



00381 21
2ej

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DEMOGRAFIA Y DINAMICA POBLACIONAL DE
Acropora palmata EN QUINTANA ROO, MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)
P R E S E N T A
AURORA CLAUDIA PADILLA SOUZA



DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Como siempre, con mucho cariño:
...A mi gato, a mis papás y mis hermanos

Y ahora:
...A los días de playa en Puerto Morelos.

Agradecimientos:

Es muy satisfactorio saber que la conclusión de este trabajo se debe a muchas personas y por diversos motivos. Eso me hace sentir que es un logro compartido, por lo que todos merecen, aunque sea, una mención en esta parte de la tesis.

La idea de realizar este estudio fué lo que me motivó a venir a Puerto Morelos. El Dr. Carlos García hizo posible que este proyecto empezara, pero el Dr. Xavier Chiappa hizo todo lo que estuvo en sus manos para que concluyera. Muy importante fue la asesoría del Dr. Jaime Gonzalez, quien estuvo evaluando este trabajo desde sus inicios. La calidad del manuscrito final pudo mejorar bastante gracias a las observaciones de quienes fungieron como sinodales: Dra. Margarita Gallegos, Dra. Ligia Collado, Dr. Virgilio Arenas, Dr. Ernesto Arias y sobre todo la excelente sesión de comentarios con el Dr. Martín Merino.

Además, tuve la suerte de que otras personas pudieran revisar mi trabajo y darme su opinión. Especialmente, quiero agradecer las asesorías del Dr. Miguel Franco, quien en varias ocasiones me dedicó tiempo para hablar sobre mi tesis y aportó muchos y muy valiosos comentarios y hasta programas de cómputo. Las observaciones de la Dra. Ana Mendoza fueron muy importantes y ayudaron a aclarar muchas cosas que yo daba por obvias, a quien además agradezco su amabilidad para revisar mi trabajo, aún sin conocerme. Rogelio Macías siempre tuvo la disponibilidad de aclarar muchas de mis dudas, sin importar a que hora y que tan lejos. A Amigos de Sian Ka'an, A. C. agradezco el préstamo del termómetro sumergible.

También quiero hacer un agradecimiento especial a Mayo grande, por la entera disponibilidad que siempre tuvo para hacer todos los fastidiosos trámites para poder concluir esto. No quiero ni imaginar lo complicado, tardado y costoso que hubiera sido todo, sin su indispensable ayuda.

El trabajo se llevó a cabo con el apoyo logístico del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, en la Estación Puerto Morelos. El financiamiento del proyecto fue posible gracias a la beca de doctorado que me otorgó el CONACyT y al apoyo económico que recibí del PADEP-Tesis doctoral.

El apoyo que recibí de la Estación Puerto Morelos del ICMYL, durante el tiempo que estuve allí, lo agradezco al Dr. Enrique Lozano y al M. en C. Felipe Flores, como Jefes de Estación. A Rafael Álvarez, por su gran ayuda en la biblioteca. Así mismo, al personal que hace que la Estación funcione: Eutimio, Don José, Don Manuel Chim, Don Felipe, Don Pancho, Don Manuel May, Margarito, Santos, Amauri, Chano, Mercedes, Judith y Marcy (en su momento); porque me ayudaron sin importar los problemas y tuvieron una sonrisa para mí. Muy en especial agradezco al Dr. Antonio Peña, director del Instituto, porque siempre me ha atendido con gran amabilidad. También es justo agradecer a quienes, con mala voluntad, intentaron complicar mi trabajo, y a quienes dieron la espalda, porque eso me dio más fuerzas para continuar y me motivó a tratar de obtener un resultado de mayor calidad. Pero la mejor enseñanza que me llevo de todo eso es, que de sus errores he aprendido.

Por último, debo reconocer que la parte más importante para obtener los logros que he tenido, es el apoyo que siempre he recibido de toda mi familia. Mi padre, con su ejemplo de fortaleza e ingenio, me ha motivado para tratar de triunfar en la vida. El incomparable amor de mi madre, ha hecho que nunca me sienta sola, y su férrea manera de vivir la vida me ha enseñado a luchar y a defenderme. La enorme simpatía y bondad de mi hermana, hacen que la admire más que a nadie en el mundo. La gran nobleza que caracteriza a mi hermano, contrasta con sus locuras, pero no puedo dejar de divertirme con él. Y todo el inmenso cariño que siempre me han brindado mis abuelitos, mis tíos, mis primos, mis sobrinos y mi cuñado, hasta me hace sentir que soy importante. Como si todo esto fuera poco, los últimos años he tenido la enorme fortuna de contar con la compañía de mi Gato, quien me ha exigido bastante, pero que también me ha querido mucho, me ha apoyado y motivado siempre. Con él he hecho mil y un cosas y todavía nos falta concretar muchas más. También muy importantes son quienes han compartido conmigo valiosísimos momentos de convivencia, además de los días de playa que tanto he disfrutado: La excepcional Pachos, el simpático Gígig, la hermosísima Chumpes, la gran Ross, Nox-kan, Xtabay, ... y por supuesto, mis preciosos Ek y Kich-pan.

Prefacio:

Este trabajo contiene información demográfica de la población de *Acropora palmata* en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. El manuscrito se encuentra dividido en tres partes. La primera describe el marco teórico general en el que se basa el estudio, la segunda es la parte de resultados donde se presenta una estimación de las tasas demográficas y la tercera incluye una discusión general de las estrategias demográficas e historia de vida de la población.

La primera parte consta de 2 capítulos. El primero es introductorio y plantea de manera general la problemática que trata este trabajo. Aquí se definen los objetivos del estudio. En el segundo, se presenta la información teórica que sustenta el planteamiento de este estudio. Primero, se describen brevemente las principales técnicas demográficas, haciendo énfasis en el uso de los modelos matriciales para el estudio de las poblaciones de organismos modulares (sección 2.1). Posteriormente, se resumen las principales implicaciones demográficas que ocasiona la construcción modular de los organismos, definiendo la mayoría de los conceptos que se emplean en el texto (sección 2.2). Después se mencionan los resultados de los principales trabajos que se han realizado sobre dinámica poblacional de corales (sección 2.3). También se incluyen las principales características de la biología de la especie *Acropora palmata* (sección 2.4). Finalmente, se describe el área de estudio, presentando la zonación del arrecife de Puerto Morelos (sección 2.5).

La segunda parte constituye la sección de resultados, donde en seis capítulos se presentan las principales características demográficas de la población. Cada uno se presenta como una unidad integrada por: una introducción específica del tema, la descripción de los métodos particulares, los resultados y una breve discusión en cada uno. Esta manera de presentar la información, tiene la intención de que el lector pueda revisar independientemente cada uno de los temas, siendo el último de ellos donde se reúne la información más importante de los anteriores.

En el capítulo III se describen los cambios en densidad y cobertura que presentó la población durante el tiempo que abarcó el estudio. Se explica la estimación del tamaño de las colonias, así como las áreas permanentes de muestreo que se establecieron para monitorear la población. También se menciona la relación que se observó entre la especie y otros organismos arrecifales.

En el IV, se describe una estructura de tamaños para la población, definiendo los intervalos de talla y las diferencias demográficas que presentan entre sí. Además, se explica cuales son los diferentes tipos de colonias que se encontraron, los cuales también influyen en las características demográficas.

Los tres siguientes capítulos tratan por separado los aspectos demográficos básicos de: Crecimiento (V), Mortalidad (VI) y Reproducción (VII), haciendo un análisis de la variación de estas tasas vitales, relacionada con el tamaño y el tipo de colonia. En el capítulo V, se presentan diferentes estimaciones de la tasa de crecimiento y la influencia de los factores físicos. También se analiza la probabilidad de fusión entre colonias y sus consecuencias demográficas. En el VI, se presenta la variación de las tasas de mortalidad (tanto total como parcial), dependientes del

tamaño y tipo de colonia. Además se analiza la regeneración del tejido perdido, en función del tamaño de la colonia y el de la propia lesión. En el VII, se estima la fecundidad específica por clases de tamaños, a partir del número de gametos (ovocitos) que una colonia produce. Se describe el reclutamiento larval observado y se estima el tamaño mínimo para la primera reproducción. También se analiza la producción de nuevas colonias por propagación clonal, estimando las tasas de fisión y de fragmentación.

En el capítulo VIII se integran los resultados de los cinco anteriores, en un modelo de proyección matricial. El modelo se basa en una estructura de estados, para describir la dinámica y el crecimiento de la población. También se presenta la estimación de la contribución relativa de los procesos de crecimiento (C), supervivencia (S) y fecundidad (F), al crecimiento poblacional, representados en el triángulo demográfico. Además, se incluye una simulación de escenarios para evaluar la respuesta potencial de la población a cambios en la reproducción, y a una reducción de la supervivencia ocasionada por perturbaciones ambientales del tipo de un huracán.

Finalmente, la tercera parte, contiene una discusión general sobre la estrategia demográfica de la población y se hacen algunas inferencias sobre los posibles factores que han determinado las características de su historia de vida y sobre su potencial evolutivo. También se analiza la utilidad del modelo y se propone introducir información adicional para mejorar su capacidad de predicción.

Al final del manuscrito se incluyen las referencias citadas

Resumen:

En este estudio se describen los principales parámetros demográficos y la dinámica poblacional de *Acropora palmata* en el arrecife somero de Puerto Morelos, Quintana Roo. Esta especie de coral es considerada como una de las principales constructoras de la parte somera de los arrecifes del Caribe, la cual sufre notables alteraciones con los cambios que afectan a los arrecifes, principalmente las tormentas y los huracanes. La población en estudio, se dañó seriamente por el huracán Gilberto en 1988, debido a la ruptura de las colonias y a un decremento considerable en su cobertura. Sin embargo, las colonias de esta especie poseen mecanismos que les permiten recuperarse de los daños producidos por perturbaciones naturales, de modo que, después de casi 8 años, existen lugares con una alta cobertura de esta especie, que se han recuperado principalmente a partir de los fragmentos.

La dinámica poblacional de los organismos modulares, como los corales, ha requerido del desarrollo de técnicas demográficas específicas que incorporen las características propias de su historia de vida. Para ello, se han empleado estructuras de tamaños y de estados que agrupen a los organismos que comparten características demográficas, ya que la plasticidad morfológica y los procesos de propagación clonal, distorsionan la relación entre el tamaño y la edad de las colonias.

Las técnicas de proyección matricial han permitido describir el crecimiento poblacional de este tipo de organismos, con base en una matriz de Lefkovich. Recientemente, la proyección matricial, mediante un análisis de elasticidad ha permitido medir la contribución relativa de los procesos demográficos (sobrevivencia "S", crecimiento "C" y fecundidad "F") en la adecuación, lo cual ha servido para describir patrones en las estrategias demográficas de las poblaciones y comparar las historias de vida. El estimar la contribución relativa de los procesos demográficos al crecimiento poblacional, es un intento de cuantificar y dar una interpretación demográfica a la clasificación triangular CSR de Grime, de estrategias de historia de vida en plantas. Los valores de elasticidad para el crecimiento (C), la sobrevivencia (S) y la fecundidad (F) se han utilizado para localizar a cada población como un punto dentro de una gráfica triangular (triángulo demográfico). Esta metodología se ha utilizado en varias especies de plantas, pero muy escasamente en animales modulares.

Para llevar a cabo un seguimiento detallado de la población en estudio, se definieron áreas permanentes de muestreo, se marcaron todas las colonias y se elaboró un mapa con la posición de cada una. El muestreo abarcó de marzo de 1993 hasta diciembre de 1995. Durante ese tiempo, se hicieron visitas constantes (1-4 veces por semana) para obtener una estimación de las principales tasas demográficas de esta población. Las colonias se dividieron en 4 clases de acuerdo a su tamaño y en 4 tipos de acuerdo a su morfología. Estos grupos difieren entre sí en sus características demográficas y se utilizaron como criterios para definir una estructura en 7 estados.

La variación en las tasas vitales se analizó en función del tamaño y tipo de colonia. La tasa de crecimiento se estimó con base en el incremento de área de tejido vivo y del incremento apical. También se estimó la tasa de fusión entre colonias. Se registró la desaparición de colonias

enteras (mortalidad total), así como el decremento en tamaño debido a la mortalidad parcial. La tasa de fecundidad se calculó para cada clase de tamaño, con base en el número de huevos que cada colonia produce. También se estimó la producción de nuevas colonias por propagación clonal, a través de las tasas de fisión y de fragmentación.

La información demográfica obtenida se resume en un modelo matricial. Este modelo está basado en una estructura de 7 estados: el primero incluye a las colonias incrustantes, otros dos a los fragmentos (chicos y grandes, respectivamente), y los cuatro últimos a las colonias fijas al sustrato que presentaron la morfología ramificada típica de la especie (colonias estables), con un intervalo de tamaño diferente cada uno. Mediante el análisis demográfico de la proyección matricial se estimó que la tasa intrínseca de crecimiento natural tiene un valor de 0.1593, lo cual significa que la población está creciendo. La distribución estable de estados incluye aproximadamente un 70% de colonias estables (disminuyendo su abundancia de acuerdo a su clase de tamaño), las colonias incrustantes son abundantes y pocos fragmentos. El valor reproductivo está relacionado con la clase de tamaño, siendo alto en los últimos estados. El tiempo de residencia es de 1 ó 2 años en el primer estado y más de 20 en el último.

Se estimó la contribución relativa de S, F y C para la población en estudio, siendo la sobrevivencia el componente más importante, particularmente en las clases de mayor tamaño, mientras que la contribución de la fecundidad fue baja. La zona del triángulo demográfico que corresponde a esta especie, es similar a la de plantas longevas con propagación clonal, como se ha visto en algunos artusos. Una simulación de escenarios, muestra que el decremento en la tasa de producción de nuevas colonias, ya sea sexual o asexualmente, reduce la contribución relativa del crecimiento e incrementa la de la sobrevivencia; mientras que un decremento en la tasa de sobrevivencia (debida a un huracán por ejemplo) reduce su contribución relativa y origina una mayor importancia del crecimiento. La variación en el reclutamiento sexual tiene un menor efecto en la tasa de crecimiento poblacional, a pesar de la alta fecundidad observada en las colonias.

La escasez de reclutas sexuales en la población, puede deberse a la alta mortalidad larval y a la pérdida de gran parte de los reclutas pequeños, lo cual reduce su contribución relativa al crecimiento poblacional; aunque tiene importancia como fuente de variabilidad genética. Sin embargo, un cambio en la sobrevivencia puede tener un mayor efecto debido a que la mortalidad en las últimas etapas del ciclo de vida tiene consecuencias más importantes para la tasa de crecimiento poblacional y las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones. Por otro lado, la alta sobrevivencia de los rametos que se generan, hace que la propagación clonal sea un modo importante de mantener las poblaciones locales. Estas características y el rápido crecimiento de las colonias, favorece la recuperación de perturbaciones ambientales y les permite tolerar el estrés ambiental del lugar donde viven.

Abstract:

This work contains demographic information and the population dynamics of the Acropora palmata in the shallow reef of Puerto Morelos, Quintana Roo. This species is considered one of the main hermatypics of the shallow zone in the Caribbean reefs, which suffers notable alterations with changes that affect the reefs, mainly storms and hurricanes. The studied population, was seriously damaged for the Gilberto hurricane in 1988, due to the rupture of the colonies and decrement in cover. However, the colonies of this species possess mechanisms that allow them to recover of damages produced by natural disturbances, and after almost 8 years, places with a high covering of this species exist, that have recovered mainly from the fragments

The population dynamics of the modular organisms, like corals, have required demographic specific techniques that allow to incorporate the characteristic of their life history. For this reason, size/stage structures that group together the organisms that share demographic characteristics have been used, because the morphological plasticity and clonal propagation processes, disconnect the relationship between the size and the age of the colonies

The matrix projection techniques has allowed to describe the population growth of this kind of organisms with a Lefkovich matrix. Recently, the matrix projection, through elasticity analysis have allowed to measure the relative contribution of the demographic processes (survival "S," growth "C" and fecundity "F") to the fitness, which has been used for describe patterns in the demographic strategies of the populations and compare the life histories. To estimate the relative contribution of the demographic processes to the population growth, is an intent of quantify and give a demographic interpretation to the Grime CSR triangular classification, of plants life history strategies. Using the values of elasticity for the growth (C), the survival (S) and the fecundity (F), it is possible to locate a point in a triangular graph for each studied population. This methodology has been used in several species of plants, but in modular animals have been used scarcely.

In order to carry out a detailed examination of the population in study, permanent samples areas were defined, where all the colonies were marked and a map was elaborated with the position of each one. The sample period was from March 1993 until December 1995; during that time, constant visits was done (1-4 times per week), in order to obtain an estimate of the main demographic rates of this population. The colonies was assigned into 4 classes according to their size and into 4 types according to their morphology. These groups differ to each other in their demographic characteristics and were used to define a structure in 7 stages.

The variation in the vital rates was analyzed in function of the size and colony type. The growth rate was estimated by the increment in living tissue area and by the apical increment. The rate of fusion between colonies also was estimated. The disappearance of whole colonies (total mortality), as well as the decrement in size due to the partial mortality were registered. The rate of fecundity was calculated for each class of size, through the number of eggs that each colony produces. The production of new colonies for clonal propagation, through the fission and fragmentation rates, was estimated too.

The demographic information obtained is summarized in a matrix model. This model is based on a structure of 7 states: the first includes the incrustant colonies, two others to the fragments (small and big, respectively), and the last four to the fixed colonies to the substrate with the ramified typical morphology of the species (stable colonies), each one with an interval of different size. By the demographic analysis of the matrix projection was considered that the intrinsic rate of natural growth has a value of 0.1593, which means that the population is growing. The stage stable distribution includes a 70% approx. of stable colonies (diminishing their abundance according to their size class), the incrustant colonies is abundant and few fragments. The reproductive value is related with the size class, being high in the last stages. The time of residence is of 1 or 2 years in the first stage and more than 20 in the last one.

The relative contribution of S, F and C for the studied population was estimated, being the survival the most important component, particularly in the bigger size classes, while the contribution of the fecundity was low. The zone of the demographic triangle for this species, is similar to that of long-lived plants with clonal propagation, like have been seen in some bushes. A scene simulation shows that the decrement in the production rate of new colonies, either sexual or asexual, reduces the relative contribution of the growth and increase the survival one, while a decrement in the rate of survival (due to a hurricane for example) reduces their relative contribution and originate a major importance of the growth. The variation in the sexual recruitment has a minor effect in the population growth rate, in spite of the high fecundity observed in the colonies.

The scarcity of sexual recruits in the population, it could be due to the high larval mortality and to the loss of great part of the small recruits, which reduces their relative contribution to the population growth; although it has importance as source of genetic variability. However, a change in the survival could have a major effect because the mortality in the last stages of the life cycle has more important consequences for the population growth rate and the fluctuations in the population sizes. On the other hand, the high survival of the ramets that are generated by clonal propagation is an important way of maintaining the local populations. These characteristics, and the fast growth of the colonies, favour the recovery of environmental disturbances and allow them to tolerate the environmental stress of the place where they live.

INDICE GENERAL

Agradecimientos	
Prefacio	i
Resumen	iii
Abstract	v
Indice	vii

PRIMERA PARTE: MARCO TEORICO

I. INTRODUCCION	1
1.1. OBJETIVOS	3
II. ANTECEDENTES	4
2.1. TECNICAS DEMOGRAFICAS	4
2.1.1. Técnicas matriciales	6
-El modelo de Leslie (1945)	6
-El modelo de Lefkovitch (1945)	7
-Análisis de sensibilidad y elasticidad	8
2.2. IMPLICACIONES DEMOGRAFICAS DE LA MODULARIDAD	8
2.2.1. Iteración modular	9
2.2.2. Propagación clonal	10
2.2.3. Reproducción sexual	11
2.2.4. Supervivencia y Mortalidad	12
2.2.5. Fusión	12
2.2.6. Integración fisiológica	13
2.2.7. Estrategias de ocupación del espacio	13
2.3. DINAMICA POBLACIONAL DE CORALES	14
2.4. BIOLOGIA DE <i>Acropora palmata</i>	15
2.5. AREA DE ESTUDIO	17
2.5.1. Localización y zonación	17
2.5.2. Clima	20

SEGUNDA PARTE: PARAMETROS DEMOGRAFICOS

III. DESCRIPCION DE LA POBLACION	21
3.1. INTRODUCCION	21
3.2. METODOS	22
3.3. RESULTADOS	24
3.3.1. Error en la estimación del tamaño	24
3.3.2. Densidad y cobertura	25
3.3.3. Relación con otros organismos	28
3.4. DISCUSION	30

IV. ESTRUCTURA DE LA POBLACION	32
4.1. INTRODUCCION	32
4.2. METODOS	33
4.3. RESULTADOS	34
4.3.1. Tamaño de las colonias	34
4.3.2. Tipos de colonia	40
4.3.3. Estructura de tamaños	41
4.3.4. Distribución de tamaños por clase	43
4.4. DISCUSION	47
V. CRECIMIENTO	48
5.1. INTRODUCCION	48
5.2. METODOS	49
5.3. RESULTADOS	51
5.3.1. Efecto del tamaño	51
5.3.2. Crecimiento relativo	53
5.3.3. Efecto de los factores ambientales	54
5.3.4. Probabilidad de transición anual	56
5.3.5. Fusión	57
5.4. DISCUSION	58
5.4.1. Factores ambientales	60
5.4.2. Factores internos	60
5.4.3. Fusión	60
VI. MORTALIDAD	62
6.1. INTRODUCCION	62
6.2. METODOS	63
6.3. RESULTADOS	64
6.3.1. Mortalidad total	64
6.3.2. Mortalidad parcial	66
6.3.3. Regeneración de tejido dañado	70
6.4. DISCUSION	72
VII. REPRODUCCION	74
7.1. INTRODUCCION	74
7.2. METODOS	75
7.3. RESULTADOS	76
7.3.1. Liberación de gametos	76
7.3.2. Reproducción sexual	77
-Fecundidad	77
-Tamaño mínimo para la reproducción	81
-Reclutamiento	81
7.3.3. Propagación clonal	82
-Fragmentación	82
-Fisión	85
7.4. DISCUSION	87

7.4.1. Tamaño mínimo para la reproducción	87
7.4.2. Dispersión larval	88
7.4.3. Reproducción sexual vs. asexual	89
VIII. DINAMICA POBLACIONAL	91
8.1. INTRODUCCION	91
8.2. METODOS	93
8.3. EL MODELO	94
8.3.1. Los Estados	94
8.3.2. Los supuestos del modelo	95
8.3.3. Descripción de los procesos demográficos	97
-Procesos de sobrevivencia	97
-Procesos de nacimiento	101
8.3.4. Probabilidades de transición	102
8.4. ANALISIS DEMOGRAFICO	106
8.4.1. Parámetros demográficos relacionados con la edad	112
8.5. DEMOGRAFIA EVOLUTIVA	114
8.5.1. Contribución relativa de los procesos demográficos	114
8.5.2. Simulación de escenarios	116
Efecto de variaciones en la reproducción	117
Efecto de un huracán	119
8.6. DISCUSION	121
8.6.1. Estructura de la población	121
8.6.2. Limitaciones del modelo	122
8.6.3. Posición de <i>Acropora palmata</i> en el triángulo demográfico	122
8.6.4. Diferencias demográficas entre el cuadro "A" vs. el cuadro "B"	123
8.6.5. Predicciones	124
TERCERA PARTE: HISTORIA DE VIDA	
IX. DISCUSION GENERAL	126
9.1. PATRONES DE HISTORIA DE VIDA DE LOS CORALES	126
9.2. ESTRATEGIAS DEMOGRAFICAS DE <i>Acropora palmata</i>	127
9.2.1. Asignación de los recursos	130
9.2.2. Efecto de la dispersión larval	131
9.2.3. Efecto de las perturbaciones	132
9.2.4. Estructura genética de la población	134
9.3. EL MODELO	134
X. REFERENCIAS	136

INDICE DE FIGURAS

Capítulo II	
2.1. Localización del área de estudio.	18
Capítulo III	
3.1. Error en la estimación del tamaño.	25
3.2. Densidad y cobertura de la población.	26
3.3. Proporción de organismos que causan lesiones a las colonias de <i>A. palmata</i> .	30
Capítulo IV	
4.1. Tamaño promedio de las colonias.	35
4.2.a. Frecuencia de tamaños para el cuadro "A".	37
4.2.b. Frecuencia de tamaños para el cuadro "B".	38
4.2.c. Frecuencia de tamaños para la población.	39
4.3.a. Estructura de tamaños para el cuadro "A".	44
4.3.b. Estructura de tamaños para el cuadro "B".	45
4.3.c. Estructura de tamaños para la población.	46
Capítulo V	
5.1. Relación entre el crecimiento y el tamaño de la colonia.	52
5.2. Crecimiento relativo anual dependiente del tamaño de las colonias.	54
5.3. Probabilidad de transición anual por crecimiento.	55
5.4. Relación de la temperatura del agua y de la cantidad de luz con el crecimiento coralino.	56
Capítulo VI	
6.1. Probabilidad de mortalidad total anual.	65
6.2. Tamaño de las lesiones.	66
6.3.a. Mortalidad parcial por clase de tamaños en 1993.	68
6.3.b. Mortalidad parcial por clase de tamaños en 1994.	69
6.4. Probabilidad de decrecimiento anual.	70
6.5. Efecto del tamaño de las colonias en la recuperación de tejido.	71
6.6. Efecto del tamaño de las lesiones en la recuperación del tejido.	72
Capítulo VII	
7.1. Variación en el número de pólipos según la región de la colonia.	78
7.2. Variación en el número de huevos por pólipo.	79
7.3. Probabilidad de fragmentación y número de colonias producidas.	83
7.4. Tasa de sobrevivencia de los fragmentos.	84
7.5. Modelo de sobrevivencia de los fragmentos.	85
7.6. Probabilidad de fisión y número de colonias producidas.	86

Capítulo VIII	
8.1. Modelo matricial.	98
8.2. Modelo gráfico.	99
8.3.a. Probabilidades de transición anual para las colonias inestables.	103
8.3.b. Probabilidades de transición anual para las colonias estables.	104
8.4. Matriz de transición para la población.	105
8.5. Análisis demográfico para la población.	107
8.6. Matriz de transición para el cuadro "A".	108
8.7. Matriz de transición para el cuadro "B".	109
8.8. Análisis demográfico para el cuadro "A".	110
8.9. Análisis demográfico para el cuadro "B".	111
8.10. Curvas de sobrevivencia para los 6 tipos de recién nacidos.	113
8.11. Valores de sensibilidad y elasticidad de la matriz de transición.	115
8.12. Posición de <i>A. palmata</i> , en el triángulo demográfico.	116
8.13. Análisis demográfico para la simulación de escenarios.	118
8.14. Contribución relativa de los procesos demográficos en distintos escenarios.	120

INDICE DE TABLAS

Capítulo III	
3-I. Fecha de los censos.	23
3-II. Estimación del tamaño de las colonias.	24
3-III. Densidad y cobertura.	27
Capítulo IV	
4-I. Tamaño promedio de las colonias.	36
4-II. Clases de tamaño.	42
Capítulo V	
5-I. Periodos de muestreo para el crecimiento apical.	50
5-II. Efecto del tamaño de las colonias en el crecimiento.	51
5-III. Crecimiento relativo por clase de tamaño.	53
Capítulo VI	
6-I. Mortalidad total.	65
6-II. Mortalidad parcial.	66
6-III. Tamaño de las lesiones.	67
Capítulo VII	
7-I. Número de pólipos por área según la región de la colonia.	78
7-II. Porcentaje de pólipos fecundos por clase.	79
7-III. Número de huevos por pólipo por clase.	79
7-IV. Tasa de fecundidad específica por clase.	80
7-V. Porcentaje de colonias fecundas por clase.	81
7-VI. Producción asexual de colonias.	82
7-VII. Tasa de fragmentación por clase.	83
7-VIII. Tasa de fisión por clase.	85
Capítulo VIII	
8-I. Descripción de los 7 estados del modelo.	95
8-II. Estimación del reclutamiento específico por clase de tamaño.	96
8-III. Parámetros demográficos relacionados con la edad.	114
8-IV. Efectos de la disminución en la producción de colonias (sexual vs. clonal) sobre el crecimiento poblacional.	117
8-V. Efecto de la disminución de la sobrevivencia sobre el crecimiento poblacional.	119

PRIMERA PARTE: MARCO TEORICO

I. INTRODUCCION

El coral escleractinio *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), tiene gran importancia ecológica y geológica. Es considerada una de las principales especies constructoras (hermatípicos) de la parte somera en los arrecifes del Caribe, tanto en términos de acresión arrecifal, como por su abundancia (Lighty *et al.*, 1982). Por el tamaño de sus colonias y por su morfología ramificada, también sirven de habitat para un gran número de organismos arrecifales (Eldredge y Kropp, 1981; Liberman, *et al.*, 1995; Risk *et al.*, 1995).

Esta especie pertenece a los llamados organismos modulares, debido a que sus colonias están formadas por la agregación de pólipos (módulos) (*sensu* Harper, 1977). En este tipo de organismos, cada módulo tiene un tamaño y forma definidos, pero las colonias tienen el potencial de crecer indeterminadamente (Watkinson y White, 1985), por medio de la producción asexual de nuevos pólipos (Hughes, 1989). Esto confiere una gran plasticidad en la forma y la posibilidad de formar unidades independientes de un mismo genotipo (rametos). Estas características originan que el ciclo de vida de estos organismos sea más complejo, en comparación con aquellos que no están constituidos en módulos (Hughes, 1984; Jackson y Hughes, 1985).

Por ello, la construcción modular tiene importantes implicaciones en la demografía y dinámica poblacional. En el caso de los corales escleractinios, la posibilidad de que existan varios rametos que pueden tener diferentes destinos, provoca que las estimaciones de la edad a partir de su tamaño y los datos de crecimiento sean muy imprecisos, sobre todo para los corales grandes (Hughes y Jackson, 1980). Esto se debe a que la mortalidad parcial, fisión y fusión que presentan las colonias, distorsionan cualquier relación entre tamaño y edad (Hughes y Jackson, 1980).

Algunos procesos demográficos de los corales se determinan por la talla de las colonias, mientras que otros por un efecto interactivo del tamaño y de la edad. En general, la tasa de crecimiento disminuye con el tamaño, pero las colonias viejas crecen más lento que las jóvenes de la misma talla (Hughes y Connell, 1987). La mortalidad depende del tamaño, de modo que las colonias pequeñas mueren completamente o escapan a lesiones, mientras que las grandes tienen alta sobrevivencia pero sufren frecuentes daños por mortalidad parcial (Hughes y Jackson, 1985; Babcock, 1991). La fecundidad de una colonia, estimada como el número de gametos producidos por póliipo, incrementa con el tamaño (Hughes y Jackson, 1985; Babcock, 1991), pero la madurez sexual se alcanza a cierta edad/talla (Szmant, 1986; Soong, 1993). Las habilidades competitivas y regenerativas se incrementan con el tamaño de la colonia (Jackson y Hughes, 1985).

La mayoría de las técnicas demográficas, base para describir la dinámica y crecimiento poblacionales, suponen que las diferencias en las tasas vitales entre los organismos de una población, se deben a la edad de los individuos, por lo que se basan en una estructura de edades. Por lo tanto, el estudio poblacional de organismos modulares ha requerido de técnicas demográficas específicas, que incorporen las características propias de su historia de vida. En este sentido, las técnicas de proyección matricial han permitido describir el crecimiento poblacional a partir de una estructura de tamaños, basados en una matriz de Lefkovich (1965), a través de diversos modelos (Kirkpatrick, 1984, Law, 1983; Law y Edley, 1990; Caswell, 1988, 1989). Una manera más general de definir la estructura de la población, consiste en asignar a los organismos dentro de categorías arbitrarias, llamadas estados, de modo que los organismos de un mismo grupo comparten propiedades demográficas (Caswell, 1982; 1985; 1988; 1989).

Algunos estudios poblacionales de corales escleractinios han utilizado una estructura de tamaño para estimar las principales tasas vitales. Sin embargo, un modelo matricial sólo se ha elaborado para *Agaricia agaricites* (Hughes, 1984), *Goniastrea aspera*, *G. favulus* y *Platygyra sinensis* (Babcock, 1991). En algunos gorgonáceos también se ha empleado esta metodología, como en *Leptogorgia virgulata* (Gotelli, 1991) y en el género *Pseudopterogorgia* (Yoshioka, 1994). Recientemente esta técnica demográfica, mediante un análisis de elasticidad, ha servido para medir la contribución relativa de los procesos demográficos en la adecuación, lo cual permite describir la estrategia demográfica de las poblaciones y comparar las historias de vida. Este enfoque se ha utilizado en varias especies de plantas con diversas características de historia de vida (ver Silvertown y Franco, 1993; Silvertown *et al.*, 1993; Enright *et al.*, 1995). Desafortunadamente, esta metodología se ha usado escasamente en animales modulares (ver Gotelli, 1991), por lo que es necesario contar con una mayor información demográfica con este enfoque, para realizar estudios comparativos que incluyan diversas características de historia de vida. Esto permitiría identificar algunos patrones generales en las estrategias demográficas de estos organismos.

El principal objetivo de este estudio es estimar los parámetros demográficos de la población de *Acropora palmata* en el arrecife somero de Puerto Morelos, que permitan analizar su dinámica poblacional. Esta población resulta de particular interés, debido a que en años recientes se vió afectada por el huracán Gilberto (1988), lo que ocasionó una considerable pérdida de tejido vivo (Rodríguez, 1993). Sin embargo, actualmente se puede observar la regeneración de nuevas colonias a partir de los fragmentos que se generaron durante esa catástrofe y un aumento en la cobertura de esta especie.

Por tal motivo, es importante contar con un estudio demográfico que permita entender las características de historia de vida y las estrategias demográficas propias de la población, que le permiten recuperarse de los daños producidos por perturbaciones naturales, así como tolerar la severidad ambiental que prevalece en los sitios donde se distribuye esta especie.

1.1. OBJETIVOS

- Generales:

- » Estimar los parámetros demográficos de la población de *A. palmata*, en el arrecife de Puerto Morelos, que determinan su tamaño y estructura.
- » Describir la dinámica poblacional de *A. palmata* para analizar sus principales estrategias demográficas, así como sus características de historia de vida.

- Particulares:

- » Monitorear los cambios en la densidad y en la cobertura de *A. palmata* en el arrecife somero de Puerto Morelos.
- » Definir la estructura de la población de *A. palmata* en estudio.
- » Estimar la tasa de crecimiento de las colonias de *A. palmata* y determinar si existen diferencias significativas en relación con el tamaño de las mismas.
- » Evaluar la mortalidad parcial (de pólipos) y total (de toda la colonia), así como la recuperación de lesiones, en función del tamaño de las colonias.
- » Estimar las tasas de fisión y de fusión en el sitio de estudio.
- » Calcular la fecundidad en función del tamaño de las colonias, y determinar si existe un tamaño mínimo para la reproducción.
- » Valorar la importancia del reclutamiento sexual y de la propagación clonal en la producción de nuevas colonias.
- » Describir la dinámica de la población y estimar el crecimiento poblacional.
- » Analizar el efecto de cambios en las tasas vitales sobre el crecimiento poblacional.

II. ANTECEDENTES

2.1. TECNICAS DEMOGRAFICAS

La demografía intenta describir los cambios en el tamaño de las poblaciones a través del tiempo, a partir de las tasas vitales de nacimiento, crecimiento y mortalidad, las cuales describen el desarrollo de los individuos durante su ciclo de vida (Soberón, 1987). La respuesta de estas tasas al ambiente, determinan la dinámica poblacional en un tiempo ecológico (Caswell, 1989); mientras que en un contexto evolutivo, las predicciones acerca de estos cambios, permiten analizar la fuerza de la selección natural sobre las características de historia de vida de las poblaciones (Stearns, 1992).

Para describir la dinámica poblacional, se han desarrollado varios modelos:

Crecimiento exponencial:

Es el modelo más sencillo, el cual no considera el efecto de densidad-dependencia, la estructura de edades (o tamaños o estados), la estocasticidad ambiental, ni la variabilidad genética. Este modelo supone que todos los individuos de una población son iguales, que los nacimientos y las muertes se producen en una cierta proporción constante y que las generaciones no se superponen. De esta manera, la población tiene una tasa reproductiva neta (R_0) constante, de modo que se puede predecir la densidad poblacional (N_t) en un determinado periodo de tiempo (t), a partir de un tamaño poblacional inicial (N_0), con la siguiente ecuación:

$$N_t = R_0^t N_0$$

Este modelo describe el crecimiento "potencial" que tienen las poblaciones, ya que si $R_0 > 1$ la población continuaría creciendo exponencialmente de manera indefinida (Begon, *et al.*, 1990). Sin embargo, las poblaciones no mantienen un crecimiento de este tipo por mucho tiempo, puesto que existen distintos factores que modifican esta tendencia, como por ejemplo la limitación de los recursos.

Para describir el crecimiento poblacional de una manera más real, se han desarrollado varios modelos, que intentan corregir algunas de las limitaciones de la ecuación anterior. Los más utilizados son:

La ecuación logística.

Fue desarrollada por Verhulst (1838) para describir el crecimiento de las poblaciones humanas, así como el modelo de Ricker (1954) y el de Beverton y Holt (1957) muy utilizados en pesquerías, los cuales incorporan efectos de denso-dependencia.

Modelos variantes de tiempo:

Suponen estocasticidad ambiental, permitiendo que los valores de las tasas vitales varíen en el tiempo. Esta variación puede ser al azar, o puede estar definida por distintas funciones, ya sea una distribución normal, una uniforme, o alguna otra específica.

Modelos de competencia interespecífica y de interacciones depredador-presa:

Consideran un efecto de denso-dependencia que está determinado por la abundancia de los organismos con los cuales interactúa una población (Lotka, 1924; Volterra, 1926; Gause, 1934).

La ecuación Euler-Lotka:

Descubierta por Euler (1760) y redescubierta por Lotka (1907), que permite calcular la tasa a la cual crece una población y pondera la contribución de diferentes clases de edad.

Las tablas de vida:

Consideran las diferencias demográficas que existen entre distintos estadios del ciclo de vida mediante una estructura de edades y permite la sobreposición de las generaciones (Begon, *et al.*, 1990).

El hecho de que los individuos de una población no sean todos iguales, puede ser un factor importante para el crecimiento poblacional. Los factores que determinan esas diferencias son diversos, e inherentes a cada especie. Sin embargo, tradicionalmente se ha supuesto que las diferencias entre los individuos de una misma población están dadas principalmente por la edad. De

este modo, resulta útil dividir a la población en grupos de edad, con tasas de sobrevivencia y fecundidad específicas por clase de edad.

Las tablas de vida son la representación de las probabilidades de nacimientos y muertes específicas por clases de edad, a partir del número de sobrevivientes de una clase a otra y de las cédulas de fecundidad asociadas a cada una. Al combinar estos dos componentes se puede estimar la tasa reproductiva neta (R_0), que equivale al promedio de descendientes producidos por individuo, e indica en cuánto incrementa o decremente la población.

Este concepto, también da origen a un principio demográfico que se conoce como "la teoría estable de edades", desarrollada por Lotka (1922), que demuestra que una población sujeta a índices constantes de mortalidad y natalidad, aumentará el número de individuos geoméricamente en proporción directa a su capacidad intrínseca de crecimiento y podrá alcanzar una distribución estable de edades, donde la proporción de los organismos en cada clase de edad es constante y se mantiene indefinidamente (Caswell, 1989).

2.1.1 Técnicas matriciales.

Estos modelos permiten describir el crecimiento poblacional, logrando integrar de manera clara la dinámica poblacional y la estructura de la población. Esta estructura puede estar determinada por diversos atributos que modifican las tasas vitales entre los individuos de una población, como son la edad, el tamaño, estadios del ciclo de vida o diferentes medidas fisiológicas. De esta manera, se puede hablar de una estructura de edades, de tamaños, de formas, o en general de estados.

-El modelo de Leslie (1945).

Este modelo predice los cambios en el tamaño poblacional a partir de una estructura de edades y sus tasas específicas de fecundidad y sobrevivencia. El modelo consta de una matriz de transición, en la que se incorpora la fecundidad específica por clase de edad (primer renglón de la matriz) y la probabilidad de que los individuos sobrevivan y pasen a la siguiente clase de edad (en la subdiagonal). La estructura de edades actual se representa por un vector, y de esta manera es posible calcular la distribución de edades en cualquier momento futuro, multiplicando el vector de la estructura de edades por la matriz de transición. En la proyección matricial, después de un período inicial de fluctuación, la estructura de edades adquiere una distribución estable y la población crece exponencialmente a razón del valor de la capacidad intrínseca de crecimiento natural (r), que se calcula a partir del eigenvalor dominante de la matriz.

Este modelo ha sido ampliamente utilizado en un gran número de especies. Sin embargo, los cambios en densidad de las poblaciones de organismos que presentan un ciclo de vida complejo, no son fáciles de enmarcarse dentro de

este modelo, ya que muchos organismos muestran un crecimiento indeterminado o plasticidad de sus características demográficas bajo variaciones ambientales.

- El modelo de Lefkovitch (1945).

Con la intención de que la estructura de una población, que no está determinada por la edad, pueda reflejar las diferencias demográficas entre los individuos, algunos modelos asignan individuos dentro de las clases de forma deliberada, de manera que los organismos dentro de un mismo grupo compartan propiedades demográficas (Caswell, 1982a, 1982b; 1989). Estos son los llamados "modelos estructurados en estados", los cuales representan una generalización de los estructurados en edades, porque reconocen el desarrollo de estados como las unidades de organización. De esta manera, los estados pueden definirse con base en características distintas de la edad (o una combinación), siempre y cuando agrupe organismos con tasas vitales similares (Caswell, 1989).

Este modelo permite incorporar los procesos propios de los organismos modulares, ya que cualquiera de sus elementos puede ser distinto de cero. Esto significa que cada clase puede, potencialmente, contribuir a cualquier otra. Así, la diagonal de la matriz indica la probabilidad de que los organismos permanezcan en la misma clase, la subdiagonal representa el crecimiento, y los elementos por arriba de la diagonal los decrementos (*sensu* Hughes, 1984; Caswell, 1985).

La proyección de una matriz de Lefkovitch permite estimar los siguientes parámetros demográficos:

-La tasa de multiplicación por unidad de tiempo, equivalente al valor de λ (eigenvalor dominante). El logaritmo natural de λ es igual a la tasa intrínseca de crecimiento natural (r).

-La distribución estable de edades (eigenvector derecho), que estima la proporción de organismos dentro de cada estado que tendrá la población, suponiendo que las tasas demográficas no varían temporalmente, a lo que se denomina constancia en el modelo.

-El valor reproductivo específico por estado (eigenvector izquierdo), que es una medida de la importancia relativa del valor de la descendencia futura de una colonia que pertenece a un determinado estado (Caswell, 1982a; 1982b).

La demografía estructurada en estados se basa en el seguimiento de la sobrevivencia y el crecimiento de individuos de un período a otro, por lo que el tiempo está implícito en los modelos estructurados en estados. Por lo tanto, algunas características de la historia de vida (como el tiempo de vida esperado, la tasa reproductiva neta, la edad de la primera reproducción) y algunos

parámetros demográficos basados en la edad (como la edad de los individuos en un estado, la distribución estable de estados y el tiempo generacional), también son atributos importantes de las poblaciones estructuradas en estados. Estos parámetros, propios de las tablas de vida, se pueden obtener a partir de una estructura de estados, mediante las ecuaciones desarrolladas por Cochran y Ellner (1992).

-Análisis de sensibilidad y elasticidad.

El análisis de sensibilidad permite estimar qué tan sensible es el valor de λ , a pequeños cambios en cada uno de los elementos de la matriz, cuando los otros se mantienen constantes. Siendo λ un valor que se ha utilizado como medida de la adecuación (Caswell, 1989), esto representa una estimación de qué tan fuertes son las presiones de selección sobre un elemento en particular (Stearns, 1992).

Sin embargo, como las tasas demográficas están medidas en diferentes unidades y escalas, la elasticidad permite obtener coeficientes de sensibilidad sin dimensiones, por lo que se utiliza con mayor frecuencia. Así, la elasticidad es una medida del cambio relativo en el valor de λ , como respuesta a pequeños cambios en un elemento de la matriz y también es una medida de la contribución de un elemento a la adecuación.

De esta manera, la proyección matricial, a través de los análisis de sensibilidad, ha permitido definir ciertos patrones de historia de vida en plantas, al estimar la contribución relativa de los distintos procesos demográficos (fecundidad, crecimiento y sobrevivencia) a la tasa finita de incremento poblacional (Silvertown y Franco, 1993; Silvertown, *et al.* 1993).

Estos análisis de sensibilidad también permiten hacer una simulación de escenarios, para predecir el comportamiento potencial de la población cuando se producen ciertos cambios de las tasas vitales, por efecto de factores ambientales o intrínsecos de la misma.

2.2. IMPLICACIONES DEMOGRAFICAS DE LA MODULARIDAD

Harper (1977) planteó una distinción entre organismos "unitarios", que son aquellos que existen como individuos únicos y los "modulares" que existen como copias múltiples. Así, un organismo modular está compuesto por la repetición de unidades estructurales llamadas "módulos" (Harper, *et al.* 1986). Las plantas son los principales organismos modulares en el medio terrestre, mientras que en el acuático lo son la mayoría de los organismos sésiles. En las plantas, se considera un módulo a la hoja con sus meristemas o a la región internodal de tallos o rizomas (Harper, 1981; Silvertown, 1987) y en los animales a los pólipos, los hidroides y los zooides de los cnidarios (Jackson y Hughes, 1985).

Estos organismos se consideran "coloniales" cuando sus módulos permanecen orgánica y funcionalmente integrados en lo que se conoce como una "colonia", tal es el caso de los corales, los zoantidos, las esponjas y los briozoarios (Mackie, 1986). En cambio, en aquellos que no forman colonias los módulos se desprenden conforme se van generando y son independientes entre sí, como en las plantas acuáticas flotantes e hidras (Hughes, 1989). El tamaño y la forma del módulo están determinados genéticamente para cada especie, así como un tiempo de vida media, pero el crecimiento del individuo genético y su longevidad son potencialmente indeterminados (Watkinson y White, 1985).

Los organismos modulares también son considerados organismos "clonales" (*sensu* Hughes, 1989) por su capacidad de formar organismos genéticamente idénticos pero separados morfológicamente y capaces de funcionar independientemente. Cada uno de los organismos que se forman de esta manera constituye un "rameto" y el conjunto de rametos de un mismo genotipo forman un "clon" o "geneto", lo cual equivale al individuo genético (Jackson, *et al.*, 1985; Hughes, 1989).

Estos procesos generan que la producción de organismos pueda llevarse a cabo mediante dos estrategias: una de propagación clonal, que tiene importancia en la extensión del genoma, sobre todo en la proliferación de genotipos exitosos y otra de reproducción sexual, que permite la variabilidad genética (Silander, 1985). Por ello, el ciclo de vida de los organismos modulares es más complejo que el de los unitarios y sus características de historia de vida difieren ampliamente (Jackson y Coates, 1986). A continuación se explican las principales implicaciones demográficas de la modularidad.

2.2.1. Iteración modular

El término iteración modular se refiere a la multiplicación asexual de módulos por gemación o por bipartición dentro de una colonia (*sensu* Hughes, 1989). Los módulos permanecen interconectados orgánica y fisiológicamente por medio de rizomas, estolones, tallos o por simple prolongación del tejido (Tiffney y Niklas, 1985). Las condiciones ambientales son las que determinan en mayor medida este crecimiento (Begon, *et al.*, 1990), dependiendo de las condiciones físicas locales (Pichon, 1981), y de la interacción con sus vecinos (Connell, 1973; Franco, 1986). Así, una colonia puede adquirir diferentes formas, tamaños, y grados de integración fisiológica, gracias a que está formada por módulos ("construcción modular"), lo que le confiere una gran plasticidad morfológica (Coates y Jackson, 1985).

Algunas plantas como las hierbas, arbustos y pastos que se dispersan lateralmente, tienen la capacidad potencial de incrementar su tamaño indefinidamente, a diferencia de las erectas (árboles) en las que existe una

restricción en el tamaño que pueden alcanzar, impuesta por efectos biomecánicos (Watkinson y White, 1985).

En los corales escleractinios, que son aquellos que tienen un esqueleto calcáreo, los módulos permanecen unidos en una colonia por medio de la masa esquelética. Esta estructura calcárea sirve de soporte a los módulos y debe incrementarse y modificarse durante el crecimiento (Barnes, 1973). Existe una gran variedad en la morfología de las colonias de coral, lo cual está determinado para cada especie, pero pueden presentarse variaciones dependiendo de las condiciones ambientales. La forma que adquiere la colonia, determina en gran medida el tamaño potencial de la misma, ya que aquellas que presentan un crecimiento erecto y/o ramificado tienen un límite en el tamaño que pueden alcanzar (como en el caso de los árboles), mientras que en las formas masivas y/o postradas el esqueleto mismo sirve de sostén y sustrato.

La morfología de la colonia está determinada por el patrón de iteración modular (Waller y Steingraeber, 1985), de modo que las formas masivas o con volumen se originan cuando todos los módulos mantienen la capacidad iterativa, en contraste con las de plato o foliares en las que únicamente se dividen los módulos periféricos (Hughes y Hughes, 1986). Una morfología ramificada surge por una mayor tasa de iteración en los pólipos apicales que en los basales (ver Goreau, 1959).

El crecimiento de la colonia tiende a ser exponencial, al menos en las primeras etapas (Harper y Beil, 1979), debido a que todos los módulos de la colonia tienen una tasa de iteración constante (Hughes, 1989). Esta situación es típica de los corales jóvenes en condiciones favorables (Loya, 1985), mientras que las colonias de mayor tamaño muestran una disminución de la tasa de crecimiento (Hughes y Jackson, 1985). Esto se debe a un efecto alométrico, ya que la colonia debería acumular tejido periférico a un ritmo cada vez mayor para crecer a una tasa constante (Hughes, 1989).

2.2.2. Propagación clonal

La propagación clonal, en términos generales, se refiere a la creación de nuevos individuos dentro de un clon (Hughes, 1989). Sin embargo, en este trabajo, el término se restringe a la formación de rametos independientes, por lo que el rameto resulta ser equivalente a una colonia. Esto difiere del concepto que se utiliza en plantas que dispersan sus rametos manteniéndolos unidos fisiológica y morfológicamente por medio de diversas estructuras (rizomas, estolones, tallos), las cuales no existen en los corales escleractinios.

Bajo esta consideración, los procesos de clonación en los animales modulares pueden ser endógenos: fisión de algunas anémonas, la gemación de hidroides, la producción asexual de larvas y procesos partenogenéticos o de poliembrionía

(Jackson, 1985), o causados por fuerzas externas como son la fragmentación y la fisión de una colonia por mortalidad parcial de tejido (Hughes, 1989). El primer caso es un proceso natural del ciclo de vida y en el segundo, la construcción modular permite que una colonia que se ha dividido, sea capaz de mantenerse como dos unidades independientes fisiológicamente.

En la mayoría de los animales modulares, y sobre todo en los escleractinios, la formación de rametos se da principalmente por fuerzas externas. La fragmentación se refiere a la ruptura y desprendimiento de una parte de la colonia (Bothwell, 1981; Wallace, 1985) y es más frecuente en las colonias ramificadas y en las erectas. La fisión genera la separación de una colonia en dos o más partes causada por la mortalidad parcial de tejido intermedio, siendo común en las colonias masivas y en las postradas. Estos dos procesos implican una pérdida de tejido y una reducción del tamaño inicial. En algunas especies de coral también existe la producción asexual de larvas (Stoddart, 1983; Ayre y Resing, 1986), lo cual también contribuye a la propagación clonal.

2.2.3..Reproducción sexual

La reproducción sexual es el único mecanismo por el cual se forman nuevos genets en una población. En las especies semélparas (un sólo evento reproductivo) todos los módulos están involucrados (o mueren) en la reproducción, y por consecuencia la colonia muere después del evento reproductivo. En las iteróparas (varios eventos reproductivos en una temporada o continuos) puede haber módulos cuya única función es la reproducción, como en el caso de las flores (módulos polimórficos), o todos los módulos pueden ser capaces de reproducirse sexualmente, a la vez que llevan a cabo otras funciones.

En el caso de los corales, todas las especies que se han estudiado son iteróparas y se piensa que no hay especies semélparas (Harrison y Wallace, 1990). Todos los pólipos de una colonia son capaces de producir gametos, sin embargo en especies ramificadas se ha observado que las regiones apicales son infértiles y que existen diferencias de fecundidad dependiendo de la posición del pólipo dentro de la colonia (Wallace, 1985). Los ciclos de reproducción varían entre anuales, lunares o diarios (Fadallah, 1983), pero la mayoría de los corales liberan sus gametos sincrónicamente una vez al año en la Gran Barrera Australiana (Harrison *et al.*, 1984). Sin embargo, en otras regiones arrecifales no se ha reportado este mismo fenómeno.

2.2.4. Supervivencia y Mortalidad

Una implicación demográfica importante de la construcción modular es el incremento de la probabilidad de supervivencia del geneto, el cual se considera potencialmente inmortal (Watkinson y White, 1985). Esto se debe a dos causas, por un lado, los módulos que se van perdiendo en una colonia, son reemplazados por iteración modular, lo cual evita la mortalidad de todo el rameto. Por otra parte, el potencial de generar varios rametos de igual composición genética a través de la propagación clonal, evita la desaparición del geneto, aún cuando una colonia entera muera. Por estos motivos, se considera que la senectud está prácticamente ausente en los organismos modulares (Hughes, 1989).

De esta manera, la mortalidad en los corales puede ocurrir a tres niveles. Cuando mueren algunos pólipos dentro de una colonia y se pierde parte del tejido vivo, se habla de una mortalidad parcial. Cuando una colonia completa muere y desaparece un rameto de la población, se denomina mortalidad total, por ser esta la unidad fisiológica con límites bien definidos que puede observarse en campo. Por último, la pérdida de un individuo genético solamente ocurre cuando todos los rametos que tienen un mismo genotipo han muerto, lo cual se conoce como muerte de un geneto (Hughes y Jackson, 1985).

Todos estos procesos reducen la cantidad de cobertura de tejido vivo, pero el cambio en el número de colonias y de los genetos varían dependiendo del tipo de mortalidad que se presente. La mortalidad parcial no disminuye la cantidad de colonias ni de genetos, pero puede incrementar el número de los rametos si causa la fisión de una colonia en dos o más. La mortalidad de una colonia entera reduce el número de rametos en una población, pero no necesariamente el número de genetos. La muerte de un geneto ocurre sólo cuando todos los pólipos y colonias derivados de un mismo cigoto se mueren y suele implicar la mortalidad de un gran número de colonias (Hughes y Jackson, 1985).

2.2.5. Fusión

Otra consecuencia de la modularidad es la posibilidad de que dos o más colonias se fusionen, uniendo sus módulos para formar una nueva colonia de mayor tamaño. Este proceso se da frecuentemente en organismos modulares como las esponjas, los corales, las ascidias, los briozoarios y las algas. Se piensa que la fusión debe ocurrir principalmente entre rametos de un mismo clon, debido a la existencia de reacciones antagonicas entre genotipos diferentes (Hildemann *et al.*, 1977). Sin embargo, la fusión alogénica (entre colonias de diferente genotipo) ocurre naturalmente en corales ramificados que producen una gran cantidad de fragmentos, evitando la reacción antagonica aún entre especies relacionadas, como una estrategia que facilita su fijación al sustrato y supervivencia (Bak y Criens, 1981).

La fusión tiene como consecuencia directa un aumento en tamaño, el cual puede estar asociado a una sobrevivencia y una fecundidad mayores, sobre todo en los primeros estadios del ciclo de vida, los cuales suelen ser infértiles y altamente vulnerables a la mortalidad.

2.2.6. Integración fisiológica

En algunas especies que tienen continuidad morfológica entre los módulos, existe un flujo de sustancias entre sí, que puede resultar en una coordinación fisiológica. Esta integración favorece una diferenciación funcional entre ellos, lo cual implica una repartición de los recursos necesarios para cada módulo. La integración fisiológica resulta más evidente en colonias con módulos polimórficos, en los que cada uno realiza alguna función vital (obtención de alimento, crecimiento, reproducción o defensa de la colonia), puesto que los módulos así diferenciados no podrían existir por sí solos.

En el caso de los corales escleractinios el nivel de integración es menos notorio debido a que, en la mayoría de las especies, los pólipos son isomórficos y tienen la misma capacidad para realizar todas las funciones vitales necesarias. Sin embargo, resulta evidente por la reacción retráctil coordinada de los pólipos, por el transporte de algunos compuestos orgánicos entre ellos y por la regeneración acelerada de sitios dañados (Soong y Lang, 1992). Probablemente, el mayor grado de integración entre los corales se da en las formas ramificadas donde existen diferencias en las tasas metabólicas, en la división zooxantelar y en la deposición de CaCO_3 , dependiendo de la posición del pólipo (Goreau, 1959; Gladfelter *et al.*, 1989).

2.2.7. Estrategias de ocupación del espacio

La gran mayoría de las especies modulares son sésiles. Sin embargo, la construcción modular y la integración fisiológica les permite responder al ambiente a través de cambios en la dirección del crecimiento o por el tipo de órganos que produce cada módulo, lo cual les confiere un cierto grado de movilidad (Silvertown, 1987).

Para plantas, se han descrito dos estrategias opuestas en la ocupación del espacio, mostrando un amplio espectro entre las dos. En la forma de crecimiento tipo "falange" los módulos están muy juntos, los internodos son cortos y las ramificaciones frecuentes, lo que origina una sobreposición de las zonas de agotamiento del recurso (RDZ *sensu* Harper, 1985), con un crecimiento lento y ocupación del mismo sitio por largos períodos. En contraste, en el tipo "guerrilla" los internodos son largos, hay pocas ramificaciones, cambian constantemente de territorio y se reduce el traslape de las RDZs (Harper, 1985). La estrategia de crecimiento también afecta la interacción con los vecinos, de modo que en la forma guerrilla se interactúa con muchas otras

especies y en la estructura falange principalmente con los módulos de la misma colonia, mostrando diferentes respuestas (Franco, 1986).

En las colonias de los escleractinios, los módulos interconectados se mantienen juntos (Coates y Jackson, 1985), por lo que se puede considerar como una forma de crecimiento tipo falange. Sin embargo, algunas especies de coral pueden mostrar una estrategia de propagación clonal tipo guerrilla similar a la descrita para plantas por su habilidad de extenderse a través del sustrato mediante la dispersión pasiva de fragmentos, lo cual evita la competencia directa con otros organismos. Esta estrategia contrasta con especies que pueden ocupar el mismo espacio por mucho tiempo, las cuales forman esqueletos robustos y mantienen constante competencia (Hughes y Jackson, 1985).

2.3. DINAMICA POBLACIONAL DE CORALES

El diseño de metodologías específicas para el estudio poblacional de invertebrados marinos tales como los corales, anémonas y briozoarios, se remonta tan sólo a la década pasada (ver Hughes y Jackson, 1980; Hughes, 1984; Hughes y Jackson, 1985; Jackson et al., 1985; Babcock, 1991; Lasker, 1991; Gotelli, 1991; Yoshioka, 1994).

En el caso de los corales, la plasticidad morfológica y los procesos de propagación clonal, provocan que las estimaciones de la edad de una colonia a partir de su tamaño y los datos de crecimiento sean muy imprecisos, sobre todo para los corales grandes (Hughes y Jackson, 1980). Por ello, estimar la edad de estos organismos presenta problemas metodológicos y sólo es posible conocerla mediante seguimientos de la población a largo plazo (Hughes y Connell, 1987) o por las bandas de crecimiento a través de análisis con rayos-X (Highsmith, 1979).

Recientemente, se ha demostrado que las características poblacionales de estos organismos están más relacionadas con el tamaño de las colonias que con su edad, por lo que los estudios demográficos han empleado principalmente una estructura de tamaños, como se explica a continuación.

En su trabajo de 1980, Hughes y Jackson afirman que la dinámica poblacional de corales y otros animales coloniales es complicada por la construcción modular y el tipo de crecimiento que estos organismos presentan. Estos autores analizaron las consecuencias de procesos tales como la mortalidad parcial, la fisión y la fusión de colonias, las cuales distorsionan la relación entre el tamaño y la edad.

Posteriormente, Hughes (1984) elaboró un modelo para describir la dinámica poblacional de organismos modulares basado en el tamaño de las colonias,

mediante una modificación a la matriz de Leslie. El modelo incorporó el efecto de varias características típicas de la historia de vida de los corales escleractinios tales como la fusión de colonias (que resulta en la transición hacia una clase de tamaño más grande que la inmediata), la mortalidad parcial (que provoca que una colonia permanezca del mismo tamaño o incluso se reduzca) y la fisión (que implica una contribución hacia clases de tamaño más pequeñas). Hughes y Jackson (1985) analizaron la dinámica poblacional de varias especies de coral con forma de crecimiento foliar utilizando estos mismos criterios.

Al hacer una comparación entre una estructura de edades y una de tamaños en tres géneros de corales escleractinios (Hughes y Connell, 1987), se concluyó que dentro de una misma clase de tamaños existen organismos jóvenes y viejos, pero que los efectos del tamaño de las colonias eran más fuertes que los de la edad. Se encontraron ligeros efectos de la edad independientes del tamaño en dos de los tres géneros trabajados, donde las colonias pequeñas y viejas morían más frecuentemente y crecían más lentamente que los corales jóvenes de la misma talla. Otro estudio sobre la demografía de tres especies de escleractinios, utilizó tanto clasificaciones dependientes del tamaño como de la edad, mostrando resultados similares a lo reportado por estos autores (ver Babcock, 1991).

En el caso de los llamados corales blandos (gorgonáceos), los estudios demográficos recientes determinaron que una estructura de tamaños es adecuada para la especie *Plexaura A* (Lasker, 1990) para *Leptogorgia virgulata* (Golelli, 1991) y para el género *Pseudopterogorgia* (Yoshioka, 1994).

2.4. BIOLOGIA DE *Acropora palmata*.

Esta especie, pertenece a los corales escleractinios que mantienen simbiosis con algas unicelulares llamadas zooxantelas (Goreau, 1979), las cuales intervienen en los procesos de calcificación para la formación del exosqueleto de los corales (Goreau, 1959). Por ello, estos organismos requieren de la energía luminosa para que se realice la fotosíntesis de las algas; así como de la captura de partículas alimenticias que son ingeridas por los pólipos.

El género *Acropora* contiene más de 300 especies nominales ampliamente distribuidas en el Indo-Pacífico (Kenyon, 1992). En el océano Atlántico, sólo se han reportado tres: *A. palmata*, *A. cervicornis* y *A. prolifera* (Smith, 1972).

La distribución geográfica de la especie *A. palmata* dentro de la Provincia Caribeña comprende a las Bahamas, México, Centroamérica y las Antillas, sin haberse registrado en Bermuda, costa SE de E. U. y en la mayor parte de Florida (Castañares, 1979).

Esta especie es una de las más importantes constructoras arrecifales de las aguas someras en los arrecifes del Atlántico oeste (Lighty, *et al.*, 1982), tanto en términos de abundancia como en tasas de acreción arrecifal (Bak y Criens, 1982), siendo dominante en el arrecife posterior y en la zona de rompiente (Castañares y Soto, 1982).

La morfología de las colonias de *A. palmata* es típicamente ramificada, con una base estrecha por la cual se encuentran fijadas al sustrato. De modo común, se compara la forma de estas colonias con la de los cuernos de un alce. Las ramas crecen paralelas al flujo del agua como una adaptación morfológica para resistir la energía del oleaje (Graus, *et al.*, 1977, citado en Schuhmacher y Piewka, 1981). Cuando estas ramas crecen extendidas en forma horizontal se les suele llamar "frondas". Existen algunas colonias que no presentan esta morfología típica, tal es el caso de los fragmentos que se generan por ruptura de las ramas o de colonias que tienen un crecimiento incrustante, lo cual repercute en un cambio de sus características demográficas, según lo que se observó en este trabajo.

En cuanto a sus características reproductivas, las especies del género *Acropora* son hermafroditas simultáneas con un ciclo anual de gametogénesis (Kenyon, 1992; Wallace, 1985; Babcock *et al.*, 1986). La fecundidad promedio para el género varía de 5.6 a 12.8 huevos por pólipo (Wallace, 1985).

La mayoría de las especies en el Caribe liberan sus gametos a finales del verano, pero parece ser que no existe sincronización entre las especies (Szmant, 1986). En el género *Acropora* la fertilización y el desarrollo larval son externos. La larva plánula crece activamente y las zooxantelas se incorporan al tejido entrando por el ectodermo cerca del poro oral. Aunque son activas nadadoras, su capacidad de movimiento es limitado siendo mucho menor que las velocidades de la corriente, por lo que su dispersión y asentamiento están fuertemente determinados por la duración de la fase planctónica y las condiciones hidrológicas prevalecientes (Harrison y Wallace, 1990).

Después del desarrollo larval y de la dispersión, que dura de 3-7 días después de la fertilización, la plánula presenta un comportamiento de búsqueda para explorar el sustrato, donde su nado es demersal (asociado a bentos). Este potencial de selección de sitios adecuados para el asentamiento representa ventajas para incrementar la sobrevivencia y cuando se encuentran las condiciones adecuadas, la plánula se fija al sustrato y sufre metamorfosis, formándose el primer pólipo de una colonia (Harrison y Wallace, 1990).

Dado que los pólipos recién asentados son muy pequeños y difíciles de detectar, se considera como reclutamiento a la etapa en la que la nueva colonia puede ser visible (Connell, 1985). Para la mayoría de los corales, el reclutamiento ocurre entre los 8 y 10 meses después del asentamiento inicial. En algunas especies de la familia Acroporidae, se estimó que las colonias alcanzan 5.1 mm de diámetro en 9.3 meses (Babcock, 1985).

La construcción modular de los corales escleractinios provoca que el crecimiento ocurra por una división asexual por gemación o por bipartición de los pólipos, con el consecuente incremento en biomasa y modificación de la masa esquelética (Barnes, 1973). La tasa de crecimiento de *A. palmata*, se encuentra dentro de las más elevadas entre los corales hermatípicos (Bak, 1983; Godfried y Van Moorsel, 1988; Harrison y Wallace, 1990). Bak (1983) determinó un crecimiento lineal de 8.8 cm anual en las ramas de *A. palmata* en la isla de Curaçao, siendo variable a través del año.

Esta especie sufre notables alteraciones con los cambios ambientales que afectan a los arrecifes (ver Highsmith *et al.*, 1980; Knowlton, *et al.*, 1981; Rogers, *et al.*, 1982; Bak y Criens, 1982), observándose que la tasa de sobrevivencia de los fragmentos es alta (Highsmith, *et al.*, 1980; Highsmith, 1982), siendo además una de las especies más rápidas y eficientes en la regeneración de tejido perdido por lesiones causadas por abrasión, depredación o enfermedad (Bak, 1983), por lo que la fragmentación constituye un proceso importante de propagación clonal en estas poblaciones.

2.5. AREA DE ESTUDIO

2.5.1. Localización y zonación

El área de estudio se sitúa en el arrecife de Puerto Morelos, localizado en la parte noroeste de la península de Yucatán, en el Caribe mexicano. Las formaciones arrecifales a lo largo de la costa este de la península, se desarrollan sobre una plataforma continental muy estrecha, la cual prácticamente desaparece al sur de Puerto Morelos (López Ramos, 1974). La corriente de Yucatán fluye paralela a la costa de Quintana Roo con dirección hacia el norte. Las aguas costeras son oceánicas y oligotróficas, con gran estabilidad vertical, elevada transparencia y bajos niveles de nutrimentos (Merino y Otero, 1991).

El arrecife de Puerto Morelos es de tipo bordeante con un canal bien definido, según la clasificación de Guilcher (1988). Esta formación empieza frente al puerto del mismo nombre y se prolonga hacia el norte por aproximadamente 2 km, sobre una terraza comprendida entre los 0-25 m de profundidad (Castañares y Soto, 1982). Se localiza entre los 20°48' y 20°52' de latitud norte y los 86°54' de longitud oeste. (Fig. 2.1).

La comunidad coralina del sitio de estudio fué descrita por Jordán (1979; 1980), Jordán *et al.* (1981) y Castañares y Soto (1982), antes del huracán Gilberto (1988) y por Rodríguez (1993) un año después del mismo. La batimetría y características del fondo marino han sido detalladas por Merino y Otero (1991). En esta sección del trabajo se describen las zonas de este arrecife, con base en

la zonación propuesta por Padilla, *et al.*, (1992) para los arrecifes del norte de la reserva de la Biósfera de Sian ka'an.

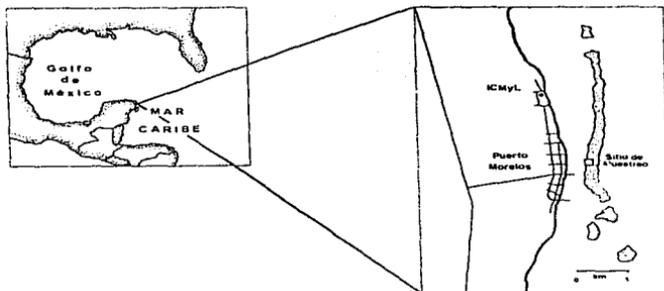


Fig. 2.1. LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO. La posición de las dos áreas permanentes de muestreo se representan con un cuadro.

El arrecife de Puerto Morelos consta de 3 zonas estructurales: 1) la laguna arrecifal, 2) la cresta arrecifal y 3) el arrecife frontal.

1) La laguna arrecifal se forma sobre el canal, el cual tiene una anchura que varía entre 350 y 1600 m, con una profundidad media de 3 m y una máxima de 8 m en la zona sur, debido a dragados asociados a la actividad del puerto (Merino y Otero, 1991). La comunidad bentónica dominante son los pastos marinos, principalmente de la especie *Thalassia testudinum* en casi toda la laguna y de los géneros *Syringodium* y *Halodule* en la parte cercana a la playa. También existen algunos parches de gorgonáceos que se desarrollan sobre las piedras que hay en los bancos de arena.

2) La cresta arrecifal consta de 3 subzonas: a) el arrecife posterior, b) la rompiente arrecifal y c) la transición hacia el barlovento.

a) El arrecife posterior es el sitio más diverso y con mayor cobertura de tejido coralino en el arrecife de Puerto Morelos (Jordán, 1979; Jordán, *et al.*, 1981). Su extensión varía entre 50 y 200 m de ancho y una profundidad que varía de 1 a 2 m (Merino y Otero, 1991), observándose 3 diferentes asociaciones de especies (Castañares y Soto, 1982).

i) El límite entre el arrecife posterior y la laguna se caracteriza por la presencia de grandes colonias masivas del coral escleractinio *Montastrea anularis* y porque el pasto marino es menos abundante, encontrándose algas verdes de crecimiento erecto, como las de los géneros *Halimoda*, *Penicullus*, *Udotea* y *Ripocephalus*.

ii) En la parte central del arrecife posterior se forma un área mixta con una alta diversidad de especies en donde se desarrollan acumulaciones de *Porites porites* y de *Agancia teunifolia* como especies dominantes, además de colonias del género *Diploria strigosa*, *Colpophyllia natans*, *Siderastrea siderea*, las cuales son comunes, además de otras menos abundantes como *Porites astreoides*, *Dichocoenia stokesii*, *Meandrina meandrites*, *Isophyllastrea rigida*, *Isophyllia sinuosa*.

iii) Junto a la rompiente arrecifal, se encuentra la zona de *Acropora palmata*. Antes del huracán Gilberto, las colonias de esta especie formaban en este lugar una barrera bien definida de 10 a 15 m de ancho, la cual se interrumpía por espacios o canales de 5 a 10 m de amplitud que la atravesaban perpendicularmente. En estos canales, el desarrollo de colonias era mínimo, debido a las corrientes generadas por el embate de las olas (Castañares y Soto, 1982). Después del huracán Gilberto, esta zona se caracterizaba por la gran cantidad de colonias de *A. palmata* muertas y algunas volteadas (Rodríguez, 1993). Actualmente, se encuentran algunos grupos de colonias grandes que forman parches aislados, y muchas otras de menor tamaño que crecen esparcidas alrededor de esos parches. Así, la barrera natural que formaba esta especie, desapareció por efecto del huracán.

b) La rompiente arrecifal es una estrecha banda donde el basamento arrecifal alcanza su máxima altura, con una profundidad no mayor a 1 m (Merino y Otero, 1991). Este sitio presenta una alta energía del oleaje y el suelo marino está cubierto por pedacrería de coral. Sobre este sustrato crecen algas incrustantes y feofitas de los géneros *Sargassum* y *Turbinaria*. También se desarrollan algunas colonias del hidrocoral *Millepora complanata* y otras pequeñas del coral *Diploria clivosa*.

c) La transición hacia el barlovento es la parte donde empieza la pendiente arrecifal y llega hasta una profundidad de 12 m. En su parte más somera, entre 2 y 8 m de profundidad, esta subzona se caracteriza por la presencia de varias colonias de abanicos de mar de la especie *Gorgonia flabellum* y algunas colonias pequeñas y aisladas de los corales *A. palmata*, *D. clivosa* y *S. radians*. En la parte más profunda de esta subzona (8-12 m), los gorgonáceos

constituyen la comunidad dominante. Su diversidad era alta antes del huracán Gilberto (Romero, 1991), pero actualmente, las colonias son de tamaño muy pequeño y existe una marcada dominancia de *Pseudopterogorgia americana*. También se encuentran, en menor abundancia, colonias de *P. acerosa* y del género *Eunicea*. Sin embargo, por el efecto de esta perturbación, la diversidad se redujo y algunas especies desaparecieron (Romero, 1991)

3) El arrecife frontal es la parte más profunda de la pendiente de barlovento y llega hasta los 20-25 m de profundidad, donde se forma una plataforma de arena. La pendiente es suave y dominada por colonias de gorgonáceos, a diferencia de otros arrecifes de la costa de Quintana Roo, donde existe una alta cobertura de tejido coralino y se desarrollan macizos y canales de hasta 12 m de altura (Padilla, *et al.*, 1994). Por efecto del huracán Gilberto, algunas áreas se cubrieron de arena, y actualmente la abundancia de gorgonáceos es mucho menor y las colonias son de tamaño pequeño. También se encuentran algunas pequeñas colonias de escleractinios de las especies *Dichocoenia stokesii*, *Diploria clivosa*, *Meandrina meandrites* y *Porites porites*, y algunas esponjas incrustantes. A una profundidad entre 18-20 m, se encuentran algunos macizos pequeños, no mayores a 1 m de alto, que forman algunas cuevas donde se refugian peces de gran tamaño.

La plataforma arenosa tiene una amplitud que varía entre 2-7 km y termina en un cantil abrupto que marca el límite de la plataforma continental (Merino y Otero, 1991). Sobre esta plataforma de arena no se desarrolla ningún tipo de comunidad coralina, pero habitan algunas especies de moluscos, principalmente de la especie *Strombus pugilis* y algunas rayas.

2.5.2. Clima

Los principales aspectos climáticos y meteorológicos de Puerto Morelos se describen en el trabajo de Merino y Otero (1991). La región se ve afectada por vientos alisios en primavera y verano, y por vientos provenientes del norte ("nortes") en otoño e invierno. Las lluvias son relativamente abundantes en verano y son frecuentes los huracanes y las depresiones tropicales en otoño. Durante el año se pueden distinguir tres temporadas: la de nortes, que va de octubre a febrero y se caracteriza por una dominancia de viento frío proveniente del norte. La temporada de secas, de marzo a junio, de relativa calma con vientos del este y del sureste. Por último, la de lluvias, que va de julio a septiembre, con alta temperatura ambiente y períodos de vientos fuertes intercalados con algunos de calma.

La temperatura del agua en el sitio de estudio se obtuvo con un termómetro de registro continuo, el cual se colocó de julio de 1993 hasta agosto de 1994. La variación anual de la temperatura se muestra en el capítulo V (Fig. 5.4).

SEGUNDA PARTE: PARAMETROS DEMOGRAFICOS

III. DESCRIPCION DE LA POBLACION

3.1. INTRODUCCION

En las partes someras de los arrecifes del Atlántico oeste, el constructor arrecifal más importante es el coral escleractinio *Acropora palmata* (Lighty, *et al.*, 1982). En esta parte del arrecife, las colonias de esta especie forman con sus ramas densas barreras, que sirven de protección y amortiguamiento del oleaje hacia las zonas del sotavento arrecifal.

En la costa noroeste de la península de Yucatán, *A. palmata* predomina en el arrecife posterior y en la zona de rompiente. También se encuentra ocasionalmente en la pendiente arrecifal formando colonias aisladas, en profundidades que no rebasan los 5 m (Castañares y Soto, 1982).

La marcada dominancia de la especie se debe a ciertas características morfológicas y de su historia de vida que le permiten desarrollarse en sitios de alto estrés ambiental, como son las exposiciones a baja mar, una alta energía del oleaje y cambios de temperatura y salinidad. El crecimiento de las ramas, orientadas en el sentido de la corriente dominante, es una manera adaptativa de minizar las fuerzas destructivas (Schumacher y Plewka, 1981). Por otro lado, los fragmentos que se generan por la ruptura de las ramas de estas colonias, tienen una alta sobrevivencia (Highsmith, *et al.*, 1980). Así, esta especie tiene una alta capacidad de producción asexual de rametos, de modo que su proliferación depende más fuertemente de la propagación clonal que de la reproducción sexual (Bak y Engel, 1979). También se ha detectado que las colonias de esta especie son capaces de soportar periodos largos de desecación, así como cambios de temperatura.

Las colonias de *A. palmata* sufren alteraciones con los cambios ambientales que afectan a los arrecifes. Una de las perturbaciones naturales más frecuentes son los huracanes. Durante estos fenómenos naturales se incrementa la energía del oleaje lo que ocasiona el desprendimiento y fragmentación de colonias. También se provoca el acarreo de material en suspensión que ocasiona abrasión del tejido vivo, aunado a los cambios de salinidad y temperatura del agua, por lo que estos cambios causan gran mortalidad en esta especie (Highsmith *et al.*, 1980; Knowlton *et al.*, 1981; Bak y Criens, 1982; Rogers, *et al.*, 1982; Rogers, 1993).

En el caso de la población de *A. palmata* que se encuentra en el arrecife de Puerto Morelos, el huracán Gilberto en 1988 ocasionó severos daños. Este fenómeno originó una alta mortalidad de la especie causada por la fragmentación y por el desprendimiento total de las colonias, así como por el efecto abrasivo del sedimento (Rodríguez, 1993).

3.2. METODOS

Se realizaron recorridos en snorkel para observar diferentes áreas de la parte somera del arrecife de Puerto Morelos. Posteriormente, se eligieron dos áreas que diferían entre sí en la densidad de las colonias de *A. palmata* y en el tamaño de las mismas. Se estableció un área permanente de muestreo de 25m² en cada una, las cuales se delimitaron con una cadena de plástico, sujeta a 4 varillas de acero clavadas en el sustrato. Estos cuadrantes se denominaron cuadro "A" y cuadro "B".

En estos cuadros se llevó a cabo un seguimiento detallado de las colonias que estuvieron dentro del cuadrante al menos en un 50% de su tamaño. Para una identificación individual, cada una de las colonias se marcó con hilo alquitranado y un número grabado en cinta plástica (dymo) y se elaboró un mapa con la posición de cada una.

El muestreo inició en marzo de 1993 y finalizó en diciembre de 1995. En ese periodo, la población se visitó constantemente, de una a cuatro veces por semana en los tiempos de calma (primavera-verano) y una o dos semanas cuando había mal tiempo (otoño-verano), para hacer las mediciones y observaciones necesarias que permitieran estimar los diferentes parámetros demográficos. En estos cuadros se realizaron nueve censos, en los cuales se midió el tamaño de todas las colonias en cada cuadro. El intervalo entre los censos fue de aproximadamente de tres meses durante los dos primeros años y de 6 meses en el último (Tabla 3-I).

III. DESCRIPCIÓN DE LA POBLACION

TABLA 3-I. FECHA DE LOS CENSOS

Muestra	CUADRO "A"	CUADRO "B"
1	mar 1993	mar 1993
2	jun 1993	jun 1993
3	sep 1993	sep 1993
4	dic 1993	dic 1993
5	abr 1994	abr 1994
6	jul 1994	ago 1994
7	dic 1994	dic 1994
8	jul 1995	jul 1995
9	nov 1995	dic 1995

Cada una de las colonias dentro de los cuadros permanentes, se midió para determinar su tamaño con base en una estimación del área de tejido vivo que cada una tenía. Para ello, se aproximó la forma de las colonias a un cono invertido con base elipsoidal, al cual se le calculó la superficie a partir de 3 medidas: D=diámetro mayor (longitud entre el borde de las ramas más distantes de una colonia); d=diámetro menor (eje perpendicular al largo) y h=altura máxima de cada colonia.

La ecuación para calcular el área de un cono con base elipsoidal es:

$$\text{Area} = \pi [(D+d/2) \cdot \sqrt{h^2 + (D+d/2)^2}] + \pi (D/2 \cdot d/2)$$

Cabe aclarar que cuando la colonia presentó una forma de crecimiento diferente a la típica, por ejemplo los fragmentos sueltos y las colonias incrustantes (ver sección 2.4), el área se estimó aproximándola a la forma geométrica más parecida, ya fuera un rectángulo, un círculo o un cilindro.

Para determinar el error en la estimación del tamaño a partir del área de un cono con base elipsoidal, se obtuvo el área de 5 colonias, cubriendo toda su superficie con papel aluminio. Esta técnica consiste en cubrir el tejido de una colonia con papel aluminio, recortarlo según la forma de las ramas y pesarlo. Mediante una curva patrón de peso/área de papel, se determinó el área de cada colonia. El área estimada mediante esta técnica, se considera una buena aproximación al área de tejido real. Posteriormente se compararon los valores medios de ambos grupos de estimadores con una prueba de "t", y se obtuvieron las ecuaciones de las rectas peso/área de papel y peso/área del cono.

Con los datos que se obtuvieron en los muestreos, se estimó la variación temporal que presentaron los siguientes parámetros:

- a) La densidad, definida como el número de colonias por metro cuadrado.
- b) El porcentaje de cobertura de la especie, para lo cual se tomó en cuenta únicamente el área de las ramas (sin considerar la altura), y se estimó la proporción del espacio disponible que esa área ocupaba en cada cuadro.
- c) La cantidad de tejido vivo por unidad de área de sustrato, considerando el área de tejido coralino (estimada en cm^2) que existe por metro cuadrado. Esta medida puede ser considerada una estimación burda de la biomasa.

Durante las diferentes visitas que se hicieron al sitio de estudio, también se registraron algunas observaciones acerca de la interacción entre las colonias de esta especie y otros organismos.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Error en la estimación del tamaño.

El área de tejido de una colonia, aproximando su forma a un cono de base elipsoidal, presentó una ligera sobreestimación con respecto al área calculada con la técnica del papel aluminio (Tabla 3-II). Sin embargo, las diferencias en los valores medios de ambas estimaciones no fueron significativas ($t=-0.181$; $g.l.=8$; $p=0.8609$).

TABLA 3-II ESTIMACION DEL TAMAÑO DE LAS COLONIAS Se compara el área de cinco colonias estimada a partir de un cono con base elipsoidal (Cono) de medidas: D=diámetro mayor, d=diámetro menor y h=altura, con el área del papel aluminio con que se cubrió cada colonia (Papel), calculada a partir de su peso

Medidas (cm)			Área (cm^2)		
D	d	h	Cono	Papel	Peso(gr)
29	12	17	912.55	620.67	2.4340
29	27	22	1761.88	1367.26	5.3618
53	20	18	2302.18	2014.04	7.8982
56	36	26	4091.62	4065.21	15.9420
71	46	31	6481.64	6199.64	24.3123

255 cm^2 de papel aluminio pesan 1 gr, de manera que la curva patrón de peso/área de papel aluminio tiene como ecuación:

$$\text{área del papel aluminio} = 0.0 + (255 * \text{peso})$$

Para analizar el error en la estimación del tamaño, se graficó el área calculada de las 5 colonias a partir de la superficie de un cono de base elipsoidal, contra el peso del papel aluminio de cada una, obteniendo una recta cuya ecuación es:

$$\text{superficie del cono} = 326.60 \pm 111.47 + (248.70 \pm 3.12 \cdot \text{peso}).$$

La pendiente de ambas rectas es similar, lo que significa que el error en la estimación es constante para todos los tamaños (Fig. 3.1)

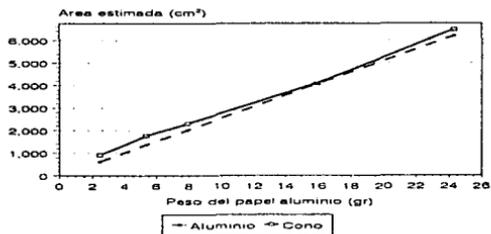


Fig. 3.1. ERROR EN LA ESTIMACION DEL TAMAÑO Comparación de la estimación del área de una colonia obtenida a partir del peso del papel aluminio (línea punteada) y la calculada a partir del área de un cono con base elipsoidal (línea continua)

3.3.2. Densidad y cobertura

El patrón general que se observó, tanto en la densidad de colonias, como en porcentaje de cobertura de esta especie y la cantidad de tejido vivo por unidad de área, muestra un incremento paulatino durante el tiempo que abarcó este estudio. Esta situación fue diferente en la última muestra debido al efecto del huracán Roxana, que provocó la muerte de algunas colonias y la fragmentación de otras dentro de los cuadros de muestreo en el mes de octubre de 1995.

El patrón de las variaciones en estos parámetros son similares en ambos cuadros de muestreo, sin embargo se observa que todos ellos tienen valores mayores en el cuadro "B" (Fig. 3.2 y Tabla 3-III).

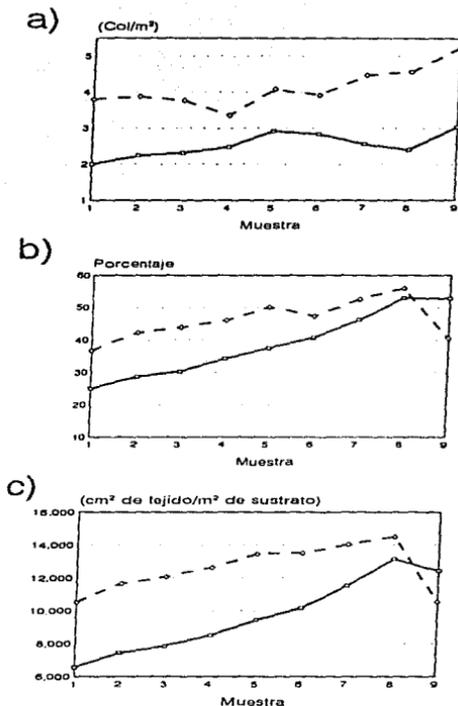


Fig 3 2. DENSIDAD Y COBERTURA DE LA POBLACION. Valores de a) densidad, b) cobertura y c) cantidad de tejido vivo por área, para los cuadros permanentes de muestreo. La línea continua representa el cuadro A y la punteada el B. La fecha de cada muestra se especifica en la tabla 3-1

III. DESCRIPCION DE LA POBLACION

El valor de densidad para el cuadro "A" se incrementó de 2 colonias/m² al inicio del muestreo, hasta 3 colonias/m² al final; mientras que en el "B", la densidad osciló entre 3 y 5 colonias/m².

Al inicio del muestreo, la cobertura de las frondas fué de 25% para el cuadro "A" y un poco más del 35% para el cuadro B, llegando a ser mayor al 50% en ambos casos, un poco antes de finalizar el muestreo.

En cuanto a la cantidad de tejido por unidad de área, se estimó que existían al inicio del estudio 8,500 cm² por cada metro cuadrado de sustrato en el cuadro "A", y 10,500 cm² en el "B". La máxima superficie de tejido que se registró durante el muestreo fue de 13,000 y 15,000 cm² respectivamente, que corresponde a la muestra del mes de julio de 1995, antes del huracán Roxana.

El efecto que este huracán tuvo sobre la población en estudio, fue un incremento de la densidad a causa de la formación de colonias incrustantes y fragmentos, además de un decremento de la cobertura y del tejido vivo por área de sustrato. En el cuadro "A" estas variaciones fueron menores que las del cuadro "B", donde la cobertura se redujó a valores similares a los que se registraron al inicio del muestreo.

TABLA 3-III. DENSIDAD Y COBERTURA. Densidad (número de colonias por área), cobertura (porcentaje de sustrato ocupado por *A. palmata*) y área de tejido vivo por área de sustrato, para ambos cuadros de muestreo.

Muestra	Densidad (Col/m ²)	Cobertura (%)	Tejido (cm ² /m ²)
CUADRO "A"			
1	2.00	25.0	6,561
2	2.24	28.7	7,436
3	2.32	30.3	7,862
4	2.48	34.2	8,502
5	2.92	37.5	9,428
6	2.84	40.7	10,169
7	2.56	46.1	11,529
8	2.40	53.0	13,147
9	3.04	52.8	12,439

III. DESCRIPCIÓN DE LA POBLACION

Continuación TABLA 3-III.

Muestra	Densidad (Col/m ²)	Cobertura (%)	Tejido (cm ² /m ²)
CUADRO "B"			
1	3.80	36.7	10,516
2	3.88	42.2	11,657
3	3.76	43.9	12,088
4	3.36	46.0	12,635
5	4.08	50.2	13,470
6	3.92	47.3	13,515
7	4.48	52.7	14,038
8	4.56	56.0	14,522
9	5.24	40.4	10,543

3.3.3. Relación con otros organismos

En los arrecifes coralinos, es frecuente la asociación entre los corales ramificados y diversos organismos. Existen algunas especies de peces damisela que habitan entre las ramas de los corales (Lieberman, *et al.*, 1995), mientras que otros peces como las toras (Familia Scaridae) se alimentan de los pólipos del coral (Huston, 1985). Este tipo de corales también sirven de sustrato para diversos organismos que horadan sus esqueletos como las esponjas del género *Cliona*, poliquetos tubícolas, algunos bivalvos y sipuncúlidos (Risk, *et al.*, 1995); así como algunos crustáceos decápodos que modifican el esqueleto de estos corales (Eldredge y Kropp, 1981). Además, en los arrecifes existe una fuerte competencia por el sustrato entre los corales y las algas (Huston, 1985).

Las colonias de *A. palmata*, por sus ramas grandes y extendidas, sirven de refugio a varios organismos, lo cual puede causar daño al tejido coralino. Durante los muestreos realizados para este trabajo, no se observó depredación del tejido coralino por parte de peces arrecifales, ni se detectó alguna evidencia de ello por marcas de dientes sobre los corales. En cambio, se observó que algunos organismos que habitan estas colonias y las usan como refugio, pueden causar deterioro al tejido coralino de diferentes maneras. Se detectaron cuatro tipos principales de organismos que dañan el coral: las algas, cangrejos

decápodos, poliquetos tubícolas y peces damisela de la especie *Stegastes planifrons*.

Las algas fueron los epibiontes más frecuentes y que causaron mayor daño, ya que crecen rápidamente sobre el coral matando el tejido vivo. Menos frecuente fué el sobrecrecimiento de esponjas, otros corales o del hidrocoral del género *Millepora*.

El cangrejo que habita en las colonias de *A. palmata*, pertenece a la especie *Dornecia acanthophora* y es uno de los decápodos más comunes que habitan entre las ramas de esta especie de coral (Eldredge y Kropp, 1981). Este cangrejo se posa en los recovecos que forman las ramas, ocasionando la muerte del tejido coralino y formando oquedades en las que se refugia. Estas lesiones no son muy grandes de tamaño, pero sirven de sustrato para la fijación de algas cuando los cangrejos los abandonan, lo cual puede aumentar el área dañada.

En cuanto a los organismos que horadan el esqueleto coralino, fueron frecuentes los poliquetos tubícolas y las esponjas, los cuales debilitan la estructura y hacen que la colonia sea más susceptible a sufrir una fragmentación.

Por último, los peces *Stegastes planifrons* habitan comúnmente las colonias de *A. palmata* en el área de estudio. Esta especie preferentemente ubica sus territorios en las ramas del coral *Acropora cervicornis* (Itzkowitz, 1977), pero en este lugar ha tenido que utilizar otro tipo de sustrato para establecer sus territorios, por la escasez de este coral después del huracán Gilberto (Loreto, 1989). Así, estos peces defienden algunas ramas de las colonias de *A. palmata* como parte de su territorio, siendo una de las especies de damisela más agresivas (Mendoza y Ríos, 1994). El efecto que este comportamiento de defensa de territorio tiene sobre el coral es que fomenta el sobrecrecimiento algal al ahuyentar a los herbívoros del área. En algunas colonias de la muestra, en las que se refugiaba más de uno de estos peces, el crecimiento de algas provocó el deterioro de una gran parte de su tejido.

El porcentaje de colonias que tuvieron lesiones causadas por algún tipo de organismos fué mayor en el cuadro "B" que en el "A", siendo las algas los epibiontes más frecuentes que causaron mortalidad parcial en las colonias de *A. palmata*, seguidas de los cangrejos y los poliquetos (Fig. 3.3).

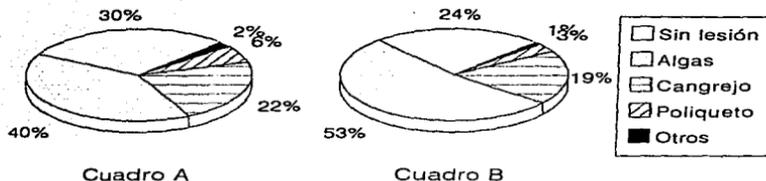


Fig. 3.3 PROPORCIÓN DE ORGANISMOS QUE CAUSAN LESIONES A LAS COLONIAS DE *A. palmata*. Porcentaje de colonias que tuvieron lesiones provocadas por los diferentes tipos de organismos que las habitan, para ambos cuadros de muestreo

3.4. DISCUSION

La población de *Acropora palmata* en el arrecife de Puerto Morelos, actualmente está compuesta por algunas agregaciones de colonias de tamaño grande, que abarcan extensiones pequeñas y no exceden los 10 metros de longitud. Alrededor de estas agregaciones, crecen de manera dispersa varias colonias de tamaño mediano y muchas otras que se han regenerado a partir de fragmentos y que empiezan a colonizar nuevos lugares.

Los cuadros permanentes de muestreo que se definieron para este trabajo, se pusieron en dos lugares con características diferentes cada uno. El cuadro "B" se estableció en un sitio con alta densidad de colonias, algunas crecían tan cercanas que entrelazaban sus ramas y había algunas muy grandes y altas, por lo que se supone que sobrevivieron al huracán de 1988. En cambio, el cuadro "A" era un sitio con menor densidad, donde ninguna de esas colonias era de gran tamaño, e incluía varias colonias que evidentemente se estaban regenerando a partir de fragmentos grandes (los cuales se supone que se generaron a causa del huracán Gilberto), y que empezaban a fijarse al sustrato y a extender las nuevas ramas que habían formado. Este cuadro "A" estaba adyacente a uno de los parches de colonias grandes y con alta densidad.

La densidad y la cobertura de esta especie, presentó un patrón de variación en el tiempo similar en ambos cuadros de muestreo, mostrando un aumento de ambos parámetros durante el período que abarcó el trabajo de campo.

El incremento de la densidad en cada período se debió principalmente a la formación de nuevas colonias por propagación clonal, ya sea por fragmentación o fisión (ver capítulo VII). El aumento de cobertura, sobre todo en el área de tejido vivo, implica que existió crecimiento de las colonias y un incremento de la biomasa coralina en esta población.

El tamaño de las colonias también difiere entre ambos cuadros de muestreo. El cuadro "A" estaba compuesto principalmente por colonias de tamaño mediano, mientras que el "B" tenía varias colonias grandes, que contribuyeron a la alta cobertura coralina, aunque también había muchas de tamaño pequeño que elevaron el valor de la densidad. El tamaño promedio de las colonias también fue incrementando durante el tiempo de muestreo, al igual que el número de colonias de tamaños grandes presentes en cada cuadro. Este punto se trata con más detalle en la sección 4.3.1.

El incremento en densidad y en cobertura que se registró en los 3 años de muestreo indica que la población está creciendo. Esto es una evidencia de que la población tiene el potencial de reestablecerse de los daños ocasionados por una catástrofe natural. Así, es probable que esta recuperación se vea limitada, más por el efecto de los futuros factores ambientales sobre las tasas vitales, que por los mecanismos adaptativos y por las características demográficas propias de la población.

IV. ESTRUCTURA DE LA POBLACION

4.1. INTRODUCCION

Una parte importante en el estudio de la dinámica poblacional, es definir una adecuada estructura de la población, en la que las clases que se elijan reflejen las principales diferencias demográficas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de las distintas etapas del ciclo de vida.

En el estudio de la dinámica poblacional de corales, varios trabajos han utilizado una estructura de tamaños (ver sección 2.3.). El número de clases que definen y el intervalo de las mismas se ha definido de manera muy variable. En algunos los intervalos son equitativos, en otros geométricos y en otros arbitrarios, basándose principalmente en criterios estadísticos. Además, la manera de evaluar el tamaño de los organismos también ha sido muy diversa.

Uno de los primeros trabajos de esta índole, se realizó con colonias de *Agaricia agaricites* en forma de plato que crecían en una pared vertical, estimándose el área de cada una a través de fotografías. Se utilizó una estructura dividida en 4 clases de tamaño con intervalos arbitrarios (0-10; 10-50; 50-200; >200 cm²) (Hughes, 1984).

Posteriormente, para cinco especies de coral con forma foliar, se definieron 5 clases (0-10; 10-50; 50-500; 500-1000 >1000 cm²). El tamaño se estimó a partir de la digitalización del área proyectada en transparencias (Hughes y Jackson, 1985).

En otro estudio de dinámica poblacional de varias especies de escleractinios, se utilizó una estructura dividida en 3 clases de tamaño (0-10; 10-50; >50 cm²). El

área de cada colonia se estimó mediante el trazo del área proyectada en diapositivas (Hughes y Connell, 1987).

En un estudio reciente, el área de las colonias de 3 especies (*Goniastrea aspera*, *G. favulus* y *Platygyra sinensis*), se estimó midiendo las colonias, utilizando una estructura de 4 clases equitativas (0-40; 40-80; 80-120; >120 cm²) (Babcock, 1991).

Por otro lado, los trabajos de dinámica poblacional de corales escleractinios que han considerado la edad como un factor que determina diferencias demográficas, no emplean una estructura de edades propiamente dicha. Esto se debe a que es un parámetro difícil de determinar en estos organismos, de modo que sólo es posible tener estimaciones relativas de la edad a través del seguimiento a largo plazo de las colonias. De este modo, se ha analizado el efecto de la variabilidad en la edad dentro de una misma clase de tamaño, mostrando que sólo en algunos casos determina diferencias significativas de algunas tasas demográficas (Hughes y Jackson, 1985; Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1991).

En esta parte del trabajo se presenta una estructura de tamaños para la población en estudio, utilizando una estimación del área de tejido vivo para definir el tamaño de las colonias. Se presenta una estructura basada en 4 clases de tamaño, las cuales difieren en sus características demográficas de sobrevivencia y fecundidad. Adicionalmente se describen los distintos tipos de colonias que existen en la población, los cuales varían en algunas de sus características morfológicas (ver sección 2.4), lo cual también determina diferencias demográficas entre ellas.

4.2. METODOS

El tamaño de las colonias se definió con base en el área de tejido vivo de cada una. La manera de estimar esta área y los períodos en los que se hicieron los registros se explican en la sección 3.2. Adicionalmente las colonias de la población se dividieron en 4 tipos, con base en sus características morfológicas.

Primero se diseñó una estructura de tamaños arbitraria, con clases de 1,000 cm² de intervalo cada una, para analizar la distribución de tallas en la población, mostrando la frecuencia de tamaños para los tres años del muestreo. Por otro lado, se definen los distintos tipos de colonias que se encontraron en la población y se explican las diferencias morfológicas que presentan entre sí. Posteriormente se elaboró una estructura dividida en 4 clases de tamaño, las cuales difieren en sus tasas de mortalidad y fecundidad principalmente. Se analizaron los cambios en la estructura de la población entre cada uno de los censos y se especifica el porcentaje de cada tipo de colonia que incluye cada clase.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Tamaño de las colonias

El tamaño de las colonias de *A. palmata* en Puerto Morelos fue muy variable, encontrándose en un intervalo entre 1 cm^2 y más de $40,000 \text{ cm}^2$ de tejido vivo. Sin embargo el 90% de la población está representada por colonias con un área de tejido menor a $10,000 \text{ cm}^2$ y aproximadamente el 50% se encuentra entre 1 y $1,000 \text{ cm}^2$.

Los dos cuadros permanentes mostraron diferencias con respecto al tamaño de las colonias. Al inicio del muestreo, las únicas colonias que tenían más de $20,000 \text{ cm}^2$ de área de tejido vivo se encontraron solamente en el cuadro "B". En este cuadro el 8% de las colonias tenían una altura cercana a los 70 cm en la primera muestra y algunas de ellas llegaron a tener más de 80 cm al final del muestreo. En cambio, la altura máxima de las colonias del cuadro "A" fué menor a los 50 cm en el primer muestreo, pero más del 10% de las colonias sobrepasaron esa altura al final.

El tamaño promedio de las colonias varió a lo largo de los 9 períodos de muestreo. Esta fluctuación se debió principalmente al número de colonias pequeñas presentes en cada muestra, ya sea incrustantes o fragmentos, que pueden alterar este promedio porque su permanencia en la población es muy variable, ya que se generan constantemente y pueden llegar a ser abundantes, pero también tienen alta mortalidad y pueden desaparecer de la población fácilmente.

En el cuadro "B" se observó un aumento en el tamaño promedio de las colonias durante las primeras etapas del muestreo, seguidas de una disminución debido a una producción constante de colonias pequeñas, sobre todo a causa de la fisión. En cambio, en el cuadro "A" el tamaño promedio se mantuvo más o menos constante al inicio, pero a partir de la quinta muestra, aumentó el tamaño promedio de las colonias, lo cual coincide con el aumento en cobertura y área de tejido vivo por área (sección 3.3.2). Esta situación se modificó en el último registro porque la abundancia de fragmentos que se generaron por efecto del huracán Roxana (octubre de 1995), provocaron un decremento del tamaño promedio de las colonias (Fig. 4.1 y Tabla 4-1).

La variación en el tamaño de las colonias que ocurrió en la población durante los tres años del muestreo, se analiza a través de la frecuencia de colonias en 25 clases de tamaño de $1,000 \text{ cm}^2$ cada una, con excepción de la última clase que agrupa a todas aquellas colonias que tienen un área mayor a $24,000 \text{ cm}^2$ (Fig. 4.2.). Esta distribución de frecuencias se presenta para 4 etapas del muestreo: a) durante el primer registro que se hizo al inicio de muestreo en marzo de 1993; b) después de un año, en abril de 1994; c) a los dos años y medio en julio de

1995, y d) posterior al huracán Roxana, en el muestreo que se llevó a cabo en noviembre-diciembre de 1995.

Al inicio del muestreo, el cuadro "A" estaba compuesto solamente por colonias de tamaño pequeño y mediano que paulatinamente fueron incrementando su tamaño de modo que al final del trabajo había varias colonias dentro de las últimas clases. En cambio, en el cuadro "B" inicialmente había unas cuantas colonias muy grandes y muchas de tamaño pequeño, pero durante el muestreo no hubo un gran incremento en la frecuencia de las clases de tamaño intermedio y grande (Fig. 4.2).

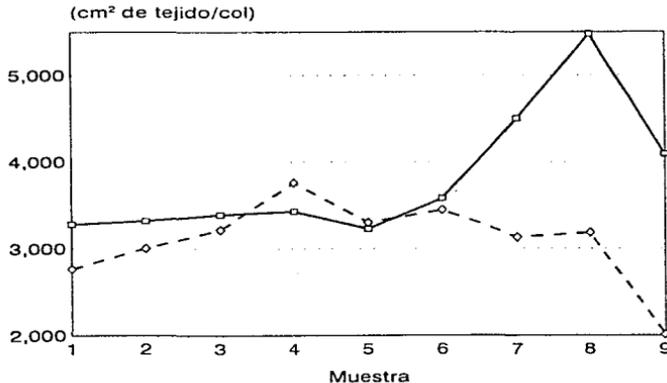


Fig. 4.1. TAMAÑO PROMEDIO DE LAS COLONIAS. Línea continua representa el cuadro "A" y la punteada el cuadro "B"

IV. ESTRUCTURA DE LA POBLACION

TABLA 4-I. TAMAÑO PROMEDIO DE LAS COLONIAS. n= no. de colonias, X= promedio del tamaño de las colonias (cm²), D.E.= Desviación estándar, Máx= Valor máximo, Mín= Valor mínimos, en los cuadros "A" y "B".

CUADRO "A"

Muestra	n	X	D.E.	Máx	Mín
mar 1993	50	3280	3749	14397	1.2
jun 1993	56	3320	4270	15878	12.3
sep 1993	58	3389	4377	15948	12.0
dic 1993	62	2428	4649	17337	1.0
abr 1994	73	3229	4599	17424	21.0
jul 1994	71	3580	4999	18397	3.0
dic 1994	64	4504	6049	22512	8.0
jul 1995	60	5478	7445	25888	1.0
nov 1995	76	4092	7370	38537	1.0

CUADRO "B"

Muestra	n	X	D.E.	Máx	Mín
mar 1993	95	2767	4400	28226	7.1
jun 1993	97	3004	5012	33853	2.5
sep 1993	94	3215	5362	35195	3.0
dic 1993	84	3760	5934	37577	4.0
abr 1994	102	3301	5762	37116	1.0
ago 1994	98	3448	5868	38800	1.0
dic 1994	112	3133	6093	42630	1.0
jul 1995	114	3185	5898	43365	1.0
dic 1995	128	2595	5754	47231	1.0

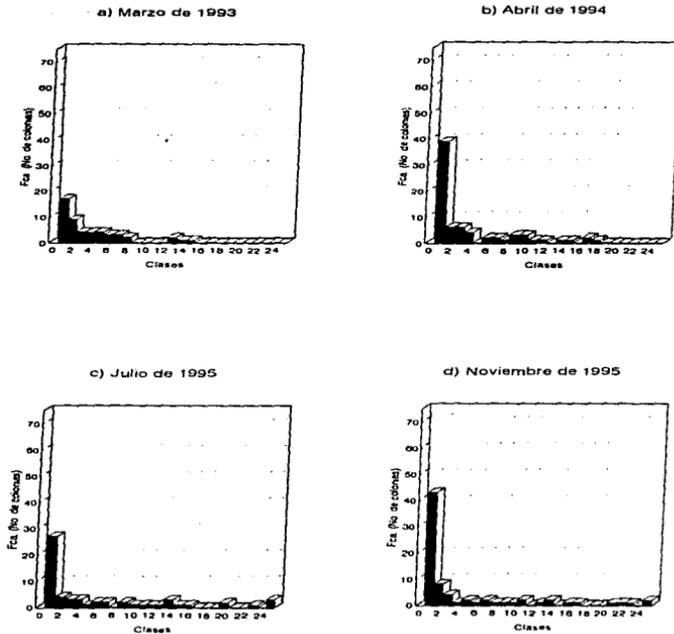


Fig. 4.2.a FRECUENCIA DE TAMAÑOS PARA EL CUADRO "A": Distribución de frecuencias de colonias registradas en 4 etapas del muestreo. El intervalo de clase es de $1,000 \text{ cm}^2$ de área de tejido vivo, y la última agrupa a todas aquellas colonias que tienen un área mayor a $24,000 \text{ cm}^2$.

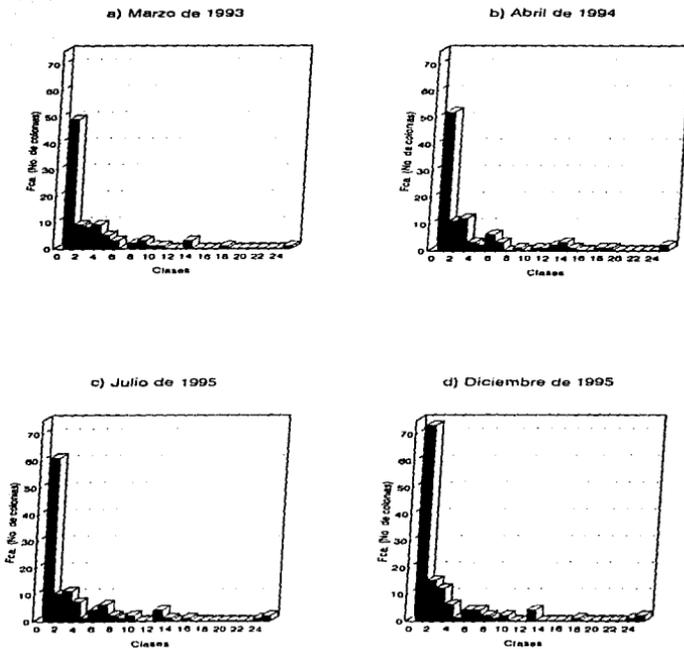


Fig. 4.2 b FRECUENCIA DE TAMAÑOS PARA EL CUADRO "B". Distribución de frecuencias de colonias registradas en 4 etapas del muestreo. El intervalo de clase es de $1,000 \text{ cm}^2$ de área de tejido vivo, y la última agrupa a todas aquellas colonias que tienen un área mayor a $24,000 \text{ cm}^2$.

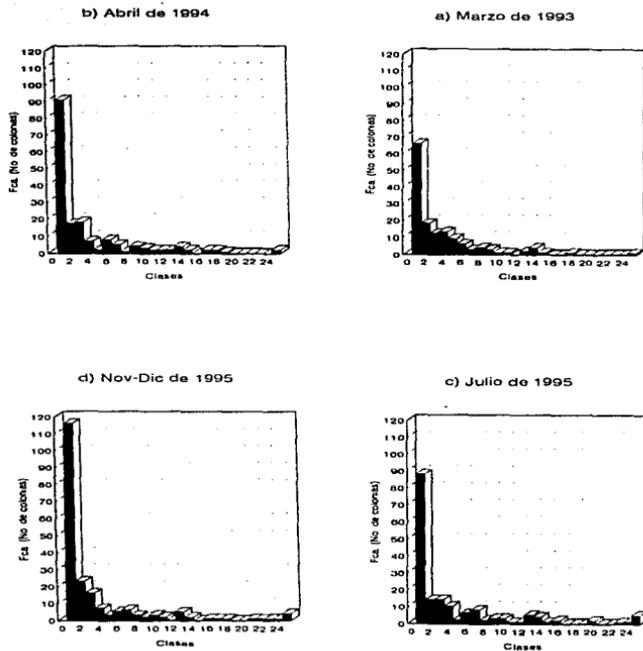


Fig. 4.2 c. FRECUENCIA DE TAMAÑOS PARA LA POBLACION. Distribución de frecuencias de colonias registradas en 4 etapas del muestreo. El intervalo de clase es de $1,000 \text{ cm}^2$ de área de tejido vivo, y la última agrupa a todas aquellas colonias que tienen un área mayor a $24,000 \text{ cm}^2$.

4.3.2. Tipos de colonia

Se reconocieron cuatro tipos de colonias distintos que pueden presentarse en la población, las cuales difieren principalmente en dos características morfológicas:

- a) La forma de la colonia, ya sea que tuvieran la morfología típica de la especie con ramas extendidas, o que presentaran un crecimiento incrustante con una tendencia a adquirir la forma del sustrato en el que crecían.
- b) La fijación al sustrato, es decir, si se trataba de una colonia bien implantada y fija al sustrato (las cuales se denominó "colonias estables"), en contraste con las colonias que pierden la fijación al sustrato y son susceptibles de sufrir un desplazamiento y cambio de posición por acción del oleaje ("colonias inestables").

A continuación se definen los cuatro tipos de colonia, y se explican las observaciones de campo que se registraron en cada caso.

-Colonia estable (CE).

Son todas las colonias que se encuentran fijas al sustrato y tienen la morfología ramificada típica de la especie. En este tipo de colonias, se consideraron como ramificaciones: la presencia de frondas (ramificaciones extendidas en forma de hojas o láminas), las ramas (que son más bien cilíndricas similares a las de los árboles), o los brotes (protuberancias que se forman en una colonia y que darán origen a nuevas ramas). El rango de tamaño que presentan este tipo de colonias fué muy amplio, entre los 10 cm² de área de tejido vivo, hasta mayores de 40,000 cm² en la muestra que se trabajó.

-Colonia incrustante (CI)

Colonias que no presentan formación de ramas, ni de frondas, ni de brotes y que crecen cubriendo el sustrato al que se encuentra fija, el cual generalmente era el esqueleto de la misma colonia que le dió origen. Este tipo de colonias se genera muy frecuentemente por efecto de la mortalidad parcial de una colonia, lo cual puede originar una fisión y formar un rameto, cuyo crecimiento será incrustante. El tamaño que presentaron este tipo de colonias pocas veces excedió los 1,000 cm².

-Fragmento (F)

Colonia que no esta fija al sustrato y que se genera por la ruptura de una parte de la colonia o por desprendimiento total de la misma. Los fragmentos se pueden dividir en dos tipos según su tamaño: i) los fragmentos chicos (Fch) menores a 1,000 cm², los cuales se desplazan fácilmente por acción del oleaje y como consecuencia tienen pocas probabilidades de fijarse al sustrato. ii) los fragmentos grandes (Fg), que por su peso y tamaño tienen mayor probabilidad

de estabilizarse y lograr nuevamente su fijación al sustrato, para posteriormente convertirse en una nueva colonia que puede empezar a formar ramas.

-Recluta sexual (R)

Estas colonias se forman a partir de la fijación de una larva, producto de la reproducción sexual. Cuando se detecta este tipo de colonias tienen un tamaño aproximado de 1 cm de diámetro y se encuentran fijas firmemente al sustrato, con una base de forma bien definida (circular o elipsoidal), de la cual empiezan a brotar ramas incipientes (Wallace, 1995). Estas ramas incipientes forman protuberancias, resultado de un crecimiento vertical de la masa esquelética (ver colonia estable). Estas dos características permiten diferenciarlas de los fragmentos (los cuales no están fijos al sustrato) y de las colonias incrustantes (que no tienen una forma bien definida y que como son tan pequeñas nunca forman brotes, ni crecen verticalmente). Debido a que estas colonias están fijas al sustrato y empiezan a desarrollar un tipo de ramificación (brote), se consideran como colonias estables de tamaño pequeño en los siguientes capítulos.

Estas diferencias de morfología y de fijación al sustrato que presentan las colonias de esta población, determinan variaciones en las características demográficas entre estos cuatro tipos de colonias. Una primer diferencia resultó en la tasa de mortalidad, siendo alta en las colonias incrustantes y en los fragmentos, mientras que en las colonias estables es muy baja (ver sección 6.3.1). En cuanto a la fecundidad, sólo las colonias estables son capaces de producir gametos, ya que las colonias inestables y las incrustantes generalmente son de tamaño muy pequeño por lo que son infecundas (ver sección 7.3.2).

4.3.3. Estructura de tamaños

La estructura de tamaños que se presenta en este trabajo consta de 4 clases, las cuales se definieron de acuerdo a ciertas diferencias en las tasas demográficas de sobrevivencia y fecundidad dependientes del tamaño, según se explica enseguida.

La probabilidad de que una colonia entera sufra mortalidad está fuertemente determinada por el tamaño de las colonias, presentándose durante el tiempo del muestreo únicamente en aquellas de talla pequeña. Las colonias que sufrieron mortalidad total durante el muestreo tenían un área de tejido vivo menor a 1,000 cm² (ver sección 6.3.1). Por este motivo, la primera clase de tamaño se definió usando este límite, de modo que se incluyeron dentro de esta clase de tamaño las colonias estables más pequeñas, los fragmentos chicos, los reclutas y la mayoría de las colonias incrustantes. Una vez que una colonia sobrepasa este tamaño, ya sea incrustante, estable o fragmento, la probabilidad de presentar mortalidad total se reduce considerablemente.

IV. ESTRUCTURA DE LA POBLACION

Por otro lado, la fecundidad está relacionada con la cantidad de pólipos por colonia, de modo que las colonias grandes son típicamente más fecundas. Así, en este trabajo, se observó que sólo las colonias mayores a 5,000 cm² producen una cantidad de gametos considerable, y que aquellas colonias con más de 15,000 cm² de tejido tienen una contribución a la fecundidad significativamente mayor (ver sección 7.3.2.). Por consiguiente, estos tamaños se emplearon como límites de las siguientes clases, de modo que la última incluye a las colonias más grandes que tienen una alta fecundidad, mientras que las clases intermedias están divididas con base en el tamaño mínimo que deben alcanzar las colonias para ser fecundas.

De esta manera la estructura de tamaños de la población se divide en 4 clases que presentan diferencias demográficas entre sí (Tabla 4-II).

TABLA 4-II. CLASES DE TAMAÑO Intervalo de las clases de tamaño y diferencias demográficas entre ellas.

Clase	Intervalo (cm ²)	Mortalidad	Fecundidad
I	< 1,000	Alta	Nula
II	1,001 - 5,000	Nula	Baja
III	5,001 - 15,000	Nula	Media
IV	> 15,000	Nula	Alta

Sin embargo, una misma clase de tamaño agrupa varios tipos de colonias (descritas en la sección anterior) que tienen el mismo intervalo de tamaño. Todas las clases incluyen colonias estables de acuerdo con su tamaño (lo cual se indica con un subíndice), pero los otros tipos de colonias quedan restringidos a ciertas clases, de manera que las clases también difieren entre sí por el tipo de colonias que cada una abarca, como se muestra a continuación:

$$\begin{aligned}
 \text{CLASE I} &= CE_I + CI_I + Fch + R \\
 \text{CLASE II} &= CE_{II} + CI_{II} + Fg \\
 \text{CLASE III} &= CE_{III} + Fg \\
 \text{CLASE IV} &= CE_{IV}
 \end{aligned}$$

La clase I representa a las colonias de menor tamaño y en su mayoría son incrustantes y fragmentos chicos. Estos dos tipos de colonias tienen una probabilidad de sobrevivencia muy baja. En esta clase también se incluye a los

reclutas sexuales, los cuales se observó que presentan una alta tasa de mortalidad (sección 6.3.1).

Un alto porcentaje de las colonias estables se incluyen en las clases II y III. Los fragmentos que se incluyen en estas clases tienen una alta probabilidad de sobrevivencia y las colonias incrustantes más grandes tienen un tamaño tal que se incluyen dentro de la clase II.

La clase IV está constituida exclusivamente por las colonias estables de mayor tamaño, las cuales tienen una alta sobrevivencia.

4.3.4. Distribución de tamaños por clase

La distribución de frecuencias en la estructura de tamaños tuvo ligeras variaciones en cada período de muestreo (Fig. 4.3). En estas gráficas se presenta por separado la estructura de tamaños de cada uno de los dos cuadros permanentes ("A" y "B") y la de la muestra total (población). También se especifica la proporción de los diferentes tipos de colonia que cada clase de tamaño contenía.

La principal diferencia que se observó entre ambos cuadros al inicio del muestreo fue que el "A" no tenía colonias de la clase IV, ni colonias incrustantes. La frecuencia por clase, en general fue incrementando en el transcurso del tiempo. La cantidad de colonias estables de las clases III y IV aumentaron en ambos cuadros, mientras que en la clase I la producción de colonias incrustantes y de fragmentos fue lo que elevó su frecuencia, siendo más abundantes las primeras en el cuadro "B" y los fragmentos en el cuadro "A".

La proporción de colonias en cada clase, o distribución de tamaños, no varió mucho en el cuadro "B", observándose que la clase I es la más abundante y que la frecuencia de colonias disminuye hacia las clases de mayor tamaño. En cambio en el cuadro "A", la distribución de tamaños tuvo variaciones durante el tiempo que duró el muestreo, pero en los últimos períodos la estructura fue parecida a la del cuadro "B".

Las colonias estables son más abundantes en las clases de tamaño intermedio y pocas son grandes o muy pequeñas. Las dos últimas clases incrementaron su frecuencia, mientras las primeras permanecieron con un número similar de colonias. Por otro lado, la aparición de reclutas sexuales sólo se registró al inicio de cada año de muestreo.

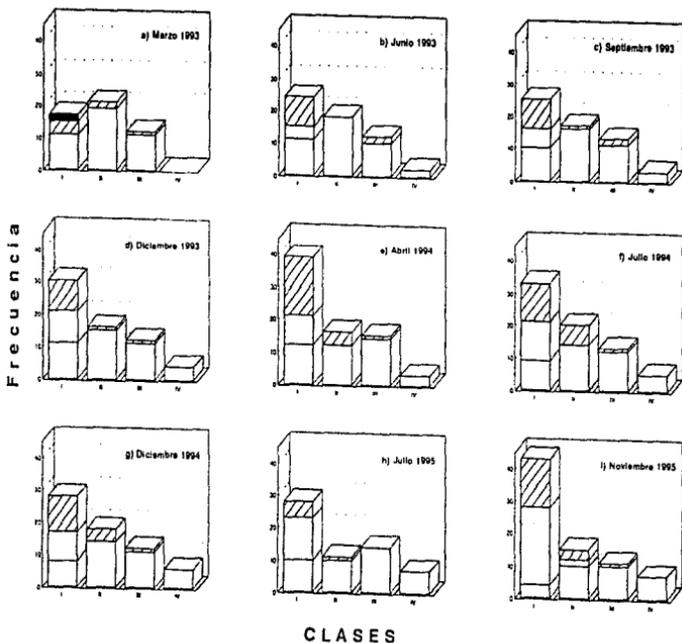


Fig. 4.3.a. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS PARA EL CUADRO "A". Distribución de frecuencias en 4 clases de tamaño (I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo), para los 9 censos (a-i). En cada clase se representa la proporción de los tipos colonia con diferente color (CE=Colonia estable; CI=Colonia incrustante; Fr=Fragmento chico; Re=Recruta sexual).

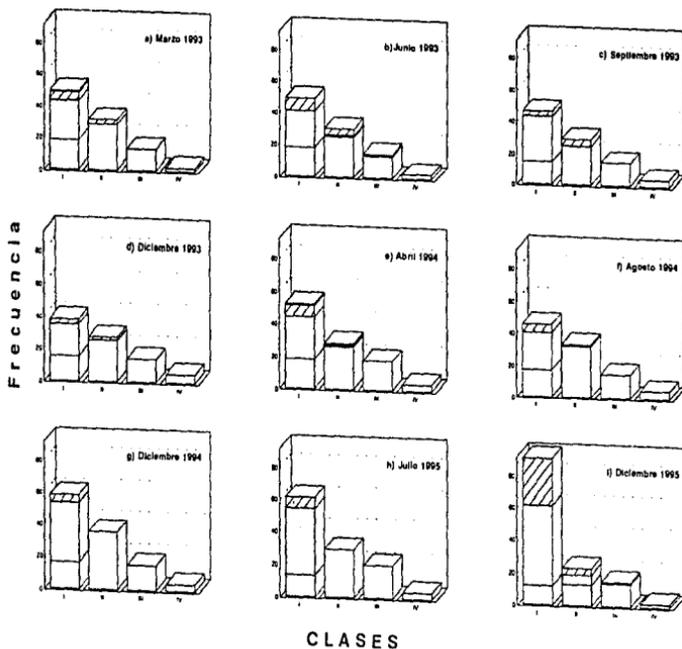


Fig. 4.3 b. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS PARA EL CUADRO "B". Distribución de frecuencias en 4 clases de tamaño (I=<1,000, II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo), para los 9 censos (a-i). En cada clase se representa la proporción de los tipos colonia con diferente color (CE=Colonia estable; CI=Colonia incrustante; Fr=Fragmento chico; Re=Recluta sexual).

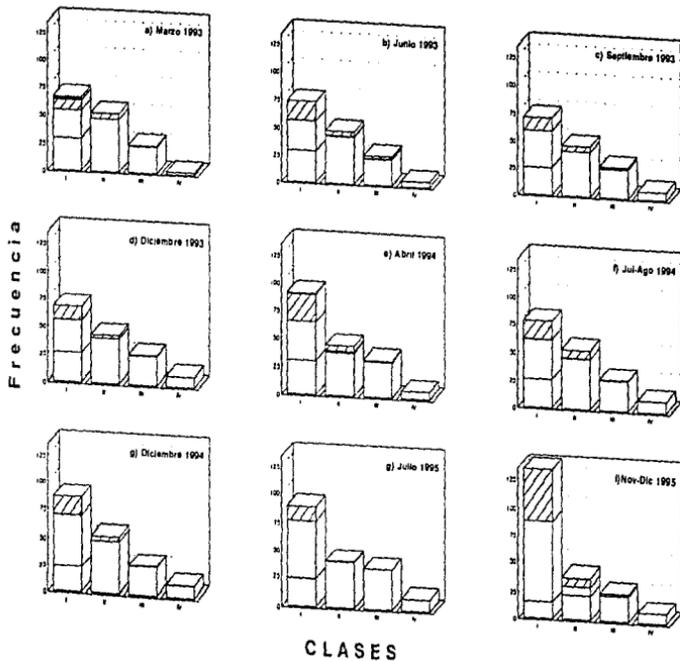


Fig. 4.3c. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS PARA LA POBLACION. Distribución de frecuencias en 4 clases de tamaño (I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo), para los 9 censos (a-i). En cada clase se representa la proporción de los tipos colonia con diferente color (CE=Colonias estables; CI=Colonias incrustantes; F=Fragmento chico; Re=Recluta sexual).

4.4. DISCUSION

Como consecuencia de la construcción modular que presentan los organismos coloniales, las variaciones demográficas entre los individuos de una población están determinadas más por el tamaño que por la edad de las colonias, como es el caso de los corales escleractinios (ver sección 2.3.) Por este motivo el estudio poblacional de estos organismos requiere del empleo de una estructura de tamaños que refleje dichas variaciones entre las diferentes clases que se elijan.

La estructura de tamaños que se describe en este trabajo para la población de *A. palmata*, define los intervalos de clase considerando las principales diferencias demográficas, de sobrevivencia y fecundidad dependientes del tamaño de las colonias, que se observaron durante el periodo de muestreo (ver capítulos VI y VII).

Las cuatro clases de tamaño que se definieron de esta manera, representan diferentes etapas en el desarrollo de los organismos. La clase I agrupa a las colonias más pequeñas de la población y es la que tiene la mayor frecuencia, pero la probabilidad de sobrevivencia es baja. Una vez que una colonia pertenece a la clase II y logra tener un mayor tamaño, se incrementa su probabilidad de sobrevivencia, aunque la mayoría de ellas aún son infecundas. En cambio, las colonias de las clases III y IV están sexualmente maduras, pero la contribución de la última clase es mucho mayor.

Sin embargo, al utilizar una estructura de tamaños, cada clase está compuesta de varios tipos de colonias, las cuales presentan ciertas características (morfológicas y de fijación al sustrato) que pueden modificar sus tasas vitales, sobre todo la de sobrevivencia.

Cuando una colonia tiene un crecimiento incrustante, tiene una mayor susceptibilidad a la mortalidad parcial de tejido debido a la intensa competencia por el sustrato, principalmente con las algas (Huston, 1985). Debido a esto, muy probablemente disminuirá de tamaño e incluso la muerte de toda la colonia puede ocurrir. Así, la sobrevivencia de este tipo de colonias es menor que en otra con la misma cantidad de tejido que tenga un crecimiento ramificado, ya que su crecimiento erecto le permite reducir esa competencia.

En los fragmentos, la probabilidad de muerte se incrementa a causa de la acción de la corriente. Esta inestabilidad o falta de fijación, puede causar una pérdida considerable de tejido por dos motivos principalmente: la abrasión del tejido vivo que ocurre cuando el fragmento es acarreado por el oleaje sobre el fondo marino, y la reducción de luz que sufren las partes de la colonia que quedan hacia abajo y en contacto con el sustrato, lo cual causa la muerte de ese tejido. Por este motivo, ambas características, el tamaño y el tipo de la colonia, se consideran para definir una estructura basada en estados, la cual se describe en el capítulo VIII.

V. CRECIMIENTO

5.1. INTRODUCCION

A diferencia de los organismos unitarios, los cuales poseen un patrón de crecimiento definido según su especie, los organismos modulares son capaces de incrementar su biomasa sin restricciones de dimensión o morfología (Hughes y Cancino, 1985). En el caso de las colonias de corales escleractinios, la producción de biomasa también implica un crecimiento y una modificación de la masa esquelética. En ciertos tipos de colonias, la cantidad de esqueleto que se requiere formar varía según la forma y la talla de la colonia (Barnes, 1973).

La forma ramificada de las colonias de *A. palmata* es resultado de un crecimiento apical (axial) mayor que el de las regiones laterales y basales (radial). Esto es consecuencia de un gradiente metabólico, donde las tasas de calcificación, respiración y división zootelara en las puntas, son mayores que en otras partes de la colonia (Goreau, 1959; Fang *et al.*, 1989; Gladfelter *et al.*, 1989), estimándose que en corales ramificados, los pólipos apicales crecen entre 4 y 8 veces más que los de las regiones laterales y basales (Goreau, 1959).

Para estimar la tasa de crecimiento de los corales, se han empleado diferentes métodos. Una manera sencilla consiste en realizar mediciones periódicas de la superficie de las colonias (Vaughan, 1915). Actualmente se cuenta con una gran variedad de técnicas más sofisticadas como son: la tinción del esqueleto (Lamberts, 1978; Buddemeier y Kinzie, 1976; Dustan, 1975); el uso de rayos-X para observar las bandas de diferente densidad en el esqueleto (Knutson *et al.*, 1972, Buddemeier, *et al.*, 1974, Hudson *et al.*, 1976, Highsmith, 1979); calcular el área de una colonia por medio de fotografías y videos (Johannes y Tepley,

1974; Hughes, 1985; Hughes y Jackson, 1985) o cubriéndola directamente con papel aluminio; y estimar la tasa de depósito de calcio, utilizando ^{45}Ca radioactivo (Goreau, 1959; 1961; Pearse y Muscatine, 1971).

La mayoría de los estudios de crecimiento en corales se han centrado en la influencia de diversos factores ambientales, obteniendo resultados diversos y hasta contradictorios. La variación anual de los parámetros químicos como el oxígeno disuelto en el agua, la salinidad y el pH no se correlacionan con el crecimiento coralino (Yap y Gómez, 1981). En el caso de corales ramificados, la sedimentación no limita el crecimiento (Glynn y Stewart, 1973; Yap y Gómez, 1981; Charuchinda y Hylleberg, 1984), al igual que otros factores como la abundancia de plancton (Gladfelter, 1984), la cantidad de materia en suspensión y la precipitación pluvial (Charuchinda y Hylleberg, 1984).

Probablemente los dos factores ambientales que tienen mayor influencia en el crecimiento coralino son: la temperatura del agua, la cual se ha relacionado principalmente con variaciones en el incremento lineal (Yap y Gómez, 1981; Charuchinda y Hylleberg, 1984) y la cantidad de luz, que altera la tasa a la que se deposita el CaCO_3 (Gladfelter, 1984; Guzmán y Cortés, 1989). Sin embargo, muy pocos estudios han analizado el crecimiento dependiente del tamaño de los organismos (Hughes y Jackson, 1985; Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1991).

En este trabajo se estimó el crecimiento de las colonias de tres maneras: el incremento apical (IA) que se refiere al crecimiento en longitud de las ramas o extensión lineal, el incremento basal (IB) que es el crecimiento del tejido de la base de las colonias hacia el sustrato y el incremento en tejido (IT) que se refiere al aumento en el área de tejido vivo de cada colonia. Se analizó el efecto de las variaciones en el crecimiento dependientes del tamaño de la colonia, así como de factores ambientales (temperatura del agua y cantidad de luz).

Por último, en este capítulo se describe el proceso de fusión de colonias y las implicaciones demográficas de que dos o más colonias unan sus tejidos para formar una sola de mayor tamaño. Por medio de este proceso es posible que una colonia alcance una clase de tamaño más grande que la inmediata superior (Hughes, 1984).

5.2. METODOS

Las mediciones para estimar el crecimiento de los organismos se llevaron a cabo en las colonias que se encontraban en los cuadros permanentes de muestreo (ver sección 3.2).

Para estimar el IA y el IB se utilizaron marcas fijas en las ramas y en la base de las colonias, respectivamente. En el primer caso se usaron ligas plásticas, a una distancia entre 3 y 5 cm del borde de las ramas y para el IB se colocó un alfiler

con plastilina epóxica en el sustrato, cerca de la base de la colonia, a una distancia de 2 a 5 cm. La distancia entre la marca y el borde (apical o basal) se midió en varios periodos con un vernier de plástico. Para el IA se hicieron 6 mediciones entre mayo de 1993 y mayo de 1994 (Tabla 5-1) y para el IB se realizó un primer marcaje en mayo 1993 con dos mediciones posteriores en junio y julio del mismo año.

TABLA 5-1. PERIODOS DE MUESTREO PARA EL CRECIMIENTO APICAL. Fecha y temporada en que se tomaron las muestras, n=número de ramas medidas

Muestra	Fecha	Temporada	CUADRO A (n)	CUADRO B (n)
1	may 1993	1er.marcaje	45	79
2	jun 1993	secas	40	59
3	jul 1993	lluvias	36	54
4	oct 1993	lluvias	24	25
5	nov 1993	nortes	40	39
6	may 1994	nortes-secas	34	34

El IT se basó en mediciones periódicas del área de tejido vivo (ATV) de cada colonia, según se describe en la sección 3.2. La diferencia en ATV entre un período de muestreo y otro se consideró como el nuevo tejido producido (NTP). Este dato se utilizó para obtener una estimación de crecimiento relativo que permitiera estimar el porcentaje del ATV que representaba el NTP.

La relación entre el crecimiento (IA, IB e IT) y el tamaño se analizó mediante un análisis de varianza unifactorial para las 4 clases de talla, y el IT relativo de cada clase, por no presentar una distribución normal, se comparó mediante un análisis de varianza no paramétrico por rangos de Kruskal-Wallis.

En cuanto a los parámetros ambientales, la temperatura del sitio de estudio se obtuvo con un termómetro de registro continuo (ver sección 2.5.2) y el fotoperíodo se obtuvo con un programa de computadora (Luna-sol), que calcula el número de horas de luz diarias, dependiendo de la posición geográfica del sitio de estudio.

El efecto que el tamaño de las colonias ejerce sobre la tasa de crecimiento se comparó mediante un análisis de varianza entre las 4 clases de tamaño definidas anteriormente. También se analizó el efecto de otros factores tales como la orientación en la que las ramas crecen y la época del año.

Se estimó el porcentaje de colonias que en un año pueden pasar a una clase de tamaño mayor por efecto del crecimiento, y se presenta esta probabilidad de transición para los diferentes tamaños de clase y tipos de colonias.

En cuanto a la tasa de fusión, se hizo un registro inicial (marzo) del número de colonias que evidentemente eran producto de la fusión de una o más colonias. Durante las visitas posteriores, se registró continuamente la fusión de dos o más colonias.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Efecto del tamaño

El tamaño de la colonia es un factor que influye en la tasa de crecimiento, de manera que las grandes tuvieron un mayor incremento apical, basal y de tejido vivo (IA, IB e IT) que las pequeñas (Fig. 5.1 y Tabla 5-II).

TABLA 5-II. EFECTO DEL TAMAÑO DE LAS COLONIAS EN EL CRECIMIENTO: Incremento apical (IA), incremento basal (IB) e incremento en tejido (IT) mensual y anual por clase de tamaño. Intervalo de confianza al 95% entre paréntesis y tamaño de muestra (n). *Para el IT, las unidades son cm^2/mes y $\text{cm}^2/\text{año}$ respectivamente

CLASE	Mensual (mm/mes)	n	Anual (cm/año)
Incremento apical			
I	4.34 (3.63-5.05)	58	5.21
II	5.84 (5.41-6.28)	154	7.01
III	5.83 (5.37-6.30)	134	7.00
IV	6.64 (5.70-7.40)	40	7.85
Total	5.69 (5.42-5.96)	386	6.83
Incremento basal			
I	1.90 (0.91-2.90)	10	2.28
II	2.30 (1.46-3.15)	14	2.76
III	1.89 (0.97-2.80)	12	2.27
IV	3.39 (2.39-4.39)	10	4.07
Total	2.34 (1.88-2.81)	46	2.81
Incremento en tejido			
I	24 (-25-74)	60	290
II	109 (73-144)	119	1310
III	315 (274-357)	87	3780
IV	515 (450-581)	35	6180
Total	199 (176-221)	301	2390

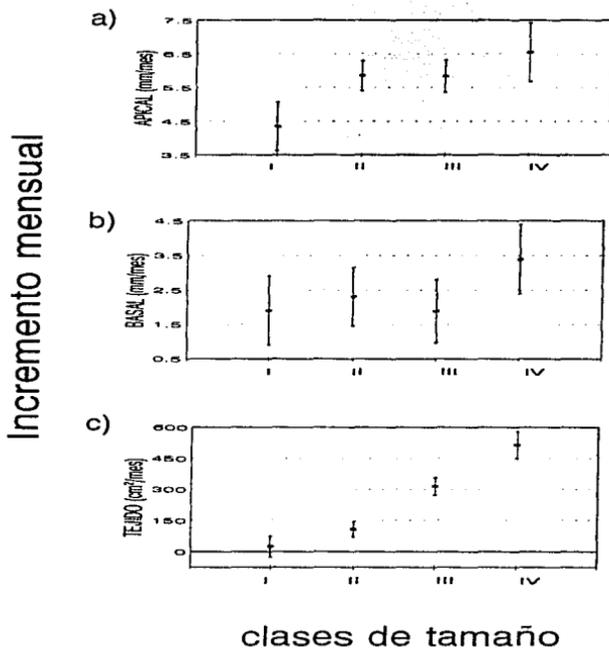


Fig. 5.1. RELACION ENTRE EL CRECIMIENTO Y EL TAMAÑO DE LA COLONIA. Promedio e intervalo de confianza al 95% para el a) Incremento apical (IA), b) Incremento basal (IB) y c) Incremento en tejido (IT). Clases: I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo.

La tasa promedio de IA fué de 5.69 mm/mes ($n=386$, D.S.=2.85), por lo que se estimó que la tasa anual de crecimiento apical para esta población es de 6.83 cm/año. La tasa de IA muestra diferencias significativas dependientes del tamaño de las colonias ($F_{3,382}=6.04$; $p=0.0005$), siendo las de mayor talla las que tuvieron un incremento lineal mayor. También existieron diferencias significativas en la tasa de IA en ambos cuadros de muestreo ($F_{1,382}=15.22$; $p=0.0001$), siendo mayor en el cuadro "A".

La tasa promedio de IB fué de 2.34 mm/mes ($n=46$, D.S.=1.63). El crecimiento basal fué ligeramente mayor en el cuadro "A", aunque no existieron diferencias significativas ($F_{1,45}=0.273$; $p=0.6092$). Las diferencias por clases de tamaño tampoco resultaron ser significativas ($F_{3,45}=2.09$; $p=1.153$), pero se observó una tendencia de mayor incremento basal en las colonias grandes, en comparación con las otras clases.

La cantidad de tejido que produce una colonia por iteración modular está relacionado fuertemente con el tamaño de las mismas. Esto se debe a que las grandes, al tener una mayor cantidad de pólipos, son capaces de generar, mediante iteración modular, una cantidad de tejido significativamente mayor que las pequeñas ($F_{3,297}=75.21$; $p<0.00001$). En las colonias de la última clase, este incremento es cercano a 2,000 cm² en cada período trimestral de la muestra, mientras que las pequeñas incrementan su área en menos de 100 cm².

5.3.2. Crecimiento relativo

El IT depende del tamaño de las colonias debido a que el crecimiento se da por iteración modular, por lo que entre más grande sea una colonia es capaz de producir una mayor cantidad de tejido. Sin embargo, el crecimiento relativo, definido como el NTP anualmente entre el ATV inicial, permite comparar la tasa a la que una colonia puede multiplicar su área de tejido, entre las diferentes clases de tamaño. Así, se observó que el tamaño de la colonia influye en la tasa a la que se puede multiplicar el ATV inicial, de manera que las colonias pequeñas pueden duplicar su tamaño más rápidamente que las grandes (Tabla 5-III).

TABLA 5-III. CRECIMIENTO RELATIVO POR CLASE DE TAMAÑO. Porcentaje del área inicial que produce anualmente una colonia de cada clase de tamaño.

Clase	%	n
I	70.34	60
II	51.53	119
III	43.44	87
IV	29.62	35
Total	50.23	301

Aunque esta tendencia es evidente, el crecimiento relativo anual es bajo en las colonias grandes, pero muy variable en las pequeñas, por lo que el coeficiente de correlación entre éste parámetro y el tamaño inicial, es bajo ($r=-0.25$, $R^2=6.16$, $p<0.001$) (Fig. 5.2).

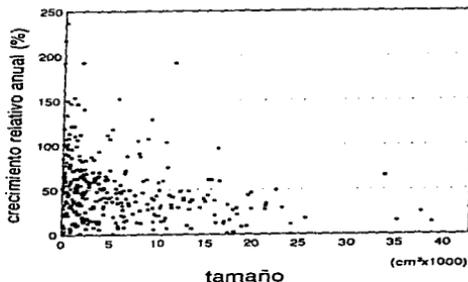


Fig. 5.2. CRECIMIENTO RELATIVO ANUAL DEPENDIENTE DEL TAMAÑO Y TIPO DE LAS COLONIAS.

5.3.3. Efecto de los factores ambientales

Se analizó también el efecto de algunos factores ambientales sobre el crecimiento coralino. Uno de ellos fué la orientación en la que crecen las ramas (norte, sur, este u oeste), como un factor que pudiera alterar la tasa de IA por acción de las corrientes dominantes y/o la energía del oleaje, pero las diferencias no fueron significativas ($F_{3,280}=1.634$; $p=0.1817$).

En cuanto a las tres épocas del año que se prevalecen en el sitio de estudio (nortes, lluvias y secas), las diferencias en las tasas de crecimiento tampoco fueron significativas para el IA ($F_{2,383}=1.263$; $p=0.2840$), ni para el IT ($F_{2,298}=1.743$; $p=0.1768$).

Por otro lado, las variaciones del crecimiento entre los 5 períodos de muestreo a través del año no fueron significativas para el IA ($F_{4,381}=0.796$; $p=0.5284$), ni para el IT ($F_{5,295}=1.388$; $p=0.2286$).

A pesar de que las variaciones en el crecimiento que se dan a lo largo del año no son significativas y de que tampoco están determinadas por las épocas del año que persisten en el sitio de estudio, se observó que existe una tendencia relacionada con la temperatura del agua y con la cantidad de luz.

La temperatura más baja que se registró fue de 25.6 °C (al final de la época de nortes y principios de la de secas) y la más alta de 29.2 °C en verano (temporada de lluvias y fin de las secas), con una diferencia de 2.5 horas de luz entre los días más largos (verano) y los más cortos (invierno) (Fig. 5.3.a). El IA tuvo un promedio mayor a 6mm/mes durante el invierno, cuando la temperatura del agua es baja y el fotoperiodo es menor, mientras que el resto del año varió alrededor de los 5.5 mm/mes. En contraste, el IT en invierno fue bajo, con un promedio menor a 2.5 cm²/mes, mientras que en verano fue mayor a 3 cm²/mes (Fig. 5.3.b)

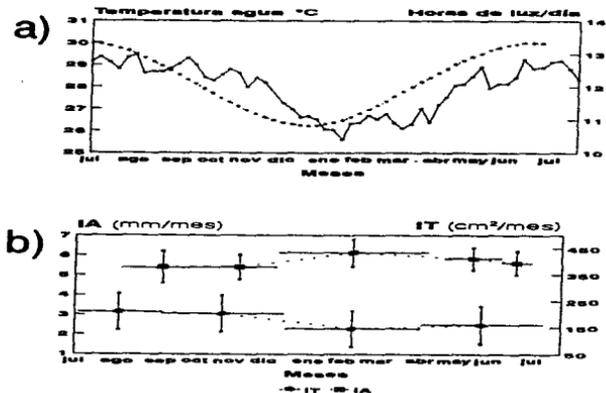


Fig. 5.3. RELACION DE LA TEMPERATURA DEL AGUA Y DE LA CANTIDAD DE LUZ CON EL CRECIMIENTO CORALINO. a) Temperatura del agua (línea continua) y número de horas de luz diarias (línea punteada). b) Variación anual del IA (cuadros) y del IT (rombos). Las líneas horizontales muestran el período que abarca cada promedio y las verticales el límite de confianza al 95%.

5.3.4. Probabilidad de transición anual.

En el periodo de un año una colonia puede, através del crecimiento, pasar de una clase de tamaño a otra mayor. Esta probabilidad varía de acuerdo al tamaño y tipo de la colonia. Las colonias estables son las que tienen una mayor probabilidad de transición, estimándose que más del 15% de ellas se transfiere a la próxima clase después de un año, y en el caso de las colonias estables de la clase II, este porcentaje es mayor al 20% (Fig. 5.4).

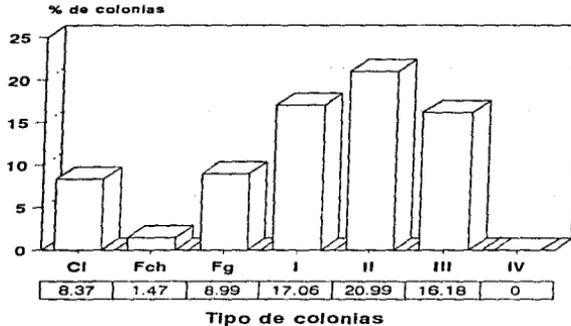


Fig. 5.4. PROBABILIDAD DE TRANSICIÓN ANUAL POR CRECIMIENTO. Porcentaje de colonias que en un año se transfirieron a la clase inmediata superior, debido al crecimiento. Tipo de colonias: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables)

Por definición, la última clase no tiene una probabilidad de transición asociada, mientras que en las colonias que no son estables, como los fragmentos y las colonias incrustantes, la transición significa, en el primer caso que logran fijarse al sustrato y en el segundo que empiezan a formar brotes, y en ambas situaciones se pueden considerar colonias estables. Los reclutas cuando forman el primer brote se les considera dentro de la clase I.

5.3.5. Fusión

Durante los dos primeros años de trabajo de campo (de marzo de 1993 a diciembre de 1994) se fusionaron un total de 33 colonias, originando 15 nuevas colonias de mayor tamaño, 7 en el cuadro "A" y 8 en el "B". La mayoría de las fusiones ocurrieron entre dos colonias, y solamente en una ocasión se fusionaron tres y en otra cuatro.

La tasa de fusión se favorece en sitios de alta densidad donde aumenta la probabilidad de que las ramas de las colonias se toquen entre sí. Se registró un total de 21 ocasiones en las que dos o más colonias hicieron contacto, pero sólo en 15 de esas veces (70% aproximadamente) se produjo una fusión del tejido entre ambas colonias. En el cuadro "A" todas las colonias que hicieron contacto se fusionaron (100%), mientras que en el "B" sólo 8 de las 14 veces que esto ocurrió (57%).

En todas las ocasiones en que no hubo fusión de las colonias que hicieron contacto, se formó un borde liso de color café pálido ó amarillo intenso, debido al sobrecrecimiento del tejido de ambas colonias. Esta situación duró hasta varios meses en algunas ocasiones, pero después, parte del tejido cercano a ese borde presentó mortalidad parcial en alguna de las dos colonias y posteriormente hubo crecimiento de la otra sobre el esqueleto recién expuesto.

Por otro lado, no se observó una relación entre el tamaño de la colonia y la frecuencia de fusión, sin embargo el tamaño de las colonias que se fusionaron fué importante para determinar la clase a la que pertenecía la nueva colonia. Cuando dos colonias de talla similar se fusionaron, la nueva colonia era de una clase de tamaño mayor que las originales. Lo más frecuente fué que dos colonias de la clase III se fusionaran originando una de la clase IV. El contacto entre colonias grandes se favorece debido a que tienen una mayor probabilidad de alcanzar a otras colonias vecinas, al extender sus ramas durante el crecimiento, mientras que las colonias que crecen incrustantes sobre el esqueleto de otra, (que probablemente pertenecen al mismo geneto), tienden a fusionarse pero eso no representó un incremento significativo en tamaño.

Las observaciones de campo sugieren que la fusión sólo se efectúa entre rametos del mismo geneto. Todas las colonias que se sabía que procedían de una misma e hicieron contacto, se fusionaron. Las que estaban fusionadas antes del muestreo, parecían ser rametos de una misma colonia. Las ocasiones en las que hubo un rechazo se trataron de fragmentos procedentes de alguna colonia fuera del cuadro de muestreo.

5.4. DISCUSION

En los organismos modulares, como los corales, el crecimiento de una colonia se da por la producción asexual de los módulos. Cuando la tasa de iteración por módulo permanece constante, el número de módulos y por lo tanto el tamaño de la colonia incrementan exponencialmente. Esto sólo es posible si el crecimiento es lineal o volumétrico, pero cuando el crecimiento es bidimensional, como en los corales foliares, existen ciertas restricciones impuestas por su morfología, ya que los módulos centrales no pueden multiplicarse y la producción de nuevos pólipos se restringe a la zona periférica (Hughes, 1989). En el caso de los corales masivos o ramificados, la forma que adquieren durante el crecimiento está determinada por el patrón de iteración de los pólipos (Barnes, 1973), el cual puede modificarse por diversos factores intrínsecos y ambientales.

5.4.1. Factores ambientales

Los trabajos sobre demografía de corales han determinado que el crecimiento relativo disminuye conforme la colonia aumenta de talla (Connell, 1973; Hughes y Connell, 1987), debido a que la extensión lineal permanece a una tasa constante durante el crecimiento en colonias foliares (Hughes y Jackson, 1985) y masivas (Babcock, 1991). Una extensión lineal constante también se ha reportado para los géneros *Acropora*, *Porites* y *Pocillopora*, que tienen un crecimiento típicamente ramificado, pero que presentaron un crecimiento horizontal debido a que estaban cubiertas por unos cuantos centímetros de agua durante la marea baja (Hughes y Connell, 1987). Lo mismo ocurre en las etapas tempranas del crecimiento, en las que todas las especies tienen un crecimiento similar a los corales foliares, antes de que las especies ramificadas empiecen a desarrollar sus ramas (Van Moorsel, 1988).

Esta extensión lineal a tasa constante en colonias con crecimiento horizontal, sugiere que los bordes están expuestos a condiciones similares, independientemente del tamaño de la colonia. Una situación parecida ocurrió en el IB que se estimó en este trabajo, donde el tejido de la base de las colonias crece sobre el sustrato a la misma tasa, sin importar su tamaño.

En cambio, el IA en las colonias ramificadas de la especie *A. palmata*, presentó una correlación positiva con el tamaño, a diferencia de otras especies con formas masivas o foliares. Este resultado, sustenta la idea de Randall (1981) acerca de que la morfología de las colonias de este género representan una estrategia adaptativa en la competencia por espacio. La extensión de las ramas hacia arriba y hacia los lados, les permite crecer por encima de la superficie de otras colonias, además de que la forma extendida de las ramas incrementa la proporción superficie-volumen, tanto de la captación de luz (para calcificación y actividad fotosintética de las zooxantelas), como para la alimentación heterotrófica. Así, las colonias grandes que tienen ramas altas pueden extenderlas más fácilmente, lo que repercute en un crecimiento lineal más acelerado, como se observó en este trabajo.

La tasa de extensión lineal para la población en estudio (6.8 cm/año) fué menor a lo reportado por Bak (1976; 1983) para la misma especie en las Antillas Holandesas (8.8 cm/año). Esta diferencia se puede originar si las colonias en ese trabajo eran de mayor tamaño, lo que ocasionaría un aumento de la tasa de IA, de acuerdo con lo que se observó en este estudio. Estos valores son similares al de otras especies del género: 8 cm/año para *A. formosa* en Tailandia (Charuchinda y Hylleberg, 1984) y 10 cm/año para *A. cervicornis* en las Islas Virgenes (Gladfelter, 1984); y son bajos comparados con los 18.1 cm que crece anualmente *A. pulchra* en las Filipinas (Yap y Gómez, 1981).

En cuanto al crecimiento relativo (nueva cantidad de tejido producido por unidad de área), se observó una disminución conforme una colonia aumenta de tamaño, porque la tasa de iteración modular no es constante para todos los pólipos. En el caso del género *Acropora*, se ha estimado que los pólipos apicales tienen una tasa de calcificación entre 4 y 8 veces mayor que los laterales o basales (Goreau, 1959; Fang *et al.*, 1989), de modo que entre mayor sea la relación perímetro-área (colonias pequeñas), la tasa de crecimiento relativo se incrementa.

Por otro lado, las colonias grandes son más susceptibles a la pérdida de tejido por mortalidad parcial, por fragmentación de las ramas y por fisión de colonias (ver secciones 6.3.2 y 7.3.3.), lo que también limita su crecimiento. Esto contribuye a la disminución del crecimiento relativo durante el crecimiento de *A. palmata*, a pesar de que las colonias grandes pueden tener un IA mayor que las pequeñas.

Otro factor que podría ocasionar cambios en la tasa de crecimiento dependiente del tamaño es el referente a la repartición de recursos entre el crecimiento y la reproducción. Se ha sugerido que la disminución de la tasa de crecimiento, relacionada con el aumento de tamaño, se asocia al inicio de la reproducción sexual e incremento de la fecundidad (Loya, 1985; Harrison y Wallace, 1990). También se ha observado una relación entre la acreción estacional en bandas de distinta densidad en el esqueleto y el período de producción de gametos (Wellington y Glynn, 1983).

En el caso de *A. palmata*, la liberación de los gametos en el Caribe a finales del verano (Szmant, 1986), coincide con el período que Highsmith (1979) describe como el cambio entre la deposición de una banda de baja densidad a una de alta densidad, y con la época del año en que el IA fue menor. De esta manera, la actividad reproductiva podría ocasionar una limitación de los recursos asignados para el crecimiento, lo cual contribuiría al decrecimiento del IT relativo en función del aumento de tamaño que se observó en este trabajo. Sin embargo, la correlación positiva entre el IA y el tamaño de la colonia que se encontró en este estudio, sugiere que las colonias pueden invertir energía en la calcificación de las ramas, aún cuando tienen actividad reproductiva, ya que las colonias de esta población son capaces de producir una gran cantidad de gametos (ver sección 7.3.2.). Esta idea concuerda en parte con las conclusiones

de Bak y Engel (1979), Bak y Criens (1982) y Bak (1983) acerca de que esta especie utiliza la mayor parte de su energía para la calcificación, tanto para el crecimiento como para la regeneración de tejido lesionado. Por lo tanto, dadas estas aparentes contradicciones, es necesario llevar a cabo estudios específicos tendientes a definir la inversión de energía y el reparto de los recursos entre las principales funciones fisiológicas de estos organismos.

5.4.2. Factores internos

Existe controversia acerca del efecto que ejerce la temperatura del agua sobre el incremento lineal. Por un lado, Glynn y Stewart (1973) encontraron una correlación positiva entre ambos parámetros, mientras que en especies del género *Acropora* se ha encontrado una correlación negativa (Yap y Gómez, 1981; Charuchinda y Hylleberg, 1984). Otros trabajos muestran que la extensión lineal no sufre alteraciones dentro de un intervalo óptimo (26-29°C), pero que tiende a disminuir cuando la temperatura es mayor o menor (Gladfelter, 1984). En estudios de laboratorio se definieron dos valores óptimos (27 y 31°C) dependiendo de la temperatura a la que el coral estaba adaptado previamente (Clausen y Roth, 1975). Sin embargo, Yap y Gómez (1981) encontraron que aún por debajo de esos rangos, las colonias de *A. pulchra* incrementaron su tasa de crecimiento. En el presente trabajo, la variación anual en la temperatura del agua es similar al intervalo que Gladfelter (1984) consideró como óptimo, lo cual coincide con que la variación anual del IA no fué significativa. Sin embargo, sería conveniente realizar mediciones de crecimiento con intervalos de tiempo menores para detectar con mayor precisión las variaciones a través del año, ya que el incremento que se observó en el IA durante los meses más fríos, concuerda con las observaciones de Yap y Gómez (1981).

En cuanto al efecto de la luz en el crecimiento de los corales, se ha sugerido que tiene importancia sobre el proceso de calcificación, donde la intensidad y la cantidad de la luz solar son más importantes que las horas de luz al día (fotoperiodo) (Gladfelter, 1984). La carencia de datos de nubosidad o irradiancia para la zona de estudio, impide hacer alguna inferencia a este respecto, pero sería interesante analizar el aparente decremento que se aprecia en el IT durante el invierno como una probable reducción de la tasa de calcificación, por efecto de una menor cantidad de luz durante el invierno.

5.4.3. Fusión

El otro mecanismo por el cual las colonias incrementan su tamaño es la fusión. Este proceso no implica la producción de nuevo tejido, pero influye en la estructura de tamaños y en la dinámica poblacional.

Las observaciones de este trabajo concuerdan con los resultados obtenidos a partir de injertos experimentales en varias especies de corales, donde la fusión sólo se llevó a cabo cuando provenían de una misma colonia (Hughes y Jackson, 1985; Potts, 1976; Hildeman *et al.*, 1977; Bothwell 1981).

El estudio de Bak y Criens (1982) demostró que fragmentos de *A. palmata* amarrados a las ramas de la misma colonia se fusionaron después de 10 semanas y cuando los fragmentos se pusieron sobre colonias vecinas, la mayoría de las veces hubo sobrecrecimiento de la colonia receptora hacia los injertos. En la inspección histológica encontraron un cierto grado de cementación en la zona de sobrecrecimiento, por lo que pensaron que las reacciones antagonistas no son muy fuertes. Sin embargo, según las observaciones de campo de este estudio, el contacto entre ambos tejidos puede durar varios meses, pero después, una de las colonias perdía gran parte del tejido cercano a la zona de contacto y la otra colonia crecía sobre ese esqueleto. Lo que no se pudo determinar es si la colonia afectada termina por morir completamente, o si en algún momento se invierte el sobrecrecimiento, lo cual permitiría que ambas colonias se mantuvieran en el tiempo.

Si la fusión sólo ocurre a nivel de rametos y existe un rechazo entre colonias con distinto genotipo, es de esperar que las barreras que forma esta especie (donde existen múltiples interconexiones de tejido entre una y otra), estén formadas por pocos clones. De este modo, la mayoría de las colonias se producen por propagación clonal, siendo este el principal mecanismo de producción de colonias, mientras que la reproducción sexual resultaría menos favorable y poco significativa para el reclutamiento en el tiempo ecológico.

Para demostrar estas hipótesis es necesario realizar estudios de genética, ya que las observaciones del comportamiento de las fusiones en el campo y aún las manipulaciones para simular el contacto natural a través de injertos, no permiten esclarecer por completo esta situación. Los problemas se deben a que se desconoce si efectivamente existe un sistema de auto-reconocimiento para esta especie que permita, a través de injertos, obtener la identidad clonal y analizar la estructura genética de la población. En algunos estudios se ha probado que para algunas especies de coral no se cumple la hipótesis de auto-reconocimiento, por lo que los injertos son un indicador inadecuado de la identidad clonal (Resing y Ayre, 1985). Además, otros factores pueden alterar las respuestas de fusión como pueden ser el tamaño de los injertos, variación en la susceptibilidad individual de cada colonia o el efecto de parámetros ambientales.

VI. MORTALIDAD

6.1. INTRODUCCION

La constitución modular de los corales escleractinios confiere al genoma un gran potencial de longevidad, mientras que la propagación clonal permite incrementar la sobrevivencia del geneto debido a que cada rameto es capaz de subsistir independientemente y tener destinos diferentes (ver sección 2.2.4). Así, la mortalidad puede ocurrir a nivel de los módulos ("mortalidad parcial"), de las colonias ("mortalidad total") o del geneto ("muerte del geneto"). Estos procesos reducen la biomasa, pero el número de colonias y genetos varía dependiendo de la forma de mortalidad que se presente (ver sección 2.2.4).

Demográficamente, la mortalidad se refiere específicamente a la desaparición de una colonia de la población y por lo tanto a la pérdida de un rameto. Sin embargo, la mortalidad parcial que sufren las colonias, puede tener varios efectos en la demografía de las colonias. Si la tasa de muerte de módulos no supera a la de producción de los mismos, entonces la colonia tiene un crecimiento neto y puede transferirse a una categoría de tamaño mayor después de algún tiempo. Si estas dos tasas son similares, entonces la colonia permanece del mismo tamaño por mucho tiempo y entonces entra en un "loop" (*sensu* Hughes, 1984) o período de estasis (*sensu* Silvertown *et al.*, 1993), permaneciendo en la misma clase de tamaño. En cambio, si la mortalidad de pólipos es mayor que su producción, la colonia disminuye de tamaño y la colonia sufre un encogimiento (*sensu* Hughes, 1984) ó retroceso a clases de tamaño menores (*sensu* Silvertown *et al.*, 1993).

En este trabajo se consideraron únicamente la mortalidad total y la parcial, estimando la primera a través del censo de las colonias, y la segunda por medio

de la cantidad de tejido que perdía cada colonia. La muerte de un geneto es muy difícil de detectar en el campo con la metodología que se empleó, excepto por la muerte de un recluta sexual recién implantado, ya que esa colonia representa el único rameto de ese genotipo.

También se analizaron las variaciones en las tasas de mortalidad dependientes del tipo y del tamaño de las colonias, así como la probabilidad de que una colonia sufriera un retroceso a clases de menor tamaño a causa de la pérdida de tejido por mortalidad parcial. Se analizó además la regeneración del tejido muerto en función del tamaño de la colonia y de la dimensión de la lesión.

6.2. METODOS

Los censos que se realizaron en periodos trimestrales para estimar el tamaño de las colonias (sección 3.2), sirvieron para llevar un registro y poder detectar la pérdida de alguna de ellas por mortalidad total. Se calculó la probabilidad de mortalidad total anual dependiente del tamaño y del tipo de la colonia, definida esta como el porcentaje de rametos que se pierden de la población en un año, para cada tipo de colonia. Se obtuvieron estos porcentajes para los tres años del muestreo, y por no presentar una distribución normal, se aplicó un análisis de varianza por rangos de una vía de Kruskal-Wallis, para comparar el porcentaje de mortalidad total anual entre los tres años del muestreo y entre los distintos tipos de colonias y clases de tamaño.

La mortalidad parcial se estimó midiendo el área de tejido muerto en cada colonia, a lo que se le denominó lesión. Para ello se usó el largo y el ancho de cada una de las lesiones que presentó cada colonia y se calculó el área de un rectángulo o de un círculo, según el caso. Estas mediciones se llevaron a cabo en todas las colonias de los dos cuadros de muestreo en 4 ocasiones, en mayo y junio de 1993 y en los mismos meses de 1994. Esto permitió comparar los efectos de mortalidad parcial después de un año y la capacidad de recuperación del tejido muerto, en un mes.

Se calculó el porcentaje de colonias afectadas por mortalidad parcial. Se comparó el tamaño de las lesiones, entre los dos cuadros de muestreo, así como entre las clases de tamaño de las colonias, con un análisis de varianza de una vía en ambos casos.

Se obtuvo una medida relativa del daño producido por lesiones, a partir del porcentaje del área tejido vivo de la colonia que representaba el tejido muerto. Mediante un análisis de frecuencias, se analizaron las variaciones de este porcentaje, en cada una de las 4 clases de tamaño definidas en la tabla 4-II, así como entre los años de muestreo. Para este análisis, se definieron 4 categorías de daño según el porcentaje de mortalidad parcial que presentaba una colonia: a) sin lesión; b) hasta 10% de tejido muerto; c) entre 10-50 %; y d) >50% de

tejido dañado. Adicionalmente se estimó la probabilidad que tiene cada clase de tamaño de regresar a otras clases inferiores por efecto de la mortalidad parcial.

Finalmente se analizó la capacidad de regeneración del tejido dañado al cabo de un mes, en función de dos parámetros: el tamaño de la colonia y el tamaño de la propia lesión. En el primer caso se analizó el efecto de las 4 clases de tamaño de la colonia y en el segundo se dividió el tamaño de la lesión en 5 categorías: a) 0cm^2 ó sin lesión; b) $1\text{-}10\text{cm}^2$; c) $10\text{-}50\text{cm}^2$; d) $50\text{-}100\text{cm}^2$ y e) $>100\text{cm}^2$. Para calificar la recuperación de la lesión se usaron 3 categorías: Mejor, Igual y Peor, según si disminuyeron de tamaño, permanecieron del mismo o aumentaron de talla, en el período de un mes, respectivamente. Las variaciones en la capacidad de regeneración dependientes del tamaño de la colonia se analizaron por medio de una chi-cuadrada para una tabla de contingencia de 4×3 , y las dependientes del tamaño de la lesión para una tabla de 5×3 .

6.3. RESULTADOS

6.3.1 Mortalidad total

Durante el período que abarcó el muestreo, se registró la muerte de 165 colonias (57 en el cuadro "A" y 108 en el "B"), lo que representó un 44.2 % (41.6% en el "A" y 45.7% en el "B") del total de 373 colonias que se registraron durante los censos (137 y 236 en los respectivos cuadros). Esto permitió estimar una tasa de mortalidad total de $2.5 \text{ col/m}^2/\text{año}$.

La mortalidad total ocurrió principalmente en colonias pequeñas que tienen tuvieron un área de tejido vivo menor a $1,000 \text{ cm}^2$. La mayoría de ellas fueron colonias incrustantes, fragmentos y reclutas. El riesgo de mortalidad total se redujo en las colonias de mayor tamaño, tal es el caso de los fragmentos grandes y de las colonias estables mayores a $1,000 \text{ cm}^2$, las cuales llegaron a morir únicamente a causa de alguna perturbación, como sucedió durante el huracán Roxana en octubre de 1995, lo que provocó la muerte de algunas colonias estables de la clase de tamaño II (Fig. 6.1).

La probabilidad de que una colonia sufra mortalidad total presenta diferencias significativas dependientes del tipo de la colonia ($H=15.5$; $g.l.=5$; $p=0.0083$). Las que tuvieron un mayor porcentaje de mortalidad total fueron los fragmentos chicos, los reclutas y las colonias incrustantes. En cambio, en los fragmentos grandes ese porcentaje se redujo. Las colonias estables de tamaño grande no llegaron a desaparecer de la población en un año y las únicas que presentaron este tipo de mortalidad fueron las de área menor a los $1,000 \text{ cm}^2$ de tejido. En situaciones de perturbación ambiental (como en el último año el huracán Roxana), algunas colonias estables de la clase II también presentaron mortalidad total en el período de un año (Fig. 6.1).

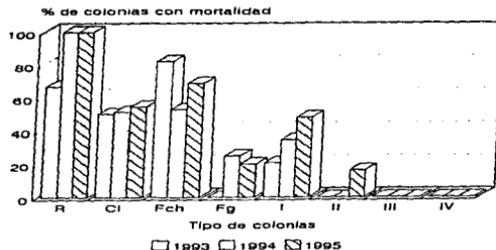


Fig. 6.1. PROBABILIDAD DE MORTALIDAD TOTAL ANUAL. Porcentaje de colonias de cada clase que presentaron mortalidad total, en los tres años de muestreo. Tipo de colonias: R=Recluta sexual, CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

Las variaciones en la probabilidad de muerte entre los 3 años de muestreo, no fueron significativas ($H=0.190$; $g.l.=2$; $p=0.9095$), a pesar de que en el último año se notó un incremento en la mortalidad a causa del huracán Roxana, de modo que se observó un aumento en el porcentaje de mortalidad anual en la clase I y murieron algunas de la II, lo cual no había sucedido en los dos años anteriores (Fig. 6.1 y Tabla 6-1).

TABLA 6-1. MORTALIDAD TOTAL. Porcentaje de colonias de cada tipo que murieron anualmente en los 3 años de muestreo.

Tipo de colonia	1993	1994	1995
Reclutas (R)	66.7	100	100
Colonia incrustante (CI)	50.0	51.4	54.4
Fragmento chico (Fch)	82.2	52.9	68.8
Fragmento grande (Fg)	0	25.0	20.0
Colonia estable I	20.7	34.8	47.8
Colonia estable II	0	0	16.3

6.3.2 Mortalidad parcial

La mitad de las colonias de la población, estuvieron afectadas por mortalidad parcial. El porcentaje de colonias que presentaron daños de este tipo fué menor en el segundo año de muestreo, y mayor en el cuadro "B" en ambos años (Tabla 6-II).

TABLA 6-II. MORTALIDAD PARCIAL. Porcentaje de colonias afectadas por mortalidad parcial para cada cuadro de muestreo en dos años consecutivos.

	1993 (%)	1994 (%)	Ambos años (%)
Cuadro A	48	40	44
Cuadro B	69	44	55
Ambos cuadros	60	43	50

El tamaño de las lesiones que se produjeron por mortalidad parcial fué muy variable (Fig. 6.2 y Tabla 6-III). Se encontraron diferencias significativas en función del tamaño de las colonias ($F_{3,302}=22.20$, $p<0.0001$), de modo que las clases de mayor talla tuvieron lesiones más grandes. El tamaño de las lesiones también fue significativamente mayor en el cuadro "B" ($F_{1,302}=8.64$, $p=0.0035$), debido a que las colonias de la clase II y sobre todo de la III presentan, en promedio, una mayor área de tejido dañada, en comparación con lo observado en el cuadro "A".

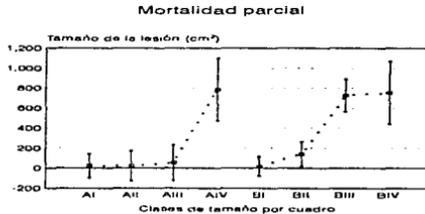


Fig. 6.2. TAMAÑO DE LAS LESIONES. Promedio del tamaño de las lesiones y su intervalo de confianza al 95%, para 4 clases de tamaño (I= $<1,000$; II= $1,001-5,000$; III= $5,001-15,000$; IV= $>15,000$ cm² de área de tejido vivo), para ambos cuadros de muestreo "A" y "B".

VI. MORTALIDAD

TABLA 6-III. TAMAÑO DE LAS LESIONES: Promedio del tamaño de la lesión para cada cuadro y por clase de tamaño. Al final se muestran los valores de ambos factores combinados

	Lesión (cm ²)	n	I.C. al 95%
Cuadro A	78.7	125	-0.3- 157.8
Cuadro B	206.9	178	140.6- 273.2
Clase I	20.3	144	-53.5-94.0
Clase II	93.6	88	-0.6-187.8
Clase III	421.3	55	302.1-540.5
Clase IV	770.3	16	549.3-991.3
A I	24.2	57	-92.9-141.3
A II	23.9	35	-125.5-173.4
A III	53.1	25	-123.7-229.9
A IV	786.8	8	474.2-1099.4
B I	17.8	87	-77.0-112.6
B II	139.7	53	18.2-261.1
B III	728.0	30	566.6-889.1
B IV	753.8	8	441.2-1066.4

Los resultados anteriores indican que la mortalidad parcial es muy frecuente y que las colonias grandes pierden una mayor cantidad de tejido. Sin embargo, el tamaño de las colonias influye de manera inversa entre la probabilidad de perder tejido y el porcentaje del tamaño de la colonia que representa el área dañada; de modo que las colonias grandes son más susceptibles a ser afectadas por mortalidad parcial (pocas tienen todo su tejido intacto), pero el área dañada rara vez es mayor al 10% de su área total. En cambio, existen muchas colonias pequeñas sin pérdida de tejido, pero aquellas que han sufrido mortalidad parcial tienen un área dañada que representa un alto porcentaje de su tamaño, siendo en ocasiones, mayor al 50% (Figs. 6.3.a y 6.3.b).

Así, gran parte de las colonias pequeñas pueden escapar a la mortalidad parcial, pero en caso contrario, las lesiones representan un alto porcentaje de su tejido, lo cual reduce sus probabilidades de sobrevivencia. En cambio, las colonias grandes siempre tienen áreas deterioradas, pero que representan un porcentaje bajo de su tamaño. La comparación entre los dos años indica que el número de colonias que no tienen tejido muerto (sin lesión) se incrementó en todas las clases, aunque las que presentan una mortalidad entre el 10-50% se incrementó en las tres clases de mayor tamaño (Fig. 6.3 a y b).

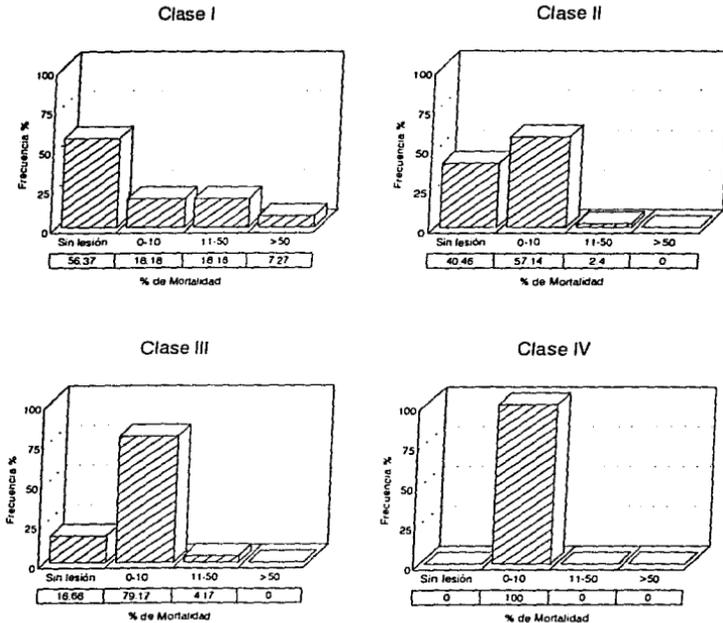


Fig. 6.3.a. MORTALIDAD PARCIAL POR CLASE DE TAMAÑOS EN 1993. Distribución de la frecuencia del daño ocasionado por mortalidad parcial (las categorías se definen en el eje "x"), para cada clase de tamaño: I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo.

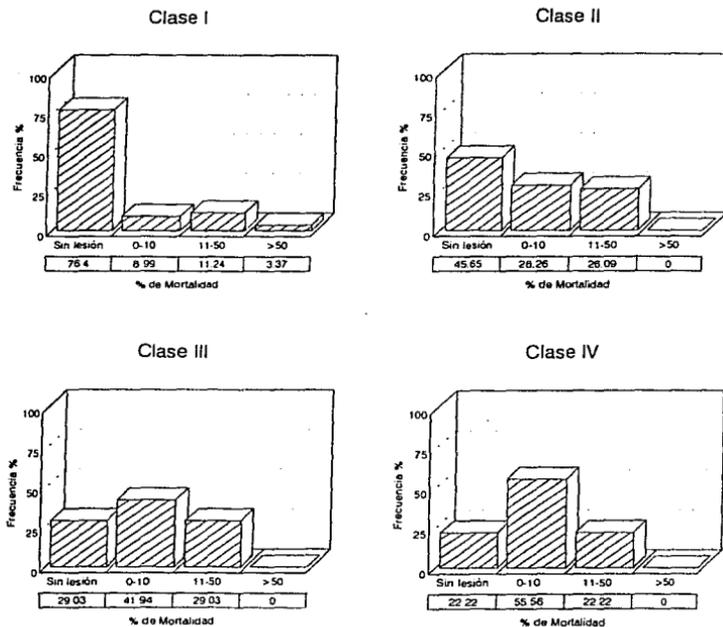


Fig. 6.3.b. MORTALIDAD PARCIAL POR CLASE DE TAMAÑOS EN 1994. Distribución de la frecuencia del daño ocasionado por mortalidad parcial (las categorías se definen en el eje "x"), para cada clase de tamaño: I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo.

Por otro lado, la pérdida de tejido por mortalidad parcial puede provocar que una colonia disminuya su tamaño e ingrese a una clase inferior a la que pertenecía. Esta probabilidad de regresión depende de la talla y tipo de colonia. Los fragmentos grandes son los que tienen una mayor probabilidad de reducir su tamaño y pasar a una clase menor, es decir a fragmento chico. En cambio, esa probabilidad se reduce en las colonias estables y es muy baja en la clase IV. En la clase I, el retroceso implica que se convierten en colonias incrustantes. (Fig. 6.4).

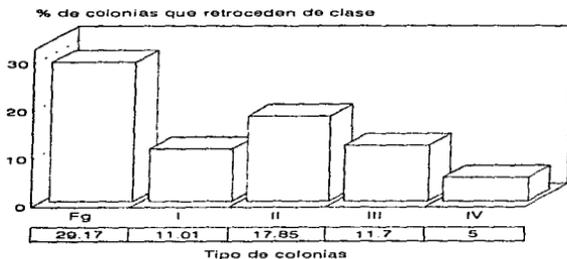


Fig. 6.4. PROBABILIDAD DE DECREMENTO ANUAL. Porcentaje anual de colonias que regresan a clases inferiores, debido a la pérdida de tejido por mortalidad parcial. Tipo de colonias: Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

6.3.3 Regeneración de tejido dañado

La capacidad de regenerar el tejido que se pierde por mortalidad parcial (lesiones) no está determinado por el tamaño de las colonias, ya que no se encontraron diferencias significativas en la regeneración de lesiones entre las clases de tamaño ($\chi^2=4,72$; g.l.=6; $p=0,5796$; $n=105$). Independientemente de la clase de tamaño, se observó que en el lapso de un mes, aproximadamente la mitad de las colonias son capaces de reducir el tamaño de sus lesiones (categoría Mejor), mientras que la otra mitad tiende a aumentar el área de la lesión (Peor), y sólo unas cuantas midieron lo mismo (Igual) (Fig. 6.5).

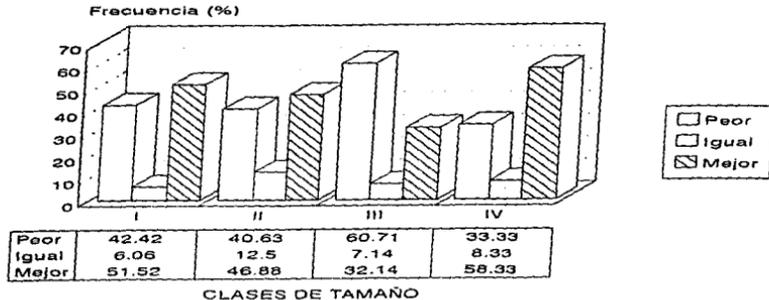


Fig. 6.5. EFECTO DEL TAMAÑO DE LAS COLONIAS EN LA RECUPERACION DE TEJIDO. Porcentaje de colonias en las que aumentó el área de tejido dañado por mortalidad parcial (Peor), que no cambió (Igual) y que se redujo su tamaño (Mejor) después de un mes, según su clase tamaño: I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo

Por lo tanto, el tamaño de la colonia no influye en la recuperación de las lesiones, sino que la capacidad de regenerar el tejido perdido, está más bien determinada por el tamaño de la misma lesión. Así, la proporción en la que se recuperan las lesiones varía en función del tamaño de la propia lesión, de manera que ambas características están relacionadas significativamente ($\chi^2=62.49$; g.l.=8; $p<0.0001$; $n=129$). Después de un mes, más del 50 % de las lesiones menores a 10 cm² fueron capaces de disminuir el área dañada, e incluso algunas se recuperaron por completo. Esta probabilidad tiende a disminuir conforme aumenta el tamaño de la lesión. Un porcentaje bajo de las lesiones pequeñas aumentan de tamaño, en cambio aproximadamente en la mitad de las lesiones grandes se incrementa el tejido dañado. En el caso de las colonias que no tenían mortalidad parcial, la mayoría de ellas permaneció sin daño (Fig. 6.6).

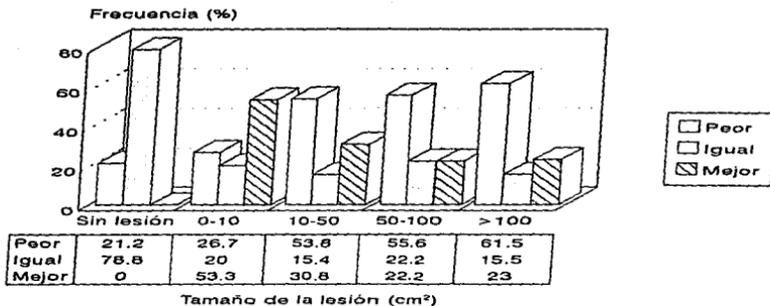


Fig. 6.6. EFECTO DEL TAMAÑO DE LA LESIÓN EN LA RECUPERACION DE TEJIDO. Porcentaje de colonias en las que aumentó el área de tejido dañada por mortalidad parcial (Peor), que no cambiaron (Igual) y que redujeron su tamaño (Mejor) después de un mes, según el tamaño de la lesión, el cual se dividió en las 5 categorías que se definen en el eje "x".

6.4. DISCUSION

La mortalidad, tanto parcial como total, está fuertemente determinada por el tamaño de las colonias. La mortalidad total afecta principalmente a las colonias pequeñas, mientras que la parcial a las grandes, tanto en frecuencia como en la cantidad de tejido que se pierde. En cambio, la recuperación del tejido perdido por mortalidad parcial está en función más bien del tamaño de la propia lesión y no del de la colonia.

La alta tasa de mortalidad total asociada a las colonias pequeñas se debe a que, por su tamaño, es más probable que el deterioro de tejido (causado por depredación, sedimentación, sobrecrecimiento de otros organismos, etc.) provoque su muerte. Un deterioro similar, en colonias de mayor tamaño, es poco probable que origine una mortalidad total, entendida como una muerte "instantánea" de toda la colonia. Pero sin duda, las colonias de gran talla pueden llegar a desaparecer de la población, al ir reduciendo su tamaño en el transcurso del tiempo.

Esta probabilidad de morir se incrementa aún más en las colonias que no son estables, como los fragmentos, porque al no estar fijos en el sustrato están más expuestos a la abrasión y a ser cubiertos por la sedimentación. En el caso de las colonias incrustantes y los reclutas sexuales, se observó que frecuentemente son atacados por sobrecrecimiento algal. En cambio, en una colonia grande, el área que se puede dañar mediante estos mismos factores no representa un porcentaje alto de su tamaño, sino que solamente provoca una disminución de su talla y probablemente un retroceso a clases de tamaño menor.

En cuanto a la mortalidad parcial, las colonias grandes son las que pierden una mayor cantidad de tejido y frecuentemente sufren lesiones. Sin embargo, los daños no representan una gran disminución de tejido y difícilmente provocan mortalidad total. En contraste, las pequeñas suelen ser menos afectadas por mortalidad parcial, pero cuando ocurre tiene peores consecuencias, ya que pueden perder hasta un 50% de su tejido, haciéndolas vulnerables a sufrir una mortalidad total.

Con respecto a la capacidad regenerativa de las especies de coral, Conell (1973) argumentó que la sobrevivencia de las colonias pequeñas es baja debido a su poca capacidad de recuperarse de daños, por lo que sugirió que deben tener pocas reservas de energía para utilizarlas en la reparación de tejido perdido. Sin embargo, en este trabajo se observó que la capacidad de recuperación del área perdida por mortalidad parcial no está relacionada con el tamaño de las colonias, sino que depende más bien del tamaño de la propia lesión. Esto ocurre también en las colonias de *Montastrea annularis*, según lo reportado por Meesters, et al. (1994).

Esto hace pensar que el costo asociado a la regeneración de tejido dañado, está en proporción directa del área a reparar, de modo que, independientemente del tamaño de la colonia, las lesiones pequeñas tienden a recuperarse más rápidamente y que las lesiones grandes difícilmente pueden recuperarse por la producción de nuevo tejido, ya que esa área tiende a ser colonizada por otros organismos. Esto también ha sido documentado para varias especies (Bak y Steward-Van Es, 1980; Bak, 1983) y no implica necesariamente que las colonias chicas tengan pocas reservas para regenerar tejido, sino más bien que las lesiones pueden representar una mayor área del tamaño de la colonia. En este sentido, el perímetro de la lesión también puede tener importancia en la capacidad regenerativa, ya que es el sitio donde empezará a regenerarse el tejido (o a extenderse la lesión), siendo proporcional a la cantidad de tejido necesario para ir cubriendo la lesión.

También se ha detectado que existen diferencias en el tiempo de recuperación dependiendo de la especie, considerándose a *A. palmata* como uno de los escleractinios con mayor capacidad de regeneración en el Caribe (Bak, 1983).

VII. REPRODUCCION

7.1 INTRODUCCION

Los corales escleractinios presentan tanto reproducción sexual como asexual. Existen cuatro patrones básicos de reproducción sexual: especies hermafroditas o dióicas, con desarrollo externo (liberación de gametos) o interno de la larva. La mayoría de las especies son hermafroditas y expulsan los gametos, por lo que la fecundación y el desarrollo larval son externos. Se ha reportado que los corales escleractinios de la Gran Barrera Australiana y de algunas otras localidades del Indo-pacífico, liberan sus gametos de manera masiva y sincrónica una vez al año a finales de la primavera (Kojis and Queen, 1981; Harrison *et al.*, 1984; Babcock *et al.*, 1986; Wallace, *et al.*, 1986; Stodart, *et al.*, 1988; Oliver y Willis, 1987; Harrison y Wallace, 1990; Babcock, *et al.*, 1994). En cambio, en el Caribe no existe una sincronización de ese tipo en la liberación de los gametos, a pesar de que la mayoría liberan sus gametos a finales del verano (Szmant, 1986).

Las especies del género *Acropora* son hermafroditas simultáneas y el arreglo de las gónadas está mejor definido que en otras especies, ya que los ovarios y las testas se desarrollan en pares de mesenterios separados (Harrison y Wallace, 1990). Presentan un ciclo de gametogénesis anual en el cual los oocytos se desarrollan en un período de aproximadamente nueve meses y las testas en diez semanas (Kenyon, 1992; Wallace, 1985; Babcock *et al.*, 1986). La fecundidad promedio para el género varía de 5.6 a 12.8 huevos por pólipo (Wallace, 1985; Szmant, 1986). Sin embargo, en algunas especies existen diferencias de fecundidad dependientes de la posición del pólipo dentro de la colonia y del tamaño y/o edad de la misma (Wallace, 1995).

Adicionalmente a la reproducción sexual, la propagación clonal es un medio asexual de producción de colonias, a través de varios procesos (ver 2.2.2.). En la especie *A. palmata* la producción asexual de colonias se da por dos mecanismos: la fragmentación y la fisión. La continua ruptura y regeneración de las ramas, aunado al alto porcentaje de sobrevivencia de los fragmentos generados, ha sido considerado como el modo predominante de reproducción y distribución de esta especie en Belice (Highsmith *et al.*, 1980) y en Curaçao y Bonaire (Bak y Engel, 1979). Por otra parte, la fisión de una colonia se origina por la mortalidad parcial del tejido intermedio, lo que provoca la formación de colonias separadas que pueden sobrevivir y crecer independientemente.

7.2 METODOS

En este capítulo se presentan aspectos relacionados con la reproducción sexual, como son la fecundidad en función del tamaño de las colonias, el tamaño mínimo de la colonia para la reproducción y la tasa de reclutamiento sexual (nuevos genetos). En cuanto a la propagación clonal, se estimaron la tasa de fragmentación y la sobrevivencia de los fragmentos en relación con su tamaño, así como la tasa de fisión.

Para estimar la fecundidad, el muestreo tuvo que realizarse en dos etapas. La primera parte consistió en determinar la época reproductiva de la población en estudio y definir la técnica para observar los gametos. Con esta finalidad, a partir de marzo de 1993 y hasta diciembre del mismo año, se colectaron muestras mensuales de tejido (aprox. 2 x 2 cm) de colonias cercanas a los sitios permanentes de muestreo. Se tomó una muestra de tres regiones de la colonia: apical, media y basal, de 2 ó 3 colonias, cada mes. Solamente se utilizaron colonias de tamaño grande, que no tenían un alto porcentaje de mortalidad parcial, ni pérdida de ramas.

Las muestras se fijaron en formol-H₂Omar al 10% por un período mínimo de 1 semana y después se descalcificaron trozos pequeños en ácido sulfúrico al 10%. El tejido libre de esqueleto se almacenó en formol al 10%. Las muestras descalcificadas se analizaron al microscopio y se hizo la disección de algunos pólipos para identificar los oocytos (huevos). Los procedimientos que se llevaron a cabo fueron una combinación de las técnicas descritas en Kojis y Quinn (1981), Szmant-Froelich, *et al.* (1985), Soong (1991), Kenyon (1992) y Wallace (1995).

Una vez determinada la época reproductiva y definida la técnica para observar los gametos, se escogieron 30 colonias de diferentes tamaños y se colectaron pequeñas muestras (entre 2 y 5 cm de diámetro) durante varios días antes de la liberación de los gametos (entre el 11 julio y el 8 de agosto de 1994). Los trozos colectados se examinaron en fresco bajo microscopio de disección para

observar el color y tamaño de los gametos que se encontraban en el borde de la muestra, luego se fijaron y posteriormente se descalcificaron.

En las muestras descalcificadas, se escogieron 30 pólipos al azar, los cuales se disectaron para contar el número de huevos por pólipo y estimar el porcentaje de pólipos grávidos. Adicionalmente se estimó el número de pólipos por cm^2 , para poder calcular el número de pólipos que tiene una colonia de un tamaño determinado. Todos estos datos se utilizaron para evaluar si existen diferencias de fecundidad en función del tamaño de las colonias, y para determinar el tamaño mínimo al que las colonias producen gametos.

Para estimar la tasa de reclutamiento sexual, cada vez que se visitaron las áreas permanentes de muestreo para estimar los demás parámetros demográficos, se revisaba detenidamente el suelo de las áreas permanentes. Estas prospecciones minuciosas tenían la intención de detectar nuevas colonias de menos de 1 cm de diámetro, que pudieran ser reclutas de origen sexual.

En cuanto a la producción de colonias por propagación clonal, el muestreo consistió en registrar el número de colonias que se generaron, tanto por fragmentación como por fisión, durante los censos de los cuadros permanentes (sección 3.2). Estos datos sirvieron para estimar las tasas de ambos procesos. Adicionalmente, se analizó el tiempo que son capaces de sobrevivir los fragmentos en dependencia de su tamaño.

Para evaluar si existen diferencias significativas en las características reproductivas, en función del tamaño y de la región de la colonia, se utilizó análisis de varianza unifactorial. Las variaciones en el porcentaje de pólipos fecundos, por no presentar una distribución normal, se evaluaron mediante un análisis de varianza por rangos de Kruskal-Wallis.

7.3 RESULTADOS

7.3.1. Liberación de gametos

Las gónadas femeninas (oocytos o huevos) se observaron fácilmente en las disecciones de pólipo y en las muestras en fresco. Su apariencia es de esferas acomodadas en hilera dentro de la cavidad mesentérica de cada pólipo, por lo que semeja un "rosario" de gametos. Los huevos son blancos hasta 2 ó 3 semanas antes de su liberación, y cuando empiezan a madurar adquieren un ligero tono rosado o naranja pálido y aumentan de tamaño. Cuando esto ocurre, los huevos se pueden distinguir a simple vista en las muestras en fresco. En esas semanas, el color se vuelve más intenso, llegando a ser naranja brillante o color marrón, pocos días antes de la liberación. La identificación de las gónadas masculinas (testas) fué más difícil y sólo en algunas disecciones pudieron observarse.

La liberación de los gametos ocurrió durante el verano en un período de 2 semanas, durante los últimos días del mes de julio y los primeros de agosto, iniciándose una semana después de la luna llena. En esta época del año es cuando la temperatura del agua es más elevada y el fotoperíodo más largo (ver Fig. 5.4.a). Las observaciones de 2 años indican que durante este período no existe sincronismo en la maduración de las gónadas entre las colonias de esta especie, ni en el día de la liberación de los gametos, ya que ocurre primero en algunas colonias que en otras. En 1993, las primeras colonias liberaron sus gametos entre el 6-12 de agosto. En 1994, se observó que algunas colonias empezaron a tener huevos color rosa (maduros) desde el 11 de julio, y la liberación de gametos de las primeras colonias ocurrió entre el 26 y 28 de julio (una semana después de la luna llena), mientras que en las últimas sucedió entre el 8 y el 10 de agosto. En ambos años, las colonias que liberaron sus gametos al principio de la temporada, fueron las mismas, siendo estas las de mayor tamaño y las más cercanas a la rompiente arrecifal.

7.3.2. Reproducción sexual

De las 30 colonias que se escogieron en 1994, se tomaron por lo menos 2 muestras de cada parte (apical, media y basal) antes de la liberación de los gametos, encontrándose oocytos solamente en el 63% de ellas. Todas las colonias de la clase I carecían de gametos, por lo que se supuso que sólo las colonias de las clases II, III y IV son capaces de producir gametos. Por este motivo, los cálculos y las pruebas estadísticas sólo se muestran para las tres últimas clases de tamaño.

- Fecundidad

El valor de fecundidad se estimó a partir del número de huevos (oocytos) que produce una colonia en cada evento reproductivo. Para estimar la fecundidad de una colonia fue necesario considerar:

- i) el número de pólipos que tiene,
- ii) el porcentaje de pólipos fecundos y
- iii) el número de huevos que produce cada pólipo fértil.

Para estimar la cantidad de pólipos que tiene una colonia, se calculó el número de pólipos por centímetro cuadrado, siendo de 27 pólipos/cm² de tejido, en promedio. Sin embargo, existen diferencias significativas dependiendo si los pólipos son apicales, basales o de la parte media de la colonia ($F_{2,312}=28.511$, $p<0.0001$), siendo más abundantes en la región intermedia (Fig. 7.1 y Tabla 7-1).

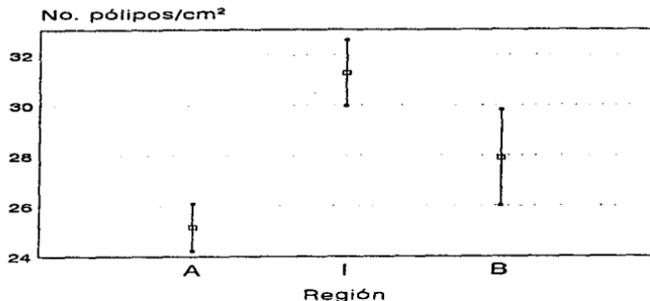


Fig. 7.1. VARIACION EN EL NUMERO DE POLIPOS SEGUN LA REGION DE LA COLONIA. Promedio y límite de confianza al 95% del número de pólipos/cm² de tejido, en 3 regiones de la colonia. A=apical, B=Basal, I=Intermedio.

TABLA 7-I. NUMERO DE POLIPOS POR AREA SEGUN LA REGION DE LA COLONIA. Promedio y desviación estándar del número de pólipos por área (cm²) en función de la región de la colonia (Apical, Media y Basal). n=tamaño de muestra.

Región	pólipos/cm ² ± D. E.	n
Apical	25.16 ± 0.47	179
Media	31.28 ± 0.62	91
Basal	27.90 ± 0.91	43
Total	27.32 ± 0.33	313

El porcentaje de pólipos fecundos fue de 35% en promedio. Sin embargo, la prueba de rangos de Kruskal-Wallis muestran que este porcentaje varía significativamente en función del tamaño de las colonias (Estatístico de la prueba=6.287; $p=0.04313$), siendo más alto en las grandes (Tabla 7-II). En cambio, las tres diferentes partes de una colonia (apical, basal y media) no presentan diferencias entre sí, con respecto a este porcentaje (Estatístico=5.449; $p=0.06557$).

VII. REPRODUCCION

TABLA 7-II. PORCENTAJE DE POLIPOS FECUNDOS POR CLASE. Porcentaje y valor del rango promedio de la prueba de Kruskal-Wallis. n=número de muestras (de 30 pólipos cada una) que se examinaron.

Clase	Porcentaje	Rango promedio	n
I	0		5
II	03.33	11.8	3
III	21.02	15.7	13
IV	46.58	24.2	24
Total	35.03		45

El número de huevos que produce un pólipo fértil también difiere significativamente en dependencia del tamaño de las colonias ($F_{2,29}=4.593$, $p=0.0192$), de modo que las dos últimas clases de tamaño producen entre 3.5 y 4 huevos por pólipo, mientras la clase II presenta en promedio 1.5 huevos por pólipo (Fig. 7.2 y Tabla 7-III). Sin embargo, este número no sufre variaciones entre la región apical, la basal y la media ($F_{2,29}=2.368$, $p=0.1129$).

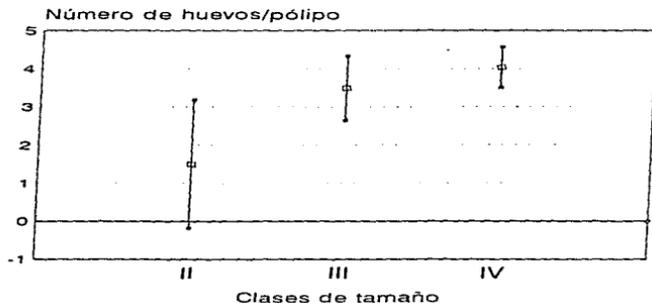


Fig. 7.2. VARIACION EN EL NUMERO DE HUEVOS POR POLIPO. Promedio y limite de confianza al 95% del número de huevos/pólipo para cada clase: II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo

TABLA 7-III. NÚMERO DE HUEVOS POR POLIPO POR CLASE. Promedio del número de huevos por pólipo fecundo y su desviación estándar para cada clase de tamaño. n=número de pólipos fecundos.

Clase	Huevos \pm D. E.	n
I	0	
II	1.50 \pm 0.82	3
III	3.48 \pm 0.41	82
IV	4.03 \pm 0.26	296
Total	3.72 \pm 0.21	381

Con la información presentada en las tres tablas anteriores, se estimó una tasa de fecundidad específica para cada clase de tamaño, según se presenta en la Tabla 7-IV.

Primero, se hizo la suposición de cada colonia de una clase de tamaño determinada, tiene un área de tejido vivo igual al valor intermedio del intervalo de la clase correspondiente (T). El número total de pólipos por colonia (Pol) se obtuvo considerando que un tercio del área corresponde a cada una de las regiones de la colonia (apical, intermedio y basal), las cuales tienen un número de pólipos/cm² distinto (Tabla 7-I). Después se calculó el número de pólipos fecundos que tiene una colonia de cada clase (Pol-fec) con base en las diferencias en el porcentaje de pólipos grávidos, dependientes de la talla de la colonia (Tabla 7-II). Finalmente se calculó el número de oocytos por colonia (Huevos), considerando las variaciones en el número de huevos por pólipo en cada clase de tamaño (Tabla 7-III) (ver Tabla 7-IV).

TABLA 7-IV. TASA DE FECUNDIDAD ESPECÍFICA POR CLASE. Número de oocytos (huevos) producidos por una colonia de las clases de tamaño II, III y IV. T=área de tejido vivo, correspondiente al valor intermedio del intervalo de clase de tamaño; pol=número de pólipos por colonia; pol-fec=número de pólipos fecundos. Los cálculos se detallan en el texto.

Clase	T (cm ²)	pol	pol-fec	huevos
II	3,000	84,340.0	2,808.5	4,212.8
III	10,000	281,133.3	59,094.2	205,647.9
IV	20,000	562,266.7	261,903.8	1'055,472.4

- Tamaño mínimo para la reproducción.

De las 30 colonias que se utilizaron para estimar la fecundidad, en ninguna de las que pertenecía a la clase I se observaron gametos en las muestras en fresco ni en los pólipos que se disectaron. Esto hace pensar que las colonias que tienen un área de tejido vivo menor a 1,000 cm², aún no están maduras sexualmente. En algunas de las colonias de mayor tamaño, tampoco se observaron huecos durante las disecciones. Sin embargo, la proporción en la que esto ocurrió fué considerablemente distinta entre las clases de tamaño, de modo que sólo el 100% de las colonias de la última clase presentó oocytos (Tabla 7-V).

TABLA 7-V PORCENTAJE DE COLONIAS FECUNDAS POR CLASE.

Clase	(%)	n
I	0	5
II	30.0	3
III	60.0	10
IV	100.0	12

En la clase II, el porcentaje de colonias fecundas fué bajo, además de que la cantidad de huecos que puede generar una colonia de esta clase, es poca en comparación con las colonias de mayor tamaño (ver tabla 7-IV). De esta manera, es probable que una porción de estas colonias no haya madurado sexualmente, y las que producen gametos lo hacen en cantidades muy bajas.

Por ello, es probable que el tamaño mínimo que deben alcanzar las colonias para madurar sexualmente está en el intervalo de la clase II de tamaño. Sin embargo, es claro que únicamente las colonias que tienen un área de tejido mayor a los 5,000 cm² (clases III y IV) son las que contribuyen de manera importante a la producción de gametos, y que ese aporte es muy alto en las colonias de la última clase.

- Reclutamiento

La tasa de reclutamiento sexual que se observó en los sitios de muestreo fué muy baja. En ambos cuadros permanentes, durante el período de tres años, únicamente se encontraron 4 colonias que medían menos de 1 cm de diámetro, con un pequeño brote de unos cuantos milímetros y que por la morfología que presentaron durante su crecimiento, parecían ser de origen sexual (ver sección 4.3.2.d.)

Estas colonias se detectaron durante el primer censo de los dos primeros años. Tres de ellas en marzo de 1993 y una en abril de 1994. De las primeras, dos murieron invadidas por algas al cabo de 2 y 3 meses respectivamente, antes de tener una base mayor a 2.5 cm de diámetro y una altura de más de 1.5 cm. La otra murió en diciembre de 1994, cuando tenía una base elipsoidad de 6 x 5 cm de diámetro y 4 cm de altura. La colonia que se detectó en abril de 1994 fué la que duró más tiempo, pero murió durante el huracán Roxana en octubre de 1995, cuando tenía una base circular de 4 x 4 cm y 6 cm de altura.

La tasa de reclutamiento sexual que se puede calcular a partir de estos datos es de 0.04 colonias/m² al año. Estas colonias presentaron una mortalidad aproximada del 50% en el primer año subsecuente a que se detectan como colonias de la especie.

7.3.3. Propagación clonal

La producción de nuevas colonias por reproducción asexual se dió mediante dos procesos: la ruptura y desprendimiento de ramas de colonias ya existentes (fragmentación) y la división de una colonia en dos o más por mortalidad parcial de tejido intermedio (fisión).

En los dos primeros años del muestreo (marzo de 1993 a diciembre de 1994) se formaron 137 colonias por reproducción asexual, de las cuales el 72% fué por fisión y el 28% por fragmentación. En el cuadro "A", aproximadamente la mitad de las colonias se formaron por fragmentación, mientras que en el "B" la mayoría de las nuevas colonias se produjeron por fisión (Tabla 7-VI).

TABLA 7-VI. PRODUCCION ASEJUAL DE COLONIAS. Porcentaje de colonias producidas por fragmentación y por fisión en ambos cuadros de muestreo.

Cuadro	Fragmentación		Fisión	
	%	n	%	n
A	54.7	(29)	45.3	(24)
B	10.7	(9)	89.3	(75)
Total	27.7	(38)	72.3	(99)

- Fragmentación

Al inicio del muestreo se encontraron 15 colonias que eran fragmentos (A=7, B=8) y después de 21 meses, 17 colonias (A=12, B=5) se fragmentaron, originando otros 38 fragmentos. Esto implica que del total de colonias presentes

al inicio del muestreo (A=50, B=95), el 11.7% sufrieron fragmentación durante un período de casi 2 años. Este proceso fue más frecuente en el cuadro "A", donde se fraccionó el 24% de la población, mientras que en el "B" sólo el 5% de las colonias.

El porcentaje de colonias de cada clase que sufrieron rupturas, así como el número de nuevos fragmentos generados, es mayor en las colonias grandes (Fig. 7.3 y Tabla 7-VII). El 90% de los fragmentos generados pertenecieron a la clase de tamaño I y el 10% a la II.

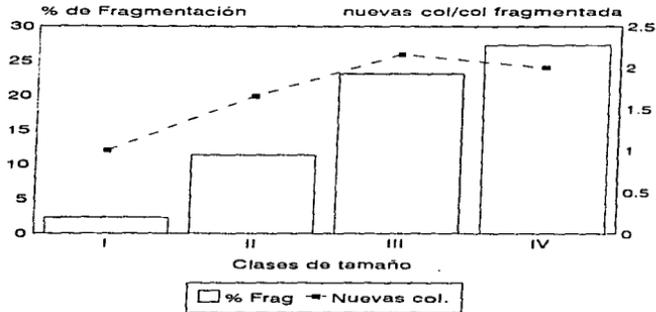


Fig. 7.3. PROBABILIDAD DE FRAGMENTACION Y NUMERO DE COLONIAS PRODUCIDAS. Porcentaje de fragmentación por clase (barras) y número promedio de colonias producidas (línea) por cada colonia fragmentada de diferente clase de tamaño: I=<1,000, II=1,001-5,000; III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo.

TABLA 7-VII. TASA DE FRAGMENTACION POR CLASE. Colonias por clase que sufrieron fragmentación en 21 meses (%). X=Número de colonias promedio que generó una colonia al fragmentarse.

Clase	(%)	X
I	2.33	1.00
II	11.32	1.66
III	23.10	2.16
IV	27.27	2.00

La sobrevivencia de los fragmentos está directamente relacionada con su tamaño, de modo que el 100% de los que tenían menos de 55 cm² murieron en el transcurso del tiempo que duró este estudio. La probabilidad de sobrevivencia fue del 25% en aquellos que tenían hasta 1,100 cm² de área, y se incrementó rápidamente en dependencia del aumento en el tamaño del fragmento, llegando a ser del 100% en los de mayor talla (Fig. 7.4). La correlación entre el tamaño de los fragmentos y los días que estos sobrevivieron, fue altamente significativa ($r=0.824$, $R^2=67.97$, $p<0.0001$) (Fig. 7.5).

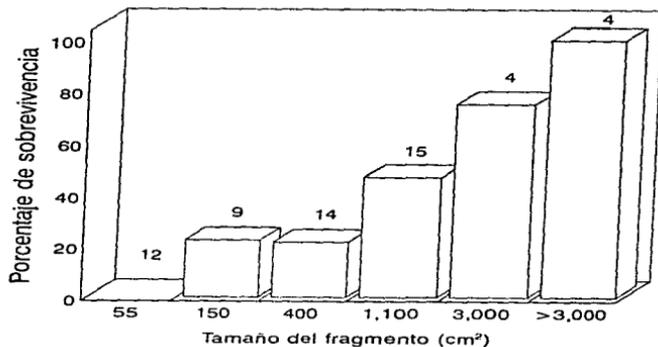


Fig. 7.4. TASA DE SOBREVIVENCIA DE LOS FRAGMENTOS. Porcentaje de sobrevivencia en relación con el tamaño de los fragmentos, en el tiempo que duró el estudio. Los intervalos del eje "x" están en escala log-normal (el valor indica el límite máximo de cada uno). El número arriba de cada columna señala el tamaño de muestra.

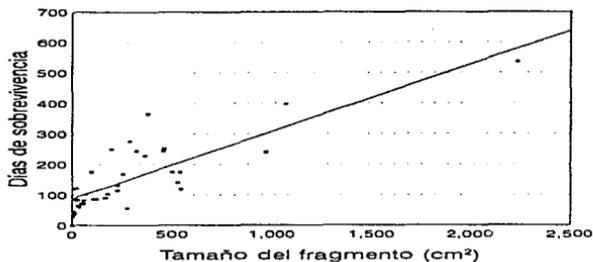


Fig. 7.5. MODELO DE SOBREVIVENCIA DE LOS FRAGMENTOS. La relación entre la sobrevivencia de los fragmentos y su tamaño presenta una función del tipo $y=a+bx$, donde y =número de días de sobrevivencia; x =tamaño del fragmento; $a=88.17\pm 12.91$, y $b=0.222\pm 0.025$

- Fisión

En los dos primeros años de muestreo se fisieron 53 colonias (A=13, B=40), originando 99 rametos (A=24, B=75). Esto implica que el 36.5% del total de colonias sufrieron fisión. Este proceso fue más frecuente en el cuadro "B", donde se fisieron el 42% de la población, mientras que en el "A" sólo el 26%.

La tasa de fisión y el número de colonias generadas muestra relación con el tamaño de la colonia, observándose que las colonias grandes tienden a fisiónarse más frecuentemente y a generar un mayor número de colonias (Fig. 7.6 y Tabla 7-VIII).

TABLA 7-VIII. TASA DE FISION POR CLASE. %=Porcentaje de colonias de cada clase que sufrió fisión durante un periodo de 21 meses. X=Número de colonias promedio que generó una colonia que se fisiónó

Clase	%	X
I	16.28	1.21
II	39.62	1.95
III	50.00	2.08
IV	45.45	2.80

En un 77% de las veces que ocurrió una fisión (41 colonias), se originaron colonias incrustantes de tamaño pequeño, por lo que la otra parte de la colonia mantuvo un tamaño dentro del intervalo de la misma clase a la que pertenecía antes de la fisión. En las otras ocasiones, la fisión provocó el retroceso a una clase de tamaño menor.

Con respecto al tamaño de las colonias generadas por fisión, el 84% (83 colonias) fueron de la clase I, 13% (13) de la clase II y 3% (3) de la clase III.

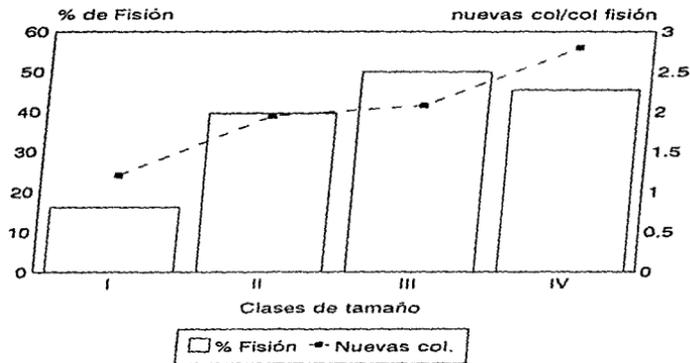


Fig. 7.6. PROBABILIDAD DE FISION Y NUMERO DE COLONIAS PRODUCIDAS. Porcentaje de fisión y número promedio de colonias producidas por colonia fisionada, en cada clase de tamaño: I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo.

7.4. DISCUSION

La producción de colonias en la especie *A. palmata* se da mediante tres mecanismos: reclutamiento larval, fragmentación y fisión. El primero de ellos es a través de la reproducción sexual y los otros dos mediante mecanismos asexuales de propagación clonal.

El origen de cada tipo de colonia es fácilmente distinguible en el campo. Los fragmentos son asimétricos y no están fijos al sustrato, pero pueden desarrollar puntos de fijación después de algún tiempo. Los reclutas sexuales son pequeños y tienen un área basal simétrica de la cual surgen ramas incipientes (brotes). Por último, las colonias que se producen por fisión tienen forma irregular y crecen incrustantes sobre el esqueleto de la colonia que les dio origen. Las dudas que pudieran surgir acerca del tipo de colonia, sobre todo entre las colonias incrustantes y los reclutas sexuales, pueden esclarecerse cuando se ha observado su crecimiento durante algunos meses. Esto es porque las colonias incrustantes que tienen un tamaño similar al de los reclutas sexuales, nunca muestran una tendencia a formar un brote, el contorno de la colonia es asimétrico y cambia constantemente de forma. En cambio, la base de los reclutas es siempre simétrica y el brote que se desarrolla presenta un crecimiento acelerado, de modo que tiende a adquirir una forma cilíndrica.

7.4.1. Tamaño mínimo para la reproducción

En la mayoría de las especies, los organismos alcanzan la madurez sexual a una edad determinada. En el caso de los corales escleractinios, Conell (1973) observó que algunos organismos presentaban un retraso en la edad de la primera reproducción, por lo cual sugirió que el tamaño de la colonia puede influir en la actividad reproductiva. Recientemente, se ha reportado para varias especies que el tamaño de la colonia es el factor que determina la madurez sexual (Harrison y Wallace, 1990; Szmant, 1991). Sin embargo, colonias fecundas que sufren pérdida de tejido por mortalidad parcial, fragmentación o fisión, pueden mantener la capacidad reproductiva, aún después de reducir su tamaño por debajo de la talla mínima que requieren las colonias jóvenes para reproducirse (Hughes y Connell, 1987). En otros casos, una reducción de tejido provocó la pérdida de la capacidad para reproducirse sexualmente, lo cual se atribuyó a una reasignación de los recursos para acelerar el crecimiento y poder así recuperar su función reproductiva (Szmant, 1986). En este sentido, Soong (1993) demostró que el tamaño mínimo en el que las colonias son fecundas, está determinado por el tipo de reproducción sexual y la estructura de tamaños de la especie, siendo mayor en aquellas que tienen reproducción externa (liberación de gametos) y colonias de gran tamaño.

De esta manera, es probable que los procesos fisiológicos que inician la reproducción se deban a una acción combinada de la edad y del tamaño, pero

una vez que la colonia ha madurado sexualmente debe mantener un tamaño mínimo que le permita obtener la cantidad de recursos necesarios para la maduración de las gónadas y la gametogénesis. Si la edad no tiene ninguna influencia en la maduración sexual, entonces el tamaño mínimo de la reproducción y el tamaño que deben tener las colonias para mantener su actividad reproductiva, debe ser el mismo.

En la población en estudio, fué evidente la relación entre el tamaño de las colonias y su actividad reproductiva, ya que el número de colonias fértiles, el porcentaje de pólipos fecundos y la cantidad de huevos producidos por pólipo, mostraron variación en función del tamaño de las colonias.

Las colonias menores a 1,000 cm² que se revisaron, no tuvieron huevos, esto sugiere que a ese tamaño no se ha alcanzado la madurez sexual en las colonias jóvenes, y que las que redujeron su tejido no asignan recursos a la reproducción sexual. El bajo porcentaje de colonias fecundas en la clase II, indica que el tamaño mínimo que las colonias deben alcanzar para producir gametos, se encuentra en el intervalo de esta clase (1,000-5,000 cm²). Sin embargo, como se desconoce la edad de estas colonias, no es posible determinar si las diferencias de edad determinan que algunas colonias de esta talla estén produciendo gametos y otras no. Lo único que se puede concluir con certeza, es que las colonias que tienen un tamaño mayor a los 5,000 cm², son las que tienen una contribución importante a la formación de gametos. Por lo tanto, las variaciones observadas (colonias fecundas de menor tamaño, y colonias de mayor talla sin gametos) se pueden deber a una diferencia de edad entre las colonias de la misma clase de tamaño.

7.4.2. Dispersión larval

Con respecto a la capacidad de dispersión de la larva plánula, algunos trabajos apoyan la idea de que las plánulas se establecen principalmente en su arrecife de origen (Done, 1982; Sammarco and Andrews, 1988), en contraste con otros que plantean que los arrecifes están interconectados y son interdependientes en el reclutamiento larval (Harrison *et al.*, 1984; Babcock y Heyward, 1986).

En el caso del arrecife de Puerto Morelos, se puede pensar que una parte de las larvas se transporta a los demás arrecifes del Caribe, por medio de la corriente de Yucatán. Sin embargo, es probable que otra parte de las larvas se reclute localmente, por la existencia de pequeñas contracorrientes cercanas a la costa, que forman giros entre las puntas más prominentes (Merino, 1986).

El patrón de dispersión de las larvas tiene importancia para determinar la distribución espacial de los adultos, de modo que una distribución agregada o de parches puede ser consecuencia de una dispersión larval limitada (Carlson y Olson, 1993). Por otro lado, la distancia que recorren las larvas antes de su

asentamiento, también tiene influencia en determinar la estructura genética de la población. Si el reclutamiento ocurre de manera local, es de esperar que la variabilidad genética entre poblaciones sea mayor que dentro de cada una. En cambio, si existe un flujo genético entre poblaciones separadas, a través del reclutamiento larval en sitios alejados al de su origen, lo más probable es que exista una alta variación genética dentro de una misma población y pocas subdivisiones genéticas a lo largo de una gran distancia, con similitudes entre poblaciones separadas.

7.4.3. Reproducción sexual vs. asexual

Los resultados de este trabajo señalan que la propagación de esta especie se da principalmente por mecanismos asexuales. En cambio, el reclutamiento a la primera clase de tamaño por la vía sexual fué poco frecuente, a pesar de que la población se encuentra sexualmente madura y la producción de gametos es alta.

Esta situación concuerda con las observaciones de Wallace (1985) en un estudio para nueve especies del género *Acropora* en el arrecife de la Gran Barrera Australiana. Todas las especies de ese estudio tienen la capacidad de presentar reclutamiento larval, pero su contribución a la población estuvo relacionada con la capacidad de fragmentación de cada especie. Así, el reclutamiento sexual fué muy bajo en las que también presentan fragmentación durante todo el año; medio en aquellas que los fragmentos se generaban ocasionalmente durante situaciones adversas, y alto en las que no se fragmentaban. Otros autores también han establecido la importancia de la fragmentación en el reclutamiento de nuevas colonias en el género *Acropora* (Bothwell, 1981; Highsmith, 1982; Kenyon, 1992).

Los dos procesos de propagación clonal, la fragmentación y la fisión, se ocasionan por factores ambientales, de modo que no están determinados por aspectos fisiológicos de los propios organismos. La producción de fragmentos se da por acción de las corrientes y de la energía del oleaje, que pueden romper las ramas de las colonias y la fisión ocurre por la mortalidad parcial del tejido de una colonia causado por el efecto de otros organismos o por perturbaciones físicas. Por eso, la producción de colonias mediante estos mecanismos implica una disminución de tejido de la colonia que las origina; pero en condiciones ambientales cotidianas, este decremento no suele ocasionar grandes pérdidas de tejido, y se compensa por el rápido crecimiento de las colonias y poder de regenerar tejido.

En cambio, en condiciones adversas, como pueden ser las generadas por tormentas y huracanes, una gran cantidad de colonias se fragmentan y algunas se desprenden completamente, provocando una pérdida de tejido considerable. En estas situaciones, los fragmentos generados pueden ser de gran tamaño, los

cuales tienen una menor probabilidad de ser acarreados por el movimiento del agua debido a su peso, lo que les da la oportunidad de ir creciendo sobre el sustrato y fijarse nuevamente, para posteriormente desarrollar nuevos puntos de crecimiento para la formación de ramas. Esta alta sobrevivencia es un factor importante para que la población pueda recuperarse de los daños causados por eventos catastróficos.

En cuanto a la reproducción sexual, parece contradictorio que exista una gran inversión de energía en la producción de gametos y que no se vea reflejado en un reclutamiento exitoso. Desafortunadamente, los métodos usados en este trabajo no permiten determinar las causas del bajo reclutamiento sexual, ni las tasas de muerte en las primeras etapas del ciclo de vida. Sin embargo, la tasa a la que ocurre el reclutamiento sexual, probablemente sea suficiente, en tiempo evolutivo, para mantener la viabilidad genética necesaria para que los mecanismos de adaptación se lleven a cabo, por medio de la selección natural. Además es probable que exista un aporte de larvas que se hayan originado en otra población, lo cual es otra manera de introducir variabilidad genética.

VIII. DINAMICA POBLACIONAL

8.1. INTRODUCCION

Las principales técnicas demográficas se han desarrollado para organismos unitarios y consideran a la edad como la variable que determina las diferencias en las tasas vitales dentro de los organismos de una población. Sin embargo, los organismos modulares presentan ciclos de vida complejos donde la edad no suele estar relacionada con el destino de las colonias, por lo que estas técnicas han resultado inadecuadas para describir la demografía y la dinámica de las poblaciones. Las principales técnicas demográficas que se han utilizado en estudios poblacionales, se describen en la sección 2.1, haciendo énfasis en los principales conceptos que se utilizan en los modelos matriciales y su aplicación para estudios de poblaciones estructuradas en estados.

Las características particulares que forman el ciclo de vida de un organismo, tales como su longevidad, el tamaño que pueden alcanzar, que tan rápido crece, el tiempo de madurez sexual, el número de veces que se reproduce y cuánta descendencia genera, definen su historia de vida. Estas características varían ampliamente entre las distintas especies, lo cual hace pensar que son caracteres adaptativos que se han determinado por selección natural y que reflejan una variación en la adecuación (Stearns, 1992). En el caso de los organismos modulares, la historia de vida incorpora procesos que contiene aspectos combinados de crecimiento y reproducción, diferentes a los de los unitarios, como son la iteración modular, la propagación clonal, la mortalidad parcial y la fusión de las colonias (ver sección 2.2.), los cuales representan ciertos beneficios adaptativos (Cook, 1985).

Un problema fundamental en la teoría de las historias de vida es determinar la contribución que tiene cada uno de los procesos demográficos a la adecuación, siendo el valor de la tasa intrínseca de incremento natural (r), una medida que frecuentemente se ha usado para evaluarla (Caswell, 1989; Stearns, 1992). Las diferencias en la optimización de esos parámetros, es lo que define la estrategia demográfica de una población. Este concepto se sustenta en la existencia de disyuntivas (trade-offs) entre los diferentes parámetros demográficos (en particular entre la reproducción, el crecimiento y la sobrevivencia), lo cual regula la evolución de las historias de vida. (Stearns, 1992; Silvertown, *et al.*, 1993).

Recientemente, el análisis demográfico de la proyección matricial, a través del análisis de sensibilidad, se ha utilizado para obtener una medida de qué tan importante es una determinada tasa vital para el crecimiento poblacional. Por ello, los valores de elasticidad se han empleado para medir la contribución relativa de diferentes procesos demográficos, lo cual ha permitido caracterizar diferentes patrones de estrategias de historia de vida de pastos (Kroon *et al.*, 1987), de hierbas (Sarukhán y Harper, 1973; Sarukhán, 1974; Bierzychudek, 1982; Eriksson, 1988; Charron y Gagnon, 1991; Pitelka *et al.*, 1985), de palmas (Pifero *et al.*, 1984) y de árboles (Ebert e Ebert, 1989; Scandrett y Gimingham, 1989). Este análisis también se ha empleado para dar una interpretación demográfica a las estrategias de historia de vida propuestas por Grime (1977) (Silvertown *et al.*, 1992), a través de graficar los valores de sensibilidad del crecimiento, la fecundidad y la sobrevivencia, en un espacio triangular que los autores denominaron "triángulo demográfico", y hacer una comparación de las historias de vida de diferentes plantas (Silvertown y Franco, 1993; Enright *et al.*, 1995).

Sin embargo, en animales modulares, los estudios demográficos a través de proyección matricial son escasos, aplicándose principalmente a una especie de gorgonáceo (Yoshioka, 1994) y a algunos escleractinios (Hughes, 1984; Babcock, 1991). Pero sólo los trabajos de Gotelli (1991) y los de Lasker (1991) contienen un análisis de elasticidad para evaluar la importancia relativa de los procesos demográficos, y los de Tanner *et al.* (1994) para analizar la tasa de sucesión en una comunidad y la importancia relativa de cada especie.

Con la finalidad de contribuir al conocimiento de los patrones de historia de vida de animales modulares, en este trabajo se elaboró un modelo matricial estructurado en estados para describir el crecimiento y la dinámica poblacional de *Acropora palmata* en el arrecife de Puerto Morelos. En este capítulo se presenta el análisis demográfico y se estima la contribución relativa de la fecundidad, el crecimiento y la sobrevivencia, al crecimiento poblacional, que permitan discernir acerca de su estrategia demográfica. También se hace una simulación de escenarios para evaluar los efectos de posibles variaciones en la reproducción, así como los ocasionados por una reducción de la sobrevivencia a causa de un huracán, como un ejemplo sencillo de la función del modelo para hacer predicciones y poder evaluar la respuesta potencial de la población ante tales cambios.

8.2. METODOS

El modelo que se presenta en este trabajo considera la estructura de la población dividida en 7 estados, con diferentes características demográficas de sobrevivencia y fecundidad, los cuales se definieron con base en el tipo de colonia (sección 4.3.2) y en el tamaño (sección 4.3.3).

La transferencia de organismos entre los diferentes estados, después de un período de tiempo determinado, se llevó a cabo mediante diferentes procesos demográficos. El tipo de proceso específico para cada caso se representa en un modelo matricial y la conexión que se establece entre los estados, a causa de estos procesos, se simboliza en un modelo gráfico. Con el propósito de facilitar la descripción de los procesos demográficos que ocurren en la población, ambas representaciones (matricial y gráfica) se muestran en dos partes por separado. Aquellos que determinan el destino de las colonias ya existentes forman la matriz (o el gráfico) de sobrevivencia, mientras que los procesos que provocan la producción de nuevas colonias se incluyen en la matriz (o en el gráfico) de nacimientos. La suma de estas dos matrices (o la sobreposición de ambos gráficos) es la que describe la dinámica poblacional.

La tasa anual a la que ocurre cada uno de los procesos demográficos, o probabilidad de transición, se estimó a partir del porcentaje de colonias que se transfieren de un estado a otro después de un período de un año. Esta información se obtuvo de los censos que se llevaron a cabo a partir de marzo de 1993 y hasta diciembre de 1995 (ver sección 3.2). Los datos de campo que se usaron para este fin fueron de los meses de junio-julio de los 3 años. El procedimiento consistió en determinar la probabilidad de que una colonia que pertenecía a un estado determinado en junio de 1993, se haya transferido a otro diferente en el transcurso de un año, con base en la condición que guardaban en julio de 1994; y a su vez las de esta fecha con las de julio de 1995. Así, se obtuvieron dos valores de transición anual para cada uno de los procesos demográficos, con los cuales se estimó un valor promedio para cada elemento de la matriz. De este modo, cada uno representa la probabilidad de transición anual en el período de 1993-1995. La matriz que se obtuvo de esta forma, sirvió para realizar el análisis demográfico.

Por otro lado, como los datos se colectaron en 2 áreas permanentes diferentes (ver sección 3.2), este procedimiento se llevó a cabo para cada una de ellas, obteniendo así una matriz de transición para el cuadro "A" y otra para el "B". Posteriormente, se consideraron a todas las colonias juntas para formar una tercer matriz que representa una mejor estimación de las probabilidades de transición de la población de Puerto Morelos.

El análisis demográfico se llevó a cabo mediante proyección matricial, para lo cual se emplearon los programas RAMAS/STAGE (Ferson, 1991) y PROJECT

(Enright y Watson, 1991). Los principales parámetros demográficos que se estimaron fueron: la tasa de crecimiento poblacional por unidad de tiempo (λ =eigenvalor dominante), la distribución estable de estados (eigenvector derecho), el valor reproductivo por estado (eigenvector izquierdo) y el tiempo de residencia por estado.

Otros parámetros demográficos, relacionados con la edad de los organismos, se calcularon a partir de la estructura de estados que se propone para la población en estudio, utilizando el programa STAGE-COACH (Cochran y Ellner, 1992). Estos parámetros son: la tasa reproductiva neta, el tiempo de generación y las curvas de sobrevivencia para los diferentes tipos de recién nacidos.

También se obtuvieron los valores de sensibilidad y elasticidad con los tres programas citados anteriormente, para medir la contribución relativa de los procesos demográficos, lo cual se representa en una gráfica triangular denominada triángulo demográfico (*sensu* Silvertown, *et al.*, 1992).

Por último, se hizo una simulación de escenarios para analizar la importancia de la reproducción sexual en comparación con la producción asexual de colonias. También se simuló el efecto de un huracán sobre la sobrevivencia, y se utilizó el programa LAMONE para calcular los valores mínimos de los elementos de la matriz que permitieran obtener un eigenvalor dominante (λ) igual a uno (Enright y Watson, 1991).

8.3. EL MODELO

La dinámica poblacional de *Acropora palmata* del arrecife de Puerto Morelos se describe en este trabajo, mediante un modelo matricial basado en una estructura de 7 estados. La transferencia de organismos de un estado a otro a través del tiempo, ocurre mediante distintos procesos demográficos.

Estos procesos se presentan divididos en dos tipos: los que son propios de los organismos ya existentes al inicio del muestreo (procesos de sobrevivencia), y aquellos que originan nuevas colonias en la población (procesos de nacimiento). La probabilidad de que cada uno de estos procesos ocurra en la población, o probabilidad de transición, determina la dinámica de la población.

8.3.1. Los Estados

Los estados se definieron con base en dos criterios:

- El tipo de colonia, de acuerdo a su morfología y fijación al sustrato, definiéndose tres tipos: colonias estables, colonias incrustantes y fragmentos (ver sección 4.3.2).

- El tamaño de la colonia, para lo cual se agruparon en 4 clases de tamaño que difieren en la tasa de mortalidad y fecundidad entre sí (ver sección 4.3.3).

De esta manera, el modelo propuesto consta de 7 diferentes estados, que considera las características del tamaño y tipo de la colonia (Tabla 8-1).

TABLA 8-1. DESCRIPCIÓN DE LOS 7 ESTADOS DEL MODELO.

Estado	Definición
CI	Colonia incrustante
Fch	Fragmento de tamaño menor a 1,000 cm ²
Fg	Fragmento de tamaño mayor a 1,000 cm ²
I	Colonia estable menor a 1,000 cm ²
II	Colonia estable entre 1,000 y 5,000cm ²
III	Colonia estable entre 5,000 y 15,000cm ²
IV	Colonia estable > 15,000 cm ²

8.3.2. Los supuestos del modelo

1. La primera suposición de un modelo estructurado en clases o estados, es que existen diferencias demográficas, de fecundidad y sobrevivencia, entre los individuos de la población (Caswell, 1989). En el modelo que se propone en este trabajo, estas diferencias se atribuyen al tipo y tamaño de las colonias, de acuerdo con la estructura de estados que se describió en la tabla anterior. Por lo tanto, se supone que cualquier otra característica de las colonias es irrelevante para determinar el destino demográfico de los individuos y que alguna otra propiedad que pudiera ser importante debe estar altamente correlacionada con el tamaño y tipo de la colonia.

2. El modelo es invariante en el tiempo, por lo que una proyección matricial supone que las tasas vitales permanecen constantes indefinidamente. Esta situación describe un crecimiento (o decrecimiento) exponencial de la población y supone que esta debe alcanzar una distribución estable de estados, la cual se mantiene indefinidamente (Law, 1983; Caswell 1989). De esta manera, el modelo no considera cambios en el ambiente (estocasticidad ambiental) que puedan alterar los procesos demográficos, ni variaciones en las tasas vitales debido a efectos de denso-dependencia, ni variación genética que pudiera ocasionar cambios en la reproducción y/o sobrevivencia por selección natural.

El período de tiempo que considera el modelo es de un año, lo cual incluye un período reproductivo.

3. El valor de fecundidad que se empleó en el modelo, está expresado como el número de colonias que se producen sexualmente por cada colonia existente, durante un período reproductivo. Esta tasa de reclutamiento sexual no se pudo estimar con precisión en el campo debido a la escases de colonias de este tipo (ver sección 7.3.2). Por ello, el valor que se incorporó en el modelo, es una estimación que se obtuvo a partir de los datos de fecundidad (número de oocytos producidos por colonia) que se calcularon para esta población (Tabla 7-IV).

Esta tasa de reclutamiento sexual se estimó suponiendo un porcentaje de mortalidad en cada una de las fases que deben pasar los oocytos, desde que se liberan de la colonia madre hasta que originan una nueva colonia, para poder considerarse dentro del estado I. Este cálculo proporciona una tasa de reclutamiento sexual específica por clase de tamaño, la cual es muy baja para los estados I y II, por lo que en este modelo se consideró únicamente la contribución al reclutamiento sexual que proviene de los estados III y IV (Tabla 8-II).

TABLA 8-II. ESTIMACION DEL RECLUTAMIENTO ESPECIFICO POR CLASE DE TAMAÑO.

CLASE III = 205,647 huevos/col		
Fase	%mort	contribución/col
fecundación	99.9	205.647 cigotos
período larvario	99	2.05647 larvas
metamorfosis	90	0.205647 pólipos establecidos
reclutamiento	70	0.061694 colonias
CLASE IV = 1'055,472 huevos/col		
Fase	%mort	contribución/col
fecundación	99.9	1,055.472 cigotos
período larvario	99	10.55472 larvas
metamorfosis	90	1.055472 pólipos establecidos
reclutamiento	70	0.316642 colonias

4. La mortalidad total (pérdida de una colonia entera) sólo afecta a aquellas que tienen un área de tejido menor a 1,000 cm², lo cual incluye a las colonias incrustantes (CI), a los dos tipos de fragmentos (Fch y Fg) y a las colonias estables más pequeñas (I). Los otros 3 estados (II, III y IV) no presentan mortalidad total en el lapso de un año, porque cuando sufren mortalidad parcial, fragmentación o fisión, regresan a otros estados inferiores (ver sección 6.3.).

8.3.3. Descripción de los procesos demográficos

En esta sección se describen los procesos demográficos que determinan la transferencia de los organismos de un estado a otro en un período de tiempo. Para una descripción más clara, estos procesos se han dividido en dos: aquellos que afectan a los organismos sobrevivientes, y los que determinan el nacimiento de nuevas colonias, según el criterio empleado por Cochran y Ellner (1992). Estos procesos se representan en este trabajo en un modelo matricial, el cual se complementa con un modelo gráfico.

En el modelo matricial se especifica, mediante siglas, el tipo de proceso demográfico que interviene en cada caso. Estos se presentan en dos matrices por separado: Una de sobrevivencia, que define el destino de los organismos que sobreviven de un período a otro, y una matriz de nacimientos, que resume el aporte de nuevas colonias a la población. La suma de estas dos matrices es la que describe los procesos de la dinámica poblacional (Fig. 8.1)

De manera complementaria, la conexión que existe entre los 7 estados se presenta en un modelo gráfico. La ventaja de este modelo es que permite visualizar, mediante flechas, las fuentes de procedencia de los organismos que se reclutan a un estado, así como los posibles destinos de las colonias que salen de cada uno. En este modelo también se presentan por separado los procesos de sobrevivencia de los que corresponden a los nacimientos (Fig. 8.2).

- Procesos de sobrevivencia

Estos procesos son los que determinan el destino de los organismos que se encuentran al inicio de un período de tiempo. Los que sobreviven al inicio del próximo estado, pueden permanecer en el mismo estado, o pueden transferirse a otros, lo cual implicaría un cambio en la clase de tamaño y/o en el tipo de la colonia. Aquellos que sufren mortalidad total, son considerados como pérdida de la población. El destino de los organismos sobrevivientes se puede englobar en 3 procesos demográficos básicos: la PERMANENCIA, el CRECIMIENTO y el DECREMENTO. Dentro de estos procesos, también se incluyen otros 3: LA FUSION de colonias, la FIJACION de un fragmento y la formación de BROTES en una colonia incrustante, los cuales son considerados como un tipo de crecimiento.

MATRIZ DE SOBREVIVENCIA								
	Cl	Fch	Fg	I	II	III	IV	
Cl	P			D	D			
Fch		P	D	D	D			
Fg		Cr	P	D	D		D	
I	B			P	D	D		
II	B		Fj	Cr	P	D		
III			Fj	Fu	Cr	P	D	
IV					Fu	Cr	P	
	M	M	M	M				

MATRIZ DE NACIMIENTOS								
	Cl	Fch	Fg	I	II	III	IV	
Cl	Fi	Fi	Fi	Fi	Fi	Fi	Fi	
Fch			Fr		Fr	Fr	Fr	
Fg			Fr				Fr	
I				Fi	Fi	Re+Fi	Re+Fi	
II					Fi	Fi	Fi	
III						Fi	Fi	
IV							Fi	

MODELO MATRICIAL								
	Cl	Fch	Fg	I	II	III	IV	
Cl	P+Fi	Fi	Fi	D+Fi	D+Fi	Fi	Fi	
Fch	P		D+Fr	D+Fr	D+Fr	Fr	Fr	
Fg		C	P+Fr	D	D	D	D+Fr	
I	B			P+Fi	D+Fi	D+Re+	Re+Fi	
II	B		Fj	C	P+Fi	D+Fi	Fi	
III			Fj	Fu	C	P+Fi	D+Fi	
IV					Fu	C	P	
	M	M	M	M				

Fig. 8.1. MODELO MATRICIAL. Matriz de sobrevivencia (arriba) y matriz de nacimientos (en medio), la suma de ambas representa el modelo matricial (abajo). Procesos demográficos: P=permanencia en el mismo estado; Cr=crecimiento y transferencia al próximo estado superior; Fu=fusión y transferencia a estados más avanzados que el inmediato superior; B=formación de brotes en una colonia incrustante; Fj=fijación de un fragmento (B y Fj implican transferencia a un estado de colonia estable); D=decremento y retroceso a estados menos avanzados; Re=reclutamiento sexual y contribución al estado I; Fr=fragmentación; Fi=fisión, M= mortalidad ó pérdida de una colonia en la población. Estados: Cl=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

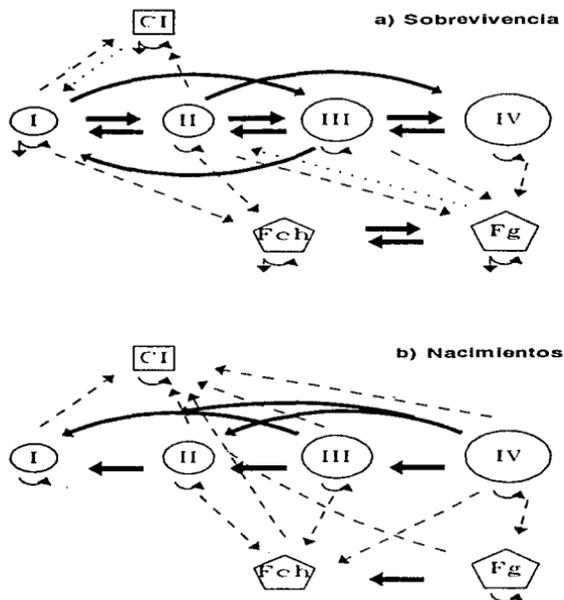


Fig. 8.2. MODELO GRAFICO. a) Procesos de supervivencia, b) Procesos de nacimientos. CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables). Los procesos demográficos que indican las flechas se explican en el texto.

La permanencia (P) representa la probabilidad de que los organismos pertenezcan al mismo estado, después de un periodo de tiempo. Esta situación ocurre cuando el incremento de la colonia no es suficiente para rebazar el límite de tamaño de su estado, o cuando el crecimiento neto es muy bajo porque la tasa de producción de pólipos y la tasa de pérdida son similares. Esta pérdida de pólipos se puede originar por mortalidad parcial, por fisión de la colonia o por fragmentación. En el modelo gráfico, la permanencia se simboliza como pequeñas flechas curvas debajo de cada estado, mientras que en el modelo matricial conforman la diagonal de la matriz.

El crecimiento (Cr) se define como la transferencia de los organismos hacia el estado inmediato superior. Este proceso implica el incremento en el tamaño de la colonia por medio de la iteración asexual de pólipos, con el consecuente aumento de la masa esquelética. Por definición, el crecimiento sólo se presenta en las colonias estables de los estados I, II y III, y en los fragmentos chicos, debido a que las colonias incrustantes y los fragmentos grandes no pueden alcanzar estados superiores mediante el crecimiento, y porque no existe un estado superior en el caso del IV. Este proceso se representa con flechas continuas hacia la derecha en el modelo gráfico y quedan en la sub-diagonal de la matriz.

La transferencia de organismos a estados más avanzados que el inmediato superior se puede dar mediante 3 procesos: La fusión de colonias, la fijación de un fragmento y la formación de brotes en una colonia incrustante. Estos se pueden considerar como un tipo de crecimiento, ya que implican el paso a estados superiores, pero con la diferencia de que éste avance no se debe a un aumento del tamaño de la colonia por iteración modular.

La fusión (Fu) puede ocurrir entre dos o más colonias, provocando un aumento de tamaño y un cambio a un estado mayor que el inmediato superior. La fusión puede ocurrir prácticamente entre colonias de todos los estados, pero sólo en las colonias estables I y II genera un cambio a un estado más avanzado que el próximo. Este proceso se representa gráficamente como una línea curva hacia la derecha por arriba de los estados, mientras que en el modelo matricial son los elementos que se encuentran por debajo de la sub-diagonal en los estados de colonias estables.

Por otro lado, las colonias incrustantes y los fragmentos también pueden alcanzar estados más avanzados cuando se convierten en colonias estables. En el caso de las colonias incrustantes esto ocurre cuando logran desarrollar ramas, lo cual se distingue porque presenta pequeñas protuberancias o brotes (B). En el caso de los fragmentos, estos pueden convertirse en colonias estables si logran la fijación al sustrato (Fj), lo cual le da estabilidad a la colonia y evita su desplazamiento, de modo que es capaz de formar nuevas ramas. Estos dos procesos se representan como pequeñas flechas discontinuas hacia estados de colonias estables, y en la matriz por debajo de la sub-diagonal.

El decrecimiento (D) se define como la regresión de un organismo a estados menos avanzados, e implica una reducción del tamaño por pérdida de tejido, y en algunos casos también ocurre un cambio en el tipo de colonia. Las causas por las cuales una colonia pierde tejido y reduce su talla son: la mortalidad parcial, la fisión y la fragmentación. En el modelo matricial, los decrecimientos se representan en los elementos que están por arriba de la diagonal. En el modelo gráfico, cuando el decrecimiento se debe sólo a una reducción de tamaño, se representa mediante flechas continuas hacia la izquierda (reclas=reducción de un estado y curvas=más de uno). Cuando además el decrecimiento incluye un cambio en el tipo de colonia, se simboliza con flechas discontinuas grandes (por fisión hacia arriba y por fragmentación hacia abajo). Si el proceso que provoca la pérdida de tejido es la fisión de una colonia en dos o más rametos, o la fragmentación de alguna de sus partes, además de que la colonia sobreviviente pasa a un estado menos avanzado, se producen otras colonias por reproducción asexual. Este aporte de nuevas colonias a la población forma parte de la matriz de nacimientos.

Por último, cuando las colonias sufren mortalidad total (M), esto no implica una transferencia de estados, sino más bien la pérdida de una colonia de la población. Gráficamente se representa como pequeñas flechas hacia abajo de cada estado que presenta mortalidad y en el modelo matricial se presentan por debajo del último renglón de la matriz (Fig. 8.1 y Fig. 8.2.a.).

- Procesos de nacimiento

Son todos aquellos procesos que generan nuevas colonias de un periodo de tiempo a otro. En la población en estudio, los nuevos organismos se pueden originar de 2 maneras: por la formación de una nueva colonia por la fijación de una larva de origen sexual (RECLUTAMIENTO SEXUAL) o por la producción asexual de rametos, ya sea por FISION o por FRAGMENTACION (propagación clonal). Siguiendo las observaciones de Cochran y Ellner (1992), la propagación clonal se ha considerado como un tipo de nacimiento, debido a que las nuevas colonias que se forman por esta vía, comparten las características demográficas de las colonias del estado al que se reclutaron, y son diferentes a aquellas de la colonia que le dió origen.

El reclutamiento sexual (Re) está dado por la contribución de colonias al estado I, proveniente de los estados de mayor tamaño (III y IV). La fecundidad típicamente se representa en el primer renglón de un modelo matricial, pero dadas las características de los 3 primeros estados que se definieron para esta población, el reclutamiento sexual se incluye en los dos últimos elementos del cuarto renglón en el modelo matricial.

La propagación clonal, ocurre por fisión o por fragmentación de las colonias. Cuando una colonia se fisiona (Fi) en dos o más partes, aquella con mayor cantidad de tejido se consideró en la matriz de sobrevivencia, mientras que las demás se incluyeron en la matriz de nacimientos. Estas nuevas colonias pueden

ingresar a diferentes estados, dependiendo del tipo de colonia que se forme. Si el nuevo rameto es una colonia estable, puede tener un tamaño dentro del mismo rango que la inicial o uno menor, o pueden ser colonias del tipo incrustante.

En el caso de la fragmentación (Fr), la parte de la colonia que quedó fija al sustrato se consideró como un proceso de la matriz de sobrevivencia, mientras que los fragmentos generados se incluyeron en la matriz de nacimientos como producción vegetativa, los cuales se reclutan a alguno de los dos estados de fragmento.

La reproducción asexual en el modelo matricial, se representa en los elementos de la diagonal y en los que están por arriba de ella. En el modelo gráfico de nacimientos, las flechas de arriba representan a aquellas que se forman por fisión; las de la parte media a las generadas por reclutamiento sexual y las de abajo a las que se fragmentaron de una colonia existente (Fig. 8.1 y Fig. 8.2.b.).

8.3.4. Probabilidades de transición

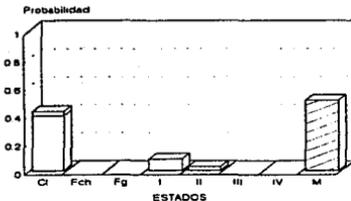
Las probabilidades de transición están definidas por la tasa a la que ocurre un determinado proceso demográfico. Este valor se estimó a partir de la proporción de organismos, procedentes de un determinado estado, que se transfirieron a otro (o que permanecieron en el mismo) en un período de tiempo. Las probabilidades de transición que se calcularon para la población en estudio, según el modelo descrito en la sección anterior, se representan gráficamente para cada uno de los estados (Fig. 8.3). Estos mismos valores se reúnen en una matriz de transición (Fig. 8.4).

En ambas figuras, se presentan por separado, la probabilidad de que ocurran procesos de sobrevivencia de los de nacimientos. La suma de estos dos valores es lo que constituye la probabilidad de transición anual. En la figura 8.3 se representa la probabilidad asociada a los procesos de sobrevivencia (barras blancas) y la probabilidad de producción de nuevas colonias, tanto por producción vegetativa (barras de puntos) como por reproducción sexual (barra negra). También se muestra la probabilidad de mortalidad total en cada estado (barras a rayas). En el caso de la matriz de transición (Fig. 8.4), se presentan primero las probabilidades de transición de la matriz de sobrevivencia, después la de nacimientos y al final la de la población (suma de ambas).

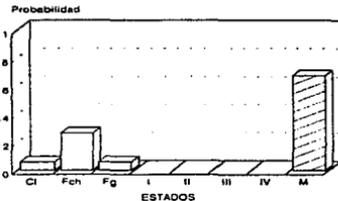
Los estados a los que se transfieren los organismos, así como en la proporción en la que esto ocurre y los procesos demográficos que intervienen para ello, varía para cada estado. La primera diferencia notable es que la mortalidad total sólo existe en los 4 primeros estados. Los fragmentos chicos tienen una mayor tasa de mortalidad, siendo mayor al 50% de las colonias existentes, y tiende a disminuir a 20% cuando los fragmentos son grandes o la colonia es estable.

Colonias inestables

a) Colonia incrustante



b) Fragmento chico



c) Fragmento grande

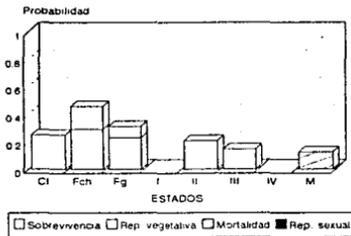
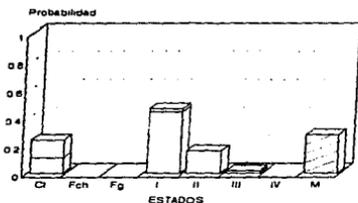


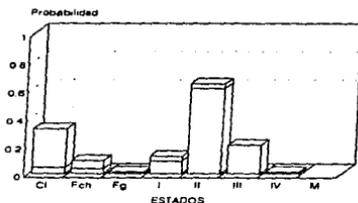
Fig. 8.3.a. PROBABILIDAD DE TRANSICION ANUAL PARA LAS COLONIAS INESTABLES. Probabilidad asociada a los procesos de sobrevivencia (blanco) y a los de nacimientos, por propagación clonal (puntos) y por reclutamiento sexual (negro); así como la probabilidad de mortalidad "M" (rayas) en los 3 estados de colonias inestables (a-c). Estados: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I= $<1,000$, II= $1,001-5,000$, III= $5,001-15,000$, IV= $>15,000$ cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables)

Colonias estables

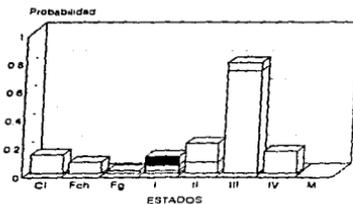
d) Colonia estable I



e) Colonia estable II



f) Colonia estable III



g) Colonia estable IV

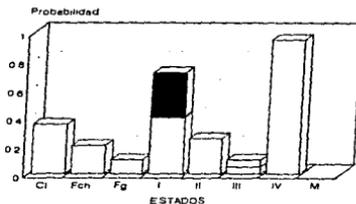


Fig. 8.3.b. PROBABILIDAD DE TRANSICION ANUAL PARA LAS COLONIAS ESTABLES. Probabilidad asociada a los procesos de sobrevivencia (blanco) y a los de nacimientos por propagación clonal (puntos) y por reclutamiento sexual (negro); así como la probabilidad de mortalidad "M" (rayas) en los 4 estados de colonias estables (d-g). Estados: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

MATRIZ DE SOBREVIVENCIA							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI	0.3909			0.1101	0.0435		
Fch		0.2647	0.2917		0.0349		
Fg		0.0588	0.2292		0.0116	0.0200	
I	0.0813			0.4391	0.0885	0.0185	
II	0.0278		0.2083	0.1601	0.6074	0.0785	
III			0.1458	0.0167	0.2032	0.7274	0.0500
IV					0.0109	0.1556	0.9500
M	0.5000	0.6765	0.1250	0.2739			

MATRIZ DE NACIMIENTOS							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI	0.0317	0.0588	0.2500	0.1268	0.2755	0.1326	0.3500
Fch			0.1667		0.0581	0.0800	0.2000
Fg			0.0833				0.1000
I				0.0217	0.0341	0.1002	0.7166
II					0.0334	0.1341	0.2500
III						0.0570	0.0500
IV							

MATRIZ DE TRANSICION							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI	0.4226	0.0588	0.2500	0.2370	0.3190	0.1326	0.3500
Fch		0.2647	0.4583		0.0930	0.0800	0.2000
Fg		0.0588	0.3125		0.0116	0.0200	0.1000
I	0.0813			0.4609	0.1226	0.1187	0.7166
II	0.0278		0.2083	0.1601	0.6408	0.2126	0.2500
III			0.1458	0.0167	0.2032	0.7844	0.1000
IV					0.0109	0.1556	0.9500
M	0.5000	0.6765	0.1250	0.2739			

Fig 8.4. MATRIZ DE TRANSICION PARA LA POBLACION Tasa a la que ocurre cada uno de los procesos demográficos. Matriz de sobrevivencia (arriba), de nacimientos (en medio) y suma de ambas (abajo) Estados CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables) M=Probabilidad de muerte.

La permanencia dentro del mismo estado es mayor al 50% en las colonias estables y tiende a aumentar con el tamaño, hasta ser cercana al 100% en las de mayor talla.

Las tasas de crecimiento y decrementos en general son bajas en los estados de colonias estables. En el estado II, es donde los organismos sobrevivientes tienen las mayores tasas de transferencia a otros estados (mayores por crecimiento, o menores por decremento).

La reproducción sexual es exclusiva de los estados III y IV, mientras que la producción vegetativa puede ocurrir a partir de cualquier estado, aunque la contribución es mínima en el caso de organismos de tamaño pequeño (CI, Fch y I), mientras que el resto de los estados son capaces de generar nuevas colonias de varios estados menores. El estado IV es el que tiene una mayor probabilidad de producir nuevas colonias, tanto por propagación vegetativa, debido a la alta probabilidad de generar colonias de todos los estados; así como por reproducción sexual, puesto que la mayor contribución de gametos se debe a este estado.

8.4. ANALISIS DEMOGRAFICO

Una proyección en el tiempo de la matriz de transición que se presentó en la sección anterior, permite hacer un análisis demográfico para la población en estudio. El valor de λ es de 1.17, lo cual indica que la población, cuando haya alcanzado su estructura estable, estará creciendo en un 17% anual. El valor de la tasa intrínseca de incremento natural (r) es igual a 0.1593.

Si esas probabilidades de transición permanecieran constantes en el tiempo, la estructura estable de estados que se alcanzaría, estaría constituida en un 70% de colonias estables (I, II, III y IV, cuya abundancia disminuye conforme son más grandes), un alto número de colonias incrustantes y pocos fragmentos (Fig. 8.5.b). Esta estructura de estados difiere de la estructura actual de la población, principalmente por una mayor proporción de colonias en los estados I y IV, y menor en el estado II (Fig. 8.5.a).

El valor reproductivo de cada estado, está relacionado con el tamaño de las colonias, de modo que es mayor en los más avanzados. En el caso de los fragmentos grandes, este valor se debe a su alta sobrevivencia y a la probabilidad que poseen de convertirse en colonias estables cuando logran fijarse al sustrato (Fig. 8.5.c).

El tiempo de residencia es de 1 a 2 años en los primeros estados y se incrementa notablemente en el IV, lo cual indica que estas colonias tienden a permanecer en la población dentro de este mismo estado por mucho tiempo (Fig. 8.5.d).

Población
 $\lambda = 1.1727$

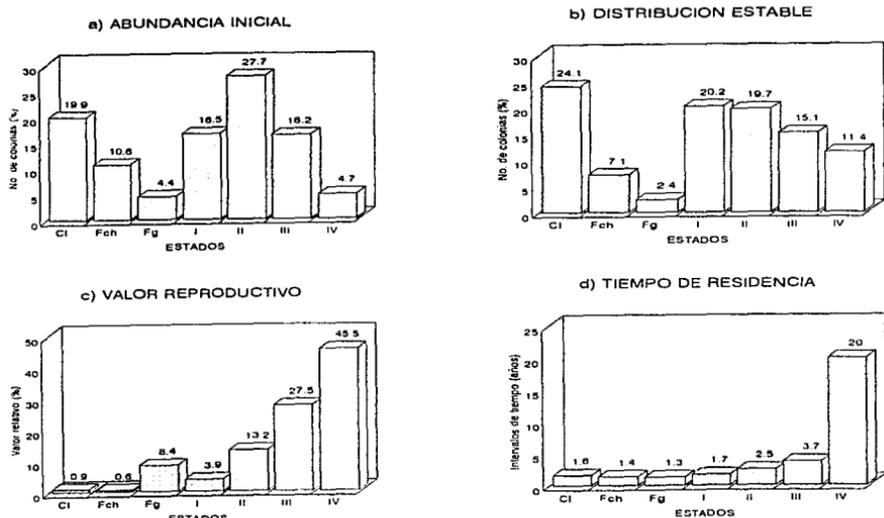


Fig 8.5. ANALISIS DEMOGRAFICO PARA LA POBLACION a) Abundancia inicial, b) Distribución estable de estados, c) Valor reproductivo por estado, y d) tiempo de residencia. Estados: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

Suponiendo que las colonias que forman cada uno de los cuadros permanentes (A y B) fueran dos poblaciones separadas, se puede obtener una matriz de transición para cada uno (Figs. 8.6 y 8.7 respectivamente) y proyectarla en el tiempo para su análisis demográfico (Figs. 8.8 y 8.9).

(A) MATRIZ DE SOBREVIVENCIA							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI	0.7083			0.0909			
Fch		0.2222	0.0714		0.0278		
Fg		0.0972	0.3214		0.0278	0.0500	
I	0.0833			0.6439	0.0357		
II			0.1429	0.1742	0.5635		
III			0.3214		0.3095	0.6750	
IV					0.0357	0.2750	1.0000
M	0.2083	0.6806	0.1429	0.0909			

MATRIZ DE NACIMIENTOS							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI			0.2500	0.1742	0.2063	0.1833	0.2500
Fch			0.5000		0.1111	0.2000	
Fg			0.2500				0.2500
I					0.0278	0.1117	0.8166
II					0.0278		0.2500
III							
IV							

MATRIZ DE TRANSICION							
	CI	Fch	Fg	I	II	III	IV
CI	0.7083		0.2500	0.2652	0.2063	0.1833	0.2500
Fch		0.2222	0.5714		0.1389	0.2000	
Fg		0.0972	0.5714		0.0278	0.0500	0.2500
I	0.0833			0.6439	0.0635	0.1117	0.8166
II			0.1429	0.1742	0.5913		0.2500
III			0.3214		0.3095	0.6750	
IV					0.0357	0.2750	1.0000
M	0.2083	0.6806	0.1429	0.0909			

Fig 8.6. MATRIZ DE TRANSICION PARA EL CUADRO "A" Tasa a la que ocurre cada uno de los procesos demográficos. Matriz de sobrevivencia (arriba), de nacimientos (en medio) y suma de ambas (abajo). Estados: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000; III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables) M=Probabilidad de muerte

(B)		MATRIZ DE SOBREVIVENCIA						
		Ci	Fch	Fg	I	II	III	IV
Ci	0.2917				0.1115	0.0825		
Fch		0.3625		0.7500		0.0400		
Fg				0.1250				
I	0.0625				0.3607	0.1181	0.0333	
II	0.0417			0.1250	0.1610	0.6369	0.1333	
III					0.0263	0.1425	0.7667	0.1000
IV							0.0667	0.9000
M	0.6042	0.6375			0.3406			

		MATRIZ DE NACIMIENTOS						
		Ci	Fch	Fg	I	II	III	IV
Ci	0.0417	0.2000	0.2500		0.1084	0.3144	0.1000	0.4667
Fch						0.0200		0.3333
Fg								
I					0.0294	0.0356	0.0950	0.6500
II						0.0313	0.2333	0.2667
III							0.1000	0.1000
IV								

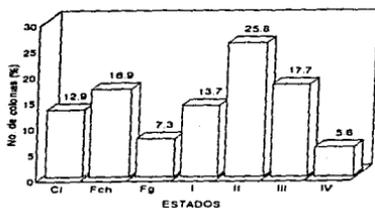
		MATRIZ DE TRANSICION						
		Ci	Fch	Fg	I	II	III	IV
Ci	0.3333	0.2000	0.2500		0.2198	0.3769	0.1000	0.4667
Fch		0.3625	0.7500			0.0600		0.3333
Fg			0.1250					
I	0.0625				0.3901	0.1538	0.1284	0.6500
II	0.0417		0.1250		0.1610	0.6681	0.3667	0.2667
III					0.0263	0.1425	0.8667	0.2000
IV							0.0667	0.9000
M	0.6042	0.6375			0.3406			

Fig. 8.7 MATRIZ DE TRANSICION PARA EL CUADRO "B". Tasa a la que ocurre cada uno de los procesos demográficos. Matriz de sobrevivencia (arriba), de nacimientos (en medio) y suma de ambas (abajo). Estados Ci=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000; IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables). M=Probabilidad de muerte

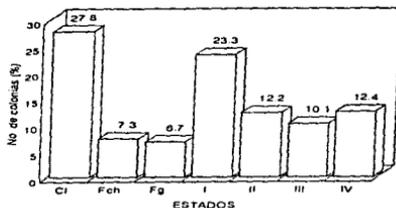
Cuadro "A"

$\lambda = 1.2599$

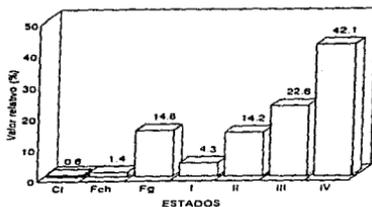
a) ABUNDANCIA INICIAL



b) DISTRIBUCION ESTABLE



c) VALOR REPRODUCTIVO



d) TIEMPO DE RESIDENCIA

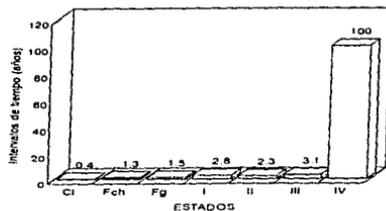


Fig. 8.8. ANALISIS DEMOGRAFICO PARA EL CUADRO "A". a) Abundancia inicial, b) Distribucion estable de estados, c) Valor reproductivo por estado, y d) Tiempo de residencia. Estados: Ci=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables)

Cuadro "B"

$$\lambda = 1.1343$$

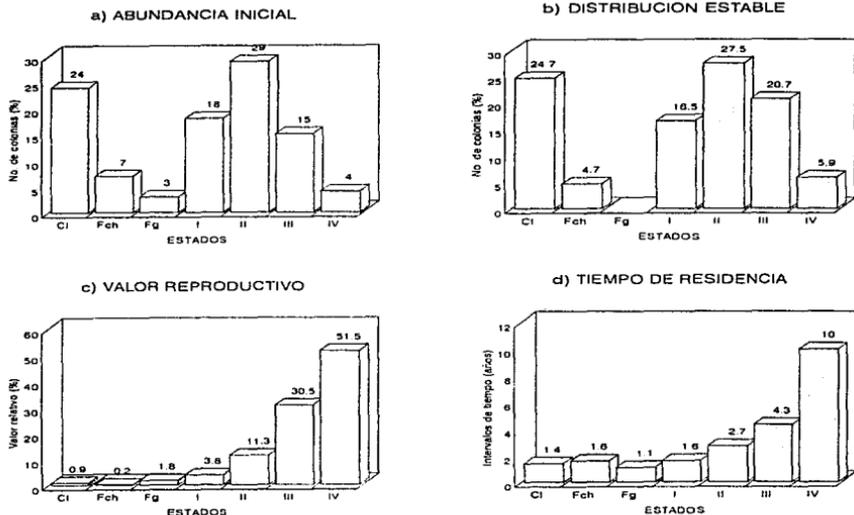


Fig 8.9 ANALISIS DEMOGRAFICO PARA EL CUADRO "B" a) Abundancia inicial, b) Distribución estable de estados, c) Valor reproductivo por estado, y d) Tiempo de residencia. Estados: CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000; II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables)

Bajo esta suposición, el análisis demográfico para ambos cuadros, muestra que el cuadro "A" tiene una mayor tasa finita de crecimiento poblacional, y que los fragmentos grandes tienen una mayor importancia dentro de la población. En cambio, en el cuadro "B", los fragmentos grandes tienden a desaparecer de la población en la estructura estable de estados y su valor reproductivo es nulo. Otra diferencia notable es que la estructura estable de estados en el cuadro "B" es similar a la proporción de colonias que presenta actualmente, no así en el cuadro "A".

Por otro lado, si el comportamiento demográfico del cuadro "A" se mantuviera constante, esa población con el tiempo lograría tener una mayor proporción de colonias estables que el cuadro "B", donde el mayor porcentaje pertenece a colonias de tamaño intermedio.

8.4.1. Parámetros demográficos relacionados con la edad

Algunos de los parámetros demográficos relacionados con la edad de los organismos, tales como la tasa reproductiva neta y el tiempo generacional, brindan información adicional acerca de las características de historia de vida y de la dinámica de una población estructurada en estados. Estos parámetros se obtuvieron para la población en estudio, a partir de la matriz de transición descrita en la Fig. 8.4, con el programa STAGE-COUCH, que aplica las fórmulas descritas por Cochran y Ellner (1992).

Con la finalidad de estimar tales parámetros, la propagación clonal se consideró como nuevos nacimientos, de modo que las colonias que se forman por esta vía se asignaron a la edad 1. Esta consideración se hizo con la intención de lograr la convergencia de la matriz a una estructura estable que permitiera obtener los cálculos demográficos, e implica que las colonias producidas asexualmente forman una cohorte.

De acuerdo con la matriz de nacimientos (Fig. 8.4), existen 6 tipos de nuevos nacimientos por propagación clonal que origina colonias de los estados C1, Fch, Fg, I, II y III respectivamente. Adicionalmente, el reclutamiento sexual produce colonias del estado I.

La tasa reproductiva neta (R_0) para la población en estudio, expresada como el número esperado de descendencia por la cual un individuo recién nacido será reemplazado al final de su vida, se estimó en 23.1. Esta tasa es muy baja en los recién nacidos de tamaño pequeño (C1, Fch, Fg, I) y aumenta considerablemente en los de mayor talla (II y III) (Tabla 8-III). El tiempo requerido para que la población, en la distribución estable de estados, tenga un crecimiento a esa tasa reproductiva neta se calculó en 19.7 años. El tiempo generacional, medido como la edad promedio de los padres de la descendencia que se produce actualmente (ABAR) es de 7.5 años. La longevidad de la

especie, estimada a partir del tiempo total de vida promedio que un organismo puede llegar a tener, se calculó en 99.7 ± 90.9 . El tiempo de vida medio por estado se muestra en la tabla 8-III. La edad promedio por clase varía entre 2 y 11 años entre los distintos estados (Tabla 8-III).

Las curvas de sobrevivencia para cada tipo de recién nacidos, muestran un decremento de la mortalidad conforme aumenta el tamaño de las colonias (Fig. 8.10)

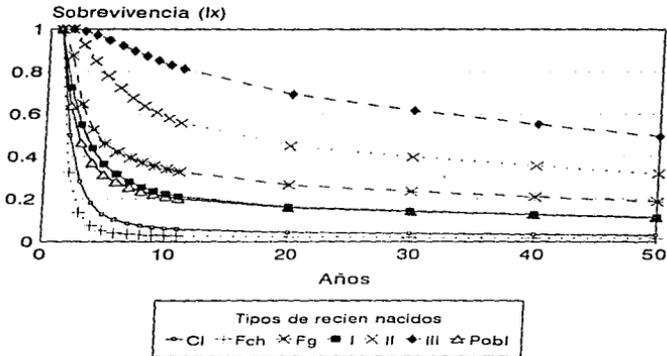


Fig. 8.10. CURVAS DE SOBREVIVENCIA PARA LOS 6 TIPOS DE RECIÉN NACIDOS. CI=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables) y Pobl=Población.

TABLA 8-III. PARAMETROS DEMOGRAFICOS RELACIONADOS CON LA EDAD

Tipo	Ro	Edad prom.	t de vida medio
CI	6.1	1.9 ± 1.7	6.8 ± 28.8
Fch	3.2	2.0 ± 2.1	3.9 ± 20.7
Fg	38.9	2.8 ± 3.1	32.3 ± 66.2
I	23.2	2.4 ± 2.3	20.7 ± 53.5
I	65.3	3.6 ± 3.2	53.3 ± 79.6
III	102.8	6.0 ± 4.8	79.7 ± 88.8
IV	-	11.0 ± 6.7	99.7 ± 90.9

8.5. DEMOGRAFIA EVOLUTIVA

8.5.1. Contribución relativa de los procesos demográficos

A partir de la matriz de transición descrita en la Fig. 8.4.c, se calcularon los valores de sensibilidad y de elasticidad (ver sección 2.1) de cada uno de los elementos de la matriz (Fig. 8.11). La contribución relativa de la sobrevivencia (S), la fecundidad (F) y el crecimiento (C) se estimó sumando los valores de elasticidad correspondientes a cada uno de los procesos. Cuando un mismo elemento de la matriz estaba determinado por más de un proceso demográfico, se asignó el valor de elasticidad proporcional a la tasa del proceso correspondiente. Así, los nueve procesos descritos en el modelo de la Fig. 8.1 se dividieron en tres grupos de la siguiente manera:

- Contribución relativa de la sobrevivencia (S). Determinada por la permanencia de las colonias en el mismo estado (P) y por los decrementos (D) que se originan por una reducción de tamaño.
- Contribución relativa del crecimiento (C). Incluye los procesos de crecimiento (Cr) y de fusión (Fu) para las colonias estables; así como la fijación al sustrato de fragmentos (Fj) y la formación de brotes en las colonias incrustantes (B). Con respecto a la propagación clonal (Fr y Fi), esta puede ser una contribución al crecimiento o a la fecundidad, dependiendo de las características particulares de la población. En este caso, la fragmentación y la fisión corresponden a un crecimiento clonal ya que promueven la extensión del genoma (aunque sea en unidades separadas), además de que se establece una disyuntiva entre una estrategia de propagación por medios clonales vs. sexuales (ya que una colonia que se divide reduce sus probabilidades de reproducción sexual), por lo que estos procesos no pueden ser considerados como parte de la contribución relativa de la fecundidad.
- Contribución relativa de la Fecundidad (F). Esta se debe únicamente a los procesos de reproducción sexual (Re).

SENSIBILIDAD							
	Ci	Fch	Fg	I	II	III	IV
Ci	0.01668	0.00490	0.00168	0.01396	0.01361	0.01039	0.00793
Fch	0.01107	0.00325	0.00112	0.00926	0.00903	0.00690	0.00526
Fg	0.15424	0.04535	0.01555	0.12912	0.12587	0.09611	0.07328
I	0.07149	0.02102	0.00721	0.05985	0.05834	0.04456	0.03397
II	0.24077	0.07079	0.02427	0.20156	0.19649	0.15004	0.11440
III	0.50265	0.14778	0.05068	0.42078	0.41021	0.31322	0.23882
IV	0.83128	0.24441	0.08381	0.69588	0.67840	0.51800	0.39496

ELASTICIDAD							
	Ci	Fch	Fg	I	II	III	IV
Ci	0.00601	0.00025	0.00036	0.00282	0.00370	0.00118	0.00237
Fch		0.00073	0.00044		0.00072	0.00047	0.00090
Fg		0.00227	0.00414		0.00125	0.00164	0.00625
I	0.00496			0.02352	0.00610	0.00451	0.02076
II	0.00571		0.00431	0.02752	0.10736	0.02720	0.02439
III			0.00630	0.00598	0.07108	0.20950	0.02036
IV					0.00629	0.06873	0.31994

Fig. 8.11. VALORES DE SENSIBILIDAD Y ELASTICIDAD DE LA MATRIZ DE TRANSICION. Estados: Ci=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

Las proporciones de la contribución de cada uno de estos procesos demográficos se muestra a continuación:

$$S = P (0.648) + D (0.030) = 0.678$$

$$C = Cr(0.169) + Fu(0.012) + B(0.011) + Fj(0.011) + Fi(0.102) + Fr(0.009) = 0.314$$

$$F = Re (0.008) = 0.008$$

Estos valores se representan en el triángulo demográfico (Fig. 8.12).

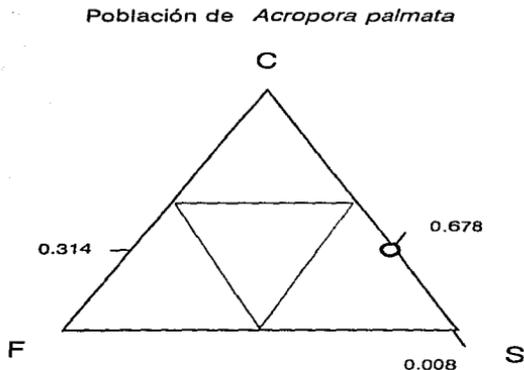


Fig. 8.12. POSICION DE *A. palmata*, EN EL TRIANGULO DEMOGRAFICO. C=crecimiento, F=fecundidad, S=sobrevivencia.

8.5.2. Simulación de escenarios

El efecto demográfico que ocasionaría una modificación de las tasas vitales, puede ser analizado a través de la simulación de escenarios. Este método consiste en suponer ciertas alteraciones en los elementos de la matriz de transición, de acuerdo con el efecto que se quiera simular, las cuales reflejan variaciones del ciclo de vida.

A manera de ejemplo, se presentan dos situaciones diferentes para la población de *A. palmata*. Una de ellas pretende analizar el efecto de cambios en la reproducción y otra el efecto de un huracán, ya que son dos cuestiones de amplio interés en las poblaciones de este tipo.

- Efecto de variaciones en la reproducción

La producción de colonias en la especie *A. palmata* ocurre tanto por reproducción sexual como por medios asexuales (ver capítulo VII). Con la intención de analizar la importancia de estos dos modos de reproducción, se llevó a cabo un análisis demográfico en dos situaciones hipotéticas. El primer escenario supone que el único medio de producir nuevas colonias es la propagación clonal, y el segundo considera que el reclutamiento sexual es el único medio de reproducción.

El análisis demográfico de estas dos situaciones hipotéticas, muestra que el segundo escenario difiere en mayor medida del comportamiento demográfico que exhibe la población real (Fig. 8.13). El valor de lambda, obviamente disminuye en ambos casos, pero el efecto es más notorio cuando se supone ausencia de la propagación clonal. La estructura estable de estados que se alcanzaría en el primer escenario es muy similar al que se esperaría que tuviera la población real, mientras que en el segundo es un patrón diferente.

Ahora bien, el efecto sobre el valor de lambda que ocasionaría la disminución en distintas proporciones de cada tipo de reproducción se muestra en la Tabla 8-IV.

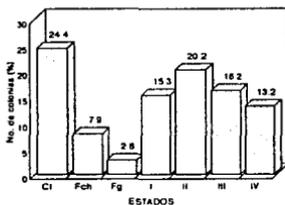
TABLA 8-IV. EFECTOS DE LA DISMINUCIÓN EN LA PRODUCCIÓN DE COLONIAS (SEXUAL vs. CLONAL) SOBRE EL CRECIMIENTO POBLACIONAL Cambios en el valor de lambda causados por la disminución a distintos porcentajes de la reproducción sexual y de la propagación clonal.

% de disminución	Valor de lambda	
	Reproducción Sexual	Propagación Clonal
0	1.1727	1.1727
25	1.1693	1.1405
50	1.1658	1.1056
75	1.1622	1.0915
100	1.1585	1.0260

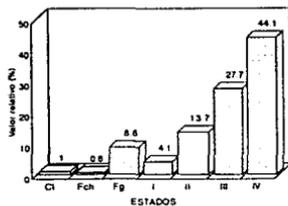
Sin Reclutamiento sexual

$$\lambda = 1.1585$$

DISTRIBUCION ESTABLE



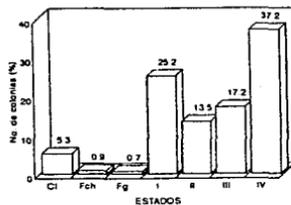
VALOR REPRODUCTIVO



Sin Propagacion clonal

$$\lambda = 1.0260$$

DISTRIBUCION ESTABLE



VALOR REPRODUCTIVO

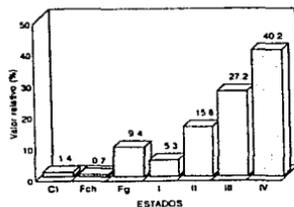


Fig 8.13. ANALISIS DEMOGRAFICO PARA LA SIMULACION DE ESCENARIOS. Valor de lambda, distribucion estable de estados y valor reproductivo para dos poblaciones hipotéticas: Una sin reclutamiento sexual (izquierda), y otra sin propagación clonal (derecha). Estados Cl=Colonia incrustante, Fch=Fragmento chico, Fg=Fragmento grande, I=<1,000, II=1,001-5,000, III=5,001-15,000, IV=>15,000 cm² de área de tejido vivo (I-IV=Colonias estables).

- Efecto de un huracán

Una de las perturbaciones naturales más frecuentes que afecta las poblaciones de *A. palmata*, son los huracanes. La consecuencia inmediata sería un decremento de la sobrevivencia de las colonias existentes. En esta situación, se esperaría una disminución de las tasas de permanencia de la matriz de transición, en proporción a la intensidad del fenómeno. Para simular este efecto, se calculó el valor mínimo de la diagonal de permanencia (P) de la matriz de transición, que permitiera obtener un valor de λ igual a uno, mediante el programa LAMONE (Enright y Watson, 1992). Este análisis muestra que si la diagonal de Permanencia (P) de la matriz se reduce en un 22.33%, el tamaño poblacional tendería a mantenerse constante ($\lambda=1$). Esto significa que una perturbación que ocasione una reducción de la sobrevivencia en un porcentaje mayor, causaría que la población tuviera una tendencia a disminuir su tamaño en el tiempo.

Para analizar el efecto que tendrían perturbaciones de distinta intensidad, se supuso una disminución de la sobrevivencia en diferentes porcentajes y se calculó el valor de λ correspondiente. En este análisis se observó una relación inversamente proporcional entre estos dos parámetros (Tabla 8-V).

TABLA 8-V. EFECTO DE LA DISMINUCION DE LA SOBREVIVENCIA SOBRE EL CRECIMIENTO POBLACIONAL. Porcentaje de disminución de la sobrevivencia (%) y valor de λ correspondiente

%	λ	%	λ
0	1.1727	40	0.8677
5	1.1335	50	0.7948
10	1.0947	60	0.7232
20	1.0177	70	0.6531
22.32767	1	80	0.5846
30	0.9421	90	0.5177

Por último, el lugar que ocupan dentro del triángulo demográfico cada uno de los 3 escenarios que se han planteado (sin reclutamiento sexual, sin propagación clonal y la reducción de la sobrevivencia en un 22.3%), muestra ligeras variaciones con respecto a la población real. Si la población sólo presentara un tipo de reproducción, ya sea sexual o asexual, originaría una disminución de la importancia relativa del crecimiento y una mayor importancia de la sobrevivencia. Por el contrario, el efecto de un huracán, ocasionaría una menor importancia relativa de la sobrevivencia y una mayor de crecimiento (Fig. 8.14).

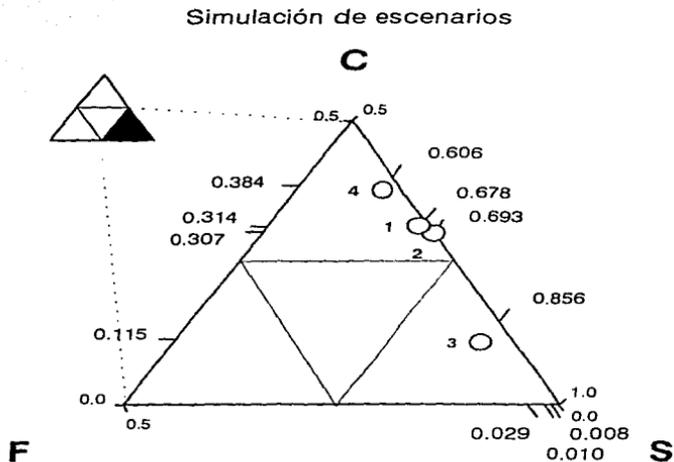


Fig. 8.14. CONTRIBUCION RELATIVA DE LOS PROCESOS DEMOGRAFICOS EN DISTINTOS ESCENARIOS: 1=Población real, 2=Sin reclutamiento sexual, 3=Sin propagación clonal, 4=Disminución en un 22.3% de la sobrevivencia por efecto de un huracán. C=crecimiento, F=fecundidad, S=sobrevivencia. El triángulo obscuro muestra el área que se representa en la figura.

8.6. DISCUSION

8.6.1. Estructura de la población

La demografía de los organismos modulares, la cual se aleja de una típica estructura de edades y no puede ser explicada completamente por una de tamaños, se representa mejor por una estructura basada en estados que comparten propiedades demográficas similares (Caswell, 1989; Ferson, 1991).

En el caso de *A. palmata*, las colonias presentan diferencias demográficas relacionadas con su tamaño por una parte, y con su morfología por otra. El tamaño de la colonia determina diferencias importantes en el crecimiento (capítulo V), en la mortalidad (capítulo VI), así como de fecundidad y propagación clonal (capítulo VII). El tipo de la colonia también determina diferencias de sobrevivencia, dependiendo si la colonia está fija al sustrato o no, y de crecimiento relacionadas con la morfología, según si la colonia es ramificada o incrustante (sección 4.3.2.).

De esta manera, resulta conveniente utilizar una estructura de estados que considere la combinación de estas dos características. Los 3 primeros estados de la estructura que se presenta en este trabajo, corresponden a aquellas colonias que se forman a partir de la propagación clonal y que presentan una alta mortalidad, por lo que su permanencia dentro de la población es relativamente efímera. En cambio, los otros 4 estados representan a la mayoría de la población y la diferencia entre si estriba en su tamaño, lo cual está relacionado principalmente con diferencias en la fecundidad. Así, la matriz puede dividirse en 4 secciones: la de arriba a la izquierda corresponde a los procesos que mantienen a las colonias que se producen por vía asexual como colonias inestables, mientras que la de abajo a la izquierda define su incorporación a la población estable. La de arriba a la derecha incluye los procesos de generación de colonias por propagación clonal, y la de abajo a la derecha describe los procesos propios de las colonias estables.

Por otro lado, la estructura de estados que se utilizó en este trabajo supone que los efectos causados por diferencias de edad entre las colonias de un mismo estado, no son significativas. Esta suposición resulta difícil de probar, ya que la determinación de la edad es un parámetro complicado de medir en este tipo de poblaciones. Sin embargo, considerar que las nuevas colonias producidas por propagación clonal forman una cohorte, permite asignar una edad relativa a estas colonias y poder obtener algunas estimaciones relacionadas con la edad.

Los cambios en las curvas de sobrevivencia de cada uno de los 6 tipos de nacimientos, al igual que la tasa reproductiva neta, se relacionan con el tamaño de las colonias, de modo que es baja en las colonias pequeñas y aumenta en las de mayor talla. Por otro lado, el tiempo generacional, que se estimó en 90 años, indica que esta es una especie longeva y que requiere de varios años para producir descendencia.

8.6.2. Limitaciones del modelo

Los modelos matriciales estructurados en estados, son una herramienta para describir la dinámica de ciertas poblaciones. Sin embargo, esta utilidad depende de una adecuada interpretación de los resultados de acuerdo a las limitaciones del modelo.

Para ello, es importante tener claro que un modelo matricial no considera cambios en el ambiente ni tiene una función de densodependencia, por lo tanto, el análisis demográfico de la proyección matricial no es un reflejo del destino real que tendrá a futuro la población, sino del potencial que tiene actualmente. Es decir, de la relación entre las condiciones presentes y la población bajo esas condiciones.

Lo relevante de las proyecciones demográficas es que integran el impacto de las condiciones ambientales sobre las tasas vitales a través del ciclo de vida. Esta información es valiosa cuando sirve de parámetro comparativo en las cuales las tasas vitales se miden bajo dos condiciones diferentes (Caswell, 1989). Incluso la simulación de escenarios, sólo es una herramienta que permite saber más acerca de la población presente, para conocer cual sería la respuesta potencial de la población ante determinadas condiciones.

8.6.3. Posición de *Acropora palmata* en el triángulo demográfico.

El análisis de elasticidad, para medir la contribución relativa de los procesos demográficos, permite discernir acerca de las estrategias demográficas de la población y de su patrón de historia de vida.

Los tres patrones básicos de historias de vida que describe Grime (1977) para plantas (C=Competidores, S=Tolerantes al estrés y R=Ruderales) y que se han extrapolado a los animales, han sido la base para examinar las estrategias demográficas en muchas especies. En la ecología vegetal, se ha intentado probar la similitud de esas estrategias CSR con la optimización de los procesos demográficos (Silvertown, 1992) y se ha logrado describir varios patrones de historia de vida basados en la contribución relativa de los procesos demográficos de la sobrevivencia, la fecundidad y el crecimiento, a la tasa de crecimiento poblacional (Silvertown, *et al.* 1993).

Para animales modulares, esta técnica se ha usado muy escasamente, por lo que no se cuenta con un espectro amplio que abarque distintos patrones de vida. Sin embargo, los patrones que se han descrito en plantas, pueden servir de parámetro para hacer comparaciones de las estrategias demográficas de esos organismos.

La posición dentro del triángulo demográfico que presenta *Acropora palmata*, muestra similitud con algunas hierbas iteróparas de bosque, las cuales se

caracterizan por una baja contribución de la fecundidad a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que los valores de elasticidad para la sobrevivencia pueden ser variables. En el caso de la población en estudio, el valor de sobrevivencia se encuentra entre los más elevados de ese intervalo, por lo cual también se asemeja a ciertos arbustos de lugares abiertos (ver Silvertown, *et al.* 1993).

Los valores de elasticidad para la población de este estudio muestran que la mayor contribución al valor de λ se debe a los procesos de permanencia, y que estos valores aumentan conforme el tamaño de las colonias en cada estado es mayor. Esto se debe a que las colonias grandes pierden gran cantidad de tejido por mortalidad parcial (Fig. 6.2), por fragmentación (Fig. 7.3) y por fisión (Fig. 7.7), pero su probabilidad de presentar mortalidad total es muy baja (Fig. 6.1) y la cantidad de colonias que regresan a estados menos avanzados es muy baja en la clase IV (Fig. 6.4), por lo que presentan altas tasas de permanencia. Además, los valores reproductivos también incrementan con el tamaño de las colonias, debido a un aumento de la fecundidad y de la producción de colonias por propagación clonal.

Por último, cabe resaltar la necesidad de realizar estudios poblacionales en diversos animales modulares con el empleo de esta técnica, que permitan determinar las estrategias demográficas de diferentes especies y poder entonces identificar patrones generales de historia de vida para los organismos marinos sésiles, los cuales en su mayoría son modulares.

8.6.4. Diferencias demográficas entre el cuadro "A" vs. el cuadro "B"

La heterogeneidad espacial que existe en la agregación de las colonias de esta especie, se debe a que la población está compuesta por algunos parches de colonias grandes que crecen muy juntas y tienen una alta densidad (como el cuadro "B"), mientras que a los alrededores existen colonias de menor tamaño y densidad (cuadro "A"). Es de suponer que las primeras sobrevivieron al huracán Gilberto, mientras que es probable que la mayoría de las segundas se hayan regenerado a partir de fragmentos de las colonias cercanas, lo cual es evidente en algunas de ellas por la forma de su esqueleto. Debido a que la sobrevivencia de los fragmentos está directamente relacionado con su tamaño (sección 7.3.3) y suponiendo que el tamaño de los fragmentos que se generan durante una perturbación, guarda proporción con su intensidad, es de esperarse que la mayoría de las colonias en estos lugares se hayan generado durante alguna perturbación de gran magnitud, como el huracán Gilberto (1988).

Esta diferencia entre las colonias de ambos cuadros, puede verse como dos etapas diferentes en la estabilidad de la población. Por un lado, los lugares similares al cuadro "A", con una tasa de incremento poblacional alta, colonias que empiezan a desarrollarse y fragmentos grandes con un alto valor

reproductivo, indican que la población está creciendo y que tiende a cambiar en el tiempo. En cambio, en el cuadro "B" la población es más estable, lo cual se refleja en que las proporciones de la estructura de estados actual, es muy similar a las de la distribución estable, donde las colonias grandes tienen una alta sobrevivencia, a pesar de que sufren grandes pérdidas de tejido.

De este modo, una perturbación del tipo de un huracán, promueve la colonización de lugares menos densos, los cuales se esperaría que pudieran, en el transcurso del tiempo y en ausencia de perturbaciones de esa índole, convertirse en parches similares a los del cuadro "B", según se observó en el comportamiento demográfico de las poblaciones hipotéticas de ambos cuadros.

8.6.5. Predicciones

El análisis de sensibilidad y la simulación de escenarios permiten generar algunas hipótesis acerca de la respuesta potencial de la población a diversos factores. Determinar el efecto de ciertos cambios en las tasas vitales puede ser de interés en diferentes contextos, que van desde el estadístico hasta el biológico a varios niveles: como son el ecológico, de conservación, de manejo de recursos, e incluso en términos evolutivos (Caswell, 1989).

En términos estadísticos, este análisis permite evaluar el efecto del error en las estimaciones. Debido a que la estimación de λ es una función de todos los elementos, un error en la estimación en uno de ellos resulta en un error de λ . Por lo tanto, los errores más importantes serán aquellos en los coeficientes en los cuales λ es más sensitivo. Esta información se puede usar para diseñar procedimientos de muestreo que maximicen la precisión de las estimaciones en los coeficientes más críticos.

En cuestiones ecológicas y de conservación, se puede cuantificar el efecto de ciertas perturbaciones ambientales, ya que las respuestas de las tasas vitales a factores son diversos, algunos afectan la sobrevivencia pero no la reproducción, otros el crecimiento pero no la sobrevivencia, y las respuestas generalmente difieren entre los diferentes estadios del ciclo de vida. Además se pueden evaluar alternativas en las estrategias de manejo conociendo cual sería la respuesta de λ a los cambios en las tasas vitales producidas por distintas estrategias y escoger cual sería la más apropiada en una situación determinada.

En cuanto a los aspectos evolutivos, se puede predecir la intensidad de la selección natural, ya que se predice que favorecerá aquellas características que puedan incrementar la adecuación, siendo el valor de λ una medida de esta (Caswell, 1989).

La simulación de escenarios que se llevó a cabo en este trabajo tiene dos objetivos. Uno de ellos se refiere a la importancia de la reproducción sexual en

comparación con la asexual, y el segundo analiza los cambios demográficos generados por el efecto de un huracán.

En el primer caso, es de esperar que exista una disyuntiva entre la importancia de ambos tipos de reproducción, de modo que uno de ellos ocurre a expensas de una disminución del otro (Hughes, 1989). En este sentido, los dos escenarios que se plantearon tienen implicaciones biológicas diferentes. La reproducción sexual tiene importancia en generar la variabilidad genética de la población. La propagación clonal permite la formación de rametos genéticamente iguales, por lo que favorece la extensión del genoma, lo cual puede modificar la sobrevivencia, incrementándose en la proliferación de genotipos exitosos (Silander, 1985). Considerando ausencia de reclutamiento sexual, la tasa de crecimiento poblacional permanece similar a la real. En cambio, la ausencia de propagación clonal provocaría una disminución considerable de la misma.

De este modo, es posible que la abundancia de la población en las zonas someras del arrecife se pueda mantener gracias a los medios asexuales de formación de colonias, lo cual promueve la proliferación de genotipos exitosos. En cambio, el reclutamiento sexual a pesar de ser muy bajo, puede ser suficiente, en un tiempo evolutivo, para generar la variabilidad genética necesaria para que la selección natural opere en los mecanismos de adaptación de esta especie.

Con respecto al segundo objetivo de la simulación de escenarios, es importante considerar que el efecto de un huracán no solamente implica cambios en la sobrevivencia, sino que seguramente se alteran otras tasas vitales, sobre todo la de fragmentación. Además, el escenario que se planteó, supone un porcentaje constante en la disminución de la sobrevivencia para todos los estados, lo cual seguramente difiere entre ellos. Para tener una idea más clara del efecto de un huracán sería necesario contar con datos reales para estimar la proporción del cambio en las tasas vitales, lo cual permitiría plantear un escenario más adecuado.

Por último, es importante resaltar la conveniencia de contar con un registro continuo de la población a largo plazo, para obtener varias estimaciones de la tasa a la que ocurren los principales procesos demográficos, y poder definir la variación asociada a ellos, así como el tipo de distribución estadística que presentan dichas variaciones (invariante, uniforme, normal o lognormal), para saber como varía cada tasa dentro de su rango de dispersión. Esto permitiría introducir variabilidad ambiental al modelo (a través del programa RAMAS/Stage), para simular el comportamiento de las trayectorias poblacionales dirigidas por variables ambientales estocásticas, lo cual permite estimar los riesgos demográficos asociados, tales como la probabilidad de extinción o explosión poblacionales (Ferson, 1991).

TERCERA PARTE. HISTORIA DE VIDA

IX. DISCUSION GENERAL

9.1. PATRONES DE HISTORIA DE VIDA DE LOS CORALES

Hasta finales de los años 1970's se pensaba que los arrecifes coralinos eran comunidades estables cercanas al equilibrio y que los corales poseían sólo un rango limitado de historias de vida (Connell, 1978). Sin embargo, estas comunidades están sujetas a perturbaciones recurrentes (huracanes, eventos de El Niño, explosiones de *Acanthaster planci*, etc.), que producen ciclos irregulares de destrucción y de recuperación. Recientemente, se ha observado que existe una gran variabilidad en las historias de vida de los corales, que reflejan esa inestabilidad temporal. Algunas especies de vida corta se reproducen tempranamente y producen una gran cantidad de reclutas, los cuales invaden rápidamente un parche arrecifal entre una perturbación y otra. En cambio, otras han evolucionado a una morfología robusta y resistente a la destrucción, lo cual les permite una mayor sobrevivencia, a cambio de reducir las tasas de crecimiento y retardar la reproducción (Hughes, *et al.*, 1992).

Esta variedad de patrones de historia de vida de los corales, puede agruparse en 3 estrategias principales, considerando las características demográficas que presenta la clasificación de Grime (1977) y el triángulo demográfico propuesto por Silvertown *et al.*, (1992), ambos diseñados para plantas.

Un grupo incluye especies con un alto reclutamiento sexual, altas tasas de crecimiento, esqueletos frágiles, colonias pequeñas y con una alta mortalidad, como es el caso de *Leptoseris cucullata* (Jackson y Hughes, 1985), y *Manicaria areolata* (Johnson, 1992). El rápido crecimiento de estas especies, les permite explorar nuevas áreas de sustrato diferentes a aquellas donde se asentó la larva. Esta estrategia de ocupar el espacio tipo "guerilla" (*sensu* Harper, 1985), brinda la posibilidad de cambiar constantemente el sitio que ocupan, lo cual les confiere una cierta "movilidad". Especies con estas características, pueden ser

más exitosas en lugares poco estables que presentan variaciones ambientales, como son las partes someras del arrecife. Estos lugares son frecuentemente afectados por tormentas, hay una alta presión de forrajeo, y la competencia con otras especies es más bien baja. En estas especies sería de esperar que la fecundidad fuera un elemento importante para el crecimiento poblacional, lo cual es una estrategia similar a las hierbas en lugares abiertos y a las especies semélparas.

Otro grupo, contrastante con el anterior, estaría compuesto por especies que forman colonias grandes con esqueletos masivos fuertes, de crecimiento lento y buenas competidoras por espacio a través de digestión extracelular (sensu Lang, 1973), como los géneros *Montastrea* y *Diploria* (Jackson y Hughes, 1985). En estas especies, la "movilidad" es más restringida y tienden a ocupar el mismo espacio por mucho tiempo, mostrando una estrategia "falange" (sensu Harper, 1985). Estas especies están mejor adaptadas a las zonas profundas del arrecife, los cuales son ambientes más estables, donde el efecto de las tormentas y depredadores se reduce, pero la competencia con otras especies es mayor. El crecimiento en este tipo de especies, se esperaría que tuviera una contribución relativa importante para el crecimiento poblacional, como lo es en el caso de las hierbas que mantienen una intensa competencia en lugares como los bosques y la mayoría de los árboles.

Un grupo intermedio entre los dos anteriores, corresponde a especies longevas, pero que presentan altas tasas de crecimiento y esqueletos frágiles. Estas especies son generalmente ramificadas, las cuales producen una gran cantidad de fragmentos que tienen altas probabilidades de sobrevivir como colonias independientes. Un ejemplo de este tipo de corales son los del género *Acropora*, dentro del cual existen especies con ramificaciones finas como *A. cervicornis* y otras forman colonias grandes con ramas más robustas como *A. palmata*. En estas especies la ocupación de nuevos espacios se lleva a cabo principalmente por la dispersión de fragmentos, y son poco agresivas en la competencia con otras especies, aunque por su rápido crecimiento son capaces de crecer sobre sus competidores. Por estas características, estas especies pueden ser exitosas en lugares con alto estrés ambiental, como es la Rompiente arrecifal. Se esperaría que la sobrevivencia tuviera una alta contribución relativa al crecimiento poblacional de estas especies, mientras que el reclutamiento larval no reviste gran importancia.

9.2. ESTRATEGIAS DEMOGRAFICAS DE *Acropora palmata*

Los resultados de este trabajo muestran que la población de *Acropora palmata* en Puerto Morelos, presentó un incremento constante de la cobertura y de la cantidad de tejido vivo, durante los tres años que abarcó el muestreo (sección 3.3.2.). Mediante el análisis demográfico de la proyección matricial se estimó una tasa intrínseca de crecimiento poblacional de 0.1593 (sección 8.4.). Esto

constituye una evidencia de que la población tiene el potencial de reestablecerse de los daños ocasionados por una catástrofe natural y que se encuentra en un periodo de crecimiento, tendiente a reestablecer el tipo de población que se encontraba en este lugar.

Esta especie tiene una gran longevidad, estimándose que algunas colonias pueden tener más de 100 años (sección 8.4.1.). La persistencia de las colonias grandes en la población, depende principalmente de su alta sobrevivencia (sección 6.3.1.), ya que son capaces de regenerar constantemente el tejido que pierden por fragmentación y por la mortalidad de pólipos (sección 6.3.3.). De esta manera, una colonia grande se mantiene por mucho tiempo en la población, generando una gran cantidad de fragmentos, además de que son las que tienen una mayor aportación a la reproducción sexual (sección 7.3.2.).

Entre las especies de coral, las que pertenecen a este género, son las que tienen una mayor tasa de crecimiento, lo que favorece que una colonia pueda alcanzar un tamaño grande en poco tiempo. Algunas pueden tener varios metros de diámetro y uno o dos de altura, aunque esto sólo es posible en la zona de Transición hacia el barlovento donde existe una mayor profundidad y generalmente crecen aisladas. En cambio, en la zona de Rompiente, las colonias son menos altas, pero presentan una densidad mayor.

La propagación clonal constituye el principal mecanismo por el cual se lleva a cabo el crecimiento poblacional. Su estrategia de ocupación del espacio, mediante la dispersión pasiva de fragmentos (tipo "guerrilla"), les permite colonizar áreas nuevas, llegando a dispersarse hasta una distancia de 30-50m según Bothwell (1981). La sobrevivencia de los fragmentos está relacionada con su capacidad de fijarse nuevamente al sustrato y cuando lo logran, pueden aumentar de tamaño e incluso iniciar la formación de nuevas ramas en dirección a la luz, lo cual solamente ocurrió en los fragmentos grandes (sección 7.4.3.). Esta capacidad de generar nuevas colonias a partir de los fragmentos, provoca que un genotipo exitoso pueda propagarse y extenderse. Desde este punto de vista, la fragilidad de las ramas de la colonia puede ser un carácter adaptativo para colonizar nuevas áreas por medio de la propagación clonal. Sin embargo, esta fragilidad puede no ser adaptativa, si la población está sujeta a perturbaciones constantes, donde las colonias que sufren ruptura de sus ramas no puedan regenerar el tejido perdido y los fragmentos generados tienen pocas probabilidades de fijarse al sustrato y permanecer en la población.

En cambio, el número de colonias que se generan por reproducción sexual es bajo, a pesar de que las colonias se mantienen sexualmente maduras y son capaces de producir una gran cantidad de gametos (sección 7.3.2.). Esto implica que las colonias deben tener un gasto energético para la maduración de las gónadas y la producción de gametos, que no se ve reflejado en un reclutamiento exitoso.

Esta aparente contradicción puede tener dos explicaciones, que no son posibles de evaluar en el contexto de este trabajo. Una de ellas es que la actividad reproductiva no tenga asociado un costo muy alto, por lo que las colonias pueden destinar recursos a la reproducción, aún cuando las probabilidades de reclutamiento sean bajas y que solo una parte de la población sea la responsable de la actividad reproductiva. En el caso de la población en estudio, la proporción de colonias que tienen una intervención importante en la reproducción sexual (clases III y IV), representa sólo entre el 15 y el 25% del total de colonias en la población (ver sección 4.3.4.) En este sentido, sería importante contar con estudios que estimen el gasto energético empleado en la reproducción para esta especie.

Sin embargo, es de suponer que el costo energético sea considerable (sobre todo por el número y tamaño de los ovocitos que una colonia produce) y que por lo tanto, mantener la reproducción sexual tenga un beneficio en la adecuación, a una escala de tiempo mayor. De este modo, es probable que la tasa a la que ocurre el reclutamiento sexual sea suficiente para que en un tiempo evolutivo, se logre la variabilidad genética necesaria para que los mecanismos de selección pueda operar, y que precisamente porque la probabilidad de que un cigoto llegue a formar una colonia es muy baja, las colonias invierten mucha energía en la producción de gametos.

Por otro lado, en caso de catástrofes que destruyen gran parte de la población, este puede ser el mecanismo que permita una recolonización y posterior reestablecimiento de las poblaciones, aunque no existe la certeza de que esto ocurra con eficiencia. Según Jordán (1992), el reclutamiento sexual juega un papel importante en la recolonización de poblaciones de *Acropora palmata*. Sin embargo, el autor no cuenta con evidencias directas de que las colonias provengan de la reproducción sexual y menciona que Rosesmyth (citado en Jordán, 1992) encontró que la recolonización sexual en Jamaica no fue muy exitosa. En este sentido, las observaciones de campo del presente estudio, difieren de lo reportado en ese trabajo con respecto al origen de las colonias de esta especie en Veracruz, ya los reclutas sexuales que se pudieron observar, también se establecen sobre esqueletos de colonias muertas (ya que es el sustrato dominante), pero siempre mostraron una forma bien definida de la base y un crecimiento principalmente vertical, acorde con la descripción de Wallace (1995) (ver sección 4.3.2), y no un crecimiento incrustante como describe el autor. Esta diferencia puede deberse a que esta población no se encuentra en las mismas condiciones que la de Veracruz por lo que las estrategias de recolonización pueden variar. Otra explicación es que las colonias que se observaron en ese trabajo fueran la parte remanente de una colonia creciendo sobre su propio esqueleto en un proceso de regeneración (como también se observó que sucede en la población de Puerto Morelos) y que sea principalmente el crecimiento clonal el que permita la recolonización.

Bajo esta serie de consideraciones, se puede concluir que en un tiempo ecológico, la proliferación de la especie depende fuertemente de la propagación

clonal, de modo que la especie presenta adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas para ser eficiente en este proceso. Además, es posible que los ambientes tan impredecibles en los que habita esta especie, hayan favorecido que las colonias mantengan una intensa actividad reproductiva, como una estrategia a largo plazo, aunque el costo energético sea elevado y no represente una contribución importante al crecimiento poblacional, según se observó en el análisis demográfico y en la simulación de escenarios que se presentan en este trabajo

9.2.1. Asignación de los recursos

Los recursos que un organismo obtiene, deben ser repartidos para cubrir sus distintos requerimientos fisiológicos. Los patrones de historia de vida pueden ser vistos como la consecuencia de la estrategia empleada por un organismo para repartir esos recursos entre los distintos procesos vitales (crecimiento, sobrevivencia, reproducción), la cual se ha mantenido en el tiempo evolutivo, por selección natural (Jackson y Hughes, 1985). Por ello, es factible que se generen disyuntivas ("trade-offs") en el empleo de la energía entre procesos que compiten directamente por los recursos limitados dentro de un organismo. Así, cuando estos son utilizados para alguna función, generalmente se hace a expensas de reducir la energía disponible para alguna otra (Stearns, 1992).

Esta asignación de los recursos en los organismos modulares se ve favorecida gracias a la integración fisiológica que presentan. En el caso de *Acropora palmata*, algunos trabajos han mostrado que la alta tasa de crecimiento y calcificación de las partes apicales de la colonia, se mantiene gracias al transporte de sustancias de las partes medias y basales (ver capítulo V).

Por otro lado, la alta tasa de crecimiento que presenta esta especie y la gran capacidad que posee de regenerar el tejido dañado, indican que una parte importante de los recursos se utilizan para estas funciones. En este sentido, fue notable el hecho de que las marcas que se colocaron en las colonias para su reconocimiento, rápidamente se cubrían de tejido en los puntos en donde hacían contacto con ella. Este sobrecrecimiento ocurrió, incluso, a una tasa mucho mayor a la del crecimiento apical de la misma colonia. Esto sugiere que un organismo cuenta con los recursos necesarios para acelerar las tasas de crecimiento en aquellos lugares donde es necesario.

Debido a que gran parte de los recursos se utilizan para el mantenimiento y el crecimiento, se requiere que las colonias alcancen cierto tamaño mínimo para que se pueda asignar recursos a la reproducción. Los resultados de este trabajo sugieren que ese tamaño puede estar entre los 1,000 y 5,000 cm² de área de tejido vivo (ver sección 7.4.1.). Sin embargo, una vez que las colonias rebazan esa talla, son capaces de mantener su actividad reproductiva sin un decremento notorio de sus demás funciones. Esta conclusión se basa en que las colonias

grandes de las clases III y IV, las cuales están sexualmente maduras y producen una gran cantidad de gametos (sección 7.3.2.), son capaces de mantener una tasa de crecimiento significativamente mayor que las de menor tamaño (sección 5.3.1) y de regenerar el tejido dañado sin importar su talla (sección 6.3.3.). Sin embargo, es posible que exista algún tipo de disyuntiva entre la reproducción y el crecimiento (y/o regeneración de tejido) en las clases intermedias, en las cuales la reproducción sexual empieza.

En aquellas colonias que reducen su tamaño (por fragmentación, mortalidad parcial o fisión), la represión de la reproducción puede ser vista como una estrategia adaptativa, ya que permite reasignar los recursos de la reproducción al crecimiento. De este modo, se puede acelerar el tiempo en el que el fragmento alcanza un tamaño que le permita utilizar recursos para la reproducción. Esta estrategia puede ser no-adaptativa si la fragmentación es tan severa o tan frecuente que los fragmentos nunca pueden alcanzar la talla reproductiva. La selección bajo estas últimas condiciones podría favorecer la iniciación del sexo a una talla menor (Szmant, 1985).

9.2.2. Efecto de la dispersión larval

La dispersión de los corales se lleva a cabo por medio de la larva plánula, las cuales poseen estructuras locomotoras, pero su movilidad es muy limitada, por lo que se dispersan a través del movimiento de las masas de agua (Harrison y Wallace, 1990). El tipo de fecundación influye en la distancia que las larvas se pueden dispersar. Las especies de fecundación externa, como *Acropora palmata*, desarrollan larvas que tienen varios días de vida plánctónica (4-6 días); mientras que ese período es mucho menor en aquellas que presentan incubación (algunas horas a pocos días) (Fadlallah, 1983; Jackson, 1985; Szmant, 1986). La diferencia en el tiempo requerido para la fijación y metamorfosis de las larvas, hace pensar que las de vida plánctónica prolongada tienden a alejarse del sitio de origen, y las que se incuban tienen un reclutamiento local (Harrison y Wallace, 1990).

Esta idea de una amplia dispersión de las larvas plánctónicas resulta intuitiva. Sin embargo, otros factores pueden alterar la dispersión y el reclutamiento larval, creando controversia entre un reclutamiento local en los arrecifes (Sammarco y Andrews, 1988) o una conexión e interdependencia por reclutamiento larval (Harrison et al, 1984). Estos factores son el patrón de vientos dominantes y el de corrientes locales (ver Merino, 1986), el tamaño y la forma del arrecife (Black, et al., 1990) y las condiciones climáticas prevalecientes durante la fase larvaria (Harrison, et al., 1990).

En el arrecife de Puerto Morelos, es probable que una parte de las especies que tienen un período larval plánctónico, pueda incorporarse a la circulación oceánica y se dispersarse a través de la corriente de Yucatán, hacia las islas

del Caribe. De la misma manera, este arrecife recibiría un aporte larval externo proveniente de los arrecifes del sur del estado de Quintana Roo y de los de Centro América. Sin embargo, también es probable que las larvas se mantengan dentro de la circulación costera, donde la deriva termina por recalar en la costa de Yucatán, ya sea for efecto de la corriente que viaja en dirección oeste, o por la existencia de pequeñas contracorrientes cercanas a la costa que forman giros entre las puntas más prominentes (ver Merino, 1986; Merino y Otero, 1991). La extensión de la región de circulación costera parece ser más o menos constante y Merino (1986) estima que es de 5 a 8 millas náuticas de la costa, por lo que es probable que una parte importante de las larvas tenga reclutamiento local.

El tipo de reclutamiento larval, tiene influencia en determinar la estructura genética de la población, ya que si ocurre de manera local, entonces se esperaría una alta variabilidad genética entre las poblaciones. En cambio, si la dispersión larval es exitosa, puede establecerse un flujo genético entre poblaciones separadas, por el reclutamiento de las larvas en sitios alejados al de su origen. Debido a que el flujo de la corriente de las masas de agua en la región zoogeográfica del Caribe se da en círculo, es posible que todas las poblaciones se mantengan interconectadas, mostrando una estructura de metapoblación (*sensu* Hastings y Harrison, 1994; Overton, 1994; Hanski *et al.*, 1995). Si esto ocurre así, entonces es de suponer que existen pocas subdivisiones demográficas y genéticas, a lo largo de una gran distancia. Por lo tanto, es probable que los mecanismos de aislamiento reproductivo no pueden llegar a establecerse y que el proceso de especiación no sea favorecido en el tiempo evolutivo (Hastings y Harrison, 1994).

9.2.3. Efecto de las perturbaciones

Las perturbaciones naturales que más afectan a los arrecifes coralinos son las tormentas y huracanes. Y debido a que la distribución de *Acropora palmata* corresponde a las partes someras del arrecife, esta especie frecuentemente sufre alteraciones a causa de eventos de esta índole (Highsmith *et al.*, 1980; Knowlton *et al.*, 1981; Bak y Criens, 1982; Rogers, *et al.*, 1982; Rogers, 1993).

El efecto inmediato de una perturbación natural de este tipo es el decremento en la cobertura de tejido vivo, como sucedió después del huracán Gilberto en 1988 (Rodríguez, 1993) y en una menor magnitud por el huracán Roxana en octubre de 1995, según se observó en el último censo de este trabajo (sección 3.3.2). Esta pérdida de tejido se origina por la ruptura de las ramas y el desprendimiento total de colonias, las cuales pierden gran parte del tejido que hace contacto con el sustrato y por el efecto abrasivo de los sedimentos.

Sin embargo, esta especie presenta adaptaciones que le permiten recuperarse de estos daños. Una característica es la alta sobrevivencia de los fragmentos que se observó en este estudio, al igual que en otras poblaciones (Rogers *et al.*,

1982; Bak y Criens, 1982; Highsmith *et al.*, 1980), que permite que una colonia afectada no desaparezca de la población y tenga probabilidades de regenerarse a partir de los fragmentos. Otra es la rápida regeneración del tejido perdido por lesiones (Bak, 1983). Los cambios producidos en el ambiente posteriores a estas perturbaciones, pueden provocar una reasignación de los recursos en los organismos sobrevivientes (Szmant, 1986). Entonces, las colonias canalizan sus recursos a regenerar la pérdida de tejido y fortalecer los fragmentos que se generaron, para aumentar las probabilidades de sobrevivencia y suprimen la actividad reproductiva. Sin embargo, es probable que esto ocurra solamente en las colonias que sufren una reducción por debajo del tamaño mínimo para la reproducción y que si la magnitud del evento permite la sobrevivencia de colonias de un tamaño mayor, estas puedan retener su función reproductiva. En caso de que el daño causado a la población sea muy severo y exista una mortalidad masiva de colonias que genere espacios libres, entonces el aporte larval externo sería la principal fuente de recolonización. Si esto ocurre, entonces se esperaría que en la recuperación de la población existiera un cambio en la composición genética de la población, lo cual puede incrementar su variabilidad genética.

Ahora bien, el comportamiento de la población que se observó en este estudio, indica que el reestablecimiento de la población después del daño ocasionado por el huracán Gilberto, es factible. De este modo, se puede decir que las poblaciones de esta especie tienen la capacidad de recuperarse de una catástrofe que haya ocasionado daños, a través de la alta sobrevivencia de los fragmentos, de la reasignación de los recursos para la regeneración del tejido dañado y del reclutamiento sexual de larvas externas.

Sin embargo, una limitante que podría desviar esta tendencia, sería la presencia de otro evento catastrófico, que reduzca nuevamente la cobertura. Por otro lado, el impacto humano sobre estas poblaciones también puede alterar su reestablecimiento natural. Esto se debe a que los turistas, buceadores y pescadores, generan una frecuente pérdida de tejido de las colonias, al provocar laceraciones cuando hacen contacto con ellas y ruptura de algunas ramas. El problema de esta perturbación es que ocurre con una alta frecuencia y no deja tiempo para la recuperación, ya que los fragmentos que se generan son de un tamaño tal, que tienen una baja sobrevivencia y la pérdida de tejido requiere de un constante gasto energético adicional para poder reparar el tejido dañado. Es posible que si se instruye adecuadamente a las personas que visitan estas áreas del arrecife y cuidan de no provocar estos daños, entonces las poblaciones puedan soportar estas actividades. De este modo, es probable que esta recuperación se vea limitada, más por el efecto de los futuros factores ambientales sobre las tasas vitales, que por limitaciones en los mecanismos adaptativos y en las características demográficas propias de la población.

9.2.4. Estructura genética de la población

A una escala evolutiva, la estructura genética de la población es la que reviste importancia para determinar los mecanismos de adaptación y el efecto de las presiones selectivas sobre la población. Desafortunadamente, los estudios que se realizan con un enfoque ecológico, como lo es el presente, no son adecuados para identificar la composición genética de las poblaciones. Sin embargo, se pueden reunir algunas evidencias que permiten hacer inferencias a este respecto.

Es de esperar que ciertas características de la población favorezcan la coexistencia de un mayor número de clones. Tales son un reclutamiento sexual constante que introduzca variabilidad a la población, una extrema similitud entre los clones que permita que en un tiempo limitado no existan diferencias adaptativas, o un ambiente heterogéneo que favorezca la división de subnichos y cambios estacionales en el ambiente que primero puede seleccionar a clones con ciertos atributos pero después a otros (Sebens y Thorne, 1985).

En la población en estudio, la alta frecuencia en la que ocurre la propagación clonal, hace que este sea un mecanismo importante para la proliferación de esta especie. Por ello, es muy probable que exista un número de genetos mucho menor al número de rametos (colonias separadas) que existen en la población. En varios organismos clonales se ha demostrado que un sólo geneto abarca grandes extensiones (ver Sebens y Thorne, 1985), aunque el tamaño del don puede ser muy variable dentro de una misma población, como en el caso de *Acropora cervicornis*, donde un clon varía desde una sola colonia, hasta congregaciones de más de 10 m en diámetro (Neighel y Avise, 1983).

Por otro lado, si la fusión únicamente ocurre entre rametos del mismo geneto y existe un rechazo durante el contacto de colonias con diferente genotipo, como se sugiere en este estudio (ver sección 5.4.3.), entonces es de esperar que las agregaciones de colonias que son características de esta especie, deban estar compuestas de pocos clones, ya que de otra manera el contacto entre colonias provocaría una alta mortalidad parcial de tejido. Este hecho también sustenta una mayor importancia de la propagación clonal con respecto a la reproducción sexual.

9.3. EL MODELO

Se ha demostrado que para varios organismos modulares una estructura de tamaños es más adecuada que una de edades (ver sección 2.1), sin embargo en este trabajo se observó que el empleo de la estructura en estados muestra ser mejor que la sola estructura de tamaños. Esto se debe a que las clases de tamaño más pequeñas (clases I y II) incluyen colonias que presentan diferencias morfológicas importantes, que ocasionan cambios en sus características

demográficas. Incluir este tipo de colonias en estados diferentes, permite introducir al modelo, de manera clara, las tasas de fragmentación y de fisión, que son tan comunes en la población. Esto es importante de considerar en una especie como *A. palmata*, que depende fuertemente de la propagación clonal para la extensión del genoma y la dispersión local.

Aunque los estados que se definieron en este trabajo muestran diferencias demográficas, los límites entre un estado y otro no tienen una división clara (como pudiera ser en organismos que tienen diferentes estadios en su ciclo de vida), pero tiene la ventaja de que se reduce la variabilidad de esas tasas dentro de cada uno. Por este motivo, puede ser que estos límites varíen dependiendo de la población en estudio, o que se modifiquen según el grado de detalle en que se analice la población. Sin embargo, esta constituye una primera propuesta para el estudio de las poblaciones de esta especie en el área.

La forma en la que se presenta el modelo de dinámica poblacional en este trabajo, predice un crecimiento de la población de tipo exponencial e invariante en el tiempo, ya que no se consideraron efectos de densidad-dependencia, ni cambios en las tasas demográficas. Por ello, el tamaño de la población que se estima mediante la proyección matricial, no es una predicción del tamaño real que tendrá la población. Sin embargo, el pretender obtener un modelo capaz de predecir con certeza el tamaño que tendrán las poblaciones a futuro, es una tarea muy pretenciosa y difícil de lograr. Esto se debe a que existen muchos factores ambientales, imposibles de predecir, que pueden modificar el crecimiento de la población.

En este sentido, el potencial de predicción que tiene el modelo, no corresponde directamente a los tamaños poblacionales, sino más bien, a las posibles tendencias en el crecimiento poblacional, bajo determinadas circunstancias que ocasionen cambios en sus actuales tasas demográficas. Por esta razón, en el trabajo no se hacen predicciones acerca del tamaño poblacional que tendrá la población en el futuro. Por ello, el modelo en su propuesta inicial mejoraría si se tuvieran estimaciones de las tasas demográficas de un mayor número de años. Esto permitiría calcular la variación temporal que presentan las tasas vitales y poder así introducir estocasticidad ambiental al modelo, a través de una medida de la varianza asociada a cada tasa. Con esta información, el modelo describiría una tendencia más real, ya que las predicciones no estarían sujetas a las tasas demográficas que la población mostró tener en los 3 años de este estudio.

Sin embargo, un modelo de este tipo resulta ser una herramienta para hacer predicciones acerca del efecto que pudieran tener variaciones en las tasas vitales, causadas por cambios ambientales o generadas por el hombre. Lo importante es identificar aquellos estados del ciclo de vida que tienen mayor importancia en el crecimiento poblacional, lo cual puede brindar algunos elementos de juicio que deberán ser considerados tanto en estudios ecológicos posteriores, como para establecer recomendaciones de manejo y políticas de conservación para las poblaciones de esta especie.

X. REFERENCIAS

- Ayre, D. J y J. M. Resing. 1986. Sexual and asexual production of planulae in reef corals. *Mar. Biol.*, 90:187-190.
- Babcock, R. C. 1985. Growth and mortality in juvenile corals (*Goniastrea*, *Platygyra* and *Acropora*): the first year. *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, 4:355-360.
- _____. 1990. Reproduction and development of the blue coral *Heliopora coerulea* (Alcyonaria: Coenothecalia). *Mar. Biol.*, 104:475-481.
- _____. 1991. Comparative demography of three species of scleractinian corals using age and size-dependent classifications. *Ecol. Monogr.*, 61(3):225-244.
- _____. y A. J. Heyward. 1986. Larval development of certain gamete-spawning scleractinian corals. *Coral Reefs*, 5:111-116.
- _____. Bull, G. D., Harrison, P. L., Heyward, A. J., Oliver, J. K., Wallace, C. C., y B. L. Willis. 1986. Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol.*, 99:379-394.
- _____. Willis, B. L. y C. J. Simpson. 1994. Mass spawning of corals on a high latitude coral reef. *Coral Reefs*, 13:161-169.
- Bak, R. P. M. 1983. Neoplasia, regeneration and growth in the reef-building coral *Acropora palmata*. *Mar. Biol.*, 77:221-227.
- _____. y M. S. Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Mar. Biol.*, 54:341-352.
- _____. e Y. Steward-Van Es. 1980. Regeneration of superficial damage in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* f. *purpurea* and *Porites astreoides*. *Bull. Mar. Sci.* 30(4):883-887.
- _____. y S. R. Criens. 1981. Survival after fragmentation of colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (scleractinia) and the subsequent impact of a coral disease. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila*, 2:221-227.

- _____. y _____. 1982 Experimental fusion in Atlantic *Acropora* (Scleractinia). *Mar. Biol. Lett.*, 3:67-72
- Barnes, D. J. 1973. Growth in colonial scleractinians. *Bull. Mar. Sci.*, 23(2):280-297
- Begon, M., Harper, J. L. y C. R. Townsend 1990. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. 2a. ed. Blackwell Scientific Publications. Boston, MA, USA.
- Beverton, R. J. H. y S. J. Holt. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. *Fish. Invest. Lond. Ser.*, 2,19,533pp
- Bierzuchudek, P. 1982. The demography of Jack-in-the pulpit, a forest perennial that change sex. *Ecol. Monogr.*, 52(4):335-351.
- Black, K. P., Gay, S. L. y Andrews, J. C. 1990. Residence times of neutrally-bouyant matter such as larvae, sewage or nutrients on coral reefs. *Coral Reefs*, 9:105-114.
- Bothwell, A. M. 1981. Fragmentation, a means of asexual reproduction and dispersal in the coral genus *Acropora* (Scleractinia: Astrocoenelia: Acroporidae)-a preliminary report. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila*, 2:137-144.
- Buddemeier, R. W., Maragos, J. E. y D. Knutson 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeleton: rates and patterns of coral growth. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 14:179-200.
- _____. y R. A. Kinzie III. 1976. Coral growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 14:183-225
- Carlson, D. B. y R. R. Olson. 1993. Larval dispersal distance as an explanation for adult spatial pattern in two Caribbean reef corals. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 173:247-263.
- Castañares, G.L. 1979. Corales pétreos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México, (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM*. 182 pp
- _____. y L. Soto 1982. Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la costa noreste de la Península de Yucatán. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*, 9(1):295-344.
- Caswell, H. 1982a. Optimal life histories and the maximization of reproductive value: A general theorem for complex life cycles. *Ecology*, 63(5):1218-1222.
- Caswell, H. 1982b. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecology*, 63(5):1223-1231.
- _____. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. *En*: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. 187-224
- _____. 1988. Approaching Size and Age in Matrix Population Models. *En*: Ebenman, B. y L. Persson (eds.) *Size-Structured Populations*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- _____. 1989. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts
- Charuchinda, M. y J. Hylleberg 1984. Skeletal extension of *Acropora formosa* at a fringing reef in the Andaman sea. *Coral Reefs*, 3:215-219.
- Charron, D. y D. Gagnon 1991. The demography of northern populations of *Panax quinquefolium* (American ginseng). *J. Ecol.*, 79:431-445.
- Clausen, C. D. y A. Roth. 1975. Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.*, 33:93-100

- Coates, A. G. y J. B. C. Jackson. 1985. Morphological themes in the evolution of clonal and asexual marine invertebrates. *En: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, 67-106.*
- Cochran, M. E. y S. Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecol. Monogr.*, 62:345-364.
- Connell, J. H. 1973. Population ecology of reef building corals. *En: J. Jones, O. A. y R. E. Endean (eds.) Biology and geology of coral reefs. Vol. I. Academic Press, New York, pp. 205-245.*
- _____. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199:1302-1309.
- _____. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rock intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93:11-65.
- _____. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111:1119-1144.
- Cook, R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. *En: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, 259-296.*
- Done, T. J. 1982. Patterns in the distribution of coral communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1:95-107.
- Dustan, P. 1975. Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.*, 33:101-107.
- Ebert, Th. y Ch. Ebert. 1989. A method for studying vegetation dynamics when there are no obvious individuals: Virtual-population analysis applied to the tundra shrub *Betula nana* L. *Vegetatio*, 85:33-44.
- Eldredge, L. G. y R. K. Kopp. 1981. Decapod crustacean-induced skeletal modification in *Acropora*. *Proc. 4th. Int. Coral Reef Symp.*, Manila, 2:115-119.
- Enright, N. J. y A. D. Watson. 1991. A matrix population model analysis for the tropical tree, *Araucaria cunninghamii*. *Aust. J. Ecol.*, 16:507-520.
- _____. Franco, M. y J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104:79-84.
- Euler, L. 1760. Recherches générales sur la mortalité: la multiplication du genre humain. *Mem. Acad. Sci., Berlin* 16:144-164.
- Eriksson, O. 1988. Ramet behaviour and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. *J. Ecol.*, 76:522-536.
- Fadlallah, Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. *Coral Reefs*, 2:129-150.
- Fang, L. S., Chen Y. W. J. y C. S. Chen. 1989. Why does the white tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? *Mar. Biol.*, 103:359-363.
- Ferson, S. 1991. RAMAS/Stage. Generalized Stage-based modeling for population dynamics. Applied Biomathematics. *Setauket, New York* 107 pp.
- Franco, M. 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B313:209-225.
- Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. *Dover Publications, Inc., New York.*

X. REFERENCIAS

- Gill, D. S. y P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in Central New York. *Ecol. Monogr.* 61(2): 183-205
- Gladfelter, E. 1984. Skeletal development in *Acropora cervicornis*. III. A comparison of monthly rates of linear extension and calcium carbonate accretion measures over a year. *Coral Reefs*, 3: 51-57
- _____. Michel G. y A. Sanfelici. 1989. Metabolic gradients along a branch of the reef coral *Acropora palmata*. *Bull. Mar. Sci.* 44(3): 1166-1173.
- Glynn, P. W. y R. H. Stewart. 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panama) in relation to thermal conditions. *Limnology and Oceanography*, 18(3):367-379
- Godfried, W. N. y M. Van Moorsele. 1988. Early maximum growth of stony corals (Scleractinia) after settlement on artificial substrata on a Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 50:127-135
- Goreau, T. F. 1959. The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of Calcium deposition by corals under different conditions. *Biol. Bull.*, 116: 59-75.
- _____. 1961. Problems of growth and calcium deposition in reef corals. *Endeavour*, 32-39.
- _____. 1979. Corals and Coral reefs. *Sci. Am.* 241(2):110-120.
- Gotelli, N. J. 1991. Demographic models for *Leptogorgia virgulata*, a shallow-water gorgonian. *Ecology*, 72(2):457-467.
- Guilcher, A. 1988. Coral Reef Geomorphology. *John Wiley & Sons*, 228p.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111(982):1169-1194.
- Guzmán, H. M. y J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern pacific (Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 44(3):1186-1194.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. y Lei, G. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72:21-28.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. *Academic Press, London, England*.
- _____. 1981. The concept of population in modular organisms. *En*: R. M. May (ed.), *Theoretical Ecology: principles and applications*. *Blackwell Scientific Publications*, 4:53-77.
- _____. 1985. Modules, Branches, and the capture of resources. *En*: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. *Yale University Press*, 1-33.
- _____. y A. D. Bell. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *Cap* 2:29-52. *En*: R. M. Anderson, B. D. Turner y L. R. Taylor (eds.), *Population Dynamics*. *Blackwell Scientific Publications*.
- _____. Rosen B. R. y J. White (eds.) 1986. The growth and form of modular organisms. *Proceedings of a Royal Society discussion meeting*. *The Royal Society, London*.
- Harrison, P. L., Babcock, R. C., Bull, G. D., Oliver, J. K., Wallace, C. C. y B. L. Willis. 1984. Mass spawning in tropical reef corals. *Science*, 223: 1186-1189.

- _____ y C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. *En*: Z. Dubinsky (ed.). *Ecosystems of the World*. Vol. 25. Coral Reefs Elsevier, New York, 133-207.
- Hastings, A. y S. Harrison. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:167-188
- Highsmith, R. C. 1979. Coral Growth rates and environmental control of density banding. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 37:105-125.
- _____. 1980. Passive colonization and asexual colony multiplication in the massive coral *Porites lutea*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 47:55-67
- _____. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7:207-226.
- _____. Riggs, A. C. y C. M. D'Antonio. 1980. Survival of Hurricane-Generated coral fragments and a disturbance model of reef calcification/growth rates. *Oecologia* (Berl.), 46:322-329.
- Hildemann, W. H., Raison, R. L., Hull, C. J., Akaka, L., Okumoto, J. y G. Cheung. 1977. Tissue transplantation immunity in corals. *Proc. 3th. Int. Coral Reef Symp.*, Miami, 1:537-543.
- Hudson, J. H., Shinn, E. A., Halley R. B. y B. Lidz. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology*, 4:361-364.
- Hughes, D. J. y R. N. Hughes. 1986. Metabolic implications of modularity: studies on the respiration and growth of *Electra pilosa*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B313:23-29
- Hughes, R. N. 1989. A functional Biology of Clonal Animals. *Capman and Hall*, London-New York, 331pp.
- _____ y J. M. Cancino. 1985. An ecological overview of cloning in metazoa. *En*: J. B. C. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven and London, pp. 153-86.
- Hughes, T. P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: A general model with a reef coral example. *Am. Nat.*, 123:728-795.
- _____. 1985. Life histories and population dynamics of early successional corals. *Proc. 5th. Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, 4:101-105
- _____ y J. B. C. Jackson. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science*, 209(8):713-715.
- _____ y _____. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecol. Monogr.*, 52(2), 141-166
- _____ y J. H. Connell. 1987. Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *Am. Nat.*, 129:818-829.
- _____. Ayre, D. y J. H. Connell. 1992. The evolutionary ecology of corals. *TREE*, 7(9):292-295.
- Huston, M. A. 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16:146-177.
- Itzkowitz, M. 1977. Spatial organization of the Jamaican damselfish community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 28:217-241.

- Jackson, B. C. J. 1985. Distribution and ecology of clonal and asexual benthic invertebrates. *En:* J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, 297-355.
- _____. Buss L. W. y R. E. Cook (eds.). 1985. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press. New Haven and London. 530 pp.
- _____. y T. P. Hughes. 1985. Adaptive strategies of coral-reef invertebrates. *Am. Sci.* 73:265-274.
- _____. y Coates, A. G. 1986. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 313:7-22.
- Johannes, R. E. y L. Tepley. 1974. Examination of feeding of the reef coral *Porites lobata* in situ using time lapse photography. *Proc. 2nd. Int. Coral Reef Symp.*, 1:127-131.
- Johnson, K. G. 1992. Population dynamics of a free-living coral: recruitment, growth and survivorship of *Manicina areolata* (Linnaeus) on the Caribbean coast of Panama. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 164:171-191.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. de México*, 6(1):69-86.
- Jordán, E. 1980. Arrecifes coralinos del noroeste de la península de Yucatán: estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal. *Tesis doctoral, UACPyP del CCH, UNAM*.
- Jordán, E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bull. Mar. Sci.* 51(1):104-117.
- _____. Merino, M., Moreno, O y E. Martín. 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Proc. 4th. Int. Coral Reef Symp., Manila.*, 2:303-308.
- Kenyon, J. C. 1992. Sexual reproduction in Hawaiian *Acropora*. *Coral Reefs*, 11:37-43.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology*, 65(6):1874-1884.
- Knowlton, N., Lang, J. C., Rooney, M. Ch. y P. Clifford. 1981. Evidence for delayed mortality in hurricane-damaged Jamaican staghorn corals. *Nature*, 294(19):251-252.
- Knutson, D. W., Buddemeier R. W. y S. V. Smith. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177:270-272.
- Kojis, B. L. y N. J. Quinn. 1981. Aspects of sexual reproduction and larval development in the shallow water hermatypic coral, *Goniastrea australensis* (Edwards and Halme, 1857). *Bull. Mar. Sci.*, 31(3):558-573.
- Kroon, H. de, Plaisier, A. y van Groenendael, J. 1987. Density dependent simulation of the population dynamics of a perennial grassland species, *Hypochaeris radiculata*. *Oikos*, 50:3-12.
- Lang, J. C. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. II. Why the race is not always to the swift. *Bull. Mar. Sci.*, 23:260-279.
- Lamberts, A. E. 1978. Coral growth alizann method. *En:* D. R. Stoddard, y R. E. Johannes (eds.). *Coral Reefs: Research Methods* 40:523-527. *UNESCO*.
- Lasker, H. R. 1991. Population growth of a gorgonian coral: Equilibrium and non-equilibrium sensitivity to changes in life history variables. *Oecologia*, 86(4):503-509.

- Law, R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size *Ecology*, 64(2) 224-230
- _____ y T. Edley. 1990. Transient dynamics of populations with age- and size-dependent vital rates *Ecology*, 71(5) 1863-1870.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1-18.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.
- Lieberman, T., Genin, A y Y. Loya. 1995 Effects on growth and reproduction of the coral *Stylophora postillata* by the mutualistic damselfish *Dascyllus marginatus*. *Mar. Biol.*, 121:741-746
- Lighty, R. G., Macintyre, I. G., y R. Stuckenrath. 1982. *Acropora palmata* Reef Framework: A reliable indicator of sea level in the western Atlantic for the past 10,000 years. *Coral Reefs*, 1:125-130.
- López Ramos, E. 1974. Estudio geológico de la península de Yucatán *Bol. Asoc. Mex. Geol. Petrol.*, XXV (1-3):25-76.
- Loreto, R. M. 1989. Organización espacial de peces damisela, Caribe Mexicano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM 68 p
- Lotka, A. J. 1907. Studies on the mode of growth of material aggregates *Am J. Sci.*, 24 199-216; 375-376
- _____ 1922. The stability of the normal age distribution *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 8:339-345
- _____ 1924. Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore. (Reimpreso en 1959 por Dover Publications, Inc., New York, como: Elements of Mathematical Biology.)
- Loya, Y. 1985. Seasonal changes in growth rate of a red sea coral population *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, 6:187-191
- Mackie, G. O. 1986. From aggregates to integrates: Physiological aspects of modularity in colonial animals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B313:175-196.
- Meesters, E. H., Noordeloos, M. y R. P. M. Bak. 1994. Damage and regeneration: links to growth in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112:119-128.
- Mendoza, L. y O. Ríos. 1994. Tamaño del territorio, agresividad y esfuerzo de defensa en *Stegastes planifrons* (Pisces:Centridae) en el arrecife posterior de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 37 p
- Merino, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe Mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 13 (2):31-46
- _____ y L. Otero. 1991. Atlas ambiental costero de Puerto Morelos, Quintana Roo. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM/CIQRO. 80 p
- Neigel, J. E. y J. C. Aulsebrook. 1983. Clonal diversity and population structure in a reef-building coral, *Acropora corvicornis*: Self-recognition analysis and demographic interpretation. *Evolution*, 37(3):437-453
- Oliver, J. K. y B. L. Willis. 1987. Coral-spawn slicks in the Great Barrier Reef: preliminary observations. *Mar. Biol.* 94:521-529

- Overton, J. McC. 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *J. Ecol.* 82:711-723
- Pacala, S. W. y J. A. Silander Jr 1990. Field test of neighborhood population dynamic models of two annual weed species. *Ecol. Monogr.*, 60(1):113-134
- Padilla, C., Gutierrez, D., Lara, M., y C. Garcia. 1992. Coral Reefs of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Quintana Roo, Mexico. *Proc. 7th. Int. Coral Reef Symp., Guam.* 2:986-992
- Pascual, M. y Caswell, H. 1991. The dynamics of a size-classified benthic population with reproductive subsidy. *Theoretical Population Biology.* 39:129-147.
- Pearse, V. B. y L. Muscatine 1971. Role of symbiotic algae (Zooxanthellae) in coral calcification. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 141:350-363
- Pichon, M. 1981. Dynamic aspects of coral reefs benthic structures and zonation. *Proc. 4th. Int. Coral Reef Symp. Manila.* 1:581-594
- Piñero, D., Martínez-Ramos M. y J. Sarukhán 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72:977-991
- Pitelka, L. F., Hansen, S. B. y J. W. Ashmun. 1985. Population biology of *clintonia borealis*. *J. Ecol.*, 73:169-183
- Polts, D. C. 1976. Growth interactions among morphological variants of the coral *Acropora pallifera*. Ed: G. O. Macke (Ed.) *Coolentate ecology and behaviour. Plenum, New York, USA.* pp 79-88
- Randall, R. H. 1981. Morphologic diversity in the scleractinian genus *Acropora*. *Proc. 4th. Int. Coral Reef Symp., Manila.* 2:157-164
- Resing, J. M. y D. J. Ayre. 1985. The usefulness of the tissue grafting bioassay as an indicator of clonal identity in scleractinian corals (Great Barrier Reef - Australia). *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., Tahiti.* 6:76-81.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11:624-651
- Risk, M. J., Sammarco, P. W. y E. N. Edinger. 1995. Bioerosion in *Acropora* across the continental shelf of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 14:79-86
- Rodríguez, R. E. 1993. Efectos de un ciclón en la estructura comunitaria de corales escleractinios. *Tesis de Licenciatura. ENEP-Itzamal, UNAM.* 64 pp.
- Rogers, C. S. 1993. Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12:127-137.
- _____. Suchanek, T. H. y F. A. Pecora 1982. Effects of hurricanes David and Frederic (1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.*, 32(2):532-548.
- Romero, P. 1991. Impacto de un huracán en la composición específica y disposición espacial de gorgonáceos en una región del arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. *Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM.* 44pp.
- Sammarco, P. W. y Andrews, J. C. 1988. Localised dispersal and recruitment in Great Barrier Reef corals: the Helix experiment. *Science*, 239:1422-1424
- Sarukhán, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. *J. Ecol.*, 62:151-177

- _____, y Harper, J. L. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 61:675-716.
- Scandrett, E. y C. H. Gimingham. 1989. A model of *Calluna* population dynamics; the effects of varying seed and vegetative regeneration. *Vegetatio*, 84:143-152.
- Schuhmacher, H. y M. Plewka. 1981. The adaptative significance of mechanical properties versus morphological adjustments in skeletons of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* (Cnidaria, Scleractinia). *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila*, 2:121-128.
- Sebens, K. P. y Thorne, B. L. Coexistence of clones, clonal diversity and the effects of disturbance. *En*: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. 357-399.
- Silander, J. A. Jr. 1985. Microevolution in clonal plants. *En*: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, 107-152.
- Silvertown, J. W. 1987. Introduction to plant population ecology 2a ed. Longman Scientific & Technical.
- _____, Franco, M. y K. McConway. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*, 6:130-136.
- _____, y Franco, M. 1993. Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biol.*, 8:67-73.
- _____, Franco, M., Pisanty, I. y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.*, 81:465-476.
- Smith, F. G. W. 1972. Atlantic reef corals. A handbook of the common reef and shallow-water corals of Bermuda, the Bahamas, Florida, the West Indies, and Brazil. *Univ. of Miami Press*. 2a edición Florida 164 pp.
- Soberón, J. 1987. Ecología de poblaciones. *Fondo de cultura económica, S. A. de C. V. México* 149.
- Soong, K. 1991. Sexual reproductive patterns of shallow-water reef corals in Panama. *Bull. Mar. Sci.*, 49(3):832-846.
- _____, 1993. Colony size as a species character in massive reef corals. *Coral Reefs*, 2:77-83.
- _____, y Lang, J. C. 1992. Reproductive integration in reef corals. *Biol. Bull.* 183:418-431.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of Life Histories. *Oxford University Press*. 249 p.
- Stoddart, J. A. 1983. Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar. Biol.*, 7:279-284.
- _____, Babcock, R. C. y A. J. Heyward. 1988. Self-fertilization and maternal enzymes in the planulae of the coral *Goniastrea favulus*. *Mar. Biol.* 99:489-494.
- Szman, A. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*, 5:43-53.
- _____, 1991. Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74:13-25.

- Szmant-Froelich, A., Reutter, M. y L. Riggs. 1985. Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): Lunar patterns of gametogenesis, embryogenesis, and planulation in Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.*, 37: 880-892
- Tanner, J. E., Hughes, T. P. y J. H. Connell. 1994. Species coexistence, keystone species, and succession: A sensitivity analysis. *Ecology*, 75(8) 2204-2219
- Tiffney, B. H. y Niklas K. J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, 35-66.
- Van Moorsel, G. W. N. M. 1988. Early maximum growth of stony corals (*Scleractinia*) after settlement on artificial substrata on a Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 127-135.
- Vaughan, T. W. 1915. Growth rate of the Floridian and Bahaman shoal-water corals. *Yb. Carnegie Instn Wash.*, 14: 221-231
- Verhulst, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.*, 10: 113-121.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Natura*, 118: 558-560
- Wallace, C. C. 1985. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. *Mar. Biol.*, 88: 217-233.
- _____, Babcock, R. C., Harrison, P. L., Oliver, J. K. y B. L. Willis. 1985. Sex on the reef: mass spawning of corals. *Oceanus*, 29: 38-42
- Waller, D. M. y D. A. Steingraeber. 1985. Branching and Modular growth: Theoretical models and empirical patterns. En: J. B. Jackson, L. W. Buss y R. E. Cook (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, 225-257.
- Watkinson, A. R. y J. White. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B313: 31-51.
- Warner, R. R. 1996. How to reconcile pelagic dispersal with local adaptation. Conferencia en: 8th. International Coral Reef Symposium. Panamá, Junio 1996.
- Williams, S. L. 1990. Experimental studies of Caribbean Seagrass Bed Development. *Ecol. Monogr.*, 60(4): 449-469
- Yap, H. T. y E. D. Gómez. 1981. Growth of *Acropora pulchra* (Brook) in Bolinao, Pangasinan, Philippines. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila*, 2: 207-213.
- Yoshioka, M. 1994. Size-specific life history pattern of a shallow-water gorgonian. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114: 111-122