

13
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
I Z T A C A L A

“Patrones de recolonización de *Millepora
albicornis* Linnaeus, 1758 y *M. complanata*
Lamarck, 1816 (Cnidaria, Hydrozoa) en el arrecife
de Puerto Morelos, Quintana Roo, México.”

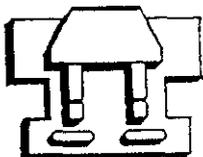
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

RITA GABRIELA LEON OLVERA



I Z T A C A L A

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO

1999

TESIS CON
FALLA DE CUBRER

278-11



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Este trabajo está dedicado con mucho cariño

a **MATY** y **ALEX** por su cariño, apoyo, amistad, infinita paciencia, confianza, por enseñarme el valor de los libros y por compartir conmigo siempre lo mejor de ellos,

a **JUAN Olvera** por su cariño y apoyo incondicional,

a **CARMEN León** por ser un buen ejemplo,

a **CARMEN Cázares** y **JOSÉ Olvera** por su cariño y confianza,

a **ESPERANZA** (†), que siempre quiso ver concluido este esfuerzo

y

a **CARLOS**, porque hace "15 días" que lo espera y mucho tiempo que lo merece.

Porque:

Lo transcendental no es tener, poder y saber, sino tener y compartir, poder y participar, saber y enseñar.

Simón Bolívar



AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer al personal de la Estación Puerto Morelos del ICMYL por su valioso apoyo durante mi estancia en él, muy especialmente a Francisco Ruíz, Briggitta Van Tussenbroek, Lourdes Segura, José Álvarez y Francisco Escobar, por compartir sus conocimientos, su alegría y buenos consejos conmigo.

Al Dr. Eric Jordán por proponer el tema de este trabajo y particularmente a la M. en C. Rosa E. Rodríguez por su colaboración en el trabajo de campo y su apoyo.

Al Dr. Manuel Elías y los M. en C. Jonathan Franco, Guillermo Horta, Rafael Chávez y Sergio Cházaro por revisar y comentar este trabajo.

Muchas otras personas me apoyaron de uno u otro modo a lo largo de este proceso, y entre ellas agradezco en primer término a los compañeros del laboratorio de Poliquetos del ICMYL, a los compañeros del Instituto de Recursos y Ecología de la Universidad del Mar, y al Biól. Javier Vasconcelos, Dir. del Centro Mexicano de la Tortuga.

A Rosa Ma. Bernal, Alma G., Rebeca L., Claudia M., Gaby G., Marco A., Tangaxoan V. y César León por su amistad y confianza.

Por último quiero agradecer al M. en C. Carlos Esquivel M., que me impulsó a retomar y terminar este trabajo, con su apoyo incondicional y desinteresado, por contar con su atinada **dirección**, y sobre todo porque no hace quedar mal a Rubén Darío



CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Características generales de los arrecifes coralinos.....	2
Especies estudiadas.....	4
Antecedentes.....	8
OBJETIVOS.....	10
DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	11
MATERIAL Y MÉTODO.....	14
Obtención de los datos en el campo.....	14
Determinación del tamaño mínimo de muestra.....	16
Análisis de los datos.....	17
RESULTADOS.....	20
1. <i>M. alcicornis</i>	
1.1 Registros de abundancia y cobertura.....	20
1.2 Distribución observada.....	24
2. <i>M. complanata</i>	
2.1 Registros de abundancia y cobertura.....	26
2.2 Distribución observada.....	30
3. Comparaciones	
3.1 Resultados totales de abundancia para ambas especies.....	32
3.2 Datos anteriores del arrecife.....	32
DISCUSIÓN	34
1. Recolonización de la barra arrecifal.....	35
CONCLUSIONES.....	44
REFERENCIAS CITADAS.....	45
APÉNDICES	



ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imagen de <i>M. alcicornis</i>	6
Figura 2. Imagen de <i>M. complanata</i>	7
Figura 3. Zona de estudio.....	13
Resultados de <i>M. alcicornis</i> :	
Figura 4. Densidad (col/5 m ²).....	21
Figura 5. Densidad (cobertura/5 m ²).....	22
Figura 6. Distribución de abundancia y porcentajes de cobertura en el arrecife.....	22
Figura 7. Distribución de tallas y arreglo espacial por zona en el arrecife.....	23
Figura 8. Distribución de la abundancia respecto a la profundidad.....	24
Figura 9. Distribución de la abundancia y cobertura respecto al sustrato.....	25
Resultados de <i>M. complanata</i> :	
Figura 10. Densidad (col/5 m ²).....	27
Figura 11. Densidad (cobertura/5 m ²).....	28
Figura 12. Distribución de abundancia y porcentajes de cobertura en el arrecife.....	28
Figura 13. Distribución de tallas y arreglo espacial por zona en el arrecife.....	29
Figura 14. Distribución de la abundancia respecto a la profundidad.....	30
Figura 15. Distribución de la abundancia y cobertura respecto al sustrato.....	31
Figura 16 Determinación del tamaño mínimo de muestra.....	Apéndice 1



RESUMEN

El arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, forma una franja que corre paralela a la costa. En 1988 el ciclón "Gilberto" y la tormenta "Keith" afectaron la zona modificando la estructura comunitaria coralina. Al respecto existen dos trabajos importantes: la descripción de la comunidad coralina previa al evento, y el impacto del ciclón en la estructura comunitaria; el presente trabajo, desarrollado en 1993, tiene como objetivo estimar el proceso de recuperación del arrecife después de ese evento, considerando las descripciones previa (1979) y posterior (1989) al mismo.

Se eligieron las especies hidrocoralinas *Millepora alcicornis* y *M. complanata* por ser importantes recolonizadores y porque han demostrado una rápida recuperación ante este tipo de eventos. Se consideró como indicador de recuperación al aumento en el número de colonias coralinas (abundancia) y de la superficie cubierta por coral (cobertura). Los resultados muestran diferencias entre las dos especies, respecto a la abundancia, cobertura, arreglo espacial, estructura de tallas y preferencia de sustrato.

Con la obtención de esos parámetros se sugieren tres patrones probables de recolonización: uno del arrecife frontal hacia la laguna, otro de sur a norte y otro más, radiando desde la zona de rompiente.

Se observó evidencia de recolonización en la barra central del arrecife, pese a haber sido la más afectada por el ciclón, probablemente debido a la preferencia reofilica de *Millepora* y a la presencia de estabilizadores de sustrato como el sargazo.

Se concluye que en el arrecife de Puerto Morelos está en marcha un proceso de recolonización del sustrato disponible, que ha resultado del éxito de algunas especies en la competencia por este factor determinante para los organismos de vida sésil.



INTRODUCCIÓN

El presente estudio forma parte del trabajo que hace en la zona el personal del Laboratorio de Arrecifes Coralinos de la Estación Puerto Morelos perteneciente al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. El estudio comenzó con la determinación de la estructura comunitaria (Jordán, 1979; 1980). Posteriormente, en 1989 se obtuvieron nuevos datos con el fin de observar los resultados del impacto que tuvieron el ciclón Gilberto y la tormenta Keith, ocurridos durante 1988, sobre la estructura comunitaria (Rodríguez, 1993).

Características generales de los arrecifes coralinos

Los arrecifes coralinos son uno de los ecosistemas marinos más importantes debido a su alta productividad y diversidad (Barnes, 1988). Se localizan en aguas poco profundas, cálidas y transparentes, entre los 30° de Latitud Norte y Sur, y están en constante formación por organismos que secretan carbonato de calcio, entre los que destacan los corales escleractinios e hidrocorales pétreos (Barnes, 1988; Stoddart, 1969).

La morfología del arrecife, también llamada estructura arrecifal, está determinada por la actividad biológica de los organismos constructores del arrecifes, y la de organismos horadores, ramoneadores, incrustantes y depredadores de los constructores, y por su interacción con factores físicos como corrientes, intensidad luminica, precipitación pluvial, aporte fluvial de sedimentos, régimen de mareas y oleaje. Bradbury y Young (1981) mencionan que debido a que los corales viven largos periodos logran integrar en su crecimiento evidencia de los efectos resultantes de estas interacciones y ello se observa en la estructura de la comunidad coralina. De esta forma se observa la distribución diferencial de los



diversos ecotipos coralinos, que incluyen formas de crecimiento ramificadas, encostrantes, masivas, fungiformes y en placas.

Por otra parte, los arrecifes se encuentran sometidos a la influencia de ciclones. Estos se originan sobre las aguas tropicales entre principios de junio y fines de octubre en el océano Atlántico oriental, forman olas de 10 a 15 m de altura debido a que sus vientos alcanzan velocidades superiores a los 60 km/hr. Su frecuencia varía año con año en las diferentes áreas geográficas así que aunque a escala de años pueden considerarse infrecuentes (Stearn *et al.*, 1977), en términos del tiempo que tarda en desarrollarse un arrecife, son frecuentes. Para el Caribe Mexicano la mayor frecuencia de sistemas ciclónicos se presenta entre los meses de agosto y octubre (Gentry, 1971). Los huracanes también son un factor limitante en el crecimiento del coral (Sheppard, 1982; Stoddart y Young, 1971), aunque se considera que difícilmente pueden modificar la morfología arrecifal de manera drástica, sí pueden producir cambios en la estructura de la comunidad que lo habita al modificar la repartición del sustrato entre los diversos organismos bentónicos. Después de un ciclón generalmente se desocupa sustrato, el cual es un recurso limitante para la comunidad bentónica sésil, y esta nueva disponibilidad desencadena procesos de recolonización, entonces puede restablecerse la especie original, o bien, ser reemplazada por otra(s) que utilice este mismo recurso, al entablarse competencia por sustrato ya sea mediante un acelerado crecimiento o bien por reacciones de histoincompatibilidad (Margalef, 1974; Müller *et al.*, 1993; Wahle, 1980). En consecuencia, se pueden ocasionar cambios en los patrones de distribución y abundancia previos al fenómeno, y por tanto en la estructura de la comunidad coralina.

Dentro de la comunidad coralina de los arrecifes del Mar Caribe los hidrocorales del género *Millepora* (Phylum Cnidaria, Classis Hydrozoa), son importantes debido a su abundancia, aunque en términos generales no cubre más del 10 % (Lewis, 1989). En algunos arrecifes *M. complanata* se ha reportado como



abundante e incluso como dominante pero hay pocos datos cuantitativos de su abundancia (Stearn *et al.*, 1977; Rogers *et al.*, 1982; Lewis, 1989). Bak (1975) reporta que en algunas localidades *M. complanata* junto al alga *Porolithon pachydermum* pueden dominar como constructores de arrecife. Por otra parte al establecer zonas en un arrecife con respecto a las especies más abundantes, Geister (1977) reconoce sectores representados por *Millepora* spp. en la rompiente o adyacentes a ella. También Loya (1972 y 1978) emplea convencionalmente el término de "zona de *Millepora*". La importancia de este género hace que en la Isla de Cuba sea considerado el segundo grupo de constructores arrecifales después de los escleractinios (Zlatarski y Martínez, 1982), en los cayos de Florida constituyen el cuarto género más abundante, y del mismo modo, en el arrecife de Puerto Morelos la zona de rompiente se puede subdividir con respecto a las especies *Acropora palmata* y *Millepora complanata* debido a su abundancia (Jordán *et al.*, 1981).

Especies estudiadas

El género *Millepora* está representado por cuatro especies en el Caribe: *M. complanata* Lamarck, 1816; *M. alcicornis* Linnaeus, 1758; *M. striata* Duchassaing y Michelotti, 1864, y *M. squarrosa* Lamarck, 1816 (Weerdt, 1984, 1990). Son hidrozoarios coloniales dioicos y su ciclo de vida incluye una alternancia de generaciones entre pólipos sésiles con reproducción asexual, y medusas libre nadadoras que producen dos gametos. La reproducción sexual origina una fase larvaria llamada plánula, que se fija al sustrato y crece como el primer pólipo de la futura colonia (Harris, 1990). Los milepóridos presentan pólipos especializados: los gastrozoides, son los encargados de la alimentación, y los dactilozoides, sirven para defensa de la colonia mientras que el desarrollo de las medusas se realiza en depresiones llamadas ámpulas (Lewis, 1991c). Los hidrocorales forman un esqueleto calcáreo o *coralum*, semejante al de los antozoarios escleractinios por lo



que originalmente fueron considerados entre estos (Boschma, 1956; Nemenzo, 1976). Además del esqueleto calcáreo masivo existen otras semejanzas entre *Millepora* y los corales escleractínios, como su alimentación basada en zooplancton y materia orgánica suspendida, su asociación con dinoflagelados fotosintéticos y por ello su distribución en la zona fótica, la presencia de nematocistos para defensa y alimentación, su sensibilidad a contaminación, baja salinidad o sedimentación, y su variabilidad fenotípica (diferentes formas de crecimiento), lo que sugiere una evolución convergente de estos grupos (Gladfelter, 1985; Glynn y Weerdt, 1991; Goreau, 1964; Harris, 1990; Lewis, 1989; Roads y Lutz, 1980; Wahle, 1980).

La distinción entre especies se basa principalmente en la forma de crecimiento del *coralum* aunque la existencia de fenotipos variables en cada especie ha ocasionado algunas discusiones respecto a la validez taxonómica de este carácter (Fenner, 1993; Lewis, 1989; Martínez, 1982; Stearn y Riding, 1973; Weerdt, 1981, 1984, 1990; Zlatarski y Martínez, 1982;), por ello la decisión debe apoyarse además en su distribución en el arrecife.

Millepora alcicornis

Entre las especies más abundantes se encuentra *M. alcicornis* Linnaeus, 1758. Como se observa en la Figura 1, se trata de un coral ramificado; las ramas son comprimidas lateralmente y pueden ser muy delicadas o gruesas y unidas en una estructura similar a placas aplanadas en su borde de crecimiento. No se tienen datos de crecimiento para esta especie, pero se sabe que calcifican a una tasa de 480-696 mg de Ca mg N/día (Strömngren, 1976, citado en Lewis, 1991a).

El *coralum* de esta especie se encuentra generalmente erguido pero puede incrustarse en corales gorgonáceos, otros corales y en rocas, su superficie es lisa y rizada. Se ha reportado actividad reproductiva entre los meses julio y marzo, pero



se piensa que esta se extiende a todo el año. Es abundante en sitios poco expuestos y en lagunas, y su distribución abarca el Caribe, Florida, Bermudas, Brasil y África Occidental (Weerdt, 1984).



Figura 1. Muestra la forma del esqueleto calcáreo de *Millepora alcicornis*. Se puede apreciar su forma ramificada y relativamente frágil, creciendo sobre el esqueleto de un gorgonáceo.

Millepora complanata

La especie más común y endémica del Caribe es *M. complanata* Lamarck, 1816 (Figura 2). Se distribuye desde profundidades menores a un metro hasta casi los 40 metros de profundidad, encontrándose en forma abundante en las zonas de rompiente y plataforma arrecifal.

De acuerdo con Weerdt (1984), la descripción de las colonias es una serie de placas sencillas, verticales, ya sea creciendo sobre una base común, o bien interconectadas en una compleja masa semejante a un panal; pueden presentar



tallas cortas con una gran base encostrante en sitios con fuerte oleaje y el crecimiento de las placas es perpendicular a la dirección de la corriente. La tasa de calcificación reportada para *M. complanata* es de 960-1176 mg de Ca mg N/día, y su tasa de crecimiento está entre 5.4 y 19.8 cm/año (Strömngren, 1976 citado en Lewis, 1991a).

Según Weerdt (1984) son reproductivamente activas de julio a marzo, aunque probablemente lo son todo el año.

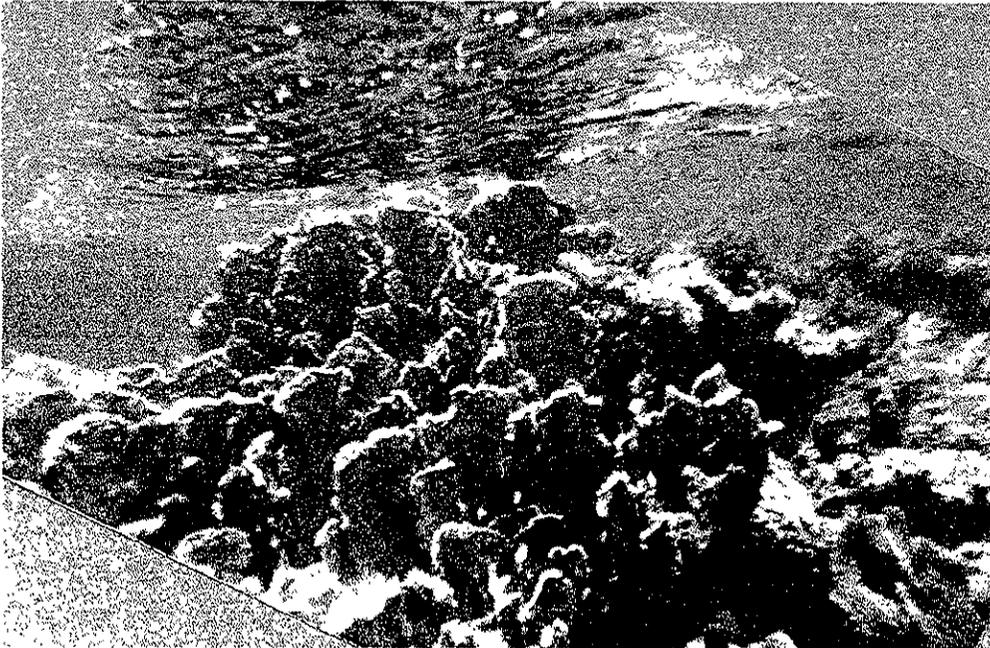


Figura 2. Se puede observar la forma del esqueleto calcáreo de *M. complanata*. Se puede apreciar la forma de las placas, que le permite ocupar sitios expuestos en el arrecife.



Antecedentes

Los trabajos sobre arrecifes del Mar Caribe frecuentemente se refieren al efecto de huracanes y tormentas en la comunidad coralina, en ellos se describe y analiza el impacto ocasionado en el arrecife y en ocasiones se compara el estado del arrecife antes y después del evento, sin embargo, tanto los registros de perturbación como los de recuperación arrecifal de este tipo de eventos son muy variables (Fenner, 1991; Glynn, *et al.*, 1964; Goreau, 1964; Houston, 1984; Jaap *et al.*, 1988; Knowlton *et al.*, 1990; Mah y Stearn, 1983; Riegl y Velimirov, 1991; Rogers *et al.* 1982, Rogers, 1982, 1983; Stoddart, 1962; Stoddart y Younge, 1971; Woodley *et al.*, 1981), esto se debe a lo complejo de estos ecosistemas, pero como señalan Grigg y Dollar (1990), hace falta mayor número de registros cuantitativos.

En nuestro país se localizan diversas formaciones coralinas que abarcan atolones, barreras, plataformas y arrecifes costeros (Milliman, 1972). Se distribuyen principalmente en el Golfo de México y Mar Caribe, aunque hay comunidades coralinas importantes en la costa occidental, y la mayoría están expuestos directamente a perturbaciones antropogénicas además de las naturales (Carricart-Ganivet y Horta-Puga, 1993), que ha probado incidir negativamente en el reclutamiento y sobrevivencia de estos organismos (Wittenberg y Hunte, 1992).

En el mes de septiembre de 1988 los arrecifes de Cozumel y Puerto Morelos fueron afectados por el ciclón "Gilberto", que presentó una velocidad máxima sostenida del viento de 288 km/hr y ráfagas de hasta 350 km/hr, por lo que ya es considerado como uno de los más fuertes y destructivos que haya sufrido la Península de Yucatán hasta la fecha (Lawrence y Gross, 1989). Dos meses después la tormenta tropical "Keith", con vientos de hasta 108 km/hr, aumentó el daño debido al huracán y posiblemente retrasó el proceso de recuperación. Como consecuencia de estos eventos se desocupó sustrato debido a la ruptura, muerte y



desprendimiento de colonias de coral y de otros organismos sésiles como algas y pastos. De manera similar en los arrecifes de franja de Cozumel se presentó una sucesión algal cuando quedó libre el sustrato después del fenómeno, lo que tiende a frenar el proceso de reclutamiento por larvas, y como consecuencia, la recuperación de la comunidad coralina (Fenner, 1991). Este último autor reporta que las colonias de *M. complanata* se quebraron y sólo quedó la base encostrante. Posteriormente para noviembre de 1989 encontró placas de alrededor de 2 cm creciendo sobre las bases sobrevivientes lo que se considera una recuperación relativamente rápida, con una tasa de crecimiento mayor a la reportada por Lewis (1989) que es de 3-6 mm/año.

Por otra parte, en el arrecife de Puerto Morelos la estructura de la comunidad coralina previa (Jordán, 1979, 1980) se modificó (Rodríguez, 1993), se registró una disminución en la abundancia de *M. complanata* en la zona de rompiente que fue sustituida por el coral escleractinio *Porites astreoides* adquiriendo mayor importancia relativa respecto de la que se tenía reportada antes del evento.

Valga mencionar que en este trabajo no se han considerado la tormenta tropical Ópalo y el huracán Roxana que influenciaron la zona en 1995, sin embargo, de acuerdo con Rodríguez (com. pers., 1995), no se afectó fuertemente el arrecife, por lo que no se observaron cambios importantes respecto al estado anterior a estos eventos.



OBJETIVOS

La mencionada interacción de tormentas y huracanes con los arrecifes, los hace los eventos naturales con mayor relevancia, y por ello es importante estudiar las consecuencias que tienen estos fenómenos, las posibilidades y procesos de recuperación del ecosistema arrecifal en conjunto, y en particular de la comunidad coralina.

Considerando la frecuencia de estos eventos y la importancia de los procesos de recolonización, este trabajo pretende aportar información sobre la recuperación del arrecife alcanzada cinco años después del huracán Gilberto. Se emplearon estas dos especies por estar consideradas como organismos pioneros y muy competitivos en un proceso de sucesión, dado el tipo morfológico de sus colonias y su preferencia por zonas de alta energía. En consecuencia con la condición del arrecife y con el nivel de conocimiento del mismo, el objetivo general es:

Evaluar el proceso de recuperación de *M. alcicornis* y *M. complanata* en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, cinco años después de haber sido afectado por el ciclón Gilberto y la tormenta Keith.

y los objetivos particulares son:

1. Determinar la distribución y abundancia después de cinco años de estos eventos, a través de los parámetros: número de colonias y porcentaje de cobertura de sustrato de las mismas. Así como determinar la distribución de tallas de *M. alcicornis* y *M. complanata* en el arrecife de Puerto Morelos.



2. Identificar patrones en la recolonización para analizar este proceso con respecto al impacto inicial y poder compararlo con lo reportado para este arrecife.

DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El arrecife de Puerto Morelos forma parte del Sistema Arrecifal del Caribe Mexicano, que tiene una extensión aproximada de 350 km a lo largo de la costa oriental de la Península de Yucatán e incluye los arrecifes de Banco Chinchorro y Cozumel (Jordán, 1979). Este arrecife se encuentra ubicado a los 20°51' de Latitud Norte y 86°51' de Longitud Oeste, casi en el extremo noreste de la península y pertenece al Estado de Quintana Roo (Fig. 3A).

Es un arrecife de tipo franja que corre paralelo a la costa a una distancia que varía entre 1 y 1.5 km, tiene aproximadamente 7 km de longitud y convencionalmente se considera desde el sur del muelle fiscal del puerto hasta el norte de la "bocana chica", cerca del astillero Rodman (Merino y Otero, 1991). La franja arrecifal no es continua, en la parte sur hay un conjunto de macizos alargados de alto relieve rodeados por canales de arena. Limitada por dos bocanas, se encuentra una barra que presenta una zona de rompiente ancha y la pendiente de la zona frontal es suave y con sustrato arenoso; hacia el norte el relieve es semejante pero hay mayor profundidad. Este arrecife se caracteriza por un fuerte desarrollo en la zona posterior, en comparación con la frontal, pues se encuentra resguardada por la zona de rompiente, que forma una barrera natural a la fuerza del oleaje a barlovento (Jordán, 1980; Jordán *et al.*, 1981) (Figura 3B).

De acuerdo con Jordán (1979), por su topografía y estructura comunitaria el perfil arrecifal de Puerto Morelos se puede dividir en las siguientes zonas: laguna



arrecifal, arrecife posterior, zona de rompiente, arrecife frontal y plataforma arenosa. La zona de rompiente se encuentra limitada hacia la costa por densos bancos de *A. palmata* y *Montastrea annularis* (zona posterior), y hacia el mar por un aumento en la pendiente y en la presencia de gorgonáceos en la zona frontal.

Se encuentran reportadas 27 especies de escleractinios además de tres hidrocorales del género *Millepora*: *M. alcicornis* Linnaeus, 1758; *M. squarrosa* Lamarck, 1816 y *M. complanata* Lamarck, 1816 (Jordán, 1980). Esta última se considera uno de los tres constructores arrecifales más importantes en la zona de rompiente, junto con *A. palmata* y *P. astreoides* (Jordán, 1979, 1980; Rodríguez, 1993) al igual que en otros arrecifes del Caribe (Weerdt, 1984; Lewis, 1989), registrándose también en la zonas posterior y frontal (5 a 15 m de profundidad).

El sustrato está representado por pavimento calcáreo cubierto con arena, con sargazo, pastos marinos (*Thalassia* sp. y *Siringodium* sp.), algas o pedacería coralina. Siendo la Península de Yucatán una placa caliza, no existen ríos que afecten con sedimento terrígeno al arrecife.

De acuerdo con Merino y Otero (1991), los vientos predominantes son alisios en primavera y verano, con un periodo de "calmas" entre julio y septiembre, y la presencia de masas de aire polar o "nortes" en otoño e invierno. Principalmente entre junio y noviembre esta zona se encuentra sometida a huracanes y depresiones tropicales, que arriban con frecuencia variable año con año, pero sólo entre 1988 y 1994 se registraron un total de 32 huracanes para el Atlántico y Mar Caribe, sin contar las depresiones y tormentas tropicales (Ávila y Rappaport, 1996; Case y Mayfield, 1990; Lawrence y Gross, 1989; Mayfield y Lawrence, 1991; Mayfield *et al.*, 1994; Pasch y Ávila, 1992; Pasch y Rappaport, 1995). Esto muestra la constante presión ambiental a que se hayan sujetos los arrecifes.

Aparte de los fenómenos naturales a que está sometido el arrecife, un importante elemento que incide en el proceso de recuperación es la actividad



humana, que va desde navegación, pesca, actividades subacuáticas e influencia de los asentamientos costeros, hasta el cambio climático global, sin embargo el impacto de ésta no se conoce con certeza, hasta el momento.

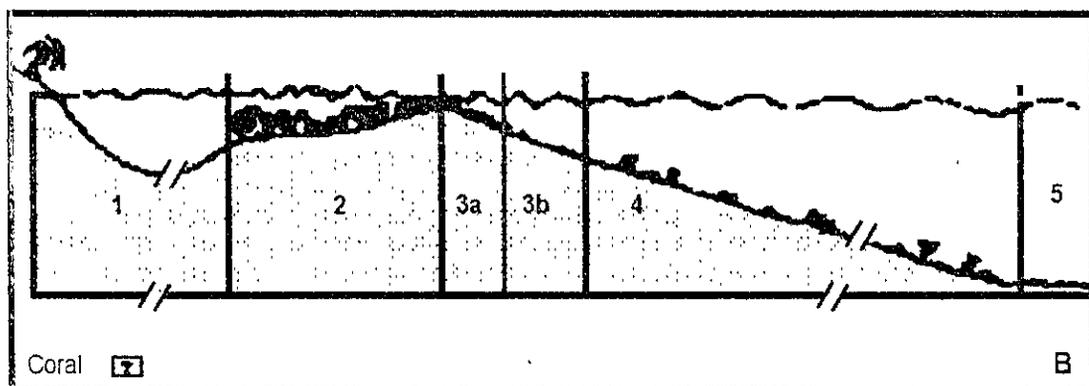
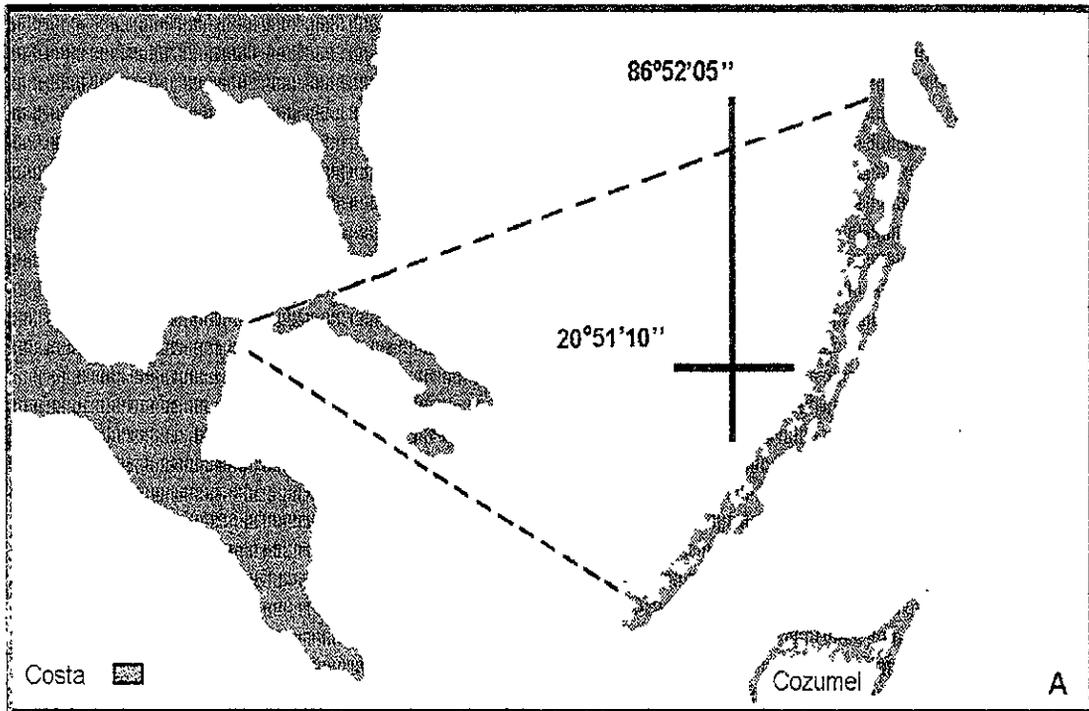


Figura 3. Zona de estudio. A) Muestra la localización de Puerto Morelos. B) Muestra un diagrama del perfil de la barra arrecifal, en el que se puede observar la zonación perpendicular a la costa: 1, laguna; 2, arrecife posterior; 3, zona de rompiente (a, zona de *Acropora-Millepora*; b, zona yerma); 4, zona frontal, y 5, plataforma arenosa (Modificado de Jordán et al., 1981).



MATERIAL Y MÉTODO

Obtención de los datos en el campo

Se realizó un muestreo mediante la filmación de transectos espaciados a lo largo del arrecife, el eje mayor de éstos se orientó perpendicularmente a la franja arrecifal. Primero se designó su posición en un mapa de la zona (Merino y Otero, 1991), y luego se utilizó un sextante (precisión de $0.2'$), para posicionarlos en el campo, tomando como referencia varios puntos en la laguna arrecifal, el faro del puerto y tres antenas de telecomunicación ubicados con ayuda de un GPS (Global Positioning System). El muestreo se realizó entre los meses de julio y septiembre de 1993, se emplearon equipos de buceo libre y autónomo.

Con la finalidad de obtener una vista general del arrecife, se muestrearon un total de 19 transectos a lo largo de la barra arrecifal, cubriendo la porción central de esta (transectos 6 a 17) y las partes norte (transectos 1 a 5) y sur del arrecife (transectos 18 y 19) con respecto a las bocanas situadas al sur y norte de la barra arrecifal central; en conjunto los transectos sumaron 1923.5 m^2 . Esta área es más extensa que la generalmente empleada en otros estudios, como en el caso de los dos cuadrantes de 9 m^2 en Curazao (Bak y Criens, 1981); observaciones Puerto Rico (Glynn *et al.*, 1964); 5 transectos de 50 m^2 en Belice (Highsmith *et al.*, 1980); 2 transectos de 25 m^2 en Florida (Jaap *et al.*, 1988); 2 cuadrantes de 25 m^2 en este mismo arrecife de Pto. Morelos (Padilla, 1996); 5 transectos lineales de 10 y 57 cuadrantes de 1 m^2 en St. Croix, Islas Vírgenes (Rogers *et al.*, 1982); observaciones en Honduras Británicas (Stoddart, 1962, 1963, 1974), y los 8 m^2 además observaciones en Jamaica (Woodley *et al.*, 1981).



El largo de los transectos estuvo determinado por la amplitud de la barra arrecifal (de posterior a frontal), mientras que el ancho fue aproximadamente de 0.5 m. El empleo de transectos perpendiculares a la rompiente permite la certeza de estar siempre dentro de la zona deseada sin que afecten las variaciones en la amplitud de la barra arrecifal al colocarse los transectos desde el posterior, pasando por la cresta, hasta alcanzar la zona frontal.

Los transectos se filmaron usando una cámara marca Sony Hi-8mm dentro de una caja estanca, siguiendo una cinta métrica de fibra de vidrio y manteniendo en el fondo una barra de dimensiones conocidas (10 cm x 1 cm), fija a la cámara, a manera de escala. Se filmó con luz natural y película de alta resolución Hi-8mm Metal E. Se registraron la profundidad cada diez metros y el tipo de sustrato cada vez que hubo un cambio, esto permitió subdividir cada transecto en segmentos de 5 m² (10 x 0.5 m). La técnica de vídeo-filmación permite registrar mayor número de transectos en un menor tiempo que el empleado con otras técnicas y los resultados son semejantes a los obtenidos empleando intersección por transectos lineales o elaboración de mapas *in situ* (Uychiaoco *et al.*, 1992). Este uso eficiente del tiempo es muy importante principalmente porque el periodo de calmas que se requiere para trabajar en la zona de rompiente está restringido como ya se mencionó. Además, gracias al aumento de la imagen que proveen el agua y la lente se puede registrar a colonias jóvenes (6.25 cm²), que serían prácticamente imposibles de observar con detenimiento en la zona de rompiente (Ver Apéndice 4).

Las cintas se observaron empleando una máquina de vídeo que permite detener la imagen sin perder la definición de la misma, para registrar el área en pantalla de cada colonia mediante el uso de acetatos cuadrículados (1.5625 cm²) y calcular el área de sustrato ocupada por cada colonia, con base en la escala filmada.



Se registró el número de individuos y su cobertura cada 5 m² en todos los transectos. Se consideró como individuo a cada colonia de la especie que se encontrara separada de otra por sustrato o por esqueleto calcáreo sin tejido, pues son organismos modulares, por lo que dos colonias que han resultado de la división de una original, si no mantienen conexión tisular alguna, funcionalmente son dos individuos. Dado que los organismos son sésiles, registrar la presencia de un individuo no necesariamente muestra la relevancia que pueda tener la especie en el ecosistema, por lo que además debe considerarse la cantidad de sustrato que está ocupando el mismo, por ello se midió la cobertura de cada individuo (cm²). Si bien el eje primario de crecimiento de estas especies es vertical, la cobertura que presenta la colonia es la expresión poblacional que tiene más impacto sobre la estructura de la comunidad y que varía conforme cambia la topografía arrecifal, la intensidad del reclutamiento y la sobrevivencia relativa de los reclutas.

Con base en los datos de profundidad, topografía y cambios en la abundancia y distribución de algas y de los corales *Gorgonia* spp., *A. palmata*, *M. complanata* se identificaron las zonas posterior, rompiente y frontal de cada transecto.

Determinación del tamaño mínimo de muestra

Con los datos de abundancia de ambas especies se calculó el tamaño mínimo de muestra adecuado (Apéndice 1), graficando las varianzas acumuladas del número de colonias por metro cuadrado *versus* el número de unidades muestreadas y considerando como adecuado aquel punto en que la curva tiende a la asíntota (Kershaw, 1978). La varianza acumulada de *M. alcicornis* fue menor que la de *M. complanata*, por lo que se empleó la de esta última para el cálculo. Se consideró que 20m² es suficiente para que esté representada la máxima varianza posible respecto a la abundancia, esta área mínima está cubierta para cada video transecto cuyos



tamaños variaron entre 26 y 185 m², pues abarcaron toda el área de distribución de *Millepora*.

Análisis de los datos

Se elaboraron bases de datos con los registros de abundancia, cobertura, porcentaje de cobertura por zona y de clases de talla por cada transecto para cada especie. El número de clases de talla se definió de acuerdo con el número total de individuos de cada especie y el intervalo de tamaños registrados (Daniel, 1994).

Se estimó el porcentaje de cobertura para poder comparar los resultados con los datos obtenidos para el arrecife antes (Jordán, 1979, 1980) y después (1989, en Rodríguez, 1993) de los eventos de 1988. El porcentaje de cobertura se estimó considerando que la relación entre el área total muestreada y la superficie del área de distribución es igual a la relación entre el área total interceptada y el área total que ocupa la población (Loya, 1978), por lo que el área total de las colonias muestreadas, en conjunto será proporcional a la cubierta por la especie en el área total del arrecife.

Como parte de la exploración estadística de los datos, se probó si la distribución de estos se ajustaba al modelo de distribución normal, y como ésta no se asemejó se estandarizaron los datos aplicando el algoritmo $(\ln(x+1))$, a sugerencia de Jordán (com. pers., 1994), donde x representa la abundancia de la especie cada 5 m².

Se graficaron la media y desviación estándar de la densidad en colonias/5 m² y cobertura/5 m² en cada transecto, para obtener un estimador de distribución de las colonias a lo largo del transecto. Se graficaron la abundancia y porcentajes de cobertura por zona para cada transecto, considerando su distribución en el



arrecife. Así mismo se graficaron el patrón de agregación de las colonias para cada zona arrecifal y la distribución de las cinco primeras clases de talla que abarcan aproximadamente el 90% de colonias para observar su arreglo espacial. La agregación de las colonias en las diferentes zonas de cada transecto se estimó empleando la razón varianza-media (Franco *et al.*, 1992), que permite discriminar entre una distribución agregada ($x^2 > 1$), uniforme ($x^2 = 1$), o al azar ($x^2 < 1$).

Se elaboraron gráficas para observar la distribución de colonias con respecto al relieve arrecifal para cada especie. Del total de colonias registradas se graficó el porcentaje de abundancia que se encontrado en los principales tipos de ambiente (algas filamentosas, arena, coral muerto, pedacería, pavimento calcáreo y sargazo), lo mismo se hizo con los datos de coberturas.

Con los datos estandarizados se hicieron Análisis Simples de Varianza para probar la significancia de las diferencias encontradas entre la densidad de los distintos transectos (colonias/5 m²), y entre las zonas. Se realizó una prueba de Tukey entre las variables para determinar entre cuáles se encontraban dichas diferencias (Reyes, 1980).

Se buscaron los posibles patrones de recolonización considerando las preferencias por cada tipo de sustrato, zona arrecifal y localización norte-sur en el arrecife, así como grado de agregación, todo ello respecto a la abundancia, cobertura, porcentajes de cobertura, densidad y distribución de tallas para cada especie. Se consideró que la recolonización es resultado de reclutamiento y fragmentación, y por esto se identificó a las zonas con mayor abundancia-cobertura, zonas en que estuvieran presentes tallas que pudieran ser sobrevivientes de 1988 y otras en que fuera evidente con base en las tallas, que había reclutamiento, para así identificar las posibles áreas de las que parte esta recolonización. Si bien el que haya sitios con mayor abundancia que otros no significa que forzosamente sea la única fuente de reclutas, sí implica que puede



aportar mayor número de larvas o fragmentos para la recolonización, y por ello se siguió este criterio en la identificación de patrones.

Los resultados obtenidos de porcentaje de cobertura se compararon con los reportados para la zona antes (Jordán, 1980) y después del huracán (Rodríguez, 1993), para así analizar el proceso de recolonización.



RESULTADOS

1. *M. alcicornis*

1.1 Registros de abundancia y cobertura

Se consideró el número de colonias, la cobertura de estas y el porcentaje de área ocupada por la especie con respecto al área total muestreada.

Los valores de abundancia varían a lo largo del arrecife en las tres zonas arrecifales, pero la mayor cantidad de colonias se encontró en el frontal arrecifal. El transecto 16 fue el menos poblado, con una colonia, mientras que en el transecto 14 se contaron 122 colonias.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
P		1			7	1	4	1	7					10				1	
R			5		3	2	3		1	3	3		1	4	3	1			
F	2	1		28	7	2		6	1	33	8	11	63	108	18		25	23	40
Tt	2	2	5	28	17	5	7	7	9	36	11	11	64	122	21	1	25	24	40

Cuadro 1. Muestra los datos de abundancia expresados como número de colonias registrado para cada transecto (Números 1-19). Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto.

Los resultados de coberturas (cm^2) varían de forma semejante a los valores de abundancia en número de colonias, como se muestra en el Cuadro 2.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
P		11			170	28	45	51	102					312					62
R			147		40	35	44		6	57	97		40	113	519	12			
F	57	17		340	168	21		119	17	468	213	203	1344	1916	344		366	748	609
Tt	57	28	147	340	378	85	89	170	125	524	309	203	1383	2341	863	12	366	811	609

Cuadro 2. Cobertura de la especie para cada zona arrecifal expresada en cm^2 para los diferentes transectos (Números 1-19). Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto.



En el Cuadro 3 se reúnen los porcentajes de cobertura de *M. alcornis* para los transectos. La variación de los resultados hace evidente la presencia diferencial que tiene la especie en la barra arrecifal, misma que puede entenderse mejor cuando se relaciona el área ocupada por la especie con el área total que se estudia en vez de restringirse solamente al número de colonias encontradas. Muestra de ello es el porcentaje de cobertura entre los transectos 4 y 14, que es de 0.132% y 0.18%, mientras que es mayor la diferencia en cuanto a número de colonias, 28 y 122 colonias respectivamente, y de cobertura, que va de 340 a 2 341 cm².

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
P		0,011			0,04	0,01	0,10	0,01	0,01					0,10					0,03	
R			0,07		0,01	0,02	0,019		0,0	0,037	0,04		0,01	0,06	0,16	0,005				
F	0,055	0,017		0,331	0,02	0,00		0,02	0,01	0,061	0,03	0,054	0,23	0,25	0,07		0,06	0,10	0,08	
Tt	0,022	0,011	0,03	0,132	0,03	0,01	0,02	0,011	0,01	0,03	0,02	0,016	0,14	0,18	0,07	0,001	0,03	0,08	0,05	

Cuadro 3. Porcentajes de cobertura por transecto para cada zona y en total. Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto.

En la Figura 4 se muestran los valores promedio y la desviación estándar de las densidades de colonias/5m², para cada transecto. Se observa la densidad promedio a lo largo de la barra arrecifal no presentan variaciones marcadas, con excepción de los valores extremos presentes en los transectos 4 y 17.

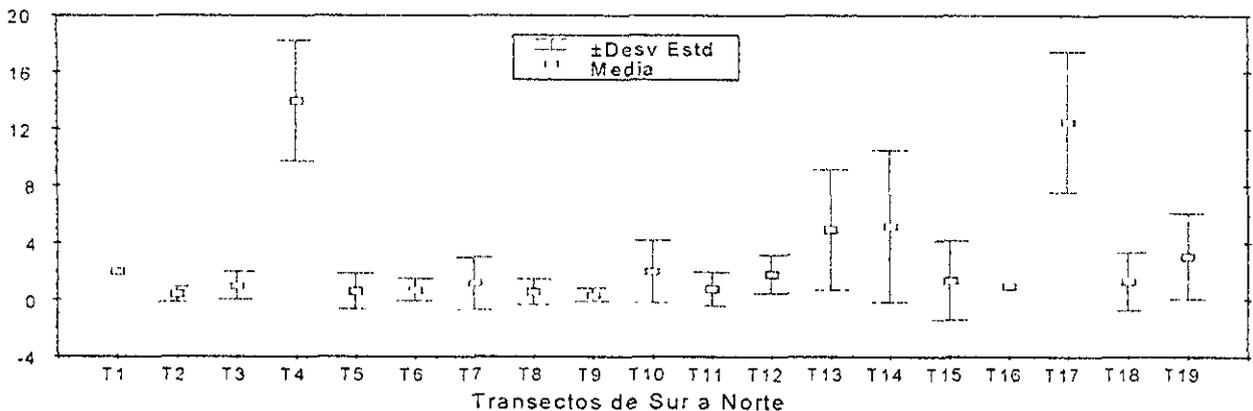


Figura 4 Presenta los valores medios de número de colonias por 5 m², así como su desviación estándar.



Los datos de cobertura/ 5m^2 se muestran en la Figura 5, la cobertura promedio de la especie es poco variable a lo largo del arrecife, salvo en los transectos 15 y 18 que presentan la mayor desviación estándar.

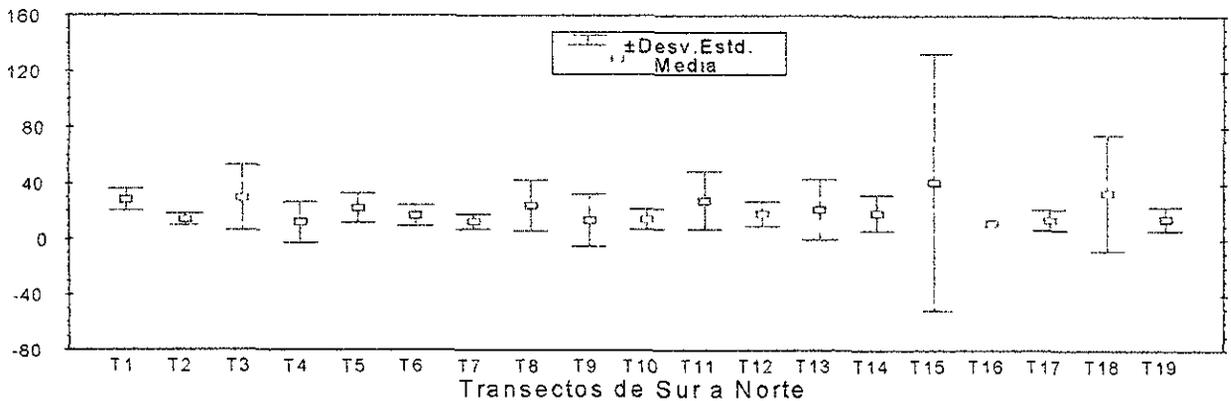


Figura 5. Se muestran los valores medios con su desviación estándar para los distintos transectos considerando la cobertura en cm^2 cada 5m^2 . La mayor variación se observa en el transecto 15.

En la Figura 6 se muestran la abundancia y porcentajes de cobertura para las zonas posterior, rompiente y frontal a lo largo del arrecife. Se puede apreciar que los datos de número de colonias para cada zona varían a lo largo de la barra, y por el contrario hay un marcado aumento en cuanto a los porcentajes de cobertura en la zona frontal.

Figura 6. En el siguiente mapa se observa la ubicación de los transectos en la barra arrecifal, mostrando los valores de abundancia (serie superior), y de porcentajes de cobertura (serie inferior), para la especie *M. alacornis*. Los mayores registros de abundancia se obtuvieron para la zona frontal (F), particularmente a partir del transecto 10 hacia el norte del arrecife. Los porcentajes de cobertura, por el contrario, variaron en el arrecife sin mostrar marcadas preferencias por alguna de las zonas arrecifales.



La distribución de tallas en el arrecife puede observarse en la Figura 7, los datos son muy variables y sólo hubo 40 colonias de diferencia entre la frecuencia registrada para la talla II, que fue la más abundante con 162 colonias, y la talla I que presentó 122 colonias. De esta forma no se encuentra un valor modal marcado. La mayor parte de las colonias se encontraron entre los intervalos I y V, que juntos reúnen a 391 colonias, las cuales representaron el 90% de esta especie, por ello se graficó a estos cinco intervalos de talla.

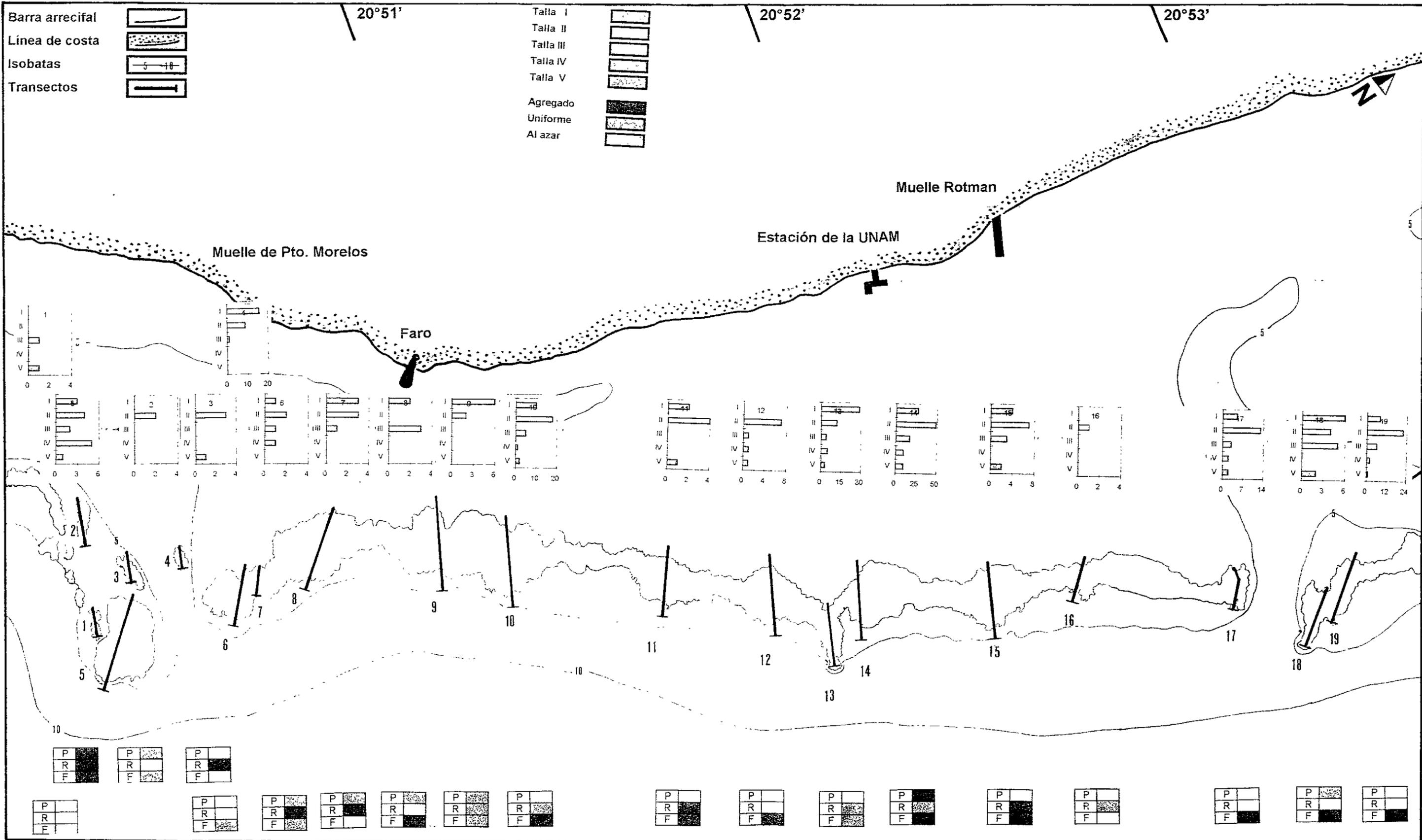
En el Cuadro 4 se muestran los intervalos de talla, así como el valor central de éstos y los valores de frecuencia, porcentaje y porcentaje acumulado que se encontraron para *M. alcicornis*.

Clases de Talla	Intervalos de Talla (cm ²)		Media	Frecuencia	Porcentaje (%)	Porcentaje acumulado
I	5	11	8	122	27,92	27,92
II	11	18	14	162	37,07	64,99
III	18	24	21	53	12,13	77,12
IV	24	30	27	27	6,18	83,30
V	30	37	34	27	6,18	89,47
VI	37	43	40	12	2,75	92,22
VII	43	50	46	11	2,52	94,74
VIII	50	56	53	7	1,60	96,34
IX	56	62	59	3	0,69	97,03
X	62	69	66	13	2,97	100,00

Cuadro 4. Muestra los datos de frecuencia que se obtuvieron para los distintos intervalos de talla, así como el porcentaje de cada uno y su porcentaje acumulado.

Las colonias de esta especie presentaron un arreglo espacial agregado en la zona frontal, mientras que en la rompiente y el posterior se encuentran dispuestas uniformemente, como se muestra en la Figura 7. Sólo se identificó una agregación al azar en el frontal en las dos colonias encontradas en el transecto 1.

Figura 7. En el siguiente mapa se muestra la abundancia por clase de talla para los diferentes transectos a lo largo del arrecife (serie superior), se consideró a las primeras cinco tallas. Así mismo, se observa el arreglo espacial de las colonias, ya fuese agregado, uniforme o al azar, que presentaron las colonias en las distintas zonas arrecifales (serie inferior).





1.2 Distribución observada

La distribución de las colonias de *M. alcornis* se refirió a las variaciones de profundidad, tipo de sustrato, localización del transecto en el arrecife y zona arrecifal.

Con respecto al relieve arrecifal, se puede apreciar en la Figura 8 la marcada preferencia de esta especie por profundidades al rededor de los 4m.

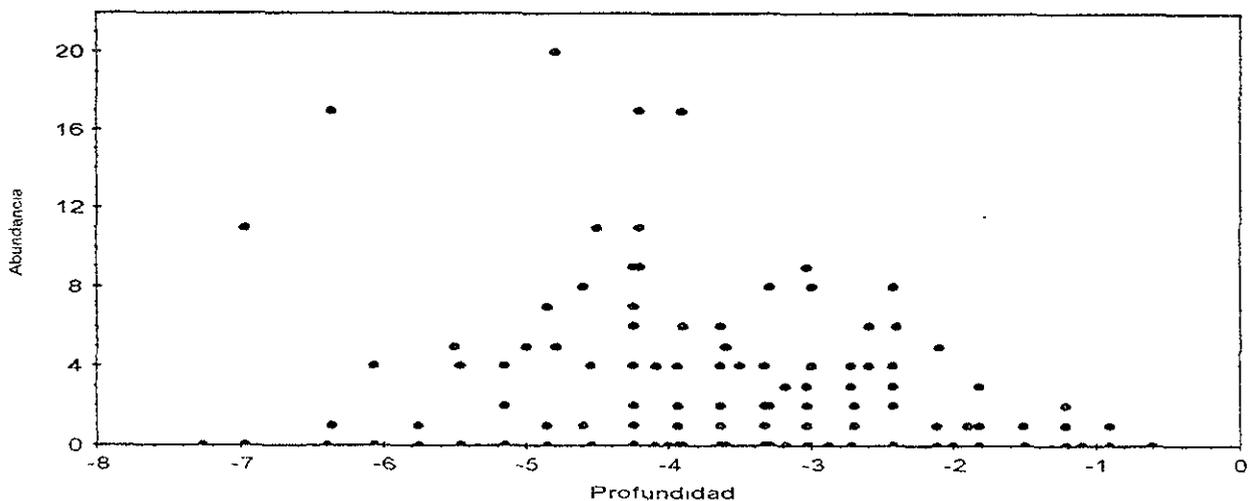


Figura 8. Muestra la abundancia de *M. alcornis* en las diversas profundidades registradas. Se observa la concentración de las colonias al rededor de los 4m.

Por otra parte, la distribución tanto de colonias como de cobertura con respecto a los 5 tipos de sustrato, caracterizados por la abundancia de algas filamentosas, arena, coral muerto, pedacera pavimento calcáreo y sargazo, se muestra en la Figura 9. En general tanto la abundancia como la cobertura muestran el mismo patrón de distribución con respecto al sustrato, con pequeñas diferencias.

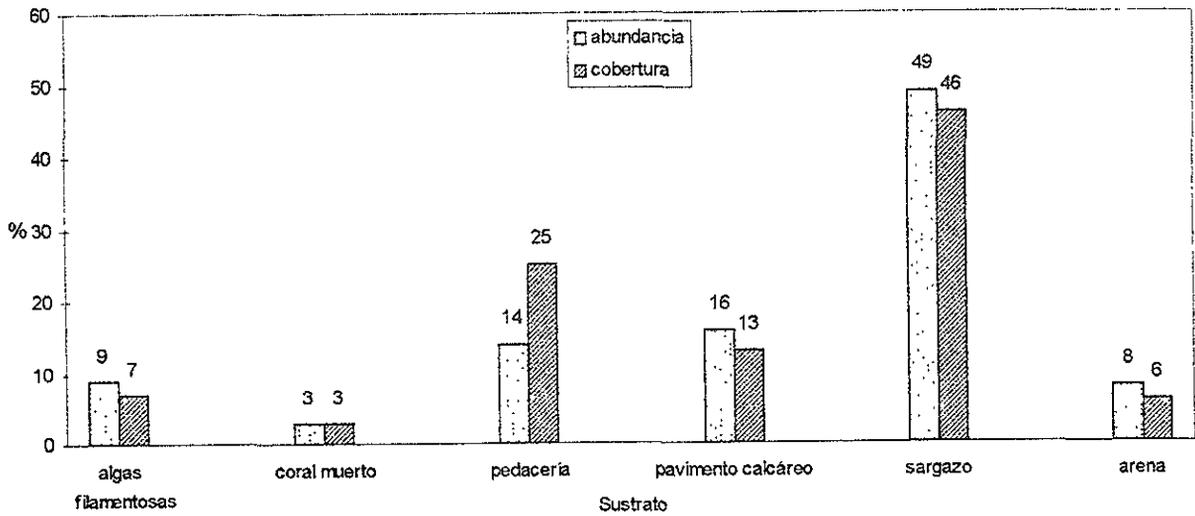


Figura 9. Reúne los datos de porcentaje de colonias y coberturas con respecto a los distintos sustratos encontrados. Del total de colonias encontradas casi la mitad se encontraba en zonas de sargazo.

El Análisis de Varianza (ANOVA) para los datos de abundancia con respecto a los distintos transectos demostró que entre las diferencias registradas para estos eran significativas ($p = 8,87 \times 10^{-12}$) y la Prueba de Tukey identificó a los transectos 13 y 14 como los responsables de esa diferencia.

La abundancia de *M. alcicornis* también varió en cuanto a las zonas arrecifales, y los resultados del ANOVA revelaron diferencias significativas ($p = 2,49 \times 10^{-11}$), que se debieron, de acuerdo con la Prueba de Tukey a la zona frontal del arrecife.



2. *M. complanata*

2.1 Registros de abundancia y cobertura

Esta especie es notoriamente más abundante que *M. alcornis*, y la mayor cantidad de colonias se encontró en la rompiente. En el transecto 1 no se encontraron colonias, mientras que en el transecto 14 se contaron 136 colonias.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
P		1		1	1	70	6	51	19	31	39	23	5	53	32	13		22	43
R		3	20		6	41	24	28	103	30	33	31	21	40	61	98	24	2	43
F		1	5		11	5	2	11	15	33	30	10	29	43	5	4	19	23	49
Tt		5	25	1	18	116	32	90	137	94	102	64	55	136	98	115	43	47	135

Cuadro 5. Muestra los datos de abundancia respecto al número de colonias registrado para cada transecto. Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto.

La cobertura de *M. complanata* resultó variable con respecto al número de colonias encontrado en cada transecto, como se muestra en el Cuadro 6. El orden en que aparecen los transectos de acuerdo con la cobertura que se registró es diferente al que se encontró respecto al número de colonias: el transecto más poblado fue el 9, con 137 colonias, sin embargo en términos de cobertura de sustrato, éste pasa al cuarto sitio después de los transectos 19, 15 y 16, que presentaron 135, 98 y 115 colonias, respectivamente.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
P		45		62	27	3277	236	2710	920	2613	3259	1641	417	2092	3002	577		3784	8509
R		334	740		111	1503	4644	3537	9609	2820	1788	2750	2005	2962	11069	11386	4269	1463	4983
F		23	88		378	194	79	1089	2069	2905	1809	791	1640	2378	628	839	728	1876	3628
Tt		402	828	62	516	4973	4960	7335	12598	8339	6856	5181	4062	7432	14699	12802	4997	7123	17120

Cuadro 6. Cobertura ocupada por la especie para cada zona arrecifal en los diferentes transectos. Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto



En el Cuadro 7 se observan los porcentajes de cobertura por zona para los distintos transectos. Los datos variaron entre los 0 y 1.33% y difirieron menos con respecto a la cobertura que con respecto al número de colonias encontradas. El transecto 19 vuelve a ser el más abundante, seguido por el 7, que sólo presentó 32 colonias y sin embargo su porcentaje de cobertura lo ubica como el segundo más abundante porcentualmente.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
P		0,04		0,06	0,01	1,59	0,50	0,30	0,12	0,42	0,86	0,38	0,43	0,68	0,70	0,12		1,84	2,07
R		0,65	0,36		0,03	0,79	1,94	2,24	2,08	1,83	0,66	0,64	0,70	1,44	3,42	4,32	0,99	1,42	3,23
F		0,02	0,04		0,05	0,04	0,08	0,21	0,67	0,38	0,26	0,21	0,28	0,31	0,13	0,16	0,11	0,26	0,50
Tt		0,16	0,16	0,02	0,03	0,57	1,30	0,46	0,82	0,54	0,51	0,42	0,42	0,58	1,18	1,01	0,36	0,69	1,33

Cuadro 7. Porcentajes de cobertura por transecto para cada zona y en total. Los cuadros vacíos representan cero colonias encontradas, las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, y Tt=totales por transecto.

La densidad media de colonias por 5m², así como su desviación estándar a lo largo del transecto se muestran en la Figura 10. En esta especie los valores de desviación estándar extremos se encuentran en los transectos 16, 19 y 6.

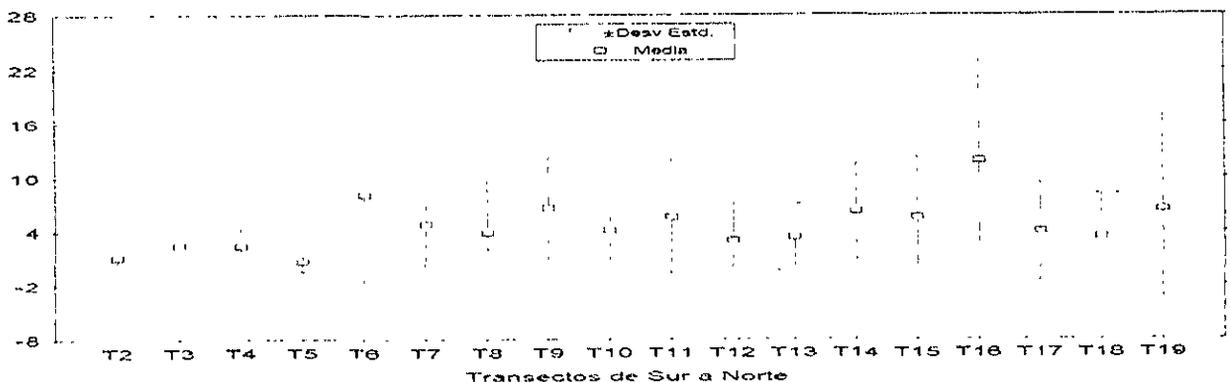


Figura 10. Presenta los valores medios de densidad (colonias/5m²), así como su desviación estándar. Los datos medios varían a lo largo de la barra arrecifal, encontrándose las mayores desviaciones en los transectos 16, 19 y 6.



Los datos de cobertura/5m² se muestran en la Figura. 11, la cobertura media de la especie varía menos que su densidad (colonias/5 m²), los transectos 7, 15 y 16 presentan la mayor desviación estándar.

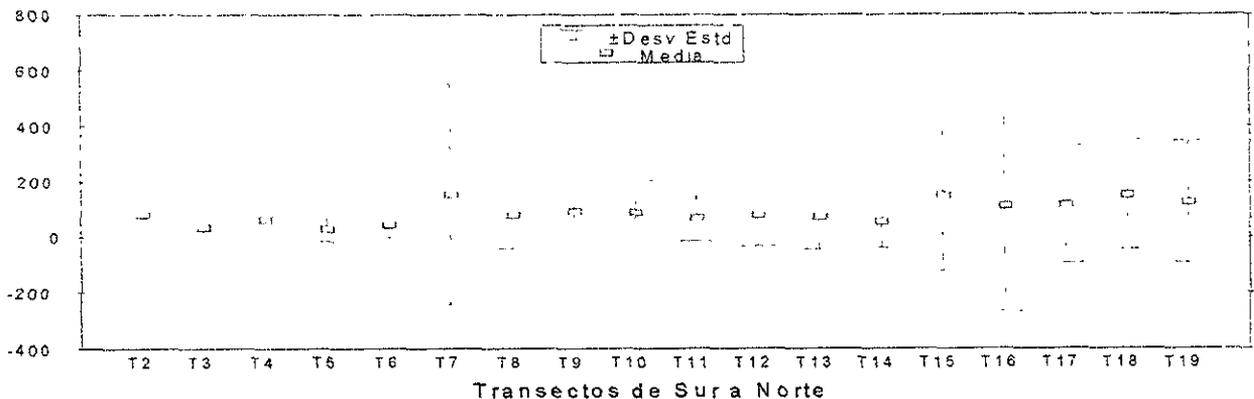
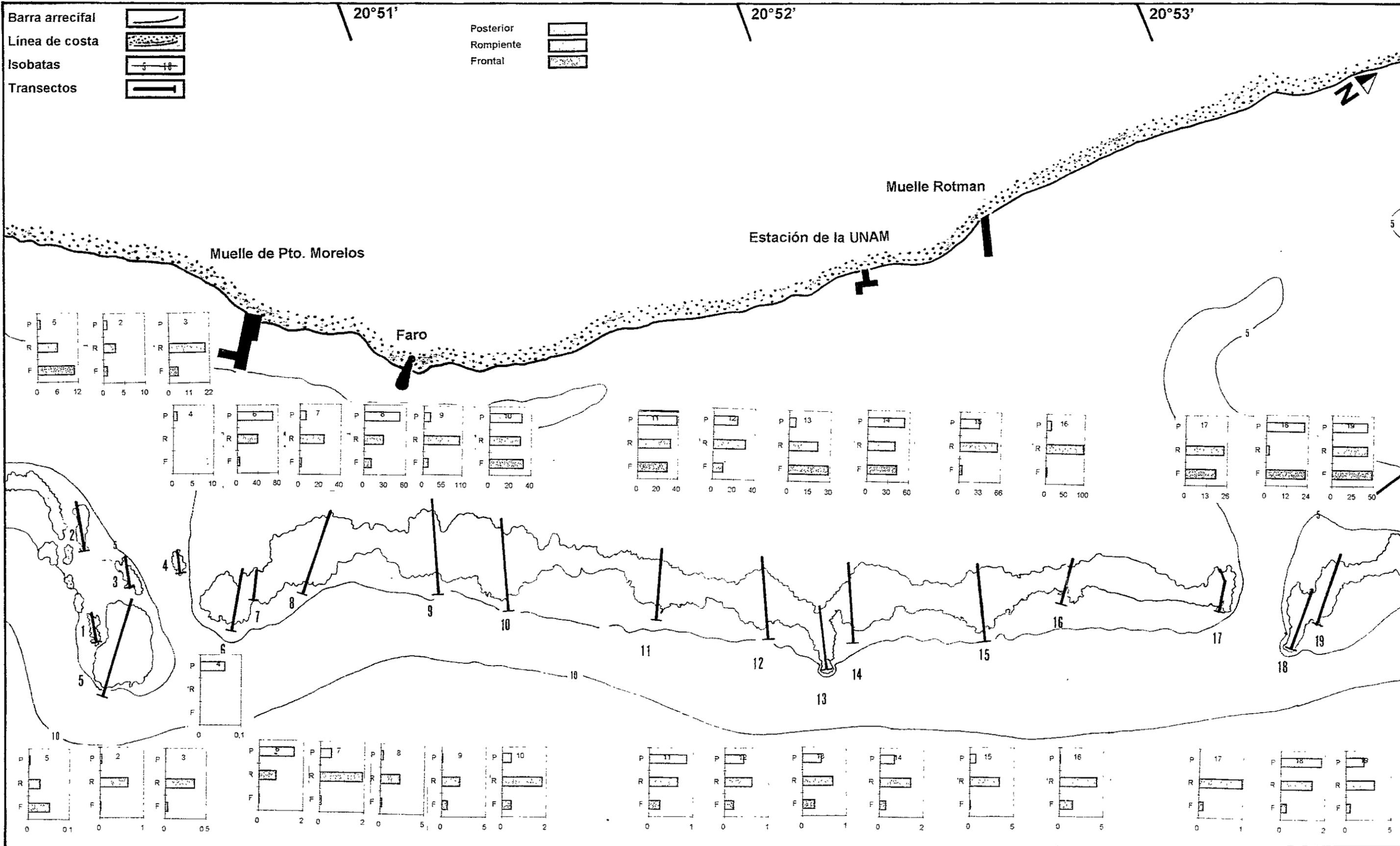


Figura 11. Se muestran los valores medios y desviación estándar de cobertura en cm² que presentó la especie por cada 5m² para los distintos transectos. Las mayores desviaciones se localizan en los transectos 7, 15 y 19.

La abundancia y porcentajes de cobertura para las zonas posterior, rompiente y frontal a lo largo del arrecife se muestran en la Figura 12. Esta especie estuvo presente prácticamente en todo la barra, la mayoría de las colonias se encuentran en la rompiente, pero en general los transectos presentan esta especie en todas las zonas arrecifales. Los datos de porcentajes de cobertura muestran más evidentemente que en la zona de rompiente es más abundante *M. complanata*.

Figura 12. En la siguiente página se observan los valores de abundancia (serie superior) y de porcentajes de cobertura (serie inferior), para la especie *M. complanata*, con respecto a la ubicación de los transectos en la barra arrecifal. Se eliminó el transecto 1 por no presentar ninguna colonia de esta especie. Se observa la mayor abundancia en la zona de rompiente (R), lo que se muestra con más evidencia en los resultados de porcentaje de cobertura.





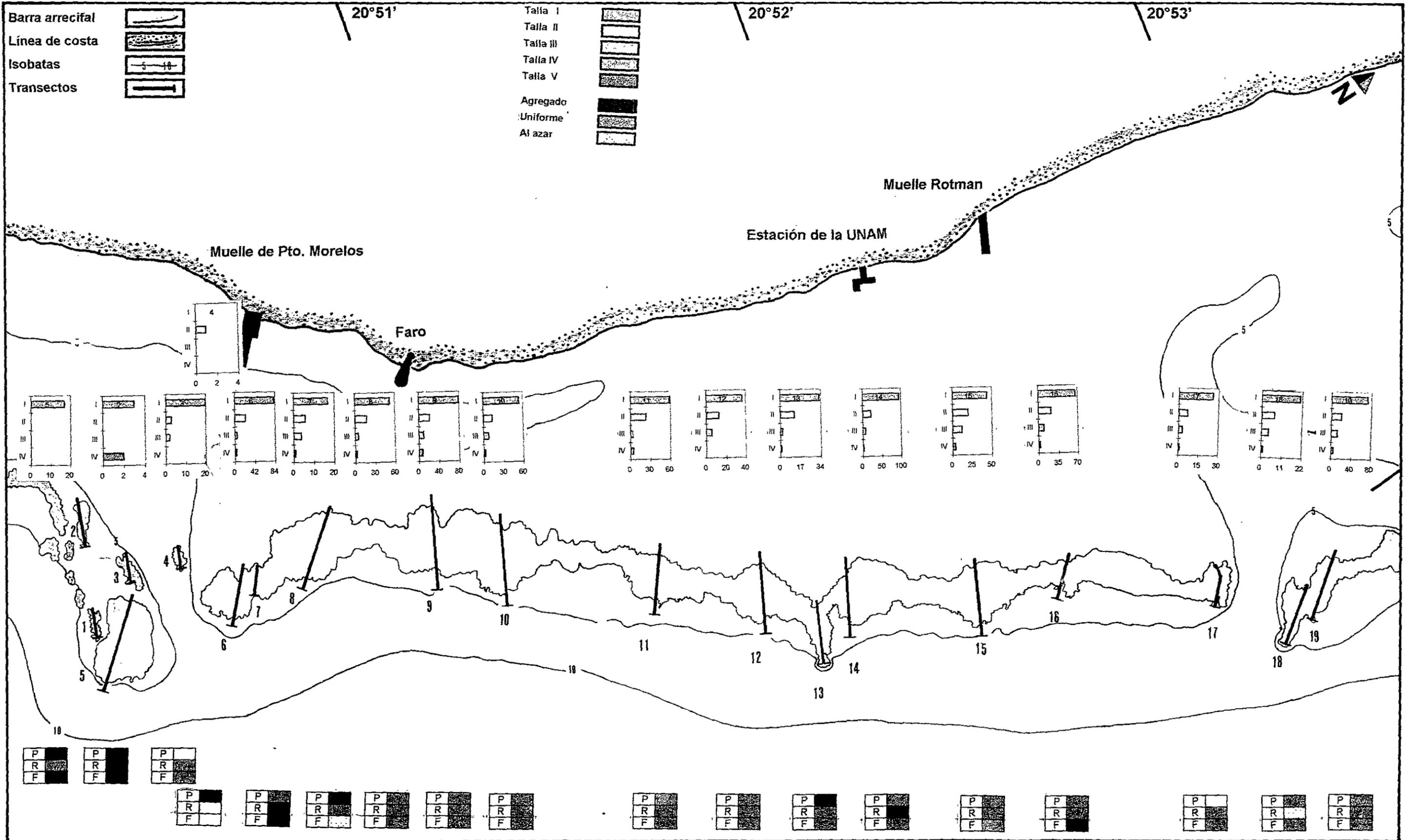
En la Figura 13 se observa la distribución de tallas en el arrecife y en ella se aprecia que la talla I está presente en todos los transectos y representó la moda muestral. Esta talla abarcó al 64% de las colonias encontradas, es decir 836 del total de 1 313 colonias, como puede observarse en el Cuadro 8. En él, además, se muestran los intervalos de talla, su valor central y los valores de frecuencia, porcentaje y porcentaje acumulado encontrados para *M. complanata*.

Clases de Talla	Intervalos de Talla (cm ²)		Media	Frecuencia	Porcentaje (%)	Porcentaje acumulado
I	5	52	28	836	63,67	63,67
II	52	99	75	198	15,08	78,75
III	99	146	122	86	6,55	85,30
IV	146	193	170	43	3,27	88,58
V	193	240	217	32	2,44	91,01
VI	240	287	264	21	1,60	92,61
VII	287	334	311	20	1,52	94,14
VIII	334	381	358	16	1,22	95,35
IX	381	429	405	10	0,76	96,12
X	429	476	452	13	0,99	97,11
XI	476	523	499	38	2,89	100,00

Cuadro 8. Muestra los datos de frecuencia que se obtuvieron para los distintos intervalos de talla, así como el porcentaje de cada uno y su porcentaje acumulado.

El grado de agregación que presentaron las colonias en las distintas zonas arrecifales, fue predominantemente uniforme en la barra arrecifal, como se observa en la Figura 13.

Figura 13. En el siguiente mapa, la abundancia por clase de talla para las primeras cinco tallas a lo largo del arrecife se muestra en la serie superior de gráficas. Se observa el predominio de la talla I entre las colonias de esta especie a lo largo del arrecife. En la serie inferior se observa el arreglo espacial que presentaron las colonias en las distintas zonas arrecifales, que en su mayoría fue uniforme.





2.2 Distribución observada

La distribución de *M. complanata* se refirió a las variaciones de profundidad, tipo de sustrato, localización del transecto en el arrecife y zona arrecifal.

M. complanata mostró preferencias por la zona de rompiente, y la distribución de sus colonias con respecto al relieve arrecifal se puede apreciar en la Figura 14, donde se encuentra una disminución de su presencia conforme aumenta la profundidad.

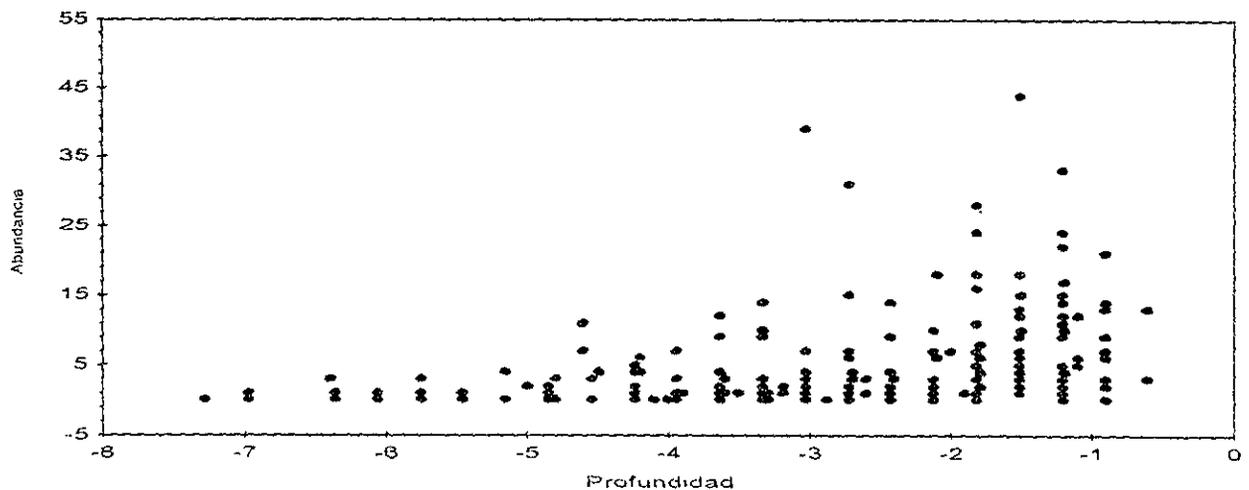


Figura 14. Muestra la abundancia de *M. complanata* para las diversas profundidades registradas. Se observa una disminución en su abundancia conforme aumenta la profundidad.

Respecto a los 6 tipos de sustrato, caracterizados por la abundancia de algas filamentosas, arena, coral muerto, coral muerto, pedacera pavimento calcáreo y sargazo, *M. complanata* es más abundante en zonas con pedacera, mientras que no se encontró en sitios arenosos. Los resultados tanto para abundancia como para cobertura fueron semejantes, como se muestra en la Figura 15.



3. Comparaciones

3.1 Resultados totales de abundancia para ambas especies

Los resultados totales en cuanto a abundancia, cobertura y porcentajes de cobertura para *M. alcicornis* y *M. complanata*, con respecto a las zonas arrecifales, muestran las diferencias entre ambas especies en el Cuadro 9. *M. alcicornis* fue más abundante en la zona frontal y a ella siguieron la zona posterior y luego la rompiente, sin embargo, los datos de cobertura y porcentaje de cobertura muestran que la zona posterior es en donde esta especie cubre menos sustrato. Por su parte *M. complanata* tuvo su mayor presencia, con 608 colonias, en la rompiente arrecifal y este resultado es común al resto de los parámetros. De los 1924 m², muestreados, casi 13 m² se encuentran cubiertos por especies de millepóridos.

	a) Abundancia (colonias)		b) Cobertura (cm ²)		c) Porcentajes de Cobertura (%)	
	<i>M. alcicornis</i>	<i>M. complanata</i>	<i>M. alcicornis</i>	<i>M. complanata</i>	<i>M. alcicornis</i>	<i>M. complanata</i>
P	32	410	782	33172	0,012 %	0,523 %
R	29	608	1110	65972	0,025 %	1,492 %
F	376	295	6949	21141	0,077 %	0,236 %
Tt	437	1313	8840	120286	0,0003 %	0,6093 %
Tm	1750		129126		0,67%	

Cuadro 9. Se observan los datos totales de a) abundancia, b) cobertura (en cm²) y porcentajes de cobertura y por zona arrecifal para ambas especies, mostrando la preferencia de *M. alcicornis* por la zona frontal y de *M. complanata* por la rompiente arrecifal. Las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente, F=frontal, Tt=totales y Tm=totales para *Millepora* considerando ambas especies.

3.2 Datos anteriores del arrecife

Los resultados del presente trabajo se compararon con los datos anteriores y posteriores al evento. En el Cuadro 10 se encuentran datos de porcentajes de



cobertura preexistentes para el arrecife de Puerto Morelos, y en él se encuentran los cambios registrados de 1979 a 1993. En el Cuadro 10 se observa que *M. alcicornis* tiene menor porcentaje de cobertura en la zona posterior, mientras que en la rompiente arrecifal se obtuvo un resultado mayor con respecto a 1979, no se encuentra diferencia para la zona frontal. Esta especie no fue considerada en el trabajo de Rodríguez (1993), debido a su poca abundancia (com. pers., 1993). Respecto a *M. complanata*, en el Cuadro 10b se observa una tendencia al aumento en el porcentaje de cobertura desde 1.18% (1989), hasta 1.49% (1993), aunque en la rompiente arrecifal aún no se alcanza el registro de 7.15% que se obtuvo en 1979. Tanto para *M. complanata* como para *M. alcicornis* los resultados no permiten evaluar la significancia del cambio a través del tiempo.

	<i>M. alcicornis</i>		<i>M. complanata</i>		
	1979	1993	1979	1989	1993
P	0,038 %	0,012 %	0,43 %	0,14 %	0,52 %
R	0 %	0,025 %	7,15 %	1,18 %	1,49 %
F	0,259 %	0,252 %	0 %	0,06 %	0,25 %

Cuadro 10. Se observan los datos de porcentajes de cobertura por zona arrecifal para ambas especies, provenientes de los distintos trabajos que se tiene del arrecife de Puerto Morelos. Los datos de 1979 provienen de Jordán (1980), los de 1989 de Rodríguez (1993) y los de 1993, en las columnas grises, pertenecen al presente trabajo. Se muestra la variación de 1979 a 1993 para *M. alcicornis* y la tendencia general al aumento desde 1989 a 1993 de *M. complanata*. Las letras representan la zona arrecifal: P=posterior, R=rompiente y F=frontal.



DISCUSIÓN

La recolonización del arrecife de Puerto Morelos fue estudiada en términos de la cantidad y tipo de sustrato que están ocupando las colonias de milepóridos estudiadas. Se sabe que las especies de *Millepora* responden en forma distinta a las condiciones ambientales imperantes (Lewis, 1989; Martínez, 1982; Stearn y Riding, 1973; Weerdt, 1981; 1984; 1990; Zlatarski y Martínez, 1982;), y que son sensibles a la profundidad y al tipo de sustrato. La importancia del tipo de sustrato en procesos de reclutamiento es bien conocida (Bak, 1975; Grigg y Dollar, 1990; Harris, 1990; Lewis, 1989; 1991b; Wittenberg y Hunte, 1992), pues se requiere de un sustrato duro y sin mucha sedimentación para que las larvas sean capaces de fijarse y comenzar el proceso de formación de la colonia, por lo que se esperaba que los sitios con sustrato calcáreo y poco arenoso fueran aquellos con mejores resultados en el proceso de recolonización. Por el contrario, donde el sustrato es arenoso o está ocupado por algas, se esperaba que la recolonización fuera más lenta debido a la falta de disponibilidad del sustrato o a la fuerte sedimentación. Así, el arrecife no es un sitio ambientalmente homogéneo y por ello su recuperación ante catástrofes como las de 1988, difícilmente será uniforme. La recolonización debida a estos eventos dará como resultado patrones espaciales que se originan en la distribución de los organismos (Hutchinson, 1952). Dichos patrones, en el caso de los arrecifes, derivan de las estructuras comunitaria y arrecifal, ambas relacionadas con la energía del oleaje, y por ello en este estudio se propuso la recolonización diferencial por parte de los milepóridos, indicador del estado del arrecife tanto en sitios protegidos, como son los que ocupa *M. alcicornis*, como en aquellos directamente expuestos al oleaje, que son los que habita *M. complanata*.

Aunado a lo anterior, aunque los registros de respuesta de *Millepora* a tormentas son muy variables, con reportes de disminución significativa y no significativa ante un mismo fenómeno, dependiendo del sector de arrecife estudiado, (Jaap *et al.*, 1988; Rogers



et al., 1983), se sabe que las miléporas son susceptibles de daño por ruptura pero es difícil que pierdan tejido y sean colonizadas por algas (Riegl y Velimirov, 1991).

Durante este trabajo se encontró pedacería coralina en las zonas más expuestas, en los extremos de la franja central, y ahí se observó un proceso de sucesión algal. En estos sitios y en las zonas arenosas la recuperación es lenta en comparación con áreas donde el pavimento calcáreo ha permitido una recolonización por parte de corales que ya es evidente. De forma similar, en los arrecifes de Cozumel, como ya se mencionó, se dio una sucesión algal en el sustrato disponible, sin embargo Fenner (1991) menciona que las colonias de *M. complanata* crecieron alrededor de 2 cm en 14 meses sobre las bases encostrantes que sobrevivieron. En el arrecife de Puerto Morelos no se observó un predominio de este tipo de sucesión, pues el área de la muestra ocupada por algas fue de 48 m², lo que representa un 2.5% del área total, esto muestra que la recolonización por larvas plánulas ha sido más factible.

Recolonización de la barra arrecifal

Las dos especies aportaron evidencia de que está en marcha, desde 1989, un proceso de recolonización y que este proceso no es uniforme en toda la barra arrecifal. A lo largo del arrecife ambas especies presentaron diferencias en cuanto a abundancia, ya fuera medida como ocurrencia de las colonias, cobertura de las mismas o porcentajes de cobertura, y estas diferencias estuvieron relacionadas con la localización del transecto en el arrecife, la zona arrecifal de que se tratara, la profundidad y el tipo de sustrato encontrados. Como se observa en las figuras 6 y 12, la recolonización se está llevando a cabo con mayor eficacia en la franja central y parte norte del arrecife, entre los transectos 6 y 19, más notoriamente para *M. complanata*.

En los registros totales de porcentajes de cobertura, en el Cuadro 10, se observa que en la zona posterior *M. alcornis* aún no alcanza el porcentaje de cobertura que tenía



antes del huracán, en tanto que en la zona frontal con un 0.252% de cobertura ya alcanza el valor de 0.259% que se tiene reportado hasta antes de los eventos de 1988. Esta exitosa recuperación probablemente se deba al relieve de la zona frontal y la profundidad que presenta, pues en la Figura 8 es evidente que esta especie se distribuye preferentemente al rededor de los 4 m de profundidad. Por otra parte, si bien el porcentaje de colonias encontradas sobre coral muerto, como se muestra en la Figura 9, fue sólo del 3%, la preferencia de esta especie por los gorgonáceos, que son abundantes en la zona, es bien conocida (Wahle, 1980). La flexibilidad del tallo del gorgonáceo no permite que caiga fácilmente al suelo (Stearn y Riding, 1973; Woodley *et al.*, 1981), y en el caso de ser invadido por *M. alcicornis* esta permite un desarrollo suficiente de la colonia antes de caer, con ello evita algunos problemas debidos a la sedimentación y así puede sobrevivir aunque no siempre sea posible registrar que la colonia se encuentra creciendo sobre coral.

Respecto a la abundancia, es importante remarcar que los transectos 13 y 14 fueron los que presentaron más colonias de *M. alcicornis*, como se muestra en el Cuadro 1, y que estos resultados coinciden con los obtenidos para cobertura, en el Cuadro 2, y para el porcentaje de cobertura que se encuentra en el Cuadro 3. En el Cuadro 11, Apéndice 2, se observa que estos transectos se mantienen como los más abundantes en los tres parámetros, y de hecho en el Cuadro 2 del mismo Apéndice, se observa que tanto el transecto 13 como el 14 presentan prácticamente todas las clases de talla. Se trata de sitios caracterizados por presentar sargazo, además de tener una rompiente marcada que protege al posterior arrecifal, y pendientes suave y profunda en la zona frontal, donde se distribuyen la mayoría de las colonias de *M. alcicornis* a partir de los 3m de profundidad. La distribución de las densidades (colonias/5m²) no fue uniforme, como se muestra en la Figura 4, pero varió más cuando se consideró cobertura/5m² (Figura 5), es decir, respecto al tamaño de las colonias.

Por su parte, *M. complanata* se ha recuperado lo suficiente en la zona posterior como para ser ahora más abundante que antes del evento, como se observa en el Cuadro



10. En la rompiente también se ve un aumento desde 1989 en que se reportan 1.18% de cobertura hasta alcanzar 1.49% en 1993, pero aún sin lograr el 7.15% que tenía antes del huracán. Respecto a la zona frontal, en la muestra de Jordán (1980) no se encontró representada, pero en el análisis del impacto (Rodríguez, 1993) se encontraron colonias cubriendo un 0.06% de la muestra, y en la presente investigación se observó una cobertura del 0.25%, por lo que puede observarse un aumento en la abundancia de esta especie a partir del evento. Esta situación probablemente se debe a la condición reofilica de *M. complanata*.

En esta especie, a diferencia de lo que ocurre en *M. alcicornis*, no se mantiene uniformidad en los resultados obtenidos para abundancia en número de colonias, cobertura y cobertura porcentual, como se observa en el Cuadro 13, Apéndice 3. La densidad, en número de colonias/5m², que se encuentra en la Figura 10, es menos variable que el tamaño de las colonias, como se observa en la Figura 11. Los transectos 9 y 14, que presentaron el mayor número de colonias, con 137 y 136, respectivamente, no fueron los más cubiertos. De hecho en el Cuadro 5 se observa que los transectos 7 y 19, presentaron 32 y 135 colonias, respectivamente, y que aún cuando su cobertura es semejante en la rompiente, en que se registró 4 983 y 4 644 cm² su total difiere desde 4 960 cm² del transecto 7, hasta 17 120 cm² del transecto 19. Como se observa en el Cuadro 7 sus porcentajes de cobertura en las distintas zonas arrecifales no son semejantes, sin embargo, como puede observarse en el Cuadro 13, Apéndice 3, estos dos transectos son los más cubiertos con respecto al área que se muestreó. En ellos el sustrato está en su mayoría cubierto por coral muerto o pavimento calcáreo libre de arena y presentan una zona de rompiente expuesta y con relieve muy variable, como en todos los transectos la talla I es la más abundante pero hay colonias de las tallas X y XI, lo que indica que estos transectos se ubicaron en áreas que han permitido el desarrollo de las mayores colonias reportadas de *M. alcicornis*. El tipo de sustrato parece permitir que nuevas colonias se estén desarrollando a partir del establecimiento de larvas gracias a que la ausencia de zonas arenosas y la disponibilidad de pavimento calcáreo libre evitarían problemas de sedimentación para los nuevos reclutas. Por otra parte, el uso de



coral muerto como sustrato implica ventajas para el desarrollo de nuevas colonias al haber superado el coral preexistente probables dificultades propias de las tallas pequeñas, consideración que ya se ha propuesto para la especie *A. palmata*. (Jordán, 1992).

La distribución de las distintas tallas a lo largo del arrecife mostró diferencias en ambas especies. Se encontró que el 65% de las colonias de *M. alcicornis* tienen tamaños entre los 5 y 18 cm², pertenecientes a las clases de talla I y II (Cuadro 4), así mismo, tiene tallas pequeñas homogéneamente representadas a lo largo de la barra arrecifal, como lo muestra la Figura 7, lo que sugiere que los focos de recolonización aparentemente están dispersos a lo largo del arrecife. En el Cuadro 12, Apéndice 2, se observa que las tallas se encuentran mejor representadas entre los transectos 13 y 15 pero no hay una marcada zonación en la barra arrecifal.

No sucede así con *M. complanata*, ya que las tallas del intervalo I son notoriamente dominantes sobre el resto de las tallas, representando al 63.67% de las colonias como se observa en el Cuadro 8. Las tres primeras tallas se encuentran prácticamente en todo el arrecife y puede observarse en el Cuadro 14, Apéndice 3, que hay numerosas colonias de tallas pequeñas en la parte norte del arrecife central, que es también donde se encuentran las mayores a los 428.54 cm² y que, por su tamaño presumiblemente son sobrevivientes de las tormentas de 1988.

La parte central del arrecife, tiene una rompiente muy somera y una zona frontal con pendiente suave. Aparentemente esta área fue severamente afectada por el huracán, y por eso se encuentran pedacería y pavimento calcáreo libre en estos sitios. La poca profundidad de la rompiente condiciona que *M. complanata* se encuentre directamente sometida al embate de las olas, sin embargo en la Figura 15 se observa que en estos lugares se encontraron los mayores porcentajes tanto de abundancia como de cobertura, el 39% y 44%, respectivamente, por lo que es de esperarse que la recuperación sea exitosa.



La parte sur el arrecife tiene un arreglo en forma de macizos y canales, en ella se realizaron los transectos 1 a 5, en que se registró un relieve similar caracterizado por presentar una rompiente localizada entre los 3 y 4 m de profundidad y pendientes pronunciadas que podían extenderse hasta los -10m. Se revisaron 285m², que resultaron de filmar 570 m lineales por 0.5 m de ancho, y se encontraron 57 colonias de *M. alcicornis* y 49 de *M. complanata*. En este sitio se encontró la mayor cobertura porcentual por *M. alcicornis*, que fue de 0.331% localizada en la zona frontal del transecto 4, como se muestra en el Cuadro 3, y de hecho este mismo transecto es el tercero más cubierto porcentualmente, como puede observarse en el Cuadro 11, Apéndice 2; al parecer su situación en el borde de la bocana sur benefició el establecimiento de nuevas colonias, pero también permitió que colonias mayores a los 56 cm² permanecieran (Cuadro 12, Apéndice 2).

Por el contrario, para *M. complanata*, resultó poco abundante en la zona de macizos y canales, de hecho no se encontró ninguna colonia en el transecto 1. En el Cuadro 6 puede observarse que esta especie sólo pudo cubrir un total de 828 cm², equivalentes al 0.16%, en el transecto 3, y esta cobertura es ampliamente superada si observamos a la mayoría de las zonas arrecifales de cualquiera de los otros transectos.

La rompiente fue severamente afectada por los eventos de 1988, pero en el reporte de Rodríguez (1993) se observa que en esta se mantuvo la mayor cobertura porcentual. Tanto la zona frontal como la posterior se han recuperado, superando el registro de 1979; actualmente, como se observa en el Cuadro 9, la zona de rompiente es la mejor colonizada por esta especie y en particular en ambos extremos de la franja central es evidente el proceso de recuperación (Figura 12). Así, comparando las gráficas de abundancia con las de cobertura por zona de la Figura 12, se observa que la recolonización espacial por parte de *M. complanata* se está llevando a cabo desde la zona de rompiente hacia el resto del arrecife.



Lo poco pronunciado de la pendiente en las partes central y norte del arrecife aumentó el daño durante el evento, aunque probablemente por la misma razón es que la recuperación es más evidente que en la zona de macizos y canales.

Así, se encontró que los sitios más adecuados para el proceso de recolonización fueron aquellos cercanos a la parte central de la franja, lo que puede deberse en parte a que sobre el pavimento calcáreo se desarrolló *Sargassum* sp., el cual es un organismo pionero, colonizador de pavimento calcáreo y arena, que puede vivir en ambientes poco estables (Bold, 1978), promoviendo entonces un sustrato estable. Por otra parte se considera que *Millepora* por su forma de crecimiento sobre coral muerto también es un importante estabilizador del sustrato (Bak, 1975), por lo que es fácil de entender que se presente simultáneamente con el sargazo, de hecho, es de suponer que siendo ambos organismos pioneros y estabilizadores de sustrato, sean una fase del proceso de recolonización y por ende recuperación del arrecife, particularmente en la zona frontal.

Así, la mayor incidencia de ambos hidrocorales en la franja central es el resultado de una rápida recuperación, pues la poca pendiente que la caracteriza, permitió un mayor impacto del ciclón al no haber estructuras que disiparan la energía del oleaje (Bradbury y Young, 1981). La presencia del sargazo como estabilizador del sustrato, permitió una mayor fijación de las larvas que en otros sitios, como los del sur del arrecife central, que se haya dominada por pedacería. En ella la mayor abundancia fue de *M. alcornis* pues su forma de crecimiento sobre el esqueleto de otros corales como *A. palmata* le permitió ocupar las fuertes pendientes.

Es posible que en la parte sur del arrecife *M. alcornis* esté recolonizando con mayor eficacia que *M. complanata* debido a que parece ser un sitio resguardado, como lo demuestra el haber encontrado durante el trabajo de campo *Acropora cervicornis*, *Agaricia agaricites* y *A. tenuifolia*, que son corales con formas frágiles, por lo tanto tal vez pueda presentarse recolonización de tipo sexual. Las larvas plánulas pueden fijarse no obstante la presencia de los canales de arena, pues las pronunciadas pendientes y la constante



corriente evitan que las partículas del sedimento en suspensión sean un problema importante (Stoddart, 1969), ya que después de la temperatura la turbidez es el factor más determinante en la distribución geográfica de los arrecifes (Guilcher, 1988). Probablemente también esas pendientes pronunciadas y la presencia de canales de arena determinaron la poca abundancia de *M. complanata*, que forman al principio una base encostrante de donde surgen las placas verticales típicas.

Por otra parte, la fragmentación de colonias se ha considerado como una ventajosa forma de reproducción asexual para algunas especies, ya que supera la vulnerabilidad propia de las larvas, al funcionar los fragmentos como nuevos focos de replicación (Dubinsky, 1978). Lewis (1991b) establece que el 35% de los fragmentos de *M. complanata* se vuelven a sujetar al sustrato de *M. complanata*, y que a diferencia de lo que ocurre en los escleractínios, la tasa de sobrevivencia parece no depender de la talla.

Si bien se establece que la fragmentación ha probado ser un importante medio de colonización, ya que, la presencia de una forma medusa nadadora, planctónica, productora potencial de tres larvas plánulas, denota la importante dispersión que pudiera conferirle ventajas sobre la plánula única de los escleractínios. La producción de medusas se ubica entre abril y julio, o junio a marzo, de acuerdo con los registros para Barbados y Curazao, respectivamente, sin embargo Weerdt (1981, citada en Lewis, 1991c), reporta la existencia de ámpulas activas durante todo el año, tanto para *M. alcornis* como para *M. complanata*.

El proceso de recolonización en el arrecife de Puerto Morelos mostró variaciones dependiendo del relieve arrecifal y el tipo de sustrato encontrado. Es evidente que *M. alcornis* es sensible a la profundidad, como se muestra en la Figura 8, y su distribución diferencial en las zonas posterior y frontal, que frecuentemente tienen semejante topografía, y puede observarse en la Figura 6, sugiere que esta especie requiere de zonas profundas pero con más movimiento de los que hay en las zonas protegidas por la rompiente. El arreglo espacial predominante de *M. alcornis* es una agregación de las



colonias hacia la zona frontal sin una relación evidente con respecto a la localización del transecto en el arrecife, como se observa en la Figura. 7, lo que indicaría que es esa zona donde este hidrocoral ha sido más exitoso, y por lo tanto, desde esta misma es que partiría un posible patrón de recolonización hacia la laguna arrecifal, que probablemente se origine de colonias sobrevivientes al huracán, y que parece ser más eficiente en la zona posterior que en la rompiente arrecifal.

Por su parte, *M. complanata* mostró preferencias por la zona de rompiente y en ella presentó su mayor abundancia. La distribución vertical de esta especie, que se muestra en la Figura 14, restringe su capacidad colonizadora a sitios someros del arrecife, pero la proporción de tallas encontradas, que se observa en la Figura 13, muestra que a todo lo largo del arrecife hay un intenso proceso de recolonización por parte de pequeñas colonias de esta especie. Su capacidad de colonizar lugares con pedacera coralina y su característica reofilica, le permite ocupar con éxito sitios frecuentemente inaccesibles para la mayoría de los corales. De esta forma, la rompiente arrecifal aunque probablemente fue "barrida" por los eventos de 1988, evidentemente está siendo recolonizada por *M. complanata* y es posible que ya esté funcionando como foco en la colonización del arrecife, es decir, que se podría identificar como un patrón de recolonización que radia de la rompiente al resto de la franja arrecifal. Posiblemente la abundancia de nuevas colonias se relacione con la ruptura de las ramas superiores que sufrió *A. palmata*, que de acuerdo con Rogers y sus colaboradores (1982) permite la proliferación de formas masivas al aumentar la luminosidad en el fondo.

Considerando ambas especies, parece que un tercer patrón es identificable: el que se encuentra desde la parte sur de la franja central hacia el norte, aproximadamente donde se realizó el transecto 6, quedando la zona de los macizos y canales fuera de éste.

Por último, desde el huracán Gilberto (1988) a 1994, se han registrado un total de 32 de ellos para el mar Caribe, por lo que se tuvieron alrededor de 4.57 huracanes por año, es decir, se trata de eventos frecuentes. Aunadas a ellos, existen depresiones y



tormentas tropicales, que también son fenómenos importantes pues inciden sobre factores como salinidad, turbidez y temperatura, además de afectar a otras poblaciones del arrecife, aparte de a la comunidad coralina. Por lo anterior, queda claro que este tipo de eventos forman parte de la existencia y de los factores de desarrollo de los arrecifes caribeños, aún cuando el Gilberto haya sido un fenómeno cuya magnitud fue inusual. Esto indica que las poblaciones se encuentran sometidas a estas frecuentes "podas" y por lo tanto, los procesos de recolonización de sustrato libre y sustitución entre especies, son constantes. Así, el cambio que reporta Rodríguez (1993) con respecto a Jordán (1980) y la transición hasta este trabajo, podrían considerarse como un ejemplo magnificado de un proceso lento y constante de sucesión en el arrecife. Considerando que el arrecife de Puerto Morelos no está aislado, sino que forma parte de la segunda barrera arrecifal más importante del mundo, y que los eventos que la afecten, indirectamente incidirán en cada uno de los arrecifes que la componen, aportar información sobre los procesos de recuperación de algunos arrecifes del sistema, como son Cozumel (Fenner, 1989) y Puerto Morelos, permite contribuir al estudio de otros arrecifes en situaciones similares.



CONCLUSIONES

Se concluye que en el arrecife de Puerto Morelos se está llevando a cabo un evidente proceso de recolonización, manifiesto en los resultados de abundancia y cobertura para las dos especies estudiadas. La recolonización no fue uniforme en el arrecife, registrándose las mayores abundancias desde la franja central hacia el norte, en zonas dominadas por sargazo y pavimento calcáreo. En comparación con los arrecifes de Cozumel afectados por estos mismos eventos (Fenner, 1989), la recuperación no fue retrasada por procesos de sucesión algal.

Se observó una marcada diferencia entre los sitios ocupados por ambas especies, encontrándose los **patrones de recolonización: desde la zona frontal hacia la laguna**, por *M. alcicornis*, y **radiando desde la rompiente**, por *M. complanata*, y uno más, **desde la bocana sur hacia el norte** del arrecife.

Así mismo se encontró que ambas especies han aumentado su presencia desde el impacto del huracán "Gilberto": *M. alcicornis* presentó un porcentaje de cobertura semejante al que tenía antes del evento, y *M. complanata* se ha recuperado en las zonas posterior y frontal hasta presentar mayor cobertura que en 1980, aunque en cuanto a la zona de rompiente aún no se encuentra cercana a este registro.

Por último, los arrecifes en general se encuentran sometidos periódicamente a diversos fenómenos meteorológicos, que influyen en el desarrollo arrecifal, y por lo tanto, la sustitución entre especies debe ser un proceso paulatino pero constante. El arrecife de Puerto Morelos no es la excepción, pues en un período relativamente corto, si se considera el tiempo que viven los corales, ha experimentado procesos como el huracán y la consecuente recolonización. Por ello y aprovechando los recursos técnicos con que se cuenta en la actualidad, se recomienda un monitoreo periódico de este arrecife.



REFERENCIAS CITADAS

- ÁVILA, L.A. y E.N. RAPPAPORT. 1996. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1994. **Monthly Weather Review** 124(7):1558-1578.
- BARNES, R.D. 1988. Zoología de los Invertebrados. 4a. edc. Nueva Editorial Interamericana. México.
- BAK, R.P.M. 1975. Ecological aspects of the distribution of reef corals in the Netherlands Antilles. **Bijdrag** 15(2):181-190.
- BAK, R.P.M. y S.R.CRIENS. 1981. Survival after fragmentation of colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (Scleractinia) and the subsequent impact of a coral disease. **Procc. Fourth International Coral Reef Symp.** 2:221-227.
- BEN-ZION, M; Y. ACHITUV, N. STAMBLER y Z. DUBINSKY. 1991. A photographic, computerized method for measurements of surface area in *Millepora*. **Symbiosis** 10(1991):115-121.
- BOLD, H.C. y M.V. WYNNE. 1978. Introduction to the Algae Structure and Reproduction. 2a. edc. Prentice-Hall, New Jersey, USA.
- BOSCHMA, H. 1956. Milleporina and Stylasterina. en Moore, R.C. Ed. Treatise on Invertebrate Paleontology. Fig. 90-94. Univ. Kansas Press.
- BRADBURY, R.H. y P.C. YOUNG. 1981. The effects of mayor forcing function, wave energy, on a coral reef ecosystem. **Mar.Ecol.Prog.Ser.** 5:229-241.
- CARRICART-GANIVET, J.P. y G. HORTA-PUGA. 1993. Arrecifes de Coral en México. en: Biodiversidad Marina y Costera de México. S.I. SALAZAR-VALLEJO y N.E. GONZÁLEZ Eds. Com.Nal. Biodiversidad y CIQRO, México. 865 p.
- CASE, B. y M. MAYFIELD. 1990. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1989. **Monthly Weather Review** 118(5):1165-1177.
- DANIEL, W.W. 1994. Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. Uthea Noriega Editores, Ed. Limusa. México. 667 pp.
- FENNER, D.P. 1991. Effects of hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, México. **Bull.Mar.Sci.** 48(3):719-730.
- _____. 1993. Species distinctions among several caribbean stony corals. Coral Reef Paper. **Bull.Mar.Sci.** 53(3):1099-1116.
- FRANCO, L.J., A.G. de la CRUZ, R.A. ROCHA, S.N. NAVARRETE, M.G. FLORES, M.E. KATO, C.S. SÁNCHEZ, A.L.G. ABARCA, S.C.M. BEDIA y A.I. WINFIELD. 1992. Manual de Ecología. Ed. Trillas. México, D.F.
- GEISTER, J. 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of caribbean coral reefs **Procc. Third International Coral Reef Symp.** Miami, Flor. USA



- GENTRY, R.C. 1971. Hurricanes, one of the major features of air-sea interaction in the Caribbean Sea. **Symp. of Investigations and Resources of the Caribbean Sea and Adjacent Regions, Curaçao.**
- GLADFELTER, E.H. 1985. Metabolism, Calcification and Carbon Production. II Organism-Level Studies. **Procc. Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti** 4:527-537.
- GLYNN, P., L.R. ALMODÓVAR y J.G. GONZÁLEZ. 1964. Effects of hurricane Edith on marine life in La Parguera, Puerto Rico. **Carib.J.Sci.** 4(2-3):335-345.
- GLYNN, P.W. y W.H. De WEERDT. 1991. Elimination of two reef-building hydrocorals following the 1982-83 El Niño warming event. **Science** 253(5015):69-71.
- GOREAU, T. 1964. Mass expulsion of zooxanthellae from jamaican reef communities after hurricane Flora. **Science** 145:383-386.
- GRIGG, R.W y S.J. DOLLAR. 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. Cap. 17, en: DUBINSKY, Z. 1990. **Coral Reefs.** Elsevier. Amsterdam 550 p.
- GUILCHER, A. 1988. **Coral Reefs Geomorphology.** John Wiley & Sons. Chichester.
- HARRIS, V.A. 1990. Sessile animals of the sea shore. Chapman and Hall. cap. 11, p. 223.
- HIGHSMITH, R.C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. **Mar.Ecol.Prog.Ser.** 7:207-226.
- HOUSTON W., A. 1984. The effects of hurricane Allen on back reef populations of Discovery Bay, Jamaica. **J.Exp.Mar.Biol.Ecol.** 75:233-243.
- HUTCHINSON, G.E. 1952. The concept of pattern in Ecology. en Hanzen, W.E. Ed. 1964. 2-13.
- JAAP, W.C., J.C. HALAS y R.G. MÜLLER. 1988. Community dynamics of stony corals (Milleporina and Scleractinia) at Key Largo National Marine Sanctuary, Florida, during 1981-1986. **Procc. 6th International Coral Reef Symp., Australia** 2:237-243.
- JORDÁN D., E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región Noreste de la Península de Yucatán, México. **An.Centro de Cienc. Oar y Limnol. UNAM.** México 6(1):69-86.
- ____ 1980. Arrecifes coralinos del Noreste de la Península de Yucatán: Estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis Doctoral. UACPyP, UNAM. México 118 pp.
- ____ 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. **Bull. Mar. Sci.** 51(1):104-117.
- JORDÁN D., E., M. MERINO, O. MORENO y E. MARTÍN. 1981. Community structure of Coral Reefs in the mexican caribbean. **Procc. Fourth International Coral Reef Symp.** 2:303-308.
- KERSHAW, K.A. 1978. Quantitative and dynamic plant ecology. W.Cloves & Sons, London. 308 pp.
- KNOWLTON, N., J.C. LANG y B.D. KELLER. 1990. Case study of natural population collapse: post-hurricane-predation on jamaican staghorn corals. Smithsonian contributions to the Marine Sciences. **Smithsonian Institution Press.** Washington, D.C. 31: 25 p.
- LAWRENCE, M.B. y J.M. GROSS. 1989. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1988. **Monthly Weather Review** 117(10):2248-2259.



- LEWIS, J.B. 1989. The ecology of *Millepora*. A review. **Coral Reefs** 8:99-107.
- ____ 1991 a. Banding, age and growth in the calcareous hydrozoan *Millepora complanata*. **Coral Reefs** 9:209-214.
- ____ 1991 b. Testing the coral fragment size-dependent survivorship hypothesis for the calcareous hydrozoan *Millepora complanata*. **Mar.Ecol.Prog.Ser.** 70:101-104.
- ____ 1991 c. The ampullae and medusae of the calcareous hydrozoan *Millepora complanata*. en Williams, R.B. et al. Eds. 1991. Cnidaria Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora Proceedings of the Fifth International Conference on Coelenterate Biology, 1989. Kluwer Academic Publishers Bélgica. 165 p.
- LOYA, Y. 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eliat, Red Sea. **Mar.Biol.** 13:100-123.
- ____ 1978. Plotless and transect methods. en Stoddart, D.R. y T. Johannes (eds) (1978) Coral Reefs: Research Methods. Monographs on Oceanographic Methodology. UNESCO.
- MAH, A.J. y C.W. STEARN. 1983. A comparison of the Bellairs fringing reef (Barbados) before and after Hurrican Allen. **Proc.Assoc.Isl.Mar. Lab.Caribb.** 17:2.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Ed. Omega. Barcelona, España.
- MARTÍNEZ E., N. 1982. Sistemática del género *Millepora* (Hidrozoa: Milleporidae) y datos sobre algunos organismos asociados. **Poeyana** 246:1-27.
- MAYFIELD, M. y M.B. LAWRENCE. 1991. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1990. **Monthly Weather Review** 119(8):2014-2026.
- MAYFIELD, M., L.A. ÁVILA y E.N. RAPPAPORT. 1994. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1992. **Monthly Weather Review** 122(3):517-538.
- MERINO I.M. y L. OTERO D. 1991. Atlas ambiental costero. Puerto Morelos-Quintana Roo. ICMyL, UNAM y CIQRO. México.
- MILLIMAN, J.D. 1976. Caribbean coral reefs. en Jones, O.A. y R. Endean (Ed). Biology and geology of coral reefs. Vol. I Cap. 1 Geology. Academic Press, New York. pp.1-47.
- MÜLLER, W.E.G, A. MAIDHOF, R.K. ZAHN e I.MÜLLER. 1993. Histo incompatibility reactions in the hydrocoral *Millepora dichotoma*. **Coral Reefs** 1:237-241.
- NEMENZO, F. 1976. Non-Scleractinian Corals in Philippine Reefs. **Natur.Appl.Sci.Bull.** 28(4):277-297.
- PADILLA S., A.C. 1996. Demografía y dinámica poblacional de *Acropora palmata* en Quintana Roo, México. Tesis Doctoral UNAM. México 145 pp.
- PASCH, R.J. y L. ÁVILA. 1992. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1991. **Monthly Weather Review** 120(11):2671-2687.
- PASCH, R.J. y E.N. RAPPAPORT. 1995. Annual Summaries: Atlantic Hurricane Season of 1993. **Monthly Weather Review** 123(3):871-896.



- RAHAV, O., M. BEN-ZION, Y. ACHITUV y Z. DUBINSKY. 1991. A photographic, computerized method for measurements in reef-building cnidarians. **Coral Reefs** 9:204.
- REYES C., P. 1980. Bioestadística aplicada: Agronomía, Biología, Química. Ed. Trillas, México. 217 pp.
- RIEGL, B. y B. VELIMIROV. 1991. How many damage corals in Red Sea reef systems? A quantitative survey. **Hydrobiologia** 216/217: 249-256.
- ROADS, D. y R.A. LUTZ. 1980. Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Plenum Press, N.Y. 495 pp.
- RODRÍGUEZ M., R.E. 1993. Efectos de un ciclón en la estructura comunitaria de corales escleractínios. Tesis de Licenciatura, ENEP- Iztacala, UNAM. México. 64 p.
- ROGERS, C.S, T.H. SUCHANEK y F.A. PECORA. 1982. Effects of hurricanes David and Frederic 1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. **Bull.Mar.Sci.** 32(2):532-548.
- ROGERS, C.S., M.GILNACK y H.C. FITZ, III. 1983. Monitoring of coral reefs with linear transects: a study of storm damage. **J.Exp.Mar.Biol.Ecol.** 66:285-300.
- SHEPPARD, C.R.C. 1982. Coral populations on reef slopes and their mayor controls. **Mar.Ecol.Prog.Ser.** 7:83-115.
- STEARNS, C.W. y R. RIDING. 1973. Forms of the hydrozoan *Millepora* on a recent coral reef. **Lethaia** 6:187-200.
- STEARNS, C.W., T.P. SCOFFIN y W. MARTINDALE. 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Part I - Zonation and productivity. **Bull.Mar.Sci.** 27(3):479-510.
- STODDART, D.R. 1962. Catastrophic storm effect on the British Honduras reefs and cays. **Nature** 196:512-515.
- ____ 1963. Effects of Hurricane Hattie on the British Honduras reefs and cays. **Atoll Res. Bull.** 95:142 pp.
- ____ 1969. Ecology and Morphology of Recent Coral Reefs. **Biol.Rev.** Cambridge Phil. Soc. 44:433-498.
- ____ 1974. Post-hurricane changes on British Honduras reefs: re-survey of 1972. **Procc. 2nd International Coral Reef Symp. Brisbane** 2:473-484.
- STODDART, D.R. y M. YOUNGE (Eds.). 1971. Regional variations in Indian Ocean Coral Reefs. **Procc.Symp.Zool.Soc.London** no. 28 The Zoological Society of London Acad. Press.
- UYCHIAOCO, A.J., P.M. ALINO y M.P. ATRIGENIO. 1992. Considerations in the use of video and other sampling techniques for monitoring coral reef macrobenthic communities. **National University of Singapore, LCR Symposium.**
- WAHLE, C.M. 1980. Detection, Pursuit and Overgrowth of Tropical Gorgonians by Milleporid Hydrocorals: Perseus and Medusa Revisited. **Science** 209:689-691
- WEERDT, W.H. De. 1981. Transplantation experiments with caribbean *Millepora* species (Hydrozoa, Coelenterata), including some ecological observations on growth forms. **Bijdr.Dierk.** 51:1-19.



-
- ___ 1984. Taxonomic characters in caribbean *Millepora* species (Hydrozoa, Coelenterata). **Bijdr.Dierk.** 54:246-262.
- ___ 1990. Discontinuous distribution of the tropical West Atlantic hydrocoral *Millepora squarrosa*. **Beaufortia** 41(27):195-203.
- WITTENBERG, M. y W. HUNTE. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. I. Abundance, mortality and community structure. **Mar.Biol.** 112:131-138.
- WOODLEY, J.D. *et al.* 1981. Hurricane Allen's Impact on Jamaican Coral Reefs. **Science** 214:749-755.
- ZLATARSKY, V.N. y N. MARTÍNEZ E. 1982. Les Scleractiniaires de Cuba avec des données sur les organismes associés. Editions de l'Académie bulgare des Sciences. Sofia.

ESTA TESIS
NO DEBE
SALIR DE LA
BIBLIOTECA



APÉNDICE 1

Tamaño mínimo de muestra

El tamaño mínimo de muestra se determinó considerando la abundancia de ambas especies por separado, como se observa en la Figura 16 la curva tiende a la asintota con los datos de *M. alcicornis* en sólo 11m², mientras que con los de *M. complanata* dicho la asintota se obtuvo hasta los 20 m², por ello se consideró como adecuado éste último valor, que además está representado en todos los transectos realizados.

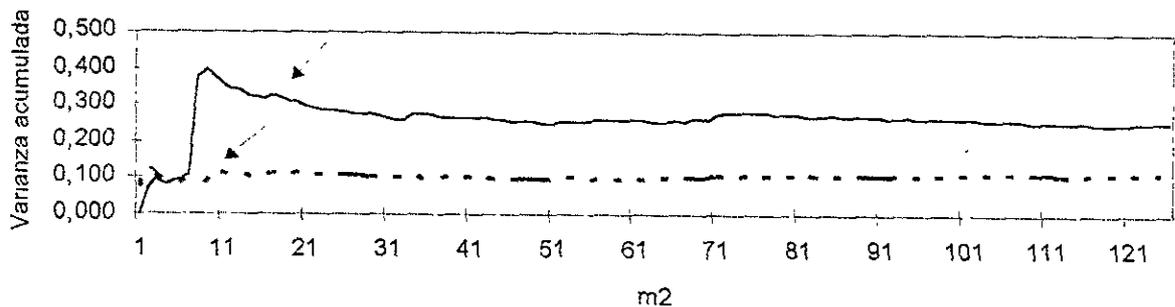


Fig. 16 Determinación del tamaño mínimo de muestra con base en la varianza acumulada de la abundancia por metro cuadrado (m²). La línea discontinua representa los resultados para *M. alcicornis*, mientras que *M. complanata* se puede observar en la línea sólida. Las flechas indican el tamaño que se consideró adecuado para cada especie.



APÉNDICE 2

Datos de *M.alcicornis*

a) abundancia		b) cobertura		c) % cobertura	
14	122	14	2341	14	0,18
13	64	13	1383	13	0,14
19	40	15	863	4	0,13
10	36	18	811	18	0,08
4	28	19	609	15	0,07
17	25	10	524	19	0,05
18	24	5	378	10	0,03
15	21	17	366	3	0,03
5	17	4	340	17	0,03
11	11	11	309	5	0,03
12	11	12	203	7	0,02
9	9	8	170	11	0,02
7	7	3	147	1	0,02
8	7	9	125	12	0,02
3	5	7	89	2	0,01
6	5	6	85	8	0,01
1	2	1	57	6	0,01
2	2	2	28	9	0,01
16	1	16	12	16	0,00

Cuadro 11. Se observa el orden de los transectos de acuerdo con los parámetros a) abundancia en número de colonias, b) cobertura neta, c) porcentajes de cobertura. En las columnas grises se enlistan los transectos y a su derecha el número de colonias, área en cm² o porcentaje, según sea el caso.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
I				16	3	1	3	2	6	10	2		29	27	4		5	6	8
II		2	3	9	4	2	3		2	18	4	7	12	49	7	1	13	4	22
III	1			1	2	1	1	3		5		1	4	17	3		3	5	6
IV					5	1				1		1	5	10			2		2
V	1		1		1					2	1	1	3	10	2		2	2	1
VI					1						1	1	4	2					3
VII					1			1					1	3	3				1
VIII								1			2		2	1	1				
IX				1									2						
X			1	1					1		1		2	3	1				3

Cuadro 12. Muestra la abundancia de colonias para cada clase de talla en los transectos. Los espacios vacíos son abundancia 0.



APÉNDICE 3

Datos de *M. complanata*

a) abundancia		b) cobertura		c) % cobertura	
9	137	19	17120	19	1,33
14	136	15	14699	7	1,30
19	135	16	12802	15	1,18
6	116	9	12598	16	1,01
16	115	10	8339	9	0,82
11	102	14	7432	18	0,69
15	98	8	7335	14	0,58
10	94	18	7123	6	0,57
8	90	11	6856	10	0,54
12	64	12	5181	11	0,51
13	55	17	4997	8	0,46
18	47	6	4973	13	0,42
17	43	7	4960	12	0,42
7	32	13	4062	17	0,36
3	25	3	828	3	0,16
5	18	5	516	2	0,16
2	5	2	402	5	0,03
4	1	4	62	4	0,02
1	0	1	0	1	0

Cuadro 13. Se observa el orden de los transectos de acuerdo con los parámetros a) abundancia en número de colonias, b) cobertura neta, c) porcentajes de cobertura de *M. complanata*. En las columnas grises se enlistan los transectos y a su derecha el número de colonias, área en cm² o porcentaje, según sea el caso.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
I		3	20		17	88	19	59	86	58	63	42	33	99	50	71	26	23	79	
II			4	1		18	4	13	17	13	20	9	13	20	15	21	7	5	18	
III			1			6	5	4	9	6	4	5	1	7	12	8	4	4	10	
IV		2				3		3	8	4	5		1	3	3	4		1	6	
V					1			2	3	2	4	2	5	3	3	2		2	3	
VI								1	4	3	4	2	1		1	1		2	2	
VII						1		2	1	2		2		1	2	1	2	4	2	
VIII								1	3	2	1	1		1	3	3		1		
IX								1	1	1					2	1		1	3	
X								2	1	2	2	1	1		1				3	
XI								1	1	4	2		1	1	2	6	3	4	4	9

Cuadro 14. Muestra la abundancia de colonias para cada clase de talla en los transectos. Los espacios vacíos son abundancia 0.



APÉNDICE 4

La técnica de vídeo-filmación permitió observar colonias que por su tamaño no son fácilmente visibles *in situ* y de esta manera permite conseguir resultados lo suficientemente finos como para comparar con trabajos importantes para la zona como los de Fenner (1991), que reporta incrementos de 2 cm, y el de Rodríguez (1993), que menciona colonias desde 2.5 cm de largo. El aumento de imagen obtenido en este estudio fue de hasta 4x sin perder la definición del objeto, lo que es imperativo tratándose de organismos en los que se pretende observar estados tempranos del desarrollo colonial, y en los que algunos investigadores, como Bak y Engel (1979, en Wittenberg y Hunte, 1992), consideran juveniles a colonias menores a los 40 mm .

Otra de las ventajas que aportó fue la posibilidad de revisar repetidamente cada una de las videocintas. También debe mencionarse que aunque el equipo requerido es costoso la cantidad de horas de navegación requeridas baja considerablemente. Sin embargo el uso de esta técnica requiere de condiciones adecuadas de iluminación, un desplazamiento preferentemente uniforme del camarógrafo y relieve que permita una distancia constante y adecuada entre la cámara y el objeto. Finalmente debe puntualizarse que esta técnica requiere del suficiente trabajo previo en el campo que asegure un adecuado y eficiente uso de la información filmada, particularmente para evitar confusiones al momento de identificar la especie a la que pertenece el coral filmado, y en especial cuando se trata de ecotipos confusos.

Por lo anterior, es recomendable que el arrecife de Puerto Morelos sea periódicamente monitoreado, aprovechando el material filmado para posteriores comparaciones. Cabe mencionar que el primer estudio registrado que se realizó con apoyo fotográfico data de 1918, cuando Mayer tomó fotografías de la Gran Barrera Australiana y las comparó con fotos obtenidas en 1813 por Saville-Kent (Ben-Zion *et al.*, 1991), y actualmente el avance tecnológico permite mayor definición de la imagen, lo que ha incrementado la utilidad de estas técnicas (Rahav *et al.*, 1991).
