

25  
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
BIOLOGIA

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE LOS CORALES  
ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE  
CHOPAS, ANTON LIZARDO, VERACRUZ.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

AMAYA BERNARDEZ DE LA GRANJA

MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## INDICE

### RESUMEN

1. INTRODUCCION	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1. COMUNIDADES	4
2.2. PATRONES DE LAS COMUNIDADES Y PROCESOS QUE LAS ESTRUCTURAN	5
2.3. DIVERSIDAD Y MODELOS DE DOMINANCIA-DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES	8
2.4. COMUNIDADES ARRECIFALES CORALINAS	11
2.5. BIOLOGIA DE LOS CORALES ESCLERACTINIOS	15
2.6. COMUNIDADES ARRECIFALES DE ESCLERACTINIOS	18
2.6.1. FACTORES ABIOTICOS	18
2.6.2. FACTORES BIOTICOS	23
2.7. PATRONES DE LAS COMUNIDADES DE ESCLERACTINIOS	26
2.8. ARRECIFES CORALINOS DEL GOLFO DE MEXICO	32
2.9. OBJETIVOS E HIPOTESIS ECOLOGICAS DE ESTUDIO	34
3. MATERIALES Y METODOS	39
3.1. SITIO DE ESTUDIO	39
3.1.1. CLIMA E HIDROGRAFIA	40
3.2. ARRECIFE CHOPAS	42
3.3. TOMA DE DATOS	46
3.4. ANALISIS DE RESULTADOS	51
3.4.1. ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS	51
3.4.2. ZONACION	53
3.4.2.1. DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES	54
3.4.2.2. PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS	54
3.4.3. PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD	58
4. RESULTADOS	59
4.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS	59
4.2. ZONACION	69
4.2.1. DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES	69
4.2.2. PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS	75
4.3. PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD	95
5. DISCUSION	98
5.1. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS	98
5.2. ZONACION	101
5.2.1. DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES	102
5.2.2. PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS	110

<b>5.3. PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD</b>	<b>126</b>
<b>6. CONCLUSIONES</b>	<b>130</b>
<b>APENDICES</b>	<b>133</b>
<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>136</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	

## RESUMEN

En el presente estudio se analizó la estructura comunitaria de los corales escleractinios del arrecife Chopas, Antón Lizardo, Veracruz, durante los meses de febrero a mayo de 1990.

Se reportaron 24 especies y 13 géneros de corales escleractinios, lo que representa el valor más alto de riqueza específica registrado para el sistema arrecifal de Antón Lizardo. Seis especies aportaron el 65.4% de los valores de cobertura, abundancia y frecuencia de aparición en las líneas, constituyéndose así en las especies dominantes de la comunidad. La diversidad del arrecife expresada a través del índice de Shannon-Wiener fue de 0.93, y la curva de dominancia-diversidad del mismo se ajustó al modelo geométrico, generalmente asociado a sistemas de baja diversidad. Los valores de riqueza específica y diversidad obtenidos se encuentran por abajo de los reportados para los arrecifes del área zoogeográfica del Caribe, reflejando quizá la existencia de condiciones del medio adversas para la comunidad.

Los resultados obtenidos muestran la existencia de una zonación (14% de la varianza de los datos explicada) a nivel de las regiones de barlovento, sotavento, laguna y cresta arrecifal. Las especies más abundantes constituyeron asociaciones con tendencia a crecer en zonas profundas y/o someras. Las colonias de mayor magnitud se localizaron en las zonas profundas y además en dos someras de la región de la cresta arrecifal ( $F=15.38$ , g.l.= 7,  $p<0.001$ ). La abundancia de las formas de crecimiento presentó diferencias significativas a lo largo de las zonas ( $G=421$ , g.l.= 42,  $p<0.001$ ), sugiriendo la existencia de un patrón asociado a las condiciones hidromecánicas que imperen en cada una de éstas. Las zonas someras presentaron un mayor número de colonias cubiertas por algas que las profundas ( $G=41.74$ , g.l.= 7,  $p<0.001$ ). Dentro de las someras, las algas crecieron sobre un mayor número de colonias con forma masiva que con forma incrustante ( $G=41.85$ , g.l.= 23,  $p<0.001$ ). Las zonas profundas resultaron ser más diversas que las someras ( $K-W=70.58$ , g.l.= 7,  $p<0.001$ ). El patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad se ajustó a una curva semilogarítmica, representando quizá la primera parte de la curva del modelo propuesto por Huston (1985). La tasa de cambio de la diversidad resultó ser mayor para la sección del arrecife expuesta al oleaje que para la protegida.

Los factores físicos de energía del oleaje, sedimentación e intensidad luminosa, además de las características particulares de historias de vida de los escleractinios parecen influir substancialmente sobre los resultados obtenidos, por lo que se sugiere que tienen un papel importante como procesos estructuradores de la comunidad en estudio.

## 1. INTRODUCCION

Los arrecifes coralinos son estructuras marinas de carbonato de calcio, resistentes al oleaje, y compuestas por esqueletos de organismos llamados hermatípicos o constructores arrecifales. El desarrollo de estas estructuras se da *in situ* y no como resultado de la solidificación o transportación de restos de organismos muertos provenientes de otros lugares. En el presente los arrecifes coralinos cubren un área de  $2 \times 10^6$  km<sup>2</sup> de mares tropicales.

Los arrecifes de coral representan a los sistemas marinos más diversos del planeta. En ellos coexisten cientos de especies de esponjas, moluscos, equinodermos, algas, plantas (pastos marinos), peces, crustáceos y anélidos (Loya 1972). Tal diversidad depende en gran medida de los corales, ya que éstos animales conforman el armazón estructural donde se desarrollan los demás organismos. A su vez, este armazón se encuentra constituido por comunidades diversas de especies. Generalmente, los arrecifes contienen decenas y en ocasiones hasta centenas de especies de corales (Smith, 1948; Goreau y Wells, 1967; Yonge, 1973). Desde el punto de vista ecológico, la explicación de la coexistencia de múltiples especies dentro de un mismo nivel trófico representa un tema importante de investigación (Diamond y Case, 1986). En este sentido, la comunidad de corales

resulta ser un interesante sistema de estudio dentro de la ecología de comunidades.

Un primer acercamiento al problema de la coexistencia de especies es la obtención de información sobre la estructura de la comunidad, es decir, sobre la abundancia y la forma en la que se distribuyen las especies en el espacio (Magurran, 1988). Tal información es más valiosa si permite generar hipótesis acerca de los factores y mecanismos causales de la coexistencia de especies (Diamond y Case, 1986).

En la República Mexicana se han realizado numerosos estudios sobre los arrecifes del Golfo de México y del Caribe mexicano (Jordán, 1979; Lara, 1989; Padilla, 1989; entre otros). Sin embargo, estos estudios son aún insuficientes para tener un conocimiento detallado de los arrecifes encontrados en estas zonas del país (Lara, 1989).

El presente trabajo es una contribución al estudio sobre la ecología de comunidades de corales arrecifales. En particular, se hace un análisis de la estructura de la comunidad de corales escleractinios del arrecife Chopas, uno de los más grandes dentro del sistema coralino arrecifal del Puerto de Veracruz (Pizaña, 1990; Espejel, 1991). Debido a su cercanía a la costa, a su tamaño (8.5 km<sup>2</sup>) y a su notable heterogeneidad de relieve, exposición a la intensidad del oleaje y cantidad de sedimentos terrígenos en suspensión,

este arrecife se convierte en un sujeto interesante de estudio. Por otro lado, se carece de información acerca de los corales escleractinios que en él habitan. El trabajo que aquí se presenta abordó tres objetivos principales: i) la descripción de la estructura de la comunidad de los corales hermatípicos en todo el arrecife, ii) la exploración de la variación espacial que presenta tal estructura a través de diferentes zonas del arrecife y iii) la correlación que muestra la diversidad de especies de corales con relación a la profundidad.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 COMUNIDADES

Una comunidad se define como un conjunto de poblaciones de especies distintas que coexisten tanto en espacio como en tiempo. Un aspecto fundamental en el estudio de la ecología de comunidades es comprender la manera en la que las especies se distribuyen en la naturaleza así como las interacciones que existen entre ellas y con el ambiente que las rodea (Begon, et al., 1986).

Las comunidades pueden delimitarse a cualquier tamaño, escala o nivel en la jerarquía de hábitats que existen. Entre estos diversos niveles del estudio comunitario ninguno tiene más validez o legitimidad que los demás. El nivel apropiado para trabajar depende del tipo de preguntas que se quieran plantear (Begon, et al., 1986).

Las comunidades poseen un conjunto de atributos que no residen únicamente en aquellas poblaciones de especies que las componen; estos atributos revisten significado solo con referencia al nivel de integración comunitario (Krebs, 1985). Así, la naturaleza de la comunidad está determinada por la suma de las propiedades de las poblaciones que la

conforman más aquellas que surgen de las interacciones que se generan entre las poblaciones. La diversidad de especies, la estructura de la red trófica, la biomasa y productividad, son ejemplos de propiedades emergentes que caracterizan a una comunidad (Begon, et al., 1986).

## 2.2 PATRONES DE LAS COMUNIDADES Y PROCESOS QUE LAS ESTRUCTURAN

La búsqueda de patrones constituye uno de los primeros pasos en el estudio de las comunidades. El reconocimiento de estos patrones (por ejemplo, asociaciones de especies similares encontradas en diferentes lugares, iguales formas de crecimiento, etc.) permite generar y probar hipótesis acerca de los mecanismos o procesos que los producen (Begon, et al., 1986).

Cada comunidad muestra, por lo general, algún patrón particular en su composición. Así, por ejemplo, una especie que interfiera marcadamente sobre otra y que no se distribuya de manera azarosa en la comunidad, provocará la existencia de un determinado patrón de distribución en la especie influida por ella (Greig-Smith, 1986).

Existen una variedad de factores biológicos y físicos que afectan la distribución y abundancia de las poblaciones y, por tanto, la estructura comunitaria. Estos factores pueden llegar a producir patrones, constituyéndose así en procesos estructuradores de las comunidades (Connell, 1975, 1978; Connell y Keough, 1985).

Hutchinson (1951) planteó que el factor biológico más importante en la producción de patrones espaciales y temporales dentro de una comunidad era la competencia, y la consideró entonces como el factor determinante de estructuración de la misma (*vide in* Diamond y Case, 1986). Sin embargo, esta visión cambió ya que se descubrieron otras interacciones biológicas que afectan el número de individuos de las poblaciones animales y vegetales, y que por lo tanto, constituyen factores estructuradores de las comunidades. Entre estas interacciones destacan las relaciones presa depredador, de parasitismo y de herbivoría (Anderson y Kikkawa, 1986), asincronía en la reproducción (Hubbell y Foster, 1986) e incluso la heterogeneidad espacial y temporal generada por los propios organismos (Begon, et al., 1986).

La estructura de la comunidad también se ve afectada por factores de tipo físico. Estos, al paso del tiempo, han ido cobrando mayor relevancia dentro del estudio de la ecología comunitaria (White y Pickett, 1985). Los factores o perturbaciones (cuyo origen puede ser a veces biológico) se

dan a lo largo de una amplia escala de espacio y tiempo y son, además, irregulares e impredecibles (Sousa, 1984).

Los eventos de perturbación han demostrado afectar características propias de la comunidad como la riqueza específica, la dominancia y la biomasa, causando además variabilidad ambiental (Pickett y White, 1985).

Existen dos hipótesis relacionadas con estos eventos que es importante mencionar. La primera, conocida como la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978), plantea que la riqueza de especies alcanzará su valor más alto dentro de una comunidad cuando ésta se vea sometida a perturbaciones que tengan un nivel intermedio de intensidad. La segunda, desarrollada por Huston (1979), está claramente ligada a la anterior y postula que cuando las perturbaciones se producen con mayor frecuencia que el tiempo requerido para que se de una exclusión competitiva, se puede mantener entonces un valor alto de riqueza de especies. Ambas se analizarán con mayor detalle y en referencia a comunidades de ambientes marinos en las siguientes secciones.

Las perturbaciones parecen resultar, entonces, importantes en muchos sistemas naturales (Pickett y White, 1985). Sin embargo, es la interacción entre la perturbación y los procesos biológicos la que posiblemente juegue un papel crucial en la organización de los patrones y de la estructura comunitaria en la mayor parte de los mismos (Sousa, 1985).

### 2.3 DIVERSIDAD Y MODELOS DE DOMINANCIA-DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES

Un aspecto importante de la estructura comunitaria se relaciona con el concepto de diversidad. Esta puede ser entendida como una medida del número de especies presentes en la comunidad, de la abundancia relativa de éstas o de una medida que involucre o combine a ambos componentes. La medida más sencilla de diversidad la proporciona la riqueza específica, que es el número de especies distintas presentes en una muestra definida (Magurran, 1988).

La abundancia relativa de una especie en una comunidad indica la proporción en la que esta especie contribuye a la abundancia total, en términos del número de individuos, biomasa, productividad, etcétera. (McNaughton y Wolf, 1979).

Los patrones que se producen al obtener la abundancia relativa de las especies de una comunidad se han explicado por medio de modelos teóricos, que proponen diferentes causas para explicar una determinada distribución de la abundancia relativa y sugieren cómo puede ser correctamente caracterizada esta distribución en términos matemáticos (May, 1975). La distribución de la abundancia de especies constituye la descripción matemática de los datos más completa que puede hacerse (Magurran, 1988).

Aún cuando existen varias familias de modelos de distribución de abundancias, la diversidad se examina en relación con 4 modelos principales: la distribución lognormal, las series geométricas, las series logarítmicas (log series) y el modelo de MacArthur de la vara partida (May, 1975; Whittaker, 1975).

Pielou (1975) dividió estos modelos en dos categorías. Los modelos de repartición de recursos derivados de hipótesis específicas referentes a cómo se dividen los recursos disponibles las especies de una comunidad, y aquellos en los que las hipótesis estadísticas se hacen directamente sobre la distribución de la abundancia de las especies. Estos últimos a veces se basan en modelos de dinámica de poblaciones (*vide in* Routledge, 1980).

Por último, existen índices basados en la abundancia proporcional de las especies que toman en cuenta tanto a la riqueza específica como a la equitabilidad o distribución del número de individuos por especie. Puesto que no asumen ningún tipo de distribución estadística se conocen como índices no paramétricos y su uso, debido a esta característica, es amplio dentro del estudio de comunidades. Índices como el de Shannon-Wiener y el de Simpson caen en esta categoría (Magurran, 1988).

El índice de Shannon-Wiener (H) plantea que la diversidad puede ser medida de forma similar a como se mide la información contenida en un código o mensaje y proporciona una medida de la heterogeneidad de la comunidad, otorgándole más peso a las especies raras. Esto último se visualiza en la expresión matemática del índice:

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

donde  $P_i$  = proporción de individuos de la especie  $i$   
 $S$  = número de especies

El uso del logaritmo hace que la diferencia de abundancia entre una especie común y una rara no sea tan desproporcionada. Este índice asume que los individuos han sido muestreados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1988).

El índice de Simpson (D), entendido como una medida de la dominancia de las especies, indica la probabilidad de que dos individuos muestreados al azar en una comunidad sean de la misma especie. Usualmente se expresa como  $1/D$  para obtener así una medida de diversidad y no de dominancia, según lo muestra la fórmula:

$$D = 1 / \sum_{i=1}^S P_i^2$$

donde  $P_i$  = proporción de individuos de la especie  $i$   
 $S$  = número de especies

Este índice le da un fuerte peso a las especies más comunes al elevar al cuadrado el valor de su abundancia, y es menos sensitivo hacia la riqueza específica (Magurran, 1988).

#### 2.4 COMUNIDADES ARRECIFALES CORALINAS

El sistema arrecifal es, probablemente, el más complejo del ambiente marino. En él se presenta una asociación de varios miles de especies que ocupan diversos nichos ecológicos (Loya, 1972).

Esta comunidad se encuentra entre las de mayor tasa de fijación fotosintética de carbono, de fijación de nitrógeno y de depositación de carbonato de calcio de cualquier ecosistema (Goreau, et al., 1979). Stoddart (1969) lo describe como un ambiente aislado en estado estacionario de productividad orgánica, caracterizado por altas densidades poblacionales, un intenso metabolismo del calcio y redes tróficas complejas, rodeado generalmente por aguas con bajo contenido de nutrientes minerales y plancton.

Históricamente, el estudio científico de los arrecifes se inició con el trabajo de Darwin durante su viaje en el Beagle en 1842. En un principio los trabajos publicados

sobre el tema presentaron un enfoque geológico y fue hasta el desarrollo del buceo autónomo cuando se le dió mayor atención al aspecto ecológico de los mismos (Yonge, 1963).

Actualmente existen numerosos trabajos enfocados al área de la ecología de comunidades de corales, entre los cuales destacan los de Goreau (1959, 1973, 1979), Loya (1972, 1976, 1978), Porter (1972, 1972a, 1976), Lang (1973), Glynn (1976, 1990), Jackson (1977), Connell (1978), Rosen (1983), Liddell, et al. (1984), Huston (1985), Fricke y Knauer (1986), Lang y Chornesky (1990), autores que, además, han ido perfeccionando los métodos de muestreo permitiendo a otras personas realizar estudios similares en diversos arrecifes del mundo (Erez, 1990).

Debido a que la comunidad arrecifal coralina es una de las más antiguas en la historia geológica, no es de extrañar que organismos representativos de la mayor parte de los grupos de animales marinos existan dentro de ésta. La complejidad y riqueza de especies del sistema son quizá las características más evidentes y probablemente a las que más atención se les ha prestado. Sin embargo, este sistema presenta otras características que resultan de vital importancia para entender su complejidad, como: 1) una alta incidencia de formas de vida coloniales, 2) reproducción asexual de las especies en un porcentaje elevado, 3) presencia de gran número de especies "persistentes" ,

entendiendo por ello a aquellas que presentan bajo índice de reclutamiento, bajas tasas de mortalidad y bajos números poblacionales, y 4) patrones de distribución uniformes (Endean y Cameron, 1990).

El sistema arrecifal coralino ha sido considerado, en algunos casos (Goldman y Talbot, 1976, *vide in* Endean y Cameron, 1990), como un sistema altamente organizado en el cual la composición de especies es estable y existe una pronunciada resistencia a la perturbación. Esta visión coincide con los lineamientos planteados por la teoría clásica de la comunidad en equilibrio, postulada básicamente por Hutchinson y MacArthur a finales de los años cincuenta, en donde la competencia resulta ser el factor más importante de estructuración (Caswell, 1982).

La teoría del no equilibrio, en donde los factores de perturbación juegan un importante papel, ha emergido recientemente como una alternativa seria. Numerosos estudios han registrado la importancia que tiene la perturbación en el mantenimiento de las comunidades como la selva alta perennifolia, los arrecifes coralinos, las comunidades de peces arrecifales y las comunidades de algas, entre otras (Caswell, 1982). Connell (1978) ha propuesto que los procesos sucesionales en los arrecifes coralinos se ven frecuentemente afectados por perturbaciones naturales, y los considera como sistemas inestables, impredecibles y con un gran factor de cambio. Su trabajo a largo plazo en la Gran

Barrera Arrecifal le permitió desarrollar la hipótesis de perturbación intermedia, en la cual propone que la alta diversidad que caracteriza a la mayoría de los arrecifes se mantiene debido a perturbaciones naturales (enfaticando la importancia que presentan éstas al provocar una mortalidad periódica que previene la dominancia competitiva), siempre y cuando estas perturbaciones operen a niveles intermedios de intensidad y frecuencia.

Endean y Cameron (1990) consideraron que son las especies "persistentes" las que configuran, básicamente, la estructura de estas comunidades y promueven la estabilidad del sistema, coexistiendo con especies "oportunistas", fugitivas o en desequilibrio, supuestamente caracterizadas por altas tasas de crecimiento y de recambio, una alta fecundidad y densidad de individuos, tiempos de vida cortos, una temprana maduración y tallas pequeñas (Caswell, 1982). Así mismo, los autores consideran que el arrecife en su totalidad solo puede verse afectado en casos catastróficos y que presenta una gran resistencia a fuerzas de perturbación normales. En las zonas del mismo donde existe una intensa perturbación física la estructura típica de una compleja comunidad coralina no se llega a alcanzar.

## 2.5 BIOLOGIA DE LOS CORALES ESCLERACTINIOS

Diversos organismos contribuyen, mediante secreciones de carbonato de calcio, a la formación de los arrecifes coralinos. De todos ellos, los corales escleractinios constituyen el grupo más importante, no solo por ser la principal fuente de carbonato de calcio sino por sus demandas fisiológicas, que son las que determinan los límites de distribución de los arrecifes coralinos (Barnes, 1986).

Los corales escleractinios pertenecen al Phylum Cnidaria y a la Clase Anthozoa, compuesta exclusivamente por individuos con forma de pólipos.

Todos los corales constructores arrecifales o hermatípicos, a excepción de 2 géneros, se encuentran ubicados en el Orden Scleractinia, y se caracterizan por presentar, en su mayoría, un crecimiento colonial (entendiendo por ello un crecimiento donde los miembros de la colonia se encuentren físicamente unidos y presenten un ancestro común a través de la reproducción asexual; Boardman, et al., 1973, *vide in* Jackson, 1977), una alta capacidad para secretar un complejo esqueleto calcáreo y por su asociación simbiótica con algas zooxantélicas, que viven

en el endodermo de éstos (Yonge, 1973). Es en esta simbiosis donde radica la enorme productividad biológica del sistema (Goreau, et al., 1979).

Como consecuencia de sus propias actividades de síntesis, las algas actúan incidentalmente aumentando la eficiencia del metabolismo coralino (Yonge, 1973), puesto que incrementan el proceso de calcificación al producir un aumento en la concentración de iones carbonato en las células de los pólipos, iones que deben ser expulsados rápidamente para recuperar el PHI celular. De esta forma, la tasa de depositación del material calcáreo utilizado en la construcción del exoesqueleto se incrementa considerablemente (Yonge, 1973; Goreau, et al., 1979).

La distribución de los escleractinios hermatípicos está confinada a aguas poco profundas y circunscritas a los trópicos. La limitación respecto a la profundidad está claramente asociada a las necesidades fotosintéticas de las zooxantelas (Yonge, 1973).

Los efectos de la temperatura en la distribución de los escleractinios no son tan claros como aquellos provocados por la luz. Sin embargo, está generalmente aceptado que no se presenta desarrollo arrecifal en aguas cuya mínima temperatura anual baje de los 18°C. La mayor parte de los autores coinciden en señalar que debe verse afectada la reproducción o la alimentación de los organismos

arrecifales. También señalan que la simbiosis zooxantelacoral puede verse como una adaptación a la vida en aguas cálidas y bien iluminadas pero bajas en nutrientes (Achtuv y Dubinsky, 1990).

Los corales se alimentan de plancton, toman nutrientes minerales del agua y absorben productos químicos liberados por las zooxantelas, por lo que pueden ser considerados como productores primarios, consumidores primarios, detritívoros y carnívoros (Goreau, et al., 1979).

La formación de nuevas colonias se da básicamente por reproducción asexual. Los procesos conocidos de propagación incluyen fragmentación de colonias ya establecidas, fisión longitudinal o transversal, producción de plánulas asexualmente y disociación de pólipos individuales de colonias adultas, lo cual les permite esparcirse rápidamente dentro del arrecife (Harrison y Wallace, 1990).

La reproducción de tipo sexual es menos frecuente. La mayor parte de los corales expulsan óvulos y espermatozoides para realizar una fecundación externa, la reproducción es usualmente estacional y con una breve duración anual. Se sabe que muchas especies llegan a participar en periodos masivos de expulsión de gametos (Harrison y Wallace, 1990).

## 2.6 COMUNIDADES ARRECIPALES DE ESCLERACTINIOS

Puesto que los corales escleractinios son los responsables de la construcción del armazón arrecifal, proporcionando sustrato disponible para la posterior ocupación de cientos de grupos de organismos como esponjas, poliquetos, crustáceos y moluscos, es de vital interés conocer la estructura comunitaria de éstos como un primer paso para el entendimiento del complejo sistema arrecifal (Loya, 1972).

Diversos estudios indican que la comunidad de corales escleractinios puede verse afectada, tanto espacial como temporalmente, por algunos factores ecológicos (bióticos y abióticos) que llegan a constituirse en procesos estructuradores de la misma.

### 2.6.1 FACTORES ABIOTICOS

Los factores abióticos más importantes son la exposición a las mareas bajas, la energía del oleaje, la profundidad (en lo que se refiere al nivel de luz existente), y

la sedimentación. Los dos primeros actúan principalmente sobre las zonas someras del arrecife (Huston, 1985).

Connell (1978) enfatizó la importancia de la mortalidad periódica causada por estos factores en la prevención de la dominancia competitiva y en el mantenimiento de la alta diversidad, ambas características predominantes del sistema arrecifal.

#### **EXPOSICION A MAREAS BAJAS:**

En los lugares donde el cambio de mareas es pronunciado, la exposición de los tejidos de los corales al aire libre puede causar que la parte superior de las colonias se dañe, ocasionando incluso una alta mortalidad coralina en las zonas someras del arrecife. Fishelson (1973) demostró cómo mareas inusualmente bajas y muy poco frecuentes en el Golfo de Aqaba tienen efectos diversificadores al limitar aglomeramientos de colonias y reducir fenómenos ligados a la competencia.

#### **ENERGIA DEL OLEAJE:**

La mayor parte de la energía del oleaje se libera cuando la ola rompe, por lo que su efecto se concentra casi exclusivamente sobre la cresta arrecifal. El impacto causado por la liberación de la energía puede influir en la

comunidad de esa región, ya sea por la acción crónica de la ola o por efectos extremos provocados por tormentas o huracanes que pueden llegar a devastar extensas áreas de la cresta (Huston, 1985). Considerando que 20 metros es la profundidad máxima en donde la acción de la ola sigue siendo significativa, la región del barlovento se ve, por lo tanto, afectada por la energía del oleaje, aunque en menor grado que la región de la cresta (Munk y Sargent, 1954; *vide in* Andrews y Pickard, 1990).

Los arrecifes expuestos a una considerable acción del oleaje exhiben marcadas diferencias, en relación a la fauna, comparados con aquellos que se encuentran en aguas más tranquilas. Geister (1977) describió seis tipos de crestas, cada una de las cuales parece estar ecológicamente adaptada a un cierto grado de exposición al oleaje, variando el tipo y la abundancia de organismos encontrados. Así, en arrecifes donde el oleaje es moderado puede verse un efecto diversificador en las especies de escleractinios, efecto que disminuye en arrecifes donde el oleaje es pronunciado puesto que dificulta la fijación y el crecimiento de las colonias, o donde es inexistente, ya que se ha demostrado que es necesario un mínimo movimiento del mismo para el buen desarrollo del coral, probablemente por cuestiones de oxigenación y de disponibilidad de alimento (Porter, 1972; Andrews y Pickard, 1990).

**NIVEL DE LUZ:**

Las características del espectro de luz cambian (las longitudes de onda se absorben de manera diferente) y su intensidad decrece al incrementarse la profundidad, provocando cambios en la abundancia de las especies y dando como resultado, en algunos casos, que las áreas profundas sean colonizadas y monopolizadas por escleractinios "tolerantes a la sombra", es decir, por especies que pueden crecer y reproducirse en niveles bajos de luz (Lidell, et al., 1984). Es el decremento de luz y no la profundidad el responsable principal de la variación en las formas de crecimiento de las colonias. Los corales que crecen en aguas someras pero pobremente iluminadas exhiben formas similares a colonias de las mismas especies que crecen en profundidad pero con mayor iluminación (Barnes, 1973).

Algunas evidencias muestran que existe un decremento en la tasa de crecimiento de las especies conforme disminuye el nivel de luz (Huston, 1985). Huston (1979) mencionó que la variación de las tasas de crecimiento de los escleractinios probablemente deba considerarse como un factor importante en el mantenimiento de la diversidad, ya que al crecer lentamente, las colonias de las distintas especies tienen menor oportunidad de entrar en contacto evitando así algún posible desplazamiento competitivo.

**SEDIMENTACION:**

Las estructuras de carbonato de calcio producidas por el coral y las algas calcáreas se fragmentan continuamente por acciones físicas y biológicas, y son arrastradas a través del arrecife mediante la circulación del agua, siendo las zonas protegidas las más afectadas (Goreau, 1973). El sedimento en suspensión puede afectar al coral en dos sentidos: depositándose directamente sobre él e interfiriendo en su alimentación y en la fotosíntesis de las algas simbiotas y/o reduciendo la cantidad de sustrato "duro" disponible para su fijación al cubrir al sustrato con una capa blanda de arena (Huston, 1985).

Loya (1976) consideró que, aparentemente, son la sedimentación y la turbidez del agua los factores determinantes de la distribución de las especies a lo largo de las distintas zonas de los arrecifes de Puerto Rico. Las especies más eficientes en remover el sedimento depositado sobre ellas predominarán (e incluso pueden llegar a monopolizar) en zonas con alta sedimentación. El autor mencionó estudios en los que la sedimentación (tanto por causas naturales, como descarga de ríos o lluvias o por actividades humanas) fue determinante en la destrucción de algunos arrecifes de Australia, Hawaii y Puerto Rico. Goreau y Wells (1967) encontraron que el mayor crecimiento del coral en los arrecifes de Jamaica se daba en los bordes de

la estructura arrecifal, donde la circulación de agua era más eficiente, mientras que en las zonas en donde el sedimento tendía a acumularse se encontraba el nivel más bajo de crecimiento coralino.

#### 2.6.2 FACTORES BIOTICOS

Se piensa que por lo menos tres procesos bióticos tienen un efecto determinante sobre la estructura comunitaria de los escleractinios: la herbivoría, la depredación por parte de organismos coralívoros y las interacciones competitivas por el sustrato o espacio disponible (Glynn, 1976).

La herbivoría puede producir numerosos y complejos efectos a nivel de la comunidad, afectando biomasa, porcentaje de cobertura, diversidad y productividad (Glynn, 1990).

El efecto de los herbívoros, principalmente peces, gasterópodos y equinodermos, sobre las algas es crucial en la formación, crecimiento y mantenimiento de los arrecifes coralinos. Experimentos realizados en Hawaii y en el Mar Caribe demuestran el impacto de la herbivoría sobre el crecimiento algal (Glynn, 1990). La herbivoría realizada por

estos organismos evita la monopolización del sustrato por macroalgas (fuertes competidoras del coral debido a su rápido crecimiento; Jackson, 1977) y permite el establecimiento y el crecimiento de las colonias de coral (Glynn, 1990). El desarrollo de crecimientos coralinos en algunas de las zonas someras parece depender, entonces, de la eliminación de las macroalgas por parte de peces y erizos (Jackson, 1977). Sin embargo, bajo presiones intensas de forrajeo sobre algas, las grandes colonias masivas de algunas especies de corales pueden llegar a ser virtualmente destruidas por equinoideos que caminen sobre ellas (Glynn, 1990). El reclutamiento de larvas de escleractinios también puede verse afectado por las actividades de forrajeo de algunos peces, que indirectamente dañen a las larvas de coral al realizar movimientos bruscos para alimentarse de algas (Birkeland, 1977).

El grupo más grande de invertebrados que se alimentan de coral, los coralívoros, lo constituyen los poliquetos, nudibranquios, prosobranquios, erizos, estrellas de mar y cangrejos ermitaños (Glynn, 1990). Solo algunas familias de peces forrajean sobre el coral, entre ellas, Tetraodontidae, Monacanthidae y Chaetodontidae. Aún cuando algunos "loras" (Scaridae) comen a veces grandes cantidades de coral vivo, la base de su alimentación la constituyen las fanerógamas marinas (Randall, 1974).

Muchos coralívoros crean espacios abiertos que influyen en la estructura comunitaria coralina, por lo menos en cuanto a abundancia relativa y diversidad se refiere (Glynn, 1990). La extensión de estos efectos así como su impacto comparado con el de los herbívoros se desconoce aún. A pesar de registrarse grandes impactos provocados por organismos coralívoros, se ha establecido que son solo casos restringidos a áreas muy pequeñas en el Océano Pacífico y en el Océano Índico que no pueden considerarse como casos típicos de todos los sistemas arrecifales (Glynn, 1990).

El crecimiento de organismos sedentarios como los corales escleractinios está asociado con la ocupación del espacio. Limitaciones en el mismo pueden crear condiciones de competencia directa implicando contacto entre individuos, o una competencia indirecta, en la cual un individuo se ve dañado por otro que está separado espacialmente de él (Lang y Chornesky, 1990). El espacio puede ser el recurso limitante más importante para los organismos sésiles de los ambientes marinos de sustrato duro (Jackson, 1977; Sousa, 1985; Connell y Keough, 1985).

El rápido crecimiento ramificado de las colonias de coral en las regiones someras parece ser efectivo en la competencia, dominando a las demás colonias por sobrecrecimiento y por reducción de la luz y de la circulación del agua (Huston, 1985). En estas regiones los

principales competidores de los corales son las algas (Jackson, 1977).

La competencia en las regiones profundas se da mediante metabolitos secundarios y digestión extracelentérica. Lang, desde 1973, reportó que los corales son capaces de extender filamentos mesentéricos con los cuales digieren la superficie del tejido vivo de las colonias vecinas, ganando así espacio en esta interacción competitiva. Existe además una jerarquía en la que los corales de pólipos grandes y tasa de crecimiento lenta parecen dominar a los corales de crecimiento rápido, dentro del área del Caribe (Lang y Chornesky, 1990).

## 2.7 PATRONES DE LAS COMUNIDADES DE ESCLERACTINIOS

Diversos patrones han sido descritos para la comunidad de escleractinios, como el patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad (Loya, 1972; Porter, 1972; Lewis, 1974; Glynn, 1976; Lidell, et al., 1984; Huston, 1985), el patrón de zonación (Lewis, 1974; Giester, 1977; Pichon, 1981), el de formas de crecimiento (Barnes, 1973, Pichon, 1981), el patrón del tamaño del pólipo (Porter, 1976) y la jerarquía de digestión extracelentérica (Lang y Chornesky, 1990).

*PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD.*

Como se mencionó antes, el ambiente arrecifal es extremadamente heterogéneo y está determinado no solo por gradientes físicos, sino también por interacciones biológicas complejas. Sin embargo, a pesar de su heterogeneidad, existen fuertes evidencias que sugieren la presencia de patrones predecibles de diversidad específica a lo largo del gradiente de profundidad (Huston, 1985).

Antes de que se desarrollara el equipo SCUBA de buceo autónomo, se pensaba que la diversidad decrecía conforme aumentaba la profundidad debido a una menor disponibilidad de luz. Sin embargo, estudios sistemáticos y de mayor calidad en arrecifes bien desarrollados han revelado el patrón opuesto. La diversidad es baja cerca de la superficie y se incrementa conforme aumenta la profundidad (Huston, 1985). Empero, este incremento no continúa indefinidamente. Parecen existir limitaciones fisiológicas relacionadas con bajos niveles de luz, que ocasionan un decremento en la diversidad de las zonas profundas. Lidell, et al. (1984) y Loya (1972) reportaron un decremento de la misma a partir de los 30-40 metros de profundidad. Estas limitaciones fisiológicas no explican, en cambio, la baja diversidad de la región de la cresta arrecifal.

Huston (1985) propuso que, si existe sustrato disponible para ello, la diversidad de los escleractinios se incrementará rápidamente desde la superficie hasta unos 10-15 metros de profundidad, llegará a ser máxima entre los 15-30 metros y declinará a partir de los 25-40 metros. Consideró que este patrón no puede ser explicado en base a un simple gradiente físico ya que el oxígeno, la salinidad y la temperatura no varían lo suficiente en función de la profundidad como para tener una importancia ecológica local. Propuso así mismo que si se hacen comparaciones entre diversos arrecifes, pero tomando en cuenta únicamente la región de la cresta arrecifal (que es una región donde se dan eventos de perturbación muy característicos), entonces puede ser aplicable la hipótesis de la perturbación intermedia. Es decir, las crestas arrecifales que se ven sometidas a perturbaciones físicas de intensidad intermedia, presentarán por lo general una mayor riqueza específica que aquellas sometidas a perturbaciones extremas o inexistentes. Sin embargo, la hipótesis de perturbación no explica el patrón de diversidad de un solo arrecife descrito por él. Consideró que además de la sedimentación, energía del oleaje, exposición a mareas, etcétera, juegan un papel estructurador muy importante dentro del arrecife la tasa de crecimiento de los escleractinios y sus interacciones (Huston, 1979; 1985). El tamaño de la colonia parece

relacionarse con la habilidad competitiva del coral para adquirir y mantener espacio (Lang y Chornesky, 1990).

En zonas profundas los cambios en el tamaño de las colonias como resultado de interacciones competitivas ocurren a un ritmo mucho más lento, lo que puede resultar adecuado para prevenir el equilibrio competitivo y mantener la diversidad (Huston, 1985).

En las zonas someras, el rápido crecimiento de las colonias es consecuencia de una mayor tasa de reproducción y de reclutamiento, lo que permite que se compita favorablemente con las algas, las cuales podrían llegar a causar la muerte de la colonia por recubrimiento (Jackson, 1977).

Estudios realizados en diversos arrecifes (Loya, 1972; Sheppard, 1980; Lidell, et al., 1984; *vide in* Huston, 1985) muestran patrones similares al propuesto por Huston (1985). Sin embargo, se han descrito otros. Glynn (1976) y Lewis (1974) reportaron un aumento constante de la diversidad en arrecifes poco profundos mientras Porter (1972) no encontró ningún patrón definido.

**PATRON DE ZONACION .**

La presencia de especies y formas de crecimiento dominantes en los arrecifes coralinos constituye uno de los patrones de zonación ecológica más notables que existen en cualquier comunidad natural (Huston, 1985).

Cada zona del arrecife se caracteriza por distintas y evidentes asociaciones de especies de escleractinios con formas de crecimiento predominantes y una abundancia determinada dentro de la misma, aun cuando de manera independiente, las especies puedan distribuirse a lo largo de todo el arrecife (Lewis, 1974). Las zonas tienden a ser mas o menos paralelas unas de otras o a presentar una distribución irregular. Tres grandes factores ecológicos han sido reconocidos como los causantes del desarrollo de la zonación arrecifal: la topografía del sustrato, la intensidad decreciente de luz lo que provoca una zonación de profundidad, y el grado de exposición al oleaje, que causa una zonación conspicua por arriba del punto de rompimiento de la ola (Geister, 1977).

Achituv y Dubinsky (1990) consideran además que los patrones de sedimentación y la resistencia a ésta por parte de las diferentes especies de escleractinios son importantes en la determinación local de las zonas.

**PATRÓN DE FORMAS DE CRECIMIENTO.**

Los corales hermatípicos asumen diversas formas que comprenden a las ramificadas, masivas, incrustantes, de "plato", etc. (Lang y Chornesky, 1990). Una sola especie puede exhibir varias de estas formas de crecimiento y la forma que presente puede ser atribuida al ambiente en el que crece. Este fenómeno se observa claramente en aquellas especies que presentan un amplio rango de distribución vertical. En general, las colonias se hacen menos robustas y mas aplastadas conforme incrementa la profundidad, probablemente por la necesidad de presentar mayor área de captación al existir un decremento en el nivel de luz (Barnes, 1973).

Las formas masivas y las aplastadas o de "plato" son los extremos de un intervalo de variación morfológica que se presenta desde la superficie hasta la base del arrecife (Barnes, 1973). Las especies dominantes en profundidad presentan un crecimiento de "plato" que varía en estas mismas especies al encontrarse en zonas someras, donde crecen como columnas, esferas, o de manera incrustante. Las especies que crecen construyendo grandes campos de formas ramificadas se encuentran así mismo en zonas poco profundas. Perturbaciones físicas tales como la energía del oleaje

tienen también efecto sobre las formas de crecimiento, excluyendo a las menos robustas de áreas donde ésta es intensa (Huston, 1985).

El grado de heterotrofia parece estar positivamente correlacionado con el tamaño del pólipo y, por tanto, con la forma de crecimiento. Especies con pólipos más grandes son más abundantes en la profundidad y parecen ser más efectivos en la competencia extracelentérica (Lang y Chornesky, 1990), en la captura de zooplancton (Porter, 1976) y en la remoción de sedimentos (Loya, 1976).

Las especies de rápido crecimiento que predominan en zonas someras tienen pólipos pequeños y dependen, presumiblemente, más de la fotosíntesis de las algas simbiotas que de la heterotrofia (Porter, 1976).

## 2.8 ARRECIFES CORALINOS DEL GOLFO DE MEXICO

La mayoría de los desarrollos coralinos del oeste del Océano Atlántico están restringidos al Mar Caribe y a las áreas adyacentes, como el sur de Florida y las Bahamas. Sin embargo, en el Golfo de México, a pesar de ser una región de alta sedimentación terrígena, se encuentran algunos crecimientos arrecifales marginales frente a los estados de Veracruz y Campeche (Milliman, 1973).

Actualmente existen varios estudios realizados en las estructuras veracruzanas que han formalizado el conocimiento de las mismas. Lara (1989) describió la estructura comunitaria de los escleractinios del arrecife Anegada de Afuera y propuso una zonación general en base a la composición específica y abundancia de los escleractinios para toda el área de Antón Lizardo, tomando como modelo al arrecife antes mencionado. Analizó la diversidad de las diferentes zonas encontrando entre las más diversas a las profundas, en particular las que pertenecían a la pendiente protegida o de sotavento, donde además se encontraba el mayor porcentaje de tejido vivo.

Padilla (1989) trabajó con la comunidad de escleractinios del arrecife El Cabezo, comparando tres secciones distintas del mismo. Además de la descripción general de la estructura de la comunidad obtuvo el patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad y lo comparó con el obtenido por Huston (1985), demostrando que sus resultados se ajustaban al modelo propuesto por este autor. Así mismo, encontró que las zonas más diversas eran las más profundas, pero la diversidad más alta se presentó en la pendiente expuesta o de barlovento.

Espejel (1991) describió la estructura comunitaria de los escleractinios de los arrecifes Santiaguillo,

Anegadilla, Isla de Enmedio y Rizo. Determinó además las distintas proporciones de desarrollo de las 20 estructuras del sistema veracruzano en base a la profundidad de implantación de las mismas.

Existen otros trabajos realizados con diferentes Phyla como los de Pizaña (1990) y Jácome (1992) sobre comunidades de moluscos. Pizaña (1990) describió, de manera general, la diversidad y distribución de los moluscos en 10 arrecifes del sistema. Jácome (1992) estimó la distribución espacial y los patrones de diversidad de la comunidad de moluscos de Anegada de Afuera. Rosado (1990) describió la estructura comunitaria de zooantarios y actinarios en el arrecife Chopas y López (1992) trabajó con comunidades de esponjas.

## 2.9 OBJETIVOS E HIPOTESIS BIOLOGICAS DE ESTUDIO

Este trabajo, que se enmarca dentro del estudio de la ecología de comunidades, tiene como objetivos particulares los siguientes: i) hacer una descripción cuantitativa de la estructura de la comunidad de corales escleractinios del arrecife Chopas, ii) explorar la variación que presenta la estructura de la comunidad a lo largo de las diferentes zonas y relacionarla con algunos mecanismos causales de estructuración y iii) examinar la correlación existente

entre la diversidad de especies y la profundidad del arrecife.

En el presente estudio se manejaron diversas hipótesis biológicas planteadas en los trabajos de algunos autores ya mencionados anteriormente. Las hipótesis se relacionaron, básicamente, con tres factores físicos que se propone causan estructuración de la comunidad: energía del oleaje, luz y sedimentación (Loya, 1976; Porter, 1976; Geister, 1977; Pichon, 1981; Lidell, et al., 1984; Huston, 1985; entre otros) y además, con la interrelación entre estos factores y las historias de vida de los organismos que se ven sometidos a su influencia (Huston, 1979; 1985).

Las hipótesis concernientes a los parámetros de la comunidad en estudio fueron las siguientes:

1) La zonación arrecifal dependerá, en gran medida, de la interacción entre los factores físicos de luz, sedimentos y energía del oleaje (Pichon, 1981). Por tanto, las características de historias de vida de los organismos, como por ejemplo la morfología de las colonias de los escleractinios, la habilidad para remover el sedimento o la velocidad de crecimiento, serán fundamentales en la distribución espacial de las especies a lo largo de las zonas arrecifales, donde imperarán condiciones ambientales desiguales (Pickett y White, 1985; Achituv y Dubinsky, 1990). Así, es probable que especies con crecimientos

coloniales planos o incrustantes se presenten en zonas donde la energía del oleaje sea intensa o donde el nivel lumínico sea bajo. En el primer caso, esta particular forma de crecimiento les permitirá evitar la destrucción de tejido vivo debida al movimiento del agua y, en el segundo, les permitirá aumentar la captación de luz necesaria para que las algas en simbiosis puedan seguir realizando los procesos de fotosíntesis. Los crecimientos masivos, por el contrario, estarán asociados a zonas con menor movimiento del oleaje y probablemente con mayor concentración de sedimentos en suspensión, ya que debido a su forma esférica les será relativamente más sencillo evitar quedarse cubiertos por los mismos.

ii) El tamaño de las colonias de los corales parece relacionarse con ciertas condiciones del ambiente. Las colonias grandes pueden llegar a ser más resistentes a algunos factores físicos de mortalidad como la energía del oleaje o la sedimentación (Loya, 1976; Hughes y Jackson, 1985). Por tanto, es probable que las colonias de mayor tamaño se localicen en las zonas donde estos factores sean predominantes, es decir, en las zonas someras de la región de la cresta y en las profundas del sotavento.

iii) Las zonas someras, por estar sometidas a un intenso flujo del oleaje que destruye el tejido vivo, fractura a las colonias de los corales e impide su fijación (Geister, 1977; Pichon, 1981) y al mismo tiempo, a un intenso régimen luminoso que favorece el crecimiento y la ocupación del

substrato por otros organismos sésiles con tasas de crecimiento superiores como las algas (Jackson, 1977), presentarán entonces bajos números poblacionales de corales escleractinios con dominancia de unas pocas especies capaces de soportar el estrés físico del área.

iv) Las zonas profundas se ven sometidas a un régimen diferente de combinación de factores físicos que las someras, más afectadas por los efectos negativos de la energía del oleaje. Se propone que en las zonas profundas, donde la energía del oleaje es de baja intensidad y donde, además, se supone que se presenta una desaceleración de las tasas de crecimiento de las especies que evita que las colonias entren en contacto y que se produzca entonces una posible exclusión competitiva (Huston, 1979; 1985), existirán números poblacionales altos y además se favorecerá el mantenimiento y la coexistencia de un mayor número de especies que en las zonas someras. Sin embargo, entre las zonas profundas también se presentan diferentes interacciones de los factores físicos en consideración. Es en las zonas profundas pero expuestas donde existirá menor cantidad de sedimentos en suspensión, mayor cantidad de luz y mayor circulación del agua, por tanto, existirán características aún más favorables para que se presente una alta diversidad de especies.

v) Si se toma en cuenta la diversidad a lo largo del gradiente de profundidad, sin considerar a las zonas, entonces ésta no debería de aumentar indefinidamente. Se

propone que la diversidad deberá ser baja cerca de la superficie, donde los factores físicos actúan con intensidad, se incrementará hasta llegar a su valor más alto en una profundidad donde exista movimiento del oleaje pero no intenso, haya todavía un nivel adecuado de luz y sustrato disponible y donde interactuen algunos factores biológicos (quizá como la desaceleración de las tasas de crecimiento) que puedan evitar la exclusión competitiva y comenzará a declinar cuando la cantidad de luz y quizá de movimiento del oleaje alcancen niveles demasiado bajos y disminuyan así las poblaciones de escleractinios, tal y como lo propone Huston (1985) en su modelo de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad.

### 3. MATERIALES Y METODO

#### 3.1 SITIO DE ESTUDIO

Los arrecifes de Veracruz pertenecen a la región zoogeográfica del Caribe y se considera que existen desde hace aproximadamente ocho mil años (Milliman, 1973). Presentan un crecimiento orientado de noroeste a sureste, paralelamente a las curvas de nivel del fondo y a las crestas de las olas dominantes (Emery, 1963).

Este sistema arrecifal, según la clasificación de diversos autores (Goreau, 1959, 1973; Stoddart, 1969; Milliman, 1973) se considera del tipo bordeante. Lara (1989) los denomina arrecifes de plataforma puesto que presentan una pendiente protegida o de sotavento y no se desarrollan más allá de los 40 metros, diferenciándose así de los arrecifes bordeantes típicos.

Los arrecifes del sistema veracruzano están divididos en dos secciones, la del Puerto y la de Antón Lizardo, que se delimitan claramente por la desembocadura del río Jamapa, en Boca del Río. El sistema presenta 20 arrecifes, de los cuales 10 están en Antón Lizardo y 10 en Veracruz (Espejel,

1991). La ubicación del sistema se muestra en el mapa 1 (modificado de Padilla, 1989).

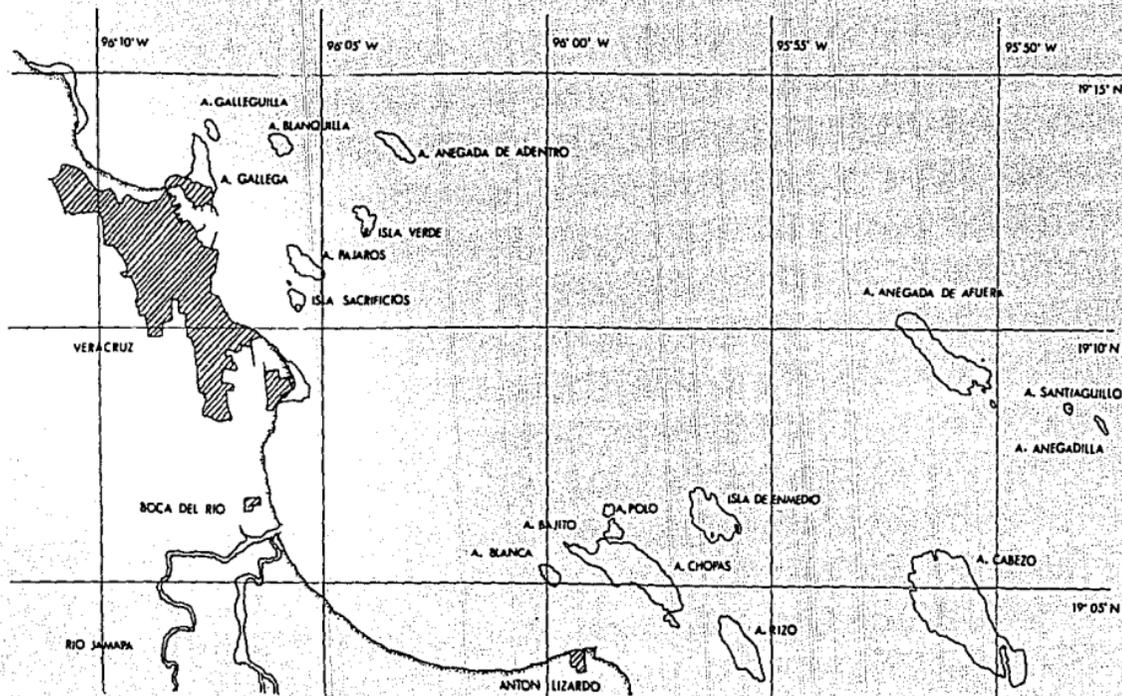
### 3.1.1 CLIMA E HIDROGRAFIA

El tipo de clima según Koppen modificado por García es AW2"(w)(i') tropical húmedo o cálido subhúmedo. El mes más caluroso es junio con 27.7°C de temperatura promedio (Lara, 1989).

De mayo a agosto se tiene un período cálido caracterizado por altas temperaturas, elevada precipitación entre junio y agosto, y vientos débiles permanentes del sureste (alisios) de no más de 35 km/h. De septiembre a abril las precipitaciones son escasas, la temperatura ambiente templada y hay frecuentes invasiones de masas de aire frío provenientes del centro y oriente de los Estados Unidos ("nortes") con vientos fuertes de más de 60 km/h y rachas violentas (Padilla, 1989; Espejel, 1991).

Son varios los ríos que afectan la bahía de Veracruz. Al norte la descarga más importante es la del río La Antigua, hacia el centro, en Boca del Río, el río Jamapa y hacia el sur y quizá la de mayor efecto es la del río Papaloapan en la boca de la Laguna de Alvarado (Lara, 1989).

MAPA 1. Estructuras Arrecifales del Puerto de Veracruz.



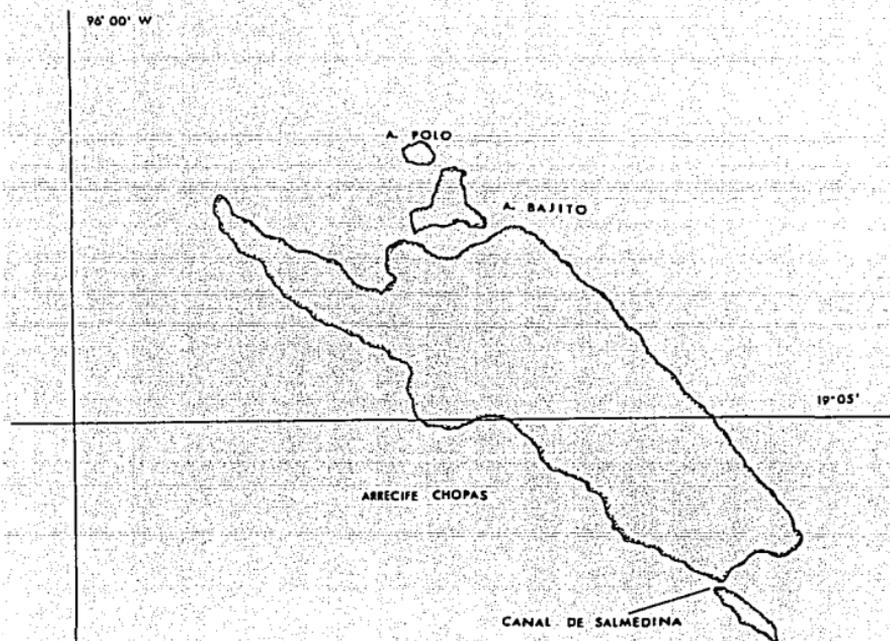
### 3.2 ARRECIFE CHOPAS

El arrecife en estudio, perteneciente a la sección de Antón Lizardo, está situado a los 19°05' de latitud norte y a 96°00' de longitud oeste. El eje mayor tiene una longitud de 7.9 km y el menor de 1.75 km, su área es de 8.5 km<sup>2</sup> y se encuentra a 3.5 km de la costa (Rosado, 1990).

En este trabajo se consideró a los dos bajos que están junto al arrecife Chopas como parte del mismo, puesto que la cercanía es tan grande (menos de 100 m) que, para efectos físicos, conforman una misma rompiente (mapa 2).

El arrecife Chopas, después de El Cabezo, es la estructura más grande de todo el sistema arrecifal (Pizafía, 1990; Espejel, 1991). Debido a su cercanía a la desembocadura del río Jamapa, tiene gran cantidad de sedimento en suspensión, sobre todo en la pendiente protegida.

La zonación se determinó de acuerdo a lo propuesto en el trabajo detallado de Lara (1989) respecto a las zonas del arrecife Anegada de Afuera, con algunas variaciones aplicables al arrecife Chopas.



**MAPA 2. Arrecife "Chopas". Antón Lizardo, Veracruz.**

(modificado del mapa 1)

El diagrama 1 presenta el perfil arrecifal en donde se muestran las regiones y las zonas junto con las características más sobresalientes del sustrato y los gradientes de energía del oleaje y sedimentación.

#### **Pendiente de Barlovento.**

Esta pendiente está sujeta a los movimientos del oleaje y en ella se presenta un sistema de macizos y canales. Existen dos zonas: 1. Arrecife Frontal Exterior (AFE) y 2. Arrecife Frontal Interior (AFI).

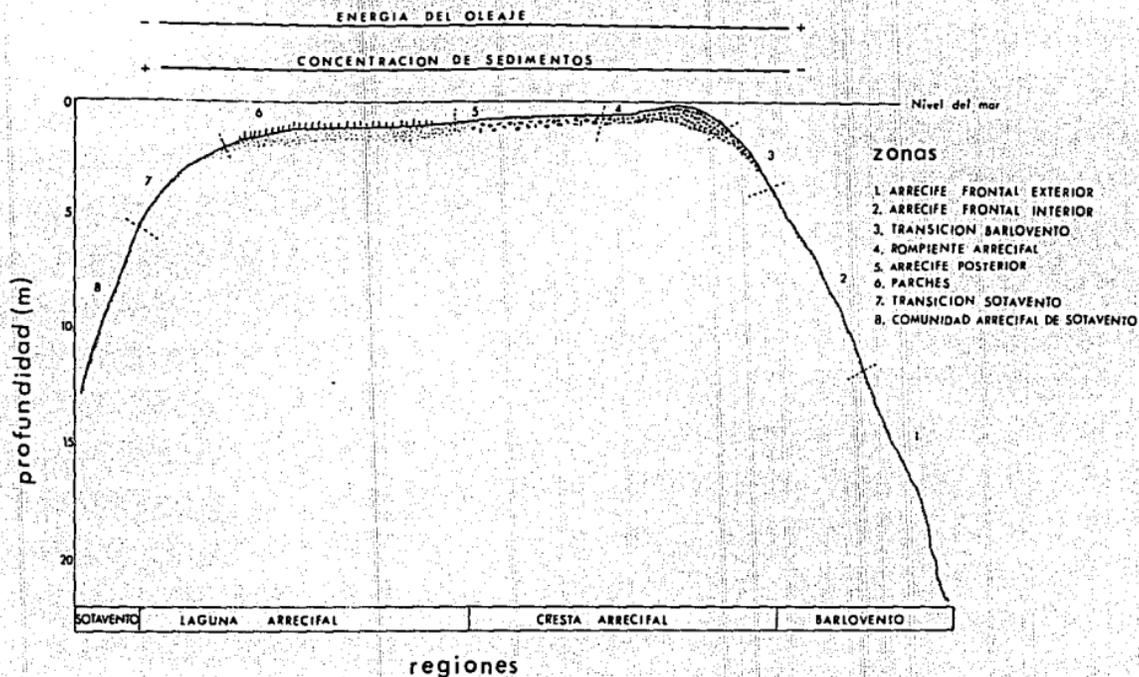
#### **Región de Cresta Arrecifal.**

La región es somera y con una alta energía del oleaje, el sustrato es básicamente rocoso y llega a sobresalir en algunas partes. Existen tres zonas: 3. Transición Barlovento (TB), 4. Rompiente Arrecifal (RA) y 5. Arrecife Posterior (AP).

#### **Región de Laguna Arrecifal.**

En ella prácticamente no existe pendiente, es asimismo una región somera y la energía del oleaje es mínima. La mayor parte está ocupada por pasto marino (*Thalassia testudinum*) y arena. En ella existen dos zonas: 6. Parches (Pa) y 7. Transición Sotavento (TS).

DIAGRAMA 1. Perfil Arrecifal y Zonas.



### **Pendiente de Sotavento.**

Esta pendiente presenta una baja energía del oleaje y una alta proporción de sedimentos en suspensión. Lara (1989) reportó para esta región dos zonas: Cementerio de *Acropora cervicornis* y Platos de Hexacorales. El arrecife Chopas presenta esta pendiente muy poco desarrollada, observándose parches aislados de corales solo en la sección central, por lo que para este estudio se determinó nada más una zona a la que se le denominó Comunidad Arrecifal de Sotavento (CAS).

Las abreviaciones de las zonas aquí descritas se usaron a lo largo de todo este trabajo.

### **3.3 TOMA DE DATOS**

Los datos del presente trabajo se obtuvieron durante el mes de febrero de 1989 y los meses de mayo y junio de 1990.

Para tener una visión general de todo el arrecife se hizo un recorrido a lo largo de sus ejes (mayor y menor) en embarcaciones menores. Con la ayuda suplementaria de fotografías aéreas y prospecciones visuales, tanto en buceo libre como en autónomo, y en base a la zonación propuesta por Lara (1989) se determinó la fisiografía y zonación del

mismo. Los datos obtenidos en este trabajo se tomaron para cada una de las 8 zonas.

El muestreo de esta comunidad fue del tipo aleatorio estratificado, ya que este método permite dividir al arrecife en estratos homogéneos dentro de los cuales la variación es menor que en el conjunto total. Además permite obtener el tamaño óptimo de muestra para cada estrato en función del grado de variación que presente éste (Snedecor y Cochran, 1982)

Los sitios de muestreo dentro de las 8 zonas fueron elegidos al azar a partir de la cuadrícula de las cartas batimétricas disponibles. El tamaño de muestra de cada zona se presenta en el cuadro 1.

Las regiones someras (laguna y cresta arrecifal) se muestrearon en buceo libre y las profundas (barlovento y sotavento) con equipo autónomo (SCUBA).

Los datos se tomaron utilizando líneas formadas por cadenas siguiendo el método descrito por Loya (1972, 1978) y Porter (1972). La línea empleada en este estudio fue de 20 metros de longitud con un tamaño uniforme de eslabones (2.0 x 3.5 cm) marcados cada metro.

CUADRO 1. TAMAÑO DE MUESTRA DE LAS ZONAS DEL ARRECIFE CHOPAS

REGION ZONA	SOTAVENTO	LAGUNA		CRESTA			BARLOVENTO	
	CAS	TS	Pa	AP	RA	TB	AFI	AFE
LINEAS/ZONA	22	13	13	11	13	12	12	13
METROS/ZONA	440	260	260	220	260	240	240	260
LINEAS/REGION	22	26	26		36		25	25
METROS/REGION	440	520	520		720		500	500

CAS=Comunidad Arrecifal de Sotavento, TS=Transición Sotavento, Pa=Parches, AP=Arrecife Posterior, RA=Rompiente Arrecifal, TB=Transición Barlovento, AFI=Arrecife Frontal Interior, AFE=Arrecife Frontal Exterior.

Las líneas se orientaron siempre perpendiculares al eje mayor del arrecife, con objeto de adquirir información a lo largo del gradiente de profundidad, estableciéndose en toda la estructura 109 líneas lo que da un total de 2 180 metros muestreados.

Los datos registrados fueron el número de colonias por especie que aparecían en contacto con la línea (densidad), el número de eslabones que tocaban a cada colonia (cobertura), y la forma de crecimiento, el tamaño y la condición en la que se encontraban las colonias, por cada metro de cadena. Además, la profundidad máxima a la que se hallaba cada línea.

Las formas de crecimiento de las colonias fueron clasificadas en siete: incrustante (I), masivo (M), ramificado arborescente (RA), ramificado masivo (RM), de plato (P), ramillete (RL) y solitario (S), según lo reporta Espejel (1991) (diagrama 2).

El tamaño de las colonias se obtuvo midiendo el perímetro o el contorno de las mismas. La variable se organizó en categorías: de 1 a 2 cm, de 2 a 4 cm, de 4 a 8 cm, etcétera, hasta llegar a los 256 cm o más. Se asignó una letra a cada categoría con objeto de agilizar el tiempo de toma de datos, limitado en las zonas de profundidad por los tiempos de buceo de no descompresión.

DIAGRAMA 2. Formas de Crecimiento de las Colonias.



masivo  
(M)



incrustante  
(I)



ramificado  
arborescente  
(RA)



ramificado  
masivo  
(RM)



solitario  
(S)



platos  
(P)



ramillete  
(RL)

La variable de condición en la que se encontraban las colonias fue dividida en 4: cubiertas por algas (A), cubiertas por organismos epífitos (E), con partes muertas (PM) o completamente libres (L).

La determinación de las especies se realizó *in situ* basándose en la clave de campo de Smith (1948).

### 3.4 ANALISIS DE RESULTADOS

Para cubrir los objetivos de este estudio, el análisis de resultados se dividió en tres partes: los análisis descriptivos que caracterizan la estructura comunitaria de los corales del arrecife Chopas, los análisis de zonación y comparación de los parámetros comunitarios entre las zonas y los de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad.

#### 3.4.1 ANALISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS

Los datos generales de las variables de formas de crecimiento, tamaño y condición de las colonias de todo el arrecife se presentaron mediante gráficas. Se obtuvieron los

valores totales de las variables de cobertura (número de eslabones), riqueza específica y densidad (número de colonias por línea). La variable de cobertura se expresó en porcentaje de tejido vivo encontrado para todo el arrecife.

Puesto que dentro del sistema arrecifal la mayoría de las especies de escleractinios tiende a presentar números poblacionales bajos (Endean y Cameron, 1990), en este trabajo el índice de diversidad utilizado fue el de Shannon-Wiener (H) ya que otorga un mayor peso a las especies consideradas como "raras" o con números poblacionales bajos (Magurran, 1988). El índice de diversidad, así como también la equitabilidad (J), de las 109 líneas se obtuvo mediante el programa de computación STATISTICAL ECOLOGY, GWBASIC. Los índices de todas las líneas se promediaron en conjunto para obtener el valor total de diversidad del arrecife.

Dado que describir una comunidad compleja por medio de un solo tipo de medida de diversidad, como es el índice de Shannon-Wiener, puede resultar en una pérdida de información valiosa (Magurran, 1988), y dado que además se consideró de interés proponer algunas hipótesis acerca de los posibles procesos de estructuración de la comunidad, se analizó la abundancia de las especies mediante las curvas de dominancia-diversidad (May, 1975; Whitakker, 1975).

La curva de dominancia-diversidad del total del arrecife se graficó utilizando el logaritmo del valor de importancia relativa, representado por la suma de los valores de cobertura, densidad y frecuencia de aparición en cada línea para las 24 especies (Krebs, 1985), contra la secuencia o arreglo de éstas en un orden de importancia relativo u OIR (May, 1975; Glynn, 1976).

El patrón obtenido sugirió fuertemente una relación lineal, por lo que se decidió probar el ajuste al modelo geométrico utilizando un análisis de regresión lineal entre las dos variables.

#### 3.4.2 ZONACION.

Con el fin de explorar los patrones de variación de la composición y cobertura de las especies entre las líneas, se hizo un análisis de ordenación con ayuda del programa de computación ORDEN.

La técnica de ordenación usada fue la del análisis de componentes principales (Pearson, 1901; Hotelling, 1933; vide in Gauch, 1981), del tipo no centrado y no estandarizado (Noy-Meir, 1973; Noy-Meir, et al., 1975). Para ello, se creó una matriz de datos de líneas por especies en

la que cada celda representaba la suma de la cobertura de la especie para la línea correspondiente.

A partir de este análisis se distinguieron grupos de líneas delimitables, con composición y abundancia similares, lo cual sugirió la existencia de una probable zonación. En base a la frecuencia de líneas observadas y esperadas en los grupos obtenidos por la ordenación se realizó una prueba de  $\chi^2$ , con objeto de probar la hipótesis de la existencia de la zonación propuesta.

#### 3.4.2.1 DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES

Para saber si las especies estaban distribuidas al azar a lo largo de las distintas regiones del arrecife (BARLOVENTO, CRESTA, LAGUNA Y SOTAVENTO) se realizó una prueba de  $\chi^2$  con las 10 especies más abundantes, comparando su abundancia observada contra la que se esperaría al azar. La hipótesis nula se manejó en el siguiente sentido: la probabilidad de encontrar a un individuo de alguna de las especies en cualquier región debe de ser la misma.

#### 3.4.2.2 PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS

Los datos obtenidos para las variables de riqueza específica, cobertura y densidad por zonas se presentaron mediante gráficas.

#### TAMAÑO DE LAS COLONIAS.

El tamaño de las colonias parece relacionarse con ciertas características ambientales y de historias de vida de los corales. Es probable entonces que esta variable presente diferencias que se relacionen con las distintas características ambientales de las zonas. Para explorar y probar las posibles diferencias de tamaño entre las 8 zonas, la variable se transformó logarítmicamente a una distribución normal y se analizó mediante un análisis de varianza de una vía. Después se hizo una prueba a *posteriori* de comparación múltiple paramétrica de Student Newman Keul (Sokal y Rohlf, 1981) con el fin de determinar las diferencias de tamaño de cada una de las zonas.

#### FORMAS DE CRECIMIENTO Y CONDICION DE LAS COLONIAS.

Estas variables se analizaron estructurándose tablas de contingencia (Everitt, 1976). La información se procesó con el programa de computación GLIM (Generalised Linear Interactive Modelling) desarrollado por Baker y Nelder (1978).

Las formas de crecimiento de los corales parecen verse afectadas, en algunos casos, por las condiciones imperantes del ambiente donde éstos se desarrollan. Por tanto, es probable que si las zonas presentan características

ambientales diferentes, puedan existir diferencias de formas de crecimiento de las colonias en ellas. Estas diferencias significativas entre las zonas se probaron a través de un análisis de tablas de contingencia tomando en cuenta dos variables, la zona y la propia forma, la variable de respuesta fue el número de colonias. En este caso, la hipótesis nula se planteó sosteniendo que las dos variables (zonas y formas de crecimiento) eran independientes una de la otra. En el programa de computación GLIM se utilizó una función de unión logarítmica (empleándose así un modelo loglineal), en base al tipo de distribución del error de la variable de respuesta, que, por ser discreta, presenta un tipo de distribución de Poisson (Baker y Nelder, 1978).

En lo que se refiere a la condición de las colonias se trataron de resolver dos preguntas: si las algas crecían preferencialmente en colonias con una forma de crecimiento determinada o no y si las colonias en las zonas someras presentaban un mayor número de algas que en las zonas profundas. Para ello se estructuró una tabla de contingencia manejando también dos variables, la zona y la forma de crecimiento, la variable de respuesta fue el número de colonias con cobertura de algas. La  $H_0$ , así mismo, se refirió a la independencia o a la no relación entre las zonas y las diferentes formas de crecimiento.

La función utilizada dentro del programa GLIM fue logit puesto que, al ser la variable de respuesta de presencia-

ausencia, el tipo de distribución del error de ésta es binomial (Baker y Nelder, 1978).

#### DIVERSIDAD.

Puesto que las zonas se ven sometidas a diferentes regímenes y combinaciones de factores físicos y biológicos, la diversidad de cada zona, probablemente, se ve afectada de diferente forma por los mismos. Para probar estas diferencias, la diversidad se analizó mediante un análisis no paramétrico de las medias del índice de Shannon-Wiener obtenidas para cada zona (Kruskal y Wallis 1952; *vide in* Zar, 1974), ya que se desconocía el tipo de distribución de los datos. Se realizó también una prueba no paramétrica *a posteriori* de comparación múltiple de Friedman (Daniel, 1979) para conocer las diferencias en la diversidad entre las zonas.

Las curvas de dominancia-diversidad de las 8 zonas se obtuvieron graficando el logaritmo del valor de importancia relativa (VAR) contra el orden de importancia relativo (OIR), tal y como se describe en la sección 3.4.1. En este caso, el patrón obtenido sugirió igualmente una fuerte relación lineal, por lo que en todos los casos se decidió, así mismo, probar el ajuste al modelo geométrico usando un análisis de regresión lineal entre las variables.

### 3.4.3 PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD

El índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H$ ) de las 109 líneas se procesó con el fin de obtener el patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad y así compararlo con el patrón propuesto por Huston (1985). Para ello se graficó el logaritmo de la profundidad de todas las líneas (variable independiente) contra el índice de Shannon-Wiener. Se probó una regresión lineal dando como resultado un alto nivel de ajuste de los datos.

La energía del oleaje es un factor físico de reconocida importancia en el mantenimiento y/o en el cambio de la diversidad de la comunidad coralina. Puesto que se ha reportado que el movimiento del oleaje puede promover un aumento de la diversidad, se planteó entonces que la sección del arrecife más expuesta a éste presentaría diferencias en diversidad con respecto a la sección protegida. Para probar esta hipótesis se dividió cualitativamente a las zonas en expuestas a la energía del oleaje (AFE, AFI, TB y RA) y en protegidas (CAS, TS, Pa y AP), y se graficó el logaritmo de la profundidad contra el índice de diversidad, relacionándose a estas variables por medio de regresiones lineales. Se exploró, mediante una prueba de comparación de pendientes, la posible diferencia de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad entre estas dos secciones.

#### 4. RESULTADOS

##### 4.1 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS

Un total de 13 géneros y 24 especies de corales escleractinios fueron encontrados en el arrecife Chopas (Apéndice 1). Seis especies aportaron el 65.4% de los valores de abundancia (densidad), cobertura de tejido vivo y frecuencia de aparición en las líneas: *Diploria clivosa* (15.5%), *Montastrea annularis* (10.9%), *Siderastrea siderea* (10.7%), *Colpophyllia natans* (10%), *D. strigosa* (9.3%) y *M. cavernosa* (8.8%). De las 24 especies reportadas solo *D. clivosa*, *D. strigosa*, y *Porites astreoides* se distribuyeron en todas las zonas.

Se muestrearon 1,124 colonias. La cobertura de tejido vivo de los corales del arrecife Chopas equivalió al 22.3% (485.8 m) del total de metros muestreados (Cuadro 2). La distribución de frecuencias del tamaño de las colonias en todo el arrecife fue del tipo log-normal, lo que implica que existe una gran cantidad de colonias pequeñas y pocas colonias de gran tamaño. El tamaño predominante de las colonias fue de 19.2 cm y la desviación estandar de  $\pm 3.5$  cm (Figura 1).

CUADRO 2. DATOS GENERALES DE LAS ZONAS DEL ARRECIFE CHOPAS

REGION/ZONAS	No. Spp	No. ESLAB	% COB.	No. COL	PROP (mt)	
					media	d.e. (±)
SOTAVENTO	21	3660	26.2	265		
CAS	21	3660	26.2	265	10.23	2.62
LAGUNA	15	1748	12.6	238		
TS	15	1363	9.8	150	3.23	1.6
Pa	8	385	2.8	88	1.07	0.28
CRESTA	13	2671	19.4	230		
AP	9	937	6.8	108	0.95	0.19
RA	6	1019	7.4	66	0.8	0.23
TB	7	714	5.2	56	2.51	0.91
BARLOVENTO	24	5802	41.8	391		
AFI	17	2607	18.8	142	10.51	2.63
AFE	21	3195	23	249	17.27	2.27
TOTAL	24	13881	100	1124		

No. Spp.=Número de especies, No. ESLAB=Número de eslabones,  
 % COB.=Porcentaje de cobertura, No. COL.=Número de colonias,  
 media  $\pm$  d.e.=Valor medio de la profundidad en metros mas me  
 nos desviación estandar.

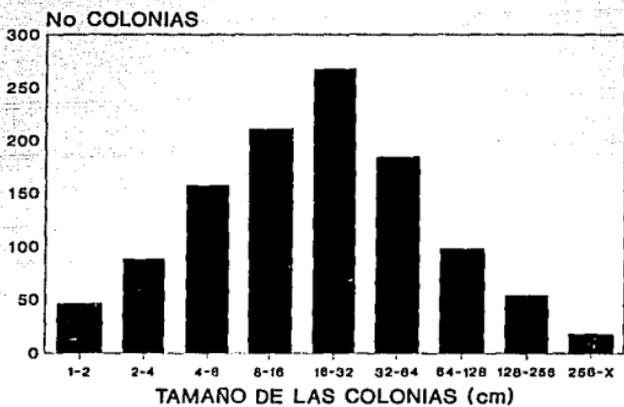


FIGURA 1. Tamaño de las colonias del arrecife Chopas.

Las seis especies más abundantes determinan, en gran medida, el tipo de distribución general que presenta esta variable (Figura 2).

La abundancia de las diferentes formas de crecimiento de los corales del arrecife presentó diferencias significativas, según lo muestra el análisis de devianza practicado (Cuadro 3,  $G = 1778$ , g.l. = 6,  $p < 0.001$ ). Resulta notoria la dominancia de las formas incrustantes (52.8%) y masivas (33.3%), cuya aportación al total de la abundancia de las formas de crecimiento es del 86.1%. La forma de plato es la tercera en importancia (6.6%), aún cuando se encuentra muy por debajo de las otras dos (Figura 3). La abundancia de las formas de crecimiento incrustantes y masivas de todo el arrecife se ve influida, asimismo, por la contribución de las seis especies más abundantes (Figura 4).

La mayor parte de las colonias de escleractinios del arrecife Chopas crecen libres, existiendo solo una pequeña proporción de ellas cubiertas por algas, por organismos epífitos o con partes muertas (Figura 5).

La diversidad del arrecife, expresada a través del índice de Shannon-Wiener, fue de 0.93 ( $\pm 0.63$  de desviación estándar). La curva de dominancia-diversidad muestra un alto nivel de ajuste de los datos a una recta ( $r = 0.99$ ,  $R^2 = 0.98$ , g.l. = 22,  $p < 0.001$ ), lo que describe al modelo de distribución geométrico (*sensu* May, 1975; Figura 6).

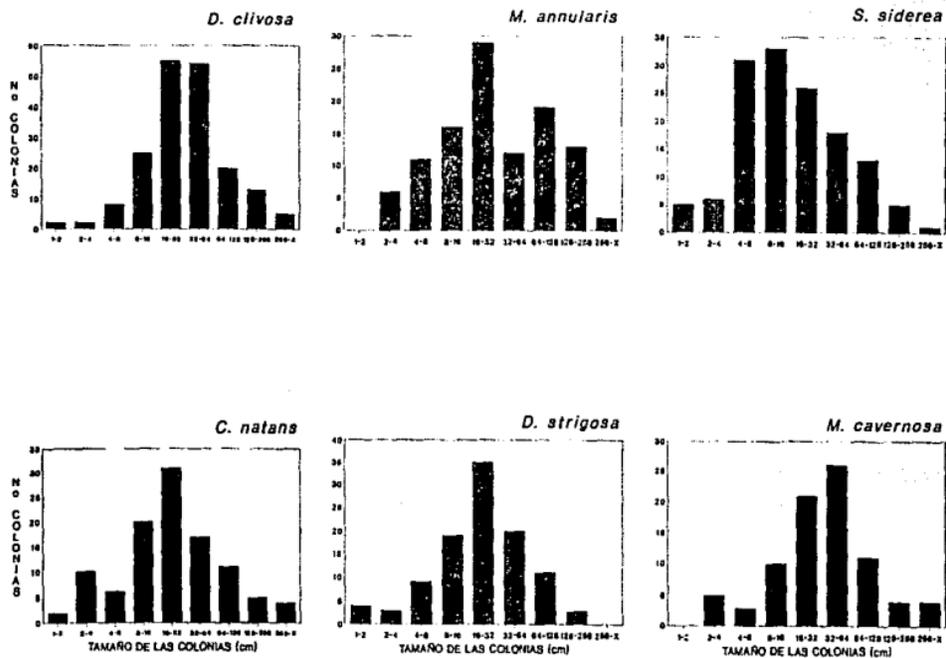


FIGURA 2. Tamaño de las colonias para las seis especies más abundantes.

CUADRO 3. Resultado del Análisis de Devianza del modelo lineal generalizado con un error de tipo Poisson y una función de unión logarítmica para evaluar el efecto la variable zona (Z) y la variable forma de crecimiento (F.C), así como su interacción (Z-F.C.), sobre el número de colonias.

FUENTE	DEVIANZA	g.l.	r2	p
Z	304	7	0.121	<0.001
F.C.	1778	6	0.71	<0.001
Z-F.C.	421	42	0.168	<0.001
TOTAL	2503	55		

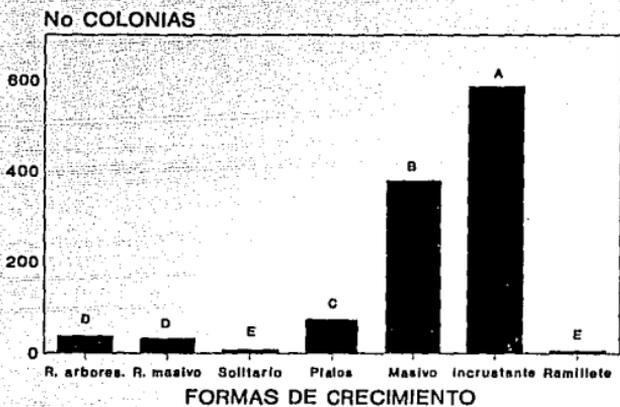


FIGURA 3: Formas de crecimiento de las colonias del arrecife Chopas. Las letras que no son iguales expresan diferencias significativas ( $G = 1778$ , g.l. = 6.  $p < 0.001$ ).

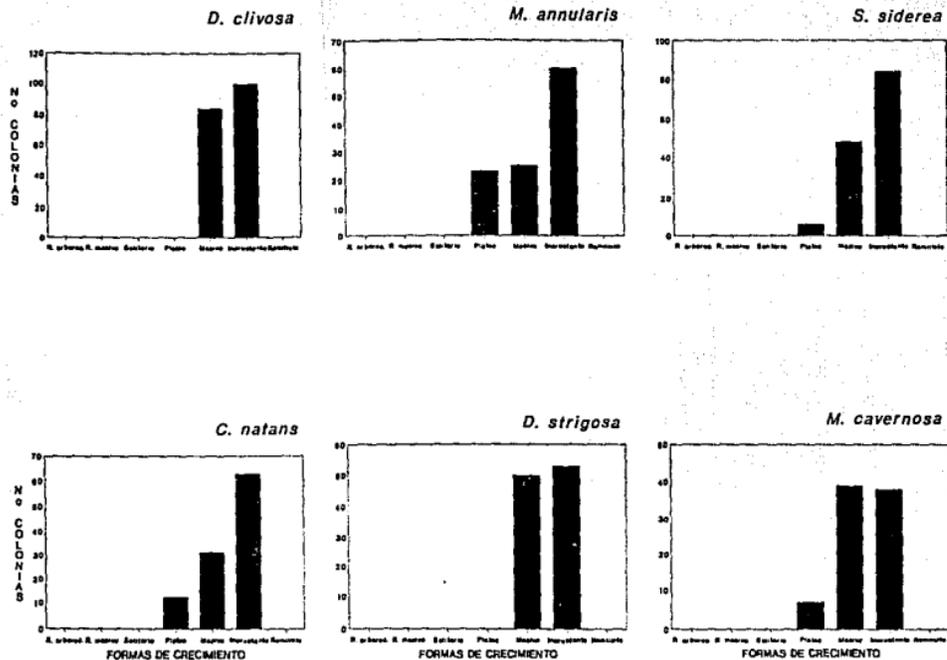


FIGURA 4. Formas de crecimiento de las seis especies más abundantes.

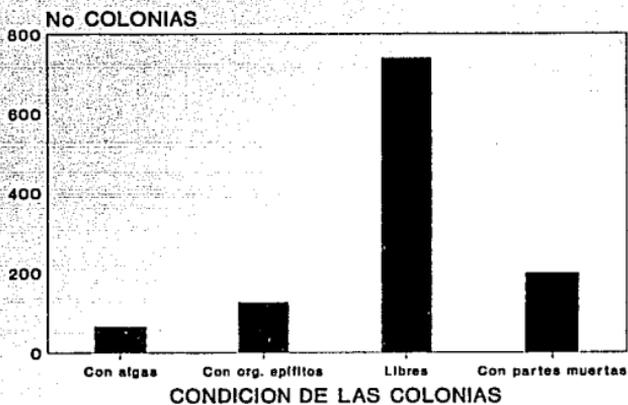


FIGURA 5: Condición en la que se encontraron las colonias del arrecife Chopas.

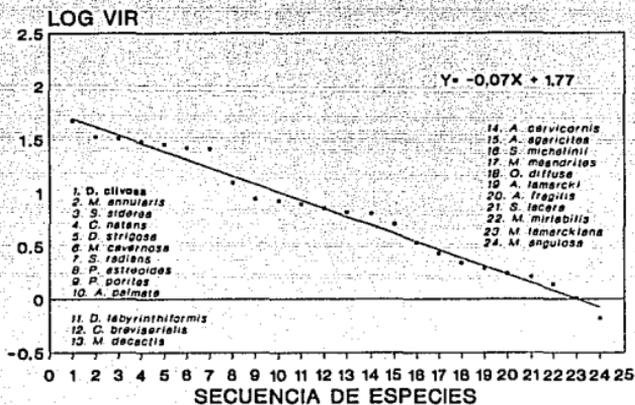


FIGURA 6. Curva de dominancia diversidad del arrecife Chopas. Se presenta el ajuste de regresión lineal que corresponde al modelo de distribución geométrico y se enlistan las especies existentes en base a su valor de importancia relativo (VIR), remarcándose en negritas a la especie con el VIR más alto ( $r = 0.99$ ,  $R^2 = 0.98$ , g.l. = 22,  $p < 0.001$ ).

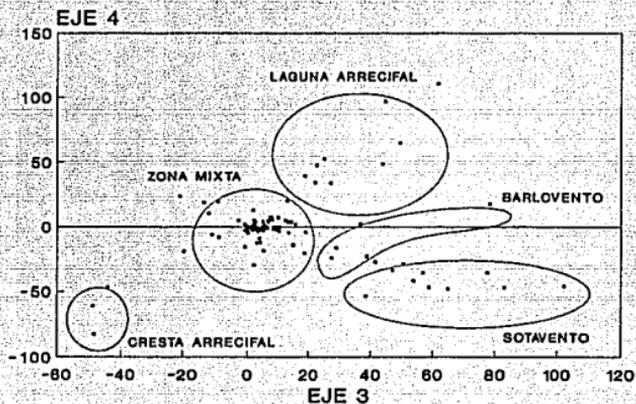
## 4.2 ZONACION

El análisis de componentes principales (ACP) donde se relacionaron las zonas generó tendencias de agrupamiento de datos al graficar el eje 3 contra el 4, explicando el 14% de la variación encontrada en la comunidad (Figura 7). La gráfica del eje 3 contra el 4 relacionando las especies no mostró ningún tipo de tendencia (Figura 8).

Los grupos obtenidos por medio del ACP para las zonas fueron analizados estadísticamente mediante una prueba de  $\chi^2$ . El resultado mostró diferencias significativas de los grupos ( $\chi^2 = 66.18$ , 21 gl,  $p < 0.001$ ) a nivel de región (barlovento, cresta, laguna, sotavento) pero no de zona. Además se delimitó un grupo mixto constituido por muestras provenientes de todas las regiones.

### 4.2.1. DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES

Las diez especies más abundantes no se distribuyeron de manera aleatoria en las distintas zonas del arrecife, con excepción de un solo caso. En general, estas especies tendieron a distribuirse hacia las zonas profundas y/o las someras (Figura 9).



**FIGURA 7.** Análisis de Componentes Principales. Se muestra la tendencia de agrupamiento de datos obtenida al graficar el eje 3 contra el 4.

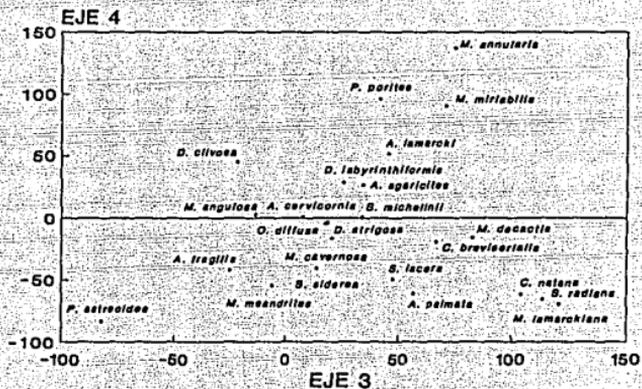


FIGURA 8. Análisis de Componentes Principales para las especies del arrecife Chopas.

La especie más abundante, *Diploria clivosa*, presenta una marcada distribución preferencial hacia las zonas someras ubicadas en las regiones de la laguna y la cresta, (Figura 9a;  $\chi^2=64.65$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ). Por el contrario, *Diploria strigosa* es la única especie que presentó una distribución al azar ( $\chi^2=7.57$ ,  $gl=3$ ,  $p>0.05$ ), teniendo un porcentaje similar de colonias observadas en todas las regiones del arrecife (Figura 9b).

El género *Siderastrea*, representado por las especies *radians* y *siderea*, presenta dos tipos diferentes de distribución. *S. siderea* prácticamente no crece en las zonas someras de la región de la cresta, pero sí en las someras de la laguna, así como en las regiones profundas aunque con preferencia hacia la del barlovento (Figura 9c;  $\chi^2= 59.17$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ). *S. radians* predomina básicamente en la región de la laguna, donde presenta más del 50% de sus colonias, en las demás regiones su porcentaje de ocupación es bajo (Figura 9d;  $\chi^2=45.45$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ).

El género *Montastrea* presenta una marcada preferencia hacia las regiones profundas, diferenciándose las especies *annularis* y *cavernosa* solo en la región, la primera predomina en la del barlovento (Figura 9e;  $\chi^2=133.06$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ) y la segunda en la del sotavento (Figura 9f;  $\chi^2=110.97$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ).

La especie *Colpophyllia natans* también presenta una preferencia hacia las zonas profundas, en particular hacia las del barlovento. Asimismo, su abundancia en las zonas someras es muy reducida (Figura 9g;  $\chi^2 = 121$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ).

Las especies del género *Porites* tienen una distribución diferente a lo largo del arrecife. *P. astreoides* predomina en las regiones del barlovento y de la cresta, sobre todo en esta última, es decir, tanto en una región profunda como en una somera (Figura 9h;  $\chi^2 = 8.29$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.05$ ). *P. porites* se presenta básicamente en la región profunda del barlovento, donde se observa a más del 60% de sus colonias (Figura 9i;  $\chi^2 = 27.26$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.001$ ).

*Acropora cervicornis* tiene una alta abundancia de colonias en las regiones de la laguna y del sotavento. En la región de la cresta, que es la más somera, el número de colonias es bajo, tendiendo a incrementarse hacia la región profunda del barlovento (Figura 9j;  $\chi^2 = 8.02$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.05$ ).

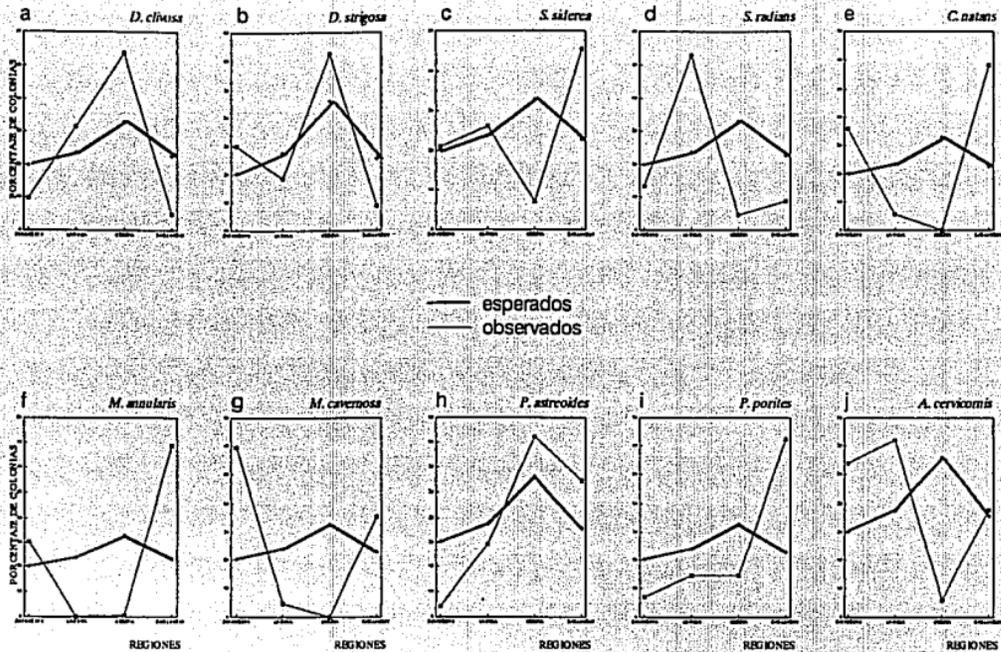


FIGURA 9. Porcentaje de colonias observadas y esperadas en las 4 regiones del arrecife, considerando las diez especies más abundantes.

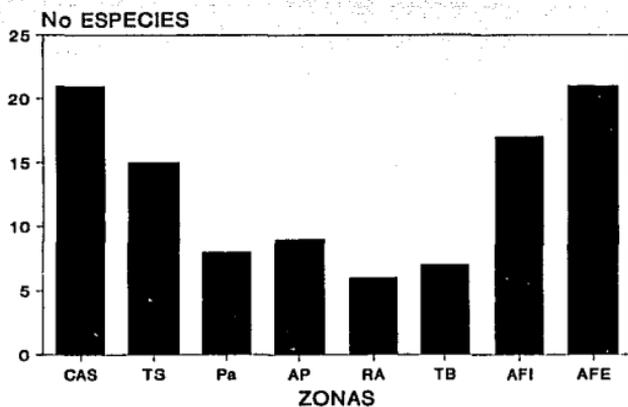
#### 4.2.2 PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS

##### RIQUEZA ESPECIFICA, COBERTURA Y DENSIDAD DE COLONIAS.

La riqueza específica tiene su valor más alto en las zonas de mayor profundidad (comunidad arrecifal de sotavento y arrecife frontal exterior, por igual) y decrece conforme las zonas se hacen someras, presentando su valor más bajo en la rompiente, zona muy afectada por el movimiento del oleaje y la bajamar (Figura 10).

La cobertura de las colonias, expresada en porcentaje de tejido vivo, también es superior en las zonas profundas, pero del lado del barlovento (frontal interior y exterior). La comunidad de sotavento tiene un menor porcentaje de cobertura que éstas. Las zonas someras presentan menos porcentaje de tejido vivo, siendo la zona de parches la que tiene el valor inferior (Figura 11).

La variable de número de colonias se analizó mediante un modelo de devianza en el cual se exploraron sus posibles variaciones entre las zonas. La variable presentó diferencias significativas a lo largo de éstas (Cuadro 3;  $G=304$ , g.l.=7,  $p<0.001$ ). Las zonas más profundas, el arrecife frontal exterior y la comunidad arrecifal de sotavento, son las que presentan una mayor densidad de colonias



**FIGURA 10. Riqueza específica (número de especies) por zonas.**

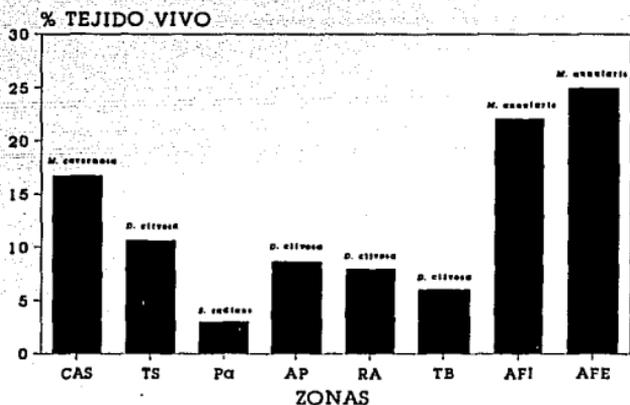


FIGURA 11. Cobertura de las colonias, expresada en porcentaje de tejido vivo, por zonas. Se enlista a la especie con mayor cobertura para cada zona.

diferenciándose de las demás. Le siguen la transición sotavento y el arrecife frontal interior (zonas de profundidad intermedia) que tienen un número similar de colonias, sin embargo el frontal interior no se diferencia en cuanto a densidad con por lo menos una zona somera: el arrecife posterior. Esta última zona y la zona de parches constituyen, dentro de las someras, las dos zonas con mayor densidad de colonias. La zona de transición barlovento presenta los valores más bajos de densidad (Figura 12).

#### TAMAÑO DE LAS COLONIAS.

El tamaño de las colonias varía significativamente entre las zonas ( $F= 15.38$ ,  $gl= 7$ ,  $p<0.001$ ). El análisis a posteriori de comparación múltiple (Cuadro 4 y Figura 13) mostró tres grupos distintos de zonas: las que presentaron colonias de gran tamaño (frontal exterior e interior, comunidad de sotavento, rompiente y transición barlovento), aquellas que tuvieron colonias de tamaño intermedio (transición sotavento y arrecife posterior) y, por último, una zona que tuvo colonias de menor tamaño que las anteriores (parches).

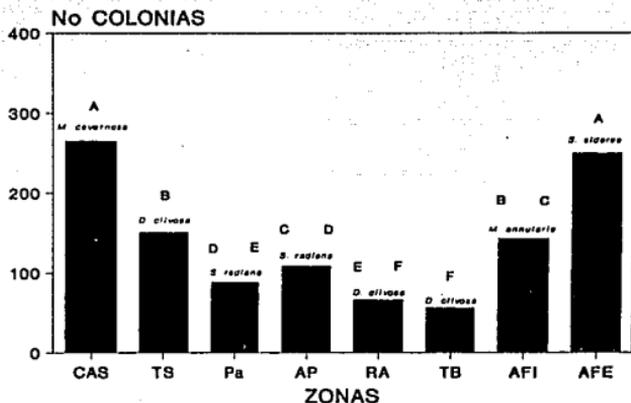


FIGURA 12. Número de colonias por zona. Las letras que no son iguales expresan diferencias significativas ( $G= 304$ , g.l.= 7,  $p<0.001$ ). Se enlista a la especie con mayor abundancia de colonias para cada zona.

**CUADRO 4. ANALISIS DE COMPARACION MULTIPLE  
PARA EL TAMAÑO DE LAS COLONIAS.**

NIVEL	No. COL.	MEDIA (cm)	D.E. (±)	GRUPOS HOMOGENEOS	
Pa	88	7.19	2.39		*
AP	108	13.46	2.85	*	*
TS	150	14.23	3.35	*	*
AFE	249	22.21	4.29	*	
CAS	265	22.65	3.28	*	
RA	66	23.99	3.44	*	
AFI	142	26.85	0.59	*	
TB	56	30.36	0.47	*	

No. COL.=Número de colonias, Media y D.E.=Media del tamaño de las colonias por zona en centímetros mas menos desviación estandar. El símbolo \* indica diferencias significativas del tamaño de las colonias por zona.

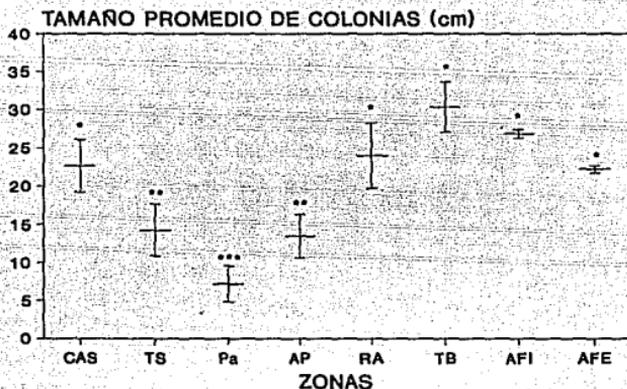


FIGURA 13. Tamaño promedio de las colonias obtenido para cada zona. Se muestran los valores de media y desviación estándar. El símbolo \* marca las diferencias significativas del tamaño de las colonias por zona (análisis de comparación múltiple; Cuadro 4).

#### FORMAS DE CRECIMIENTO Y CONDICION DE LAS COLONIAS.

Los patrones del cambio de la abundancia de las formas de crecimiento y condición de las colonias se analizaron con modelos de devianza.

La abundancia de las formas de crecimiento, expresada en número de colonias totales por zona, presenta variaciones significativas entre las zonas, es decir, la interacción entre las variables (forma de crecimiento y zona) resultó ser significativa (cuadro 3;  $G = 421$ ,  $g.l. = 42$ ,  $p < 0.001$ ).

En las 8 zonas la mayor parte de las colonias crecen con formas incrustantes y masivas, sin embargo es posible observar ciertas diferencias entre ellas (Figura 14). En la zona más profunda (AFE) las formas de plato se encuentran muy por encima de su valor esperado mientras que las formas masivas y ramificadas masivas se encuentran por abajo de éste. En el frontal interior, en cambio, la forma incrustante está sobrerrepresentada y la forma de platos subrepresentada; coincide con el frontal exterior en presentar un bajo número de formas masivas. En las zonas de la cresta, que es la región más somera, se observa un aumento significativo de las colonias incrustantes y una disminución de las masivas en la zona de la rompiente, y un aumento significativo de las ramificadas masivas en la transición barlovento, zona donde predomina *Acropora palmata*

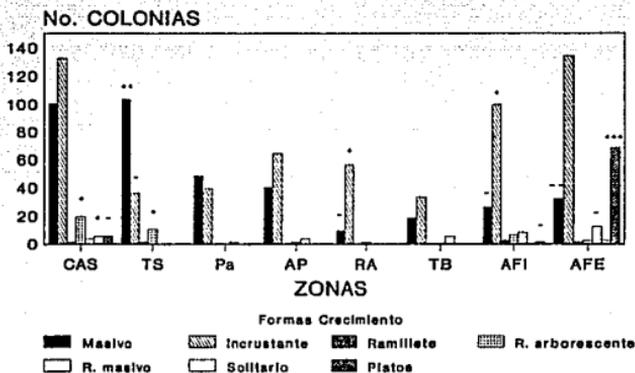
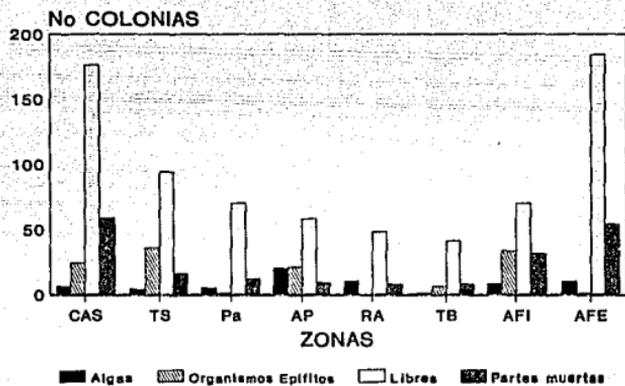


FIGURA 14. Abundancia de las formas de crecimiento de las colonias para cada zona, analizadas a través de un modelo de devianza ( $G= 421$ , g.l.= 42,  $p<0.001$ ). El símbolo + indica que el número observado de colonias se encuentra por arriba del esperado (análisis de residuales,  $p<0.05$ ), los símbolos ++ y +++ fueron utilizados para recalcar casos en los que esta diferencia es pronunciada. El símbolo - indica que el número observado de colonias se encuentra por abajo del esperado (análisis de residuales,  $p<0.05$ ). Los símbolos -- y --- expresan diferencias pronunciadas.

que crece exclusivamente con esta forma de crecimiento. Hacia las zonas más protegidas o con menor movimiento de agua se nota un aumento en las formas masivas (parches y transición sotavento) y en menor grado, en las ramificadas arborescentes (transición sotavento y comunidad arrecifal de sotavento). Cabe destacar la disminución significativa de las formas incrustantes en la transición sotavento y el aumento de las formas solitarias en la comunidad de sotavento. La forma de platos en esta zona tiene un valor menor al esperado.

En lo que respecta a la condición de las colonias (Figura 15), en las someras parece haber mayor cantidad de colonias cubiertas por algas que en las profundas. Se observa, asimismo, ausencia de organismos epífitos en la zona de rompiente y, prácticamente, en el frontal exterior. En todas ellas hay colonias con partes muertas, pero en baja proporción.

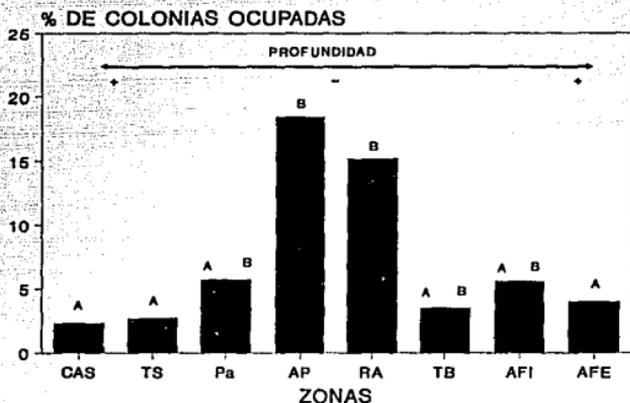
El efecto de la variable zona sobre el número de colonias con algas es significativo (Cuadro 5;  $G = 41.74$ , g.l. = 7,  $p < 0.001$ ). Las dos zonas más someras, el arrecife posterior y la rompiente, presentan mayor cantidad de colonias cubiertas por algas que las zonas restantes (Figura 16).



**FIGURA 15. Condición en la que se encontraron las colonias por zonas.**

CUADRO 5. Resultado del Análisis de Devianza del modelo lineal generalizado con un error de tipo binomial y una función de unión logit para evaluar el efecto la variable zona (Z) y la variable forma de crecimiento (F.C), así como su interacción (Z-F.C.), sobre el número de colonias con algas.

FUENTE	DEVIANZA	g.l.	r2	p
Z	41.74	7	0.46	<0.001
F.C.	7.32	6	0.08	N.S.
Z-F.C.	41.85	23	0.46	<0.001
TOTAL	90.91	36		



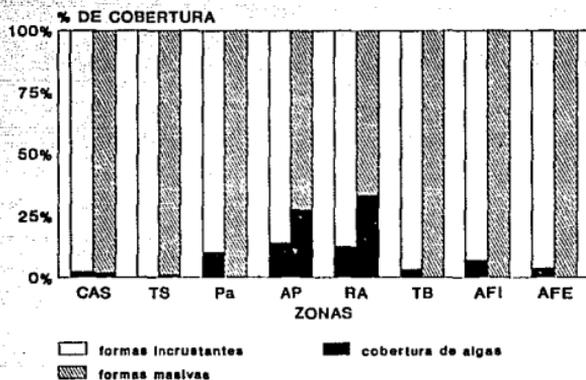
**FIGURA 16.** Porcentaje de colonias cubiertas por algas en cada una de las zonas. Las letras que no son iguales expresan diferencias significativas ( $G=41.74$ , g.l.= 7,  $p<0.001$ ). Se muestra el gradiente de profundidad.

No se encontró relación entre las formas de crecimiento y el número de colonias con algas (cuadro 5;  $G = 7.32$ , g.l. = 6,  $p > 0.05$ ). Debido a la dominancia de las formas masivas e incrustantes, la interacción zona-forma de crecimiento solo se analizó utilizando a estas dos. La interacción resultó ser significativa ( $G = 41.85$ , g.l. = 23,  $p < 0.001$ ) en las zonas de rompiente y arrecife posterior. En ambas, las formas masivas presentan significativamente una mayor cobertura de algas que las incrustantes (Figura 17).

#### DIVERSIDAD.

El patrón de diversidad por zonas es similar al patrón descrito para la riqueza específica, densidad y cobertura de las colonias en las secciones anteriores. El índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Figura 18) presenta valores altos en las zonas profundas (frontal exterior, interior y comunidad del sotavento, en ese orden) y disminuye hacia las someras, teniendo su valor más bajo en la rompiente, donde tanto el número de especies como el de colonias es mínimo.

La equitabilidad ( $J$ ) presenta una gran variación entre las zonas (Figura 19). Las zonas de regiones profundas presentan una equitabilidad similar y superior a las de las regiones someras. La transición sotavento presenta el valor



**FIGURA 17.** Porcentaje de la cobertura de algas para las formas de crecimiento masivas e incrustantes de cada zona. La interacción entre la variable zona y la forma de crecimiento solo fue significativa en las zonas de RA y AP ( $G= 41.85$ ,  $g.l.= 23$ ,  $p<0.001$ ).

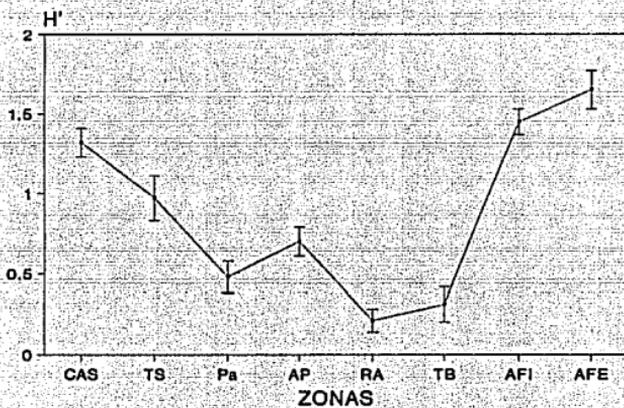


FIGURA 18. Índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) por zonas. Se muestran los valores de medias y desviación estándar.

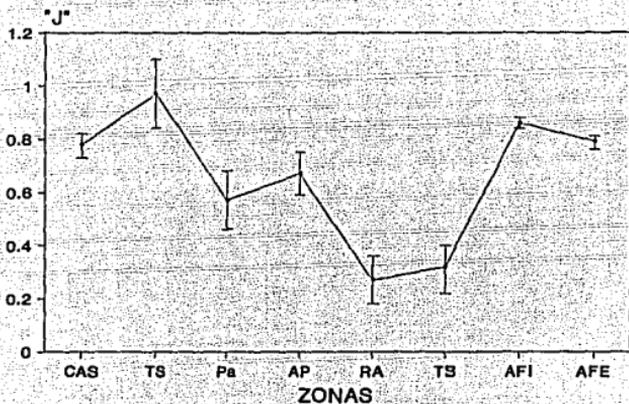


FIGURA 19. Equitabilidad de Shannon-Wiener ( $J$ ) por zonas. Se muestran los valores de medias y desviación estándar.

más alto (siendo éste prácticamente de 1) y la zona de rompiente el más bajo.

Las zonas presentan diferencias significativas de diversidad (Prueba de Kruskal-Wallis = 70.58,  $p < 0.001$ ). El análisis no paramétrico de comparación múltiple de medianas de Friedman, realizado para ver las relaciones de diversidad entre las zonas, se muestra en el Cuadro 6. Las zonas profundas, que comprenden al arrecife frontal exterior, al interior y a la comunidad arrecifal de sotavento presentan los valores más altos de diversidad difiriendo significativamente de todas las demás (1). La transición sotavento, zona de profundidad media, tiene asimismo un valor de diversidad alto que comparte con las zonas profundas pero muestra similitud también con las zonas de profundidad media y baja, es decir, con el arrecife posterior, con parches y con transición barlovento (2).

El valor más bajo de diversidad lo tiene la zona de rompiente, sin embargo, no se diferencia significativamente de las demás zonas someras: posterior, transición barlovento y parches, pero sí de transición sotavento (3).

Las curvas de dominancia-diversidad se hicieron para las 8 zonas. En todos los casos los patrones se ajustaron a un modelo geométrico representado por relaciones lineales entre las variables involucradas. Se observa una variación de las pendientes de las rectas entre las zonas (Figura 20).

CUADRO 6. Análisis de comparación múltiple de medias no paramétricas de Friedman por zonas.

AFE	AFI	CAS	TS	AP	Pa	TB	RA	P
*	*	*	*	*	*	*	*	<0.001 (1)
				*	*	*	*	<0.001 (2)
				*	*	*	*	<0.001 (3)

El símbolo \* indica diferencias significativas de la diversidad entre las zonas.

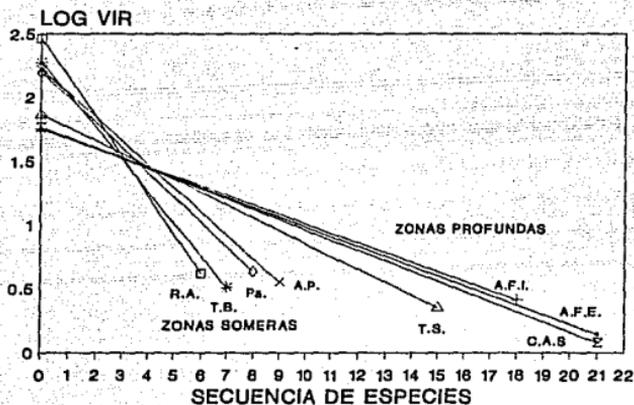


FIGURA 20. Curvas de dominancia-diversidad de las zonas. Se presentan las rectas obtenidas por medio del análisis de regresión lineal para cada una de ellas. Los valores de los ajustes a las rectas, ecuaciones y las cinco especies con el VIR más alto de cada zona se muestran en el apéndice 3.

Conforme aumenta la profundidad se observa, así mismo, la aparición de nuevas especies. Las especies y sus valores de importancia relativos por zona se muestran en el Apéndice 3.

#### 4.3 PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD

La diversidad a lo largo del gradiente de profundidad presentó un patrón que se ajustó a una curva semilogarítmica en donde la diversidad se incrementa con la profundidad, aún cuando a profundidades mayores lo haga más lentamente. La Figura 21 muestra la transformación de la curva a una recta y el ajuste de regresión lineal de la misma ( $r = 0.76$ ,  $R^2 = 0.58$ , g.l. = 107,  $p < 0.001$ ).

La energía del oleaje parece ser un factor determinante de la diversidad, ya que la tasa de cambio de la misma a lo largo del gradiente de profundidad es mayor para la sección del arrecife expuesta que para la protegida (análisis de comparación de medias,  $t = 3.2$ , g.l. = 105,  $p < 0.001$ ; Figura 22).

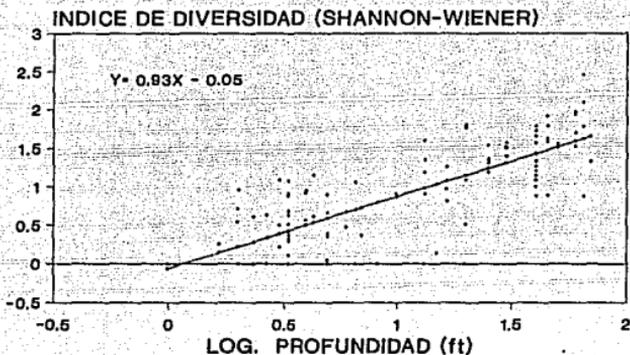


FIGURA 21. Patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad. Se presenta el ajuste de regresión lineal al patrón semilogarítmico observado ( $r = 0.76, R^2 = 0.58, g.l. = 107, p < 0.001$ ).

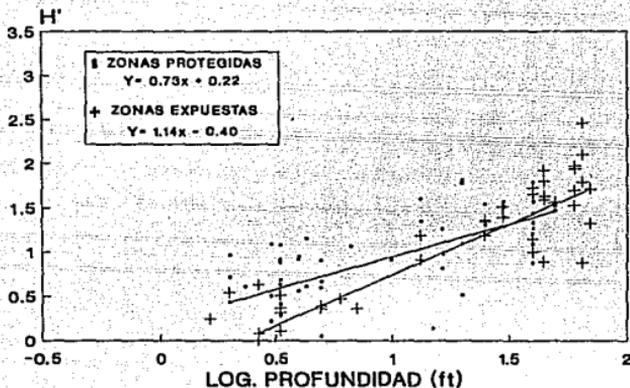


FIGURA 22. Patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad para las zonas expuestas al oleaje y para las protegidas. Se presenta el ajuste de regresión lineal para cada una de ellas (expuestas:  $r = 0.75$ ,  $R^2 = 0.86$ , g.l. = 48,  $p < 0.001$ ; protegidas:  $r = 0.43$ ,  $R^2 = 0.65$ , g.l. = 57,  $p < 0.001$ ).

## 5. DISCUSION.

### 5.1 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE CHOPAS

En este estudio se encontraron veinticuatro especies de corales hermatípicos en el arrecife Chopas, cuya extensión es de 8.5 km<sup>2</sup>. Este es el valor más alto de riqueza específica reportado para los arrecifes coralinos del área de Antón Lizardo, Veracruz. En comparación, el arrecife Cabezo que es la estructura más grande del área (18.9 km<sup>2</sup>; Espejel, 1991) y donde el tamaño de muestra es similar al de Chopas (108 líneas lo que representa 2,120 mts muestreados), posee 22 especies (Padilla, 1989). El arrecife Anegada de Afuera, de tamaño semejante al de Chopas (7.69 km<sup>2</sup>; Espejel, 1991) y con un tamaño de muestra inferior (53 líneas, 1060 mts muestreados), posee 20 especies (Lara, 1989), aunque existe duda de la presencia de una de ellas para los arrecifes del área de Veracruz.

En comparación con los arrecifes coralinos de la zona zoogeográfica del Caribe, el arrecife Chopas presenta un bajo número de especies. En Jamaica, Goreau y Wells (1967) describieron 52 especies de escleractinios y en San Blas, Panamá, Porter (1972a) reportó 49 especies. Liddell y

colaboradores (1984) reportaron 24 especies de corales para un arrecife de barrera localizado en Discovery Bay, Jamaica, pero su muestreo se limitó solo al área del frontal, de los 15 a los 56 metros de profundidad. Desde luego, para una comparación más formal sería necesario conocer el tamaño de muestra así como la extensión de cada uno de estos arrecifes.

El número de especies reportado para Chopas se asemeja a lo reportado para arrecifes sujetos a un gran aporte de sedimentos tanto fluviales como pluviales y que por tanto, solo crecen en pequeñas porciones del litoral o de la plataforma continental, como es el caso de los arrecifes de Puerto Rico, estudiados por Loya (1976).

El índice de diversidad ( $H' = 0.93$ ) del arrecife así como la curva de dominancia-diversidad obtenida para el mismo parecen reflejar un sistema de baja diversidad, *sensu* Magurran (1988), en donde se observa dominancia de 6 especies de corales que abarcan la mayor parte del espacio disponible. Se observa que los valores de diversidad del arrecife Chopas, de acuerdo al índice de Shannon-Wiener, están muy por debajo de los reportados en otros trabajos similares realizados en el Caribe (Porter 1972; Lidell, et al., 1984; Huston, 1985; Edmunds, et al., 1990, etc.) o en otras regiones como el Mar Rojo (Loya, 1972), coincidiendo solo con los de arrecifes poco desarrollados, donde existe

fuerte dominancia de una solo especie y además poca profundidad de implantación, como es el caso de los arrecifes del Pacífico Oriental (Glynn, 1976) o de los del área de Antón Lizardo, Veracruz, estudiados hasta el momento (Lara, 1989; Padilla, 1989).

La distribución de frecuencias del tamaño de las colonias indica que, dentro del arrecife, existen muchas colonias pequeñas y de tamaño intermedio (entre los 16 y los 32 cm) y pocas colonias grandes. Sin embargo, es conveniente mencionar que existe una gran variabilidad debido a la escala utilizada para dividir al tamaño de las colonias en categorías, que fue de tipo geométrico. La distribución log-normal del tamaño de las colonias puede deberse a la existencia de una alta mortalidad para las colonias de menor tamaño (Hughes y Jackson, 1985) y también a una influencia por parte de la historia de vida y características propias de las especies, sobre todo de aquellas que poseen un alto de número de individuos y además exhiben tamaños coloniales intermedios, lo que se refleja en la distribución. La abundancia de las formas de crecimiento del arrecife también está influida por la historia de vida de las especies. Si las especies más abundantes presentan solo formas de crecimiento incrustantes, masivas y de plato, como indican los resultados, entonces la distribución general mostrará una alta dominancia de estas tres formas.

## 5.2 ZONACION

La zonación dentro de un arrecife depende en gran medida de las condiciones ambientales que en él prevalezcan, en particular, de la intensidad de las acciones hidrodinámicas en las áreas expuestas, de la distribución y concentración de los sedimentos en áreas protegidas y probablemente, de la profundidad que presente el arrecife (Pichon, 1981). Siendo así, las características hidromecánicas de las especies de coral, su habilidad para resistir la depositación del sedimento y su plasticidad fotoadaptativa, serán los factores fundamentales que producirán una eventual zonación arrecifal (Achituv y Dubinsky, 1990).

El análisis de componentes principales mostró tendencias de agrupamiento de las líneas a nivel de región pero no de zona, y no mostró ninguna tendencia al graficar las especies. Estos resultados pueden interpretarse en dos sentidos: que la comunidad es tan heterogénea que la relación entre la distribución de los organismos y su cobertura y la profundidad a la que se encuentran no presenta ningún tipo de tendencia, o que en el análisis no se emplearon todas las variables necesarias para dar una visión aproximada de la zonación (probablemente hubiera sido adecuado incluir la variable de densidad de colonias por

especie). Otra posibilidad es que estas variables no se hayan medido en la escala adecuada. Tomando en cuenta la existencia de una distribución espacial diferencial así como la existencia de una asociación evidente de especies a lo largo de las zonas, no parece arriesgado inclinarse por la segunda opción. Quizá el hecho de no haber establecido líneas de forma sistemática (por ejemplo, cada metro de profundidad) y así tener una medida de profundidad máxima sistemática para cada zona afectó los resultados del análisis. La toma de datos dentro de cada zona, por tanto, debería de haberse realizado considerando la profundidad, es decir, estableciendo líneas que abarcaran todo el gradiente de profundidad de las zonas para así tener información precisa de todo el gradiente de profundidad del arrecife, y no lo que se hizo en este estudio, que fue establecerlas al azar dentro de cada zona.

#### 5.2.1 DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES

Las especies del arrecife Chupas no se distribuyeron azarosamente a lo largo de las regiones sino que, por el contrario, mostraron tendencias a crecer en regiones profundas o someras y/o expuestas o protegidas.

Se observa en las zonas de regiones profundas una tendencia a encontrar especies con pólipos relativamente

grandes y con una lenta tasa de crecimiento, como ocurre con las especies de los generos *Montastrea* y *Colpophyllia*, las cuales presentan un alto porcentaje de cobertura y densidad en estas zonas conformando una evidente asociación de especies de profundidad (prácticamente no existen en las regiones someras). El pólipo grande parece ser más eficaz en la remoción del sedimento (Loya, 1976) y, en algunas especies, en las relaciones de jerarquía de digestión extracelentérica (Lang, 1973). Estas características morfo y fisiológicas pueden resultar importantes en zonas donde se ha comprobado existe digestión extracelentérica de unas especies sobre otras cuando compiten por el espacio (Lang, 1973; Jackson, 1977; Lang y Chornesky, 1990) y donde el sedimento puede llegar a cubrirlas por completo.

En la región del sotavento, el sedimento parece ser causa determinante de la distribución coralina, ya que en ella predomina *M. cavernosa*, especie que presenta la mayor parte de las características morfológicas de los corales que tienen una gran eficiencia en la remoción del mismo (Loya, 1976; Pichon, 1981), así como de heterotrofia (Porter, 1976), hábito necesario si comienza a haber falta de luz y las zooxantelas disminuyen su actividad metabólica. En esta región existe gran cantidad de sedimento en suspensión, probablemente debido a la cercanía de la desembocadura del río Jamapa. A lo largo de todo el año la visibilidad es baja, aún incluso en la región del barlovento, comparada con

la visibilidad existente para los demás arrecifes de Antón Lizardo (obs. personal). Loya (1976) menciona que esta especie domina sobre todas las demás en arrecifes que reciben gran cantidad de sedimento aluvial prácticamente todos los días del año.

*Montastrea annularis* y *Colpophyllia natans* se encuentran preferentemente en la región del barlovento. La primera presenta, en las dos zonas del mismo (AFI y AFE), los valores más altos de densidad, cobertura y frecuencia de aparición, reflejándose ésto en un predominio de ocupación del substrato sobre las otras especies. Hughes y Jackson (1985) reportan, para los arrecifes de Jamaica, a *M. annularis* como la especie dominante de profundidad (por abajo de los 20 mt.). Esta tiene una gran plasticidad fenotípica que le permite crecer en forma de repisas aplanadas o platos, logrando dos cosas: aumentar su captación de luz por un lado y por el otro cubrir a colonias de otras especies que no presentan crecimientos tan masivos como los de ésta (Barnes, 1973; Porter, 1976, Lang y Chornesky, 1990). Además, resulta ser la especie más agresiva del área del Caribe, capaz de digerir a cualquier otro coral que entre en contacto con sus colonias (Jackson y Hughes, 1985) por lo que, probablemente, su dominancia en las zonas de profundidad que no presenten altas concentraciones de sedimento se deba a su agresividad y plasticidad fenotípica.

La ausencia de crecimientos masivos de las especies del género *Montastrea* y *Colpophyllia* en las zonas superiores del arrecife puede deberse a sus lentas tasas de crecimiento, lo que les impide colonizar el sustrato con igual rapidez que las especies con tasas de crecimiento mayores quedando así en desventaja respecto a éstas. En el caso de *Montastrea*, es importante considerar además el daño que sufren sus colonias por parte de peces damisela (Pomacentridae), que pueden llegar incluso a eliminarlas por completo y cuya zona de distribución se limita solo a áreas someras (Huston, 1985).

*Siderastrea siderea* constituye el último elemento del cuarteto de especies que parece caracterizar a las zonas de profundidad. Básicamente se encuentra en las zonas del barlovento. Loya (1976) reporta que puede considerarse efectiva en la remoción del sedimento, que como ya se ha mencionado constituye una característica típica de la región del sotavento, siempre y cuando éste no llegue a niveles altos de concentración, porque entonces comienza a disminuir su densidad y cobertura. De las 4 especies mencionadas es la que presenta los valores más bajos de cobertura y densidad para profundidad pero es la única que crece además en zonas someras, quizá por presentar pólipos relativamente pequeños y tasas de reproducción y de crecimiento relativamente mayores (Dodge, et al., 1974) que le permiten ocupar sustrato en zonas someras donde predominan especies de rápido crecimiento (Huston, 1985).

Las zonas someras de un metro o menos de profundidad (parches, posterior y rompiente) se ven caracterizadas por 2 especies de escleractinios: *Diploria clivosa* y *Siderastrea radians*. El género *Diploria* presenta pólipos de arquitectura compleja y muy efectivos en la remoción del sedimento (Loya, 1976); al tener una forma del tipo cerebroide es menos susceptible a sufrir daños por huracanes o fuerte movimiento del oleaje y puede llegar a competir favorablemente con otras especies en el caso de existir contacto directo (Hughes y Jackson, 1985). Puesto que *D. clivosa* monopoliza la mayor parte de la rompiente y del arrecife posterior y en menor grado las dos zonas de transición (TS y TB) (y a nivel de todo el arrecife es la especie que presenta mayor porcentaje de tejido vivo y número de colonias), puede pensarse entonces que todas estas características le confieren ventajas para colonizar e incluso monopolizar substrato en regiones someras y al mismo tiempo, poder existir en regiones profundas.

Endean y Cameron (1990) clasifican a muchas especies de coral como oportunistas o persistentes, y definen a las persistentes como especies resistentes a las perturbaciones físicas normales dentro de un arrecife y con capacidad de sobrevivir en habitats rigurosos, como puede ser la zona de la rompiente de la Gran Barrera Arrecifal. Si las perturbaciones se dan en forma extrema las especies oportunistas tienden a desaparecer así como la mayor parte de las persistentes, sobreviviendo solo una o dos de esta

última categoría que presentarán un bajo porcentaje de abundancia y cobertura de tejido vivo. *D. clivosa* es posible que caiga en esa categoría, debido a su alta sobrevivencia en esta zona, que es bastante rigurosa y que parece constituir una típica zona de rompiente afectada por fuertes movimientos del oleaje, con poca cobertura de tejido vivo y una baja densidad de colonias (Gelster, 1977), y así mismo, debido a su persistencia en las demás zonas del arrecife, no importando las características físicas que en ellas predominen.

*Siderastrea radians*, en la zona de parches, puede verse favorecida por su facilidad para crecer en forma de rolling stone (Glynn, 1974; ver sección 5.2.2 tamaño de las colonias).

Las zonas de transición se ven caracterizadas por *D. clivosa* y *S. siderea*, en el caso de transición sotavento, y por *D. clivosa* y *Acropora palmata*, en transición barlovento.

En la transición sotavento del arrecife Chopas el sedimento puede considerarse ya como un factor importante, por tanto es fundamental para las especies removerlo de forma eficaz, como se sabe que lo hace *S. siderea* (Loya, 1976). En el caso de transición barlovento, el efecto del oleaje debe seguir siendo significativo ya que las especies del género *Acropora*, todas ellas con crecimientos ramificados, se

caracterizan por su resistencia al efecto hidromecánico del movimiento del agua (Hughes y Jackson, 1985).

Hubbard (1974) considera a *M. annularis*, *S. siderea*, *P. astreoides* y *D. clivosa* como especies pioneras o principales constructoras de los arrecifes coralinos del área del Caribe (vide in Pichon, 1981). Todas ellas representan parte importante de la cobertura y densidad reportada para el arrecife Chopas por lo que puede inferirse que también tienen un papel principal en la construcción y colonización del mismo.

Los géneros *Montastrea* y *Siderastrea* presentan particularidades en su distribución que los hacen resultar interesantes. Las dos únicas especies de los dos géneros se distribuyen en regiones del arrecife completamente diferentes. Puesto que son especies presumiblemente más semejantes entre sí que entre las demás, ya que provienen de un ancestro común, se puede pensar que sus requerimientos son similares, sin embargo, su distribución espacial parece reflejar lo contrario. Aunque se considera muy necesario profundizar en la teoría que existe alrededor del concepto de nicho para plantear la siguiente idea, podría proponerse su distribución como un posible ejemplo de una "diferenciación de nicho" y de un efecto de competencia interespecífica a largo plazo, *sensu* Giller (1984). Este autor menciona que, si los recursos comienzan a ser

limitantes, en la comunidad solo prevalecerán las especies más eficientes o con más habilidad para apropiarse del mismo. El resultado a corto plazo se reflejaría en un decremento de la equitabilidad y eventualmente de la riqueza de especies. En largos periodos de tiempo, la competencia interespecifica podría producir una especialización y una "diferenciación de nichos" entre las especies.

En el caso del arrecife Chopas, es claro entonces que existe una distribución diferencial de las especies en el espacio que parece no deberse al azar y que causa una zonación mas o menos conspicua al observador, aún cuando los resultados del análisis de componentes principales no den una muestra clara de ésta. Parecen figurar como factores fundamentales en la misma la concentración de sedimentos y la energía del oleaje. Estos factores de perturbación actúan en las zonas de manera desigual y en diversos grados de intensidad y presentan, por tanto, efectos distintos en cada una de ellas. Por último, las historias de vida de los organismos parecen influir, así mismo, en la distribución espacial de las especies y por tanto, en la zonación.

## 5.2.2 PARAMETROS DE LA COMUNIDAD DE ESCLERACTINIOS POR ZONAS

### TAMAÑO DE LAS COLONIAS

El tamaño de las colonias parece relacionarse con algunas características del ambiente. Las colonias de gran tamaño son más resistentes a factores físicos de mortalidad y a los efectos de la competencia (Hughes y Jackson, 1985; Lang y Chornesky, 1990).

El diámetro de las colonias fue significativamente diferente entre las zonas del arrecife. Las colonias de menor tamaño se presentaron en la zona de parches, que difiere de las demás. Existen dos razones que pueden explicar la diferencia de tamaño en la zona: el sustrato, que es básicamente arenoso e impide o dificulta la fijación al fondo provocando que las especies de coral que ahí habitan tengan que desarrollar algún tipo de estrategia para la posterior ocupación del mismo, y la abundancia de organismos removedores del sedimento del fondo (peces y gasterópodos), que con su actividad de forrajeo rompen o fracturan las colonias de coral.

Una estrategia para solucionar el problema de la fijación al sustrato parece haberse desarrollado por algunas especies, que crecen en esta zona en forma de

colonias completamente esféricas y cubiertas en su totalidad por tejido vivo (Glynn, 1974). Estas colonias ruedan de un lado a otro, de ahí que se las conozca con el nombre de "rolling stones", y evitan así quedar cubiertas por sedimento o arena (Glynn, 1974). Puesto que su forma es completamente esférica, entonces las colonias de gran tamaño presentarán mayor dificultad para ser movidas continuamente por el propio flujo del agua y, por tanto, parte del tejido vivo que está en contacto con el substrato se necrosará.

Por otro lado, los organismos removedores del fondo, ya mencionados anteriormente, abundan en esta zona. Su actividad de forrajeo, que consiste en mover constantemente el sedimento, facilita que se fracturen las colonias de gran tamaño (Glynn, 1974) y favorece, por tanto, la existencia de colonias pequeñas.

El substrato de la zona de parches del arrecife Chopas es fundamentalmente arenoso. En la zona existe una gran cantidad de colonias con forma de rolling stones. La especie *Siderastrea radians*, por ejemplo, tiene una gran tendencia a encontrarse con forma de rolling stone (obs. personal) y en esta zona presenta a más del 60% del total de sus colonias, por lo que también existe una influencia sobre el tamaño por parte de esta especie. Por último, hay un gran movimiento de organismos removedores del sedimento del fondo (Pizafía, 1990 y Jácome, 1992, reportan para esta zona altas densidades poblacionales de moluscos). Por tanto, el tipo de substrato, la influencia del tamaño de las colonias de las especies

dominantes y la abundancia de estos organismos removedores parecen ser los factores causales del tamaño de las colonias en esta zona.

Las zonas someras de la cresta presentan tamaños grandes de colonias. Puesto que el tamaño se relaciona con la resistencia que puedan presentar las colonias hacia algunos factores físicos de mortalidad (Hughes y Jackson, 1985), es factible entonces que en estas zonas sean las perturbaciones físicas extremas (Loya, 1972, Pichon, 1981) las que provoquen esa diferencia en el tamaño colonial. Las colonias de gran tamaño también parecen ser más resistentes a la depositación del sedimento (Loya, 1976). Puede pensarse entonces que en las zonas profundas del sotavento, donde la concentración de sedimentos es alta (Loya, 1976; Lara, 1989; Padilla, 1989), las colonias tiendan a presentar diámetros superiores. Las zonas profundas del barlovento pueden estar afectadas por este mismo factor, ya que el arrecife Chopas, debido a su ubicación, presenta una alta cantidad de sedimento en suspensión durante la mayor parte del año incluso en las zonas donde hay más movimiento del oleaje.

Finalmente, es importante mencionar que la diferencia de tamaños entre las zonas también puede estar influida por el tamaño de las colonias de las especies que predominen en ellas (ver sección 5.1).

La diferencia en el tamaño de las colonias que pudiera presentarse entre las especies de la comunidad podría sugerir, si se correlacionara de forma negativa con la abundancia de las mismas, como ya se ha reportado para algunas especies (Edmunds, et al., 1990), la existencia de un factor de denso-dependencia afectando a esta variable, además de los ya mencionados anteriormente. Este tipo de estudio sería interesante realizarlo en la región de la cresta, donde se presenta una baja densidad de colonias y una clara dominancia de una especie, y en las regiones de profundidad, donde los datos parecen mostrar una correlación pero positiva.

#### FORMAS DE CRECIMIENTO.

Geister (1977) y, por otro lado, Rosen (1975) y Pichon (1978), han desarrollado un patrón global zonación en relación con las formas de crecimiento de las colonias vinculado a factores del ambiente (*vide in* Achituv y Dubinsky, 1990). Estos autores relacionan las formas con las diferentes condiciones hidrodinámicas que imperan en las zonas (Pichon, 1981), otorgándole por tanto, un gran peso al factor físico de energía del oleaje. Proponen, para la sección de expuesta del arrecife, formas masivas en las zonas profundas, ramificadas en las intermedias e incrustantes

en las someras. En la parte plana plantean basicamente ramificadas y masivas y hacia la pendiente protegida, en las zonas someras ramificadas y en las de profundidad formas masivas (viJe in Achituv y Dubinsky, 1990).

El análisis realizado parece sugerir la existencia de un patrón determinado de formas de crecimiento para el arrecife Chopas. En las zonas profundas de la pendiente expuesta o barlovento predominan las formas incrustantes y de plato, existiendo una disminución significativa en las masivas. Esta tendencia se observa también en algunas de las zonas planas expuestas al movimiento del oleaje. Hacia las zonas protegidas, se observa un aumento significativo en las formas masivas y ramificadas, disminuyendo las incrustantes.

Se sugiere que el aumento significativo de las formas incrustantes en las zonas del barlovento, tomando en cuenta que si la energía del oleaje es intensa puede percibirse y afectar hasta los 20 metros de profundidad (Andrews y Pickard, 1990), se debe al movimiento del oleaje, que afecta no solo a la región de la cresta sino también a estas zonas, determinando en parte su estructura comunitaria. Geister (1977) coincide en señalar a la energía del oleaje como un factor determinante en la zonación de los arrecifes del Caribe, mencionando además que la influencia de otros factores puede provocar que el patrón de zonación deje de ser regular. La presencia de las formas de plato en estas

zonas también incrementa de manera significativa. Tradicionalmente se han explicado como una estrategia para aumentar el área de captación de luz conforme va aumentando la profundidad (Barnes, 1973) o incluso como una modificación producida en ambientes de alta energía del oleaje (Karlson, 1985), sin embargo, Hughes y Jackson (1985) consideran que la presencia de estas formas en ciertas especies se vé influida por otros factores, incluyendo aquellos inherentes a la propia historia de vida de los organismos. Puesto que la presencia significativa de estas formas se dá solo en la región más profunda del arrecife Chopas (AFE) que sobrepasa a las otras en profundidad por más de 10 metros, puede pensarse entonces que se presenta como una estrategia para aumentar la captación de luz y, por tanto, que el nivel de ésta comienza a disminuir notoriamente en esa zona.

A pesar de que las formas de crecimiento se encuentran bajo estricto control genético, muchas evidencias muestran que son influidas por ciertos factores del ambiente, aún cuando se desconocen los mecanismos para lograrlo (Barnes, 1973). Puesto que las especies tienen características de historias de vida distintas y no presentan las mismas formas de crecimiento, se sugiere además que las diferencias encontradas entre las zonas deben de estar influidas en parte por este factor.

Las diferencias de formas de crecimiento encontradas entre las zonas dan la pauta para sugerir la existencia de un patrón a lo largo del eje menor muy semejante al patrón descrito por los autores antes mencionados.

#### CONDICION DE LAS COLONIAS.

En las zonas más someras del arrecife Chopas (rompiente y arrecife posterior) se presenta una cobertura significativa de algas sobre las colonias de los escleractinios, lo que coincide con resultados obtenidos por diversos autores, que señalan la importancia del factor lumínico en el crecimiento y desarrollo algal, el cual en esas zonas puede llegar a cubrir por completo colonias de corales y causar su muerte (Dahl, 1974; Jackson, 1977). Estudios realizados en el Mar Rojo reportan, por ejemplo, que sin la actividad forrajeadora del erizo *Diadema setosum* las algas de las zonas someras acaparan y monopolizan el substrato (Berner, 1990). Siendo así, es de esperarse que la cobertura de algas sobre las colonias sea superior en estas zonas y no en las de profundidad intermedia o máxima, tal y como es el caso del arrecife Chopas. La ocupación del espacio por parte de las algas y el crecimiento sobre las colonias deben de considerarse como factores fundamentales que afectan la distribución y diversidad de las especies en ambas zonas.

En estas dos zonas, además, se encontró que el número de colonias con algas se ve afectado no solo por la zona, sino también por la forma de crecimiento que presenten éstas. En ellas, las colonias de formas masivas muestran significativamente un mayor número de algas que las de formas incrustantes.

Puesto que las algas crecen sobre partes muertas del coral, es necesario entonces que éste sufra un daño que le provoque una mortalidad parcial de tejido antes de que se produzca el crecimiento algal (Hughes y Jackson, 1985). Debido a lo anterior, no resulta arriesgado suponer que las colonias masivas sufren un mayor daño en esas zonas que las incrustantes, otorgando así substrato disponible al crecimiento de las algas, por demás abundantes en la región. Puede ser que el daño sea resultado solo de la acción mecánica del agua (al ofrecer las colonias masivas más resistencia al movimiento de la misma que las incrustantes), a un mayor forrajeo por parte de organismos coralívoros o a una mayor permanencia en la región. Se está de acuerdo en categorizar a las colonias de formas masivas como colonias con largos períodos de vida (Frank, 1969; Connell, 1973; tomado de Endean y Cameron, 1990) que pueden existir a lo largo de cientos de años, alcanzando además tamaños muy grandes. El hecho de persistir por más tiempo puede provocar que sufran más daño, independientemente de los otros factores a considerar.

Para probar que realmente existe una preferencia de las algas a crecer sobre colonias con este tipo de crecimiento (o con cualquier otro) habría que realizar un diferente tipo de estudio, básicamente a largo plazo y experimental.

#### DIVERSIDAD.

La diversidad de las zonas refleja una serie de combinaciones de diferentes factores bióticos y abióticos que actúan de forma distinta en cada una de ellas, probablemente estructurando de manera particular a la comunidad de escleractinios que en ellas habita. Según Huston (1985), es la interacción de esta serie de perturbaciones físicas junto con la tasa de desplazamiento competitivo lo que determina la estructura comunitaria de los corales y los patrones consistentes de zonación y de diversidad arrecifales.

El análisis de comparación múltiple no paramétrico de diversidad muestra a las tres zonas de mayor profundidad (AFI, AFE y CAS) y a una de transición (TS) como las más diversas; así mismo, son las zonas que presentan mayor número de especies y abundancia de colonias; es en ellas, además, donde se presentan especies "raras" con una

abundancia mínima (de no más de 10 colonias por zona). Estas especies le confieren al arrecife uno de sus atributos más importantes y muy poco tomado en cuenta, que es la gran cantidad de especies que presentan números poblacionales muy inferiores a los mostrados por las especies comunes o abundantes (Endean y Cameron, 1990). En las zonas de profundidad la tasa de crecimiento de las colonias disminuye, quizá porque el nivel de energía lumínica decrece afectando así a las zooxantelas en simbiosis con el coral y por tanto a su tasa de calcificación (Huston, 1985). El decremento de las tasas de crecimiento ocasiona una disminución en la competencia por el espacio, lo que puede reflejarse en una mayor coexistencia de especies y en la prevención de un desequilibrio competitivo, manteniendo así una mayor diversidad (Huston, 1985). Por otro lado, el hecho de que el agua de Veracruz sea relativamente turbia puede afectar la distribución de las especies de escleractinios haciendo más reducido el intervalo de profundidad aprovechable y ocasionando una superposición de los mismos. Parece que este efecto puede contribuir a aumentar la diversidad en la base del arrecife (Glynn, 1976).

Por último, es importante tomar en cuenta a las perturbaciones de tipo local, como las que se dan en la región del barlovento, referentes al movimiento del agua a través del sistema de "macizos y canales", que se presenta en esa región como consecuencia del escurrimiento del agua al chocar contra la región de la cresta arrecifal. Munk y

Sargent (1954; *vide in* Andrews y Pickard, 1990) sugieren que el movimiento de agua que se dá a través de los canales es de vital importancia en la prevención de la depositación de materia orgánica en el substrato y en la renovación de agua rica en nutrientes cerca de los constructores arrecifales. El efecto de estos diversos factores, difíciles de evaluar por separado, puede ser que incremente la diversidad al establecer requerimientos fisiológicos favorables para el crecimiento y desarrollo de muchas de las especies de coral.

En las zonas profundas, por tanto, se sugiere la posibilidad de considerar como factores de importancia en el mantenimiento de la diversidad al decremento de la tasa de crecimiento de los corales, como lo menciona Huston en los trabajos ya citados anteriormente y a los factores de perturbación que actúan localmente, como lo mencionan Munk y Sargent (1954; *vide in* Andrews y Pickard, 1990). Se sugiere realizar estudios posteriores que deberían ir enfocados a evaluar la frecuencia y magnitud de las perturbaciones existentes (sedimentación, energía del oleaje y, además, a las que se dan a nivel muy local) y posteriormente, a evaluar la demografía, historias de vida y relaciones de los corales escleractinios que se encuentren en estas zonas para poder obtener un mayor conocimiento de los procesos diversificadores en el área. Las mediciones de la variabilidad espacial y temporal de los parámetros poblacionales constituyen un primer y fundamental paso en el

entendimiento de la organización de la comunidad coralina  
(Hughes y Jackson, 1985)

Las zonas de la región de la cresta y la zona de parches (de la región de la laguna arrecifal) difieren en cuanto a diversidad de las zonas de profundidad. La región de la cresta, en general, y la zona de rompiente, en particular, debe de estar sometida a un fuerte régimen de perturbación causado por el movimiento del oleaje, el cual provoca una baja diversidad. La zona de la rompiente arrecifal se caracteriza, basicamente, por la presencia de la especie *D. clivosa*, que muestra una clara dominancia y monopolización del substrato. Geister (1977) tipifica a este tipo de zona en el nivel tres (de seis existentes y en orden decreciente de energía) para el área del Caribe, considerando que si predomina esta especie el efecto de las olas debe ser altamente "abrasivo".

Se menciona a la bajamar como perturbación importante de esa zona, pero en el Golfo de México el cambio del nivel del mar debido a las mareas no es pronunciado.

Las otras dos zona de la región de la cresta presentan también una baja diversidad. Si se asume entonces que la rompiente arrecifal se vé afectada principalmente por la intensa energía del oleaje, estas dos zonas, debido a su poca profundidad, quizá se vean igualmente afectadas por

ésta. Por último, es importante considerar el factor lumínico. Siendo zonas donde éste es muy intenso, las algas se desarrollan rápidamente y acaparan gran parte del sustrato, resultando fuertes competidoras de los corales en esas áreas. Se ha observado, de hecho, que tanto algas incrustantes como aquellas que crecen formando tapices crecen por encima y matan a colonias de coral aparentemente sanas (Dahl, 1974). Quizá esta limitación en espacio así como la eliminación por sobrecrecimiento influyan igualmente en la diversidad de toda esa región.

La zona de parches, por el contrario, no presenta un gran movimiento del oleaje, pero sí un sustrato arenoso que dificulta la fijación del coral, tanto de larvas como de pedazos de colonias fraccionadas, y su posterior desarrollo ya que tienden a quedar cubiertas por el mismo. Siendo así, solo pocas colonias de algunas especies, y sobre todo aquellas que puedan crecer como rolling stones, son capaces de fijarse al mismo, ocasionando que la diversidad sea baja. Aún cuando ya se presenta sedimento de todo el material acarreado desde el barlovento al sotavento, en esta zona no parece representar un factor importante (como sí parece serlo en la otra zona de la laguna arrecifal, la transición sotavento) ya que la existencia del pasto marino *Thalassia testudinum* actúa como trampa del mismo provocando incluso una alta visibilidad en parches.

**CURVAS DOMINANCIA-DIVERSIDAD.**

El modelo de las series geométricas o de la "hipótesis del nicho pre-vacio" al cual se ajustaron significativamente todas las curvas de dominancia-diversidad del arrecife Chopas, supone que la especie dominante de la comunidad toma una proporción  $k$  del recurso limitante, la siguiente especie se apropia de la misma proporción  $k$  del recurso sobrante, la tercera especie procede de igual forma y así, sucesivamente, proceden las restantes especies de la comunidad. Puesto que la proporción de abundancia de cada especie es constante con respecto a la que le precede, el modelo aparece como una recta de pendiente pronunciada si los datos se representan en una gráfica de dominancia-diversidad (Magurran, 1988).

Magurran (1988) observa que el patrón de las series geométricas se presenta primordialmente en ambientes de baja diversidad, con condiciones adversas y de pocas especies o en los primeros estadios de sucesión. Conforme la sucesión avanza o las condiciones del medio mejoran el patrón de abundancia de especies tiende a transformarse en una distribución del tipo de las log series. May (1975) menciona además, que esta distribución, al igual que la de la vara rota, puede verse como característica de comunidades relativamente simples cuya dinámica esté dominada por un

solo factor; siendo así, este modelo refleja aspectos dinámicos de la comunidad.

Las curvas de dominancia-diversidad obtenidas podrían relacionarse con el desarrollo sucesional de la comunidad coralina del arrecife a través del tiempo (Magurran, 1988). Podría interpretarse entonces que las especies más dominantes fueron especies pioneras (May, 1975), que llegaron antes a colonizar espacios vacíos y se mantuvieron posteriormente en ellos.

Sin embargo, la comunidad de escleractinios del arrecife en estudio parece vivir más en un ambiente adverso u hostil que representar estadios muy tempranos de una sucesión. El Golfo de México es un área de alta sedimentación terrígena y con temperaturas invernales (Milliman, 1973) muy cercanas a los límites inferiores de resistencia de los corales (Goreau, et al., 1979). A nivel mundial, los arrecifes se ven restringidos a aguas poco profundas y circunscritas a los trópicos, generalmente bajas en nutrientes y plancton lo que favorece una mayor penetración lumínica (Yonge, 1973), con una temperatura mínima anual que no baje de los 18°C (Achituv y Dubinsky, 1990) y en zonas donde no exista excesiva concentración de sedimentos (Schuhmacher, 1983). Quizá el bajo número de especies presentes así como la baja diversidad que muestra el arrecife Chupas sean un reflejo entonces de las

condiciones del medio, que probablemente en lo que se refiere a temperatura y sedimentos se encuentren muy cercanas a las limitantes en la distribución de los escleractinios. De hecho, Milliman (1973) considera que los arrecifes que se presentan en Veracruz y Campeche son arrecifes marginales a toda la zona zoogeográfica del Caribe.

Las especies que presentan las zonas someras crecen también, aunque con una abundancia menor, en las profundas. Sin embargo, se observa la aparición de gran número de especies nuevas conforme se incrementa la profundidad (de hecho, en las tres zonas más profundas se presenta casi el 100% de la especies reportadas para el arrecife), es decir, hay especies que solo crecen en las zonas profundas. Puede ser que estas especies presenten características fisiológicas que limiten su crecimiento en zonas de mayor estrés físico, o que aún cuando fisiológicamente no presenten ningún problema, sus características anatómicas o morfológicas las hagan ser más frágiles y se fracturen con mayor facilidad en estas zonas. Por tanto, la aparición de nuevas especies en profundidad puede estar asociada a las características intrínsecas de las especies de corales de la comunidad en relación a sus particularidades fisiológicas y anatómico-morfológicas.

### 5.3 PATRON DE DIVERSIDAD A LO LARGO DEL GRADIENTE DE PROFUNDIDAD.

Huston (1985) planteó una hipótesis en la cual propone que la diversidad a lo largo del gradiente de profundidad presenta casi siempre un patrón definido y constante que parece darse en gran cantidad de arrecifes. Este consiste en un rápido aumento de la diversidad desde la superficie hasta unos 15 metros de profundidad, llegando a ser máxima entre los 15 y los 30 metros y declinando a partir de los 25-40 metros. Menciona además que la hipótesis de la perturbación intermedia no explica el pico de diversidad máxima localizado a una profundidad donde las perturbaciones físicas parecen ser mínimas, es decir, entre los 15 y los 30 metros y donde, en base al modelo, se esperaría que ésta fuera baja. Huston (1979, 1985) propone entonces que es la interacción de estas perturbaciones, la tasa de crecimiento diferencial de los escleractinios y algunos factores bióticos (como un posible aumento de la depredación sobre las especies más abundantes), la que provoca que a esta profundidad se produzca el pico máximo de diversidad. El decremento de la diversidad a partir de los 25-40 metros de profundidad puede ser explicado por la limitación fisiológica de los corales con respecto a la luz, en relación a su simbiosis con las algas.

El patrón de diversidad con respecto al gradiente de profundidad obtenido para el arrecife Chopas no coincide, en principio, con el modelo propuesto por Huston (1985) ya que nunca se produce un decremento de la diversidad. El patrón parece ajustarse a una curva logarítmica (que explica aproximadamente el 58% de la varianza de los datos), lo que implica que la diversidad aumenta siempre en relación a la profundidad, aún cuando en zonas someras el incremento sea mayor en zonas profundas. El patrón, además, parece mostrar a la energía del oleaje como un factor determinante de la diversidad, tal y como se ha mencionado anteriormente. El cambio de la tasa de diversidad resultó ser mayor en las zonas expuestas a esta perturbación que en las zonas protegidas. Parece que cuando disminuye la intensidad del mismo, es decir cuando aumenta la profundidad, se incrementa la diversidad en las zonas expuestas a su influencia.

Patrones que no se ajustan al modelo de Huston (1985), y que tienden a presentar siempre un incremento en la diversidad, han sido reportados por diversos autores (Glynn, 1976; Lewis, 1974) pero siempre en relación a arrecifes con una baja profundidad de implantación. El arrecife Chopas presenta una profundidad máxima de 24 metros, lo cual hace pensar que cae dentro de esta categoría. Considerando que Huston (1985) plantea su modelo para arrecifes con una profundidad de implantación de por lo menos 40 metros, puede pensarse entonces que probablemente no exista una limitación

fisiológica de las algas zooxantelas simbioses del coral en relación a la luz y sus procesos de fotosíntesis y por tanto, el decremento de la diversidad en profundidad no alcance a presentarse, reflejando la curva semilogarítmica únicamente la primera parte de la "parábola invertida", que es la curva que describe el del modelo de Huston (1985).

Padilla (1989) reporta para el arrecife Cabezo, de 40 metros de profundidad, un patrón similar al propuesto por Huston, en donde explica un poco menos del 50% de la varianza de los datos. Lara (1989) propone asimismo que este patrón se cumple para el arrecife Anegada de Afuera, el cual también alcanza los 40 metros de profundidad, aún cuando no existe ninguna prueba estadística que lo confirme. Puesto que es probable entonces que en dos arrecifes de la sección de Antón Lizardo se cumpla este patrón, parece reforzarse la hipótesis propuesta anteriormente, aún cuando no sea concluyente. Por lo tanto, sería conveniente realizar estudios que involucraran la medición de las tasas de crecimiento de las poblaciones de especies reportadas en las diferentes zonas así como la evaluación numérica de las perturbaciones físicas más importantes o por lo menos más evidentes, para contar con más elementos que apoyen la hipótesis.

El patrón de diversidad obtenido para las zonas así como el patrón encontrado con respecto a la profundidad

parecen verse influidos por una variedad de factores físicos y biológicos, y también por la frecuencia de aparición de los mismos. El factor físico de energía del oleaje parece tener efectos substanciales sobre los patrones obtenidos. Otros factores importantes que se deben de tomar en cuenta son la sedimentación y el decremento de luz. Sería conveniente realizar estudios posteriores tomando en cuenta también a las tasas de crecimiento de los escleractinios y al grado de depredación que se dé sobre los mismos en diferentes niveles de profundidad. La presencia de patrones de formas de crecimiento, de asociaciones de especies con determinada distribución espacial y de patrones de diversidad apoyan la hipótesis de la existencia de una clara zonación dentro del arrecife Chopas.

## 6. CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en este estudio se presentan las siguientes conclusiones:

i) El arrecife Chopas presenta 24 especies de corales escleractinios; este es el valor más alto de riqueza específica reportado para el área de Antón Lizardo, en comparación con la de otros arrecifes del área cuya extensión es similar o mayor.

ii) La riqueza específica, el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la curva de dominancia-diversidad obtenidos para la comunidad de escleractinios, parecen seguir una tendencia a una baja diversidad en comparación con otros arrecifes del área zoogeográfica del Caribe. Los bajos valores obtenidos, pueden ser reflejo de las condiciones del medio, que probablemente en lo que se refiere a temperatura y sedimentos, se encuentren muy cercanos a las limitantes en la distribución de los corales escleractinios

iii) Existe una clara dominancia de 6 especies de corales escleractinios que contribuyen con el 65.4% de los valores de abundancia, cobertura y frecuencia de aparición en las

líneas. La dominancia de *Diploria clivosa*, *Montastrea annularis*, *Siderastrea siderea*, *Colpophyllia natans*, *D. strigosa* y *M. cavernosa* a lo largo del arrecife, quizá afecte la distribución de frecuencias generales de los tamaños y las formas de crecimiento de las colonias.

iv) Se da una zonación a nivel de las 4 regiones: barlovento, cresta arrecifal, laguna arrecifal y sotavento, dada por la relación entre la composición específica y la cobertura de las colonias encontradas en cada una de ellas. Se sugiere tomar en cuenta las variables de número de colonias de las especies y de profundidad para probar la hipótesis de la existencia de una zonación a nivel de las zonas propuestas.

v) Las especies más abundantes no se distribuyeron de manera aleatoria en las distintas zonas del arrecife. Se conforman asociaciones que tienden a distribuirse hacia las zonas profundas y/o las someras.

vi) Las diferencias encontradas en la abundancia de las formas de crecimiento para las zonas tienden a sugerir la existencia de un patrón similar al descrito por Geister (1977), Rosen (1975) y Pichon (1978), el cual relaciona las formas con las diferentes condiciones hidrodinámicas que imperan en las zonas, otorgándole un gran peso al factor de energía del oleaje.

vii) Las zonas mostraron diferencias de diversidad siendo las profundas, por lo general, más diversas que las someras.

viii) El patrón de diversidad a lo largo del gradiente de profundidad obtenido para el arrecife Chopas se ajustó a una curva semilogarítmica, que parece corresponder a la primera parte del modelo de la "parábola invertida" descrito por Huston (1985). El cambio de la tasa de diversidad a lo largo de la profundidad resultó ser mayor en las zonas expuestas a la energía del oleaje que en las protegidas, por lo que, el patrón parece mostrar que la energía del oleaje se debe de considerar como un factor determinante de la diversidad.

ix) La presencia de asociaciones de especies con determinada distribución espacial y de patrones de formas de crecimiento y de diversidad entre las zonas apoyan la hipótesis de la existencia de una clara zonación a nivel de las zonas propuestas dentro del arrecife Chopas.

x) Los factores físicos de energía del oleaje, sedimentación e intensidad luminosa, además de las características particulares de las historias de vida de los escleractinios, son elementos que pueden considerarse de peso en los resultados obtenidos en este trabajo.

## APENDICE I

LISTA SISTEMÁTICA DE LOS CORALES ESCLERACTINIOS DEL ARRECIFE  
CHOPAS (basada en la compilación de Y. Achituv, 1990).

- Phylum Cnidaria (Coelenterata)  
 Clase Anthozoa Ehrenberg, 1834  
 Subclase Zoantharia (Hexacorallia) Haeckel, 1896  
 Orden Scleractinia (Madreporaria) Bourne, 1900
- Familia Pocilloporidae Gray, 1842  
*Madracis decactis* (Lyman)  
*Madracis mirabilis* (Duchassaing y Michelotti)
- Familia Acroporidae Verrill, 1902  
*Acropora cervicornis* (Lamarck)  
*Acropora palmata* (Lamarck)
- Familia Poritidae Gray, 1842  
*Porites porites* (Pallas)  
*Porites astreoides* (Lamarck)
- Familia Agariciidae Gray, 1847  
*Agaricia agaricites* (Linnaeus)  
*Agaricia fragilis* (Dana)  
*Agaricia lamarcki* (Edwards y Haime)
- Familia Oculinidae Gray, 1842  
*Oculina diffusa* (Lamarck)
- Familia Mussidae Ortmann, 1890  
*Meandrina meandrites* (Linnaeus)  
*Mussa angulosa* (Pallas)  
*Mycetophyllia lamarckiana* (Edwards and Haime)  
*Scolymia lacera* (Pallas)
- Familia Faviidae Gregory, 1900  
*Colpophyllia natans* (Houttuyn)  
*Colpophyllia breviserialis*  
*Diploria clivosa* (Ellis y Solander)  
*Diploria strigosa* (Dana)  
*Diploria labyrinthiformis* (Linnaeus)  
*Montastrea cavernosa* (Linnaeus)  
*Montastrea annularis* (Ellis y Solander)
- Familia Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943  
*Siderastrea radians* (Pallas)  
*Siderastrea siderea* (Ellis y Solander)
- Familia Astrocoeniidae Koby, 1890  
*Stephanochoenia michellinii* (Edwards y Haime)

APENDICE 2. DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES POR ZONAS.

REGION ZONA	SOTAVENTO		LAGUNA		CRESTA		BARLOVENTO	
	CAS	TS	Pa	AP	RA	TB	API	AFE
ESPECIES								
A. cervicornis	*	*		*	*		*	*
A. palmata	*					*	*	*
A. agaricites	*					*	*	*
A. fragilis							*	*
A. lamarcki							*	*
C. breviserialis	*	*					*	*
C. natans	*	*		*	*	*	*	*
D. clivosa	*	*	*	*	*		*	*
D. labyrinthiformis	*	*	*	*	*	*	*	*
D. strigosa	*	*	*	*	*		*	*
H. decactis	*	*	*	*		*	*	*
H. mirabilis	*	*					*	*
M. meandrites	*	*					*	*
M. lamarckiana	*	*				*	*	*
M. annularis	*	*					*	*
M. cavernosa	*	*					*	*
M. angulosa	*	*					*	*
O. diffusa	*	*			*	*	*	*
P. astreoides	*	*	*	*	*	*	*	*
P. porites	*	*	*	*	*		*	*
S. lacera	*	*	*	*	*		*	*
S. radlans	*	*	*	*	*		*	*
S. siderea	*	*	*	*	*		*	*
S. michelinii	*							*
TOTAL POR ZONAS	21	15	8	9	6	7	17	21
TOTAL POR REGION	21	15			13		24	

APENDICE 3. ECUACIONES, VALORES DE AJUSTE DE LAS RECTAS Y VALORES DE IMPORTANCIA RELATIVA (VIR) DE LAS PRIMERAS CINCO ESPECIES PARA LAS CURVAS DE DOMINANCIA-DIVERSIDAD DE LAS ZONAS.

ZONA	ECUACION	r	R <sup>2</sup>	g.l.	<p	ESPECIE	VIR
CAS	$Y = -0.08x + 1.18$	0.99	0.97	19	0.001	<i>M. cavernosa</i>	57
						<i>M. annularis</i>	42
						<i>C. natans</i>	41
						<i>S. siderea</i>	28
						<i>D. strigosa</i>	27
TS	$Y = -0.10x + 1.66$	0.98	0.95	13	0.001	<i>D. clivosa</i>	94
						<i>S. siderea</i>	45
						<i>D. strigosa</i>	42
						<i>S. radians</i>	29
						<i>A. cervicornis</i>	16
Pa	$Y = -0.19x + 2.19$	0.98	0.95	6	0.001	<i>S. radians</i>	147
						<i>D. clivosa</i>	53
						<i>S. siderea</i>	36
						<i>P. astreoides</i>	22
						<i>P. porites</i>	19
AP	$Y = -0.18x + 2.21$	0.98	0.96	7	0.001	<i>D. clivosa</i>	85
						<i>S. radians</i>	68
						<i>D. strigosa</i>	56
						<i>P. astreoides</i>	34
						<i>S. siderea</i>	30
RA	$Y = -0.30x + 2.46$	0.98	0.96	4	0.001	<i>D. clivosa</i>	161
						<i>D. strigosa</i>	77
						<i>P. astreoides</i>	36
						<i>S. siderea</i>	13
						<i>P. porites</i>	6
TB	$Y = -0.25x + 2.27$	0.91	0.83	5	0.001	<i>D. clivosa</i>	168
						<i>A. palmata</i>	70
						<i>D. strigosa</i>	34
						<i>M. annularis</i>	7
						<i>P. astreoides</i>	6
AFI	$Y = -0.07x + 1.75$	0.96	0.94	15	0.001	<i>M. annularis</i>	60
						<i>C. natans</i>	54
						<i>M. cavernosa</i>	28
						<i>A. palmata</i>	22
						<i>P. porites</i>	18
AFE	$Y = -0.07x + 1.74$	0.97	0.95	19	0.001	<i>M. annularis</i>	53
						<i>S. siderea</i>	52
						<i>C. natans</i>	40
						<i>M. cavernosa</i>	27
						<i>P. astreoides</i>	16

## LITERATURA CITADA

Achituv, Y. y Z. Dubinsky, 1990. Evolution and zoogeography of coral reefs. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 1-8.

Anderson, D.J. y J. Kikkawa, 1986. Development of Concepts. In: Kikkawa, J. y D.J. Anderson (eds.). *Community Ecology: Patterns and Process*. Blackwell Scientific Publications, pp 3-18.

Andrews, J.C. y G.L. Pickard, 1990. The physical oceanography of coral-reef systems. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 11-48.

Baker, R.J. y J.A. Nelder, 1978. *Generalized Linear Interactive Modelling (The GLIM System, Release 3)*. Royal Statistical Society, London.

Barnes, D.J., 1973. Growth in colonial scleractinians. Coral Reef Project-Papers in Memory of Dr. Thomas Goreau. *Bull. Mar. Sci.* 2: 286-298.

Barnes, R.D., 1986. *Zoología de los Invertebrados*. Editorial Interamericana, México. 1157 p.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend, 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Pub., Oxford. 813 p.

Berner, T., 1990. Coral reef algae. In: Dubinsky, Z. (ed.), *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 253-264.

Birkeland, C., 1977. The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proc. Third Int. Coral Reef Symp.* 1: 15-21.

Caswell, H., 1982. Life history and the equilibrium status of populations. *Am. Nat.* 3: 317-339.

Connell, J., 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. In: Cody, M.L. and J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press. USA. pp 460-490.

Connell, J., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Connell, J. y M.J. Keough, 1985. Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. In: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London, U.K. pp. 125-151.

Dahl, A.L., 1974. The structure and dynamics of benthic algae in the coral reef ecosystem. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 1: 21-25.

Daniel, W.W., 1979. *Applied nonparametric statistics*. Houghton Mifflin Company, USA. 503 p.

Diamond, J. y T. Case, 1986. *Community Ecology*. Harper and Row. USA.

Dodge, R.E., R.C. Allen y J. Thompson, 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature* 247: 574-577.

Edmunds, P.J., D.A. Roberts y R. Singer, 1990. Reefs of the northeastern Caribbean I. Scleractinian Populations. *Bull. Mar. Sci.* 3: 780-789.

Emery, K.O., 1963. Estudios Regionales: Arrecifes Coralinos de Veracruz. *Geofísica Internacional* 3 (1): 11-17.

Endean, R. y A.M. Cameron, 1990. Trends and new perspectives in coral reef ecology. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 469-492.

Erez, J., 1990. Food sources in coral-reef ecosystems. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 411-418.

Espejel, J.J., 1991. Aspectos geológicos y ecológicos de la distribución de los escleractinios en los arrecifes coralinos de Antón Lizardo y el Puerto de Veracruz, Golfo de México. Tesis Maestría en Ciencias. Fac. Ciencias, UNAM. 100 p.

Everitt, B.S., 1976. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall Ltd., Gran Bretaña. 125 p.

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

Fricke, H.W. y B. Knauer, 1986. Diversity and spatial pattern of coral communities in the Red Sea upper twilight zone. *Oecologia* 71: 29-37.

Gauch, H.G., Jr., 1981. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, New York. 294 p.

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

Giller, P.S., 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London. 176 p.

Glynn, P.W., 1974. Rolling stones among the scleractinia: mobile coralliths in the Gulf of Panama. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 2: 193-198.

Glynn, P.W., 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecol. Monogr.* 46:431-456.

Glynn, P.W., 1990. Feeding ecology of coral reef macroconsumers: patterns and effects on coral community structure. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York, pp 365-400.

Goreau, T.F., 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species Composition and zonation. *Ecology* 40: 67-90.

Goreau, T.F. y J.W. Wells, 1967. The shallow-water scleractinia of Jamaica: revised list of species and their vertical distribution range. *Bull. Mar. Sci.* 17: 442-453.

Goreau, T.F., 1973. The ecology of Jamaican coral reefs. II. Geomorphology, zonation and sedimentary phases. *Bull. Mar. Sci.* 23:399-464.

Goreau, T.F., N.I. Goreau y T.J. Goreau, 1979. Corals and coral reefs. *Sci. Am.* 241(2): 110-120.

Greig-Smith, P., 1986. Chaos or order-organization. In: Kikkawa, J. y D.J. Anderson (eds.). *Community Ecology: Patterns and Process*. Blackwell Scientific Publications. pp 19-29.

Harrison, P.L. y C.C. Wallace, 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York. pp 133-207.

Hubbell, S.P. y R.B. Foster, 1986. Biology, chance an history, and the structure of tropical tree communities. In: Diamond, J. y T.J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper and Row, Nueva York, USA.

Hughes, T.P. y J.B.C. Jackson, 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecol. Monogr.* 2: 141-166.

Huston, M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.

Huston, M.A., 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 146-177.

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

Jackson, J.B.C. y T.P. Hughes, 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. *Am. Sci.* 73: 265-274.

Jácome, L., 1992. Análisis de las comunidades malacológicas asociadas al arrecife Anegada de Afuera, Veracruz, México. Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM. 62 p.

Jordán, E., 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la península de Yucatán, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 1: 69-86.

Karlson, R.H., 1985. Growth and life history patterns of coral reef organisms: a discussion group summary and overview. In: Reaka, M.L. (ed.). *The ecology of coral reefs*. (Symposia series for undersea research. National Oceanic and Atmospheric Administration's Undersea Research Program no. 1). USA. pp 17-25.

Krebs, C., 1985. *Ecología, estudio de la distribución y la abundancia*. Ed. Harla, México. 753 p.

Lang, J.C., 1973. Coral reef project-papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 1. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. *Bull. Mar Sci.* 23: 260-279.

Lang, J.C. y E.A. Chornesky, 1990. Competition between scleractinian reef corals. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World, Coral Reefs*. Elsevier Science Publishing Company, Nueva York, pp 210-252..

Lara, M., 1989. Zonación y caracterización de los escleractinios en el arrecife Anegada de Afuera, Veracruz, México. Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM. 91 p.

Lewis, J.B., 1974. Settlement and growth factors influencing the contagious distribution of some Atlantic reef corals. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 2: 201-206.

Liddell, E.D., S.L. Ohlhorst y S.K. Boss, 1984. Community patterns on the Jamaican coral reefs. In: Oliver, W.A. (ed.). Recent advances in the paleobiology and geology of the Cnidaria: proceedings of the Fourth International Symposium on fossil Cnidaria (Palaeontographica Americana Series, no. 54). Ithaca, NY, USA. pp 385-389.

Lopez, M., 1992. Diagnósis taxonómica de las esponjas de las estructuras arrecifales de Antón Lizardo y Puerto de Veracruz. Tesis Prof. Fac Ciencias, UNAM. 88 p.

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

Loya, Y., 1976. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals. *Bull. Mar. Sci.* 26(4): 450-466.

Loya, Y., 1978. Plotless and transect methods. In: Stoddart, D.R. y R.E. Johannes (eds.). Coral Reefs: research methods. UNESCO, Monographs on Oceanographic Methodology. 197-218 pp.

Magurran, E.A., 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, USA. 179 p.

May, R., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L. and J.M. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press. USA. pp 81-120.

McNaughton, S.J. y L.L. Wolf, 1979. Species diversity and coexistence. In: Facultad de Ciencias, Unam (ed.), Ecología. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp 375-409.

Milliman, J.D., 1973. Caribbean Coral Reefs. In: O.A. Jones and R. Endean (eds). Biology and Geology of Coral Reefs. Vol 1 Geology. pp 1-50.

Noy-Meir, I., 1973. Data transformation in ecological ordination: I. Some advantages of non-centering. *J. Ecol.* 61: 329-341.

Noy-Meir, I., 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *J. Ecol.* 63: 459-483.

Padilla, C.A., 1989. Estructura comunitaria de escleractinios del arrecife El Cabezo, Veracruz. Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM. 96 p.

Pichon, M., 1981. Dynamics aspects of coral reef benthic structures and zonation. *Proc. Fourth Int. Coral Reef Symp.* 1: 581-594.

Pickett, S.T.A. y White, S.W., 1985. Patch dynamics: a synthesis. In: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London, U.K. pp. 371-384.

Pizaña, J., 1990. Moluscos arrecifales de Antón Lizardo, Veracruz. Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM.

Porter, J.W., 1972. Patterns of species diversity in Caribbean reef corals. *Ecology* 53: 745-748.

Porter, J.W., 1972a. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 2: 89-116.

Porter, J.W., 1976. Autotrophy, heterotrophy and resource partitioning in caribbean reef-building corals. *Am. Nat.* 110: 731-752.

Randall, J.E., 1974. The effect of fishes on coral reefs. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 1: 159-166.

Rosado, J., 1990. Patrones de distribución, diversidad y utilización del espacio de las anémonas y zoántidos (Coelenterata: Anthozoa) de Veracruz. Tesis Prof. Fac. Ciencias, UNAM. 56 p.

Rosen, D., 1983. The tropical high diversity enigma—the corals'—eye view. In: *The evolving Biosphere*. pp 103-129.

Routledge, R.D., 1980. The form of Species-Abundance Distributions. *J. Theor. Biol.* 82: 547-558.

Smith, F.W., 1948. *Atlantic Reef Corals*. University of Miami Press, USA. 164 p.

Snedecor, G.W. y W.G. Cochran, 1979. *Métodos Estadísticos*. Cecsa, México. 694 p.

Sokal, R.R. y F. Rohlf, 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco, USA.

Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.

Sousa, W.P., 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. In: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London, U.K. pp. 101-124.

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

Whittaker, R.H., 1975. *Communities and Ecosystems*. MacMillan Publishing Co., USA. 373 p.

White, P.S. y S.T.A. Pickett, 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A. y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, London, U.K. pp. 3-9.

Yonge, C.M. 1963. The biology of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 1: 209-260.

Yonge, C.M., 1973. Coral reef project-papers in memory of Thomas F. Goreau. The nature of reef-building (hermatypic) corals. *Bull. Mar. Sci.* 23(1): 1-15.

Zar, J.H., 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA. 598 p.

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme formado.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, Biol. Horacio Paz, Biol. Luz María Calvo, M. en C. Andrea Raz-Guzmán y M. en C. Fedro Guillén, por aceptar revisar este trabajo.

A Miguel y Horax, gracias, muchas gracias por su paciencia, atención, empuje y motivación. Por todos los días que conviví con ellos y por todo lo que aprendí a su lado, por las pláticas de comunidades, de diversidad, del glim.

A Luma, por sus ganas de ayudarme, por su amistad, por las pláticas que no tienen nada que ver con ecología, y ni siquiera con biología, mil gracias.

A Fedro, por las apuestas, por su gran capacidad de crítica, por todo eso, gracias.

A Andy, por su comprensión, por toda la ayuda otorgada.

A Itzia, en primera instancia, por la inmensa colaboración en la realización de esta tesis. Por la isla, por la amistad, por todo lo vivido, por las mil y mil horas de plática, por apoyarme siempre, por estar junto a mí, por el gallo, porque sé todo lo que falta por compartir, por la nadada; en suma, por aguantarme, muchas gracias.

A Le, por haber realizado una de las primeras correcciones de este trabajo con tanta limpieza y concentración. Por su comprensión, apoyo y amistad; por todo lo que hemos compartido.

A Marina, por los 20 años de conocernos, por su ayuda, por ser mi hermana.

A Silvi, gracias por los años de la carrera, por "Los Tuxtlas", por el caparacho, porque somos eternas. A Ara, sobre todo por entenderme tan bien.

Sobre todo al Plino, por qué no.

A los que de alguna forma aportaron ideas o apoyo en la realización de esta tesis: Longino, Cris, Jena, Dodo, Rolex, Quique, y todos los demás, muchas gracias.

Al equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias por participar en la toma de datos de corales de la Biología de Campo "Arrecifes Coralinos de Veracruz", febrero de 1989.

A "La Moya" y al "Fito", pescadores de Antón Lizardo. Al Capitán Gabriel Serrano

Por último, y con muchísimo cariño, a mi familia: a Suso y Loty. Muchas, muchísimas gracias por absolutamente todo. A Ale y Carmen, porque colaboraron activamente en mi educación. A Lola, por la fuerza que transmite. A Satur y a Diego y a Ana.

A Luis, por 25 años de vivir juntos, a Mariana, por habernos reencontrado, por los jueves, por Cuautla, por Zihua, por la edición de la tesis. A Maripí, al Aleko, por todos los juegos, a Caro, por el viaje a España.

Al Puerto de Veracruz, porque solo lo entendemos y apreciamos unos cuantos, por los años de estancia, por su magia.