste durante la época de lluvias.\* La temporada de "Nortes" que se caracteriza por vientos de dirección boreal que en ocasiones alcanzan intensidades de 38.6 m/s, ocurre principalmente en invierno (PEMEX y SM, 1987; Rannefeld, 1972).

En lo que se refiere a los datos oceanográficos, las corrientes superficiales frente a Veracruz, se dirigen hacia el norte a una velocidad de 0.4 a 0.5 nudos, y durante los meses de invierno una contracorriente impulsa las aguas hacia el sur y el este a una velocidad de 0.7 nudos (Secretaría de Marina, 1974; Rannefeld, 1972).

Por último, la temperatura media anual del agua es de 26.1 °C con una máxima de 33°C y una mínima de 16 °C; la salinidad media es de 34.5‰ con una máxima de 39.3‰ y mínima de 18.2‰, con un nivel medio anual de 4.77 pies para el período 1953-1973 (Secretaría de Marina, 1978).

---

\*Datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional.

## **Metodología**

#### Descripción de la Población

*Montastrea annularis* es una de las especies de mayor importancia ecológica del Océano Atlántico. Su importancia radica en la gran abundancia, amplia distribución vertical y su significativa participación en la formación de arrecifes de las Indias Occidentales (Goreau, 1959a). Además, es una de las especies que exhibe cambios morfológicos conforme aumenta la profundidad o al encontrarse en hábitats esciáfilos (Goreau, 1963). Estas formas son la hemisferoidal, la columnar y la encostrante, y su profundidad de localización varía de acuerdo a la zona geográfica y condiciones climatológicas en que se encuentren los corales (Barnes, 1973; Graus y Macintyre, 1976; Macintyre y Smith, 1974). (Figura 4)

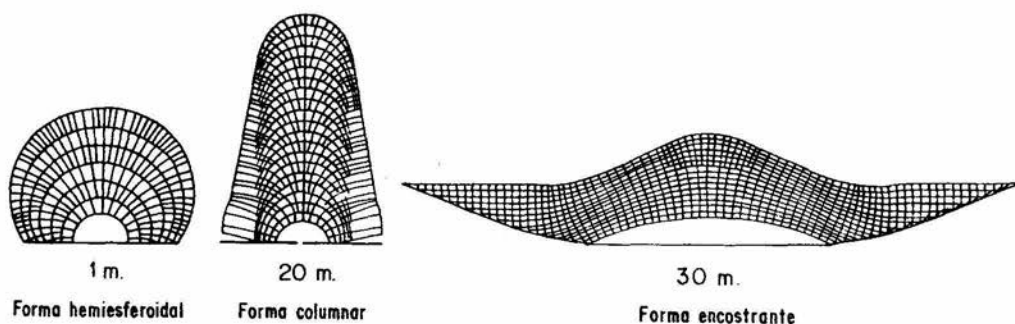


Figura 4. Formas de crecimiento de *Montastrea annularis* a distintas profundidades: a) Forma hemiesferoidal, b) Forma columnar y c) Forma encostrante, que también se encuentran en hábitats esciáfilos. Tomado de "Light control of growth form in colonial reef corals: Computer simulation" por R. R. Graus y I. G. Macintyre, 1976, *Science*, 193, p. 896.



Dustan (1979) y Foster (1980) entre otros autores, argumentan que dichas variaciones morfológicas se deben a la plasticidad genética que existe entre los corales de *M. annularis* influenciada por los factores ambientales, principalmente la luz.

#### Metodología de Campo

La población de *Montastrea annularis* en el Arrecife de Enmedio concuerda con las características anteriores, ya que en el estudio prospectivo que se realizó en el lugar los días del 9 al 13 de abril de 1985, se observó de manera general que dicha población es la más abundante en la comunidad, de aquí que se haya registrado en todas las zonas, aunque la dominancia entre estas era variable (PEMEX y SM, 1987).



Figura 5. Forma de crecimiento columnar observado a los 10 m de profundidad en el Arrecife de Enmedio.

Se encontraron en el arrecife las tres formas típicas de crecimiento, sin embargo la morfología más frecuente a profundidades someras fue la forma columnar (Figura 5). Con base a lo anterior, se eligió trabajar con el coral *M. annularis* de forma columnar, con exoesqueletos mayores a los 10 cm de altura y exentos de algún tipo de erosión. También se ubicó el primer pico de abundancia de esta especie: éste se localizó a los 10 m, por lo que se consideró esta profundidad como la más representativa del arrecife. Los sitios que presentaban dichas condiciones fueron los pozos del sureste y norte y al noroeste de dicho banco (Figura 3). Así, se realizaron cuatro muestreos más: los días 7 y 8 de septiembre y 29 de noviembre de 1985, además del 7 de febrero y 24 de abril de 1986.

La colecta de ejemplares se llevó a cabo manualmente con la ayuda de cincel y martillo, para lo cual se usó equipo autónomo de respiración bajo el agua. Posteriormente, los ejemplares se colocaron en bolsas de polietileno previamente etiquetadas con la fecha, localización y número de coral. Las observaciones pertinentes de cada zona se registraron bajo el agua en una tabla de acrílico y para obtener una muestra representativa de cada estación, se colectaron un mínimo de 15 ejemplares.

#### Metodología de Laboratorio

Los ejemplares de *Montastrea annularis* colectados en el campo, fueron trasladados al Museo de Zoología de la ENEP Iztacala. Ahí, se procedió a su limpieza utilizando agua a presión para extraer todo el tejido sobrepuesto a los exoesqueletos. Se reetiquetaron y colocaron

en una solución de Hipoclorito de Sodio al 10% para finalizar la limpieza y dejarlos secar al sol (Smith, 1971).

Posteriormente, se llevó a cabo el corte de los exoesqueletos en forma de rebanadas. Para ello se utilizó una sierra de pedal con disco dentado de filo diamantado y lubricado con agua. Es importante señalar que el primer corte fue a partir del punto más alto de cada coral, siguiendo un trazo longitudinal en sentido del eje de crecimiento. El segundo corte se realizó a 5 mm del primero y en sentido paralelo a éste último (Buddemeier, 1978; Dodge, 1980). Posteriormente fueron rebajadas las secciones a un grosor de 4 mm con una devastadora horizontal "Hillquot", abarcando una sólo línea de coralitos y evitando así el solapamiento de las bandas de crecimiento que pudieran dificultar la interpretación de éstas (J. H. Hudson, comunicación personal, 1985).

Las secciones obtenidas fueron radiografiadas con un aparato Senographe, con tubo de ánodo fijo de Molibdeno, ventana de Berilio y un foco emisor de 0.6 mm; la distancia foco-placa fue de 36 cm bajo las siguientes condiciones: 37.5 kV y 25 mA durante 7 s en una película de tipo industrial de grano fino (DM-I) con emulsión en una sola cara y de alto contraste. El proceso de revelado se realizó en un equipo automático X-Omat de 60 s (Buddemeier, 1978; Guillaume, 1984).

Una vez obtenidas las radiografías, se produjeron por contacto impresiones en blanco y negro para mayor facilidad en la evaluación visual de las dimensiones de las bandas. A continuación se adhirió una capa de acetato transparente a cada impresión fotográfica sobre la cual se dibujó una línea fina a lo largo del eje máximo de crecimiento

(perpendicular a las bandas), y se marcaron transversalmente los incrementos anuales en la cresta de cada banda de alta densidad (J. H. Hudson, comunicación personal, julio, 1987).

Para cada zona se seleccionaron las diez impresiones de mayor claridad y continuidad en las bandas de crecimiento. De estas diez, se volvió a elegir la fotografía de mejor definición para utilizarse como patrón cronológico de las nueve restantes. Además, esta relación era confirmada por la presencia de líneas sutiles y/o distintivas llamadas bandas de estrés (Hudson et al., 1976). Después se fechó con el día de la colecta, la última banda formada en cada coral, para así determinar la anualidad de cada par de bandas retrospectivamente. Cabe hacer notar que la anualidad de las bandas de *M. annularis* no son años calendario, ya que se ha demostrado que el año coral se inicia en octubre y finaliza en septiembre del siguiente año (Hudson et al., 1976).

Para llevar a cabo con mayor precisión las mediciones correspondientes a los intervalos de crecimiento, fue colocado un pedazo de papel blanco entre el acetato y la fotografía de cada coral, y por medio de un vernier con una precisión de 0.1 mm se midieron los incrementos anuales.

Para verificar la exactitud de las medidas, se comparó la suma de los incrementos anuales con la medición total de dichos incrementos en cada coral. En esta forma se eliminan los errores sistemáticos de medición (J.H. Hudson, comunicación personal, julio, 1987).

### Descripción de la Muestra

Los datos obtenidos en éste estudio se reportan de la siguiente manera: ocho años en cada coral; 10 corales por zona: esto es 80 registros zonales y, como el estudio contempla tres zonas, se tiene un total de 240 incrementos individuales de crecimiento anual.

### Metodología de Análisis de Datos

Con la finalidad de explorar los datos relativos al crecimiento de *Montastrea annularis*, se procedió a examinar éstos últimos a través de técnicas gráficas y numéricas basadas principalmente en su ordenamiento. Como señalan Curtis y Silva (1988), dichas técnicas derivadas del análisis exploratorio de datos, permiten estudiar los datos de interés sin hacer suposiciones a priori sobre el comportamiento probabilístico de ellos. Para ello, los datos fueron examinados por diagramas que permitieron visualizar su simetría en función de el número de sujeto, el período de tiempo y la zona de estudio.

Los índices cronológicos del patrón de crecimiento se calcularon para cada una de las zonas de estudio, además de obtener su promedio con el objetivo de observar las tendencias de crecimiento para el período de estudio. Posteriormente, para comparar las posibles relaciones entre el crecimiento y los parámetros ambientales, se construyeron los índices cronológicos de estos últimos y se relacionaron con el índice cronológico promedio de las zonas. Las energías de las rosas de los vientos de las épocas de verano e

invierno, se esquematizaron con el fin de encontrar alguna correspondencia con las tasas de crecimiento de las distintas zonas de estudio. Un análisis más fino sobre la relación crecimiento-tiempo fue hecho al procesar los datos por medio de un suavizador robusto no-lineal.

Por otra parte, se llevó a cabo un análisis de varianza multifactorial con el propósito de estudiar el efecto de tres factores cualitativos (sujetos, períodos y zonas) sobre una variable de respuesta (crecimiento).

Por último, para conocer la extensión con la cual los tres factores cualitativos de este estudio se asocian con los incrementos de crecimiento anual de la especie estudiada, se diseñó un modelo de regresión cualitativo (Kirk, 1982), con el cual se formularon diversas hipótesis nulas relacionadas al crecimiento anual. Más adelante se describirá el esquema de codificación de las variables independientes, así como la construcción del modelo y las hipótesis nulas a probar.

#### Análisis Gráfico-Numérico

Con la finalidad de exhibir las características y/o patrones ocultos del crecimiento anual de *Montastrea annularis*, se construyó un diagrama de tallo-y-hoja de los datos de las tres zonas de estudio.

Dichos diagramas combinan los aspectos visuales del histograma con la información numérica que proporciona una tabla de distribución de frecuencias. Su uso y construcción están ampliamente explicadas en Curts (1986) y Curts, Alcántara y Chiappa (1987).

El diagrama correspondiente al crecimiento anual de las tres zonas

de estudio se ilustra en la Figura 7. Dicha figura representa la distribución para un total de 240 datos de crecimiento correspondientes a los años 1976-1984. Cabe recordar que la variable tiempo (años) se midió retrospectivamente por cada par de bandas ilustradas en las radiografías. Las figuras correspondientes a cada una de las zonas de estudio se muestran en las figuras 8, 9 y 10; cada una con un total de 80 datos para el período de tiempo descrito anteriormente. Cabe señalar que para la construcción de los diagramas, se utilizó la notación "estrella, punto" con la finalidad de romper el posible amontonamiento de los datos.

Además, y con la finalidad de mostrar simultáneamente el comportamiento de la variable dependiente en función de las independientes, se construyeron diagramas de caja en paralelo para observar las siguientes características:

- a) Localización de índices (mediana y cuartos), sesgo y simetría.
- b) Longitud de las colas de distribución.
- c) Identificación de casos aberrantes.

El primer diagrama de caja en paralelo corresponde a la distribución de la variable crecimiento en función del número de coral de estudio. De esta manera, cada caja de la figura 11 incluye un total de 24 datos obtenidos de la siguiente manera:

- a) En cada zona se estudiaron 10 corales, y aleatoriamente se les asignó un número de identificación.
- b) En cada individuo se midieron ocho bandas anuales.

De lo anterior se desprende que cada zona tenga un total de 80 datos. Volviendo a la Figura 11, la primera caja contiene a los tres

sujetos identificados con el número 1 y sus ocho mediciones correspondientes.

La figura 12 corresponde a la distribución de la variable crecimiento en función del tiempo, independientemente de la zona de estudio y del número de identificación del sujeto. La primera caja corresponde al período 1983-1984 (que comprende la primera banda) e incluye un total de 30 datos (10 por cada zona).

La figura 13 ilustra el crecimiento anual en cada una de las zonas independientemente del período y del número de identificación.

También se realizó el índice cronológico del patrón de crecimiento (Dodge y Thomson, 1974; Dodge, 1981), para observar la tendencia y los cambios que ocurren en el crecimiento año por año del período de estudio 1976-1984. Este consistió en dividir cada uno de los datos anuales de crecimiento de cada coral entre su tasa de crecimiento promedio. Posteriormente se obtuvo la media de estos índices para cada período y luego la de cada zona. Los valores obtenidos se graficaron, colocando en el eje de las abscisas (Y) el porcentaje de la media de crecimiento y en el eje de las ordenadas (X) el año. Esto dió como resultado una serie normalizada o índice, con una media de 1.00 y valores anuales expresados como porcentajes de esa media.

La Figura 14 muestra los índices de las tres zonas, para observar en ella las posibles diferencias o similitudes que pudieran existir entre ellas. Aparte, para comprender mejor el comportamiento en la tendencia de crecimiento del arrecife, se promediaron los valores índices de los 30 corales para cada año y se graficaron en la Figura 15.



Además, se construyeron los índices cronológicos de los parámetros ambientales\* (Dodge y Vaisnys, 1980) en la misma forma en que se realizaron los índices cronológicos de crecimiento. Cabe señalar que los promedios de los datos anuales (Tabla 1), son del mes de octubre al mes de septiembre de cada año, debido a que así se reconocen los años de crecimiento en los corales.

Tabla 1. Parámetros Ambientales.

Año	Insolación (hrs/min)	Temp. Ambiental (°C)	Precipitación (mm)	Días con Norte (#)	Temp. del Agua (°C)	Salinidad (‰)	NMH (a)
84-83	2135.01	24.83	2238.0	46	25.9	34.0	1.50
83-82	2224.58	25.19	1286.6	62	25.8	34.3	1.52
82-81	2390.48	25.85	1477.9	46	26.7	34.3	1.48
81-80	2037.24	25.02	2555.6	50	25.8	33.6	1.49
80-79	2140.43	25.10	1778.5	63	25.8	33.8	1.48
79-78	2118.20	25.03	1813.0	68	25.6	34.6	1.47
78-77	2224.58	25.09	1973.9	61	26.1	34.4	1.43
77-76	2076.08	24.53	1182.1	52	24.9	34.6	1.44

Nota. Los valores muestran el promedio anual para reconocer al año coral (octubre a septiembre).

El índice cronológico del patrón de crecimiento que representa al promedio de las tres zonas del arrecife (Figura 15) se incluyó, en cada uno de las gráficas de los parámetros ambientales para observar de forma clara la relación que pudiera existir con cada uno de ellos. Los parámetros climáticos corresponden a la temperatura ambiental en °C (Figura 16), la insolación en hr/min (Figura 17), la precipitación en mm (Figura 18) y el número de días con norte franco desde octubre a

\*Los datos sobre parámetros ambientales fueron obtenidos del Centro Meteorológico de Tacubaya y del Instituto de Geofísica de la UNAM para la estación meteorológica del Puerto de Veracruz, la más cercana al Arrecife de Enmedio (14.8Km).

febrero (Figura 19), representando la época de "Nortes" en Veracruz. Mientras los parámetros hidrográficos muestran la temperatura del agua en °C (Figura 20), la salinidad lo hace en ‰. (Figura 21) y al nivel medio del mar en m (Figura 22). Así las rosas de los vientos representadas en la Figura 23, indican la frecuencia y velocidad (m/s) promedio de 1976 a 1984. Para la época de verano (a), se conjunta los datos de abril a septiembre y para la época de invierno (b) se consideran los meses de octubre a marzo.

Finalmente, se estudió el comportamiento del crecimiento anual en términos de una serie de tiempo no-lineal de tipo iterativo. La Figura 24 ilustra dicho comportamiento acompañado de la curva robusta obtenida de los 240 datos al utilizar el algoritmo de Velleman y Hoaglin (1981). La curva obtenida pretendió detectar la variabilidad del crecimiento en los ocho periodos de tiempo previamente analizados.

#### Análisis de Varianza Multifactorial

Para llevar a cabo el análisis de varianza multifactorial de este estudio se contempló el siguiente modelo de diseño experimental:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_j + \beta_k + \pi_l + (\alpha\beta)_{jk} + (\alpha\pi)_{jl} + (\beta\pi)_{kl} + (\alpha\beta\pi)_{jkl} + \varepsilon_{ijkl}$$

$Y_{ijkl}$  = Valor de la variable dependiente expresada como intervalos de crecimiento con  $i = 1 \dots 240$ .

$\mu$  = Gran media poblacional.

$\alpha_j$  = Efectos debido a los sujetos con  $j = 1 \dots 10$ .

$\beta_k$  = Efectos debido a los periodos de tiempo con  $k = 1 \dots 8$ .

$\pi_l$  = Efectos debido a las zonas con  $l = 1 \dots 3$ .

$(\alpha\beta)_{jk}$  = Efecto de la interacción entre sujetos y período de tiempo  
con  $j = 1 \dots 10$  y  $k = 1 \dots 8$ .

$(\alpha\pi)_{jl}$  = Efecto de la interacción entre sujetos y zonas  
con  $j = 1 \dots 10$  y  $l = 1 \dots 3$ .

$(\beta\pi)_{kl}$  = Efecto de la interacción entre períodos de tiempo  
y zonas con  $k = 1 \dots 8$  y  $l = 1 \dots 3$ .

$(\alpha\beta\pi)_{jkl}$  = Efecto de la interacción entre sujetos, períodos  
de tiempo y zonas con  $j = 1 \dots 10$ ,  $k = 1 \dots 8$  y  
 $l = 1 \dots 3$ .

$\varepsilon_{ijkl}$  = Error experimental con DNI  $(0, \sigma^2)$

Los intervalos de confianza alrededor de la media para cada uno de los factores estudiados fue del 95% utilizando el criterio de la diferencia mínima significativa real (DMSR) de Tukey.

Se graficaron los intervalos de confianza de la media de cada factor, los diagramas de caja de los niveles y los residuos obtenidos de cada uno. Las pruebas de homogeneidad de varianza contemplados fueron los de Cochran-C y la de Barlett. El análisis de rango múltiple utilizó el criterio de la diferencia mínima significativa real al 95% con la finalidad de encontrar grupos homogéneos.

#### Análisis de Regresión Cualitativo

Con la finalidad de elaborar un modelo descriptivo del crecimiento anual de *Montastrea annularis* para los datos muestreados, se elaboró un modelo de regresión cualitativo denominado superficie de respuesta. Dicho modelo quedó especificado por la siguiente relación:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_{h-1} X_{i,h-1} + \varepsilon_i \quad (i = 1, \dots, N)$$

en donde

$Y_i$  = valor de la variable dependiente expresado como crecimiento anual en milímetros.

$\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_{h-1}$  = parámetros desconocidos del modelo.

$X_{i1}, X_{i2}, \dots, X_{i,h-1} = j = 1, \dots, h-1$  = valores de las variables independientes en los cuales se supone que se miden sin error.

$\varepsilon_i$  = error aleatorio del modelo, el cual asume: distribución normal e independiente con media aritmética de 0 y varianza común.

El modelo anteriormente propuesto relaciona la variable aleatoria de respuesta con las variables cualitativas (zona, tiempo y sujeto) de manera lineal. Las hipótesis especifican la naturaleza de los componentes aleatorios y las restricciones que los parámetros del modelo deben de satisfacer.

Otras características específicas de dicho modelo están descritas en Kirk (1982), y en donde se describe la metodología básica para la comprobación de dichos supuestos.

Para determinar el número de variables independientes ( $h-1$ ) del modelo, se consideró que la estructura de los datos conformaban un diseño factorial completamente aleatorizado con tres tratamientos. Cada uno de ellos está compuesto de los siguientes subniveles:

- a) El subnivel "número de sujeto",  $p_i$  con  $i = 1, 2, \dots, 10$  sujetos.
- b) El subnivel "periodo de tiempo",  $n_i$  con  $i = 1, 2, \dots, 8$  periodos de tiempo.

c) El subnivel "zona",  $m_i$  con  $i = 1, 2, 3$  zonas de estudio.

De lo anterior, y siguiendo a Kirk (1982), el número de variables independientes para el modelo de regresión de este estudio se definió como:

$$(h-1) = (p_i-1) + (n_i-1) + (m_i-1) = 18$$

y por tanto el modelo se especificó como:

$$Y_i = \sum_{k=0}^{18} \beta_k X_{ik} + \varepsilon_i \quad \text{con} \quad \begin{cases} i = 1, 2, \dots, 240 \\ X_{i0} = 1 \end{cases}$$

Las variables independientes fueron codificadas de acuerdo al criterio dicotómico de presencia (1) y ausencia (0). Así por ejemplo, el primero, penúltimo y último valor de la variable de respuesta R fueron codificados de acuerdo al siguiente esquema:

$Y_i$	$X_{i0}$	$X_{i1}$	$X_{i2}$	$X_{i3}$	....	$X_{i18}$	$X_{i10}$	$X_{i11}$	....	$X_{i16}$	$X_{i17}$	$X_{i18}$	
Var. dep.	Vector cte.	$p_i-1$	sujetos				$n_i-1$	periodos				$m_i-1$	zonas
7.8	1	1	0	0	....	0	1	0	....	0	1	0	
.	.	.	.	.	....	.	.	.	....	.	.	.	
7.3	1	0	0	0	....	0	0	0	....	0	0	1	
7.9	1	0	0	0	....	0	0	0	....	0	0	0	

Como se puede observar en el esquema anterior, las variables independientes -también denominadas variables comodín- adoptan valores de 0 ó 1 indicando la presencia o ausencia del valor de la variable dependiente correspondiente. De esta manera,  $Y_i = 7.8$  está codificado como el sujeto 1 ( $X_{i1} = 1$ ), del primer período ( $X_{i10} = 1$ ) y de la zona 1 ( $X_{i17} = 1$ ). Siguiendo este esquema de codificación, los valores de  $X_{i1}$

a  $X_{110}$  para  $Y_{240} = 7.9$  son ceros ya que  $Y_{240}$  esta ausente con respecto a las categorías con las que previamente se definieron las variables. La matriz completa de codificación,  $X$ , se ilustra en el Apéndice B. El criterio dicotómico con el que se construyó la matriz  $X$ , permitió estimar los parámetros del modelo  $(\hat{\beta}_0, \hat{\beta}_1, \dots, \hat{\beta}_{10})$  utilizando el criterio de los mínimos cuadrados, cumpliendo así los dos criterios siguientes:

a)  $\sum_{i=1}^n \hat{\epsilon}_i^2 =$  mínimo. Cabe aclarar que la matriz de diseño obtenida tiene una solución particular, la cual está en base a la codificación de la matriz anterior y por lo tanto:

b)  $\hat{\beta} = (X'X)^{-1} X'Y$

La calidad de ajuste del modelo se hizo a través de la metodología de análisis de residuos y la de análisis de casos (Curts, 1984).

Para los análisis realizados en esta sección, se contó con el algoritmo contenido en el programa de cómputo Statgraphics versión 2.0 para PC y compatibles. Con el objeto de estimar los parámetros del modelo de superficie de respuesta, se construyó un algoritmo de cómputo dentro del programa ya citado, para procesar la matriz completa de codificación  $X$ . Los índices cronológicos se elaboraron en el programa de cómputo HPG versión A.01 para PC y compatibles.

**Resultados**

### Bandas de Crecimiento

Para evaluar el crecimiento de *Montastrea annularis* en el Arrecife de Enmedio, se seleccionaron las zonas sureste, norte y noroeste representadas con 10 ejemplares cada una y ocho años de estudio. Los resultados de las tasas de crecimiento obtenidos, se muestran en el Apéndice A.

La interpretación de las bandas anuales de *M. annularis* se realizó visualmente por medio de las impresiones fotográficas obtenidas de las radiografías.

Las 30 fotografías seleccionadas para este estudio, mostraron una clara alternancia entre las bandas clara y oscura, aunque algunas de las imágenes presentaban una mayor definición (Figura 6). Por facilidad en el manejo posterior de los datos, se consideró trabajar con un intervalo de tiempo en el cual se incluyera la mayor cantidad de organismos y a su vez se conservara un tamaño de muestra adecuado para cada zona como para el mismo arrecife. El periodo de tiempo 1976 al 1984 se eligió debido a que todos los corales del estudio comprendían al menos este intervalo.

Las fotografías de estos ejemplares además de poseer bandas normales, registraron líneas sutiles y/o distintivas, denominadas bandas de estrés. Estas bandas se identifican por ser líneas de alta densidad que quedan impresas en las bandas claras, y son el resultado de las bajas temperaturas que ocurren en invierno (Hudson et al., 1976). Esto es importante, ya que la banda de estrés\* para el año 1976-



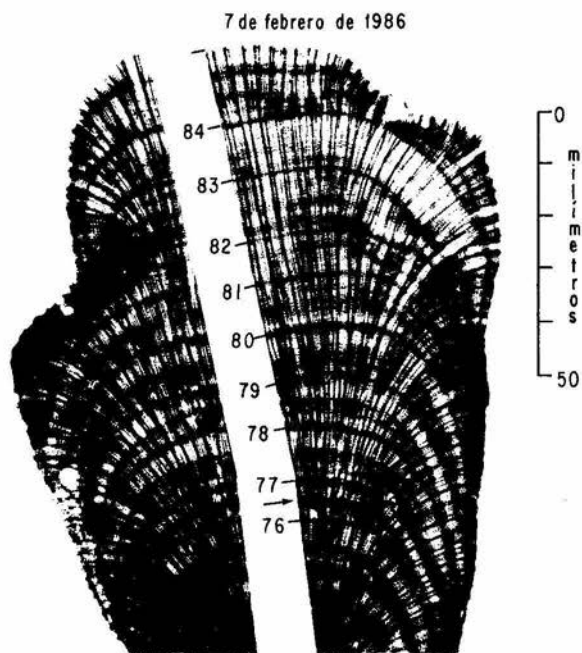


Figura 6. Patrón esclerocronológico de *Montastrea annularis*, donde se marcan las bandas anuales para el periodo 1976-1984. La Banda de estrés de 76-77 está señalada con una flecha. La impresión fotográfica fue cortada por el eje máximo de crecimiento, para poder indicar claramente las bandas anuales y la banda de estrés.

1977, fue la más evidente en todas las fotografías analizadas. Las demás bandas de estrés que se presentaban en otros años, aunque distintivas, diferían entre los sujetos.

#### Análisis Gráfico-Numérico

#### Análisis Exploratorio

El crecimiento anual de *Montastrea annularis* (mm) fue analizado gráficamente por medio de diagramas de tallo-y-hoja para cada una de las zonas de estudio. La Figura 7 ilustra el crecimiento de la

Unidad = 0.1

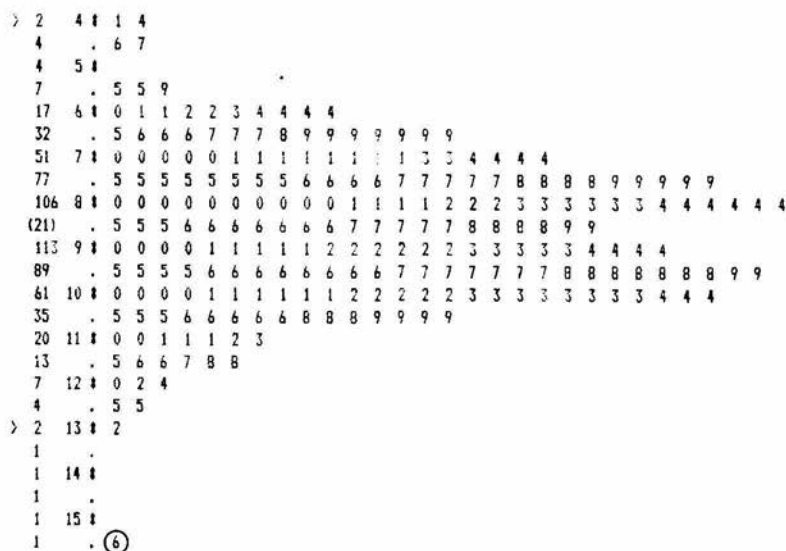


Figura 7. Diagrama de tallo-y-hoja para las tres zonas de estudio del Arrecife de Enaedio. Nótese el patrón simétrico alrededor de la frecuencia acumulada marcada con (21), hasta las frecuencias señaladas con el número 2 y una flecha. El caso aberrante, está encerrado por un círculo.

población total, observándose un patrón simétrico alrededor de la frecuencia acumulada, marcada con (21), hasta las frecuencias acumuladas señaladas con el número 2 y una flecha. Por debajo de la frecuencia acumulada marcada con el número 2 (inferior), se observa claramente un caso aberrante, enmarcado en un círculo y que corresponde a una medición de 15.6 mm.

Para comprender la distribución que ilustra la figura anterior, se construyó un diagrama de tallo-y-hoja para cada una de las zonas, en donde los casos aberrantes están localizados en círculos. La Figura 8 ilustra el crecimiento (mm) de *M. annularis* para la zona sureste, la Figura 9 para la zona norte y la Figura 10 para el noroeste,

Unidad = 0.1

```

1  5 . 5
1  6 †
5  . 5 7 9 9
13 7 † 0 1 1 1 1 1 4 4
20 . 5 5 6 7 7 8 9
26 8 † 1 1 2 3 4 4
34 . 5 5 6 6 7 7 8 9
(7) 9 † 0 0 1 2 3 3 4
39 . 6 7 7 7 8 8 8 8
31 10 † 0 0 0 1 1 1 2 2 2 2 3 3 3 3 4 4
15 . 5 6 6 9
11 11 † 1 1 1 2
7 . 5 6 7
4 12 † 0 (4)
2 . (5)
1 13 †
1 .
1 14 †
1 .
1 15 †
1 . (6)

```

Figura 8. Diagrama de tallo-y-hoja de la zona sureste. Nótese que la mediana se localiza en el renglón de la frecuencia acumulada con (7); y los números encerrados en un círculo corresponden a los casos aberrantes.

respectivamente. Asimismo, la descripción numérica de cada zona, esta resumida en la Tabla 6.

Para la zona sureste, destaca un caso aberrante que previamente había sido identificado en la Figura 7. Retirando dicho caso, los valores oscilan entre 5.5 y 12.5, siendo la media y la mediana iguales. Los valores de estos índices de localización se muestran en la Figura 8. Asimismo, el 50% de los datos (denominado rango intercuartil) están localizado entre los valores 8.0 a 10.3.

Unidad = 0.1

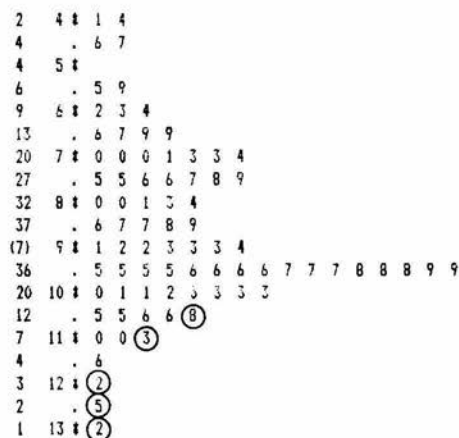


Figura 9. Diagrama de tallo-y-hoja de la zona norte. Nótese que la mediana se localiza en el renglón de la frecuencia acumulada con (7); y los números encerrados en un círculo corresponden a los casos aberrantes.

La Figura 9, correspondiente al caso norte muestra un ligero sesgo hacia la izquierda de la mediana ( $\bar{X} < M$ , donde  $\bar{X}$  = media aritmética y  $M$  = mediana). El intervalo de crecimiento fluctúa entre los valores

4.1, 13.2, y el rango intercuartil esta definido en el intervalo 7.45, 9.85.

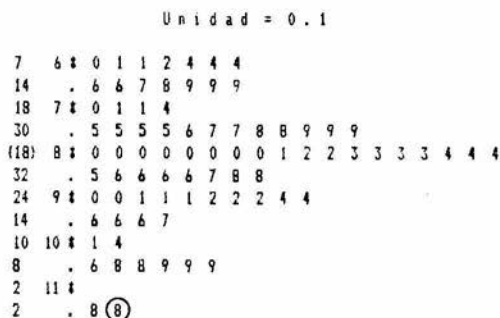


Figura 10. Diagrama de tallo-y-hoja de la zona noroeste. Nótese que la mediana se localiza en el renglón de la frecuencia acumulada (18); y el número encerrado en un círculo corresponde al caso aberrante.

Para la zona noroeste (Figura 10), la distribución está ligeramente sesgada a la derecha ya que el valor de la media es de 8.3 y la mediana de 8.2. El rango intercuartil esta definido por el intervalo 7.5, 9.1.

Para comprender el comportamiento del crecimiento de *M. annularis* en función de las variables independientes descritas en la Sección de Metodología (número de coral, período de tiempo y zonas de estudio), se construyeron diagramas de caja en paralelo de la variable crecimiento para cada una de las variables independientes. La Figura 11 muestra la distribución del crecimiento en relación al número del coral en estudio. Es evidente a partir de ésta figura, la clara diferencia entre los sujetos. El máximo crecimiento lo ocuparon los corales 3, 4 y 5, en tanto el mínimo, los designados con los números 1, 2 y 10. Del mismo modo, y con excepción de los corales números 3 y 5, los demás

muestran distribuciones asimétricas, ya sea porque la mediana está

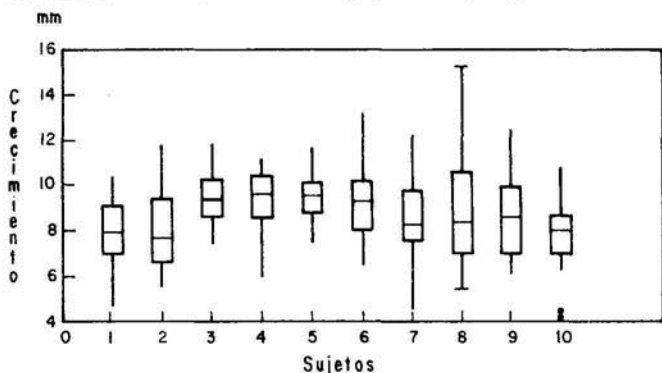


Figura 11. Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función de los sujetos. Los casos aberrantes están indicados por puntos.

desplazada del centro de la caja o porque las longitudes de las colas no son proporcionales. Los casos aberrantes están señalados como puntos fuera de las colas de distribución, y encerrados por círculos. El coral número 10 muestra dos casos aberrantes inferiores cuyos valores son 4.1 y 4.4 mm respectivamente. Cabe hacer notar que la cola superior de la caja correspondiente al coral número 8, es la más grande de todas debido a que ahí se localiza el caso aberrante de 15.6 mm. En síntesis y al examinar la matriz de datos en relación a esta figura, los casos aberrantes corresponden a los siguientes sujetos, zonas y períodos:

<u>Sujeto No.</u>	<u>Zona</u>	<u>Período</u>
8	Sureste	81-82
10	Norte	78-79
10	Norte	77-78

El crecimiento con respecto al período de tiempo está descrito en la Figura 12. En dicha figura se aprecia claramente dos grupos de

datos. El primero está formado por las cajas correspondientes a los

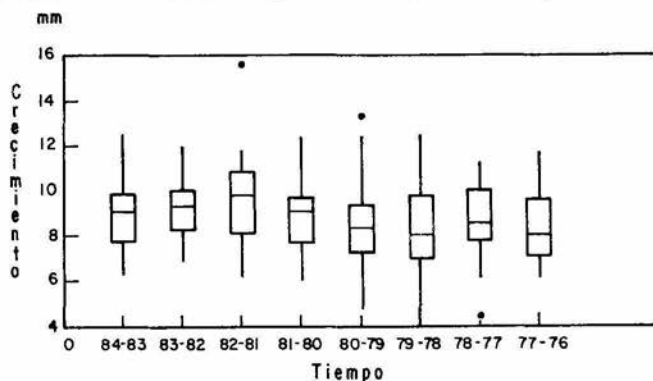


Figura 12. Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función del tiempo. Los casos aberrantes están indicados por puntos.

periodos 80-81 a 83-84 cuyas medianas están por arriba con respecto a los periodos restantes. Cabe hacer notar que en el primer grupo, la caja número 3 correspondiente al periodo 81-82 tiene el valor de la mediana más alto. En cambio la mediana con el valor más bajo la comparten los periodos 78-79 y 76-77. Los casos aberrantes de esta figura corresponden a la siguiente clasificación:

<u>Sujeto</u>	<u>Nº.</u>	<u>Zona</u>	<u>Periodo</u>
	8	Sureste	81-82
	6	Norte	79-80
	10	Norte	77-78

Es evidente en esta última figura que el crecimiento de *M. annularis* no puede ser descrito por una función lineal simple, pues claramente se aprecia una tendencia no-lineal.

La Figura número 13 no señala diferencias abruptas de crecimiento entre las zonas de estudio sureste y norte. En cambio, cuando ambas se comparan con la zona noroeste, es notoria la diferencia. Asimismo, se

aprecia que la zona norte exhibe la mayor variabilidad. Los detalles

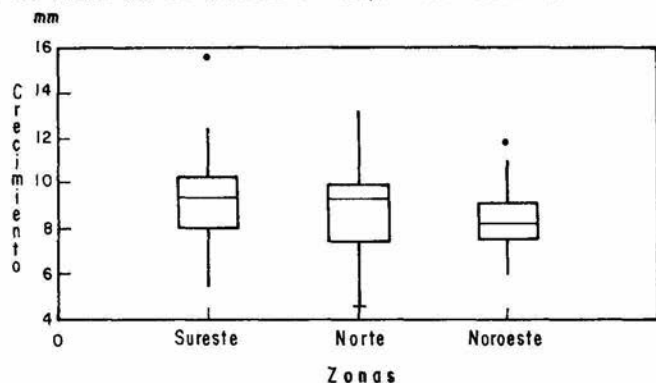


Figura 13. Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función de las zonas de estudio. Los casos aberrantes están indicados por puntos.

han sido descritos con anterioridad en las figuras 8, 9 y 10. Los casos aberrantes corresponden a los siguientes sujetos:

<u>Sujetos No.</u>	<u>Zona</u>	<u>Periodo</u>
8	Sureste	81-82
2	Noroeste	81-82
3	Noroeste	81-82

Los casos aberrantes no se alcanzan a observar dentro de la caja correspondiente a la zona norte, puesto que se encuentran englobados en la cota inferior.

Los diagramas de caja en paralelo, hacen ver las características principales de las distribuciones de los sujetos, periodos de tiempo y zonas en función del crecimiento, donde cada una de las variables, evidenció diferencias notables.

#### Indice Cronológico del Patrón de Crecimiento

Para explicar el patrón de crecimiento de cada una de las zonas,



se calculó el índice cronológico propuesto por Dodge y Thomson (1974) y Dodge (1981). La Figura 14 ilustra cada una de las tendencias por zona. Además se calculó el promedio de las tres estaciones en conjunto, con la finalidad de poder describir el crecimiento del arrecife en su totalidad, como lo muestra la Figura 15.

Considerando nuevamente la Figura 14, se observa a primera vista

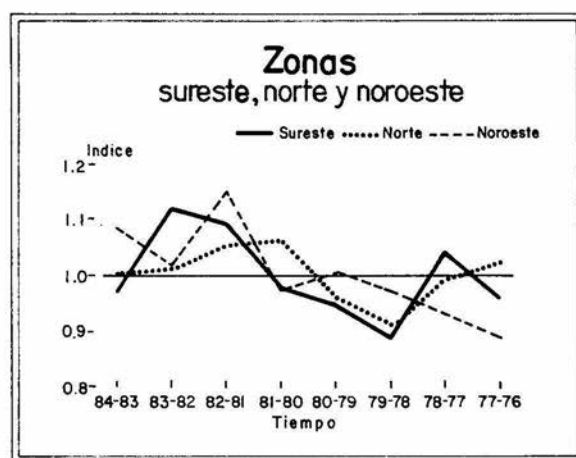


Figura 14. Índice cronológico del patrón de crecimiento para las zonas sureste, norte y noroeste del Arrecife de Enmedio.

que las medidas se concentran en dos grandes grupos: el primero, identificado por el intervalo 76-77 a 79-80, se distingue por tener bajos índices de crecimiento y de forma general por debajo de la media a excepción de los años 76-77 para la zona norte, y 77-78 para la sureste; aquí el valor máximo inferior se localiza en el periodo 78-79 de esta misma zona. El segundo grupo, se forma a partir de 80-81 a 83-84 en donde los valores se encuentran por arriba de la media, a excepción de los años comprendidos entre 80-81 para las zonas noroeste

y sureste y el intervalo 83-84 para la sureste. En este segundo grupo se encuentran los máximos índices para la estación del noroeste (81-82), seguido por la zona sureste (82-83).

La gráfica muestra ligeras variaciones entre las estaciones, las cuales pueden deberse a los parámetros ambientales locales de cada estación, pero comparten una tendencia general a poseer índices bajos de crecimiento en los primeros cuatro periodos y altos en los cuatro últimos.

Si se analiza la Figura 15, en la cual se representa el crecimiento promedio de las tres zonas estudiadas, es posible detectar

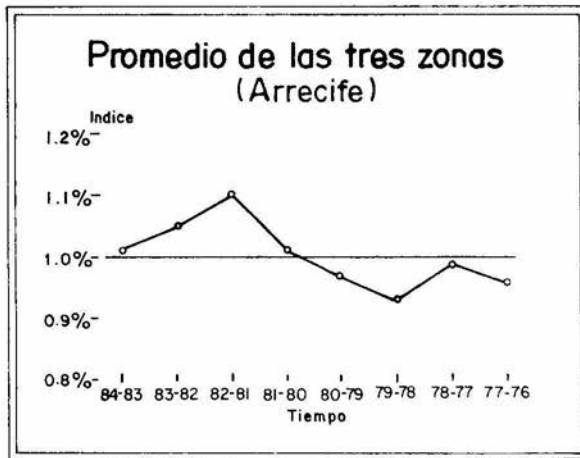


Figura 15. Índice cronológico del patrón de crecimiento promedio de las tres zonas de estudio del Arrecife de Enmedio.

que el período comprendido entre 76 a 80, posee índices de crecimiento por debajo de la media. Sin embargo, la tendencia se modifica a partir de este momento, donde el índice ahora se encuentra por arriba de la media desde el período 80-81 hasta el período 83-84 y es el año 81-82

que representa el máximo crecimiento.

Por lo que los índices cronológicos y el promedio de las tres zonas, reflejaron dos conjuntos distintos de años. Los primeros cuatro periodos (76-77 a 79-80) mostraron tasas de crecimiento por debajo de la media, y los cuatro periodos restantes (80-81 a 83-84) con crecimientos por arriba de la media. De los ocho años analizados, el período 81-82 tuvo la más alta tasa de crecimiento.

#### Indices Climáticos e Hidrográficos

Los parámetros ambientales junto con el índice cronológico del crecimiento promedio de las zonas estudiadas en el Arrecife de Enmedio (Figura 15) fueron analizados gráficamente para comprender mejor la relación de cada parámetro con el crecimiento del arrecife.

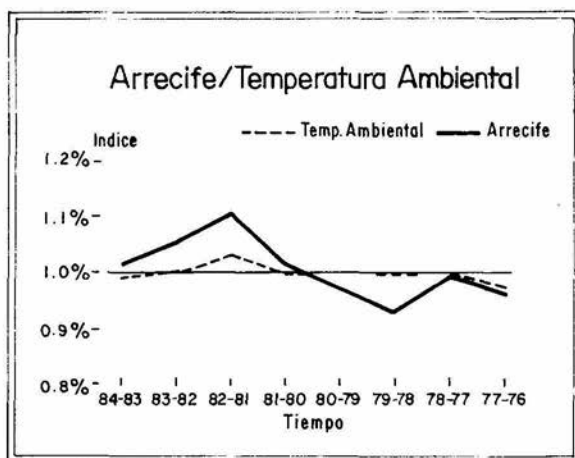


Figura 16. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la temperatura ambiental.

En la Figura 16, se presenta la relación de temperatura ambiental

con el crecimiento del arrecife para el período 1976-1984. Aquí se observa, al inicio, un incremento de ambas series hasta alcanzar la media en el año 77-78. A partir de este período las series se mantienen independientes y en el año 80-81 vuelven a presentar el mismo comportamiento hasta finalizar el período estudiado. Ambas series alcanzan su pico máximo en el período 81-82. Posteriormente en la Figura 17, es notable la existencia de un comportamiento muy similar entre la insolación y el crecimiento; a excepción del año 80-81 en donde la insolación presentó un decremento que aparentemente no afectó al crecimiento. Asimismo se observa que el nivel máximo para ambos factores se registró en 81-82.

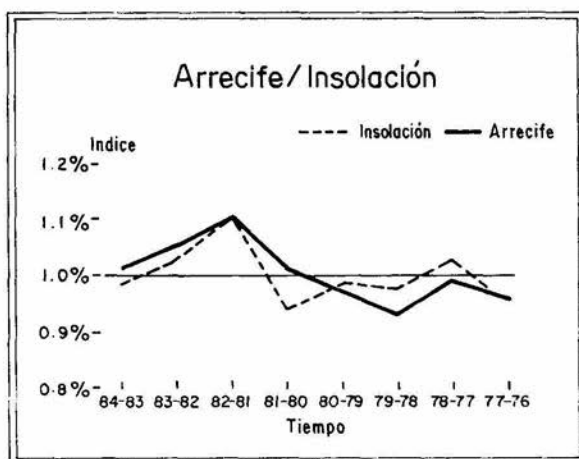


Figura 17. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la insolación.

En lo que se refiere a la relación entre el crecimiento y la precipitación (Figura 18), presentan un desarrollo similar para los años 76-77 a 78-79, años en los que ambos parámetros se independizan y

muestran comportamientos contrarios entre sí hasta el período 83-84.

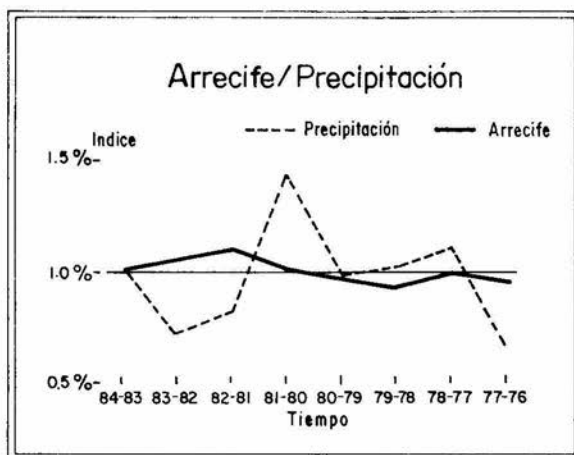


Figura 18. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la precipitación.

En la Figura 19 se representa al número de días con norte franco en relación al crecimiento. Gráfica en la cual se aprecia una relación

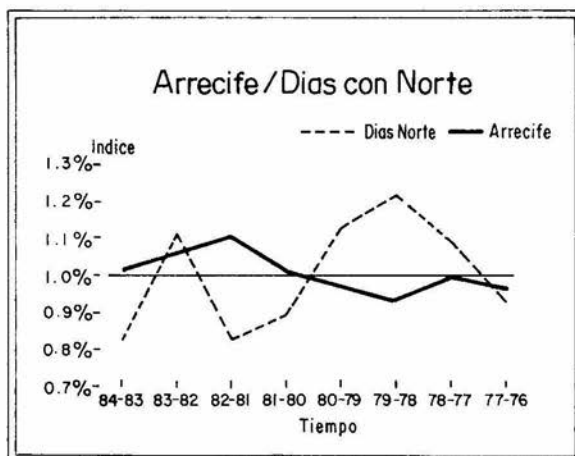


Figura 19. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y el número de días con norte franco.

negativa entre ambas series de datos a excepción de los periodos extremos, 76-77 y 83-84, donde existen correspondencias similares.

Por otro lado, en cuanto a la comparación de los parámetros hidrográficos con respecto al crecimiento, se encuentra en primer lugar a la temperatura del agua señalada en el Figura 20. Aquí, se evidencia

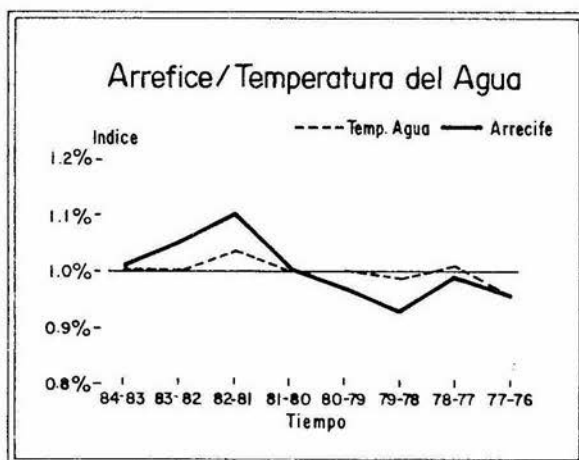


Figura 20. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la temperatura del agua.

un desarrollo similar a la temperatura ambiental explicada anteriormente (Figura 16). La tendencia general de la salinidad fue independiente al crecimiento (Figura 21), ya que las variaciones de este factor fueron mínimas a lo largo del periodo analizado. La última gráfica (Figura 22) representa la relación del crecimiento con el nivel medio del mar, que al igual que el parámetro anterior presentan una relación independiente. Cabe mencionar que en esta figura se observa un claro aumento del nivel del mar a partir de 78-79, mismo que se

mantiene por encima del promedio en el resto del periodo con un valor máximo para 82-83.

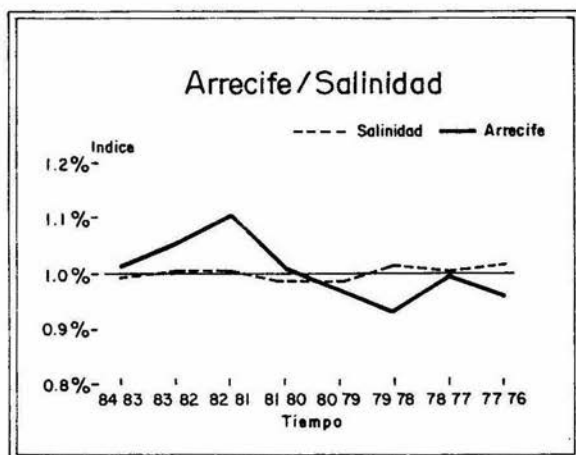


Figura 21. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la salinidad.

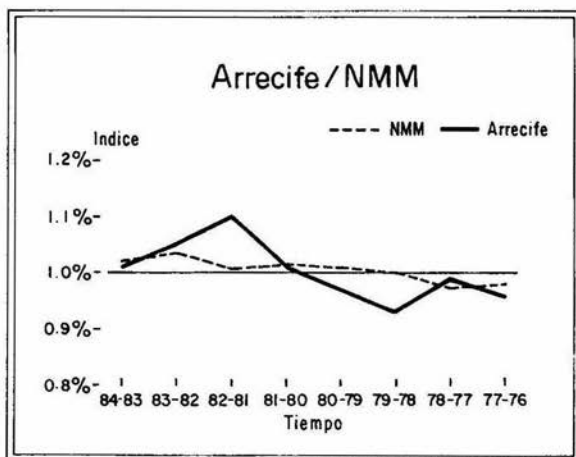


Figura 22. Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y el nivel medio del mar.

De este modo, las mayores relaciones significativas encontradas entre los parámetros ambientales y el crecimiento promedio de las zonas del arrecife, correspondieron a la insolación, a la temperatura ambiental y la del agua de una forma positiva y, de manera negativa, al número de días con norte franco. El resto de los parámetros incluidos presentaron ya sea relaciones mínimas, o bien, independientes al crecimiento coralino.

Por último, las rosas de los vientos en la Figura 23 muestran las

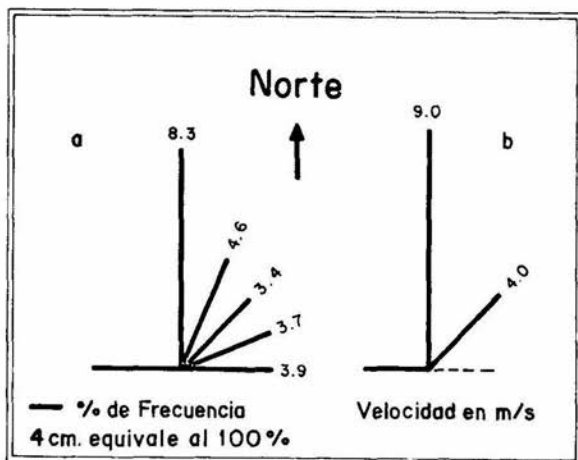


Figura 23. Rosas de los vientos, que indican la dirección, frecuencia y velocidad (m/s) promedio del periodo 1974-1984.

a) representa la época de verano (abril-septiembre) y b) representa la época de invierno (octubre-marzo).

dos épocas importantes para los corales: a) verano y b) invierno respectivamente. El inciso "a)" muestra que los vientos dominantes más frecuentes en la época de verano provienen del este-noreste con una velocidad promedio de 3.76 m/s, y en orden de importancia del este y del noreste; pero los de mayor intensidad, aunque menos frecuentes



proviene del norte. Durante el invierno (inciso b)) es muy notoria la alta frecuencia de vientos -casi el 85%- provenientes del norte con velocidades promedio de 9.06 m/s. De lo anterior se puede concluir que durante el verano los vientos son ligeros con una dirección este-noreste, mientras que la época del invierno está dominada por vientos del norte con intensidades mayores.

#### Análisis Robusto no-lineal

El último análisis gráfico, corresponde a la visualización del crecimiento como una serie de tiempo. Para ello, la Figura 24 ilustra

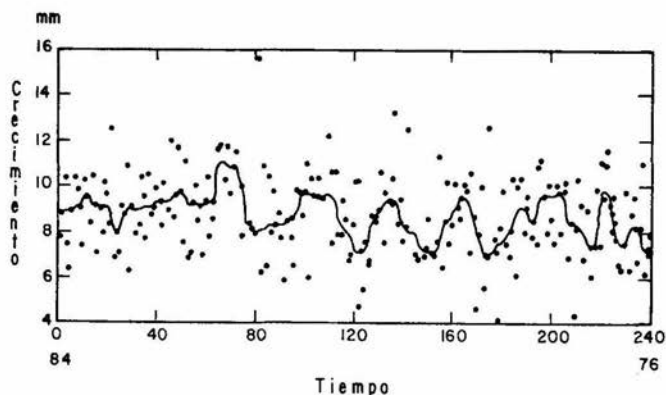


Figura 24. Serie de tiempo de tipo iterativo para los 240 datos.

el comportamiento de los 240 datos a través de una curva robusta no-lineal. Esta última fue obtenida al procesar los datos con el algoritmo propuesto por Velleman y Hoaglin (1981). Cabe señalar que una serie de tiempo es una colección de datos medidos a intervalos sucesivos de tiempo. Así, se puede observar que las tendencias (que

indican como cambia Y conforme a X), no son siempre lo suficientemente claras. Por medio de la técnica de suavización se pueden resaltar y enfatizar dichas tendencias eliminando los factores azarosos. Como la técnica de Velleman y Hoaglin involucra el cálculo de medianas corridas, la suavización representa el comportamiento o la tendencia general de la secuencia en forma resistente, aún bajo la presencia de casos aberrantes (Siegel, 1988).

La tendencia general de la curva en esta gráfica, se representa por medio de ciclos oscilatorios entre el intervalo de 7.5 y 10 mm a excepción del período 81-82, el cual sobresale de dicha oscilación. Lo anterior confirma lo observado en las Figuras 12 y 15 donde este período presentó el crecimiento más alto.

También se puede observar en la gráfica, que los primeros cuatro períodos (76-77 a 79-80) presentan ciclos y oscilaciones bien definidas, mientras que las cuatro restantes (80-81 a 83-84) son más bien irregulares y en especial los dos últimos años.

El análisis anterior permite distinguir dos tipos de comportamiento del crecimiento a lo largo del período: el primero que va desde 1976 hacia principios de 1980 y el segundo de finales de 1980 a 1984. Estos resultados son similares al diagrama de caja en paralelo para la variable tiempo y para los índices cronológicos de crecimiento.

#### Análisis de Varianza

Los resultados del análisis de varianza multifactorial de este estudio están descritos en la Tabla 2. En ésta se observa que el total de los grados de libertad es de 231, ya que se excluyeron nueve casos

aberrantes (indicados en las Figuras 8, 9 y 10).

Tabla 2. Análisis de Varianza Multifactorial del Crecimiento en Función de las Variables Sujetos, Tiempo y Zonas.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de significancia
Efectos principales	160.55931	18	8.919962	5.037	.0000
Tiempo	48.05727	7	6.865324	3.877	.0005
Sujetos	84.44797	9	9.383108	5.299	.0000
Zonas	29.46799	2	14.733994	8.321	.0003
Residuos	375.39429	212	1.7707278		
Total	535.95359	230			

Nota. Nueve valores han sido excluidos.

Esta exclusión se hizo considerando la sensibilidad del análisis a la presencia de dichos casos. Cabe señalar que un análisis previo indicó que no existe suficiente evidencia ( $p \leq 0.05$ ) de que las interacciones entre los factores, es decir, el efecto conjunto

$$\alpha_j * \beta_k, \alpha_j * \pi_l, \dots, \alpha_j * \beta_k * \pi_l$$

sea estadísticamente significativo. Por otro parte, sí hay evidencia de significancia para cada uno de los factores como lo demuestra el valor del estadístico F de la Tabla 2. Por esta razón y con la finalidad de investigar en dónde están localizadas las diferencias, se construyó una tabla de medias con intervalos de confianza del 95% para cada uno de los niveles que integran los factores de estudio.

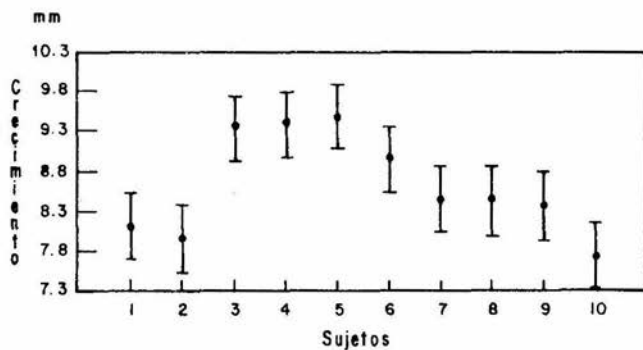
La Tabla 3 contiene la media, el error estándar -interno y mancomunado- y el intervalo de confianza del 95% de la media para el factor sujetos. La gráfica de los intervalos de la media asociadas con el análisis de rango múltiple -utilizando el criterio DMSR-, se

Tabla 3. Análisis de Crecimiento Promedio por Sujetos.

Sujetos	Tamaño de muestra	Promedio	Error estándar (interno)	Error estándar (mancomunado)	Intervalo de confianza al 95%	
1	24	8.1166667	.3031039	.2920281	7.7096250	8.5237063
2	22	7.9636364	.3441248	.3050134	7.5384953	8.3887775
3	24	9.3458333	.2399411	.2920281	8.9387917	9.7528750
4	24	9.3958333	.2687518	.2920281	8.9887917	9.8028750
5	24	9.4958333	.2140431	.2920281	9.0887917	9.9028750
6	23	8.9625652	.3067362	.2983090	8.5537690	9.3853614
7	23	8.4695652	.3080883	.2983090	8.0537690	8.8853614
8	21	8.4523810	.3679169	.3121911	8.0172352	8.8875268
9	22	8.3909091	.3028658	.3050134	7.9657680	8.8160502
10	24	7.7625000	.3159304	.2920281	7.3554584	8.1695416
Total	231	8.6458874	.0941292	.0941292	8.5146861	8.7770888

ilustran en la Figura 25. A partir de la tabla de medias, la gráfica y el análisis de rango múltiple, se puede concluir que las diferencias significativas observadas para este factor se deben fundamentalmente a la formación tres grupos homogéneos de sujetos. El primer grupo esta formado por los sujetos 10, 2, 1, 9, 8, 7; el segundo por los sujetos 9, 8, 7 y 6, y el tercero por los sujetos 6, 3, 4 y 5. Cabe señalar que la diferencia significativa se encuentra, fundamentalmente, entre los grupos 1 y 3. Es decir, entre el intervalo (7.76 , 8.46) versus (8.96 , 9.49). Otra forma de apreciar la diferencia consiste en observar que los sujetos 10, 2 y 1 son similares entre sí, pero completamente distintos a los sujetos 3, 4 y 5.

Para probar la hipótesis sobre la homogeneidad de varianza del crecimiento entre los sujetos, se utilizaron las pruebas de Cochran (C) y la de Bartlett (B). En el primer caso, se obtuvo un valor de  $C = 0.137803$  con una significancia de  $p = 0.996705$ . En la siguiente prueba, el análisis reveló un valor de  $B = 1.03607$  con  $p = 0.564242$ .



Método : DMSR al 95%			
Sujetos	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos homogéneos
10	24	7.7625000	†
2	22	7.9636364	†
1	24	8.1166667	†
9	22	8.3909091	† †
8	21	8.4523810	† †
7	23	8.4695652	† †
6	23	8.9695652	† †
3	24	9.3458333	†
4	24	9.3958333	†
5	24	9.4958333	†

Figura 25. Intervalos de la media de la variable sujetos, asociado con el análisis de rango múltiple (utilizando el criterio DMSR).

Ambas pruebas indican que existe suficiente evidencia para apoyar dicha hipótesis, lo cual también puede corroborarse con el análisis de residuos versus nivel, que se presenta en la Figura 26. Nótese en esta última figura que los residuos se distribuyen alrededor del cero y en su mayoría en el intervalo (- 1.9, 2.1).

Hipótesis Estadística	
$H_0 : \sigma^2_{\#1} = \sigma^2_{\#2} = \dots = \sigma^2_{\#10}$	
$H_a : \text{al menos un par es diferente.}$	
Prueba de Cochran :	0.137803 P = 0.996705
Prueba de Bartlett :	1.03607 P = 0.564242

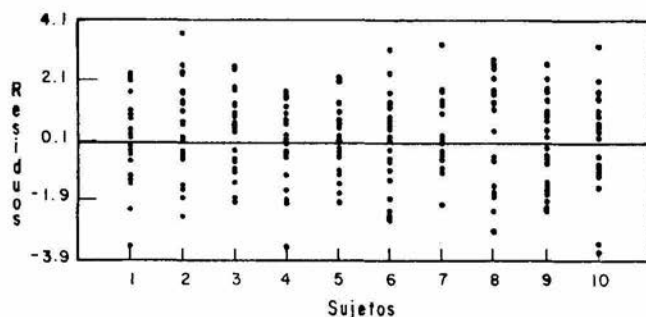


Figura 26. Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza  $v$ , el análisis de residuos versus el nivel de la variable sujetos.

Sin embargo, cabe advertir que aunque la hipótesis nula que se probó fue:

$$H_0 = \sigma^2_{\#1} = \sigma^2_{\#2} = \dots = \sigma^2_{\#10}$$

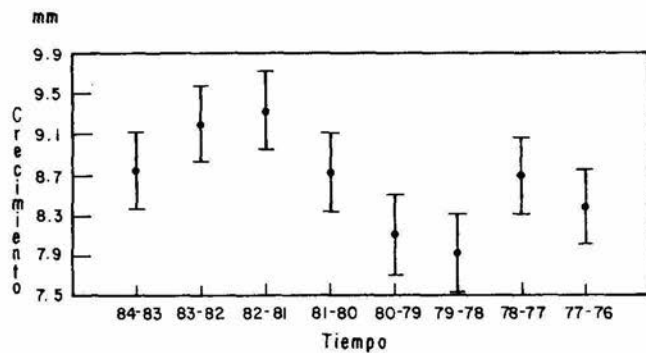
encontrándose suficiente evidencia a su favor, no se descarta la idea de comparar el error estandar -interno- por sujeto. La Tabla 3 muestra que los extremos correspondientes a dicho error son los sujetos número

5 y 8. Al observar la Figura 11 nuevamente, el primer caso corresponde a la caja y cotas más pequeña; en cambio el segundo es todo lo contrario con una cota superior bastante sesgada. Lo anterior sugiere la necesidad de observar nuevamente dichos sujetos con la finalidad de explicar la posible causa de variabilidad.

Tabla 4. Análisis de Crecimiento Promedio por Tiempo.

Periodo	Tamaño de muestra	Promedio	Error estandar (interno)	Error estandar (comunado)	Intervalo de confianza al 95%	
84-83	29	8.7482759	.2420469	.2749162	8.3651045	9.1314472
83-82	30	9.1966667	.2346670	.2702954	8.8199356	9.5733977
82-81	28	9.3392857	.2914722	.2797832	8.9493320	9.7292394
81-80	29	8.7137931	.2632089	.2749162	8.3306217	9.0969645
80-79	27	8.1111111	.2717640	.2849164	7.7140017	8.5082205
79-78	28	7.9321429	.3153084	.2797823	7.5421892	8.3220966
78-77	30	8.6966667	.2796333	.2702954	8.3199356	9.0733977
77-76	30	8.3800000	.2989791	.2702954	8.0032689	8.7567311
Total	231	8.6458874	.09740770	.090740770	8.51012300	8.7816519

La Tabla 4, al igual que la anterior, muestra las medias, error estándar y el intervalo de confianza al 95% para el factor periodo de tiempo. La Figura 27, ilustra los intervalos de la media aunado con el análisis del rango múltiple. Para este caso, la tabla y las diferencias detectadas se deben fundamentalmente a la formación de tres grupos semejantes: el primero esta compuesto por los periodos de tiempo 79-78, 80-79, 77-76, 78-77; el segundo por 80-79, 77-76, 78-77, 81-80, 84-83 y el último por 78-77, 81-80, 84-83, 83-82 y 82-81. Es claro que los dos grupos, distintos entre sí, son el primero y el tercero; y que el punto de anclaje es el periodo 78-77. Cabe aclarar que también es factible detectar diferencias entre pares o grupos de medias. Así, se hace evidente la diferencia al contrastar la media del



Método : DMSR al 95%			
Tiempo	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos homogéneos
79-78	28	7.9321429	1
80-79	27	8.1111111	1 1
77-76	30	8.3800000	1 1
78-77	30	8.6966667	1 1 1
81-80	29	8.7137931	1 1 1
84-83	29	8.7482759	1 1
83-82	30	9.1966667	1
82-81	28	9.3392857	1

Figura 27. Intervalos de la media de la variable tiempo, asociado con el análisis de rango múltiple (utilizando el criterio DMSR).



período 79-78 versus la media de los períodos 83-82 y 82-81.

Por otro lado, las pruebas de Cochran y Bartlett indican que se satisface la homogeneidad de varianza para este factor. Lo anterior se visualiza en la gráfica a través del análisis de residuos versus nivel, como lo muestra la Figura 28.

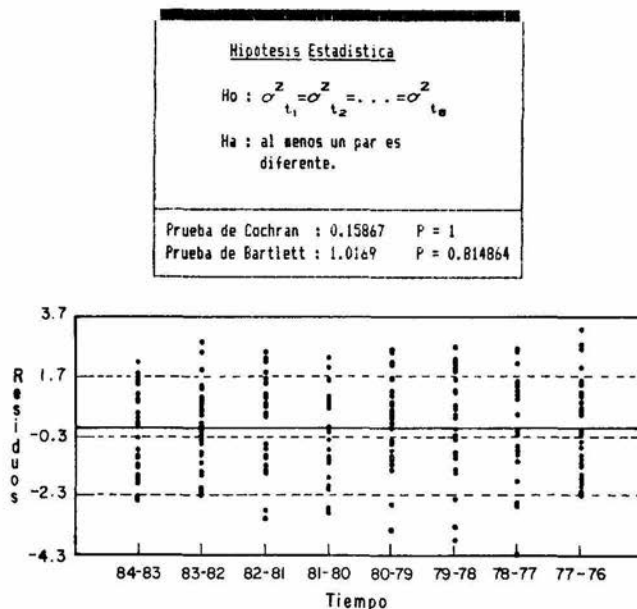
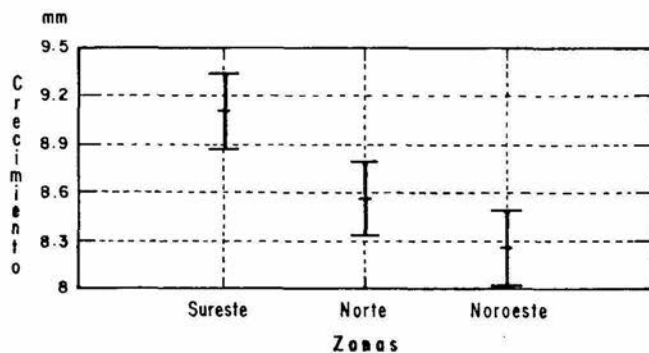


Figura 28. Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza y, el análisis de residuos versus el nivel de la variable tiempo.

La última Tabla, señalada con el número 5, presenta el análisis correspondiente al factor zona. Aquí es interesante notar que el DMSR detecta la formación de dos grupos: el primero formado por las zonas noroeste y norte, y el segundo por la zona sureste (Figura 29). En relación al análisis de homogeneidad de varianza para este factor, se obtuvo un valor de  $C = 0.43$  con un nivel de probabilidad de  $p = 0.03$  y

Tabla 5. Análisis de Crecimiento Promedio por Zonas.

Zonas	Tamaño de muestra	Promedio	Error estandar (interno)	Error estandar (sancmunado)	Intervalo de confianza al 95%	
Sureste	77	9.1103896	.1664082	.1700217	8.8734457	9.3473335
Norte	76	8.5671053	.1966240	.1711368	8.3286076	8.8056029
Noroeste	78	8.2641026	.1443113	.1689285	8.0286824	8.4995227
Total	231	8.6458874				



Método : DMSR al 95%			
Zonas	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos homogéneos
Noroeste	78	8.2641026	†
Norte	76	8.5671053	†
Sureste	77	9.1103896	†

Figura 29. Intervalos de la media de la variable zonas, asociado con el análisis de rango múltiple (utilizando el criterio DMSR).

$B = 1.02$  con  $p = 0.03$ , evidenciando que existen diferencias de varianza

entre las zonas. La Figura 30, ilustra el análisis de residuos versus nivel, siendo evidente que los residuos obtenidos por zona se distribuyen en un margen mucho más amplio cuando se comparan los residuos de los factores sujetos y periodo de tiempo.

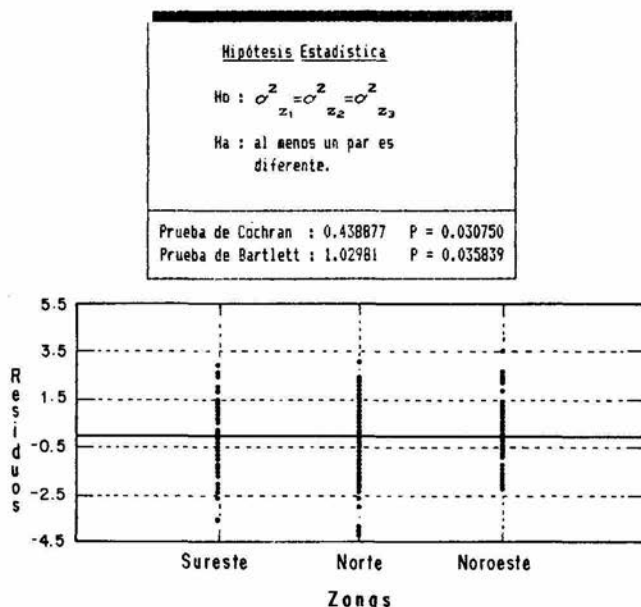


Figura 30. Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza y, el análisis de residuos versus el nivel de la variable zonas.

La comparación de las tres áreas de estudio con respecto a los índices de localización mencionados en los diagramas de tallo-y-hoja se presentan en la Tabla 6. En ésta, se observa que las medianas de las zonas norte y sureste son similares; en cambio, sólo las medias aritméticas de las áreas norte y noroeste son afines. Al remover los casos aberrantes (señalados en las Figuras 8, 9 y 10) los valores de la media aritmética bajan sensiblemente, pero siguen indicando que la zona

sureste difiere con respecto a las demás. Lo anterior confirma lo detectado por el Análisis de Varianza (ANDEVA), en el sentido de que las zonas norte y noroeste son las más semejantes con respecto a la zona sureste. Por último, el estadístico de la desviación estándar de esta tabla, junto con el error estándar de la Tabla 5, indica que la zona norte presenta la mayor variación en sus datos, lo cual se confirma en el diagrama de tallo-y-hoja de esta localidad (Figura 9).

Tabla 6. Análisis de los Estadísticos Principales del Crecimiento, con Presencia y Ausencia de Casos Aberrantes.

Estadístico	Zonas					
	Sureste (n = 240)			Norte (n = 231)		
M	9.35	9.25	8.2	9.3	8.8	8.2
Ci	8.0	7.45	7.5	7.9	7.3	7.5
Cs	10.3	9.95	9.1	10.2	9.6	9.1
$\Delta C$	2.3	2.5	1.6	2.3	2.3	1.6
$\bar{x}$	9.27	8.75	8.34	9.11	8.47	8.29
$\hat{\sigma}$	1.68	1.86	1.34	1.46	1.67	1.29

Nota. La n es el tamaño de muestra; M es mediana; Ci es cuarto inferior; Cs es cuarto superior;  $\Delta C$  es diferencia entre las dos anteriores;  $\bar{x}$  es promedio y  $\hat{\sigma}$  es desviación estándar.

### Superficie de Respuesta

Los valores estimados de los parámetros del modelo de superficie de respuesta propuesto en este trabajo, se presentan en la Tabla 7. Dicha tabla muestra además el error estándar de cada uno de los coeficientes estimados, su valor de la prueba de T y su nivel de significancia.

En la tabla se puede apreciar lo siguiente:

Tabla 7. Valores Estimados de los Parámetros del Modelo de Superficie de Respuesta.

Parámetros	Coefficiente	Error estándar	t	Nivel de significancia
$\hat{\beta}_0$	6.903333	0.432121	15.9755	0.0000
$\hat{\beta}_1$	0.354167	0.443347	0.7988	0.4552
$\hat{\beta}_2$	0.5	0.443347	1.1278	0.2606
$\hat{\beta}_3$	1.583333	0.443347	3.5713	0.0004
$\hat{\beta}_4$	1.633333	0.443347	3.6841	0.0003
$\hat{\beta}_5$	1.733333	0.443347	3.9097	0.0001
$\hat{\beta}_6$	1.383333	0.443347	3.1202	0.0020
$\hat{\beta}_7$	0.8625	0.443347	1.9454	0.0530
$\hat{\beta}_8$	1.320833	0.443347	2.9792	0.0032
$\hat{\beta}_9$	0.9	0.443347	2.0300	0.0436
$\hat{\beta}_{10}$	0.493333	0.396542	1.2441	0.2148
$\hat{\beta}_{11}$	0.810000	0.396542	2.0595	0.0406
$\hat{\beta}_{12}$	1.25	0.396542	3.1523	0.0018
$\hat{\beta}_{13}$	0.45	0.396542	1.1348	0.2577
$\hat{\beta}_{14}$	0.133333	0.396542	0.3362	0.7370
$\hat{\beta}_{15}$	-0.183333	0.396542	-0.4623	0.6443
$\hat{\beta}_{16}$	0.316667	0.396542	0.7986	0.4254
$\hat{\beta}_{17}$	0.935	0.242831	3.8504	0.0002
$\hat{\beta}_{18}$	0.41375	0.242831	1.7029	0.0898

Coefficiente de determinación (Ajustada)  $R^2 = 0.9707$

Estadístico de Durbin - Watson = 2.249

Para 240 observaciones ajustadas.

1.- Los estimadores correspondientes al factor sujetos ( $\hat{\beta}_1, \hat{\beta}_2, \dots, \hat{\beta}_p$ ) tienen el error estandar grupal más grande con respecto a las otros dos factores.

2.- No todos los estimadores son estadísticamente significativos. En el factor sujetos  $\hat{\beta}_1$  y  $\hat{\beta}_2$ , los niveles de significancia son  $p = 0.42$  y  $p = 0.26$ , respectivamente. Los estimadores  $\hat{\beta}_{10}, \hat{\beta}_{13}, \dots, \hat{\beta}_{16}$  correspondientes al factor tiempo, también tienen niveles de  $p$  bajos. En cuanto al factor zona,  $\hat{\beta}_{18}$  sobrepasa ligeramente el nivel clásico del 5%.

La calidad del ajuste del modelo se hizo a través del análisis de residuos. La Figura 31 señala la relación entre los residuos estandarizados y los valores predictivos. En ésta se observa que la gran mayoría de los residuos se distribuyen en el intervalo  $-2, 2$  y alrededor del 0 satisfaciendo así la hipótesis de homogeneidad de varianza.

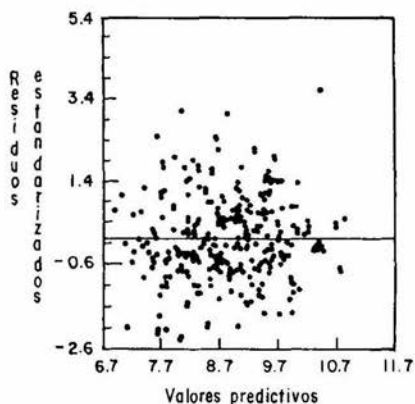


Figura 31. Relación entre los residuos estandarizados y los valores predictivos.

Con respecto a la hipótesis de distribución gaussiana, la Figura 32 muestra el diagrama de tallo-y-hoja para los residuos. Aquí se observa una distribución simétrica alrededor del 0 y los casos que por arriba y abajo salen fuera del intervalo anteriormente mencionado. Tal simetría avala la calidad del modelo propuesto.

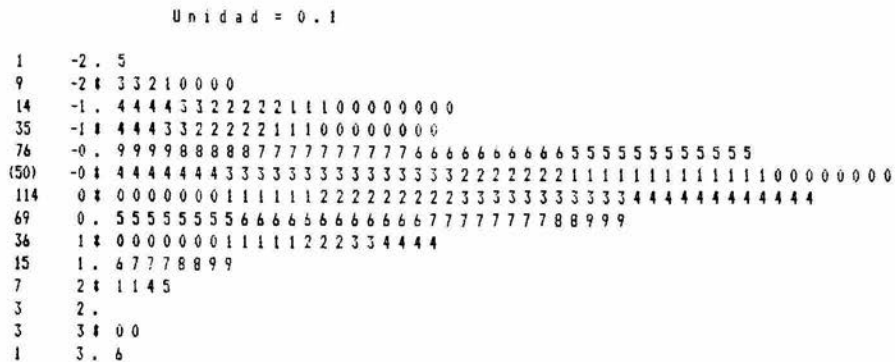


Figura 32. Diagrama de tallo-y-hoja de los residuos en la Figura 31.

Asimismo, se calcularon los valores de influencia y la distancia de Cook para determinar, en conjunción con los residuos estandarizados, los casos aberrantes para los 240 datos procesados.

Tabla 8. Casos Aberrantes Identificados para la Variable Crecimiento.

Número de caso aberrante	Residuos estandarizados	Nivel de influencia	Distribución de Mahalanobis	Distancia de Cook modificada
22	1.94426	0.07917	19.4657	0.57008
66	2.15262	0.07917	19.4657	0.63117
82	3.61720	0.07917	19.4657	1.06060
110	2.44993	0.07917	19.4657	0.71835
137	3.01647	0.07917	19.4657	-0.88446
142	2.12527	0.07917	19.4657	0.62315
147	1.95525	0.07917	19.4657	0.57330
155	2.51756	0.07917	19.4657	0.73818
176	3.08852	0.07917	19.4657	0.90559

Nota. Total de casos aberrantes identificados = 9

La Tabla 8 señala los valores que el programa de cómputo indicó automáticamente como casos aberrantes, ya sea por tener un valor de residuo estandarizado grande o bien por ser un caso influyente poderoso.

Por otra parte, el análisis de varianza condensado para dicho modelo de superficie de respuesta se ilustra en la Tabla 9. El valor del índice de determinación,  $R^2$  es de 0.9728 y el error estándar de regresión es de 1.53. El estadístico de Durbin-Watson tiene un valor de 2.24, evidenciando la no autocorrelación de los residuos, y por tanto, se satisface la hipótesis de independencia. Cabe decir que al analizar los datos sin casos aberrantes señalados en la Tabla 8 el valor de  $R^2$  no sufre un cambio importante ( $R^2 = 0.9758$ ) y el error estándar solo se altera en un 6%. La discusión sobre este modelo se hizo con los 240 datos, aunque la detección de los casos aberrantes fue sumamente útil para el análisis de varianza multifactorial. En este último, los casos sí alteraban significativamente los resultados.

Tabla 9. Análisis de Varianza de la Superficie de Respuesta.

Fuente	SC	g.l.	CM	F	Nivel de significancia
Modelo	18698.5	19	984.133	417.239	.0000
Error	521.268	221	2.35868		
Total	19219.8	240			

Coefficiente de determinación  $R^2 = 0.972879$

Coefficiente de determinación (Ajustado para los g. l.) = 0.97067

Error estándar de regresión = 1.5358

Estadístico de Durbin - Watson = 2.2489

Al avalar el modelo con la técnica anteriormente descrita, se pone de manifiesto que el crecimiento de *Montastrea annularis* puede



describirse como una función de éste último con respecto al factor sujeto, tiempo y zona. La predictibilidad del modelo está descrita en el Apéndice C. Nótese que del total de los datos sólo el 6% de la diferencia entre lo observado y lo esperado por el modelo, contempla el rango de los residuos estandarizados con valores mayores a 2. Esto significa que el crecimiento de *M. annularis* está directamente relacionado con los factores anteriormente descritos. Sin embargo, cabe precisar lo siguiente:

- i) La descripción modelada no implica que no existan otros factores de tipo biótico y abiótico que determinen el crecimiento. Sólo se intenta probar que el crecimiento está influenciado, entre otros posibles factores, por el hábitat, por lo ocurrido en el tiempo y por la variabilidad entre los sujetos.
- ii) Como se mencionó en la primera parte, no todos los componentes del modelo son significativos. Era de suponerse que la variabilidad entre sujetos no fuera constante, sin embargo no se esperaba que dicha variabilidad fuese significativa.
- iii) Es evidente que aunque el modelo es de tipo lineal, se sabía de antemano el comportamiento cíclico del tiempo. Aún con ello se observa que el crecimiento después del período 81-82 es significativo. La no significancia se interpreta que los ciclos anteriores a este período de tiempo, como se observa en la Figura 24 son constantes.
- iv) Se evidencia nuevamente, a través del modelo, que la zona sureste tiene un crecimiento distinto con respecto a las otra dos zonas.
- v) Aunque el modelo tiene alta predictibilidad ( $R^2 = 0.9728$ ) y la bondad de ajuste (análisis de residuos) es buena, no se descarta el

considerar que del total de los parámetros estimados sólo el 63% son significativos. Lo anterior sugiere la necesidad de estimar otras formas de modelación para el crecimiento de *M. annularis*.

**Discusión**

Para un mejor entendimiento de los aspectos relacionados con el crecimiento de *Montastrea annularis* en el Arrecife de Enmedio, Veracruz, la discusión se dividirá en tres secciones: La primera, comenzará a partir de los resultados obtenidos en los análisis estadísticos. Una segunda sección, comprenderá los aspectos de la presencia de las bandas de estrés, en particular la del año 1976-1977, y el origen de la banda anual de alta densidad. Finalmente, para terminar éste capítulo, se examinarán las probables relaciones existentes entre este estudio y otros similares realizados en el Atlántico.

#### Crecimiento

Con la finalidad de comparar los resultados de este estudio y su discusión con respecto a la metodología seguida y los trabajos publicados en la literatura, se elaboró la Tabla 10 que sintetiza los principales resultados obtenidos.

#### El Crecimiento en Relación a los Sujetos

Al comparar el crecimiento de los sujetos *Montastrea annularis* estimados en este estudio, se observa que los tres métodos de análisis utilizados revelan una alta variabilidad. Esta, como ha mencionado Dodge (1981), se puede atribuir a la heterogeneidad de hábitats que se encuentran en un mismo arrecife y, más aún, a la formación de microhábitats en el propio hábitat.

Tabla 10. Resultados Principales de los Métodos de Análisis Estadísticos del Crecimiento, en Función de los Sujetos, Periodos de Tiempo y Zonas.

Método de análisis	Variables de Estudio del Crecimiento		
	Sujetos	Periodos de Tiempo	Zonas
A E D	Heterogeneidad en el Crecimiento	Variabilidad atribuible a la formación de dos grupos: 76-77 a 79-80 y 80-81 a 83-84. ( máximo crecimiento : 81-82 ).	Disimilitud entre la zona noroeste y las zonas sureste y norte.
Indice cronológico	-----	Variabilidad atribuible a la formación de dos grupos: 76-77 a 79-80 y 80-81 a 83-84. ( máximo crecimiento : 81-82 ).	Diferencias con similar tendencia de crecimiento.
Suavización	-----	Variabilidad de ciclos de crecimiento atribuible a la formación de dos grupos: 76-77 a 79-80 y 80-81 a 83-84. ( máxima fluctuación : 81-82). Ciclos de crecimiento : 76-77 a 81-82. Periodos 82-83 y 83-84 sin oscilaciones	-----
ANDEVA	Formación de tres grupos de sujetos.	Establecimiento de tres grupos de años.	Constitución de dos grupos de zonas: norte / noroeste y sureste.
Superficie de Respuesta	Diferencias significativas.	Variación notable sólo para los años : 81-82 / 82-83.	Distinción de la zona sureste.

Nota. A E D significa análisis exploratorio de datos y la suavización se refiere a la serie de tiempo robusta no-lineal.

También puede influir la posición en la que se encontraron los corales con respecto a la incidencia de luz, sin descartar los factores fisiológicos y genéticos.

Otros estudios que señalan diferencias entre sujetos, son los de Bright et al. (1984), Dodge y Brass (1984), Dodge y Lang (1983) y Tomascik y Sander (1985). Sin embargo, solamente Dodge y Lang dan una explicación a la variabilidad que encontraron. Ellos adjudican la diferencia de crecimiento de los corales analizados a la heterogeneidad en el número de años que presentaban sus ejemplares. Lo anterior no coincide con los resultados mostrados en este estudio, ya que aún existiendo homogeneidad en el número de años, el crecimiento fue variable entre los corales.

A diferencia de la presente investigación y los anteriormente citados, el resto de los trabajos que analizan las relaciones entre sujetos lo hacen de forma horizontal, es decir, anualmente (por índices cronológicos) y debido a que los efectos ambientales repercuten en el crecimiento (Buddemeier y Kinzie, 1976) el comportamiento de éste tiende, en general, a ser muy similar anualmente en una misma región.

#### El Crecimiento en Relación al Tiempo

En cuanto al período de tiempo estudiado (1976-1984), se puede apreciar, a partir de los análisis utilizados, la clara formación de dos grupos de años. El primero, engloba el período 76-77 a 79-80 y un segundo el 80-81 a 83-84. El año 81-82 correspondió al máximo crecimiento.

El método de suavización, además de proporcionar la información

anterior, muestra un comportamiento cíclico en el crecimiento para el intervalo 76-77 a 81-82 y el resto del período se presenta sin oscilaciones. Por último, el modelo de superficie de respuesta solamente evidencia que los años 81-82 y 82-83 -que representan los máximos crecimientos- fueron significativos con respecto al resto de los períodos de tiempo considerados en el estudio.

Es importante señalar que para los análisis cronológicos del crecimiento coralino, se asume que las tasas de crecimiento están influenciados por los cambios en el ambiente (Hudson, 1981a). En otras palabras: la tasa de crecimiento se incrementa a un nivel óptimo cuando las condiciones son más favorables e inversamente decaen cuando las condiciones son desfavorables.

Los índices cronológicos de las zonas analizadas, mostraron diferencias entre ellas, aunque la tendencia general de crecimiento fue similar en las tres. La concordancia entre las estaciones indica que un patrón común de crecimiento está presente, probablemente relacionado a una característica ambiental similar en todos los corales. Por lo anterior, se construyó un sólo índice que reflejara los patrones principales del crecimiento a lo largo del tiempo para las zonas del Arrecife de Enmedio. En él se puede definir la clara formación de dos grupos: el primero que consiste de 76-77 a 79-80 y el segundo que va de 80-81 hasta 83-84. En los primeros cuatro años, el crecimiento de *Montastrea annularis* fue bajo (8.44 mm/año), en tanto que en los cuatro restantes fue alto (9.13 mm/año). Por su parte el período 81-82 presentó el máximo crecimiento. Lo anterior enmarca la existencia de variaciones entre períodos, variable muy importante si se recuerda que

los corales son considerados indicadores ambientales.

La selección más evidente para la comparación de las cronologías de los corales, son las series de tiempo de parámetros ambientales que pudieran afectarlos.

Al comparar el índice cronológico del promedio de las zonas estudiadas con los parámetros existentes en el Puerto de Veracruz, se encontró que la insolación presentó la mayor relación positiva con el crecimiento de este arrecife, seguida de la temperatura ambiental y del agua. En base a las tendencias de éstos parámetros, se puede dar una explicación de la posible formación de los dos grupos de años encontrados, debido a que el crecimiento disminuyó cuando las condiciones de estos parámetros bajaron, y aumentó en el momento en que los parámetros fueron más altos. Lo anterior también incluye el notable incremento del período 81-82, año en el cual los tres factores presentaron sus mayores alcances en el intervalo de estudio.

La insolación ha sido estimada por diversos autores como una de las variables ambientales más importantes que afectan al crecimiento. La luz puede incrementar el crecimiento al generar altos niveles de actividad fotosintética en las algas simbiotas (zooxantelas), que se encuentran en los tejidos de los corales hermatípicos. El papel de las zooxantelas parece ser decisivo, ya que proveen a sus corales hospederos con energía metabólica suficiente para aumentar la calcificación como sucede en *M. annularis* (Barnes y Taylor, 1973; Goreau, 1959b; Goreau y Goreau, 1959; Pearse y Muscatine, 1971). Además, dicha dependencia de la energía solar, se puede demostrar por los límites de profundidad de los corales hermatípicos ejemplificados



por *M. annularis* en los estudios de Baker y Weber (1975); y Dustan (1975).

Los corales arrecifales se encuentran delimitados, generalmente, entre los 16 °C y 36 °C en aguas tropicales y subtropicales, y al exponerse fuera de estos límites, puede provocar la muerte de estos organismos (Smith, 1971). Así, se ha demostrado que normalmente existe un efecto positivo en la relación entre temperatura y crecimiento, tal como mencionan Glynn (1977), Glynn y Stewart (1973), Shinn 1966, Weber y White (1974) y Weber, Deines, White y Weber (1975).

Por otra parte la precipitación, la salinidad y el nivel medio del mar no fueron parámetros críticos para el crecimiento en este estudio. Sin embargo, la variable del número de días con norte franco (octubre a febrero) mostró una relación inversa. Se encontró también, que el promedio de días con este tipo de vientos fue más alto en el intervalo 76-77 a 79-80 cuando el crecimiento fue menor y viceversa. Más aún: el máximo número de días con norte franco se presentó en el año con el menor registro de crecimiento (78-79), en tanto que el mínimo de días se presentó en el año de máximo crecimiento correspondiente al año 81-82.

El parámetro de días con norte franco no había sido utilizado sino hasta este estudio y, como ya se señaló, es un factor que influyó en el crecimiento de los corales. Dicho factor representa a los "Nortes", que son comunes en Veracruz. Esta época se caracteriza por la presencia de altas precipitaciones y bajas temperaturas. Las primeras pueden provocar días nublados que disminuyen los niveles de luz, en tanto que la baja temperatura es el factor principal que induce a los

corales a estados de estrés y, en extremo, de muerte.

Cabe recordar que la significancia de los resultados se ha de considerar por la distancia que existe entre los datos ambientales registrados y el lugar de colecta.

Es significativo señalar que otra variable importante que influye sobre el crecimiento es la sedimentación, que no fue considerada en este estudio por no existir datos de este tipo en la zona. Sin embargo Aller y Dodge (1974), Dodge y Vaisnys (1977), Hudson (1981a) y Tomascik y Sander (1985) han probado que la sedimentación y la turbiedad relacionada con la columna del agua, reducen las tasas de crecimiento de *M. annularis*. En general, se ha aceptado que la turbiedad disminuye el crecimiento, ya que la luz que penetra es dispersada por las partículas de sedimento y por lo tanto la iluminación -fuente vital de los corales simbios- se ve reducida (Dodge y Vaisnys, 1977). Más aun: en ambientes con alta sedimentación y turbiedad, la limpieza de los corales ha de requerir un gasto de energía, que de otra forma sería utilizada para actividades biológicas tales como el crecimiento (Dodge, Aller y Thompson, 1974).

Como se mencionó, el método de suavización reveló un patrón oscilante en el crecimiento del período 76-77 al período 81-82, y sin fluctuaciones los siguientes dos años. Lo anterior se puede interpretar como un vaivén en las variables ambientales que afectan al crecimiento los primeros seis años, y constantes los últimos dos. Por último, el modelo de superficie de respuesta denota a los períodos 81-82 y 82-83 como significativos en el crecimiento de *M. annularis* en el Arrecife de Enmedio, precisamente por ser los de mayor crecimiento en

el intervalo de estudio. No obstante, al analizar las otras gráficas utilizadas en este trabajo, se pudo contemplar que otros periodos también tuvieron influencias significativas en el crecimiento de *M. annularis*.

De los estudios que analizan las tasas de crecimiento cronológicamente, Dodge (1981), relaciona a la temperatura del agua, como la variable que controla el crecimiento de los corales en los arrecifes de Vieques, Puerto Rico. En el banco este de los Flower Gardens, Dodge y Lang (1983) analizaron -en base a los resultados de Hudson y Robbin (1980)- el periodo 1892-1979 en el cual, de 1907 a 1956, tuvo un promedio de crecimiento de 8.9 mm/año, y declinó abruptamente durante 1957 donde se mantuvo bajo los siguientes 22 años (7.2 mm/año). Los autores sugieren que éste pronunciado decremento del crecimiento, se deba a las fluctuaciones de la temperatura del agua y al incremento de las descargas fluviales del área. Mientras Dodge y Vaisnys (1975) interpretaron las variaciones de crecimiento de 1905 a finales de 1960 para el género *Diploria* en las Bermudas, de una manera positiva con la presión atmosférica -que representa probablemente a la insolación- y de forma negativa con la temperatura del aire. Ellos interpretan esta relación negativa de la temperatura como una respuesta positiva al suplemento de nutrientes.

Por otro lado, Dodge y Vaisnys (1977), Hudson (1981a) y Tomascik y Sander (1985) relacionan sus variaciones de crecimiento cronológico con los efectos de la sedimentación. Dodge y Vaisnys evidencian un decremento del crecimiento en corales vivos y una mortandad catastrófica que sufrieron los corales *Diploria spp.* durante el dragado

para la construcción del aeropuerto en Castle Harbor, Bermudas, durante 1941-1943. Hudson, presenta la serie de tiempo de 50 años (1928-1978), donde además de encontrar diferencias entre las cronologías de sus zonas, observa un decremento de 1953 a 1968 que se relaciona precisamente con el incremento de las actividades del hombre en el dragado y llenado de los cayos de Florida; y el ligero incremento en las tasas de crecimiento se correlacionan con la reducción de estas operaciones. Mientras Tomascik y Sander, atribuyen la tendencia general del decrecimiento al dramático incremento de eutroficación en los últimos 15 años.

De los estudios anteriores, solamente los trabajos de Hudson y Robbin (1980), Tomascik y Sander (1985), además del de Bright *et al.* (1984) incluyen parte del intervalo de tiempo considerado en éste trabajo. La tendencia que presentaron Hudson y Robbin de 1976 a 1979 en el este de los Flower Gardens fue similar al reportado aquí. Mientras que Bright y colaboradores, en los bancos este y oeste de los mismos Flower Gardens para 1976-1980, fue contraria y también son distintos los resultados de Tomascik y Sander en Barbados que exhiben un decremento continuo desde 1976 a 1982.

Como se observa en la literatura reportada, los parámetros de mayor repercusión en el crecimiento de *M. annularis* son los de temperatura y sedimentación aunados a los niveles de luz y descargas fluviales. Lo anterior concuerda con los reportes de temperatura e insolación del presente estudio. Sin embargo Rannefeld (1972) y PEMEX-SM (1987), mencionan que el sistema arrecifal del Puerto de Veracruz esta fuertemente influenciado por diversos factores:

Los vientos huracanados durante la época de "Nortes"; el período de lluvias que provoca que los arrecifes reciban los mayores aportes de agua dulce, sedimentos y materia orgánica, debido a la descarga fluvial de los ríos Jamapa y Papaloapan; las corrientes marinas que, al presentar una dinámica muy compleja, juegan un papel muy importante, ya que son el medio por el cual son distribuidos los sedimentos y la materia orgánica. Además, las comunidades arrecifales reciben descargas de aguas industriales, aguas negras no tratadas del puerto, y los efectos de las actividades portuarias y del dragado que se realiza en ésta área.

Lo anterior sugiere la necesidad de considerar a estos factores para lograr un entendimiento más objetivo del crecimiento en el Arrecife de Enmedio.

#### El Crecimiento en Relación a Zonas

Con respecto a las tres zonas de estudio, resultó evidente que existen diferencias notables de crecimiento entre ellas. Sin embargo es necesario precisar lo siguiente:

La zona sureste mostró la mayor tasa de crecimiento, en tanto que la noroeste, la menor. Por otra parte, se distinguió a la zona sureste de las zonas norte y noroeste debido a las similitudes que presentaron estas últimas. Asimismo, la zona norte presentó la más alta variabilidad de crecimiento mientras que la más baja fue para la zona noroeste.

La dirección, frecuencia y energía de los vientos locales, ofrecen una buena explicación de las tasas de crecimiento y de su variación en

las zonas del Arrecife de Enmedio. La energía del viento se relaciona con la actividad del oleaje (Upchurch, 1970; citado en Dodge y Vaisnys, 1980), el cual, puede afectar negativamente al crecimiento coralino causando: 1) alta resuspensión de sedimentos; 2) gran movimiento del agua circundante al tejido del coral, lo que impide la captura de alimentos (Hubbard, 1974; citado en Dodge y Vaisnys, 1980) y 3) reducción de los niveles de luz provocada por los efectos de la turbiedad.

En la Figura 23, se señala que durante el invierno los vientos en el Puerto de Veracruz son predominantemente del norte con intensidades promedio de 9.06 m/s, mientras que durante el verano la dirección es este-noreste y con menores intensidades. El área más protegida de los vientos es la zona sureste, la cual mostró las mayores tasas de crecimiento y, a su vez, la estación noroeste - más desprotegida- registró uno menor (Figura 3).

Los patrones de variación en el crecimiento también parecen estar explicados por la energía de los vientos. Uno esperaría que la menor variabilidad se encontrara en áreas de mayor incidencia de vientos, en tanto que las áreas protegidas tendrían la mayor variación. Lo anterior coincidió con los resultados obtenidos en la zona noroeste (Figura 10), pero la segunda que le correspondería -de acuerdo a lo mencionado- a la zona sureste, es perteneciente a la zona norte. Esto puede ser justificado, ya que la zona sureste se encuentra en un área casi completamente protegida de los efectos de los vientos y de alguna manera forma un ambiente más o menos homogéneo. Por otro lado, la zona del norte se localiza en un área semiprotegida pero con acceso a los

efectos de los vientos del norte, que son los predominantes de esta región y además a los vientos del este-noreste. Esto provoca que su hábitat sea más heterogéneo con respecto a las otras dos zonas. Lo anterior no concuerda completamente con lo expuesto en el artículo de Dodge y Vaisnys (1980), quienes al estudiar las tasas de crecimiento del género *Diploria*, consideraron únicamente áreas protegidas y desprotegidas. Para el Arrecife de Enmedio, la baja variabilidad del crecimiento puede ser el resultado de condiciones favorables (zona sureste) o bajo estrés (zona norte) que persisten año tras año, mientras la mayor variabilidad del crecimiento (zona norte) puede estar relacionada con niveles altos de sedimentación o a factores de tipo genético.

Para los trabajos de Aller y Dodge (1974), Dodge y Brass (1984), Hubbard y Scaturro (1985), Hudson (1981a) y Tomascik y Sander (1985), la sedimentación y la turbiedad fueron los factores principales para distinguir las zonas de crecimiento en un mismo arrecife, o bien, los arrecifes que se encuentran en una misma área. Sin embargo, Dodge y Brass también han sugerido que los efectos de los huracanes pueden ser determinantes para la zona que analizaron. Mientras que Hudson, en su área de estudio (Key Largo) sostuvo que las variaciones de temperatura del agua explican, parcialmente, las diferencias que encontró. El trabajo de Dodge (1981), al igual que los anteriores, refiere variaciones entre el crecimiento de 15 localidades estudiadas alrededor de la isla Vieques. Aunque para este caso, dicha heterogeneidad no se encontró vinculada con los efectos de la sedimentación ni de la turbiedad, sino con la temperatura del agua. Donde no se registraron

disimilitudes entre las zonas, fue entre los bancos del este y oeste de los Flower Gardens (Bright et al., 1984).

Es interesante mencionar el trabajo realizado por Cortés y Risk (1985) en el Arrecife de Cahuita, Costa Rica, debido a la importancia de los niveles de sedimentación y su repercusión en cuanto al crecimiento: las tasas de sedimentación de ese lugar, son las más altas reportadas para los arrecifes del Caribe, y en consecuencia, se han reportado las tasas de crecimiento más bajas de *Montastrea annularis* (5.3 mm/año) en el Atlántico.

Las diferencias encontradas entre las zonas del Arrecife de Enmedio, también podrían explicarse en base a la sedimentación y la turbiedad. Sin embargo, al no existir estos datos en las zonas, la distribución de los vientos, como mencionan Dodge y Vaisnys (1980), resulta un buen factor para determinar la disimilitud entre las tasas de crecimiento y la variabilidad entre las zonas.

Por último, el modelo de superficie de respuesta, probó que el crecimiento está determinado por los factores sujetos, tiempo y zona. No obstante, es conocido que otras variables, como los factores abióticos, repercuten en las tasas de crecimiento, como lo han presentado los modelos de crecimiento de Dodge (1981) y Dodge y Vaisnys (1975) al relacionarlos con las variables de temperatura y presión atmosférica.

El presente modelo tuvo un 97% de confiabilidad, donde se cumplió con los supuestos fundamentales y presentó una alta bondad de ajuste. Sin embargo, sólo el 63% de los parámetros considerados fueron significativos, debido principalmente por la variabilidad encontrada en



los sujetos. El tiempo y las zonas presentaron una menor importancia en el modelo, pero si se pretende considerar a los corales como "indicadores ambientales", debe de acudirse a otro tipo de modelos para verificar lo anterior.

#### Significancia de las Bandas de Estrés y de las de Alta Densidad

La presencia de bandas de estrés son resultado de los parámetros ambientales también, específicamente de la temperatura (Hudson *et al.*, 1976). Dichas bandas son causadas por bajas temperaturas que ocasionalmente suceden durante el invierno, las cuales se depositan entre dos bandas claras lo que facilita el reconocimiento de las mismas (Hudson, 1977).

Para todos los corales muestreados en el Arrecife de Enmedio, la banda de estrés más tangible fue la perteneciente al período 1976-77 (Figura 6). Roberts, Rouse, Walker y Hudson (1982) realizaron un análisis profundo de una serie de surgimientos de aire frío durante el invierno de 1976-77. En enero de 1977, tres frentes polares consecutivos cruzaron el sur de Florida y norte de las Bahamas. Los dos primeros no registraron la misma intensidad que el tercero, ocurrido el día 19, que estuvo acompañado por vientos fuertes y temperaturas bajas. Para el Puerto de Veracruz\*, también el mes de enero presentó vientos boreales con rachas violentas los días 18 y 19. En este mes, estos vientos mantuvieron una extraordinaria frecuencia que superó el 100% con respecto a lo normal, y la temperatura media en dicho período se mantuvo a 1.8 °C por debajo de lo acostumbrado que es

---

\*Datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional.

de 21.5 °C.

El estudio de Roberts y colaboradores, examinó de forma particular al tercero y más severo de los frentes polares ocurridos. Tal frente llegó al área de Florida y las Bahamas el día 18, registrando un dramático incremento de la velocidad de los vientos. La temperatura del agua cayó por debajo de los 16 °C el 19 de enero, lo que definió el inicio de las condiciones de estrés termal para los corales de esa área. El día 20 se registraron las temperaturas mínimas del mes (2 °C la ambiental y 12.9 °C la del agua) manteniéndose la del agua por debajo de las temperaturas letales por un período aproximado de 8 días. En el Puerto de Veracruz los días más fríos del mes fueron precisamente a principios de la segunda quincena, donde la media de la temperatura ambiental más baja fue de 16.4 °C que correspondió al día 19, y la mínima de 12.8 °C para el día 20. Las temperaturas del agua más bajas de este mes para la misma región fueron los días 19 (18.3 °C), 20 (18.1 °C) y 21 (18.3 °C). Este hecho demuestra que las condiciones de estrés provocadas por el agua en bajas temperaturas, no fue propia de la Florida y las Bahamas, aunque las consecuencias en estos lugares fueron mayores.

El estrés provocado por las bajas temperaturas del agua, es un factor limitante en las condiciones ambientales de los sistemas arrecifales subtropicales (Roberts et al., 1982). Estas latitudes están sujetas al paso de frentes polares severos, que causan una intensa pérdida del calor del mar y un rápido enfriamiento de las áreas someras.

Pocos estudios existen acerca de los efectos causados a los

arrecifes coralinos por aguas de baja temperatura (Hudson, 1981b; Hudson et al., 1976; Shinn, 1966). En el parche arrecifal de Hen and Chickens (Florida), ocurrió una mortalidad de corales oscilante entre el 80 y 90% durante el invierno de 1969-70. Este evento fue registrado como bandas de estrés densas en los corales que sobrevivieron. En tanto que en el suceso de enero de 1977, estos mismos corales volvieron a producir bandas de estrés, pero esta ocasión sin registro de muertes (Hudson, 1981b; Hudson et al., 1976). Cabe señalar que la presencia de las bandas solamente han sido registradas en corales de los arrecifes de Florida (Hudson, 1977, 1981a, 1981b; Hudson et al., 1976) y en los bancos de Flower Gardens (J. H. Hudson, comunicación personal, agosto, 1987), por lo que las bandas de estrés observadas en los corales del Arrecife de Enmedio representan los únicos registros localizados -salvo indicación contraria- más al sur de las latitudes del norte.

Por último, la diferencia de la densidad en las bandas tuvo gran repercusión entre los expertos desde que Knutson et al., en 1972, desarrollaron la técnica radiográfica. Diversos autores han sugerido insistentemente que la banda de alta densidad (oscura) se forma durante los meses de mayor temperatura en el agua. En 1976 Hudson y colaboradores, realizaron un seguimiento del crecimiento de *Montastrea annularis* a lo largo de un año, y notaron que efectivamente dicha banda se forma durante los meses de julio a septiembre que son, en efecto, los meses de mayor temperatura del agua en el océano Atlántico norte. Lo anteriormente expuesto se confirma en los trabajos posteriores de Hudson (1977, 1981b). Por otro lado, en 1985 Szmant-Froelich reportó los efectos que existían entre la habilidad reproductiva de

*M. annularis* con el tamaño de la colonia. En este estudio menciona que el ciclo de reproducción sexual para esta especie ocurre desde finales del mes de mayo hasta el mes de septiembre, lo que sugiere que la banda de alta densidad es el resultado primordial de este fenómeno (J.H. Hudson, comunicación personal, agosto, 1987). Por su parte, Dodge y Brass (1984) al analizar la extensión de las bandas subanuales (clara y oscura) a lo largo de 10 años, encontraron que la variación de la porción de la banda de alta densidad fue mucho menor a la banda de baja densidad. Con base a lo anterior, es importante denotar que la banda de alta densidad para el coral *M. annularis* corresponde a la etapa reproductiva sexual y por lo tanto las bandas anuales contendrán mayor información que si únicamente se analizan las bandas subanuales de forma separada.

#### Relaciones con Estudios Similares

La tasa de crecimiento de *Montastrea annularis* reportada con la técnica radiográfica, es la más estudiada en el Caribe y el Atlántico en general (Figura 33), por lo que es posible relacionar los diferentes resultados con los obtenidos en el presente estudio (Tabla 11). Se usa la palabra relacionar, puesto que no es posible realizar una comparación como tal, debido a que los estudios difieren en muchos aspectos como: tipo y zona de estudio en el arrecife; profundidad de muestreo y condiciones geográficas y ambientales del lugar.

La figura 34 muestra las tasas de crecimiento en el sur de Florida, Golfo de México y el resto del Caribe. Estas, aunque ordenadas de forma latitudinal, no presentaron ningún tipo de

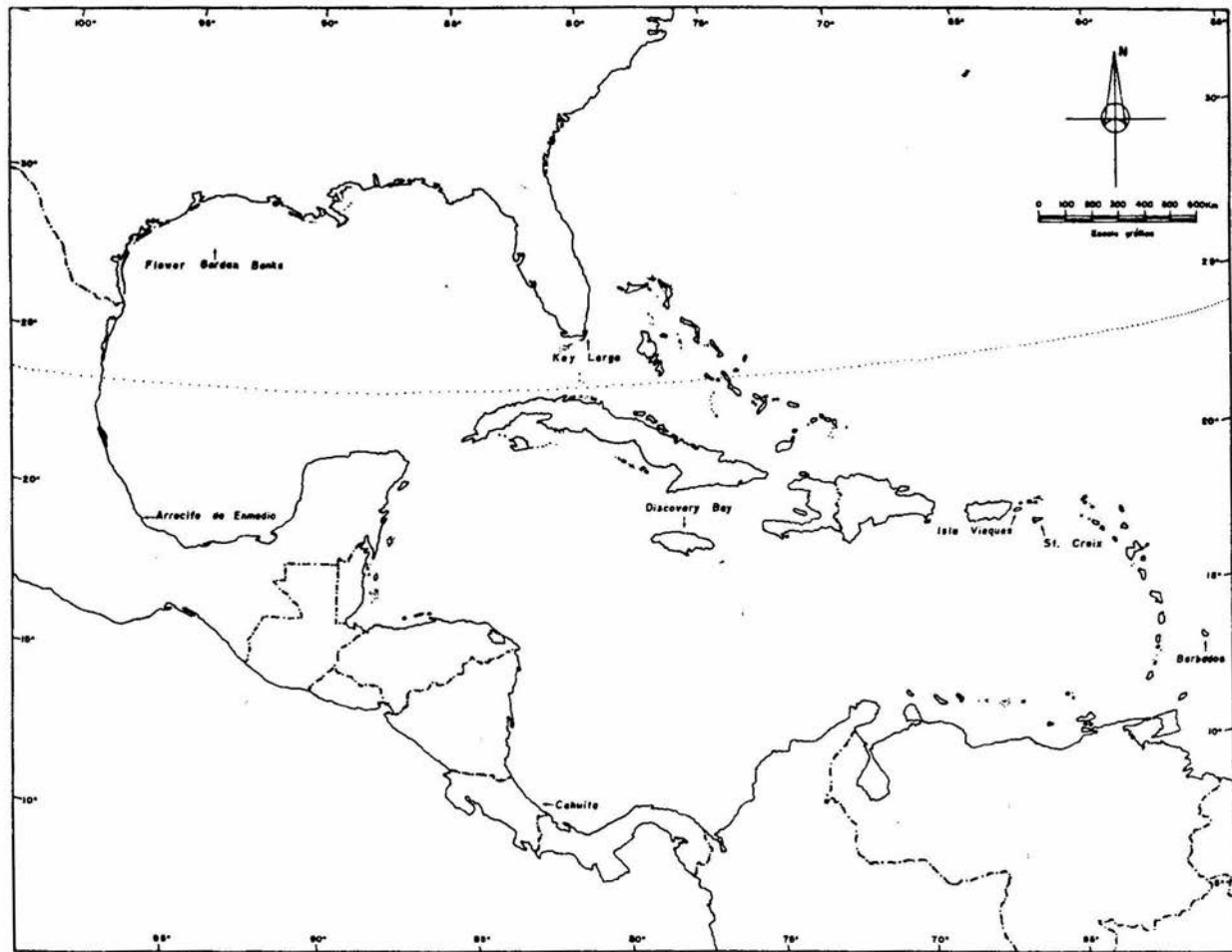


Figura 33. Mapa del Atlántico señalando los sitios donde se han realizado estudios de crecimiento del coral *Montastrea annularis* con la técnica de rayos X.

Tabla 11. Estudios de Crecimiento de *Montastrea annularis* Realizados en el Atlántico.

Autor	Lugar	Tipo de arrecife	Zona de estudio	Profundidad (m)	Forma de crecimiento	Método de medición	Número de corales	Número de años y períodos	Promedio (mm)
1.- Hudson y Robbin (1980)	East Flower Garden Banks	parche	cresta superior	20	nucleador*	eje máximo	12	82 (1887 - 1979)	8.42
2.- Bright et al. (1984)	East and West Flower Garden Banks	parche	cresta superior	21.3 a 27.4	nucleador*	eje máximo	4	16 (1964 - 1980)	7.16
3.- Hudson (1981 a)	Key Largo	parche parche barrera	zona somera zona somera sotavento / barlovento	1.0 a 4.5 1.0 a 4.5 2-4 y 6-12	nucleador* " "	eje máximo " "	122  (10 por estación)	50 (1928 - 1978)	8.2 11.2 6.3
4.- Presente estudio	Arrecife de Enmedio	plataforma	barlovento	10	columnar	eje máximo	30 (10 por estación)	8 (1976 - 1984)	8.78
5.- Aller y Dodge (1974)	Discovery Bay	costero	laguna	1 a 4	hemiesférica	eje máximo / multiejes	8	4 - 21	8.85 / 7.73
6.- Dodge (1981)	Isla Vieques	parches, costeros y bancos de barrera	barlovento	3 a 5	columnar	eje máximo	85 (4 a 14 por estación)	8 (1970 - 1977)	9.4
7.- Baker y Weber (1975)	St. Croix	---	barlovento	0 a 27.5	columnar (a 9 m)	eje máximo	12 (a 9 m)	---	10.41
8.- Dodge y Brass (1984)	St. Croix	costeros y bancos	diversas zonas	2 - 8	columnar	eje máximo	61 (6 a 9 por estación)	10 (1970 - 1979)	9.66
9.- Hubbard y Scaturro (1985)	St. Croix	costero	barlovento	3 - 40	columnar (a 9 m)	multiejes	12 (a 9 m)	10 - 30	8.27
10.- Stearn et al. (1977)	Barbados	costero	---	---	---	eje máximo	4	5 - 15	11.2
11.- Tomascik y Sander (1985)	Barbados	costero de barrera	barlovento	5 - 7	hemiesférica	eje máximo	70 (10 por estación)	2 (1981 - 1982)	8.2
12.- Cortés y Risk (1985)	Cahuita	costero	cresta posterior	2 - 3	encostrante	eje máximo	5	---	5.3

Nota. \* Muestras obtenidas por medio de nucleador de corales hemiesferoidales.

tendencia. Es necesario aclarar que no fueron incluidos los estudios en donde los resultados eran escasos o incompletos, al igual que aquellos donde el objetivo del trabajo implicaba el transplante de los corales, lo cual afecta el crecimiento normal de los mismos.

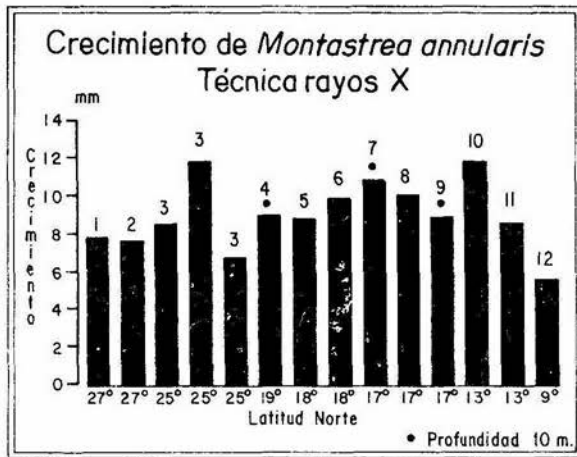


Figura 34. Crecimiento promedio de *Montastrea annularis* en diversos arrecifes del Atlántico.

El Arrecife de Enmedio, representado por la sexta barra, es un arrecife de tipo plataforma, mientras que los del resto de los estudios eran de tipo costero principalmente.

La tercera, cuarta y quinta barras, fueron incluidas de forma separada puesto que en el trabajo de Hudson (1981a) se describe el crecimiento a tres diferentes distancias de la costa. Las dos primeras corresponden a parches coralinos y la tercera es un arrecife de tipo barrera. La segunda zona se encuentra a una distancia aproximada a la del Arrecife de Enmedio, en tanto que la tercera muestra

características geológicas similares.

Las estaciones muestreadas en el Arrecife de Enmedio se localizaron en el talud del Barlovento, al igual que la mayoría de los otros estudios, a excepción de los bancos de Flower Gardens y a la zona de estudio de Aller y Dodge (1974), que por el objetivo del trabajo se realizó en la laguna posterior del arrecife. Cabe mencionar que en los trabajos de Hudson (1981a) y Dodge y Brass (1984) los ejemplares se colectaron en distintas zonas donde se incluyó el talud frontal. Por otro lado, los organismos colectados en las tres zonas del Arrecife de Enmedio, corresponden a una profundidad de 10 m. Este punto es importante ya que solamente Baker y Weber (1975) y Hubbard y Scaturro (1985), al relacionar el crecimiento con la profundidad, contemplaron una profundidad cercana a la de este estudio (9 m). La mayoría de las colectas descritas en otros estudios, se realizaron a profundidades someras, a excepción de los bancos de Flower Gardens que son arrecifes sumergidos y sus crestas más cercanas a la superficie se localizan alrededor de los 20m.

En general, la forma de crecimiento mayormente reportada tanto en éste como en otros trabajos, es la columnar, a pesar de que la hemisferoidal también es utilizada. Sin embargo, Aller y Dodge (1974) analizaron el crecimiento en formas hemiesféricas de estructura irregular. Cabe señalar, que la forma de crecimiento encontrada en Cahuita correspondió al tipo encostrante, característico de zonas profundas, que fue encontrada en aguas someras debido a la alta sedimentación que se presenta en esta zona (Cortes y Risk, 1985).

En lo que respecta a la forma de medición del crecimiento ya



descrita en la metodología, solamente Aller y Dodge (1974) y Hubbard y Scaturro (1985) difieren del resto de los estudios, ya que ellos promediaban las medidas de varios ejes para cada coral, donde se incluye el eje máximo de crecimiento.

Otro factor importante, es el número de corales que se obtienen en cada estación o zona: si esta es representativa de la población es más factible obtener inferencias válidas de los resultados. Para la mayoría de los trabajos, el número representativo por estación es diez, aunque algunos estudios, como los de Bright *et al.* (1984), Cortes y Risk (1985) y Stearn *et al.* (1977), presentan muestras muy pobres (4, 5 y 5 ejemplares respectivamente). Es conveniente considerar que el objetivo de estudio o la técnica de muestreo puede justificar o no, la escasez de dichas muestras. Como en el caso de Bright y colaboradores quienes consideraron al crecimiento coralino como un objetivo secundario. Además, la técnica de obtención de muestras fue mediante un nucleador. Con respecto a Cortes y Risk, se encontraron muy pocos ejemplares dadas las altas tasas de sedimentación. Pero los resultados de Stearn y colaboradores no justifican la pobreza de sus muestreos: esto último aunado a la utilización de una técnica de colecta probablemente de tipo selectiva, podrían ser las causas de las altas tasas de crecimiento reportadas en su trabajo.

El número de años estudiados entre los trabajos fue muy variable: este dependía del tamaño de los corales que se adquirían, la técnica que se utilizaba para ello o el objetivo del trabajo.

Las tasas de crecimiento reportadas entre los trabajos fueron diversas. Se pueden encontrar tanto crecimientos bajos (5.3 mm/año)

como en el caso del Arrecife de Cahuita, y muy altos como los mencionados por Hudson (1981a) y Stearn et al. (1977) con 11.2 mm/año y 11.1 mm/año respectivamente.

Entre las tasas de crecimiento semejantes al Arrecife de Enmedio (8.78 mm/año), se encuentran los registrados para los Flower Gardens del este (8.42 mm/año) y el resultado del eje máximo para Discovery Bay (8.85 mm/año), aunque el promedio de multiejes para este último fue de 7.73 mm/año. Sin embargo el reporte de los Flower Gardens es el promedio del período 1887-1979, donde cabe aclarar que más de la mitad de esta fase no estuvo influenciada por las actividades del hombre, mientras que el promedio de crecimiento para el final de este mismo período 1964-1979 bajó a 7.4 mm/año.

En cuanto a los resultados encontrados en profundidades similares a la realizada en el Arrecife de Enmedio (10 m), sólo se hallan los de Baker y Weber (1975), a 9 m con un crecimiento de 10.41 mm/año, y los de Hubbard y Scaturro (1985) a 9.10 m con un crecimiento de 8.27 mm/año. Ambos trabajos analizaron las tasas de crecimiento en función a la profundidad, y sus resultados más altos fueron precisamente los anteriormente señalado; pero debe notarse que el resultado de Hubbard y Scaturro fue en base a promedios de multiejes, los que posiblemente serían mayores si se hubiera considerado sólo al eje máximo de crecimiento. Sin embargo el crecimiento promedio de las zonas estudiadas en el Arrecife de Enmedio (8.78 mm/año), se encuentra intermedio a las dos consideraciones anteriores.

Como se ha podido observar en las comparaciones precedentes, las características de los estudios difieren considerablemente con las del

presente trabajo, sin considerar las condiciones ambientales en los distintos sitios.

Con base en esto y volviendo a la figura 34, se puede contemplar que el promedio de crecimiento de las tres zonas analizadas en el Arrecife de Enmedio, representa una de las tasas de crecimiento más altas, si se advierte que tanto los resultados de Hudson (1981a) como los de Stearn *et al.* (1977) no han de entenderse como representativos, puesto que el primero toma los promedios más altos de dos zonas distintas, y el segundo posee un número muy reducido de ejemplares.

Cabe mencionar que el Atlántico presenta tres zonas biogeográficas que corresponden a la región Brasileña, Caribeña y de las Bermudas (Schuhmacher, 1978). Dadas las propiedades de los arrecifes del Golfo de México: Flower Gardens y Arrecife de Enmedio pertenecen a la región Caribeña (Rezak, Bright y McGrail, 1985).

Es de resaltar que, para el Golfo de México solamente se pueden citar, además del presente trabajo, los estudios realizados por Bright *et al.* (1984) y Hudson y Robbin (1980) en los bancos de Flower Gardens. Estos poseen una mayor semejanza biológica al Arrecife de Enmedio, pero sus características geológicas y las condiciones ambientales difieren de manera por demás significativa, con las que se presentan en el arrecife de este estudio (Rezak *et al.*, 1985).

**Conclusiones**

Los constituyentes del trabajo expuesto, tienden a configurar un panorama fidedigno del crecimiento coralino en el Arrecife de Enmedio, Veracruz.

Con el firme apuntalamiento de un modelo de superficie de respuesta que ha otorgado un 97% de confiabilidad, se probó que el crecimiento está influenciado, entre otros posibles, por factores como el hábitat, períodos de tiempo y disimilitud entre los organismos. A pesar de la alta predictibilidad del modelo, sólo el 63% de los parámetros precedentes estimados, resultaron significativos. El modelo pudo haberse visto enriquecido, si se hubiera incluido datos sobre los parámetros ambientales que influyen en el crecimiento, desafortunadamente, este tipo de registros no existen, por lo que se deben de iniciar estudios sobre estas variables para que generen un banco de datos que pueda relacionarse con datos de crecimiento de tipo retrospectivo.

Los estudios pueden continuar diseñando la metodología que permita correlacionar la variable dependiente (crecimiento) con variables independientes de tipo cuantitativo (insolación, temperatura, sedimentación, turbiedad, etc.), y cualitativo como las presentadas en este estudio.

Por lo que confiere al hábitat en cuestión, se desprende la desemejanza de la localidad sureste con la norte/noroeste. El máximo crecimiento se registró en la zona sureste (9.27 mm/año), seguida de la norte (8.75 mm/año), quedando la más baja cifra para el noroeste (8.34

mm/año). La explicación a las citadas desigualdades la pueden dar, además de la variabilidad encontrada en la zona norte, la dirección, frecuencia e intensidad de los vientos.

Dos grandes agrupaciones permitieron esclarecer la variable de tiempo: un primer conjunto engloba los periodos 76-77 a 79-80, asentando un bajo índice de crecimiento; en tanto que el segundo comprende los años 80-81 a 83-84 inscribiendo una alta tasa, en la cual el mayor incremento lo alcanzó el ciclo 81-82. La heterogeneidad de los citados intervalos, son inherentes a las variaciones de insolación y temperatura de manera positiva, del mismo modo que el parámetro de número de días con norte franco lo hace negativamente. Una de las maneras de entender el crecimiento en el periodo 81-82 es el hecho de haberse presentado las más favorables condiciones climáticas. La presencia de la banda de estrés del año 76-77, constituye el registro ubicado más al sur de las latitudes del norte.

Todo lo anterior fundamenta que mediante el análisis retrospectivo del crecimiento de la especie *Montastrea annularis* del Arrecife de Enmedio, se llegó a la conclusión de que en promedio, este coral hermatípico, alcanza un incremento anual de 8.78 mm, mismo que lo coloca como una de las más altas cifras adjudicadas para los arrecifes del Océano Atlántico.

## **Agradecimientos**

A los investigadores que escribieron los artículos avocados a la indagación del crecimiento coralino, por que de ellos obtuve la pauta para la realización de este trabajo.

Al M. en C. Guillermo Javier Horta Puga, por su dirección en esta tesis y por el apoyo otorgado en los muestreos.

Al Dr. Jaime Curtis García, formador y guía de muchas generaciones, por su dirección en los métodos estadísticos y por sus siempre bien acogidas críticas que han sido imprescindibles para el mejoramiento de este trabajo y mi formación.

Un especial agradecimiento para el Biol. J. Harold Hudson, experto en los estudios de crecimiento coralino, a quien debo la metodología y la interpretación de las bandas de crecimiento, además de sus valiosos comentarios a lo largo de este estudio.

Al Biol. Juan Pablo Carricart Ganivet por su incondicional cooperación en las colectas de los organismos, sus sugerencias y por la estancia en el Puerto de Veracruz en casa de sus tíos: Fam. Ganivet-Briones.

A los Biol. Joei Reyes Castro y Ricardo Saenz Morales, parejas de buceo, más que compañeros, amigos por la ayuda invaluable en la obtención de los corales y constante comunicación del tema durante la realización de este trabajo.

A Gerardo Trejo Cambrón y al Quím. Rufino Lozano Santa Cruz por las facilidades prestadas para los cortes de los corales en el Taller de Laminación y Molienda del Instituto de Geología.



A la Dra. Blanca Silvia Gaytan Sánchez. Tec. Rad. Evangelina Maldonado Vera y al Ing. Fis. Juan Montoya Monterrubio, por su generosa colaboración en la obtención de las radiografías en el Depto. de Mastografía de la Unidad de Oncología del Hospital General de México.

A la P. de Biol. Sofía Elena Ayala Escorza, fotógrafa que realizó las impresiones de la radiografías.

Al Biol. Agustín Vargas Vera por las sugerencias en los análisis estadísticos y revisión del trabajo.

Al P. de Biol. Arnulfo Reyes Mata, por la realización de los Mapas.

Al Ing. en Comp. Enrique Cázares Tortolero, por crear el algoritmo de la matriz de datos utilizado en el análisis de superficie de respuesta.

A la Biol. Laura Moreno Rivera, Trad. Ivonne Vinay Zavala, Biol. Joel Reyes Castro, Biol. Enrique Ganem y al Dr. Martín Muy Rivera por sus acertadas correcciones y sugerencias.

Especialmente a Joseph Meadows, por la corrección de estilo de ésta tesis y quien nunca olvidará al Arrecife de Enmedio.

A Claudia Tiquet de Jiménez-Castro, por el diseño de este trabajo.

Y sobre todo a la biología por permitirme un acercamiento, aunque mínimo a su sabiduría intrínseca y por ser, además, una forma de la amistad.

**Literatura Citada**

- Aller, R. C., & Dodge, R. E. (1974). Animal-sediment relations in a tropical lagoon Discovery Bay, Jamaica. *Journal of Marine Research*, 32, 209-232.
- Baker, P. A., & Weber, J. N. (1975). Coral growth rate: Variation with depth. *Earth and Planetary Science Letters*, 27, 57-61.
- Barnes, D. J. (1970). Coral skeletons: An explanation of their growth and structure. *Science*, 170, 1305-1308.
- Barnes, D. J. (1972). The structure and formation of growth-ridges in scleractinian coral skeletons. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*, 182, 331-350.
- Barnes, D. J. (1973). Growth in colonial scleractinians. *Bulletin of Marine Science*, 23, 280-298.
- Barnes, D. J., & Taylor, D. L. (1973). In situ studies of calcification and photosynthetic carbon fixation in the coral *Montastrea annularis*. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 24, 284-291.
- Bright, T. J., Kraemer, G. P., Minnery, G. A., & Viada, S. T. (1984). Hermatypes of The Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico: A comparison to other western Atlantic reefs. *Bulletin of Marine Science*, 34, 461-476.
- Buddemeier, R. W. (1974). Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane*, 2, 259-267.
- Buddemeier, R. W. (1978). Coral growth. Retrospective analysis. In D. R. Stoddart & R. E. Johannes (Eds.), *Coral reefs: Research methods*. UNESCO. (pp. 551-571).
- Buddemeier, R. W., & Kinzie, R. A. (1976). Coral growth. *Oceanography and Marine Biology An Annual Review*, 14, 183-225.
- Buddemeier, R. W., Maragos, J. E., & Knutson, D. W. (1974). Radiographic studies of reef coral exoskeletons: Rates and patterns of coral growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 14, 179-200.
- Cortés, J., & Risk, M. J. (1985). A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*, 36, 339-356.

- Curts, J. B. (1984). Introducción al análisis de residuos en biología. *Biótica*, 9, 271-278.
- Curts, J. B. (1986). "El diagrama de tallo y hoja". *Biología*, 15, 7-12.
- Curts, J., Alcantara, L., y Chiappa, X. (1987). Introducción al análisis exploratorio de datos multidimensionales. *Ciencias*, 11, 30-35.
- Curts, J. B., y Silva, P. (1988). Análisis exploratorio de datos. En Silva (Ed.), *Introducción a los métodos cuantitativos en Psicología*. (Cap. 10). México, D.F.: Ed. Trillas.
- Dana, T. F. (1975). Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. *Marine Biology*, 33, 355-374.
- Dodge, R. E. (1980). Preparation of coral skeletons for growth studies. In D. C. Rhodes & R. A. Lutz (Eds.), *Skeletal growth chronologies of aquatic organisms: Vol. 1. Topics in geobiology* (pp. 615-618). New York: Plenum Press.
- Dodge, R. E. (1981). Growth characteristics of reef-building corals within and external to a naval ordnance test range: Vieques, Puerto Rico. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila*, 2, 241-248.
- Dodge, R. E., Aller, R. C. & Thomson, J. (1974). Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature*, 247, 574-577.
- Dodge, R. E., & Brass, G. W. (1984). Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science*, 34, 288-307.
- Dodge, R. E., & Lang, J. C. (1983). Environmental correlates of hermatypic coral (*Montastrea annularis*) growth on the East Flower Gardens Bank, northwest Gulf of Mexico. *Limnology and Oceanography*, 28, 228-240.
- Dodge, R. E., & Thomson, J. (1974). The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth and Planetary Science Letters*, 23, 313-322.
- Dodge, R. E., Turekian, K. K., & Vaisnys, J. R. (1977). Climatic implications of Barbados coral growth. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, Miami*, 2, 361-365.
- Dodge, R. E., & Vaisnys, J. R. (1975). Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*, 258, 706-708.

- Dodge, R. E., & Vaisnys, J. R. (1977). Coral populations and growth patterns: Responses to sedimentation and turbidity with dredging. *Journal of Marine Research*, 35, 715-730.
- Dodge, R. E., & Vaisnys, J. R. (1980). Skeletal growth chronologies of recent and fossil corals. In D. C. Rhodes & R. A. Lutz (Eds.), *Skeletal growth chronologies of aquatic organisms: Vol. 1 Topics in geobiology* (pp.493-517). New York: Plenum Press.
- Dustan, P. (1975). Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*, 33, 101-107.
- Dustan, P. (1979). Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander in relation to depth on a west indian coral reef. *Bulletin of Marine Science*, 29, 79-95.
- Emery, K. O. (1963). Estudios regionales. Arrecifes coralinos en Veracruz, México. *Geofísica Internacional*, 3, 11-17.
- Foster, A. B. (1980). Environmental variation in skeletal morphology within the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *Siderastrea siderea*. *Bulletin of Marine Science*, 30, 678-709.
- Freeland, G. L. (1971). *Carbonate sediments in a terrigenous provinces: The reefs of Veracruz, Mexico*. Doctoral dissertation, Rice University, Houston.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Glynn, P. W. (1977). Coral growth in upwelling and nonupwelling areas off the Pacific coast of Panama. *Journal of Marine Research*, 35, 567-585.
- Glynn, P. W., & Stewart, R. W. (1973). Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panamá) in relation to thermal conditions. *Journal of Marine Research*, 35, 567-585.
- Goreau, T. F. (1959a). The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology*, 40, 67-90.
- Goreau, T. F. (1959b). The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *Biological Bulletin, Marine Biology Laboratory, Woods Hole*, 116, 59-75.
- Goreau, T. F. (1963). Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals New York Academy of Sciences*, 39, 127-167.

- Goreau, T. F., & Goreau, N. I. (1959). The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. *Biological Bulletin, Marine Biology Laboratory, Woods Hole*, 117, 239-250.
- Goreau, T. F., Goreau, N. I., & Goreau, T. J. (1979). Corals and coral reefs. *Scientific American*, 241, 110-120.
- Graus, R. R., & Macintyre, I. G. (1976). Light control of growth form in colonial reef corals: Computer simulation. *Science*, 193, 895-897.
- Guillaume, M. (1984). Méthodologie appliquée à la sclérochronologie: Techniques radiographiques et microdensitométrique. *Ann. Inst. océanogr.*, 60, 189-197.
- Harvard Presentation Graphics. (1986). *HPG A.01*. [Programa de cómputo]. Software Publishing Corp.
- Heilprin, A. (1890). The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 42, 303-316.
- Highsmith, R. C. (1979). Coral growth rates and environmental control of density banding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37, 105-125.
- Horta-Fuga, G. J., y Carricart-Ganivet, J.P. (1985). Corales scleractinios de Isla de Enmedio, Ver. *Memorias del VIII Congreso Nacional de Zoología, Saltillo, Coah.*, 1, 310-322.
- Hubbard, D. K., & Scaturro, D. (1985). Growth rates of seven species of scleractinian corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI. *Bulletin of Marine Science*, 36, 325-338.
- Hudson, J. H. (1977). Long-term bioerosion rates on a Florida reef: A new method. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, Florida*, 2, 491-497.
- Hudson, J. H. (1981a). Growth rates in *Montastrea annularis*: A record of environmental change in Key Largo Coral Reef Sanctuary, Florida. *Bulletin of Marine Science*, 31, 444-459.
- Hudson, J. H. (1981b). Response of *Montastrea annularis* to environmental change in the Florida Keys. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila*, 2, 233-240.
- Hudson, J. H., & Robbin, D. M. (1980). Effects of drilling mud on the growth rate of the reef-building coral, *Montastrea annularis*. In R. A. Geyer (Ed.), *Marine environmental pollution: Vol. 1. Hydrocarbons*. (pp.455-470). New York: Elsevier.

- Hudson, J. H., Shinn, E. A., Halley, R. B., & Lidz, B. (1976). Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology*, 4, 361-364.
- Huston, M. (1985). Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs*, 4, 19-25.
- Hyman, L. H. (1940). *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. New York: MacGraw-Hill.
- IUCN . (1984). *Directory of coral reefs of international importance. Vol. 1. Caribbean and East Pacific*. U.K.
- Jordan, E. (1980). *Arrecifes coralinos del noreste de la península de Yucatán: Estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal*. Tesis doctoral en ciencias del mar, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kinsman, D. J. J. (1964). Reef coral tolerance of high temperatures and salinities. *Nature*, 202, 1280-1282.
- Kirk, R. E. (1982). *Experimental design*. (2nd ed.). United States: Brooks/Cole.
- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., & Smith, S. V. (1972). Coral chronometers: Seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177, 270-272.
- Kühlmann, D. H. H. (1975). Charakterisierung der Korallenriffe vor Veracruz/Mexico. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 60, 495-521.
- Krutak, P. R. (1982). Modern ostracodes of the Veracruz-Anton Lizardo reefs, Mexico. *Micropaleontology*, 28, 258-288.
- Macintyre, I. G., & Smith, S. V. (1974). X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane*, 2, 277-287.
- Mann, K. H. (1982). Coral reefs. In K.H. Mann (Ed.), *Ecology of coastal waters. A systems approach*. (pp.160-182). Great Britain: University of California Press.
- Moore, W. S., & Krishnaswami, S. (1974). Correlation of X-radiography revealed banding in corals with radiometric growth rates. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane*, 2, 269-276.
- Muscantine, L. (1973). Nutrition of corals. In D. A. Jones & R. Endean (Eds.), *Biology and geology of coral reefs: Vol.2*. (pp. 77-115). New York: Academic Press.

- Pearse, V. B., & Muscatine, L. (1971). Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification. *Biological Bulletin*, 141, 350-363.
- Petroleos Mexicanos-Secretaria de Marina. (1987). *Evaluación de los corales escleractinios del sistema arrecifal del Puerto de Veracruz*. (GPTA-E-01/87). México, D.F.: Gerencia de Coordinación y Control de Protección Ambiental y Dirección General de Oceanografía.
- Rannefeld, J. W. (1972). *The stony corals of Enmedio Reef off Veracruz, Mexico*. Master's thesis. Texas A&M University, College Station.
- Rezak, R., Bright, T. J., & McGrail, D. W. (1985). *Reefs and banks of the northwestern Gulf of Mexico. Their geological, biological and physical dynamics*. New York: John Wiley & Sons.
- Roberts, H. H., Rouse, L. J., Walker, N. D., & Hudson, J. H. (1982). Cold-water stress in Florida Bay and northern Bahamas: A product of winter cold-air outbreaks. *Journal of Sedimentary Petrology*, 52, 145-155.
- Salvat, B. (1981). Preservation of coral reefs: Scientific whim or economic necessity? Past, present and future. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium, Manila*, 1, 225-229.
- Schuhmacher, H. (1978). *Arrecifes Coralinos*. Barcelona, España: Ed. Omega.
- Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. (1982). *Normales climatológicas: Período 1941-1970*. México: Editorial del Servicio Meteorológico Nacional.
- Secretaria de Marina. (1974). *Atlas oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Sección 1: Mareas y corrientes*. (DSM. No. 1000). México, D.F. Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo.
- Secretaria de Marina. (1978). *Temperatura y salinidad de los puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe, México*. Dirección General de Oceanografía.
- Shinn, E. A. (1966). Coral growth-rate, an environmental indicator. *Journal of Paleontology*, 40, 233-240.
- Siegel, F. A. (1988). *Statistics and Data Analysis*. U.S.A.: John Wiley & Sons.
- Smith, F. G. W. (1971). *Atlantic reef corals*. Florida: University of Miami Press.



- Snedaker, S. C., & Getter, C. D. (1985). *Costas. Pautas para el manejo de los recursos costeros*. Publicación No. 2 sobre el manejo de costas. Serie de información sobre recursos renovables. National Park Service U.S.A.
- Statistical Graphics Corporation. (1985). *Statgraphics. The system for statistics 2.0* [Programa de cómputo]. SISC.
- Stearn, C. W., Scoffin, T. P., & Martindale, W. (1977). Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Part I- zonation and productivity. *Bulletin of Marine Science*, 27, 479-510.
- Stoddart, D. R. (1969). Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biological Reviews*, 44, 433-498.
- Szmant-Froelich, A. (1985). The effect of colony size on the reproductive ability of the caribbean coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander). *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti*, 4, 295-300.
- Tomascik, T., & Sander, F. (1985). Effects of eutrophication on reef building corals: 1. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology*, 87, 143-155.
- Velleman, P. F., & Hoaglin, D. C. (1981). *Applications, basics and computing exploratory data analysis*. Boston, MA: Duxbury Press.
- Weber, J. W., Deines, F., White, E. W., & Weber, P. H. (1975). Seasonal high and low density in reef coral skeletons. *Nature*, 255, 697.
- Weber, J. N., & White, E. W. (1974). Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *Montastrea cavernosa*. Long-term growth data as determined by skeletal X-radiography. In S. H. Frost, M. P. Weiss, & J. B. Saunders (Eds.), *Reefs and related carbonates-ecology and sedimentology* (pp. 171-179). A.A.P.G. Studies in Geology, No. 4.
- Weber, J. N., White, E. W., & Weber, P. H. (1975). Correlation of density banding in reef coral skeletons with environmental parameters: The basis for interpretation of chronological records preserved in the coralla of corals. *Paleobiology*, 1, 137-149.
- Wells, J. W. (1956). The scleractinian. In C. R. Moore (Ed.), *Treatise on invertebrate paleontology: Part F Coelenterata* (pp. 328-444). Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press.
- Wells, J. W. (1957). Coral reefs. In J. W. Hedgpeth (Ed.), *Treatise on marine ecology and paleocology. Geol. Soc. Amer. Mem.*, 67, 1, 609-631.

- Wells, J. W. (1963). Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197, 948-950.
- Whitfield, R. P. (1898). Notice of a remarkable specimen of the west Indian coral *Madrepora palmata*. *Bulletin American Museum of Natural History*, 10, 463-464.
- Younge, C. M. (1973). The nature of reef-building (Hermatypic) corals. *Bulletin of Marine Science*, 23(1), 1-15.

## Indice de Figuras

Figura 1.	Patrón de bandas de radiografías y autorradiografías en corales del atolón Eniwetok.....	9
Figura 2.	Mapa del Sistema Arrecifal del Puerto de Veracruz del Arrecife de Enmedio.....	24
Figura 3.	Mapa y zonas de estudio del Arrecife de Enmedio.....	26
Figura 4.	Formas de crecimiento de <i>Montastrea annularis</i> .....	33
Figura 5.	Forma de crecimiento columnar a los 10 m en el Arrecife de Enmedio.....	34
Figura 6.	Patrón esclerocronológico de <i>Montastrea annularis</i> , para el período 1976-1984.....	52
Figura 7.	Diagrama de tallo-y-hoja para las tres zonas de estudio del Arrecife de Enmedio.....	53
Figura 8.	Diagrama de tallo-y-hoja de la zona sureste.....	54
Figura 9.	Diagrama de tallo-y-hoja de la zona norte.....	55
Figura 10.	Diagrama de tallo-y-hoja de la zona noroeste.....	56
Figura 11.	Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función de los sujetos.....	57
Figura 12.	Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función del tiempo.....	58
Figura 13.	Diagrama de caja en paralelo de la variable crecimiento en función de las zonas de estudio.....	59
Figura 14.	Indice cronológico del patrón de crecimiento para las zonas sureste, norte y noroeste del Arrecife de Enmedio..	60
Figura 15.	Indice cronológico del patrón de crecimiento promedio de las tres zonas de estudio del Arrecife de Enmedio....	61
Figura 16.	Relación entre el indice cronológico de crecimiento promedio y la temperatura ambiental.....	62
Figura 17.	Relación entre el indice cronológico de crecimiento promedio y la insolación.....	63

Figura 18.	Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la precipitación.....	64
Figura 19.	Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y el número de días con norte franco.....	64
Figura 20.	Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la temperatura del agua.....	65
Figura 21.	Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y la salinidad.....	66
Figura 22.	Relación entre el índice cronológico de crecimiento promedio y el nivel medio del mar.....	66
Figura 23.	Rosas de los vientos, que indican la dirección, frecuencia y velocidad (m/s) promedio del período 1976-1984.....	67
Figura 24.	Serie de tiempo de tipo iterativo para los 240 datos.....	68
Figura 25.	Intervalos de la media de la variable sujetos, asociado con el análisis de rango múltiple.....	72
Figura 26.	Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza y, el análisis de residuos versus el nivel de la variable sujetos.....	73
Figura 27.	Intervalos de la media de la variable tiempo, asociado con el análisis de rango múltiple.....	75
Figura 28.	Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza y, el análisis de residuos versus el nivel de la variable tiempo.....	76
Figura 29.	Intervalos de la media de la variable zonas, asociado con el análisis de rango múltiple.....	77
Figura 30.	Tabla con las pruebas de homogeneidad de varianza y, el análisis de residuos versus el nivel de la variable zonas.....	78
Figura 31.	Relación entre los residuos estandarizados y los valores predictivos.....	81
Figura 32.	Diagrama de tallo-y-hoja de los residuos en la figura 31.....	82

Figura 33. Mapa del Atlántico señalando los sitios donde se han  
realizado estudios de crecimiento del coral  
*Montastrea annularis* con la técnica de rayos X.....106

Figura 34. Crecimiento promedio de *Montastrea annularis* en  
diversos arrecifes del Atlántico.....109

## Indice de Tablas

Tabla 1.	Parámetros Ambientales.....	42
Tabla 2.	Análisis de Varianza Multifactorial del Crecimiento en Función de las Variables Sujetos, Tiempo y Zonas.....	70
Tabla 3.	Análisis de Crecimiento Promedio por Sujetos.....	71
Tabla 4.	Análisis de Crecimiento Promedio por Tiempo.....	74
Tabla 5.	Análisis de Crecimiento Promedio por Zonas.....	77
Tabla 6.	Análisis de los Estadísticos Principales del Crecimiento, con Presencia y Ausencia de Casos Aberrantes.....	79
Tabla 7.	Valores Estimados de los Parámetros del Modelo de Superficie de Respuesta.....	80
Tabla 8.	Casos Aberrantes Identificados para la Variable Crecimiento.....	82
Tabla 9.	Análisis de Varianza de la Superficie de Respuesta.....	83
Tabla 10.	Resultados Principales de los Métodos de Análisis Estadísticos del Crecimiento, en Función de los Sujetos, Periodos de Tiempo y Zonas.....	90
Tabla 11.	Estudios de Crecimiento de <i>Montastrea annularis</i> Realizados en el Atlántico.....	107

Apéndice A

Resultados individuales de crecimiento para cada banda de cada coral (sujeto) durante el periodo 1978-1984 (tiempo) y para cada sitio (zona).

Número de observación	Sujeto	Tiempo	Zona	Crecimiento (mm)
1	1	84-83	SE	7.8
2	1	84-83	N	8.9
3	1	84-83	NO	10.4
4	2	84-83	SE	7.5
5	2	84-83	N	6.4
6	2	84-83	NO	9.0
7	3	84-83	SE	10.4
8	3	84-83	N	9.9
9	3	84-83	NO	9.1
10	4	84-83	SE	7.4
11	4	84-83	N	10.3
12	4	84-83	NO	9.6
13	5	84-83	SE	8.4
14	5	84-83	N	10.5
15	5	84-83	NO	9.2
16	6	84-83	SE	7.1
17	6	84-83	N	9.1
18	6	84-83	NO	8.0
19	7	84-83	SE	10.2
20	7	84-83	N	9.7
21	7	84-83	NO	8.4
22	8	84-83	SE	12.5
23	8	84-83	N	6.9
24	8	84-83	NO	8.0
25	9	84-83	SE	7.1
26	9	84-83	N	9.2
27	9	84-83	NO	8.8
28	10	84-83	SE	10.9
29	10	84-83	N	6.3
30	10	84-83	NO	9.2
31	1	83-82	SE	9.0
32	1	83-82	N	8.0
33	1	83-82	NO	8.3
34	2	83-82	SE	10.5
35	2	83-82	N	9.6
36	2	83-82	NO	7.7
37	3	83-82	SE	10.6

38	3	83-82	N	8.8
39	3	83-82	NO	9.1
40	4	83-82	SE	10.0
41	4	83-82	N	9.3
42	4	83-82	NO	8.3
43	5	83-82	SE	10.2
44	5	83-82	N	9.3
45	5	83-82	NO	9.0
46	6	83-82	SE	12.0
47	6	83-82	N	8.7
48	6	83-82	NO	9.7
49	7	83-82	SE	11.7
50	7	83-82	N	9.8
51	7	83-82	NO	7.6
52	8	83-82	SE	11.1
53	8	83-82	N	6.9
54	8	83-82	NO	7.1
55	9	83-82	SE	9.3
56	9	83-82	N	10.1
57	9	83-82	NO	8.6
58	10	83-82	SE	9.2
59	10	83-82	N	7.0
60	10	83-82	NO	9.4
61	1	82-81	SE	10.4
62	1	82-81	N	7.8
63	1	82-81	NO	8.6
64	2	82-81	SE	9.3
65	2	82-81	N	11.6
66	2	82-81	NO	11.8
67	3	82-81	SE	11.1
68	3	82-81	N	10.3
69	3	82-81	NO	11.8
70	4	82-81	SE	9.7
71	4	82-81	N	10.8
72	4	82-81	NO	10.9
73	5	82-81	SE	11.5
74	5	82-81	N	10.0
75	5	82-81	NO	7.8
76	6	82-81	SE	10.1
77	6	82-81	N	8.4
78	6	82-81	NO	8.4
79	7	82-81	SE	8.1
80	7	82-81	N	7.9
81	7	82-81	NO	8.0
82	8	82-81	SE	15.6
83	8	82-81	N	6.2
84	8	82-81	NO	10.9
85	9	82-81	SE	6.5
86	9	82-81	N	10.5
87	9	82-81	NO	8.0
88	10	82-81	SE	9.8



89	10	82-81	N	8.3
90	10	82-81	NO	8.8
91	1	81-80	SE	7.7
92	1	81-80	N	5.9
93	1	81-80	NO	8.5
94	2	81-80	SE	8.6
95	2	81-80	N	7.7
96	2	81-80	NO	6.6
97	3	81-80	SE	9.8
98	3	81-80	N	9.7
99	3	81-80	NO	8.7
100	4	81-80	SE	9.7
101	4	81-80	N	11.0
102	4	81-80	NO	6.0
103	5	81-80	SE	10.3
104	5	81-80	NO	9.6
105	5	81-80	NO	9.6
106	6	81-80	SE	10.3
107	6	81-80	N	9.5
108	6	81-80	NO	9.4
109	7	81-80	SE	9.6
110	7	81-80	N	12.2
111	7	81-80	NO	7.5
112	7	81-80	SE	10.6
113	8	81-80	N	10.6
114	8	81-80	NO	7.9
115	9	81-80	SE	7.9
116	9	81-80	N	9.4
117	9	81-80	NO	8.6
118	10	81-80	SE	6.7
119	10	81-80	N	7.0
120	10	81-80	NO	8.3
121	1	80-79	SE	10.2
122	1	80-79	N	4.7
123	1	80-79	NO	7.1
124	2	80-79	SE	5.5
125	2	80-79	N	7.6
126	2	80-79	NO	6.6
127	3	80-79	SE	8.7
128	3	80-79	N	8.7
129	3	80-79	NO	8.4
130	4	80-79	SE	8.9
131	4	80-79	N	10.6
132	4	80-79	NO	7.5
133	5	80-79	SE	9.7
134	5	80-79	N	9.3
135	5	80-79	NO	9.2
136	6	80-79	SE	10.3
137	6	80-79	N	13.2
138	6	80-79	NO	8.3
139	7	80-79	SE	9.4

140	7	80-79	N	7.6
141	7	80-79	NO	8.2
142	8	80-79	SE	12.4
143	8	80-79	N	8.0
144	8	80-79	NO	8.0
145	9	80-79	SE	7.0
146	9	80-79	N	6.7
147	9	80-79	NO	10.8
148	10	80-79	SE	6.9
149	10	80-79	N	7.3
150	10	80-79	NO	8.6
151	1	79-78	SE	7.1
152	1	79-78	N	7.0
153	1	79-78	NO	6.9
154	2	79-78	SE	7.6
155	2	79-78	N	11.3
156	2	79-78	NO	6.4
157	3	79-78	SE	8.5
158	3	79-78	N	10.2
159	3	79-78	NO	7.5
160	4	79-78	SE	8.3
161	4	79-78	N	10.1
162	4	79-78	NO	9.1
163	5	79-78	SE	8.6
164	5	79-78	N	9.5
165	5	79-78	NO	10.1
166	6	79-78	SE	9.8
167	6	79-78	N	7.1
168	6	79-78	NO	10.6
169	7	79-78	SE	8.7
170	7	79-78	N	4.6
171	7	79-78	NO	7.9
172	8	79-78	SE	10.0
173	8	79-78	N	5.5
174	8	79-78	NO	7.0
175	9	79-78	SE	6.9
176	9	79-78	N	12.5
177	9	79-78	NO	7.7
178	10	79-78	SE	7.1
179	10	79-78	N	4.1
180	10	79-78	NO	8.2
181	1	78-77	SE	9.8
182	1	78-77	N	7.5
183	1	78-77	NO	6.9
184	2	78-77	SE	8.1
185	2	78-77	N	10.3
186	2	78-77	NO	6.1
187	3	78-77	SE	10.0
188	3	78-77	N	10.3
189	3	78-77	NO	8.0
190	4	78-77	SE	9.1

191	4	78-77	N	9.6
192	4	78-77	NO	7.8
193	5	78-77	SE	8.5
194	5	78-77	N	7.5
195	5	78-77	NO	10.8
196	6	78-77	SE	11.2
197	6	78-77	N	9.6
198	6	78-77	NO	8.0
199	7	78-77	SE	10.1
200	7	78-77	N	8.6
201	7	78-77	NO	7.5
202	8	78-77	SE	10.1
203	8	78-77	N	9.7
204	8	78-77	NO	8.0
205	9	78-77	SE	10.2
206	9	78-77	N	9.8
207	9	78-77	NO	6.9
208	10	78-77	SE	8.4
209	10	78-77	N	4.4
210	10	78-77	NO	8.1
211	1	77-76	SE	10.3
212	1	77-76	N	9.2
213	1	77-76	NO	6.8
214	2	77-76	SE	9.0
215	2	77-76	N	7.4
216	2	77-76	NO	6.1
217	3	77-76	SE	7.4
218	3	77-76	N	9.9
219	3	77-76	NO	7.4
220	4	77-76	SE	11.1
221	4	77-76	N	9.5
222	4	77-76	NO	10.9
223	5	77-76	SE	11.6
224	5	77-76	N	8.1
225	5	77-76	NO	9.6
226	6	77-76	SE	7.7
227	6	77-76	N	6.6
228	6	77-76	NO	6.4
229	7	77-76	SE	7.5
230	7	77-76	N	9.8
231	7	77-76	NO	6.4
232	8	77-76	SE	8.8
233	8	77-76	N	9.5
234	8	77-76	NO	6.7
235	9	77-76	SE	8.2
236	9	77-76	N	11.0
237	9	77-76	NO	6.2
238	10	77-76	SE	7.1
239	10	77-76	N	7.3
240	10	77-76	NO	7.9

Apéndice B

Matriz X (240 \* 19). Las variables (sujetos, tiempo y zonas) están codificadas en base al criterio dicotómico de presencia (1) y ausencia (0).

unos	sujetos	tiempo	zonas																
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0







1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Apéndice C

Valores observados, esperados, residuos y residuos estandarizados para *Montastrea annularis* con el modelo de crecimiento propuesto de superficie de respuesta.

Número de observación	Valores observados	Valores esperados	Residuos	Residuos estandarizados
1	7.8000	8.7421	-0.94216	-0.68234
2	8.9000	8.1711	0.72889	0.52764
3	10.4000	7.8765	2.52346	1.83983
4	7.5000	8.8879	-1.38799	-1.00648
5	6.4000	8.3169	-1.91695	-1.39296
6	9.0000	8.0223	0.97762	0.70810
7	10.4000	9.9713	0.42867	0.31019
8	9.9000	9.4002	0.49972	0.36162
9	9.1000	9.1057	-0.00571	-0.00413
10	7.4000	10.0213	-2.62133	-1.91231
11	10.3000	9.4502	0.84972	0.61525
12	9.6000	9.1557	0.44429	0.32151
13	8.4000	10.1213	-1.72133	-1.24977
14	10.5000	9.5502	0.94972	0.68780
15	9.2000	9.2557	-0.05571	-0.04031
16	7.1000	9.5749	-2.47494	-1.80499
17	9.1000	9.0039	0.09610	0
18	8.0000	8.7093	-0.70933	-0.51381
19	10.2000	9.2504	0.94951	0.68767
20	9.7000	8.6794	1.02055	0.73923
21	8.4000	8.3848	0.01512	0.01094
22	12.5000	9.4775	3.02246	2.21389
23	6.9000	8.9065	-2.00650	-1.45955
24	8.0000	8.6119	-0.61193	-0.44319
25	7.1000	9.0871	-1.98710	-1.44536
26	9.2000	8.5160	0.68394	0.49567
27	8.8000	8.2214	0.57851	0.41896
28	10.9000	8.3879	2.51201	1.83130
29	6.3000	7.8169	-1.51695	-1.10046
30	9.2000	7.5223	1.67762	1.21785
31	9.0000	9.0654	-0.06549	-0.04738
32	8.0000	8.4944	-0.49445	-0.35780
33	8.3000	8.1978	0.10012	0.07244
34	10.5000	9.2113	1.28867	0.93416
35	9.6000	8.6402	0.95972	0.69506
36	7.7000	8.3457	-0.64571	-0.46739

37	10.6000	10.2947	0.30534	0.22092
38	8.8000	9.7236	-0.92361	-0.66886
39	9.1000	9.4290	-0.32904	-0.23809
40	10.0000	10.3447	-0.34466	-0.24938
41	9.3000	9.7736	-0.47361	-0.34272
42	8.3000	9.4790	-1.17904	-0.85444
43	10.2000	10.4447	-0.24466	-0.17701
44	9.3000	9.8736	-0.57361	-0.41513
45	9.0000	9.5790	-0.57904	-0.41909
46	12.0000	9.8982	2.10172	1.52960
47	8.7000	9.3272	-0.62723	-0.45453
48	9.7000	9.0326	0.66734	0.48336
49	11.7000	9.5738	2.12617	1.54664
50	9.8000	9.0027	0.79722	0.57717
51	7.6000	8.7082	-1.10821	-0.80295
52	11.1000	9.8008	1.29912	0.94294
53	6.9000	9.2298	-2.32983	-1.69765
54	7.1000	8.9352	-1.83526	-1.33402
55	9.3000	9.4104	-0.11044	-0.07995
56	10.1000	8.8393	1.26061	0.91484
57	8.6000	8.5448	0.05518	0.03994
58	9.2000	8.7113	0.48867	0.35363
59	7.0000	8.1402	-1.14028	-0.82621
60	9.4000	7.8457	1.55429	1.12777
61	10.4000	9.3138	1.08620	0.78758
62	7.8000	8.7427	-0.94275	-0.68297
63	8.6000	8.4481	0.15182	0.10987
64	9.3000	9.4596	-0.15963	-0.11558
65	11.6000	8.8885	2.71141	1.97979
66	11.8000	8.5940	3.20598	2.34954
67	11.1000	10.5430	0.55703	0.40347
68	10.3000	9.9719	0.32808	0.23745
69	11.8000	9.6773	2.12265	1.54461
70	9.7000	10.5930	-0.89297	-0.64717
71	10.8000	10.0219	0.77808	0.56348
72	10.9000	9.7273	1.17265	0.85007
73	11.5000	10.6930	0.80703	0.58479
74	10.0000	10.1219	-0.12192	-0.08823
75	7.8000	9.8273	-2.02735	-1.47455
76	10.1000	10.1466	-0.04658	-0.03375
77	8.4000	9.5755	-1.17554	-0.85316
78	8.4000	9.2809	-0.88097	-0.63855
79	8.1000	9.8221	-1.72213	-1.25140
80	7.9000	9.2510	-1.35109	-0.97989
81	8.0000	8.9565	-0.95652	-0.69301
82	15.6000	10.0492		
83	6.2000	9.4781	-3.27813	-2.40921
84	10.9000	9.1835	1.71643	1.24949
85	6.5000	9.6587	-3.15874	-2.31657
86	10.5000	9.0877	1.41230	1.02576
87	8.0000	8.7931	-0.79313	-0.57478

88	9.8000	8.9596	0.84037	0.60899
89	8.3000	8.3885	-0.08859	-0.06411
90	8.8000	8.0940	0.70598	0.51124
91	7.7000	8.6988	-0.99883	-0.72347
92	5.9000	8.1277	-2.22778	-1.62137
93	8.5000	7.8332	0.66679	0.48266
94	8.6000	8.8446	-0.24466	-0.17701
95	7.7000	8.2736	-0.57361	-0.41513
96	6.6000	7.9790	-1.37904	-0.99999
97	9.8000	9.9279	-0.12799	-0.09260
98	9.7000	9.3569	0.34305	0.24821
99	8.7000	9.0623	-0.36238	-0.26221
100	9.7000	9.9779	-0.27799	-0.20113
101	11.0000	9.4069	1.59305	1.15600
102	6.0000	9.1123	-3.11238	-2.27849
103	10.3000	10.0780	0.22201	0.16062
104	9.6000	9.5069	0.09305	0.06732
105	9.6000	9.2123	0.38762	0.28048
106	10.3000	9.5316	0.76839	0.55663
107	9.5000	8.9005	0.53944	0.39086
108	9.4000	8.6659	0.73401	0.53171
109	9.6000	9.2071	0.39284	0.28425
110	12.2000	8.6361	3.56389	2.61863
111	7.5000	8.3415	-0.84154	-0.60935
112	10.6000	9.4342	1.16579	0.84583
113	10.6000	8.8631	1.73684	1.26185
114	7.9000	8.5685	-0.66859	-0.48427
115	7.9000	9.0437	-1.14377	-0.82928
116	9.4000	8.4227	0.92728	0.67234
117	8.6000	8.1781	0.42184	0.30545
118	6.7000	8.3446	-1.64466	-1.19373
119	7.0000	7.7736	-0.77361	-0.56006
120	8.3000	7.4790	0.82096	0.59442
121	10.2000	8.2250	1.97495	1.43601
122	4.7000	7.6540	-2.95401	-2.16167
123	7.1000	7.3594	-0.25944	-0.18777
124	7.5000	8.3708	-2.87089	-2.09859
125	7.6000	7.7998	-0.19984	-0.14470
126	6.6000	7.5052	-0.90527	-0.65580
127	8.7000	9.4542	-0.75422	-0.54619
128	8.7000	8.8831	-0.18317	-0.13260
129	8.4000	8.5886	-0.18860	-0.13650
130	8.9000	9.5042	-0.60422	-0.43746
131	10.6000	8.9331	1.66683	1.21089
132	7.5000	8.6386	-1.13860	-0.82531
133	9.7000	9.6042	0.09578	0.06933
134	9.3000	9.0331	0.26683	0.19371
135	9.2000	8.7386	0.46140	0.33400
136	10.3000	9.0578	1.24216	0.90266
137	13.2000	8.4867		
138	8.3000	8.1922	0.10778	0.07818

139	9.4000	8.7333	0.66661	0.48268
140	7.6000	8.1623	-0.56234	-0.40730
141	8.2000	7.8677	0.33223	0.24047
142	12.4000	8.9604	3.43957	2.52866
143	8.0000	8.3893	-0.38939	-0.28215
144	8.0000	8.0948	-0.09482	-0.06866
145	7.0000	8.5700	-1.57000	-1.14029
146	6.7000	7.9989	-1.29895	-0.94357
147	10.8000	7.7043	3.09562	2.26814
148	6.9000	7.8708	-0.97089	-0.70342
149	7.3000	7.2998	0.00016	0.00012
150	8.6000	7.0052	1.59473	1.15768
151	7.1000	7.9047	-0.80478	-0.58286
152	7.0000	7.3337	-0.33374	-0.24166
153	6.9000	7.0391	-0.13917	-0.10072
154	7.6000	8.0506	-0.45062	-0.32618
155	11.3000	7.4795	3.82043	2.81618
156	6.4000	7.1850	-0.78500	-0.56853
157	8.5000	9.1339	-0.63395	-0.45900
158	10.2000	8.5629	1.63710	1.18915
159	7.5000	8.2683	-0.76833	-0.55645
160	8.3000	9.1839	-0.88395	-0.64030
161	10.1000	8.6129	1.48710	1.07958
162	9.1000	8.3183	0.78167	0.56612
163	8.6000	9.2839	-0.68395	-0.49524
164	9.5000	8.7129	0.78710	0.57030
165	10.1000	8.4183	1.68167	1.22121
166	9.8000	8.7375	1.06244	0.77040
167	7.1000	8.1665	-1.06652	-0.77421
168	10.6000	7.8719	2.72805	1.99356
169	8.7000	8.4131	0.28688	0.20763
170	4.6000	7.8420	-3.24207	-2.37772
171	7.9000	7.5475	0.35250	0.25515
172	10.0000	8.6401	1.35984	0.98751
173	5.5000	8.0691	-2.56912	-1.87625
174	7.0000	7.7745	-0.77455	-0.56130
175	6.9000	8.2497	-1.34973	-0.98115
176	12.5000	7.6786		
177	7.7000	7.3841	0.31589	0.22916
178	7.1000	7.5506	-0.45062	-0.32618
179	4.1000	6.9795	-2.87957	-2.10608
180	8.2000	6.6850	1.51500	1.09947
181	9.8000	8.5654	1.23451	0.89475
182	7.5000	7.9944	-0.49445	-0.35780
183	6.9000	7.6998	-0.79980	-0.57914
184	8.1000	8.7113	-0.61133	-0.44246
185	10.3000	8.1402	2.15972	1.57126
186	6.1000	7.8457	-1.74571	-1.26764
187	10.0000	9.7946	0.20534	0.14856
188	10.3000	9.2236	1.07639	0.77978
189	8.0000	8.9290	-0.92904	-0.67284

190	9.1000	9.8446	-0.74466	-0.53908
191	9.6000	9.2736	0.32639	0.23615
192	7.8000	8.7990	-1.17904	-0.85444
193	8.5000	9.9446	-1.44466	-1.04778
194	7.5000	9.3736	-1.87361	-1.36120
195	10.8000	9.0790	1.72096	1.24953
196	11.2000	9.3982	1.80172	1.30940
197	9.6000	8.8272	0.72277	0.56014
198	8.0000	8.5326	-0.53266	-0.38573
199	10.1000	9.0738	1.02617	0.74333
200	8.6000	8.5027	0.09722	0.07033
201	7.5000	8.2082	-0.70821	-0.51268
202	10.1000	9.3008	0.79912	0.57929
203	9.7000	8.7298	0.97017	0.70308
204	8.0000	8.4352	-0.43526	-0.31517
205	10.2000	8.9104	1.28956	0.93538
206	9.8000	8.3393	1.46061	1.06069
207	6.9000	8.0448	-1.14482	-0.83007
208	8.4000	8.2113	0.18867	0.13650
209	4.4000	7.6402	-3.24028	-2.37436
210	8.1000	7.3457	0.75429	0.54608
211	10.3000	8.2488	2.05117	1.49151
212	9.2000	7.6777	1.52222	1.10431
213	6.8000	6.3832	-0.58321	-0.42211
214	9.0000	8.3946	0.60534	0.43813
215	7.4000	7.8236	-0.42361	-0.30652
216	6.1000	7.5290	-1.42904	-1.03643
217	7.4000	9.4779	-2.07799	-1.51121
218	9.9000	8.9069	0.99305	0.71926
219	7.4000	8.6123	-1.21238	-0.87868
220	11.1000	9.5279	1.57201	1.14067
221	9.5000	8.9569	0.54305	0.39300
222	9.5000	8.9569	0.54305	0.39300
223	11.6000	9.6279	1.97201	1.43339
224	8.1000	9.0569	-0.95695	-0.69305
225	9.6000	8.7623	0.83762	0.60651
226	7.7000	9.0816	-1.38161	-1.00245
227	6.6000	8.5105	-1.91056	-1.39001
228	6.4000	8.2159	-1.81599	-1.31990
229	7.5000	8.7571	-1.25716	-0.91123
230	9.8000	8.1861	1.61389	1.17121
231	6.4000	7.8915	-1.49154	-1.08200
232	8.3800	8.9432	-0.18421	-0.13344
233	9.5000	8.4131	1.08684	0.78785
234	6.7000	8.1185	-1.41859	-1.02945
235	8.2000	8.5937	-0.39377	-0.28510
236	11.0000	8.0227	2.97728	2.19999
237	6.2000	7.7281	-1.52816	-1.10939
238	7.1000	7.8946	-0.79466	-0.57533
239	7.3000	7.3236	-0.02361	-0.01708
240	7.9000	7.0290	0.87096	0.63069