

9
24.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

CAMPUS IZTACALA

“ESTRUCTURA POBLACIONAL DE *Diploria* spp.
(CNIDARIA, ANTHOZOA, SCLERACTINIA) EN LA
PLANICIE DEL ARRECIFE ISLA VERDE,
VERACRUZ, MEX.”

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :

MARÍA GUADALUPE BARBA SANTOS

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEX.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

267460



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres

Antonio Barba y Eloisa Santos

a mis hermanas

Rosario y Josefina

a mis sobrinas

Karlita, Tanis y "Vale"

porque los amo.

Para que tus estudios sean provechosos, necesitas hacerlos con interés y con alegría. El interés ha de creártelo tu necesidad o tu propósito de prepararte bien para una existencia útil. La alegría has de sentirla por el solo hecho de que puedes dedicarte, sin amarguras y sin preocupaciones, a esa preparación que habrá de transformarte en un ser mejor. Considérate, pues, dichoso, porque tienes aquello de que muchos carecen: una oportunidad de saber, una ocasión de elevarte, un medio de servir y de servirte. Pero has de persistir, porque sin esfuerzo nada llega a su término, nada es fecundo.

Menos mal que la memoria del hombre tiene capacidad para guardar tantas cosas. Sin memoria, si se olvida lo pasado, el hombre no podría vivir ni para lo presente ni para lo futuro.

Agradezco a las personas que intervinieron en la realización de esta tesis: Don Beto Lagrave quien siempre nos apoyó en la transportación a Isla Verde. A Delia, Edgar, Eduardo, Fabian, Gilberto, Nacho y Roberto que intervinieron en el trabajo de campo. A quienes fungieron como sinodales de la misma: Biol. Asela Rodríguez, Biol. Felipe Cruz, Biol. Hector Molina y M. en C. Sergio Chazaro, por su amistad, apoyo y consejos. Al M. en C. Guillermo Horta, porque la dirigió e intervino en el trabajo de campo además de brindarme su apoyo y sus consejos.

Pero también quiero agradecer a aquellos que a lo largo de mi formación tanto en el ámbito personal como en el académico me han apoyado y dado su confianza. Se que no puedo enumerar a todos, pero si me gustaría nombrar a algunos de ellos: A todos mis profesores; a los profesores de Zoología; a mis compañeros y amigos, Adrián González Acosta, Toño López, Jorge Ciro, José Luis Tello, Beto Morales, Guillermo Horta; a mis compañeras y amigas Lupita Cortes, Claudia M. Villa, Betty Duran, Lulú Escamilla, Gaby León; A la familia Basurto y la familia Ramírez; pero sobre todo a Dios y a los miembros de mi familia a los que nunca podré pagar todo lo que me han dado.

RESUMEN

La ecología poblacional de los corales hermatípicos ha sido poco estudiada y en México no existe ningún trabajo al respecto. Uno de los factores que influyen en ello es la dificultad que existe al trabajar con organismos clonales que están formados por una colección de módulos. Cada módulo individual (pólipo) puede reproducirse sexual y asexualmente, y su crecimiento es determinado, mientras que una colonia coralina puede tener un crecimiento indeterminado, tal es el caso del coral *Diploria* spp. que es muy abundante en la planicie arrecifal de Isla Verde, del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). Con el fin de conocer la ecología poblacional de dicha especie se realizaron 66 cuadrantes de 25 m² cada uno y se contabilizó el número de colonias pertenecientes al género *Diploria* considerando a una colonia aquella que no tuviese conexión histológica con otra, se les midió ancho, largo y altura a cada una, y se tomó un fragmento para su identificación en el Laboratorio. Se observaron 1708 colonias, 825 de *D. clivosa* y 883 de *D. strigosa*. Se calculó la edad de cada organismo y se obtuvieron las tablas de vida en ellas se distribuyeron en 10 y 11 clases de edad respectivamente, se observaron muchos organismos de edades jóvenes y pocos en edades mayores, esto corresponde con lo observado para otras especies de corales como *Goniastrea* y *Platygyra*. Se compararon por medio de un Análisis de Covarianza (ANCOVA) la distribución estable por edades de cada especie y las curvas de supervivencia, se encontró que no existían diferencias significativas entre las especies. La densidad fue 0.5 y 0.5352 individuos/m² y la cobertura 0.1169 y 0.0898 m² para *D. clivosa* y *D. strigosa*, se encontró que no existían diferencias significativas en ambos parámetros entre cada especie utilizando un prueba "t" de student. Por último se evaluó la variación fenotípica y se encontró que los organismos presentan de 11 a 35 escleroseptos/cm y que 9.75% presenta una serie de escleroseptos y el 90.25% dos series. Con base en lo anterior se concluye que no existen diferencias en la composición por clases de edad y las tasas de supervivencia entre ambas especies.

INDICE

RESUMEN	I
INDICE	II
INTRODUCCION	1
Objetivos	9
ANTECEDENTES	10
ZONA DE ESTUDIO	14
Descripción	14
Origen	15
Oceanografía	15
Clima	15
Diversidad	16
METODOLOGIA	17
Trabajo de campo	17
Trabajo de Laboratorio	18
Trabajo de Gabinete	19
RESULTADOS Y DISCUSION	25
Estructura poblacional	25
Parámetros poblacionales	30
Distribución fenotípica de la población	31
CONCLUSIONES	35
CONSIDERACIONES FINALES	37
Características del SAV	37
Factores que apoyan el aislamiento geográfico del SAV	40
INDICE DE TABLAS Y FIGURAS	44
TABLAS	45
FIGURAS	62
BIBLIOGRAFIA	74
ANEXOS	86

INTRODUCCION

Los arrecifes de coral son ecosistemas marinos que se desarrollan como estructuras rígidas en mares tropicales, están compuestos principalmente por el conglomerado de esqueletos de CaCO_3 , secretados en gran proporción por corales escleractinios, algas calcáreas y en menor cantidad por otros organismos (Goreau *et al.* 1979). Los arrecifes de coral existen desde hace 2,000 millones de años aproximadamente, pero los elementos bióticos dominantes han cambiado a través de las diferentes épocas, es así que durante el Cretácico tardío una vez extintos los rudistas, los corales escleractinios predominaron en la biota arrecifal mundial, de modo que la apariencia y la diversidad era muy similar a la actual. Los arrecifes de coral son formados por corales escleractinios hermatípicos, es decir, corales con zooxantelas simbiotes, los que presentan una mayor tasa de crecimiento.

Uno de los aspectos más importantes y poco estudiado de los corales hermatípicos es la ecología de poblaciones (Connell 1978), y en nuestro país no se ha realizado ningún trabajo de este tipo, sino solamente de índole taxonómico y de ecología de comunidades. La mayoría de las ideas acerca de la ecología y ciclo de vida de organismos sésiles en el piso marino están basadas en estudios de animales como son los cirripedios, mejillones y ostras, que dominan la zona intermareal, estuarios u otros ambientes marinos marginales. Estos animales tienen ciclos de vida simples, llamados aclonales; el número de individuos en una población se incrementa sólo por medio de la producción sexual de larvas, las cuales típicamente son dispersadas en el plancton antes de

establecerse. Los animales individuales son fácilmente distinguidos y contados, y ordinariamente hay un límite del tamaño corporal determinado genéticamente, el cual puede variar un poco en diferentes ambientes. En ambientes muy favorables, los individuos crecen hasta su mayor tamaño, producen gametos ó larvas, y eventualmente envejecen y mueren. Semejante ciclo de vida no es diferente de los atributos esenciales de aquellos de los humanos o moscas.

Sin embargo los arrecifes de coral están dominados por animales tales como esponjas, briozoos y corales cuyos ciclos de vida son más complicados (Jackson 1977). Estos organismos están construidos de una colección de módulos genéticamente idénticos e interconectados, tal como los pólipos coralinos (Fig. 2) o los zooides de briozoarios, y por lo tanto son llamados clonales. Los módulos individuales, como los individuos aclonales, pueden frecuentemente sobrevivir solos, como es siempre el caso inmediatamente después del establecimiento larval y antes de que la gemación modular empiece. Aunque el tamaño de cada módulo puede ser limitado como en animales aclonales, el tamaño de una colección de módulos, como un coral o una colonia de briozoarios, por lo general no está limitado intrínsecamente. Las pocas excepciones son especies en forma de túmulos o erectas que pueden sufrir restricciones geométricas o acumular una carga de tejidos de soporte al crecer.

El comportamiento ecológico de los corales arrecifales es similar a algunas plantas en su nutrición, morfología y ecología poblacional (Connell 1973, Muscatine 1973, Hughes y Jackson 1985). Los corales son animales modulares, en los cuales el módulo básico es el pólipo. El crecimiento coralino es indeterminado sin indicación de senescencia, y algunos corales pueden crecer arriba de 5 o 10 metros en diámetro y vivir por centurias. En general, el tamaño

y la forma de los corales correlaciona bien con los patrones de ciclos de vida para hierbas, arbustos o árboles (Connell 1973, Jackson y Coates 1986, Begon *et al.* 1988, Jackson 1991).

La mayoría de los corales pueden propagarse asexualmente de diferentes maneras (Wells 1956, Rosen 1986, Cairns 1988,) por fragmentación en fracciones clonales, las cuales podrían dispersarse cortas distancias a través del arrecifes (Highsmith 1982). Cuántas veces las especies clonen depende de la forma de la colonia, las ramificadas (*Acropora* spp, *Agaricia* spp) son más susceptibles al rompimiento que las formas masivas (*Platygyra*, *Siderastrea*, *Diploria*). Porciones de las colonias coralinas pueden también morir debido a daños, depredación o sobrecrecimiento de otros organismos. Esta mortalidad parcial resulta en parches de tejido vivo genéticamente idéntico separados por áreas de esqueleto muerto o por otros organismos sésiles (Lewis 1974, Hughes y Jackson 1980, Highsmith 1982, Jackson y Hughes 1985, Jackson 1991). Estos parches de coral sobrevivientes podrían regenerarse para formar nuevas colonias que eventualmente podrían crecer hasta juntarse, o permanecer separadas para el resto de sus vidas, lo cual es otro medio de clonación. Los anteriores fenómenos enmascaran la dinámica poblacional de los corales. El crecimiento modular que presentan estos organismos afecta rasgos de su ciclo de vida como: la carencia de un límite en el crecimiento, senescencia ausente, reproducción y reclutamiento sexual y asexual. Estas características complican el estudio de su demografía, por lo que se hace necesario diseñar metodologías específicas que permitan definir la estimación de parámetros como la estructura tamaño-edad, o tasas de mortalidad para especies longevas (Jackson 1991).

Uno de los géneros de coral mas conspicuos dentro de los arrecifes del Atlántico y en especial en Veracruz debido a que es el más abundante en la planicie arrecifal es *Diploria*, comúnmente conocido como coral cerebro. La posición sistemática de este género de acuerdo a Wells (1957) es:

Filo	Cnidaria	Hatscheck, 1888
Clase	Anthozoa	Ehrenberg, 1834
Subclase	Zoantharia	De Blainville, 1830
Orden	Scleractinia	Bourne, 1900
Suborden	Faviina	Vaughan y Wells, 1943
Superfamilia	Faviicae	Gregory, 1900
Familia	Faviidae	Gregory, 1900
Subfamilia	Faviinae	Gregory 1900
Género	<i>Diploria</i>	Milne-Edwards y Haime, 1948

Gracias al registro fósil, se ha comprobado que más del 50% de las especies que existieron hace 10 millones de años, están vivas hoy (Durham y Barnard 1952, Wells 1956, Durham 1966, Stanley 1979, Glynn 1982, Glynn y Wellington 1983, Reyes-Bonilla 1993).

El género *Diploria* se estableció y esta bien representado en el Oligoceno (Frost 1977a y b), sin embargo, algunos autores proponen un origen más temprano, en el Eoceno e inclusive en el Cretácico superior (Wells 1956, Zlatarski 1982, Veron 1995). Se cree que el género *Favia* dio origen a *Diploria* a finales del Cretácico, los primeros registros atribuidos al género *Diploria* datan de finales del mismo, encontrándose restos fósiles en España, Francia e Italia (Zlatarski 1982). Del género *Diploria* se originaron siete especies: *Diploria antiguensis* Vaughan, 1919 y *D. dumblei* Vaughan, 1919 del

Oligoceno, *D. bowersi* Vaughan, 1917 del Plioceno, y *D. portoricensis* del Mioceno, ya extintas y sobreviven tres: *Diploria labyrinthiformis* Linneo, 1758 del Oligoceno al reciente, *D. clivosa* Ellis y Solander, 1786 y *D. strigosa* Dana, 1846 del Mioceno al actual.

No obstante que los corales escleractinios tanto del Atlántico oeste tropical como los del Indopacífico han sido objeto de estudio, aún existe controversia y confusión en cuanto a la delimitación y reconocimiento de las especies de varios géneros (Wood-Jones 1907, Lang 1971 y 1984, Wijsman-Best 1972 y 1974, Cairns 1988, Veron 1995), tal es el caso de *Diploria*. Gran parte de este problema obedece a la variabilidad observada en las estructuras esqueléticas utilizadas en la taxonomía de estos Celenterados, pues aún cuando las especies biológicas están vistas como la suma de una serie de formas de variación las cuales difieren en importancia relativa de especie a especie, el resultado de esto es que la delimitación de especies es muy autor-específica.

En general todos los corales hermatípicos exhiben diferentes tipos de variación (Veron 1981 y 1995): entre coralitos, en la forma de crecimiento y variación dentro de las colonias, dentro de los biotopos, variación contigua (como en una zona del arrecife), variación entre arrecifes de la misma región, variaciones geográficas y variaciones geológicas.

Las diferentes especies de corales escleractinios poseen distintas configuraciones esqueléticas debido al patrón de crecimiento y la disposición de los pólipos en la colonia. Para la determinación de las especies del género *Diploria* se toman en cuenta la forma de la colonia, la profundidad a la que habitan y morfológicamente la apariencia, el tamaño de sus valles y el número de septos, etc. (tabla I). La colonia de *Diploria* se forma por gemación

poliestomodeal (gemación con más de tres bocas con estomodeos desarrollados dentro de un anillo tentacular común), intramural (los estomodeos están eslabonados en unas series lineares individuales), de enlace indirecto (con uno o mas pares de mesenterios entre cada par de estomodeos vecinos), con ramificación lateral y bifurcación terminal (Fig. 2) (Wells 1956).

D. clivosa presenta colonias meandroides hemisféricas ligeramente convexas. Con valles discontinuos de 3.4 a 5.8 mm de ancho y de 2 a 4 mm de profundidad con más de 31 escleroseptos por cm, exertos, con dientes unicúspidos, completos, que presentan lóbulos paliformes y se unen a una columela trabecular que corre a lo largo de todos los valles, e incompletos arreglados alternadamente, Goreau y Goreau (1959) reportan una tasa de deposición de calcio de $6.6 \pm 1.13 \mu\text{g Ca/mg. N/h}$.

D. strigosa tiene colonias masivas meandroides. Con valles continuos que miden entre 5 y 8 mm de ancho y entre 3 y 4 mm de profundidad, y que presentan de 15 a 17 escleroseptos por cm, con dientes multicúspidos. Columela trabecular que corre a lo largo de todos los valles. Se ha observado a profundidades de entre 0 y 47 m (Goreau y Wells 1967, Cairns 1982, Fricke y Meischner 1985), Goreau y Goreau (1959) reportan una tasa promedio de deposición de calcio de $5.8 \pm 1.24 \mu\text{g Ca/mg N/h}$.

Diploria clivosa y *D. strigosa* se distribuyen en el Atlántico occidental en la región biogeográfica del Caribe que se extiende desde Florida hasta Venezuela (Cairns 1982). El carácter que permite la diferenciación entre una especie y otra, de acuerdo a varios autores, es la presencia de una serie de escleroseptos en *D. strigosa* o dos series de escleroseptos en *D. clivosa* y el número de escleroseptos por centímetro, pues aún cuando *D. clivosa* y *D.*

strigosa son muy parecidas, la primera presenta de 25-38 escleroseptos y la segunda de 15-20 escleroseptos por centímetro (Smith 1948, Squires 1958, Cairns 1982, Zlatarski 1982). Esta característica esta bien definida en los arrecifes del Caribe, pero en los arrecifes que se localizan en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) en el Golfo de México, específicamente en Isla Verde no es posible diferenciarlas puesto que el número de escleroseptos que exhiben los ejemplares varía desde 11 hasta 38 escleroseptos/cm, además de que se encuentran escasos organismos que presenten una serie de escleroseptos (Obs. Pers.).

Lo anterior ha llevado a formular la hipótesis de que en el SAV sólo se encuentra una sola especie del género, con una alta variabilidad morfológica, que hace muy difícil el poder establecer límites tan claros, como los que se dan en el Caribe, entre una especie y otra (G. Horta-Puga, com. pers.).

Por todo lo antes mencionado la meta principal es conocer la ecología poblacional de *Diploria* spp. y determinar si existen diferencias significativas entre la composición de la población de *D. clivosa* y *D. strigosa* en el SAV. Si se demuestra que no hay diferencia esto se considerará una evidencia en apoyo de la hipótesis que propone la existencia de una sola especie del género en el área. Por lo anterior el presente estudio pretende conocer aspectos de la ecología poblacional de *Diploria* spp. como son: composición de la población por edades, tasa de mortalidad y supervivencia, densidad y abundancia en el SAV.

OBJETIVO GENERAL: Contribuir al conocimiento de la ecología y la variación en algunos caracteres fenotípicos de *Diploria* spp. en el arrecife Isla Verde, perteneciente al SAV.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- Determinar la estructura poblacional de *Diploria* spp. en la zona de planicie del arrecife Isla Verde, con base en los siguientes parámetros poblacionales:
 - ◆ Composición por edades.
 - ◆ Tasa de supervivencia.
 - ◆ Tasa de mortalidad.
 - ◆ Densidad.
 - ◆ Cobertura.

- Determinar si existen diferencias entre *D. clivosa* y *D. strigosa* en cuanto a su composición poblacional.

- Observar la variación en algunos caracteres fenotípicos de *Diploria* spp. utilizados en su identificación:
 - ◆ Número de escleroseptos/cm lineal.
 - ◆ Presencia de una o dos series de escleroseptos.

ANTECEDENTES

Entre los estudios efectuados sobre biología de los organismos se pueden mencionar a Squires (1958) que realizó un estudio sobre la distribución de varias especies de corales pétreos de la localidad en Bimini, Bahamas entre ellas *Diploria strigosa*, *D. clivosa*; Goreau y Wells (1967) estudiaron el rango de distribución vertical de *D. clivosa*, *D. strigosa* y *D. labyrinthiformis* en la costa norte de Jamaica, encontrando que se distribuyen la primera a una profundidad máxima de 10m, el óptimo es 1-3m y es muy común, la segunda se encuentra a máximo 40m, lo óptimo es de 3-10m y es abundante y la tercera es 43m la profundidad máxima, 2-15m el óptimo y es común encontrarla; Fricke y Meischner (1985) observaron los límites de distribución, zonación y crecimiento de 17 especies de corales hermatípicos de la Isla de Bermuda entre los que destacan dos del género *Diploria*, encontrando que *D. strigosa* se distribuía desde 0 hasta 47m de profundidad, aún cuando era una de las formas dominantes en aguas someras de 0 a 9 m de profundidad. Lang (1973) llevó a cabo estudios de agresividad en corales de Jamaica encontrando que *D. strigosa* y *D. clivosa* se encuentran en el mismo nivel jerárquico ya que ambas especies son muy agresivas, pero son superadas en agresividad por *Mussa angulosa*, *Montastrea* spp y *Manicina areolata* y los mismos resultados fueron obtenidos por Ferriz-Domínguez (1989) en La Blanquilla, Veracruz. También se han realizado varios trabajos evaluando la tasa de extensión lineal esquelética anual en *D. strigosa* y *D. labyrinthiformis* por métodos radiográficos en Bermuda (Dodge y Thomson 1974, Logan y Tomascik 1991, Logan *et al.* 1994) o bien se ha evaluado la tasa de crecimiento en respuesta a dispersantes de petróleo (Knap *et al.* 1982 y

1983), descargas industriales (Shen *et al.* 1987) o para su uso como indicador ambiental (Dodge y Thomson 1974, Dodge y Vaisnys 1975). Dodge y Vaisnys (1977) realizaron un estudio de la población coralina y los patrones de crecimiento de *D. strigosa* y *D. labyrinthiformis* en Bermuda no encontrando organismos vivos mayores de 60 años en el área de Castle Harbor, pero algunos corales muertos mostraron una longevidad de al menos 250 años y un gradual decremento en el número de individuos de las clases de edad jóvenes hacia las viejas. Uno de los trabajos clásicos de ecología de poblaciones es el realizado por Connell (1973) quien llevó a cabo una revisión de trabajos realizados en corales constructores de arrecifes y señaló algunos de los puntos en los que no existía conocimiento en la dinámica poblacional de corales, muchos de los cuales aún no se han llenado. Aún así, los estudios de ecología poblacional en corales son pocos, entre ellos están los efectuados por Hughes y Jackson (1985) quienes estudiaron la dinámica poblacional de 5 especies de corales foliaceos (*Agaricia agaricites* forma *purpurea*, *A. lamarcki*, *Leptoseris cuculata*, *Montastrea annularis* y *Porites astreoides*) en Jamaica usando censos fotográficos anuales, encontrando que las tasas de mortalidad parcial y total de las colonias eran dependientes del tamaño de la colonia en todas las especies. Existen otros trabajos enfocados a corales del Pacífico, algunos de ellos son los efectuados por Babcock (1988 y 1991) en Geoffrey Bay y Magnetic Island para *Goniastrea aspera*, *G. favulus* y *Platygyra sinensis* los cuales forman colonias masivas encontrando que en varias poblaciones la talla media disminuye con la edad, y las colonias jóvenes tienen una mayor tasa de mortalidad. Schiller (1993) trabajando con *Cladocora caespitosa* en la bahía de Piran en el mar Adriático, evaluó la frecuencia de la talla en dos poblaciones distintas de este organismo, encontrando que la frecuencia disminuye en la zona arenosa. En

México sólo existen estudios de ecología de comunidades (estructura de la comunidad coralina) realizados en los arrecifes, como son los de: Jordan-Dahlgren *et. al.* (1981), Castañares y Soto (1982), Yedid (1982), Carricart-Ganivet (1985), Horta-Puga y Carricart-Ganivet (1985) y Reyes *et al.* (1987).

Uno de los manuales más difundidos para la identificación de corales escleractinios del Atlántico es el elaborado por Smith (1948), que incluye 59 corales del Atlántico oeste tropical y aborda de manera general la biología y distribución de los mismos. Entre los trabajos posteriores a Smith que han contribuido a la taxonomía de los corales del Atlántico, figuran el de Squires (1958) quien redescubrió a 20 especies de Bimini, en la Bahamas; Almy y Carrión-Torres (1963) redescubrieron 34 especies de Puerto Rico; finalmente Roos (1971) presentó una diagnosis de 34 especies de Curazao. Este último autor en su trabajo señala que la composición de las listas de especie de los corales arrecifales del Mar Caribe (Atlántico) depende del concepto de especie de cada autor y que no se sabe con exactitud que es una especie, forma o variedad de coral, Roos también hace notar lo subjetivo de la delimitación e identificación que actualmente se practica en el estudio de los corales. Cairns (1982) colectó algunos ejemplares de *D. clivosa* y *D. strigosa* en Carrie Bow Cay, Belice para su descripción, Zlatarski (1982) realizó una descripción sistemática de los corales escleractinios de Cuba incluyendo especies del género *Diploria* indicando la distribución batimétrica de cada una y sus afinidades con especies fósiles y actuales, asimismo es el único que menciona las anomalías que se pueden presentar a nivel de género en *Diploria*.

Wells (1973) describe nuevas especies y formas en el Caribe y presenta una lista de 69 especies de corales escleractinios hermatípicos y ahermatípicos para

el área de Jamaica. En 1974 y 1977 se realizaron simposios internacionales sobre arrecifes coralinos en Brisbane, Australia y en Miami, Florida, respectivamente; en estas reuniones se discutió lo referente a la variación de los caracteres morfológicos (Wijsman-Best 1974, Jaubert 1977, Brakel 1977) y la aplicación de la microscopía electrónica de barrido al reconocimiento de las especies de coral (Jell 1974, Oekentrop 1974, Chevalier 1974), no obstante, otros autores ya habían tratado de encontrar caracteres para uso taxonómico en la anatomía e histología de las partes suaves (Matthai 1914) y en la estructura macroscópica del esqueleto (Matthai 1914, Vaughan 1918, Umbgrove 1939, Crossland 1952, Wells 1954, Chevalier 1972, Wijsman-Best 1972).

Por otro lado, pocos han sido los intentos de la aplicación de otros procedimientos diferentes a los morfológicos que permitan delimitar a las especies de coral. Entre dichos procedimientos figuran los de carácter cariológico (Wijsman-Best 1974), etológico (Lang 1971, Wells 1973) y ecológico (Yonge 1963) y Ayre *et al.*(1991) quienes trabajaron con *Acropora cuneata* y *A. palifera* en 12 arrecifes de la Gran Barrera de Arrecifes, concluyendo que la morfología esquelética de estas dos especies dentro de un mismo biotopo tienen más en común uno con otro que con la morfología esquelética de la misma especie de diferentes biotopos.

ZONA DE ESTUDIO

El arrecife "El Verde" se encuentra situado en el Golfo de México, a 4.8 km. del Puerto de Veracruz formando parte de una serie de arrecifes, cayos e islas que conforman el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV, Fig. 3) y se ubica geográficamente a los 19° 11' 50" latitud Norte y 96° 04' 06" longitud Oeste (Fig. 5) (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993). Es una formación coralina (Heilprin, 1890) cuya plataforma arrecifal es de forma alargada en dirección NO - SE midiendo 1100 m de largo y 750 m de ancho; tiene profundidades que oscilan entre 0.5 y 2.0 m aproximadamente, la profundidad media es de 0.8 m, y el substrato está constituido por arena de origen coralino y restos de moluscos principalmente. Dentro de ella se encuentra una zonación bien marcada en la cual de la línea de playa hacia afuera se observan: áreas de arena coralina (blanquizales), parches de *Thalassia testudinum* (ceibadales o pastos marinos) en el norte y oeste y la zona de coral vivo y restos de esqueletos de coral que se extiende hasta el talud arrecifal el cual presenta una mayor diversidad de organismos. En el noroeste la pendiente hacia el talud es suave, por lo que no existen límites definidos entre talud y plataforma, en ésta área se encuentra un jardín de gorgonáceos constituido principalmente por *Pseudoplexaura porosa* y existen también parches del coral de fuego *Millepora alcicornis*. Los corales más abundantes en la plataforma son *Diploria* y *Siderastrea* y en menor proporción *Porites*. La cresta arrecifal esta bien desarrollada al sur - sudeste, este y norte de la plataforma, quedando al descubierto en bajamar; en la región sur - sudeste se advierten grandes parches de zoanthideos, en la sur - sudoeste se

encuentran principalmente *Millepora alcicornis* y erizos del género *Echinometra*.

Los taludes de barlovento y sotavento caen desde la cresta arrecifal a profundidades máximas de 27 m. En el extremo Sur se encuentra una isla de forma alargada y orientada de Noroeste a Sudeste, con una longitud aproximada de 225 m y una anchura de 125 m (Fig. 5).

Origen: El SAV está formado por bajos, islas y arrecifes situados en la porción interna de la plataforma continental (PEMEX 1987) que se elevan desde profundidades cercanas a los 40 m. Está construido en un banco de restos bioclásticos calcáreos de materiales coralinos pertenecientes al Pleistoceno reciente, y es producto del descenso en el nivel del mar, debido a la última glaciación (Emery 1963, PEMEX 1987).

Oceanografía: Las masas de agua que rodean a los arrecifes, pueden clasificarse en tres tipos: aguas oceánicas, aguas costeras y aguas de mezcla. La alta salinidad es aportada por las aguas oceánicas con valores de 36‰ en superficie, hasta 36.7‰ a 20 m de profundidad, y por valores inferiores a 36‰ propios de las aguas costeras que reciben aportes fluviales (Villalobos 1971).

Clima: Los arrecifes se encuentran cercanos a la costa por lo que están sujetos a las variaciones climáticas que se registran en el Puerto de Veracruz, por a ello los datos climáticos del Centro de Previsión del Golfo en Veracruz, Ver. que cuenta con anotaciones y promedios de más de 50 años, han permitido considerar el clima de la zona de estudio como tipo $Aw^{2(w)(i)}$, tropical subhúmedo con lluvias en verano y sequía intraestival y temperatura media anual mayor a los 18°C (García 1973). Los vientos predominantes desde el mes

de septiembre hasta abril son del Norte y pueden llegar a ser del tipo huracanado, durante los meses restantes predominan los vientos del Este y Sureste (Cetnal 1970). Son tan drásticas las modificaciones producidas durante el invierno, que la recuperación de los elementos de la biota arrecifal que se inicia en marzo, alcanza su máximo desarrollo hasta los meses de Junio y Julio (Vargas-Hernández *et al.* 1993).

Diversidad: Dentro de las aguas que rodean a estos arrecifes podemos encontrar una flora constituida por: *Thalassia testudinum*, *Halimeda opuntia*, *H. discoidea*, *Caulerpa sertuloiroides*, *C. cupressoides*, *Padina pavonea*, *Galaxaura* spp, *Rizocephalus phoenix*, *Enteromorpha lingulata*, *Cymopodia barbata* y *Dictyota* spp (Zizumbo-Alamilla 1995). Y dentro de la fauna observamos Erizos: *Equinometra lucunter*, *E. viridis*, *Diadema antillarum*, *Eucidaris tribuloides*, *Lytechinus variegatus*, *Tripneustes ventricosus*; Arañas de mar: *Ophiocoma* spp y *Ophioderma* spp. Gasterópodos: *Cerithium* spp, *Astraea* spp, *Aplysia* spp.(Villalobos 1971). Poliquetos: *Hermodice* spp, *Eunice* spp, y *Nereis* spp (Horta-Puga 1982). Crustáceos: *Carcinus tibicen*, *Mithrax forceps*, *Portunus* spp, *Dardanus venosus*, *Callinectes marginata*. Cnidarios: *Montastrea annularis*, *M. cavernosa*, *Diploria clivosa*, *D. strigosa*, *Siderastrea radians*, *Porites astreoides*, *P. porites*, *P. branneri*, *Stephanocoenia michelinii*, *Colpophyllia natans*, *Agaricia agaricites*, *Leptoseris cuculata*, *Scolymia* sp, *Acropora palmata*, *A. cervicornis*, *Millepora alcicornis* (Yedid 1982) *Zoanthus sociatus* y *Stoichactis helianthus* (Villalobos 1971).

METODOLOGÍA

Trabajo de Campo

Se efectuaron seis visitas al arrecife coralino Isla Verde, Ver. durante los meses de octubre, noviembre, diciembre de 1996 y abril, mayo y junio de 1997. En la primera salida se realizó una prospección del área de estudio, que consistió en la toma de fotografías del área de muestreo y elaboración de mapas de la isla donde se delimitaron las zonas ocupadas por arena, ceibadal y coral, se determinaron además el número y posición de las estaciones de muestreo (Fig. 5).

Para calcular los diferentes parámetros poblacionales (densidad, cobertura, talla y volumen) se realizaron muestreos en el área de plataforma arrecifal, se ubicaron 66 estaciones de muestreo, dichas estaciones se distribuyeron abarcando todos los biotopos (arena, ceibadal y coral) que se encuentran en la planicie arrecifal, por lo que el muestreo fue dirigido. En cada estación se colocaron cuadrantes de 5x5 m (25 m²), área que se ha observado es la adecuada para estudios ecológicos de comunidades coralinas en planicie arrecifal (Bak y Engel 1979, Scheer 1974 y 1978), una vez colocados los cuadrantes utilizando cabos de nylon con pastillas de plomo en los ángulos y procurando se formara un cuadrado, se contó el número de organismos de *Diploria* spp presentes dentro del mismo y con una cinta métrica se tomaron las medidas de largo, ancho y altura, anotando estos datos en tablas acrílicas con un formato previamente determinado (Tabla II), además se tomo nota de las siguientes características para cada colonia:

- a) forma aproximada de la colonia, se consideró, para efectos del muestreo como un individuo a toda colonia sin conexión histológica con otra (Connell 1973, Babcock 1988).
- b) presencia de mortalidad parcial, haciendo una estimación del porcentaje de tejido muerto en la colonia.
- c) porcentaje de la colonia que estaba dentro del cuadrante.

De cada individuo se cortó con ayuda de cincel y martillo un fragmento no mayor a 5 cm², y se colocó en bolsas de plástico debidamente etiquetadas para su identificación en el Laboratorio.

Trabajo de Laboratorio

Preparación de muestras:

Los fragmentos de colonias colectados en el campo se lavaron cuidadosamente con agua corriente para separar el tejido del esqueleto, y éste se puso a secar a la luz del sol debidamente etiquetado, para su posterior determinación.

Morfometría e identificación de especies:

Con microscopio estereoscópico en cada fragmento de esqueleto de *Diploria* spp se contabilizó el número de escleroseptos por cm lineal y la presencia de una o dos series de escleroseptos (Fig. 1). Para la identificación de los organismos se utilizaron claves de identificación sistemática de *Diploria* spp (Smith 1948, Squires 1958, Cairns 1982, Zlatarski 1982) se tomó como carácter principal para dividir a las especies el número de escleroseptos por centímetro por lo que se consideró como *D. strigosa* los individuos que presentaron de 11 a

24 escleroseptos/cm y *D. clivosa* cuando presentaron 25 o más escleroseptos/cm, y la presencia de una o dos series de escleroseptos respectivamente.

Trabajo de Gabinete

Tablas de Vida:

El primer paso para obtener las tablas de vida fue establecer la edad de los corales, debido a que el conocimiento sobre las tasas de crecimiento en *Diploria* spp es escaso, ya que sólo se conocen adecuadamente para el área de Bermuda, el cual es el arrecife ubicado a mayor latitud en el Atlántico. Además no existe aparentemente un sólo dato sobre *D. clivosa* ello debido a la forma del coralo (esqueleto de la colonia), ya que su superficie presenta protuberancias irregulares de acuerdo a diferentes autores (Tabla I) lo que de acuerdo con algunos autores lo descalifica para estudios de crecimiento (Guzmán, *et al.* 1991). Por lo anterior y para tomar una decisión sobre la tasa de crecimiento a utilizar para describir la estructura de la población de *Diploria* spp en el SAV se consideró:

- 1) Dado que en Veracruz no existen datos sobre crecimiento de *Diploria* spp; se tomaron en cuenta los datos existentes sobre *D. strigosa* de otras regiones del Atlántico.
- 2) El crecimiento medido como incremento lineal (extensión lineal) en las bandas de crecimiento de *D. strigosa* y el crecimiento medido como incremento en la extensión ocupada por los escleroseptos de un valle, es relativamente el mismo (Knap *et al.* 1983), entonces el aumento de talla es muy probable que se de en todas las dimensiones de forma similar.

3) Puesto que solo existen datos de crecimiento de *D. strigosa* para Bermuda y Aruba, se calculó el promedio de datos para Bermuda y después se promedió con el dato de Aruba (promedio ponderado); el dato ponderado se considera como más representativo (Tabla III).

Por todo lo anterior el dato de crecimiento con el que se elaboraron los cálculos para obtener la edad y posteriormente las tablas de vida fue: 3.95 mm/año.

La edad se obtuvo dividiendo el radio promedio entre la tasa de crecimiento anual, procedimiento utilizado por otros autores para el cálculo de la edad en corales masivos (Babcock 1991, Dodge y Vaisnys 1977) (Tabla IV).

$$\text{Edad} = \text{radio promedio (m)} / 0.00395 \text{ m/año}$$

$$\text{radio promedio del coral} = (\text{largo}/2 + \text{ancho}/2 + \text{altura}) / 3$$

En este estudio se utilizaron los organismos a partir de los 6 años se trabajó con intervalos de edad de 15 años, se hicieron gráficas de la frecuencia contra el intervalo de edad, efectuándose un análisis de regresión exponencial donde se observó la tendencia que presentaban las poblaciones, se prosiguió a elaborar las tablas de vida utilizando los intervalos de edad y la frecuencia para cada intervalo de edad, a partir de éstos se obtuvieron las tablas de Vida para las dos especies.

En donde

x = intervalo de edad en años

n_x = número de individuos sobrevivientes a la edad x

l_x = proporción de los organismos que sobreviven a la edad x . Con estos datos se realizaron las curvas de Supervivencia.

$$l_x = n_x / n_0$$

n_0 = número de individuos al inicio de la cohorte.

dx = número de individuos que mueren durante el intervalo

$$dx = l_x - l_{x+1}$$

q_x = tasa de mortalidad específica por edad. Con estos se realizaron las curvas de Mortalidad.

$$q_x = dx / l_x$$

L_x = número promedio de individuos que viven durante la edad x .

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$$

T_x = número total de años que le quedan por vivir, en promedio, a los sobrevivientes que han alcanzado la edad x ; se calculó como la frecuencia acumulada de L_x desde abajo hacia arriba.

$$T_x = \sum_m^x L_x$$

m = edad máxima alcanzada

e_x = esperanza media de vida para un individuo de edad x , o sea el tiempo que le queda por vivir a ese estadio.

$$e_x = T_x / l_x$$

Comparación de la estructura estable por edades y la curva de supervivencia.

Las pendientes de las curvas de supervivencia y mortalidad de ambas especies se compararon estadísticamente, para observar si existían o no diferencias significativas utilizando un análisis de covarianza (ANCOVA) (Sokal y Rohlf 1969), y se trabajó bajo las siguientes suposiciones:

$$H_0 : b_1 = b_2$$

$$H_A : b_1 \neq b_2$$

Si $F_T > F_C$ Se acepta H_0

Si $F_T < F_C$ Se acepta H_A

$$F_C = (b_1 - b_2)^2 / [((\sum x_1^2 + \sum x_2^2) / (\sum x_1^2)(\sum x_2^2))] S_{xy}^2$$

donde

$$S_{xy}^2 = [((\sum y_1^2 - ((\sum xy)_1^2 / \sum x_1^2)) + ((\sum y_2^2 - ((\sum yx)_2^2 / \sum x_2^2)) / ((a_1 - a_2) - 4))]$$

Se comparó F_C con $F_{T \infty [1, (a_1 + a_2) - 4]}$.

F_C = estadístico F para comparación de dos pendientes

$F_{T \infty [1, (a_1 + a_2) - 4]}$ = significancia al 0.05

b_1 = pendiente de la regresión 1 (tasa de crecimiento de la población 1)

b_2 = pendiente de la regresión 2 (tasa de crecimiento de la población 2)

a_1 = número de datos de la regresión 1

a_2 = número de datos de la regresión 2

Determinación de parámetros poblacionales:

A partir de los datos obtenidos en los cuadrantes: número de individuos por cuadrante y su largo, ancho y altura, se obtuvieron los siguientes parámetros poblacionales mediante sus correspondientes fórmulas:

Densidad especie i (No. individuos sp_i /unidad de área) = Individuos sp_i contados/área del cuadrante

$$\text{Densidad relativa} = (\text{Densidad } sp_i / \text{Densidad total}) * 100$$

$$\text{Cobertura total} = \sum C_n$$

$$\text{Cobertura relativa} = (C_{ni} / \sum C_n) * 100$$

Donde

$$\sum C_n = C_1 + C_2 + C_3 + \dots + C_n$$

$$C_n = \pi r^2$$

$$r = (\text{Largo} + \text{Ancho})/4$$

Se determinó el volumen de los organismos utilizando la fórmula para calcular el volumen de un hemiesfera considerando al organismo como tal (Dodge y Thomson 1974, Dodge y Vaisnys 1977).

$$\text{Volumen (masa esquelética)} = (4\pi r^3)/6$$

Donde

$$r = (\text{Largo}/2 + \text{Ancho}/2 + \text{Altura})/3$$

Se utilizó una Prueba t de Student con $p=95\%$ y $gl=130$ para comparar las densidades poblacionales de *D. clivosa* ($\bar{x}=0.5$, $s^2=0.47558$) y *D. strigosa* ($\bar{x}=0.535$ y $s^2=0.34017$), $t_{teor}(\infty=0.05, gl=130)=1.978$.

Distribución fenotípica de la población:

Se determinó la frecuencia para cada número de escleroseptos/cm, desde 11 que fue el número mínimo de escleroseptos/cm que se presentó, hasta 35 escleroseptos/cm que fue el máximo. Se separó a los organismos con base en la presencia de una o dos series de escleroseptos y se elaboraron histogramas de frecuencias tanto absoluta como relativa, donde se identificaron los puntos donde la frecuencia fue mayor o donde no se presentaron.

RESULTADOS Y DISCUSION

Estructura poblacional.

Para determinar la composición por edades de *Diploria* (tabla V) debido a la falta de datos de crecimiento en Veracruz se tomaron como base varios trabajos que han revelado la tasa anual de crecimiento, obtenida a partir de las bandas anuales esquelética (Dodge y Thomson 1974, Dodge y Vaisnys 1975 y 1977, Knap *et al.* 1983, Shen *et al.* 1987, Logan y Tomascik 1991, Eakin *et al.* 1993, Logan *et al.* 1994). Una ventaja de las colonias meandroides es que casi no tienen limitación en su crecimiento debido a la división incompleta de los tejidos (Barnes 1973, Wijsman-Best 1974), y los datos disponibles indican que para formas de crecimiento masivo la tasa promedio de crecimiento no muestra un decremento sistemático en una escala de tiempo de décadas, y los análisis de núcleos y superficie externa de colonias de metros de diámetro, indican que las cabezas coralinas de centurias de edad pueden continuar creciendo a tasas normales (Buddemeier 1974, Dodge y Thomson 1974, Buddemeier y Kinzie 1976).

La estructura poblacional de ambas especies fue similar, ya que se presenta mayor cantidad de individuos en las clases de edad jóvenes y pocos en las clases de edad viejas, presentándose un individuo en 223 años perteneciente a *D. strigosa* y para las marcas de clase de edad de 193 y 208 no se encontraron organismos (Tabla VII y VIII, Fig. 6).

Al graficar los datos de frecuencia por clase de edad (figuras 6 y 7) se obtuvieron curvas de tipo exponencial con pendientes negativas ($b = -0.033606$ para *D. clivosa* y $b = -0.042842$ para *D. strigosa* y con coeficientes $r^2 = 0.9848$ y $r^2 = 0.9581$) (tabla VI), lo que implica una relación inversa entre la edad y la frecuencia, lo que concordó con lo registrado para otros corales masivos como *D. labyrinthiformis* en Bermuda (Dodge y Vaisnys 1977) y *Goniastrea aspera*, *G. favulus* y *Platygyra sinensis* en el Pacífico (Babcock 1991). Algunos corales y otros organismos como vertebrados de vida larga y con reproducción estacional, árboles de las regiones templadas presentan iteroparidad superpuesta: se reproducen repetidamente (en el supuesto de que sobrevivan lo suficiente), pero de todos modos poseen una estación de reproducción específica (Begon *et al.* 1988). Debido a los problemas prácticos que implica construir una tabla de vida de cohorte para organismos iteróparos de vida larga, existe la alternativa de construir tablas de vida estática (también llamada específica en el tiempo o vertical), cuya base son las estructuras de edad. Tomando en consideración que la meta era obtener y comparar las tendencias generales de las estructuras de edad más que los cambios en cada clase de edad, tal como lo sugieren Begon *et al.* (1988), dichas tendencias se observan en la Fig. 6, sin embargo la composición por edades de los corales tiende a presentar estos tipos de fluctuaciones las cuales son más evidentes en corales ramificados como los agaricidos y acroporidos, debido a la morfología esquelética que presentan pues su esqueleto se rompe más fácilmente a consecuencia de disturbios como son huracanes (Connell 1973, Neigel y Avise 1983, Hughes y Jackson 1985, Wallace 1985, Hughes 1988) o en el caso de los arrecifes de Veracruz debido a los Nortes (Jordan-Dahlgren 1992). Empero en los corales masivos las fluctuaciones son menores debido a la morfología esquelética, ya que ésta es

robusta y por lo regular tiene un mayor sustrato de fijación (Connell 1973, Dodge y Vaisnys 1977, Vaisnys y Dodge 1980, Babcock 1988 y 1991, Schiller 1993), en este caso actúa más la mortalidad parcial que la fragmentación.

Debido a que el comportamiento de ambas especies fue muy parecido, y la diferencia entre las pendientes de las curvas de composición por edades era escasa, se optó por aplicar un análisis de covarianza (ANCOVA), el cual se utiliza para comparar dos rectas de regresión tomadas de poblaciones diferentes (Silva-Rodríguez 1992, Sokal y Rohlf 1969), en este caso se obtuvo un valor de $F_c=0.00065$, siendo la F de Tablas $F_{T0.05(1,17)}=6.04$ (Anexo), por lo que se acepta la Hipótesis nula ($H_0: b_1 = b_2$) en la que no existen diferencias significativas entre la composición por edades de las poblaciones de ambas especies, así que las leves diferencias en las pendientes de las curvas de ambas especies (tabla V), se deben probablemente, a que los corales son organismos modulares en los cuales la fisión, fusión y mortalidad parcial pueden enmascarar el tamaño real de la colonia, estos fenómenos están presentes en la planicie arrecifal de Isla Verde, ya que es muy común encontrar organismos que presenten mortalidad parcial, ya sean microatolones u otros con la superficie dañada y presentando diferentes grados de mortalidad o daño tisular.

La tasa de supervivencia fue de poco más de la mitad de un intervalo de edad a otro, ya que del primero (intervalo de edad de 6 a 20 años, marca de clase de edad 13) al segundo (21-35 años, marca de clase de edad 28) la tasa de supervivencia paso de 1 a 0.545 en *D. clivosa* y 0.589 en *D. strigosa* (Tabla IX), la mayor diferencia entre las especies se presentó en la marca de clase de edad 73, donde la tasa de supervivencia de *D. clivosa* es 0.16774 y la de *D. strigosa* es 0.11079, aún así se obtuvo una curva de supervivencia de tipo III para cada

especie (Fig. 9), esto coincide con lo obtenido por Babcock (1988) para *Goniastrea favulus*, *G. aspera* y *Platygyra sinensis* que también son especies masivas, en Geoffrey Bay y Pioneer Bay en la Gran Barrera Australiana. Al comparar las pendientes de las curvas de supervivencia de ambas especies por medio de ANCOVA siendo $F_C = 2.339 \times 10^{-6}$, mientras que $F_T_{0.05(1,17)} = 6.04$ (Anexo), por lo que no existen diferencias entre las tasas de supervivencia de ambas especies.

En el caso de *Diploria* al construir las tablas de vida para las dos especies se observó en general, la tasa de mortalidad fue alta en casi todas las clases de edad y la mayor tasa de mortalidad fue en la marca de clase de edad de 148 y 163 para *D. clivosa* y *D. strigosa* respectivamente, además esta última presentó una tasa de mortalidad negativa de -1.0 en la marca de clase de edad de 133 años (Tabla X, Fig. 9). Debido a que al elaborar las tablas de vida no se detectaron organismos de *D. strigosa* de la clase de edad 133 se incluyó un individuo en ella, ya que en la clase de edad 148 se registraron dos organismos, por lo que se consideró que para que existieran éstos, era necesario que en la clase anterior hubiese por lo menos un individuo, sin embargo, también es probable que los organismos de la clase de edad 133 hubiesen sido víctimas de alguna malentidad; esto no interfiere de alguna manera en la composición por edades de las poblaciones y facilita la obtención de la tabla de vida, además se descartaron organismos de *D. strigosa* de la clase de edad 223 ya que su presencia es muy rara en la planicie, sin embargo, existe otro organismo en un canal de la cresta cuyo diámetro es de casi 3 m siendo el coral más grande de este género que se encuentra en Isla Verde, el descartar organismos que se encuentren en los extremos es un procedimiento aceptado y practicado en trabajos con corales masivos (Dodge y Vaisnys 1977, Babcock 1988) debido a la rareza de su

aparición en algunos arrecifes. Sin embargo, los patrones de mortalidad que se presentan en la Fig. 9 están relacionados con el tamaño de la colonia. La mayoría de las colonias pequeñas mueren completamente o escapan dañadas, mientras la mayoría de los corales grandes sufren mortalidad parcial (Hughes y Jackson 1980). La mortalidad parcial puede también resultar en la formación de dos o mas colonias similares por fisión de una colonia grande previamente existente. La alta mortalidad de las colonias pequeñas puede explicarse de la siguiente forma: si se daña una pequeña porción de tejido vivo de una colonia grande, la parte expuesta del esqueleto se cubre por regeneración del tejido circundante, pero si el mismo daño ocurre en una colonia pequeña la regeneración es mas lenta, incrementando la posibilidad de muerte de la colonia (Hughes y Jackson 1985). La fisión forma colonias adyacentes las cuales presumiblemente son de idéntico genotipo, el ulterior crecimiento lateral podría reunir estas colonias y eventualmente la fusión podría ocurrir, pero debido a que la primera es más frecuente, es factible que exista una gran cantidad de organismos de tallas pequeñas y pocos organismos de tallas grandes (Tabla VI), sin embargo una proporción de estos individuos se deben al reclutamiento, aún cuando se ha reportado que éste es muy bajo en la zona del Caribe y Bermuda (Bak y Engel 1979, Rylaarsdam 1983, Rogers *et al.* 1984, Szmant 1986, Soong 1990) por lo que en la región del SAV es probable se siga el mismo patrón.

Respecto a la esperanza de vida en *D. clivosa* se presenta una esperanza de vida de 613 años para los de la marca de clase de edad 13 y de 155 años para los de la marca de clase de edad de 148, siendo la máxima de 700 años para la marca de clase de edad de 58. Mientras que en *D. strigosa* fue de 642.5 años para la marca de clase de edad de 13 y 171.5 para la de 163, además mostró el valor más alto: 1200.5 para la marca de clase de edad 133 (Tabla XI y Fig, 10).

Asimismo se observa en la Fig. 10 que las edades críticas para *D. clivosa* son en los intervalos de 43, 73, 103 y 148 años, en tanto que en *D. strigosa* disminuye suavemente la esperanza de vida llegando a una de sus edades críticas a los 103 años y la otra a los 163, sin embargo su esperanza de vida aumenta significativamente a los 133 años siendo de 1200.5 años, de acuerdo a lo reportado en la literatura en colonias de mayor tamaño aumenta la esperanza de vida, ya que los organismos son mas resistentes a daños por tormentas o por depredación, sin embargo, la posibilidad de muerte de parte del tejido de la colonia (mortalidad parcial) también aumenta conforme aumenta el tamaño de ella.

Parámetros poblacionales

En la zona de estudio se encontraron un total de 1708 organismos, 825 pertenecientes a *D. clivosa* y 883 a *D. strigosa*, en 66 cuadrantes de 25m² cada uno sobre la plataforma arrecifal de Isla Verde, Ver. (Tabla XII), por lo que el área muestreada fue de 1650m², ello dió como resultado una densidad de 103.515individuos/100m², la densidad por especies fue: 50 individuos/100m² de *D. clivosa* y 53.515individuos/100m² de *D. strigosa* (0.5 ± 0.6896 individuos/m² y 0.535 ± 0.583 individuos/m² respectivamente) (Tablas XII y XIII), debido a la similitud de las medias de las densidades poblacionales se aplicó la Prueba t de Student cuyo objetivo es encontrar si existen diferencias significativas entre medias entre datos pareados (Daniel 1987), encontrándose que $t_c = 0.48839$ y $t_{T(0.05,130)} = 1.978$ (Anexo), por lo que no existen diferencias significativas en la cantidad de individuos por unidad de área entre ambas especies. La cobertura total fue de 175.74989 m², de los cuales 96.43m² corresponden a *D. clivosa* y 79.317m² a *D. strigosa* (Tabla XII), por lo que los valores de la cobertura

relativa fueron 5.84% y el 4.8% respectivamente y una cobertura relativa total de 10.65% (Tabla XIII). Los promedios de porcentaje estimado de mortalidad parcial fueron $4.9091\% \pm 14.5615$ para colonias de *D. clivosa* y $3.1597\% \pm 11.393$ para las de *D. strigosa*. Los valores para ambas especies son similares, sin embargo, *D. strigosa* presentó una densidad mayor que la de *D. clivosa* mientras que en la cobertura sucedió lo contrario, la cobertura de *D. strigosa* fue menor que la de *D. clivosa* (Tablas XII y XIII), por lo que se encuentran más organismos del primero pero son de menor tamaño. Trabajos realizados en Bermuda por Dodge y Vaisnys (1977) muestran una cobertura del 60-70% para *D. strigosa*, sin embargo no se presentan datos para *D. clivosa*, pero si para *D. labyrinthiformis* que presenta una cobertura de 30-40%.

Distribución Fenotípica de la Población

Al examinar las muestras de *Diploria* colectadas se encontró que exhibían desde 11 hasta 35 escleroseptos/cm lineal (Tabla XIV) y que el 94.96% presentó dos series de escleroseptos, mientras que solo el 5.04% presentó una serie. Al graficar los datos de frecuencia absoluta con respecto al número de escleroseptos/cm (Fig. 11), se observó que la mayor frecuencia para dos series de escleroseptos fue de 128 organismos con 28 escleroseptos/cm, mientras que para una serie de escleroseptos fueron 24 organismos con 16 escleroseptos/cm. Tomando a los organismos de las poblaciones de ambas especies como un total y los que presentaron dos series de escleroseptos, se observó que presentaron una distribución con baja frecuencia en los valores extremos (11 y 35 escleroseptos/cm) y la curva de distribución presentó varios picos con la mayor frecuencia en 28 escleroseptos/cm. La distribución de frecuencias para una serie de escleroseptos presentó 3 picos en 13, 16 y 20 escleroseptos/cm con

frecuencias de 9, 24 y 10 individuos respectivamente pero, a partir de los 24 escleroseptos/cm sólo se presentaron 2 individuos en 27 y 28 escleroseptos/cm siendo en éste donde se encontró el último representante con una serie de escleroseptos. Al revisar la curva de frecuencia relativa de las series de escleroseptos contra el número de escleroseptos (Fig. 12) se encontró que la mayor frecuencia relativa fue de 27.91% para organismos con una serie de escleroseptos y 16 escleroseptos/cm (Tabla XIV), mientras que los organismos con 28 escleroseptos/cm presentaron una frecuencia relativa del 9.43 y 9.86% para la población total y dos series de escleroseptos respectivamente.

El sistema de clasificación de los corales pétreos aún en el presente, esta basado casi enteramente en los caracteres esqueléticos (Vaughan y Wells 1943, Wells 1956, Goreau 1961, Lang 1971, Veron 1995). Pero en la practica este método sufre de severas limitaciones, ya que frecuentemente no se puede discriminar entre variaciones inducidas por el hábitat dentro de una especie, de la diversidad entre especies. Este problema se ve aguzado por la extrema adaptabilidad que presentan estos animales a diferentes circunstancias ecológicas. En teoría al menos, una especie de coral puede ser una entidad definible con su completo rango de variabilidad y distribución conocida (Veron 1981). Pero muchas especies tienen ecomorfos: variaciones esqueléticas intraespecíficas determinadas fenotípica y/o genotípicamente en respuesta a condiciones ecológicas específicas. Los caracteres esqueléticos mas frecuentemente usados para la clasificación taxonómica de los faviidos a los cuales pertenece *Diploria* son: número y tipo de escleroseptos, densidad de coralitos, diámetro de los coralitos, longitud del valle y dentición de los escleroseptos. Dentro de este suborden encontramos varias familias una de ellas la Faviinae, que es un grupo muy común de corales arrecifales, con una amplia

ocurrencia geográfica tanto en el Indopacífico como en el Atlántico (Wells 1956, Wijsman-Best 1972 y 1974) además de que son fácilmente reconocibles en el campo, al menos teóricamente; sin embargo, como se mencionó anteriormente, esto no sucede en lo que a las especies de *Diploria* en Isla Verde y al realizar el análisis de la presencia de una o dos series de escleroseptos (Tabla XIV, Fig. 12) se observa que 94.96% de los organismos presenta dos series de escleroseptos y el 5.04% presenta una sola serie y contrario a lo citado por algunos autores (Squires 1958, Zlatarski 1982, Almy y Carrión-Torres 1963) los organismos que presentan dos series de escleroseptos, una completa y otra incompleta, alternadas, no sólo se presentaron en organismos con 30 o más escleroseptos/cm, sino en organismos que presentan desde 12 hasta 35 escleroseptos/cm, mientras que una sola serie, que correspondería a *D. strigosa* presentan su máxima frecuencia en 16 escleroseptos/cm con 24 organismos estos resultados se observan en la figura 10. Al separar los organismos con una serie de escleroseptos se encontró que el 0.24% de los organismos con 25 o más escleroseptos/cm y el 9.51% de organismos con 24 o menos escleroseptos/cm la presentaron, por lo que esta característica no es útil para separar morfológicamente a ambas especies ya que en ninguna de las dos especies se presenta de manera constante. Sin embargo, se conoce que en los faviidos meandroides, el número de escleroseptos y el número de bocas o “coralitos” por valle, muestran una gran variabilidad al correlacionarlos con diferentes factores ecológicos, esto lo comprobó Wijsman-Best (1972 y 1974) en Nueva Caledonia donde encontró que el número de escleroseptos/cm y bocas por valle tienen una relación inversa con la profundidad, pero esto no sucede cuando el agua esta saturada de oxígeno; al parecer la mayoría de las especies de los Faviidae se distribuyen ampliamente sobre varios biotopos, y están sujetas a tal variación de

los factores ecológicos mayores tales como disponibilidad de luz y oxígeno, que son responsables de una variabilidad alta en toda la familia. Si esto sucede en un biotopo de un sólo arrecife, es aún más factible que se presente en regiones cuyas características ecológicas son completamente distintas ya que en la región sudoeste del golfo de México, en donde se encuentra situado el SAV, la plataforma continental tiene una extensión variable, los sedimentos del fondo son principalmente de origen terrígeno y cerca de la costa sus aguas están influidas por las descargas de la tierra, principalmente en la porción sudeste, donde las descargas de los ríos (Fig.4) pueden formar amplias plumas salobres, y bajo la influencia de los vientos prevalecientes, del oriente, las aguas que son transportadas hacia la costa oriental forman una corriente, de fuerza y dirección variable (PEMEX 1987, De la Lanza 1989, Rodríguez-Varela y Cruz-Gómez 1995). Mientras que en el Caribe la plataforma es carbonatada y no se ve afectada por las descargas terrestres, y en los arrecifes que existen en esta región se han registrado las tres especies del género *Diploria*, sin reportar algún problema en su identificación (Jordan-Dahlgren 1979, Castañares y Soto 1982, Fenner 1988, Reyes *et al.* 1989).

CONCLUSIONES

De un total de 1708 individuos, 825 fueron *D. clivosa* y 883 *D. strigosa*; resultando una densidad de 0.5 ± 0.6896 inds/m² y 0.53515 ± 0.583 inds/m² respectivamente, no existiendo diferencias significativas entre ambas.

La cobertura relativa de *D. clivosa* fue mayor (5.8%) que la de *D. strigosa* (4.8%).

La composición por clases de edad (estructura poblacional) no muestra diferencias estadísticamente significativas entre ambas especies, por lo que en lo que a estructura poblacional se refiere, resulta muy difícil reconocer una especie de *Diploria* de otra en el Arrecife el Verde, Veracruz.

Asimismo, tampoco existen diferencias significativas en las tasas de supervivencia y el índice de mortalidad entre las poblaciones de *D. clivosa* y *D. strigosa*.

Por lo que, desde el punto de vista de sus parámetros poblacionales, *D. clivosa* y *D. strigosa* son iguales.

En el arrecife de Isla Verde el 5% de los organismos pertenecientes a *Diploria* spp presenta una serie de escleroseptos y el 95% presenta dos series de escleroseptos.

Se observa una serie de escleroseptos en organismos que presentan desde 11 hasta 28 escleroseptos/cm, mientras que encontramos dos series de escleroseptos en organismos que muestran desde 12 hasta 35 escleroseptos/cm.

La característica de presencia de uno o dos series de escleroseptos y el número de escleroseptos/cm, en Isla Verde no es útil para distinguir entre *D. clivosa* y *D. strigosa*.

Los caracteres en los que se basa la taxonomía de *Diploria* deben ser examinados en diferentes ambientes marinos para ver cuales son conservativos y cuales adaptativos, para así usar los caracteres cuando su tasa de variación pueda ser correlacionada con algunos factores ambientales y la desviación morfológica por lo tanto sea predicha de acuerdo a su hábitat.

CONSIDERACIONES FINALES

Al estudiar el crecimiento poblacional observamos que los factores abióticos del ambiente también son determinantes en la estructura de la población y que si bien algunos modelos que lo describen no reconocen esta participación, otros los involucran, pero sin establecer cuales son los que provocan modificaciones en las tasas de supervivencia y reproducción; entonces se puede establecer una conclusión por demás obvia: El balance en la dinámica de una población no es determinada únicamente por las características abióticas predominantes en el hábitat poblacional, sino que es indispensable establecer y añadir el efecto de las relaciones con otras poblaciones.

Para poder determinar mejor la estructura poblacional de corales escleractinios es necesario contar con estudios más detallados sobre los efectos de fenómenos como son: tasas de crecimiento linear, mortalidad parcial, fisión, fusión, reproducción, reclutamiento y fecundidad.

Para lograr determinar de modo definitivo si *D. strigosa* y *D. clivosa* son una sola especie se requiere de la valoración de caracteres no solo de tipo ecológico sino también incluir caracteres genéticos, fisiológicos, bioquímicos, etológicos, ontogenéticos y filogenéticos.

Características del SAV

Las condiciones ambientales que rigen el Golfo de México como el patrón de corrientes, la climatología, así como el aporte de sedimentos y agua dulce por parte de los ríos que desembocan en él, distan mucho de las condiciones que

rigen el Caribe y son estas condiciones las que podrían impedir el intercambio genético entre las poblaciones de la misma especie entre ambas zonas. Ya que la región sudoeste del golfo de México que se extiende a lo largo de la costa oriental de México, es en donde se encuentra situado el SAV (Fig. 3), la plataforma continental tiene una extensión variable y los sedimentos del fondo son principalmente de origen terrígeno. Cerca de la costa sus aguas están influenciadas por la desembocadura de diversos afluentes (Fig. 4), principalmente en la porción sudeste, donde pueden formar amplias plumas salobres, que son delgadas, con bordes agudos y notorias en las aguas azules del alto golfo. Bajo la influencia de los vientos prevalecientes, del oriente, las aguas que son transportadas hacia la costa oriental forman una corriente, de fuerza y dirección variable (Varela-Rodríguez y Cruz-Gómez 1995). Además, la mezcla vertical y las descargas de los ríos sostienen una productividad primaria y secundaria relativamente alta (PEMEX 1987, De la Lanza 1989, Rodríguez-Varela y Cruz-Gómez 1995). Mientras que la provincia del banco de Campeche cubre la ancha y somera plataforma que se extiende entre 150 y 250km hacia el oeste y norte de la costa de la península de Yucatán. La profundidad promedio es de cerca de 50m, el fondo esta formado por rocas calcáreas y sedimentos, ahí existen numerosos arrecifes y bajos esparcidos en la plataforma (Kornicker *et al.* 1959, Kornicker y Bonet 1962, Roman-Vives *et al.* 1989, Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993) en los cuales se han reportado las tres especies de *Diploria* aparentemente sin ambigüedades, al igual que en los Arrecifes del Caribe Mexicano en los cuales numerosos autores (Jordan-Dahlgren 1979, Castañares y Soto 1982, Fenner 1988, Reyes *et al.* 1989, Jordan-Dahlgren 1990) reportan su presencia sin mencionar algún tipo de anomalía al identificarlos.

Una de las hipótesis que podría explicar la intergradación morfológica de *Diploria* es la siguiente: las condiciones ambientales del SAV son drásticas para el desarrollo de los escleractinios hermatípicos, lo cual ha sido una barrera para el establecimiento de varias especies, y explica la menor biodiversidad en el área. Al haber pocas especies la competencia es menos intensa y pudo no haber generado la necesidad de aislamiento entre las dos especies de *Diploria*. Si no hay diferenciación en cuanto al nicho, la población del área puede traslaparse desde el punto de vista morfológico, lo que explicaría la alta intergradación. De modo que es posible que los ambientes disponibles en las diferentes regiones (arrecifes de Veracruz y arrecifes del Caribe) hallan ejercido cualitativa y cuantitativamente diferentes regímenes selectivos sobre las poblaciones coralinas de *Diploria*. Estos regímenes selectivos probablemente fueron diferentes en la naturaleza e intensidad de los factores físicos y químicos (p. ej. características de las masas de agua, cargas de sedimentos, niveles de nutrientes) y las presiones biológicas (p. ej. competencia, depredación), lo que permite una diferenciación clara entre *D. clivosa* y *D. strigosa* en el Caribe, mientras que en Veracruz no. De hecho la selección natural en un solo arrecife indica que los regímenes selectivos en los hábitats periféricos más oceánicos son muy diferentes de aquellos ejercidos por los hábitats arrecifales de la planicie distantes de los márgenes del mismo arrecife, esto lo comprobó Potts (1978) quien encontró que las mayores presiones ambientales fueron cualitativamente diferentes en cada uno de los 5 hábitats que examinó, y los patrones cuantitativos (frecuencia, duración, predictibilidad, intensidad) de la selección natural fueron también muy diferentes en cada hábitat. Las condiciones que rigen el Golfo de México como el patrón de corrientes, la climatología, así como el aporte de sedimentos y agua dulce por parte de los ríos que desembocan en él,

distan mucho de las condiciones que rigen el Caribe y son estas malas condiciones, las que pueden impedir el intercambio genético entre las poblaciones de la misma especie entre ambas zonas.

Factores que apoyan el aislamiento geográfico del SAV

Weisbord (1968) sugiere que en el norte de Sudamérica ha habido pocos cambios en la especie entre los corales duros desde el plioceno temprano hasta tiempos recientes, y que la tasa de sobrevivencia de los escleractinios del mismo modo que la de los foraminíferidos a través de los últimos 12 millones de años es o ha sido alta. En contraste la tasa de supervivencia de los moluscos, especialmente en la clase Gastropoda, durante el mismo intervalo ha sido considerablemente más baja. Sin embargo, la inmutabilidad faunística observada entre los corales del Indopacífico occidental también contrasta con el empobrecimiento general de la fauna coralina (y otros grupos marinos) en el Atlántico tropical, donde la limitada especiación ha sido asociada con altas tasas de extinción desde el Plioceno (Wells 1957, Briggs 1974, McCoy y Heck 1976, Frost 1977b, Heck y McCoy 1978, Potts 1984). Es probable que el periodo de separación entre *D. strigosa* y *D. clivosa* haya sido corto para que se haya dado suficiente divergencia evolutiva que pueda justificar las diferentes especies.

Es igualmente factible que, si existiese aislamiento de los arrecifes de Veracruz este pudiese haber incrementado la variación genética dentro de las poblaciones de *Diploria* extremando así su expresión fenotípica (tabla XIV), por la creación de condiciones de estrés alternantes y liberación ecológica similares a aquellas causantes de los “flujos poblacionales” descritos por Carson (1968). El definió un “flujo” como un periodo de crecimiento poblacional rápido durante el cual la expresión de la variación genética se incrementa

grandemente. Carson (1968) describió dos mecanismos que podrían iniciar un flujo poblacional: 1) la relajación de la selección natural con sobrevivencia incrementada de fenotipos menos aptos; y 2) la hibridización entre pools genéticos previamente aislados. Ambos procesos son probables para acrecentar la variación genética por incremento de las frecuencias de alelos raros, y por fomentar la formación de nuevas recombinaciones de genes. Un tercer mecanismo, los regímenes selectivos fluctuantes *per se*, podría también inclinarse a intensificar las variaciones genéticas si diferentes juegos de alelos raros o nuevas recombinaciones fueran favorecidas por cada régimen (Cook 1978).

Cabe destacar que los ambientes fluctuantes han sido un hecho en la vida para todas las poblaciones coralinas de los Arrecifes de Veracruz y sería probable que *Diploria* hubiese sido afectada por éstas de modo que al quedar aislada su pool genético podría haber seguido recombinándose de modo que resultaría en una gran variación morfológica a nivel esquelético. Por lo que la prolongación del “solapamiento y entrecruzamiento” generacional en un ambiente fluctuante y heterogéneo, como el SAV, sería el mecanismo para retener la variación fenotípica (y tal vez genética) en las poblaciones de *Diploria* mientras que se inhibe la especiación o bien la tasa de especiación sería más lenta. Dado que el rendimiento reproductivo se incrementa como una función del área superficial (Maragos 1972, Highsmith 1982) grandes clones de solo unas pocas generaciones extraídas del Pleistoceno pueden estar contribuyendo substancialmente al pool genético de las poblaciones modernas y, en algunos casos, aún los colonizadores post-pleistocénicos podrían estar presentes todavía (Potts 1984), y esto puede estar ocurriendo con *Diploria* en Isla Verde, tal vez esta población es remanente de la *Diploria* que dio origen a *D. clivosa* y *D.*

strigosa y que se estableció al formarse los arrecifes de Veracruz después de la última glaciación en el Pleistoceno.

Otro hecho es que las disyunciones dentro de las especies ocurren también donde las poblaciones son separadas por un amplio océano abierto (Veron 1995), lo cual podría aplicarse a los arrecifes de Veracruz que están alejados de los que pudiesen servir como reservorios. En estas circunstancias (p. ej. la certeza de la ausencia de poblaciones intermedias), la distinción entre especies y subespecies ó especies hermanas frecuentemente no es clara. No obstante Vargas-Hernández *et al.* (1993) sugieren que las costas veracruzanas son privilegiadas por tener complejos arrecifales de alta relevancia ecológica, los cuales posiblemente funcionen como reservorio, puente y puntos de diseminación de especies entre las áreas arrecifales caribeñas y las de Florida, sin embargo, el reclutamiento de corales juveniles dentro de las poblaciones arrecifales caribeñas es bajo (Bak y Engel 1979, Rylaarsdam 1983, Rogers *et al.* 1984, Hughes 1985), ya que de la mitad al 90% de estos reclutas típicamente son agaricidos y poritidos. La reproducción y biología larval de estos grupos han sido estudiados y ambos producen larvas plánulas las cuales son liberadas durante todo el año, a menudo en un ciclo lunar (Fadlallah 1983, Szmant 1986, Soong 1990). En contraste, los reclutas de otras especies comunes de coral, *Acropora palmata*, *Siderastrea siderea*, *Diploria* spp. y *Montastrea annularis* por lo general son raros. Todos ellos liberan gametos que son fertilizados externamente y padecen un periodo indeterminado de desarrollo en el plancton. La liberación es estacional, aproximadamente de Julio a Noviembre en el Caribe, lo cual incluye la mayor parte de la estación de lluvias. Los gametos de la mayoría de las especies que los expulsan tienden a ascender a la superficie justo después de su liberación (Harrison *et al.* 1984) donde es más probable que

sean afectados por factores externos (lluvia, derrames, etc.), y sus larvas viven de una a varias semanas entre el plancton antes de asentarse (Fadlallah 1983, Jackson 1986). A pesar de la considerable producción de gametos (Szmant 1986), el reclutamiento favorable en estas especies es infrecuente y episódico (Rogers *et al.* 1984, Hughes 1985). Aún así, Jordan-Dahlgren (1992) postula una hipótesis para los patrones de recolonización de *Acropora palmata* en el Complejo Arrecifal Veracruzano a partir de los arrecifes de Campeche o incluso del Caribe, ya que observó que la recolonización más exitosa se da en los sectores del SE en todos los arrecifes, sugiriendo que debido a que existe una corriente de agua superficial que va del Canal de Yucatán hacia los 25° latitud norte, si las larvas permanecieran en ella les tomaría de 20 a 30 días y de 40 a 50 días alcanzar los arrecifes del SAV, tomando en consideración que *A. palmata* sólo tiene una época reproductiva durante el mes de Agosto. Esto es más difícil que ocurra con *Diploria*, ya que aún cuando sólo tienen una época de reproducción y es a finales de Julio o mediados de Agosto, la larva sobrevive nadando de 1 a 10 días (Szmant 1986, Wyers *et al.* 1991). Además hay que añadir factores tales como las lluvias y las descargas de los ríos que impedirían la supervivencia de las larvas.

Por otro lado la reproducción asexual en escleractinios es frecuentemente un proceso integral y genéticamente determinado en el ciclo de vida del coral. No se conoce que sea el método exclusivo de reproducción para algunas especies pero es a menudo el predominante principalmente en especies ramificadas (*Acropora*, *Agaricia*) y mas ocasional en especies masivas como lo es *Diploria*. La principal ventaja de la reproducción asexual es la ampliación local de genotipos bien adaptados, mientras que la reproducción sexual produce variación para adaptarse a un ambiente cambiante (Williams 1975, Cairns 1988).

La desventaja aparente de la reproducción asexual es la inhabilidad para adaptarse a un ambiente cambiante y una menor habilidad de dispersión.

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

TABLAS

I. Descripciones de <i>Diploria clivosa</i> y <i>D. strigosa</i>	45
II. Formato utilizado en el campo	49
III. Tasas de crecimiento de <i>Diploria</i> spp	50
IV. Edades calculadas.	51
V. Composición por edades.	52
VI. Resultados del Análisis de Regresión	53
VII. Tabla de vida de <i>D. clivosa</i>	54
VIII. Tabla de vida de <i>D. strigosa</i>	55
IX. Tasas de supervivencia	56
X. Índices de mortalidad	57
XI. Esperanzas de vida	58
XII. Parámetros poblacionales	59
XIII. Parámetros poblacionales relativos.	60
XIV. Número de escleroseptos/cm, frecuencia de la presencia de 1 o 2 series de escleroseptos.	61

FIGURAS

1. <i>Diploria</i>	62
2. <i>Diploria</i> esquemas.	63
3. Localización del SAV.	64
4. Cuencas hidrológicas que influyen al SAV	65
5. Estaciones de muestreo en Isla Verde.	66
6. Composición por edades.	67
7. Composición por edades relativa.	68
8. Tendencia de las tasas de supervivencia.	69
9. Curvas de mortalidad	70
10. Curvas de esperanza de vida	71
11. Distribución de la población por núm. de escleroseptos/cm	72
12. Distribución relativa por núm. de escleroseptos/cm.	73

Tabla I. Descripciones de *Diploria* spp reportadas por diferentes autores.

AUTOR(ES) AÑO	LUGAR DE COLECTA	<i>D. clivosa</i>	<i>D. strigosa</i>
Smith 1948	Bermuda, Florida, Las Bahamas y las Indias Occidentales	<p>Coralo grueso, extendido. Superficie calicinal dispereja con protuberancias cortas e irregulares. Valles no todos conectados, discontinuos, muy sinuosos, en promedio 3.75mm de ancho y de 3.5 a 4mm de profundidad. Colina aguda 1 a 1.5 de grosor, no surcada. Escleroseptos muy cercanos y delgados, en dos series alternas, de 30-40 escleroseptos/cm en promedio 35escleroseptos/cm. Escleroseptos principales con pocos lóbulos paliformes gruesos, exertos. Columela bien desarrollada, de trabeculas de 1 a 1.2 mm de anchura.</p>	<p>Las colonias son masas en forma de domo, suavemente convexas. Valles torcidos, no todos interconectados, más amplios y profundos que en <i>D. clivosa</i>, más de 9mm de ancho en promedio 6mm, 5mm de profundidad. Colinas más de 4.5mm de grueso, en promedio 2.5mm, si hay, surcos estrechos y someros usualmente en la orilla del coralo. Escleroseptos exertos de 15 a 20 escleroseptos/cm, con márgenes dentado y caras espinulosas. Lóbulos paliformes y columela con trabecula estrechamente torcida.</p>
Squires 1958	Caribe, Florida, Bahamas, Antillas	<p>Coralo formando colchones extensos, varios pies de diámetro, superficie irregular, convoluta a menudo con crecimiento en</p>	<p>Coralo en forma de peñascos hemiesféricos de varios pies de diámetro. Superficie suavemente convexa. Valles sinuosos de</p>

		<p>pináculos. Valles discontinuos casi 4mm de ancho. Colina aguda, 1 o 2mm de ancho, sin surco central. Escleroseptos delgados y arreglados en dos series alternadas, los más grandes con lóbulo paliforme conspicuo.</p>	<p>5 mm de ancho. Colinas de 2 a 3mm de espesor, con o sin ambulacro. Escleroseptos exertos gruesos, menos numerosos que en <i>D. clivosa</i>. Lóbulos paliformes prominentes en los escleroseptos más largos.</p>
Almy y Carrión 1963	Puerto Rico	<p>Colonia meandroide puede presentar protuberancias irregulares en la superficie. Valles muy sinuosos en el centro, rectos en la orilla de la colonia; 2 a 4mm de profundidad y 2.5 a 6mm ancho. Colinas agudas sin surco. Escleroseptos espinosos, con dientes, en dos tamaños y alternados, 30-40 escleroseptos/cm. Columela bien desarrollada y esponjosa.</p>	<p>Coralo en forma de peñasco convexo. Valles muy sinuosos y más profundos y anchos que en <i>D. clivosa</i>, más de 7mm profundidad y 4-10mm ancho. Colinas no muy agudas, pueden presentar surco estrecho. Escleroseptos espinosos y denticulados, 15-20 escleroseptos/cm. Columela continua y esponjosa.</p>
Olivares y Leonard 1971	Mochima, Venezuela	<p>Colonias convexas o aplanadas. Colinas entre .9 y 3mm altura, Valles de 2 a 3mm ancho. 30-40 escleroseptos/cm, en forma alternada grandes que</p>	<p>Colonias hemisféricas. Colinas 3- 7mm de altura, con una constricción en la pared lateral que la divide en una región epiaxial superior y la hipoaxial</p>

		terminan en lóbulo y pequeños. Columela continua, esponjosa y bien desarrollada. Escleroseptos de bordes dentados, exertos y lados espinosos.	inferior. 12-16 escleroseptos/cm; ya sea planos o alabeados con paredes cubiertas de espinas, bordes aserrados y lóbulo. Columela continua y esponjosa.
Roos 1971	Curazao, Bonaire, Bermuda	Colonias meandroides, a veces con protuberancias. Valles estrechos, no se interconectan. 35-45 escleroseptos/cm. Columela de trabeculas entrelazadas.	Colonias meandroides. Paredes no surcadas excepto a veces en la orilla de la colonia. Escleroseptos con lóbulos paliformes, 15-20 escleroseptos/cm. Columela de trabeculas entrelazadas
Cairns 1982	Belice	Colonia meandroide, incrustante o hemisférica, o con protuberancias. Valles estrechos 3.5-6mm ancho, longitud varia, hasta monocéntricos. Escleroseptos delgados, en dos series alternadas, 25-38 escleroseptos/cm, los escleroseptos principales con lóbulo paliforme. Columela esponjosa.	Colonia meandroide, hemisférica, suavemente convexa. Valles 6-9mm ancho y usualmente continuos, no cortos, 15-20 escleroseptos/cm, la mayoría alcanza la columela con lóbulos paliformes. Columela esponjosa.
Castañares y Soto 1982	Costa noreste de la península de	Coralo en masas planas o ligeramente convexas, o de forma irregular con	Coralo en masas hemisféricas, meandroides, valles continuos, de 7mm de

	Yucatán	<p>protuberancias.</p> <p>Meandroides, valles interrumpidos muy sinuosos, 3-4mm de ancho. Escleroseptos en dos series alternas de diferentes tamaños, márgenes dentados, superficie lateral espinosa, 30-40 escleroseptos/cm. Los más grandes con lóbulo, llegan a la columela esponjosa de trabeculas retorcidas.</p>	<p>profundidad y 4-10mm de ancho. Colinas 4.5mm de grueso. Escleroseptos en dos series alternas de diferente tamaño 15-20 escleroseptos/cm, los de mayor tamaño forman lóbulo paliforme y llegan a la columela, con márgenes dentados, superficie lateral espinosa. Columela continua formada por trabeculas retorcidas, apariencia esponjosa.</p>
Carricart-Ganivet 1985	Isla de Enmedio, Veracruz	<p>Colonias meandroides hemisféricas. Valles discontinuos de 3.4 a 5.8mm de ancho y 2-4mm de profundidad. 31 escleroseptos/cm, exertos y con dientes unicuspidos, completos con lóbulo paliforme que se unen y forman la columela trabecular e incompletos, alternados</p>	<p>Colonias masivas meandroides. Valles continuos de 5 a 8mm de ancho y 3-4mm de profundidad. De 15 a 17 escleroseptos/cm, con dientes multicúpidos. Columela trabecular.</p>

Tabla II. Formato utilizado en el campo para obtener los datos relativos a los organismos.

Cuadrante 50

Zona de coral cuadrante 6 (C)

No. org.	Largo (cm)	Ancho (cm)	Altura (cm)	% mort	% dentro	observ.
1	9	6	2		100	
2	50	5	4		100	
3	23	4	4		100	
4	14	32	30		100	
5	20	10	3		70	
6	24	6	2		100	
7	11	21	18	60	100	
8	9	6	4		100	
9	6	12	2		100	
10	46	33	5		100	
11	34	4	3		100	
12	10	9	6		100	
13	34	17	12		90	dona
14	15	11	7		100	
15	24	14	11		100	
16	51	8	6		100	
17	92	23	9		100	
18	8	8	6		100	
19	41	9	4		100	
20	7.5	3	10	40	100	c/algas

Tabla III. Tasas de crecimiento mm/año) reportadas para *Diploria* spp.

Autores	Localidad	Prof. (m)	<i>D. strigosa</i>	<i>D. clivosa</i>	<i>D. labyrinthiformis</i>
Dodge y Thomson 1974	Bermuda	1m	-		3.6
Dodge y Vaisnys 1977	Bermuda	no	3.5	-	-
Knap <i>et al.</i> 1983	Bermuda	3-6m	3.8	-	-
Shen <i>et al.</i> 1987	Bermuda	2-5m	3	-	-
Logan y Tomascik 1991	Bermuda	3.5m	-	-	4.68
Eakin <i>et al.</i> 1993	Aruba	5-10m	4.45	-	-
Logan <i>et al.</i> 1994	Bermuda	3-6m	3.5	-	3.88
Promedios ponderados			3.95	-	4.05
Promedios totales			3.65	-	4.05

Tabla IV. Se presentan los datos de las edades calculadas de acuerdo a la respectiva talla. El cálculo se realizó con la premisa de que *Diploria* spp crece 3.95 mm/año.

Edad (años)	Largo metros	Ancho metros	Altura metros	Talla metros ³
6	0.0237	0.0237	0.0237	2.8E-05
20	0.079	0.079	0.079	0.00103
21	0.08295	0.08295	0.08295	0.0012
35	0.13825	0.13825	0.13825	0.00553
36	0.1422	0.1422	0.1422	0.00602
50	0.1975	0.1975	0.1975	0.01613
51	0.20145	0.20145	0.20145	0.01712
65	0.25675	0.25675	0.25675	0.03545
66	0.2607	0.2607	0.2607	0.03711
80	0.316	0.316	0.316	0.06609
81	0.31995	0.31995	0.31995	0.0686
95	0.37525	0.37525	0.37525	0.11067
96	0.3792	0.3792	0.3792	0.1142
110	0.4345	0.4345	0.4345	0.1718
111	0.43845	0.43845	0.43845	0.17653
125	0.49375	0.49375	0.49375	0.2521
126	0.4977	0.4977	0.4977	0.2582
140	0.553	0.553	0.553	0.35419
141	0.55695	0.55695	0.55695	0.36183
155	0.61225	0.61225	0.61225	0.48067
156	0.6162	0.6162	0.6162	0.49003
170	0.6715	0.6715	0.6715	0.63416
171	0.67545	0.67545	0.67545	0.64542
185	0.73075	0.73075	0.73075	0.81727
186	0.7347	0.7347	0.7347	0.8306
200	0.79	0.79	0.79	1.03262
201	0.79395	0.79395	0.79395	1.04819
215	0.84925	0.84925	0.84925	1.28282
216	0.8532	0.8532	0.8532	1.3008
230	0.9085	0.9085	0.9085	1.57049

Tabla V. Composición por edades de las poblaciones de *Diploria* spp. Se observa la frecuencia absoluta y relativa para cada intervalo de edad.

FRECUENCIA ABSOLUTA

intervalo	marca de edad	Frec. <i>D. strigosa</i>	Frec. <i>D. clivosa</i>
6.0-20	13	343	310
21-35	28	202	169
36-50	43	124	118
51-65	58	71	62
66-80	73	38	52
81-95	88	21	24
96-110	103	9	18
111-125	118	2	6
126-140	133	0	5
141-155	148	2	4
156-170	163	1	0
171-185	178	0	1
186-200	193	0	0
201-215	208	0	0
216-230	223	1	0
Total		814	769

FRECUENCIA RELATIVA

marca de edad	Frec. % <i>D. strigosa</i>	Frec. % <i>D. clivosa</i>
13	42.14	40.31
28	24.82	21.98
43	15.23	15.34
58	8.72	8.06
73	4.67	6.76
88	2.58	3.12
103	1.11	2.34
118	0.25	0.78
133	0.00	0.65
148	0.25	0.52
163	0.12	0.00
178	0.00	0.13
193	0.00	0.00
208	0.00	0.00
223	0.12	0.00
Total	100.00	100.00

Tabla VI. Resultados del Análisis de regresión de cada especie.

	pendiente b	ord. al origen a	e ^x (a) No	coef. correlación	coef. r ²
<i>D. clivosa</i>	-0.03360559	6.16239495	474.5633	-0.992358	0.98004594
<i>D. strigosa</i>	-0.00428421	6.54233685	693.906236	-0.97882376	0.9958096

marca de edad	Frecuencia <i>D. strigosa</i>	Frecuencia <i>D. clivosa</i>
5	694	475
13	343	310
28	202	169
43	124	118
58	71	62
73	38	52
88	21	24
103	9	18
118	2	6
133	1	5
148	2	4
163	1	0
178	0	1
193	0	0
208	0	0
223	1	0

Tabla VII. Tabla de vida de *Diploria clivosa*.

marca edad x	frecuencia <i>D. clivosa</i> nx	supervi- vencia lx	mortalidad		Lx	(Lx)	Tx	(Tx)	esperanza de vida		esperanza vida(años) (ex)
			dx	qx					ex	ex*15	
13	310	1	0.4548	0.4548	0.7726	239.5	1.9774	613	1.9774	29.6613	613
28	169	0.5452	0.1645	0.3018	0.4629	143.5	1.2048	373.5	2.2101	33.1509	685.1
43	118	0.3806	0.1806	0.4746	0.2903	90	0.7419	230	1.9492	29.2373	604.2
58	62	0.2	0.0323	0.1613	0.1839	57	0.4516	140	2.2581	33.8710	700
73	52	0.1677	0.0903	0.5385	0.1226	38	0.2677	83	1.5962	23.9423	494.8
88	24	0.0774	0.0194	0.25	0.0677	21	0.1452	45	1.8750	28.125	581.3
103	18	0.0581	0.0387	0.6667	0.0387	12	0.0774	24	1.3333	20	413.3
118	6	0.0194	0.0032	0.1667	0.0177	5.5	0.0387	12	2	30	620
133	5	0.0161	0.0032	0.2	0.0145	4.5	0.0210	6.5	1.3	19.5	403
148	4	0.0129	0.0129	1	0.0065	2	0.0065	2	0.5	7.5	155

Tabla VIII. Tabla de vida de *Diploria strigosa*.

marca edad x	frecuencia <i>D. strigosa</i> nx	supervi- vencia lx	mortalidad		Lx	(Lx)	Tx	(Tx)	esperanza de vida		esperanza vida(años) (ex)
			dx	qx					ex	ex*15	
13	343	1	0.4111	0.4111	0.7945	272.5	1.8732	642.5	1.8732	28.0977	642.5
28	202	0.5889	0.2274	0.3861	0.4752	163	1.0787	370	1.8317	27.4752	628.3
43	124	0.3615	0.1545	0.4274	0.2843	97.5	0.6035	207	1.6694	25.0403	572.6
58	71	0.2070	0.0962	0.4648	0.1589	54.5	0.3192	109.5	1.5423	23.1338	529.0
73	38	0.1108	0.0496	0.4474	0.0860	29.5	0.1603	55	1.4474	21.7105	496.4
88	21	0.0612	0.0350	0.5714	0.0437	15	0.0743	25.5	1.2143	18.2143	416.5
103	9	0.0262	0.0204	0.7778	0.0160	5.5	0.0306	10.5	1.1667	17.5	400.2
118	2	0.0058	0.0029	0.5	0.0044	1.5	0.0146	5	2.5	37.5	857.5
133	1	0.0029	-0.0029	-1	0.0044	1.5	0.0102	3.5	3.5	52.5	1200.5
148	2	0.0058	0.0029	0.5	0.0044	1.5	0.0058	2	1	15	343
163	1	0.0029	0.0029	1	0.0015	0.5	0.0015	0.5	0.5	7.5	171.5

Tabla IX. Tasas de supervivencia de *Diploria clivosa* y *D. strigosa*; presentan una curva de supervivencia de tipo III.

marca edad	<i>D. clivosa</i> lx	<i>D. strigosa</i> lx
13	1	1
28	0.54516	0.58892
43	0.38065	0.36152
58	0.20000	0.20700
73	0.16774	0.11079
88	0.07742	0.06122
103	0.05806	0.02624
118	0.01935	0.00583
133	0.01613	0.00292
148	0.01290	0.00583
163		0.00292

Tabla X⁷. Índice de mortalidad (q_x) para cada marca de edad de *D. strigosa* y *D. clivosa*.

marca edad	<i>D. clivosa</i> q_x	<i>D. strigosa</i> q_x
13	0.45484	0.41108
28	0.30178	0.38614
43	0.47458	0.42742
58	0.16129	0.46479
73	0.53846	0.44737
88	0.25000	0.57143
103	0.66667	0.77778
118	0.16667	0.50000
133	0.2	-1
148	1	0.5
163		1

Tabla XI. Esperanzas de vida para ambas especies; los resultados fluctúan entre 155 y 1200.5 años.

marca edad x	<i>D. clivosa</i> años	<i>D. strigosa</i> años
13	613.0	642.5
28	685.1	628.3
43	604.2	572.6
58	700.0	529.0
73	494.8	496.4
88	581.3	416.5
103	413.3	400.2
118	620	857.5
133	403	1200.5
148	155	343
163		171.5

Tabla XII. Parámetros poblacionales de *D. clivosa* y *D. strigosa*.

No. Org.	Radio m (metros)	% Mortalidad Parcial	% Dentro cuadrante	EDAD años	COBERTURA m ²	TALLA m ³	DENSIDAD org/m ²	Escl/cm
<i>D. clivosa</i> promedios sd var total	0.12873	4.9091	98.1091	32.5887	0.1169	0.0186	0.5	28.199
	0.12572	14.5615	10.6409	27.8898	0.2181	0.0536	0.6896	2.216
	0.03045	212.0366	113.2284	777.8413	0.0476	0.0029	0.4756	4.910
	106.1983	4050	80940	26885.654	96.4325	15.3788	33	
<i>D. strigosa</i> promedios sd var total	0.11599	3.1597	98.1937	29.3646	0.0898	0.0134	0.5352	19.288
	0.11230	11.3930	10.9313	24.1918	0.1968	0.0610	0.5832	3.259
	0.0261	129.8010	119.4942	585.2408	0.0387	0.0037	0.3402	10.622
	102.4192	2790	86705	25928.903	79.3174	11.8465	35.32	
Pob. Total promedios sd var total	0.12214	4.0047	98.1528	30.9219	0.1029	0.0159	1.0352	23.592
	0.11938	13.0455	10.7889	26.0858	0.2077	0.0576	0.9710	5.263
	0.02830	170.1863	116.4014	680.4670	0.0432	0.0033	0.9428	27.699
	208.6175	6840	167645	52814.557	175.7499	27.2253	68.32	

Tabla XIII. Parámetros poblacionales relativos para ambas especies.

	Número organismos	% Mortalidad Parcial	% Dentro del cuadrante	Cobertura Relativa
<i>D. ctivosa</i>	825	4.9091	98.1091	5.84
<i>D. strigosa</i>	883	3.1597	98.1937	4.8

Tabla XIV. Número de escleroseptos/cm y frecuencia absoluta y relativa de la población total y los organismos con 1 y 2 series de escleroseptos.

#ESC/CM	FREC pob. total	Frec. 2 serie escleroseptos	Frec. 1 serie escleroseptos	#ESC/CM	Frec. % pob. tot.	Frec. % 2 ser. escleroseptos	Frec. % 1 ser. escleroseptos
11	5	0	5	11	0.29	0.00	5.81
12	6	6	0	12	0.35	0.37	0.00
13	20	11	9	13	1.17	0.68	10.47
14	44	43	1	14	2.58	2.65	1.16
15	59	54	5	15	3.45	3.33	5.81
16	79	55	24	16	4.63	3.39	27.91
17	79	66	13	17	4.63	4.07	15.12
18	72	68	4	18	4.22	4.19	4.65
19	54	49	5	19	3.16	3.02	5.81
20	82	72	10	20	4.80	4.44	11.63
21	97	94	3	21	5.68	5.80	3.49
22	106	102	4	22	6.21	6.29	4.65
23	82	81	1	23	4.80	4.99	1.16
24	98	98	0	24	5.74	6.04	0.00
25	109	109	0	25	6.38	6.72	0.00
26	88	88	0	26	5.15	5.43	0.00
27	136	135	1	27	7.96	8.32	1.16
28	161	160	1	28	9.43	9.86	1.16
29	82	82	0	29	4.80	5.06	0.00
30	86	86	0	30	5.04	5.30	0.00
31	98	98	0	31	5.74	6.04	0.00
32	50	50	0	32	2.93	3.08	0.00
33	8	8	0	33	0.47	0.49	0.00
34	3	3	0	34	0.18	0.18	0.00
35	4	4	0	35	0.23	0.25	0.00
Totales	1708	1622	86	Total	100.00	100.00	100.00
t. relati	100%	94.96%	5.04%				

Figura 1. *Diploria clivosa* a) colonia completa, b) detalle. *D. strigosa* c) colonia, d) detalle. Barras de escala a, c=2cm; b=0.5cm; d=1cm.

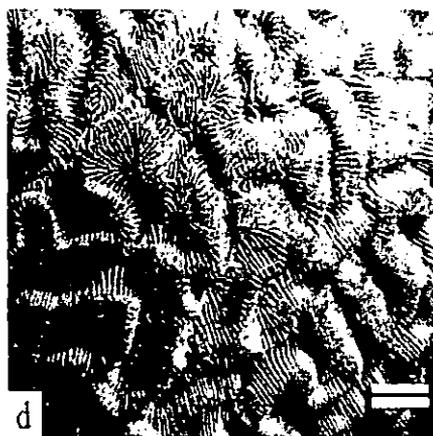
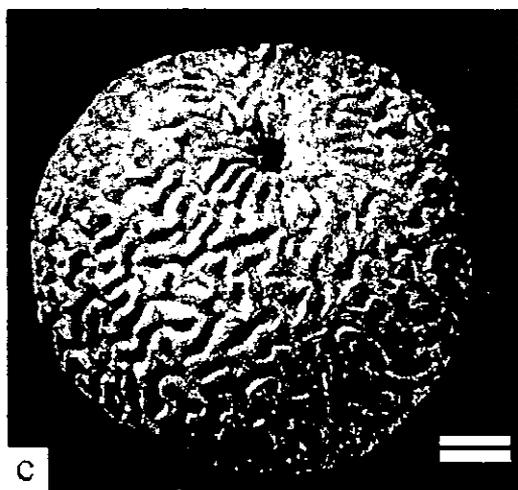
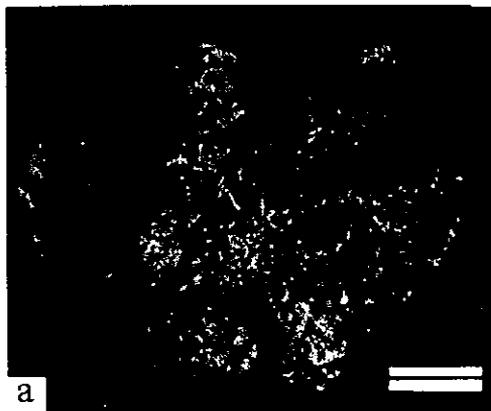


Figura 2. Esquemas en donde se observa a) corte transversal de un pólipo, b) pólipos de un coral meandroide expandidos, c) pólipos contraídos; gemación intramural d) vista lateral, y e) vista superficial. 1.boca, 2.septo, 3.yema, 4.esclerosepto, 5.zooxantelas, 6.tentáculos.

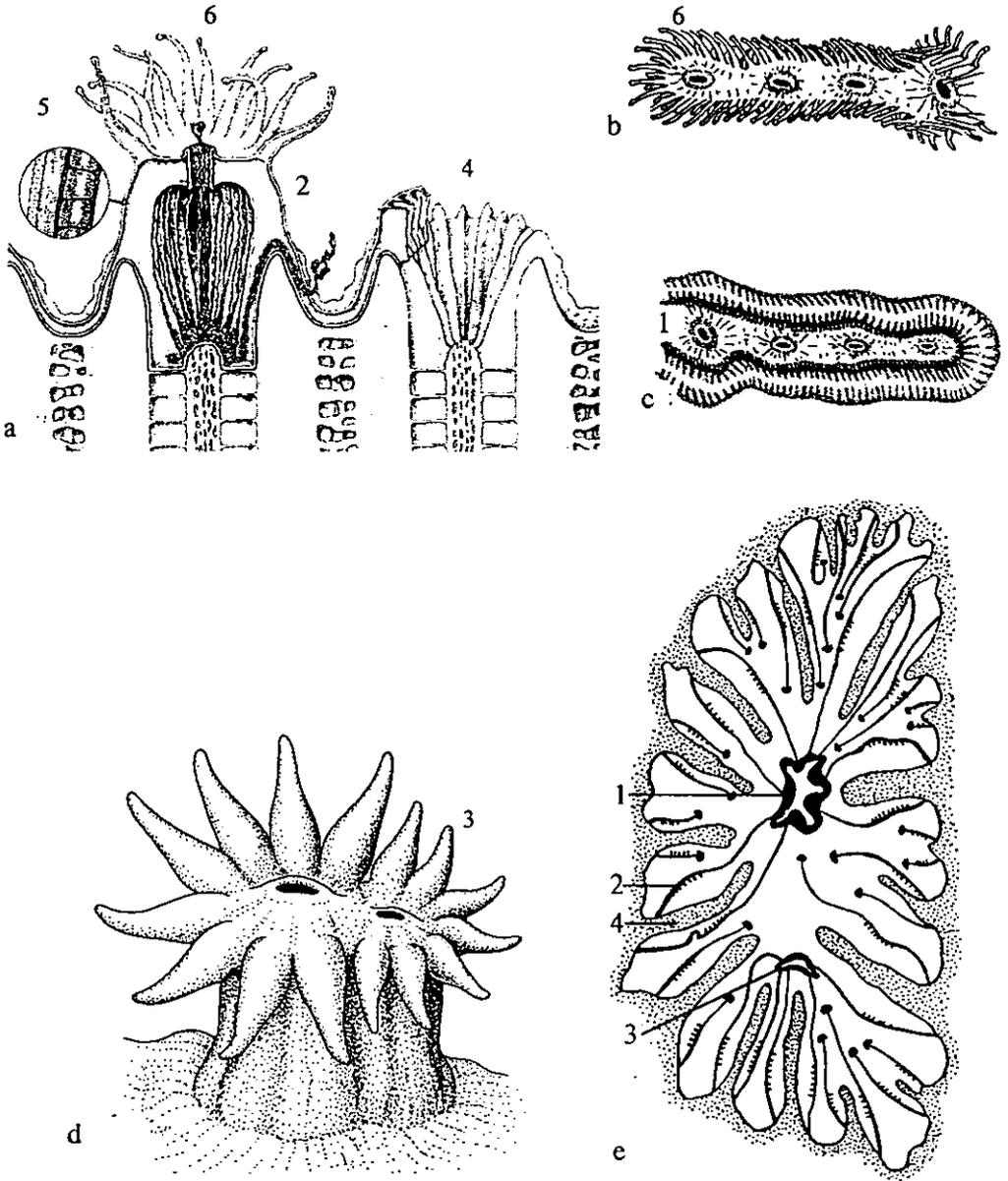


Figura 3. Localización del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) en el Golfo de México.

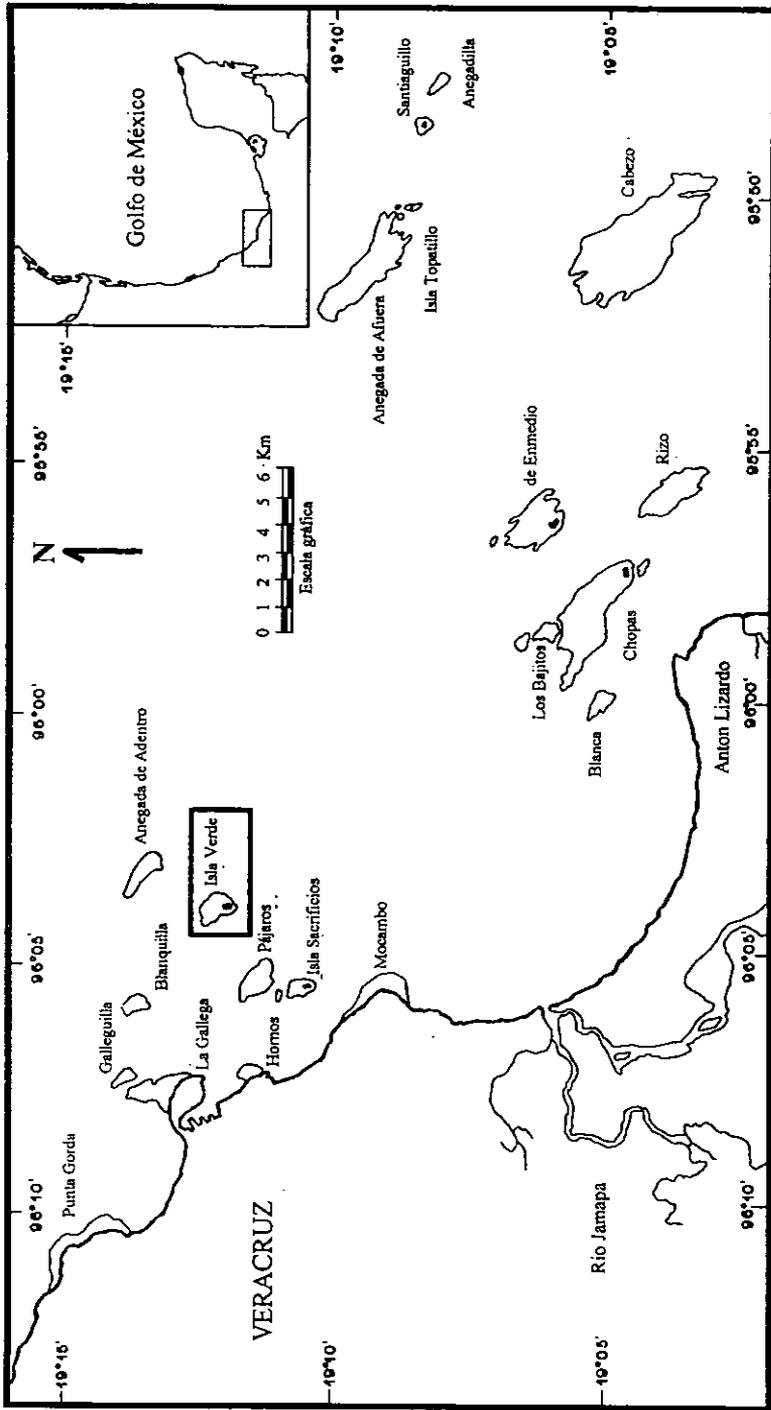


Figura 4. Cuencas hidrológicas que influncian al Sistema Arrecifal Veracruzano.

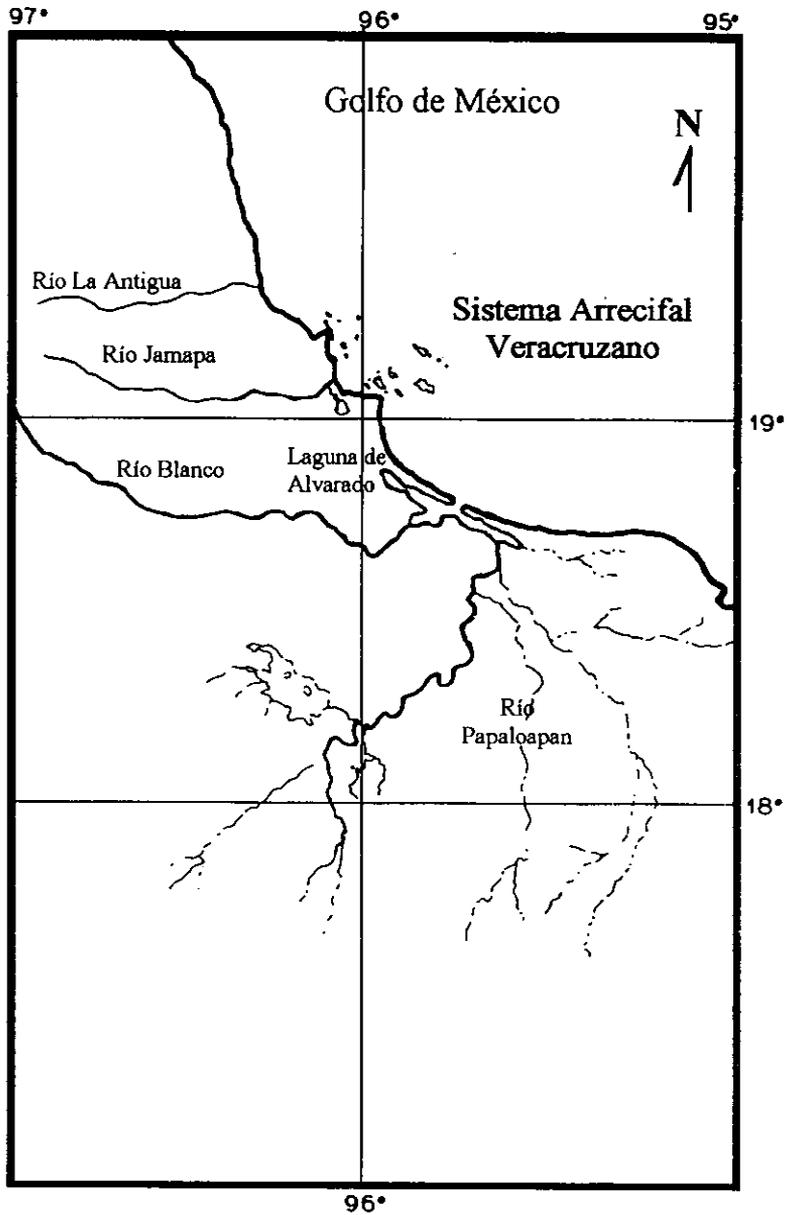


Figura 5. Mapa de la Planicie arrecifal de Isla Verde, donde se ubican las estaciones de muestreo.

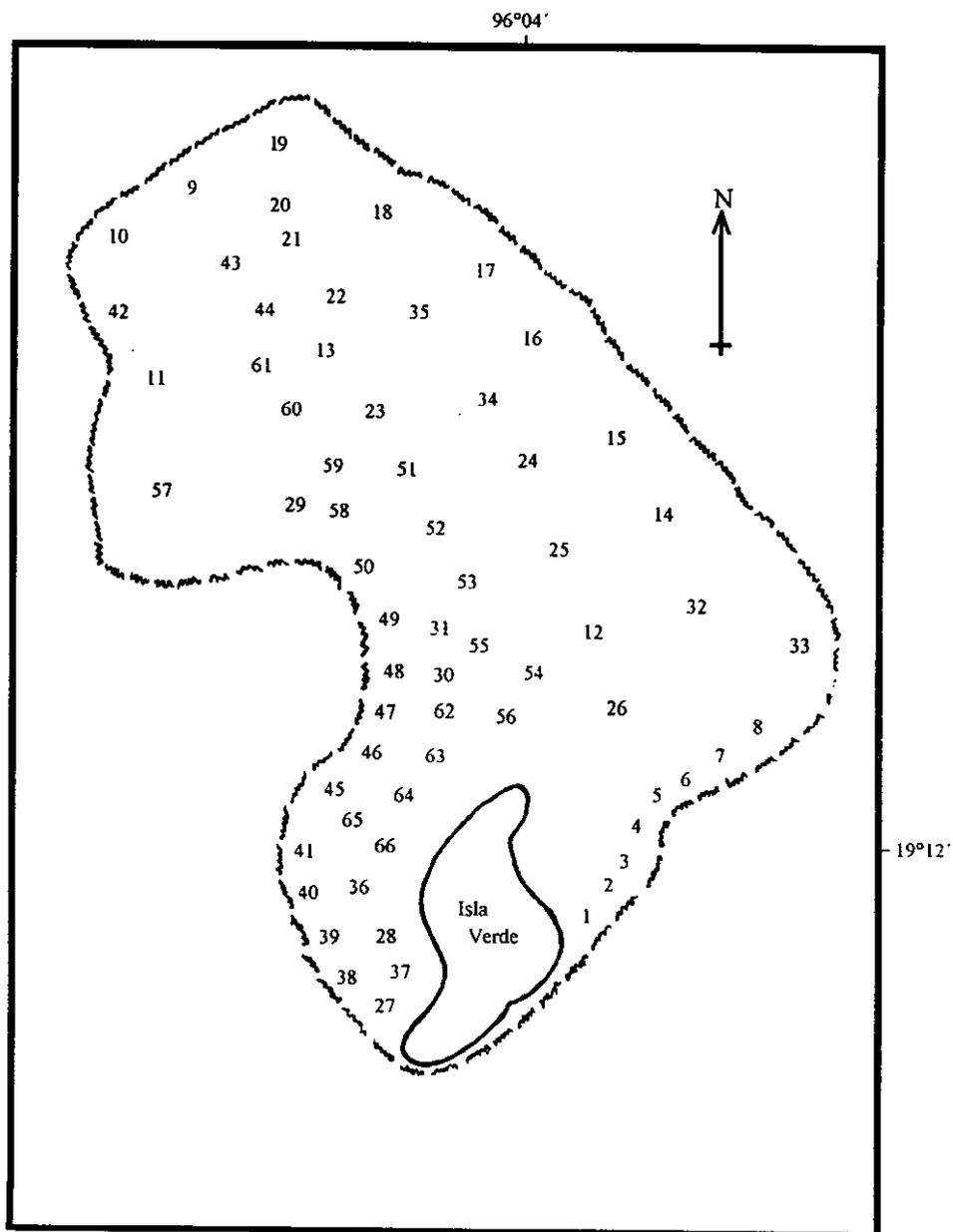


Figura 6. Composición por edades de las poblaciones de *D. strigosa* y *D. cívosa*, en la planicie arrecifal de Isla Verde.

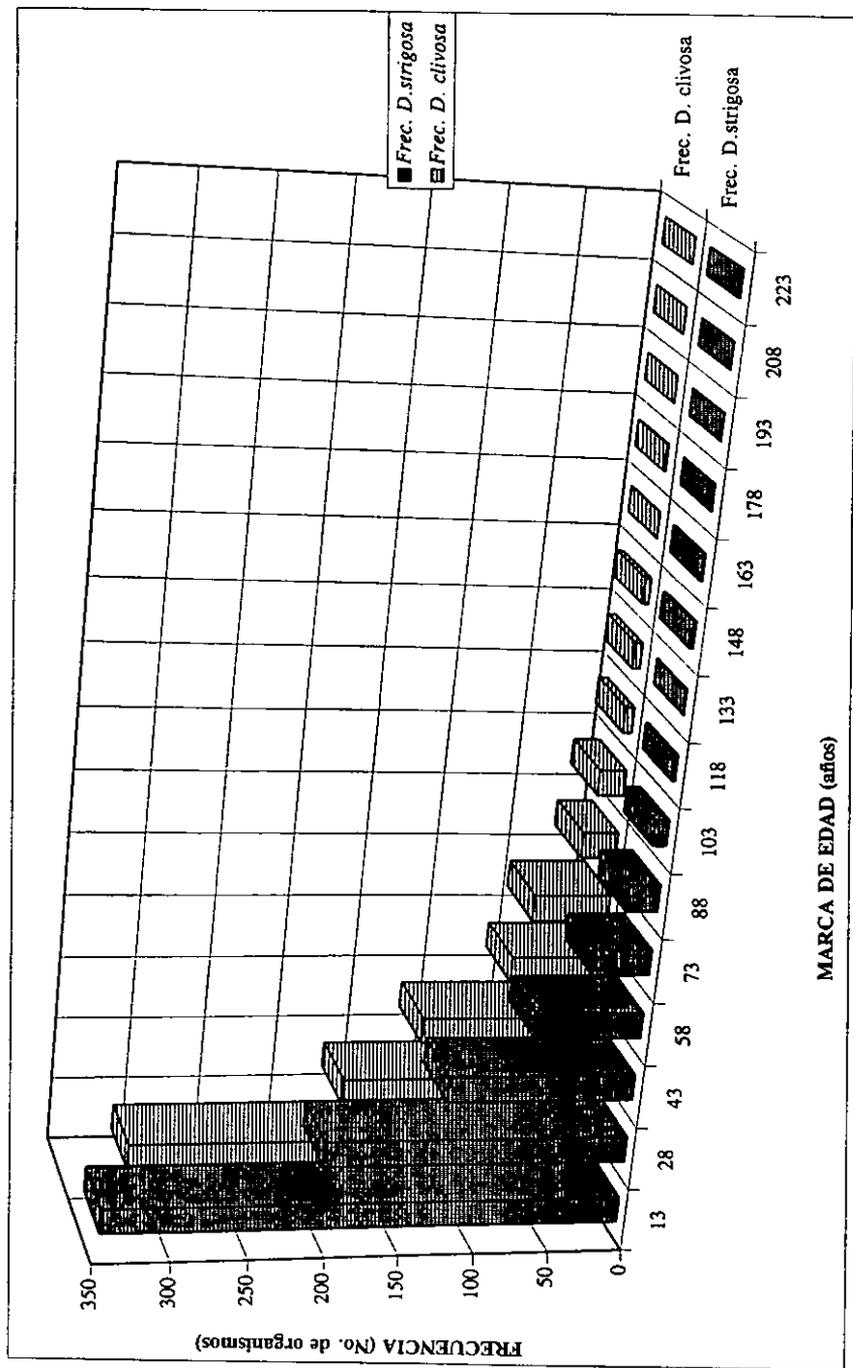


Figura 7. Composición por edades relativa de *D. strigosa* y *D. clivosa* en la planicie arrecifal de Isla Verde.

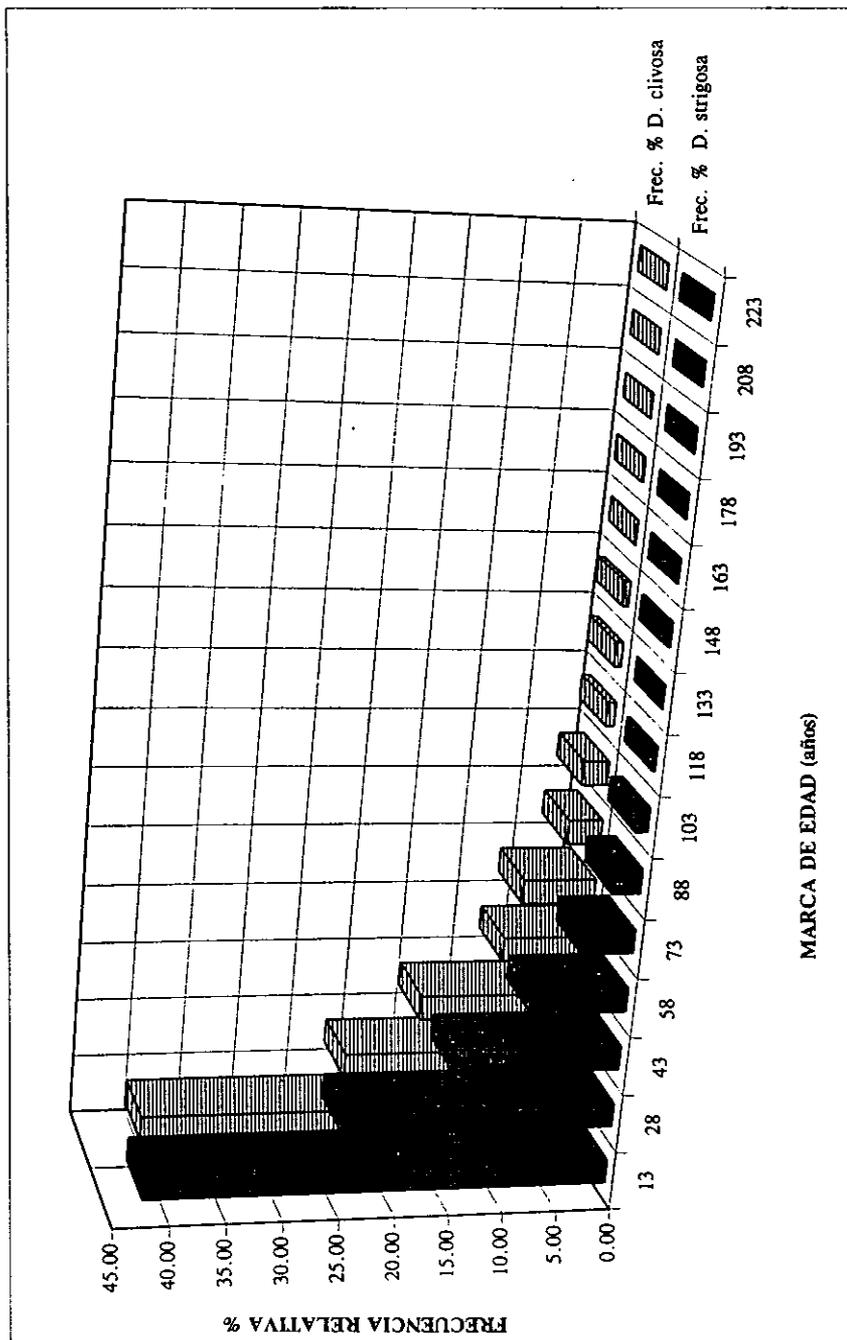


Figura 8. Tendencias de las tasas de supervivencia de *D. strigosa* y *D. clivosa*.

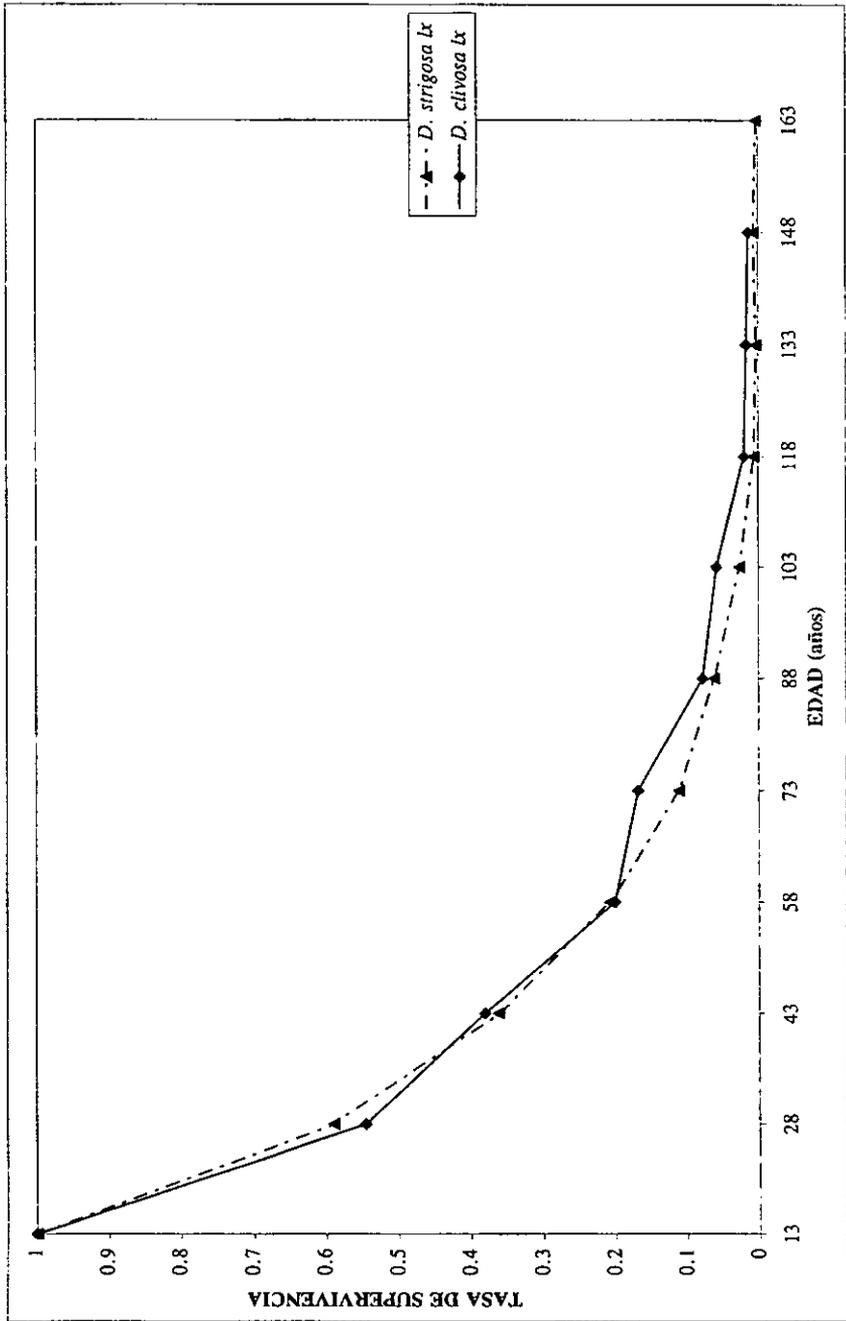


Figura 9. Curvas de mortalidad de *Diploria*: Índice de mortalidad (qx) para cada intervalo de edad por comparación con la marca de edad.

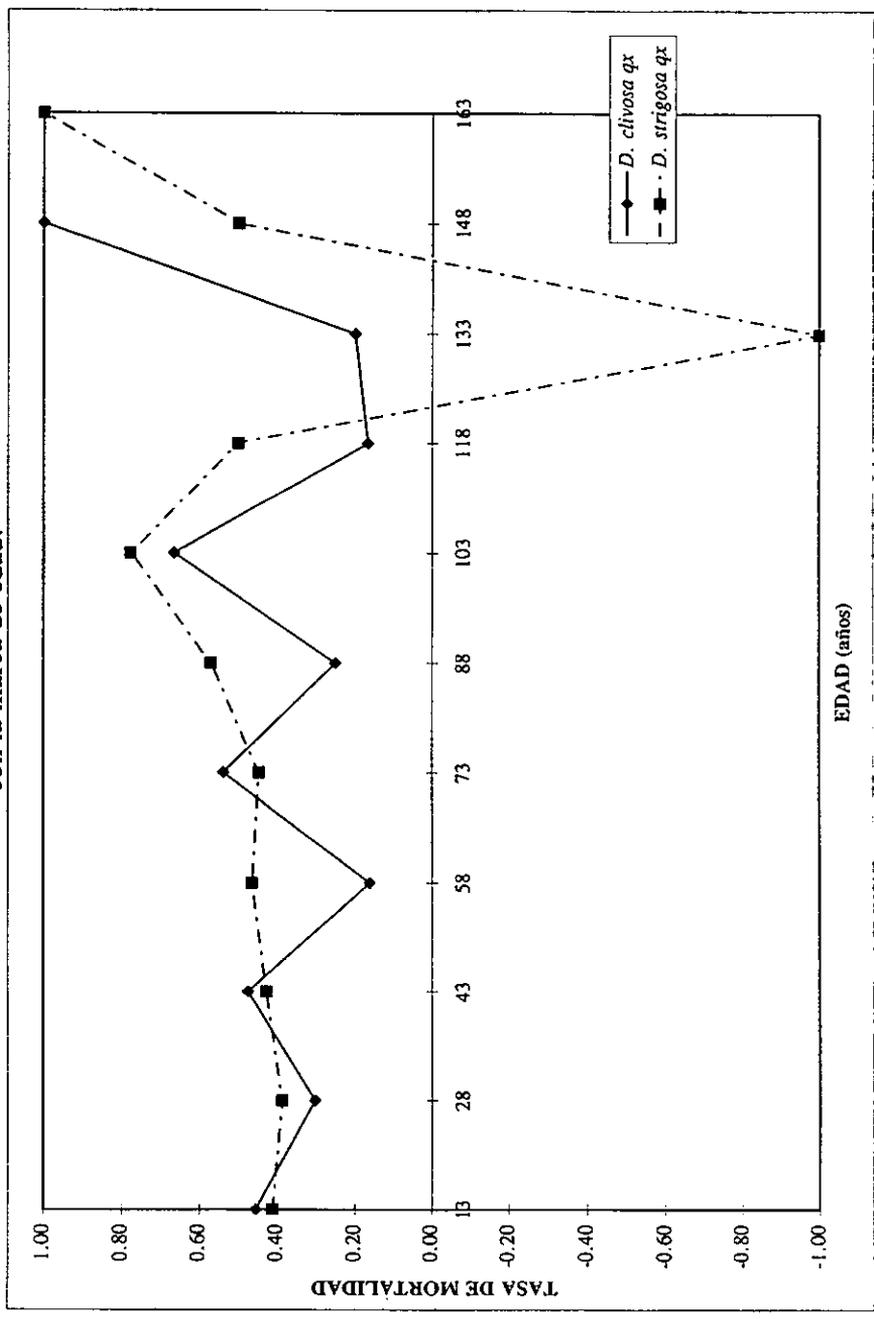


Figura 10. Curvas de esperanza de vida de *D. strigosa* y *D. clivosa*.

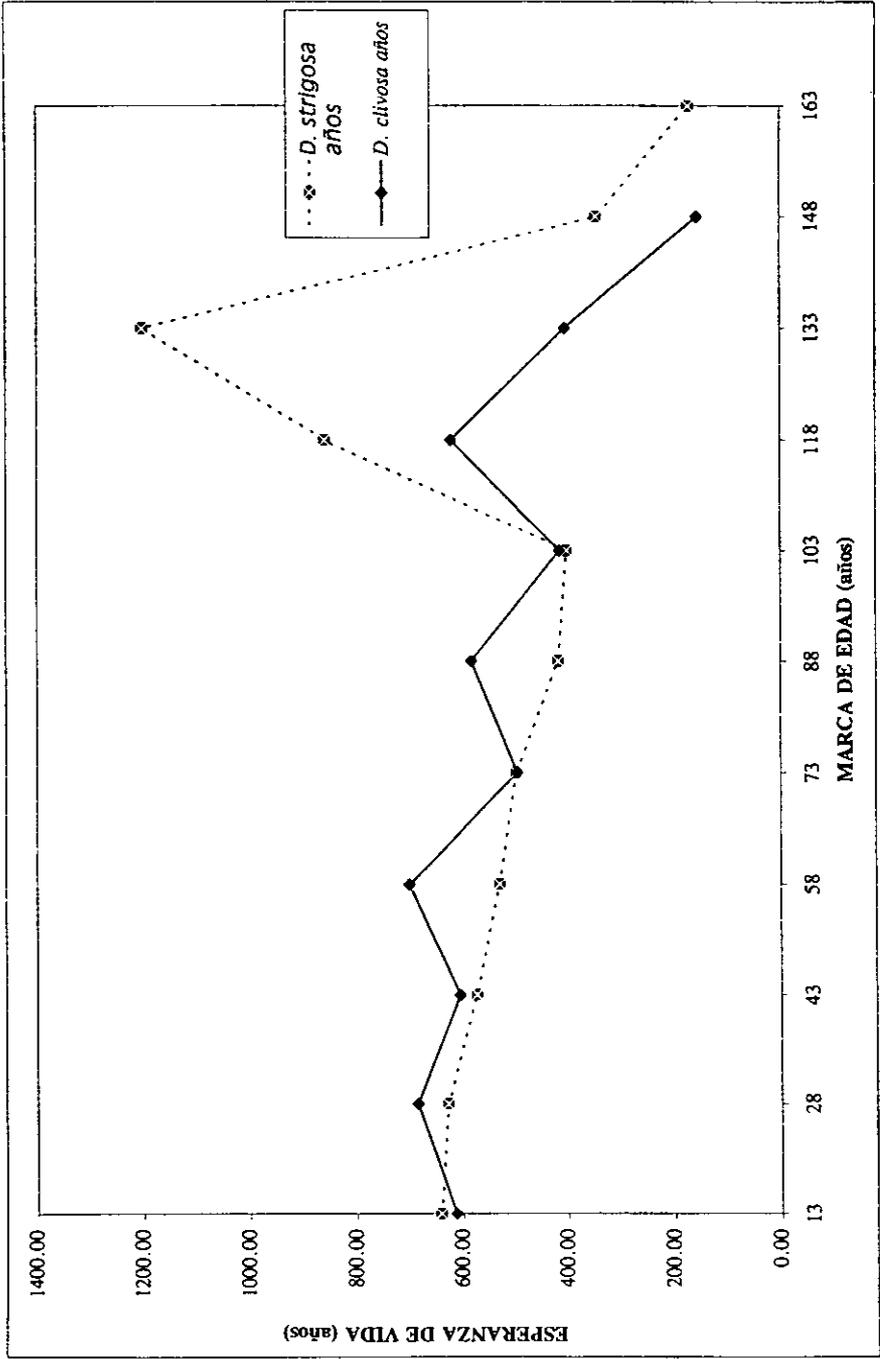


Figura 11. Distribución de la población: frecuencia de organismos con una o dos series de escleroseptos con respecto al número de escleroseptos/cm.

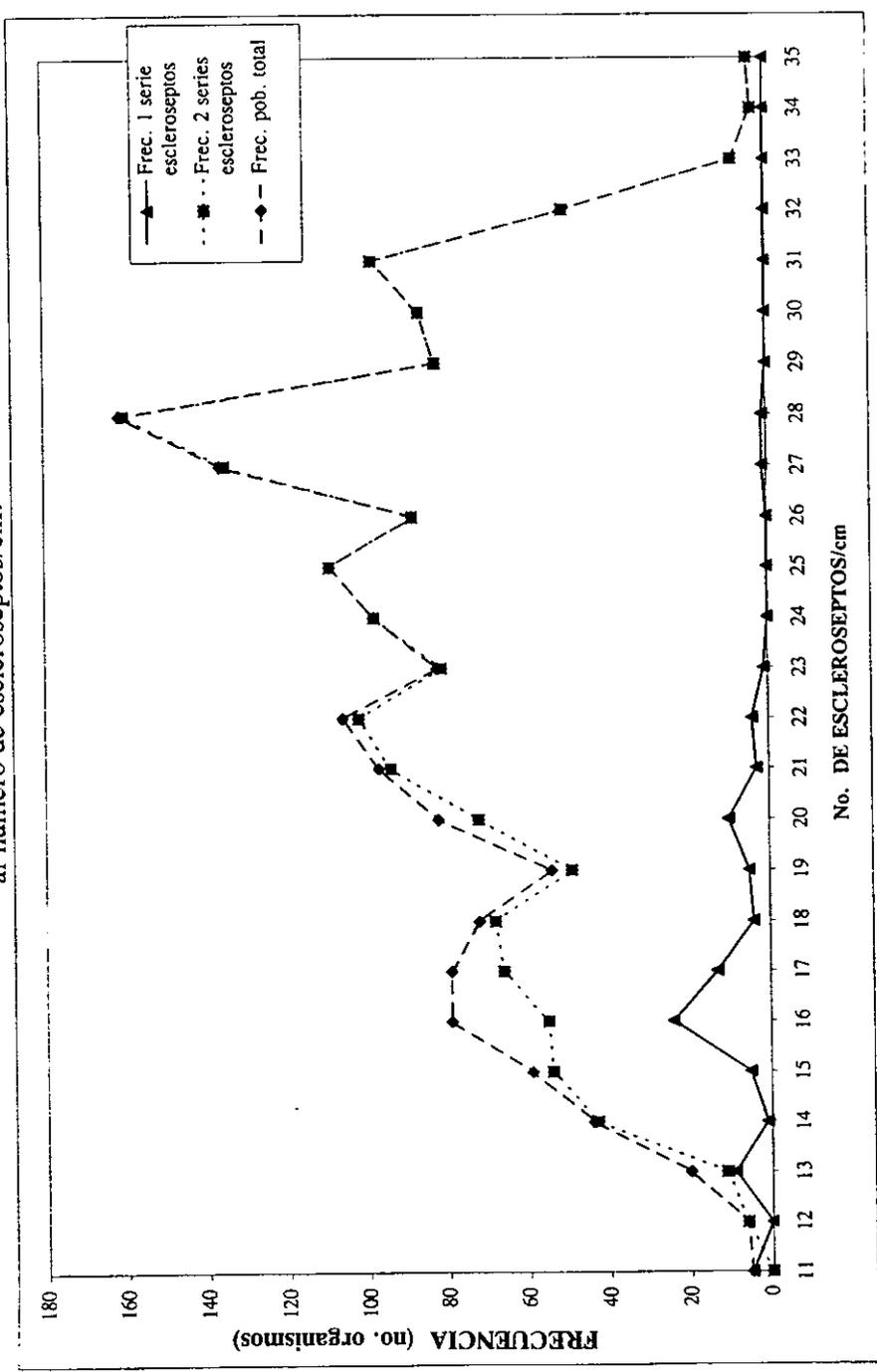
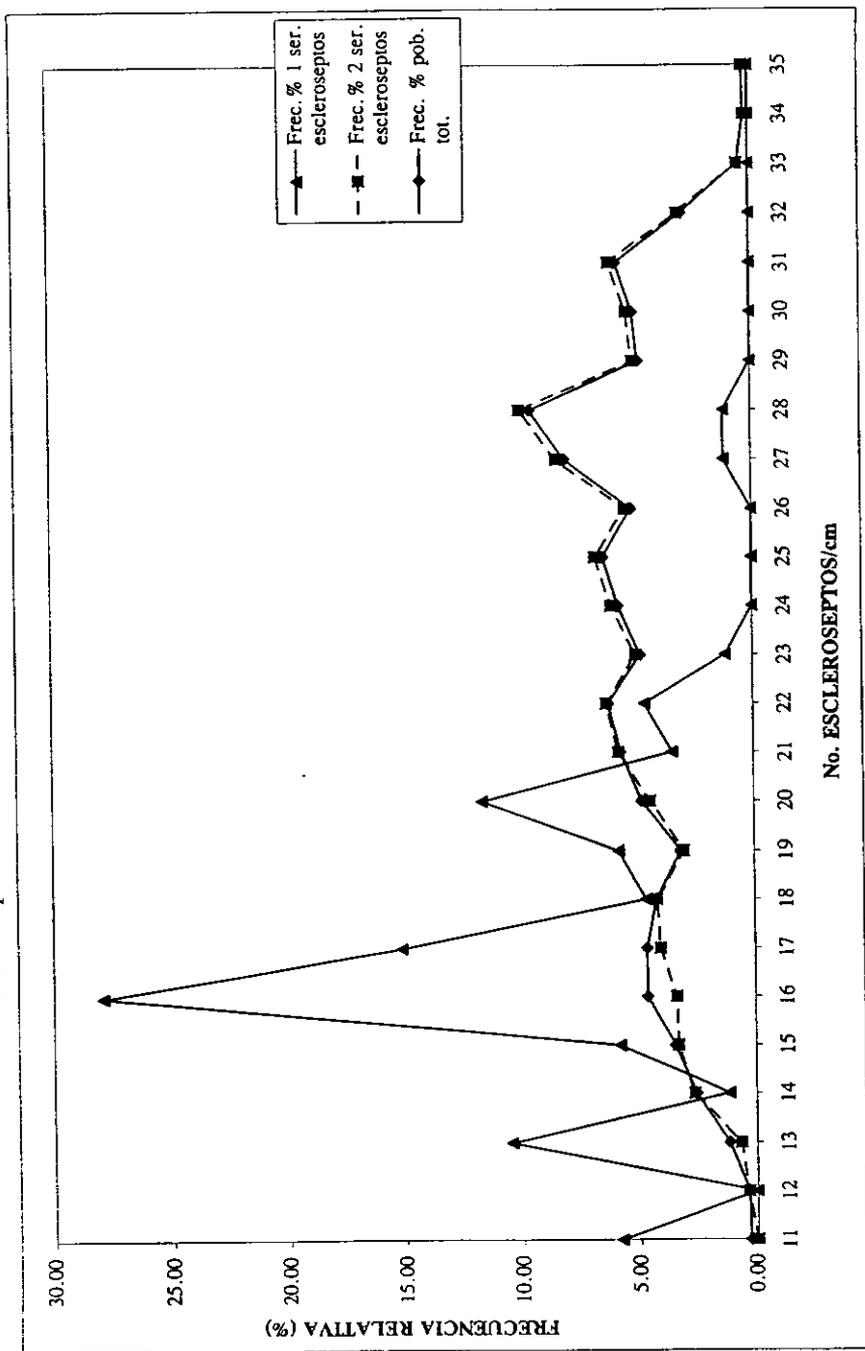


Figura 12. Distribución relativa de la población: frecuencia (porcentaje) de organismos con una o dos series de escleroseptos de acuerdo al número de escleroseptos/cm.



BIBLIOGRAFIA

- Almy, C. C. y Carrión-Torres, C. 1963. Shallow-water Stony Corals of Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 3(2 & 3):133-162.
- Ayre, D. J. *et al.* 1991. The corals *Acropora palifera* y *Acropora cuneata* are genetically and ecologically distinct. *Coral Reefs*. 10:13-18.
- Babcock, R. C. 1988. Age-structure, survivorship and fecundity in populations of massive corals. *Proc. 6th Internat. Coral Reef Symp. Australia*. 2:625-633.
- Babcock, R. C. 1991. Comparative demography of three species of scleractinian corals using age- and size-dependent classifications. *Ecol. Monog.* 61(3):225-244.
- Bak R. M. P. y Engel. M. S. 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.
- Barnes, D. J. 1973. Growth in colonial scleractinians. *Bull Mar Sci.* 23(2):280-298.
- Begon, M. y Mortimer, M. 1986. *Population Ecology*. 2^a ed. Blackwell Scient. Pub. 220 pp. Oxford, R.U. 220 pp.
- Begon, M. *et al.* 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Edit. Omega. España. 870 pp.
- Brakel, W. H. 1977. Corallite variation in *Porites* and the species problem in corals. In: Taylor, D.L. (de.) *Proceedings 3rd Internat. Coral Reef Symp. Rosentiel School of Atmospheric Science, University of Miami*, I:458-462.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill. New York. 475 p.
- Buddemeier, R. W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proc. 2nd Internat. Symp. Coral Reefs*. Brisbane, Australia. 2:259-257.

- Buddemeier, R.W. y Kinzie III, R.A. 1976. Coral Growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 14:183-125.
- Cairns, S. D. 1982. Stony corals (Cnidaria: Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. *Smithsonian Contributions to the Marine Science*. N. 12.p. 285. Figs.125e-f, 126^a-d. *In: Rutzler, K. & Mc.Intire, I.G. (eds.). The Atlantic barrier reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I. Smithsonian Institution Press. 271-302.*
- Cairns, S. D. 1988. Asexual reproduction in solitary Scleractinia. *Proc. 6th Internat. Coral Reef Symp. Australia.* 2:641-646.
- Carson, H. L. 1968. The population flush and its genetic consequences. *In: Lewontin, R. C. (ed.). Population biology and systematics of colonial organisms. Syracuse University Press. E. U. A. 123-137.*
- Carricart-Ganivet, J. P. 1985. Descripción de las especies de corales Scleractinios de Isla de Enmedio, Ver. Tesis Lic. Biología. UNAM ENEP Iztacala. 116 pp.
- Carricart-Ganivet, J. P. y Horta-Puga, G. J. 1993. Arrecifes de Coral en México. pp 81-92. *In: Biodiversidad marina y costera de México. S.I. Salazar-Vallejo y González, N.E. (eds.). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México. 865 pp.*
- Castañares, L. G. y Soto, L. A. 1982. Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la costa noreste de la península de Yucatán, México. Parte I: Sinopsis taxonómica de 38 especies, (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. UNAM, México.* 9(1):295-344. Pp. 311-313, Lám. 11, Figs. c y d; Lám. 12, Figs. a y b; Lám. 2, Figs c y d.
- CETENAL. 1970. Carta Climatológica. Dir. de Planeación. 140-VI.
- Connell, J. H. 1973. Population ecology of reef-building corals. 205-245. *In: Jones, O.A. y Endean, R. (eds) Biology and geology of Coral Reefs. II: Biology 1. Academic Press. Florida.*

- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*. 199:1302-1310.
- Cook, R. E. 1978. Asexual reproduction: a further consideration. *Amer. Nat.* 113:769-772.
- Cortes, N. J. 1986. Biogeografía de corales hermatípicos. *An. ICMYL UNAM*. 13(11):297-304.
- Crossland, C. 1952. Madreporaria, Hydrocorallineae, Heliopora. *Sci. Repts. Gt. Barrier Reef Exped. 1928-1929*. 6:85-257.
- Chevalier, J. P. 1972. Les Scléactiniaires de la Mélanésie Française. *Expédition Française sur les Récifs Coralliens de la Nouvelle Calédonie*. 5:1-307.
- Chevalier, J. P. 1974. On some aspects of the microstructure of recent Scleractinia. *Proc. 2nd Internat. Coral Reef Symp. Australia*. 2:345-361.
- Daniel, W. W. 1987. *Bioestadística*. 3^a ed. Edit. Limusa. México. 667 p.
- De la Lanza, G. E. 1989. *Oceanografía de mares mexicanos*. A.G.T. Editor, S.A. México. 569 pp.
- Dodge, R. E. y Thomson, J. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth Planet. Sci. Lett.* 23:313-322.
- Dodge, R. E. y Vaisnys, J. R. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature*. 258:706-708.
- Dodge, R. E. y Vaisnys, J. R. 1977. Coral populations and growth patterns: Responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. *J. Mar. Res.* 35(4):715-730.
- Durham, J. W. 1966. Coelenterates, specially stony corals, from the Galapagos and Cocos Islands, p. 123-135. *In*: R.I. Bolaman (edit.) *The Galapagos*. University of California Press.

- Durham, J. W. y Barnard, J. L. 1952. Stony corals of the eastern pacific collected by the Velero III and Velero IV. Allan Hancock Pacific Expeditions. 16(1):1-110.
- Eakin, C. M. *et al.* 1993. Oil refinery impacts on coral reef communities in Aruba, N.A. 139-145. *In*: Ginsburg, R.N. (Edit.) Global aspects of coral reefs: health, hazards and history. RSMAS, Univ. Miami.
- Emery, K. O. 1963. Estudios regionales. Arrecifes coralinos en Veracruz, México. *Geofís. Int.* 3(1):11-17.
- Fadlallah, Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. A review. *Coral Reefs.* 2:129-150.
- Fenner, D. P. 1988. Some leeward reefs and corals of Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 42(1):133-144.
- Ferriz-Domínguez, N. B. 1989. Estudio del comportamiento agresivo de algunas especies de corales Escleractinios del arrecife La Blanquilla, Veracruz, Méx. Tesis Lic. Biología. UNAM-ENEP Iztacala. 157 p.
- Fricke, H. y Meischner, D. 1985. Depth limits of Bermudian Scleractinia corals: a submersible survey. *Mar. Biol.* 88:175-187.
- Frost, S. H. 1977a. Miocene to Holocene evolution of Caribbean province reef building corals. *Proc. 3rd Internat. Coral Reef Symp.* Miami. *Geol.* 2:353-355.
- Frost, S. H. 1977b. Cenozoic reef systems of Caribbean- Prospects for paleoecologic synthesis. Pp. 93-110. *In*: Frost; S.H. *et al.* (eds). *Reefs and Related Carbonates- Ecology and Sedimentology.* Am. Assoc. Petrol. Geol. *Stud. Geol.* 4.
- García, M. E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. *Inst. Geol. UNAM.* 44p.
- Glynn, P. W. 1982. Coral communities and their modifications relative to past and prospective Central America Seaways. *Adv. Mar. Biol.* 19:91-132.
- Glynn, P. W. Y G. M. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galapagos Islands. *Univ Calif. Press. Berkeley.* 330 p.

- Goreau, T. 1961. Problems of growth and calcium deposition in reef corals. *Endeavour*. 20:32-39.
- Goreau, T. F. y Goreau, N. I. 1959. The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*. 117:239-250.
- Goreau, T. F. *et al.* 1979. Corales y Arrecifes Coralinos. *Investigación y Ciencia*. 37:48-60.
- Goreau, T. F. y Wells, J. W. 1967. The shallow water Scleractinia of Jamaica: Revised list of species and their vertical distribution range. *Bull. Mar. Sci.* 17(2):442-453.
- Guzmán, H. *et al.* 1991. Short term ecological consequences of a major oil spill on Panamanian subtidal reef corals. *Coral Reefs*. 10:1-12
- Harrison, P. L. *et al.* 1984. Mass spawning of reef corals. *Science*. 223:1186-1189.
- Heck, K. L. y McCoy, E. D. 1978. Long-distance dispersal and reef-building corals of the eastern Pacific. *Mar. Biol.* 48:349-356.
- Heilprin, A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. *Proc. Ac. Nat. Sci. Phil.* 42:303-316.
- Highsmith, R. C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:207-226.
- Horta-Puga, G. J. 1982. Descripción de algunas especies de Poliquetos bentónicos de Isla Verde, Ver. Tesis Prof. UNAM - ENEP Iztacala. México. 142 pp.
- Horta-Puga, G. J. y Carricart-Ganivet, J. P. 1985. Corales Scleractinios de Isla de Enmedio, Ver. Cong. Nac. Zool. Saltillo, Coah. 310-321.
- Hughes, T. P. 1985. Life histories and population dynamics of early successional corals. *Proc. 5th Internat. Coral Reef Symp.* 4:101-106.
- Hughes, T. P. 1988. Long term dynamics of coral populations: contrasting reproductive modes. *Proc. 6th Internat. Coral Reef Symp.* Australia.

- Hughes, T. P. y Jackson, J. B. C. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science*. 209(8):713-715.
- Hughes, T. P. y Jackson, J. B. C. 1985. Population dynamics and life histories of foliaceous corals. *Ecol. Monogr.* 55:141-166.
- Jackson, J. B. C. 1977. Competition on marine hard substrata: The adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.* 111:743-767.
- Jackson, J. B. C. 1986. Dispersal and distribution of clonal and aclonal benthic invertebrates. *Bull. Mar. Sci.* 39:588-606.
- Jackson, J. B. C. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. *BioScience*. 41(7):475-482.
- Jackson, J. B. C. y Hughes, T. P. 1985. Adaptive Strategies of Coral-Reef Invertebrates. *Am. Sci.* 73:265-274.
- Jackson, J. B. C. y Coates, A. G. 1986. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 313:7-22.
- Jaubert, J. L. 1977. Light, Metabolism and growth forms of the hermatypic scleractinian coral *Synaraea convexa* Verrill in the Lagoon of Moorea (French Polynesia). *Proc. 3rd Internat. Coral Reef Symp. Miami.* 1:483-488.
- Jell, J. S. 1974. The microstructure of some Scleractinian corals. *Proc. 2nd Coral Reef Symp. Australia.* 2:301-319.
- Jordan-Dahlgren, E. 1979. Estructura y composición de los arrecifes coralinos, en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro Cienc. Mar Limnol. UNAM.* 6(1):68-86.
- Jordan-Dahlgren, E. 1990. Corales escleractíneos y gorgonáceos del ambiente arrecifal de Sian Ka'an. Pp. 127-130. *In: Navarro, D. y Robinson, J.G. (Eds.) Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo. México. CIQRO y Prog. Stud. Trop. Conserv. Univ. Fla.* 471 p.

- Jordan-Dahlgren, E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. Bull. Mar. Sci. 51(1):104-107.
- Jordan-Dahlgren, E. *et al.* 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. Proc. 4th Internat. Coral Reef Symp. Manila. 2:303-308.
- Knap, A. H. *et al.* 1982. Accumulation and elimination of (9-¹⁴C) Phenanthrene in the reef-building coral (*Diploria strigosa*). Bull. Environm. Contam. Toxicol. 28:281-284.
- Knap, A.H. *et al.* 1983. The effects of oil spills and dispersant use on corals: a review and multidisciplinary experimental approach. Oil Petrochem. Poll. 1:157-169.
- Kornicker, L. S. *et al.* 1959. Alacran Reef, Campeche Bank, Mexico. Inst. Mar. Sci. 6:1-22.
- Kornicker, L. S. y Bonet, D. W. 1962. Shallow-water geology and environments of Alacran Reef Complex, Campeche Bank, Mexico.
- Krebs, C. J. 1978. Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia. 2^a Edit. Harla. México. 753 pp.
- Lang, J. 1971. Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne Edwards and Haime), Bull. Mar. Sci. 21(4):952-959.
- Lang, J. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. Bull. Mar. Sci. 23(2):260-279.
- Lang, J. 1984. Whatever works: the variable importance of skeletal and non-skeletal characters in scleractinian taxonomy. Palaeont. Amer. 54:18-44.
- Lewis, J. B. 1974. Settlement and growth factors influencing the contagious distribution of some Atlantic reef corals. Proc. 2nd Internat. Coral Reef Symp. 2:201-206.
- Logan, A. y Tomascik, T. 1991. Extension growth rates in two corals species from high-latitude reefs of Bermuda. Coral Reefs 10:155-160.
- Logan, A. *et al.* 1994. Linear skeletal extension rates in two species of *Diploria* from high.latitude reefs in Bermuda. Coral Reefs. 13:225-230.

- Maragos, J. E. 1972. A study of the ecology of Hawaiian reef corals. Ph. D. diss. Univ. Hawaii. 292 pp.
- Matthai, G. 1914. A revision of the recent colonial *Astraeidae* possessing distinct corallites. *Trans. Linn. Soc. London, (Zool)*. 2(17):1-140.
- McCoy, E. D. y Heck, K. L. 1976. Biogeography of corals, seagrasses and mangroves: an alternative to the center of origin concept. *Syst Zool*. 25:201-210.
- Muscatine, L. 1973. Nutrition of corals. 77-115. *In*: Jones, O.A. y Endean, R. (eds) *Biology and geology of Coral Reefs. II: Biology 2*. Academic Press. Florida.
- Neigel, S. E. y Avise, J. C. 1983. Clonal diversity and population structure in a reef building coral, *Acropora cervicornis*: self-recognition analysis and demographic interpretation. *Evolution*. 37:437-453.
- Oekentrop, K. 1974. Electron microscopic studies on skeletal structures in Coelenterate and their systematic value. *Proc. 2nd Coral Reef Symp., Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia*, 2:351-354.
- Olivares, M. A. y Leonard, A. B. 1971. Algunos corales pétreos de la Bahía de Mochima Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 10(1):49-70.
- PEMEX. 1987. Evaluación de los corales escleractinios del Sistema Arrecifal Veracruzano. PEMEX-Sria. Marina. 119 p.
- Potts, D. C. 1978. Differentiation in coral populations. *Atoll. Res. Bull*. 220:55-74.
- Potts, D. C. 1983. Evolutionary disequilibrium among Indo-Pacific corals. *Bull. Mar. Sci*. 33(3):619-632.
- Potts, D. C. 1984. Generation times and the Quaternary evolution of reef-building corals. *Paleobiol*. 10(1):48-58.
- Reyes, J. *et al.* 1989. Corales pétreos de Isla Contoy y arrecife del Cabezo, Quintana Roo, México. *Rev. Zool. ENEPI-UNAM*. 1:1-9.
- Reyes-Bonilla, H. 1993. Biogeografía y Ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano. Pp 207-222. *In*: *Biodiversidad Marina y*

- Costera de México. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). CONABIO y CIQRO. México. 865 p.
- Rodríguez-Varela, A. C. y Cruz-Gómez, A. 1995. Introducción a la Oceanografía. ENEP Iztacala. México. 209 pp.
- Rogers, C. S. *et al.* 1984. Scleractinian coral recruitment patterns at Salt River submarine canyon, St. Croix US Virgin Island. *Coral Reefs*. 3:69-76.
- Roman-Vives, M. A. *et al.* 1989. La colección de corales duros del Museo de Zoología de la Facultad de Biología, U.V., Xalapa, Veracruz, México. *Pub. Mus. Zool. Fac. Biol. U.V. Xalapa, Ver. México*. 1(1):1-5.
- Roos, P. J. 1971. The shallow-water stony corals of the Netherlands Antilles. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, No. 130. Pp. 69-71, fig. 30-32.
- Rosen, B. R. 1986. Modular growth and form of corals a matter of metameres. *Phil. Trans. R. Soc. London. (B)*. 313:115-142.
- Rylaarsdam, K. W. 1983. Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13:69-76.
- Scheer, G. 1974. Investigations of coral reefs at Rasdu Atoll in the Maldives with the quadrat method according to Phytosociology. *Proc. 2nd Internat. Coral Reef Symp. 2. Great Barrier Reef Committee, Brisbane*. 655-670.
- Scheer, G. 1978. Application of phytosociological methods. In: Stoddart, D. R. y Johannes, R. E. (Eds.). *Coral Reef Research Methods*. UNESCO. U.K. 581 pp.
- Scheer, G. 1984. The distribution of reef-corals in the Indian ocean with a historical review of its investigation. *Deep-sea Res. A* 31:885-900.
- Schiller, C. 1993. Ecology of the symbiotic coral *Cladocora caespitosa* (L) (Faviidae, Scleractinia) in the Bay of Piran (Adriatic Sea): I. Distribution and biometry. *Mar. Ecol.* 14(3):205-209.

- Shen, H. E. *et al.* 1987. Cadmium in corals as a tracer of historical upwelling and industrial fallout. *Nature*. 328:794-798.
- Silva-Rodríguez, A. 1992. *Métodos Cuantitativos en Psicología: Un enfoque metodológico*. Edit. Trillas. México. 976 p.
- Smith, F. G. W. 1948. Atlantic Reef Corals. Univ. Miami Press. E.U. pp. 80-81, Pl. 19-22.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1969. *Biometría*. Edic. Blume. España, 832 p.
- Soong, K. 1990. Reproduction of colonial reef corals: individuality of coral colonies and colony size related characters. Ph D thesis. Univ. Of Texas at Austin. 137 p.
- Squires, D. F. 1958. Stony Corals From The Vicinity of Bimini, Bahamas, British West Indies. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* Vol. 115:art. 4. New. York. Pp. 253, 254, pl. 42, fig. 1,2.
- Stanley, S. M. 1979. *Macroevolution: Patterns and Process*. W.H. Freeman y Col. California, USA. 332 pp.
- Szmant, A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs*. 5:43-54.
- Umbgrove, J. H. F. 1939. Madreporaria from the Bay of Batavia. *Zool. Mede. Leiden*. 22:1-64.
- Vaisnys, J. R. y Dodge, R. E. 1980. Quantitative analysis of skeletal growth records: Probabilistic population descriptions. *In: Rhoads, D. C. y Lutz, R. A. (eds.)*. 1980. *Skeletal Growth of aquatic organisms. Biological records of environmental changes*. Plenum Press. E.U.A. 699-723.
- Vargas-Hernández, J. M. *et al.* 1993. Sistema Arrecifal Veracruzano. Pp 559-575. *In: Biodiversidad marina y costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo y González, N.E. (eds.). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México. 865 pp.
- Vaughan, T. W. 1917. The reef coral fauna of Carrizo Creek Imperial County, California and its significance. *Prof. Pap. U.S. Geol. Survey*, 98:355-386.

- Vaughan, T. W. 1918. Some Shoal-Water Corals from Murray Island, Cocos -Keeling Islands, and Fanning Island. Pap. Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington. 2:49-234.
- Vaughan, T. W. 1919. Fossil Corals from Central America, Cuba and Porto Rico, with an account of the American tertiary, Pleistocene and recent Corals. Bull. U. S. Nat. Sci. Museum. 103(9):189-524.
- Vaughan, T. W. y Wells, J. W. 1943. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. Geol. Soc. Am. Spec. Pap. 44:1-363.
- Veron, J. E. N. 1981. The species concept in 'Scleractinia of Eastern Australia'. Proc. 4th Internat. Coral Reef Symp. Manila. 2:183-186.
- Veron, J. E. N. 1995. Corals in space and time: The Biogeography and evolution of the Scleractinia. Cornell Univ. Pres. N.Y. 321 p.
- Villalobos F. A. 1971. Estudios ecológicos en un arrecife coralino en Veracruz, México. Coloquio sobre Investigaciones y Recursos del Mar Caribe y Regiones Adyacentes. UNESCO. Pp. 531-545.
- Wallace, C. C. 1985. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. Mar. Biol. 88:217-233.
- Weisbord, N. E. 1968. Some late Cenozoic Stony Corals from Northern Venezuela. Bull. Am. Paleon. 55(246):1-288.
- Wells, J. W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv. (260)1:285-486.
- Wells, J. W. 1955. A Survey of the Distribution of Reef Coral Genera in the Great Barrier Reef Region. Rep. Gt. Barrier Reef Comm. 6(2):1-9.
- Wells, J. W. 1956. Scleractinia. In: R.C. Moore (edit). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata. Geol. Soc. Am. y Univ. Kansas Press. Kansas. F328-444, figs 222-339.

- Wells, J. W. 1957. Coral Reefs. Pp. 609-631. *In*: Hedgpeth, J.W. (eds). Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. Vol I: Ecology. Geol. Soc. Am. Mem. 67.
- Wells, J. W. 1969. Aspects of Pacific Coral Reefs. *Micronesica*. 5:317-322.
- Wells, J. W. 1973. New and old scleractinian corals from Jamaica. *Bull. Mar. Sci.* 23:16-58.
- Wijsman-Best, M. 1972. Systematics and Ecology of New Caledonian Faviinae (Coelenterata - Scleractinia) . *Bijd. Dierkunde*. 42(1):4-90.
- Wijsman-Best, M. 1974. Habitat induced modification of Reef Corals (Faviidae) and its consequences for Taxonomy. *Proc. 2nd Coral Reef Symp., Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia*. 1:217-228.
- Williams, G C. 1975. Sex and Evolution. Princeton Univ. Press. Princeton. 200 pp.
- Wood-Jones, F. 1907. On the growth-forms and supposed Species in corals. *Proc. Zool. Soc. London*. XXXVII:518-556.
- Wyers S. C. *et al.* 1991. Spawning of hermatypic corals in Bermuda a Pilot study. *Hydrobiologia*. 216-217:109-116.
- Yedid H., A. 1982. Algunos aspectos ecológicos sobre la abundancia y distribución de los corales en Isla Verde, Ver. Tesis Lic. Biología. UNAM-ENEP Iztacala. 44 pp.
- Yonge, C. M. 1963. The Biology of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 1:209-260.
- Zizumbo-Alamilla, L. 1995. Estudio ficoflorístico de las macroalgas bénticas del arrecife coralino Isla Verde, Veracruz, México. Tesis Biología. UNAM Campus Iztacala. 107 pp.
- Zlatarsky, V. N. 1982. Les Scléactiniaires de Cuba: avec des données sur les organismes associés. Edit. De l'Académie bulgare des Sciences. Sofia. 472 p.

ANEXO 1
ANCOVA

Comparación de la composición poblacional de ambas especies.

marca eda X_1	frec <i>D. cli</i> n_x	y $\ln y$	x^2 x^2	$\ln y^2$ y^2	$x*\ln y$ xy
13	310	5.737	169	32.908	74.575
28	169	5.130	784	26.316	143.637
43	118	4.771	1849	22.759	205.139
58	62	4.127	3364	17.033	239.374
73	52	3.951	5329	15.612	288.441
88	24	3.178	7744	10.100	279.669
103	18	2.890	10609	8.354	297.708
118	6	1.792	13924	3.210	211.428
133	5	1.609	17689	2.590	214.055
148	4	1.386	21904	1.922	205.172
805	768	34.571	83365	140.806	2159.198

648025 589824 1195.2 6.9E+09 19826.3

b_1	-0.03361	1	9E-05
b_2	-0.04284	2	83308
		3	65314
SX_1^2	83365	4	-27946
$(SX_1)^2$	1195.185	5	695488
SX_2^2	109934	6	83308
$(SX_2)^2$	937024	7	109920
		8	47318
		9	65314
SY_1^2	140.8059	10	17
$(SY_1)^2$	589824		
SXY_1	2159.198	A	3E-05
SX_1	805	B	-27954
SY_1	34.5715	C	109919

SY_2^2	109964.5	
$(SY_2)^2$	929.9198 F_C	0.0006
SXY_2	1623.183	
SX_2	968 F_T	6.04
SY_2	30.4946	

n_1	10
n_2	11
n	21

$$gl = (n_1 + n_2) - 4$$

marca eda X_2	frec <i>D. str</i> $n_x(Y_2)$	y $\ln y$	$xEXP(2)$ x^2	$yEXP($ y^2	$x*\ln y$ xy
13	343	5.838	169	34.079	75.890
28	202	5.308	784	28.178	148.631
43	124	4.820	1849	23.235	207.272
58	71	4.263	3364	18.170	247.235
73	38	3.638	5329	13.232	265.544
88	21	3.045	7744	9.269	267.918
103	9	2.197	10609	4.828	226.314
118	2	0.693	13924	0.480	81.791
133	1	0	17689	0	0
148	2	0.6931	21904	0.48045	102.5858
163	1	0	26569	0	0
968	814	30.495	109934	109964	1623.183

937024 662596 929.92 1.2E+10 1.2E+10

ANEXO 2
ANCOVA

Comparación de la tasa de supervivencia de ambas especies.

marca Edad X ₁	<i>D. clivos</i> lx	y ln y	x ² x ²	ln y ² y ²	x*lny xy
13	1	0	169	0	0
28	0.5452	-0.607	784	0.368	-16.99
43	0.3806	-0.966	1849	0.933	-41.53
58	0.2000	-1.609	3364	2.590	-93.35
73	0.1677	-1.785	5329	3.187	-130.33
88	0.0774	-2.559	7744	6.546	-225.15
103	0.0581	-2.846	10609	8.101	-293.16
118	0.0194	-3.945	13924	15.562	-465.49
133	0.0161	-4.127	17689	17.033	-548.91
148	0.0129	-4.350	21904	18.925	-643.84
805	2.4774	-22.794	83365	73.245	-2459

648025 6.1376 519.58 7E+09 5364.9

b ₁	-0.006	1	4.122E-07
b ₂	-0.005	2	8.331E+04
		3	6.531E+04
SX ₁ ²	83365	4	7.295E+01
(SX ₁) ²	1195.2	5	1.432E+07
SX ₂ ²	109934	6	8.331E+04
(SX ₂) ²	937024	7	1.098E+05
		8	6.118E+06
		9	6.531E+04
SY ₁ ²	73.245	10	17
(SY ₁) ²	6.1376		
SXY ₁	-2459	A	2.731E-05
SX ₁	805	B	-98.921
SY ₁	34.571	C	109752.468

SY ₂ ²	109900		
(SY ₂) ²	1137.1	F _C	2.339E-06
SXY ₂	-4028	F _T	6.04
SX ₂	968		
SY ₂	-33.72		

marca Edad X ₂	<i>D. strigo</i> lx	y ln y	EXP(2) x ²	yEXP(y ²	x*lny xy
13	1	0	169	0	0
28	0.58892	-0.529	784	0.2803	-14.82
43	0.36152	-1.017	1849	1.0352	-43.75
58	0.20700	-1.575	3364	2.4808	-91.35
73	0.11079	-2.2	5329	4.8406	-160.6
88	0.06122	-2.793	7744	7.802	-245.8
103	0.02624	-3.641	10609	13.253	-375
118	0.00583	-5.145	13924	26.467	-607.1
133	0.00292	-5.838	17689	34.079	-776.4
148	0.00583	-5.145	21904	26.467	-761.4
163	0.00292	-5.838	26569	34.079	-951.6
968	2.37318	-33.72	109934	109900	-4028

937024 5.63197 1137.1 1E+10 1E+10

n ₁	10
n ₂	11
n	21

ANEXO 3

Prueba t de Student

La prueba de la t de Student se utiliza cuando las medias son muy similares; tiene validez matemática. El análisis se llevó a cabo en el programa Excel.

$$sp^2 = (v_1 s_1^2 + v_2 s_2^2) / (v_1 + v_2) \quad s_{x_1-x_2} = (sp^2 / n_1) + (sp^2 / n_2)$$

$$t = [x_1 - x_2] / s_{x_1 - x_2}$$

$$gl = [(n_1 + n_2) - 2]$$

$$v_1 = n_1 - 1$$

$$v_2 = n_2 - 1$$

x_1 y x_2 medias poblacionales

s_1 y s_2 varianzas poblacionales

	DENSIDAD			COBERTURA	
	<i>D. clivosa</i> # org/m ²	<i>D. strigos</i> # org/m ²	pob. tot. # org/m ²	<i>D. clivosa</i> m ²	<i>D. strigosa</i> m ²
prom	0.5	0.535152	1.0352	0.11689	0.08983
d.s.	0.689624	0.583244	0.971	0.21812	0.19677
var	0.475582	0.340173	0.9428	0.04757	0.038717
tot	33	35.32	68.32	96.4325	79.3174
den. rel.	48.30	51.70			
x_1	0.5			x_1	0.116888
v_1	65			v_1	65
s_1^2	0.226178			s_1^2	0.002263
n_1	66			n_1	66
x_2	0.535152			x_2	0.089827
v_1	65			v_1	65
s_2^2	0.115718			s_2^2	0.001499
n_2	66			n_2	66
sp^2	0.170948			sp^2	0.001881
$s(x_1-x_2)$	0.071974			$s(x_1-x_2)$	0.00755
$t_{(cal)}$	0.488393			$t_{(cal)}$	3.584121
$t_{(teor)}$	1.978			$t_{(teor)}$	1.978