



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFECTO DE LA RUGOSIDAD DEL SUBSTRATO  
SOBRE *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y  
*Montastraea cavernosa* EN LA COSTA NORESTE DE LA  
PENINSULA DE YUCATAN, MEXICO.

**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 :**

**ADAN GUILLERMO JORDAN GARZA**



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. ERIC JORDAN DAHLGREN



2004

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



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.

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**



**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

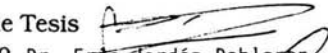
Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Efecto de la rugosidad del substrato sobre *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa* en la costa noreste de la península de Yucatán, México.

realizado por Adán Guillermo Jordán Garza con número de cuenta 9550361-9

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis   
Propietario Dr. Eric Jordán Dahlgren

Propietario Dr. Carlos Díaz Avalos

Propietario Dr. Daniel León Alvarez

Suplente Dr. Raúl Gío Argáez

Suplente Dr. Xavier Chiappa Carrara 

**Consejo Departamental de Biología**

  
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

*Para Ada Karina Saldierna y Samanhe: les deux filles de mon cœur.*

*En memoria de Josefina Lacunza,  
cuya gota de vida regresó apenas al vasto océano cósmico.*

*Para mi madre y para mi padre.*

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Adán Guillermo

Jordan Garza

FECHA: 12/02/04

FIRMA: E. Jordan

Es necesario decir que la realización de esta tesis habría sido imposible sin las incontables contribuciones de muchos seres. En esta página hago una lista de agradecimientos esperando no omitir a nadie; en caso contrario pido perdón por la torpeza de mi mente pero les aseguro que mi corazón no olvida...

Agradezco:

Al pueblo de México que, a través de su Universidad, me permite superarme. En deuda sigo contigo mi México.

A mi director de tesis, el Dr. Eric Jordán Dahlgren cuyas enseñanzas trascienden lo académico y son un ejemplo de vida.

A la M. en C. Rosa Rodríguez Martínez que, a la par de una sonrisa, siempre transmite conocimiento... luz que evito que este proyecto encallara.

A la arqueóloga María José Con cuyo apoyo multifactorial es siempre un aliento para seguir adelante.

Al M. en C. Fernando Negrete Soto, maestro de buceo que me ha enseñado a respirar bajo el agua, sin lo cual este trabajo jamás se habría realizado.

Al B. Miguel Angel Maldonado con quién compartí gratos momentos de trabajo y diversión y cuyos comentarios siempre fueron atinados, gracias también por la ayuda en campo.

Al Dr. Paul Blanchon geólogo que me ha enseñado los corales del pasado.

Al M. en C. Francisco Ruíz Rentería cuyo constante e incansable esfuerzo, a la par de su generosidad académica, le dan el marco físico indispensable a los estudios ecológicos como este.

A Dani, Daniel, David, Humberto, Miguel, mis amigos de la prepa y, *a menos* que me equivoque, de toda la vida.

A mis amigos de carrera Hugo, Celia, Juan Carlos, Mayra, Vicki, Moisés, Yazmid y compañeros en Puerto Morelos Gaby H., Gaby R., Normita, Xavier, Lupita, Mayra, Erica con quienes he crecido; a Héctor que me ayudo en campo...

A Francisco Escobar, Cecilia Barradas, Rafael Alvarez, Laura Celis, Alma Almaral, Judith Vazquez, Marci Durán, Gabriel Rosado, Dolores Ruíz, Ma. del Carmen Espinosa, Amauri Mendoza, Felipe Cat, Eutimio Sánchez y don José cuyo apoyo logístico y humano fue pilar de este trabajo.

A los doctores Ania Banaszak, Susana Enríquez, Roberto Iglesias, Lourdes Segura, Patricia Thomé, Juith Sánchez, Patricia Briones, Enrique Lozano, Brigitta van Tussenbroek quienes siempre encontraron tiempo para responder mis inquietudes.

A los corales del Caribe por dejarse observar, medir, contar, fotografiar, etc.

A Michat cuyo ronroneo aún vibra dentro de mí.

A Ada Karina Saldierna Guzmán sin quién estaría solo en este mundo.

A mi madre y abuela para quienes no tengo suficientes palabras y cuyas esencias también escribieron estas páginas.

El arte es una mentira que nos acerca a la verdad.

Pablo Picasso.

*Preferiría entender una causa que ser rey de Persia.*

*Demócrito de Abdera.*

Ocurre que la realidad es superior a los sueños. En vez de pedir "déjame soñar" se debería decir: "déjame mirar". Juega uno a vivir.  
Jaime Sabines.

Demonios y maravillas

Vientos y mareas

A lo lejos el mar se retiró

Y tú

Como un alga dulcemente acariciada por el viento

En las arenas de la cama te mueves al soñar

Demonios y maravillas

Vientos y mareas

A lo lejos el mar se retiró

Pero en tus ojos entreabiertos

Dos pequeñas olas se han quedado

Demonios y maravillas

Vientos y mareas

Dos pequeñas olas para ahogarme.

Jacques Prévert.

- ¡No sabe lo que dice!

- Poco importa: pues si dice lo que sabe, tal vez sea una verdad. Usted, que sabe lo que usted dice ¿ignora usted lo que miente?

Jacques Prévert.

Quin oc ca tlamati noyollo:

Yehua niccaqui in cuicatl,

Nic itta in xochitli:

Ma ca in cuetlahuiya.

Por fin lo comprende mi corazón:

Escucho un canto,

Contemplo una flor:

¡Ojalá no se marchiten!

Nezahualcoyotl.

Vendrá el tiempo cuando la investigación diligente de largos periodos saque a luz cosas que ahora están escondidas... Vendrá el tiempo cuando nuestros descendientes estarán sorprendidos de que no supiéramos cosas que son tan evidentes para ellos.

Muchos descubrimientos están reservados para los tiempos a venir, cuando la memoria de nosotros se haya borrado... La naturaleza no revela sus misterios de una sola vez...

Seneca, Cuestiones naturales.

El objeto principal de este volumen es describir desde mis propias observaciones y el trabajo de otros, los principales tipos de arrecifes de coral, más específicamente los que ocurren en el mar abierto, y explicar el origen de sus formas peculiares. No hago aquí un tratado de los pólipos, que construyen estos vastos trabajos, excepto en lo que concierne a su distribución, y las condiciones que son favorable para su crecimiento vigoroso (...)  
Charles Darwin.

## INDICE

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Introducción</b> .....	2
<b>Antecedentes</b> .....	5
<b>a. Factores con posible efecto poblacional ....</b>	5
<b>a.1. Factores físicos</b> .....	5
<b>Temperatura</b> .....	5
<b>Salinidad</b> .....	6
<b>Disponibilidad de luz</b> .....	6
<b>Sedimentación</b> .....	7
<b>Movimiento del agua</b> .....	8
<b>Topografía del arrecife</b> .....	9
<b>a.2. Factores bióticos</b> .....	10
<b>Depredación</b> .....	10
<b>Competencia</b> .....	11
<b>Bioerosión</b> .....	12
<b>Mortalidad parcial</b> .....	13
<b>Area de estudio</b> .....	14
<b>a. Descripción del arrecife y sitios de trabajo ..</b>	14
<b>b.Generalidades de la zona</b> .....	17
<b>Métodos</b> .....	19
<b>a. Identificación in situ de las especies</b> .....	19
<b>b. Diseño del muestreo</b> .....	22
<b>c. Rugosidad del sustrato</b> .....	23
<b>d. Tamaño de muestra</b> .....	24
<b>Estimar el tamaño medio de las especies en cada sitio ....</b>	24
<b>Número y largo de los transectos necesarios</b>	
<b>para alcanzar el tamaño de muestra</b> .....	25
<b>Categorías de tamaño</b> .....	27
<b>Estimación del tamaño de las colonias</b> .....	29
<b>Estimación de la mortalidad parcial</b> .....	31
<b>Bioerosión de la base de las colonias</b> .....	32



<b>Resultados</b>	.....	<b>33</b>
<b>a. Rugosidad del sustrato</b>	.....	<b>33</b>
<b>b. Caracterización de las poblaciones</b>	.....	<b>34</b>
Número de colonias y tamaño medio		
de las especies por sitio	.....	<b>38</b>
Estructuras de tamaño	.....	<b>41</b>
<b>Resultado 1</b>	.....	<b>41</b>
<b>c. Factores que pueden influir las dinámicas</b>		
<b>observadas</b>	.....	<b>45</b>
Mortalidad parcial y bioerosión		
de la base de las colonias	.....	<b>45</b>
<b>Resultado 2</b>	.....	<b>47</b>
<b>Resultado 3</b>	.....	<b>50</b>
<b>Resultado 4</b>	.....	<b>52</b>
<b>Discusión</b>	.....	<b>54</b>
<b>Oleaje y movimiento del sedimento libre</b>	.....	<b>60</b>
<b>Conclusión parcial 1</b>	.....	<b>64</b>
<b>Mortalidad parcial y total de juveniles</b>	.....	<b>65</b>
<b>Conclusión parcial 2</b>	.....	<b>67</b>
<b>Bioerosión del contacto colonia-sustrato</b>	....	<b>67</b>
<b>Conclusión parcial 3</b>	.....	<b>69</b>
<b>Consideraciones finales</b>	.....	<b>69</b>
<b>Conclusión final</b>	.....	<b>71</b>
<b>Apéndice</b>	.....	<b>72</b>
<b>Referencias</b>	.....	<b>73</b>

## **Resumen:**

En un arrecife de coral, cuando se reúnen las condiciones ambientales adecuadas, los corales y otros organismos constructores, inclinan el balance constructivo-erosivo hacia la acreción. Entonces se forman rasgos, como cabezos o macizos, que resultan en una **topografía** de alto **relieve**. La **zona frontal**, por su dinamismo ambiental, tiende a presentar una topografía de este tipo, aunque esto no es una regla. Un caso de bajo relieve dominante, aunque no exclusivo, es la zona frontal de los arrecifes del noreste de la Península de Yucatán en donde a pesar de estar presentes, la mayoría de las colonias de corales constructores no alcanzan tamaños grandes; situación que se ha observado más aguda mientras menor sea la **rugosidad** del substrato. Se trabaja bajo la idea de que una menor rugosidad implica una mayor severidad del ambiente, en detrimento de las poblaciones de corales escleractinios. De ser cierto, se esperan diferencias poblacionales asociadas a diferencias en la rugosidad, por lo que se trabajan tres **especies clave** (*Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa*) en dos sitios de distinta rugosidad de la zona frontal del arrecife. Se encuentran diferencias significativas entre las poblaciones de cada especie según el sitio. A través de simulaciones y estimaciones de mortalidad parcial y bioerosión entre la base de las colonias y el substrato, se busca delimitar los factores más importantes de severidad ambiental que determinan la situación de bajo relieve dominante en la zona frontal.

**Palabras clave:** topografía (conjunto de particularidades que tiene un terreno en su relieve); relieve (algo que resalta sobre un plano); zona frontal (zona del arrecife expuesta al oleaje de mar abierto); rugosidad (se usa aquí como sinónimo de relieve); especies clave (corales que por su tamaño y/o número contribuyen de manera importante en la acreción del arrecife).

## Introducción

Un arrecife de coral es una comunidad coralina que crece sobre una estructura sedimentaria de carbonato de calcio formada por la acumulación y cementación de los restos de organismos calcáreos. Diferentes grupos participan en la formación de esa trama arrecifal siendo los corales escleractínios hermatípicos y las algas coralináceas, los principales constructores arrecifales (Goreau, 1959; Goreau y Goreau, 1973; Schlager, 1981; Hopley, 1982; Chappel *et al*, 1983; Davies, 1983; Tucker y Wright, 1990). Pero la trama arrecifal es en realidad una estructura compuesta tanto por esqueletos como por sedimentos producidos por un amplio conjunto de organismos bio-horadadores. La consolidación y posterior cementación de esos sedimentos en la trama formada por corales y otros constructores arrecifales es lo que eventualmente puede dar lugar a una estructura arrecifal. Entonces, el que se pueda formar una estructura de este tipo depende del resultado del equilibrio dinámico entre procesos constructivos y erosivos durante un periodo dado. Si el balance es positivo hay un efecto neto de acreción (Tucker y Wright, 1990) y se forman rasgos arrecifales (como cabezos ó sistemas de macizos y canales) por crecimiento continuo y exitoso de corales clave en la construcción arrecifal. Esto sucederá en todo el arrecife, si las condiciones son adecuadas, pero mucho más acentuadamente en las partes expuestas, a barlovento, por el mayor dinamismo que impone el oleaje de mar abierto (Marshall y Davies, 1982; Schlager, 1982; Davies *et al*, 1985; Tucker y Wright, 1990). Sin embargo, no siempre hay un balance positivo en la relación construcción-erosión para un mismo sitio el balance de ese equilibrio dinámico puede variar en el tiempo, porque el tamaño y la naturaleza de las estructuras que desarrollan los corales está fuertemente influenciada por muy diversos procesos a lo largo

de un marco temporal y espacial de acreción-erosión. Así, dentro de esta la alta variación de estos procesos, encontramos ejemplos de arrecifes cuya zona frontal tiene una topografía de alto relieve del fondo, mientras que en otros arrecifes, en condiciones ambientales comparables, el relieve es bajo o incluso ausente.

Un caso de bajo relieve dominante, aunque no exclusivo, en la zona frontal se da en los arrecifes del NE de la Península del Yucatán, un fenómeno que se extiende por más de 100 km. de litoral. El bajo relieve en la zona frontal de estos arrecifes resulta de la casi total ausencia de colonias grandes de corales escleractinios y, aunque existen sitios en dónde esto no es así, la situación general resulta en la acusada escasez de estructuras arrecifales secundarias como cabezos ó macizos (Jordán-Dahlgren, 1979). Aunque esta situación no es exclusiva de esta zona, pues este fenómeno se ha observado en otros arrecifes de la región y del Pacífico (Zlatarski y Martínez, 1982; Riegl, 1999; Miller *et al*, 2000), lo llamativo es que las condiciones ambientales predominantes en la zona frontal de esos arrecifes son, aparentemente, las adecuadas para el desarrollo de la comunidad coralina, como sugieren la alta riqueza y diversidad específicas que las caracterizan (Jordán-Dahlgren, 1979). Pero además, las grandes tallas alcanzadas por los abundantes corales masivos que se encuentran en las áreas protegidas y en los canales o “bocas” de estos mismos arrecifes, así como las escasas colonias que se llegan a encontrar en el frontal, indican que, al menos para esos organismos, han prevalecido condiciones favorables para su crecimiento por un largo tiempo pues sus tasas de crecimiento son muy lentas (Jordán-Dahlgren, 1989a). Si se considera además que en la zona frontal de estos arrecifes se encuentran colonias chicas de corales constructores con abundancias elevadas, hay evidencia de eventos exitosos de reclutamiento en el pasado; por lo que la

ausencia de estructuras arrecifales (macizos, cabezos...) no puede ser explicada simplemente por una baja conectividad ecológica en las especies clave.

Explicar qué es lo que determina esta situación en la zona frontal es el propósito último de este trabajo, ya que aún cuando se han propuesto diversas explicaciones, a la fecha no conocemos los mecanismos responsables. Sin embargo, el problema es evidentemente complejo y en este trabajo me limito a establecer las bases para posteriormente realizar un análisis poblacional que por la naturaleza del objeto de estudio, lleva mucho tiempo. Por lo que este trabajo se dirige a analizar las estructuras de tamaño colonial de tres especies de corales escleractinios (*Siderastrea siderea*; *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa*), a través de simular qué combinación de factores podrían ser los responsables de generar esas estructuras; enfocando este análisis a estimar la importancia relativa de mortalidad temprana y/o de un crecimiento colonial limitado. Para facilitar los contrastes, comparo dos poblaciones de cada una de las tres especies, una que habita un ambiente con alta rugosidad y otra uno de baja rugosidad, ya que se ha observado que el grado de relieve del fondo tiene un efecto en las tallas de los corales (Jordán-Dahlgren, 1989a). Las especies *Siderastrea siderea*; *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa*, fueron seleccionadas para este estudio por dos razones complementarias: primero, porque son relativamente abundantes en la zona frontal de los arrecifes del NE de la Península de Yucatán, y segundo, porque son importantes como constructores arrecifales ya que sus colonias tienen el potencial de alcanzar tallas grandes dado el tiempo y las condiciones favorables.

## **Antecedentes**

### **a. Factores con posible efecto poblacional**

Para el caso de la zona de estudio, Jordán-Dahlgren (1989a) sugiere la combinación de varios factores que en conjunto crean un “efecto de fondo” en detrimento de parámetros poblacionales de los corales constructores (crecimiento, supervivencia, etc.); el autor señala a la sedimentación, la bioerosión y el efecto de tormentas y huracanes como los principales factores potenciales. Sin embargo son muchos los factores con posible efecto en las poblaciones de corales constructores y actúan de manera compleja. A continuación se presenta un listado con los factores más importantes y su posible efecto en la zona de estudio.

#### **a.1. Factores físicos**

##### **Temperatura**

Los corales sobreviven bien dentro de un intervalo limitado de temperatura; fuera de este, las temperaturas bajas causan deterioro en los procesos reproductivos; menor habilidad en la captura de alimento y tasas de crecimiento colonial inferiores a lo normal (Edmonson, 1946; Hudson, 1981; Hopley, 1983; Wilson y Harrison, 1997), limitando incluso la distribución latitudinal de los arrecifes (Hopley, 1982; Maté, 1997). Y las temperaturas altas pueden causar mortalidad parcial y total de las colonias (Marcus y Thorhang, 1981). El aumento gradual de este parámetro a nivel mundial se ha asociado al fenómeno conocido como blanqueamiento del coral (que es la pérdida de pigmentos y/o algas simbiotes) y que puede resultar en muerte total de las colonias (Marcus y Thorhang, 1981; Sheppard, 1982; Fitt *et al*, 1993). Se ha estimado que el intervalo de temperatura óptimo para el desarrollo de la mayoría de los corales escleractinios que se

encuentra entre los 27 y 31°C (ver Shinn, 1966; Charunchinda y Hylleby, 1981; Logan, 1994). En Puerto Morelos Merino y Otero, 1991, reportan un intervalo de variación de la temperatura superficial del agua entre 24.9° y 30.5°C con un 95 % de confianza. Por otro lado, los datos de la estación meteorológica de la Unidad Académica de la UNAM (Rentería, 2000 datos no publicados) nos muestran que la temperatura del agua a 10 metros de profundidad en la zona frontal varió entre los 25° y 30° C dentro un periodo de tiempo de 8 años (Sept. 1992- Mar. 2000). Estos valores se encuentran dentro del intervalo óptimo para los corales escleractinios por lo que no esperamos tengan efectos en detrimento de sus poblaciones.

### **Salinidad**

Al igual que en el caso de la temperatura existe un intervalo óptimo de salinidad para los corales; se ha encontrado una alta mortalidad en salinidades inferiores a 25 y superiores a 40 (Buddemeier, 1976; Marcus y Thorhaug, 1981). Un rango de desarrollo óptimo se ha sugerido entre los 34 y 36 (Wells, 1956). Para Puerto Morelos la salinidad varía entre 35 y 36 (Merino y Otero, 1991), dado que estos valores se encuentran dentro del intervalo óptimo no se espera que la salinidad actúe en detrimento de las poblaciones de escleractinios en la zona.

### **Disponibilidad de luz**

Por su simbiosis con organismos autótrofos, la luz es uno de los parámetros físicos más importantes para explicar la distribución vertical de los corales (Goreau *et al*, 1971; Barnes y Chalker, 1990). En el agua, la cantidad de luz disponible para la fotosíntesis decae de manera exponencial con la profundidad (Barnes y Chalker, 1990) y la tasa de decaimiento (o coeficiente de extinción) depende de la transparencia del agua. De manera

que, en aguas oligotróficas, de alta transparencia, se han documentado arrecifes a profundidades tan grandes como 70 metros (en Jamaica, Goreau y Wells, 1967; Sheppard, 1982). Pero en general el mayor desarrollo arrecifal se encuentra en las partes someras de la zona eufótica (Goreau *et al*, 1979; Falkowski *et al*, 1990). La zona frontal del arrecife de Puerto Morelos se extiende a una profundidad máxima de alrededor de 20 metros y sus aguas son oligotróficas (Merino y Otero, 1991); se han reportado valores de atenuación de luz (disco Secchi) máxima de 26.6 m en Diciembre y mínima de 18.1 m en febrero. Estos valores son elevados e implican que hay suficiente luz disponible a profundidad que los corales y otros organismos fotosintéticos, presentes en la zona, pueden aprovechar; por lo que este factor no se considera como limitante de las poblaciones en la zona frontal del arrecife.

### **Sedimentación**

En el medio marino, el sedimento libre es movido por la energía que le transmiten las corrientes y el oleaje; transportándose en suspensión, por saltos, arrastrado sobre el fondo o en un movimiento de vaivén (ver Brown *et al*, 1989). La existencia de mecanismos para deshacerse del sedimento libre que poseen los corales (ver Hubbard y Pocock, 1972) es una indicación de la necesidad de controlar los posibles efectos negativos que una interacción sedimento-coral supone. La capacidad para deshacerse del sedimento libre que caiga sobre una colonia varía según las especies y se ha observado que las especies menos capaces son excluidas de ambientes con sedimentación elevada (Loya, 1976). La forma en que esas especies pueden ser excluidas es a través de una reducción en el reclutamiento de nuevas colonias (Babcock, 1991), una disminución de las tasas de crecimiento (Charunchinda y Hylleberg, 1984) y/o por mortalidad parcial o total de las



colonias (Hubbard, 1986). Este parece ser el caso en la zona frontal del arrecife de Puerto Morelos pues se sabe que la sedimentación en zonas de bajo relieve es mayor a zonas de más relieve del substrato (Jordán-Dahlgren, 1989a) y las especies de escleractinios en mayor abundancia son *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa*, que coinciden con las señaladas como eficientes en el manejo del sedimento libre (Hubbard y Pocock, 1972; Loya, 1976). Al suspenderse y redepositarse o al arrastrarse cerca del substrato, particularmente durante eventos de alta energía (tormentas y huracanes), el sedimento podría causar abrasión del tejido colonial o muerte por cubrimiento y, este proceso, parte del “efecto de fondo”, afectaría con mayor intensidad a organismos de crecimiento lento como los escleractinios (Jordán-Dahlgren, 1989a). Es por esto que este trabajo considera la dinámica del sedimento libre como un factor potencial que esta limitando las poblaciones de los corales.

## **Movimiento del agua**

El movimiento de agua es un factor determinante en la morfología y zonación de un arrecife (Chamberlain y Graus, 1975; Falkowski, 1990; Sebens y Done, 1992; Sebens, 1997) pues el daño físico causado por la acción del oleaje y las corrientes es un proceso constante y de influencia en el balance acreción/erosión de un arrecife (Scoffin y Garrett, 1974). Por su intensidad, se distinguen dos tipos de movimiento de agua, el que denominamos “cotidiano”, causado principalmente por los vientos dominantes; y el movimiento de agua de menor frecuencia, producto de los vientos de tormentas y huracanes. Los efectos del movimiento “cotidiano” se reflejan en la zonación del arrecife; mientras más severo es este movimiento, mayor es la cobertura de algas calcáreas y

menor el componente escleractinio (Geister, 1977; Hopley, 1982). En el caso de tormentas y huracanes, su incidencia modifica una gran cantidad de parámetros físicos (olas, corrientes, turbidez del agua, salinidad, temperatura, etc.) durante la duración del fenómeno y durante un lapso de tiempo variable después (ver Harmelin-Vivien, 1994). Sus efectos en la comunidad coralina dependen de muchas variables y son difíciles de predecir pero, por su capacidad de causar cambios drásticos en las comunidades (mortalidad de colonias; cambios estructurales del arrecife, cambios en la diversidad y cobertura, etc.) se reconoce como un factor muy importante en sus dinámicas (Stoddart, 1985, Harmelin-Vivien, 1994; Lirman y Fong, 1997). No todos los efectos de huracanes y tormentas son destructivos pues al dejar libre nuevo sustrato, antes no disponible; se abre el camino a nuevos colonizadores: fragmentos con tejido que sobrevivieron el fenómeno o nuevos reclutas sexuales (Rogers, 1992). Ambos tipos de movimiento de agua pueden estar jugando un papel importante en la situación de la zona frontal, en este trabajo se analiza con mayor detenimiento el posible efecto del movimiento cotidiano relacionado con la topografía y el sedimento libre.

### **Topografía del arrecife**

La topografía y la rugosidad del fondo tienen una influencia importante en las condiciones ambientales de un arrecife pues la pendiente del sustrato, la profundidad y la morfología modifican las características del oleaje (Brown *et al*, 1989), modulando su energía y la forma en la que interactúa con otros elementos; abriéndose la posibilidad de una mayor supervivencia de colonias en tiempos de oleaje “cotidiano” o de oleaje de tormenta. Para el caso de Puerto Morelos Jordán-Dahlgren (1989a) basándose en datos

del paso de huracanes por la costa de Quintana Roo y en el tiempo de recuperación de una comunidad (ver Stoddart, 1963) considera que la frecuencia de estos fenómenos es elevada y podría interrumpir el desarrollo de la zona al destruir la trama incipiente con mayor rapidez de la que esta toma en formarse. Pero esto aún debe demostrarse y, dado que el tiempo en que la zona ha estado inundada es alto (al menos 5000 años) podría pensarse, siguiendo a Connell (1975) que a pesar de la severidad del ambiente y la muerte de la mayoría de las colonias jóvenes, después de una época de menor severidad (menor frecuencia relativa de eventos catastróficos), algunas colonias sobrevivan y alcancen tamaños tales que las hagan más resistentes a los efectos del ambiente. Estas colonias podrían ser capaces de resistir el paso de tormentas posteriores dando como resultado final una modificación de la morfología arrecifal, aumentando la heterogeneidad del substrato y al mismo tiempo modulando el efecto del oleaje. Como esto no ha sucedido en la zona de estudio la posibilidad de un efecto poblacional causado por el movimiento de agua cotidiano y/o el de tormentas debe aún demostrarse o refutarse.

## **a.2. Factores bióticos**

### **Depredación**

Distintas especies pueden causar mortalidad (parcial o total) en una colonia de coral ya sea de manera activa o como una consecuencia secundaria a sus actividades. Por ejemplo, los peces perico (de la familia *Scaridae*, géneros *Scarus* sp.; *Sparisoma* sp.), esencialmente herbívoros, ramonean las colonias de coral en busca de algas epilíticas y endolíticas del substrato de carbonato y pueden causar una pérdida significativa del tejido de la colonia, además de bioerosión (Bruckner *et al*, 2000).

En otro ejemplo, Glynn (1973) reporta una alta mortalidad causada por un aumento en la población de la estrella de mar, *Acanthaster planci* en la zona del Pacífico: prácticamente todos los individuos del género *Acropora* fueron activamente eliminados en varios arrecifes, modificándose la estructura comunitaria. La heterogeneidad espacial y la depredación también están relacionadas. Day (1977) muestra que una heterogeneidad mayor permite una mayor diversidad al modular el efecto de la depredación y en Miller *et al* (2000) se menciona una mayor depredación en los corales presentes en una zona con poco desarrollo coralino en comparación con una zona de un mayor desarrollo relativo. Para la zona de estudio, los efectos poblacionales que pudiera tener la depredación son desconocidos a la fecha, pero muchas especies, potencialmente depredadoras de corales, están presentes por lo que es necesario estudiar esta interacción a futuro, ya que este trabajo no evalúa su posible efecto en la estructura poblacional de los corales.

## **Competencia**

El espacio en dónde vivir es probablemente el recurso limitante más importante en los ambientes marinos de substrato duro y esto resulta en una competencia entre los organismos que habitan el bentos (Jackson y Buss, 1975). Para los corales, la competencia es una interacción biológica importante, pues se ha mostrado la existencia de estructuras especializadas (como lo son tentáculos más largos de lo normal, etc., ver Lang, 1971 y 1973).

La competencia activa entre los tejidos de coral puede tener una influencia en la supervivencia de las colonias en zonas densamente pobladas (Sheppard, 1982). La competencia con otros organismos tiene también efectos importantes en la estructura de la comunidad. Por ejemplo, en casos de un exceso de nutrientes, se ha observado que las

macroalgas pueden llegar a reemplazar a los corales como organismos dominantes en una comunidad arrecifal (Lapointe *et al*, 1997 ; Mc Chanahan *et al*, 1999). En general, no es claro el papel de este tipo de interacciones en la ecología cuando dominan condiciones severas pues la importancia relativa de los parámetros físicos en determinar la presencia de los organismos es mayor (Bak, 1982) . En la zona frontal del arrecife existe una comunidad coralina importante que no parece ocupar todo el espacio libre disponible dejando parte del sustrato, en apariencia, libre. En ese sentido la competencia con otros corales no parece importante en la zona, pero la interacción con otros organismos es desconocida a la fecha y, como en el caso de la depredación, será necesario estudiarla a futuro.

## **Bioerosión**

A pesar de la importancia de la bioerosión en el balance constructivo/destructivo dentro de un arrecife son pocos los estudios que analizan su efecto sobre las poblaciones de escleractinios (Tucker y Wright, 1990). Una gran diversidad de organismos son responsables de horadar tanto el sustrato como las colonias de coral de un arrecife (desde bacterias hasta peces; Risk y Mac Geachy, 1978; Tribollet *et al*, 2002).

Si la acción de estos organismos rompe el balance constructivo/destructivo del arrecife, la bioerosión es entonces capaz de reducir la complejidad topográfica de este (Risk y Mac Geachy, 1978). El modelo de Jordán-Dahlgren (1989a) toma en cuenta la bioerosión como un fenómeno que retrasa el desarrollo de la fauna escleractinia, haciéndola más vulnerable al efecto de tormentas y huracanes. Pero no plantea el mecanismo a través del cual esto puede estar sucediendo. Se ha observado que, al atacar la base de las colonias, la bioerosión reduce la capacidad de estas para resistir el movimiento del agua y,

eventualmente, pueden desprenderse del sustrato (Highsmith, 1981; Done, 1992). Sin una trama arrecifal que las mantenga *in situ*, como sucede en este caso, el desprenderse del sustrato equivale a la muerte de la colonia, pues esta queda expuesta a la acción del oleaje que puede voltearla, causando la muerte del tejido (Jordán-Dahlgren, 1989a). Por ello en este trabajo se considera importante la pérdida de contacto basal (PCB) y las posibles diferencias en las colonias de un sitio de baja rugosidad (BR) y en uno de alta rugosidad (AR).

### **Mortalidad parcial**

La mortalidad parcial no es un factor en sí, sino el resultado de la interacción compleja de diversos factores tanto físicos como bióticos (ver Pearson, 1981). En las colonias de coral, mortalidad parcial se define como un parche de esqueleto desnudo que está parcial o totalmente rodeado de tejido vivo; estos parches pueden ser colonizados por otros organismos o pueden regenerarse a partir del tejido circundante dependiendo del tamaño y posición del parche (Bak *et al*, 1977; Meesters, *et al*, 1992). Cubrimiento y abrasión por sedimento libre; depredación, pastoreo accidental, competencia con otros organismos y enfermedades son algunas de las principales causas potenciales de mortalidad parcial (Bak *et al*, 1977; Bak y Engel, 1979; Sammarco y Cartelon, 1981; Hughes *et al*, 1987; Anthony *et al*, 1997). Si la tasa de mortalidad parcial es elevada puede tener implicaciones poblacionales, sesgando las estructuras de tamaño de las especies hacia tamaños pequeños por mortalidad o fragmentación de colonias (Bak, 1983; Ginsburg *et al*, 2001). En este estudio se estima la mortalidad parcial considerándola como un indicador de la severidad del ambiente en cada sitio de trabajo.

## Area de estudio

### a. Descripción del arrecife y sitios de trabajo

El estudio se realizó en la zona frontal del arrecife de Puerto Morelos en la Costa N-E de la Península de Yucatán, frente al poblado de Puerto Morelos en el estado de Quintana Roo, México (ver figura 1).

El arrecife es de tipo barrera con una clara zonación que, en un perfil perpendicular a la costa, se divide en una zona lagunar, una zona posterior, una zona de rompiente, una zona frontal y una plataforma arenosa (Jordán-Dahlgren, 1979; Jordán-Dahlgren, 1989a; ver figura 2). La zona lagunar es arenosa con poblaciones del pasto marino *Thalassia testudinum*; en el arrecife posterior son abundantes grandes colonias de corales escleractinios de los géneros *Montastraea sp.*, *Diploria sp.* y *Agaricia sp.*; la zona de rompiente esta dominada por el coral cuerno de alce *Acropora palmata* y en la zona frontal dominan especies de corales blandos (ó gorgonáceos) y al menos 15 especies de corales escleractinios de las cuales *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa* son las especies más abundantes (Jordán-Dahlgren, 1979; Datos del Laboratorio de Sistemas Arrecifales, no publicados). La pendiente del sustrato en la zona frontal es baja, formando un ángulo entre 8 y 15 grados con la horizontal (Jordán-Dahlgren, 1979). La riqueza y diversidad de otros organismos bentónicos de la comunidad coralina es alta (Jordán-Dahlgren, 1979, Jordán-Dahlgren *et al*, 1981, Jordán-Dahlgren, 1989b). La topografía general del sustrato es de bajo relieve a lo largo del perfil arrecifal con zonas aisladas de alto relieve; estas diferencias en relieve se corresponden, respectivamente, a la presencia de escleractinios de tallas pequeñas y de colonias que alcanzan tallas mayores (Jordán-Dahlgren, 1989).

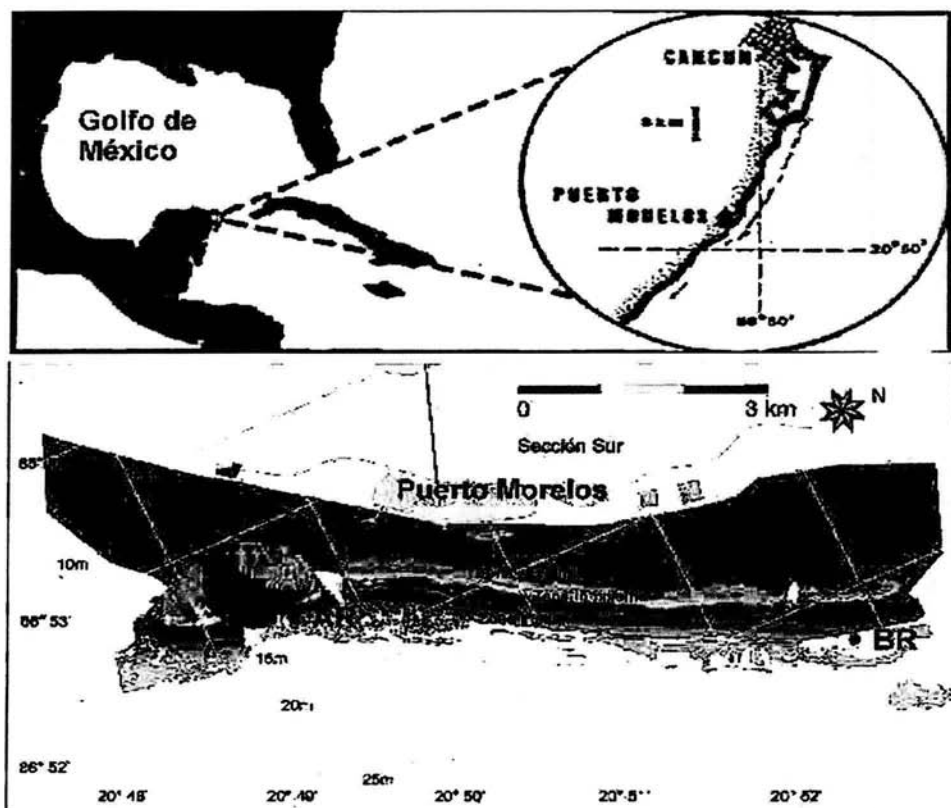


Figura 1. Mapa de localización de los sitios de trabajo. (BR = sitio de baja rugosidad; AR = sitio de alta rugosidad).

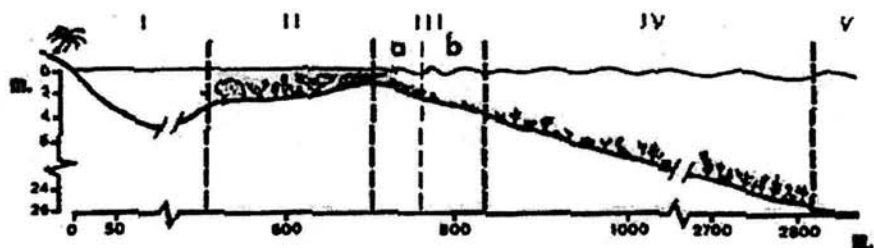


Figura 2. Perfil transversal del arrecife. I = laguna arrecifal; II = zona posterior; III = zona de rompiente (a = subzona de *Millepora-Acropora*; b = subzona desnuda); IV = zona frontal; V = plataforma arenosa.



Se escogieron dos sitios de trabajo en la zona frontal por diferencias en la rugosidad del sustrato; en el sitio de baja rugosidad (BR) la topografía general del fondo marino es de bajo relieve (mínima distancia entre cimas y depresiones); no así en el sitio de rugosidad alta (AR) dónde la topografía es más accidentada (ver figuras 3 y 4).



Figura 3. Fotografía tomada en la zona de alta rugosidad cerca del sitio de trabajo.



Figura 4. Fotografía del sitio de BR dónde se aprecia el paisaje de bajo relieve de la zona.

#### **b. Generalidades de la zona.**

El clima de la zona es de carácter tropical, con vientos alisios en primavera/verano y “nortes” en otoño/invierno. Merino y Otero, 1991 reportan una temperatura del aire máxima de 32.5°C (verano) y una mínima de 13°C (invierno) con un promedio de 26.3°C para el periodo 1982-1983. Las lluvias son abundantes en verano (con una precipitación anual superior a los 750 milímetros) y por la zona transitan huracanes y depresiones tropicales (Merino y Otero, 1991). Se ha estimado, a partir de información recopilada desde hace 80 años, que el periodo de retorno de tormentas que inciden dentro de un radio de ochenta kilómetros alrededor de Puerto Morelos es de siete u ocho años (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 1998).

El carácter karstico del terreno hace que la Península se caracterice por la ausencia de ríos (Back, 1985) y esto, aunado a otros factores, hacen que las aguas costeras presenten un carácter oceánico y oligotrófico (elevada transparencia y bajos niveles de nutrientes, ver Merino y Otero, 1991).

## **Métodos**

### **a. Identificación *in situ* de las especies**

La gran plasticidad de crecimiento de los corales escleractinios resulta en una amplia variabilidad en las estructuras del esqueleto que se usan para la taxonomía por lo que aún existe confusión en la delimitación y reconocimiento de varios géneros (Castañares y Soto, 1982). Nuevas técnicas y métodos han permitido avances taxonómicos importantes (ver por ejemplo Lopez y Knowlton, 1997); sin embargo, para un estudio ecológico como el presente trabajo, la identificación *in situ* es la forma más adecuada de proceder pues hace más eficiente el trabajo en campo. Previo a esto, se trabajó con la colección de corales del Laboratorio de Sistemas Arrecifales Coralinos para aprender a diferenciar especies en base a sus caracteres distintivos siguiendo claves taxonómicas en laboratorio (Wells, 1956; clave de la NMITA 2003 para corales del Caribe); después, con la ayuda y supervisión de expertos (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, comunicación personal), se analizaron fotografías y videos y, finalmente se identificó en campo de manera que se obtuvo un entrenamiento adecuado anterior al trabajo en los sitios. Las tres especies con las que se trabajó presentan formas de crecimiento y caracteres morfológicos macroscópicos que son fácilmente discernibles *in situ*; a continuación se presenta una descripción detallada de cada especie, tomada de la clave de la NMITA, 2003:

*Siderastrea siderea* (Ellis and Solander, 1786).

**Descripción:**

En general las colonias en la zona frontal son pequeñas y convexas de color café rojizo oscuro o con tonos más claros (ver figura 5); es posible confundirla con otra especie *S. radians* cuyo aspecto general es similar y esta presente en los sitios de trabajo; pero *S. radians* se distingue por tener tonos en general más claros y sobretodo por un menor relieve de los cálices que les confiere tonos más claros a sus coralitos en comparación con *S. siderea*.

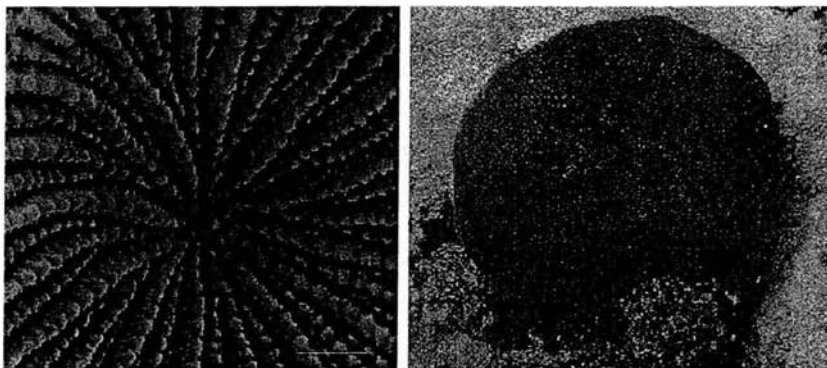


Figura 5. Izquierda detalle del coralito, detalle colonia de *Siderastrea siderea*.

*Diploria strigosa* (Dana, 1848).

**Descripción:**

En general las colonias en la zona frontal son pequeñas masas hemisféricas de color ocre claro, en ocasiones los valles son verdes; se diferencia fácilmente de las otras especies de

este género por su forma de crecimiento y la sinuosidad de sus meandros (ver figura 6).

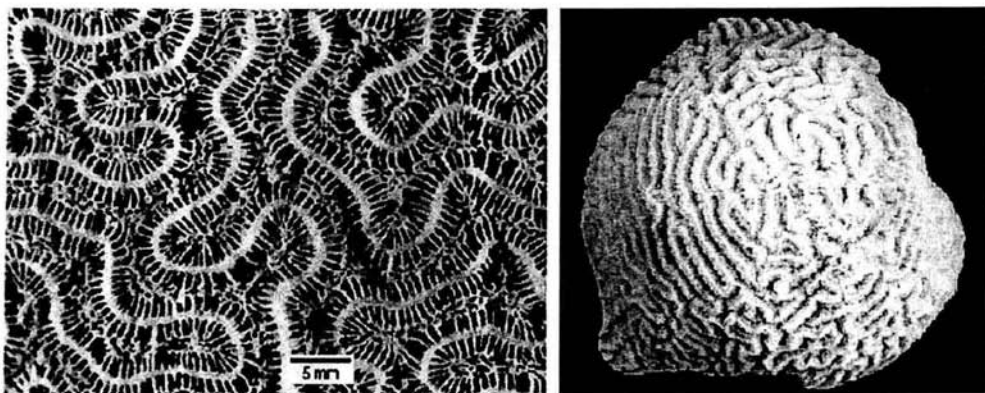


Figura 6. Izquierda detalle de los meandros, derecha colonia de *Diploria strigosa*.

*Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767).

**Descripción:**

En general, las colonias en la zona frontal son pequeñas hemisferas masivas de color verde oscuro o café oscuro; se diferencia fácilmente de las otras especies de este género por el gran tamaño de sus coralitos y columna trabecular evidente (ver figura 7).

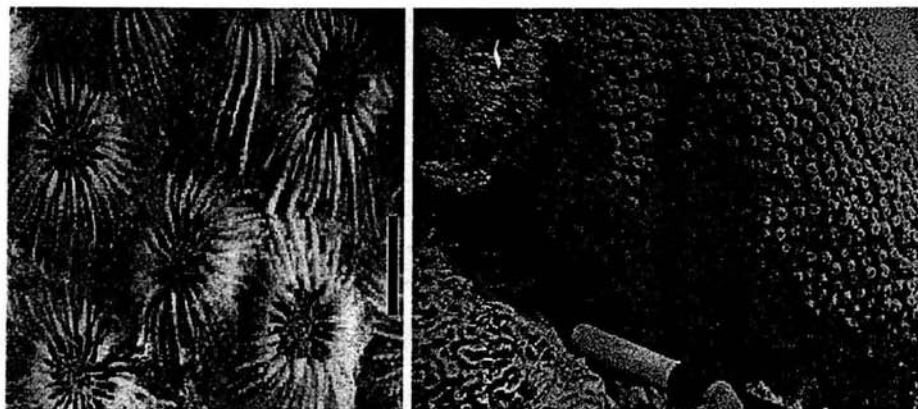


Figura 7. Izquierda detalle de los coralitos, derecha colonia de *Montastraea cavernosa*.

## b. Diseño del muestreo

Para enfrentar adecuadamente el problema planteado se escogieron, dentro de la zona frontal del arrecife, dos sitios de ambientes similares pero con diferencias en la rugosidad del sustrato. Dentro de cada sitio es necesario obtener información representativa de la rugosidad del sustrato y de características poblacionales de las tres especies con las que se trabaja: *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y *Montastraea cavernosa*. El muestreo se llevó a cabo a una profundidad que variaba entre 8 y 10 metros, una zona que se considera de energía del oleaje moderada. Se usó una unidad de muestreo que abarcó un área grande dentro del sitio, al mismo tiempo que daba un alto rendimiento pues el tiempo de buceo autónomo a 10 metros de profundidad es limitado. El transecto cumple con esas características y el diseño buscó colocar 10 transectos de 40m<sup>2</sup> en cada sitio (la manera de determinar el número y tamaño de los transectos se explica más adelante cuando se determina el tamaño de muestra), abarcando los diferentes parches que pueden existir en un ambiente arrecifal sin excluir partes de la variabilidad natural del sistema (Green, 1979; Krebs, 1989, Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 1998). El diseño se adecua a las diferencias morfológicas entre ambos sitios (ver figura 8):

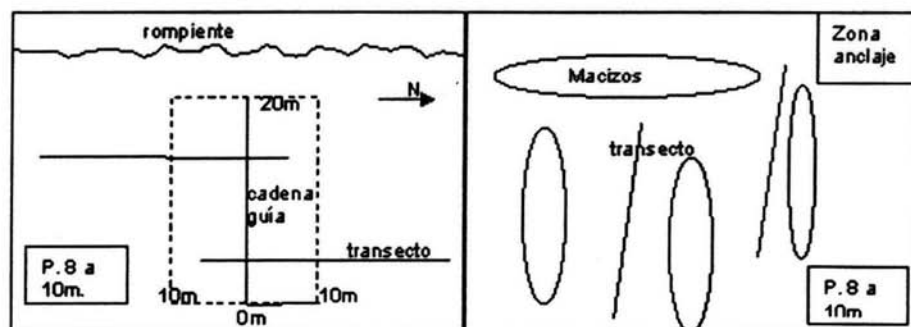


Figura 8. Posición de los transectos. Izquierda: sitio de rugosidad baja, el cuadro punteado muestra el área dónde el inicio de cada transecto se escogía de manera aleatoria. Derecha: sitio de alta rugosidad, los transectos se colocaron entre los macizos de *Acropora-Montastraea* nadando distintas distancias a partir de la zona de anclaje de la lancha.

En el sitio de BR el punto de inicio de cada transecto se escogió de manera aleatoria dentro de un cuadrado de 400 m<sup>2</sup> de área. Dentro del intervalo de profundidad (de 8 a 10 m) se colocó una cadena guía de 20 metros de largo de manera perpendicular a la rompiente. Por medio de un programa de número aleatorios y para cada uno de los 10 transectos se escogió una posición (sin remplazo) sobre la cadena guía que se marcó con un clavo de concreto en el substrato. A partir de ese clavo y usando una orientación (Norte o Sur) y una distancia (entre 0 y 10 metros) aleatorias, se colocó un nuevo clavo marcando el inicio de un transecto.

En el sitio de RA la presencia de macizos de *Montastraea-Acropora* no permite llevar a cabo el mismo diseño pues se tiene que evitar que los transectos atraviesen los macizos que corresponden a un ambiente muy diferente. Por esto se muestreó entre los macizos situando el inicio de cada transecto nadando distintas distancias a partir del sitio dónde se anclaba la lancha sobre un arenal de fácil identificación. Esta forma de colocar los transectos es pseudo-azarosa pero el sitio de AR, a diferencia del de BR, cubre un área pequeña de la zona frontal de forma que los transectos cubrieron la mayor parte de esa extensión para asegurar la representatividad del muestreo.

### **c. Rugosidad del substrato**

Para cuantificar las diferencias de rugosidad entre los sitios (BR y AR) se construyó un índice de rugosidad colocando a lo largo de cada transecto una cadena de 40 metros de largo que se acomodó sobre el substrato siguiendo su rugosidad (evitando pasar sobre algas, esponjas o gorgonáceos); una vez colocada se midió la distancia horizontal sobre ella, que es siempre menor o igual al largo de la cadena (40 metros) (ver Luckhurst y



Luckhurst, 1978 en Kingsford y Battershill, 2000 y figura 9). A partir de estos datos se construye el siguiente índice:

$$RS = 1 - (Dhi/LC)$$

con RS = índice medio de rugosidad del sustrato; Dhi = distancia horizontal sobre la cadena i (en m); LC = largo de la cadena (=40m).

Al hacer el promedio de los 10 transectos se obtiene un índice medio para cada sitio; si el sitio fuera totalmente plano, Dh sería igual al largo de la cadena, es decir que el valor mínimo del índice sería 0; al aumentar la rugosidad del sustrato Dh disminuye y por lo tanto el índice aumenta; el índice varía entonces entre (0, 1). Como Dh se mide en metros y LC se mide también en metros, el índice no tiene unidades.

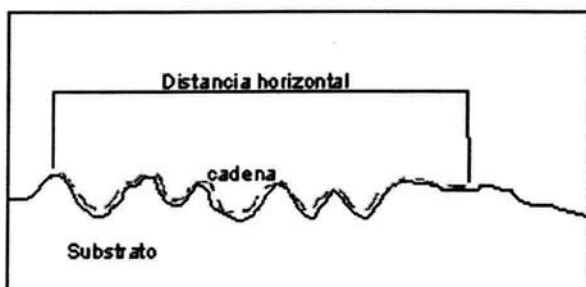


Figura 9. Estimar la rugosidad del sustrato: una cadena de largo conocido se acomoda siguiendo la rugosidad del sustrato, se mide la distancia horizontal sobre ella.

#### **d. Tamaño de muestra**

##### **Estimar el tamaño medio de las especies en cada sitio**

El tamaño de muestra necesario para obtener una idea de la variabilidad del tamaño medio de las colonias se estimó usando la siguiente fórmula (Zar, 1984) y los datos de tamaño de las colonias en la zona frontal (datos del laboratorio, no publicados):

$$n = (s^2 * t_{\alpha(2), (n-1)}^2 * F_{\beta(1), (n-1, \gamma)}) / (t_{\alpha(2), \gamma} * s)^2$$
 (con n: número de colonias necesario;  $s^2$ : varianza del tamaño de las colonias;  $\gamma$ : grados de libertad;  $1-\alpha$ : nivel de confianza y  $1-\beta$ : poder; t y F distribuciones teóricas).

Esta fórmula es iterativa y usa una estimación previa de la varianza del tamaño de las colonias. Los datos del laboratorio que se utilizaron en la fórmula provienen de ocho sitios repartidos a lo largo de la zona frontal (a 10 metros de profundidad) por lo que se espera un alta variabilidad y que la estimación sea conservadora. La tabla 1 muestra el número de colonias necesario para estimar la media del tamaño para cada especie.

Tabla 1. Número de colonias necesario para estimar el tamaño medio de las colonias en la zona frontal.

	Tamaño de muestra
<i>Siderastrea siderea</i>	60 colonias
<i>Diploria strigosa</i>	45 colonias
<i>Montastraea cavernosa</i>	130 colonias

### Número y largo de los transectos necesarios para alcanzar el tamaño de muestra

Los datos del laboratorio utilizados para estimar el tamaño de muestra fueron obtenidos por medio de 8 transectos de 10 metros de largo cada uno en 8 sitios de la zona frontal. Como sólo se contaba con 8 transectos, se tomaron dos veces cada uno y se hicieron ordenaciones al azar graficando la varianza acumulada del tamaño de las colonias al aumentar el número de transectos; cuando la varianza se estabiliza alrededor del 5% de la varianza total se considera que el número de transectos es suficiente (ver Kingsford y Battershill, 2000). En la figura 10 se observa que las curvas se estabilizan alrededor de los 10 transectos.

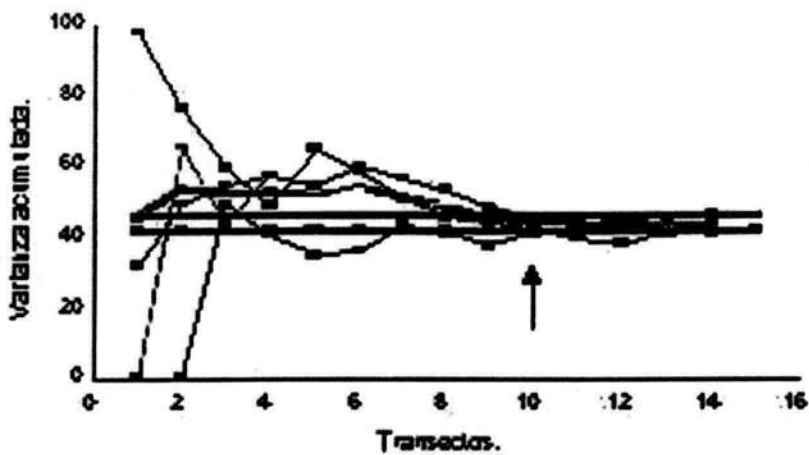


Figura 10. Número de transectos necesario, se usan datos de la especie *S. siderea* a 10 metros de profundidad en la zona frontal; las líneas gruesas representan el 5% alrededor de la varianza total de los tamaños, las curvas son diversas ordenaciones aleatorias de los datos; la flecha muestra el momento en que las variaciones se hacen pequeñas.

El largo de los transectos depende del número de colonias/m<sup>2</sup> pues mientras mayor sea esta densidad más pronto se alcanzará el tamaño de muestra estimado. Los datos del laboratorio muestran que existen diferencias entre las especies en el número de colonias presentes, la tabla 2 muestra el número de colonias en un área de 220 m<sup>2</sup> de la zona frontal. Esta área corresponde a 11 transectos de 20 m<sup>2</sup> cada uno.

Tabla 2. Número de colonias en un área de 220m<sup>2</sup> correspondiente a 11 transectos de 20 metros cuadrados cada uno.

	Número de colonias
<i>Siderastrea sidera</i>	433 (+/-9)
<i>Diploria strigosa</i>	66 (+/-3)
<i>Montastraea cavernosa</i>	74 (+/-3)

Comparando los datos de las tablas 1 y 2; vemos que con 11 transectos de 20 m<sup>2</sup> la especie *S. siderea* esta sobre muestreada; se alcanza un número aceptable de colonias de *D. strigosa* pero faltan colonias de *M. cavernosa* para poder estimar el tamaño medio. Tomando esto en consideración se decidió trabajar con 10 transectos de 40 m<sup>2</sup> por sitio, usando solamente 5 m<sup>2</sup> para la especie más abundante, *S. siderea* y los 40 m<sup>2</sup> para cada una de las otras dos especies, *D. strigosa* y *M. cavernosa*, ya que su abundancia es menor.

### **Categorías de tamaño**

Para ser capaz de hacer inferencias poblacionales a partir de las estructuras de tamaño busqué que las categorías de tamaño reflejen la forma en la que crecería una colonia teórica de cada especie cuya forma inicial es circular (Van Moorsel, 1988) y cuyos diámetros aumentan de manera lineal siguiendo las tasas de crecimiento reportadas en la literatura (Gladfelter, 1978; Highsmith, 1981; Hudson, 1981; Logan *et al*, 1994). De manera que el diámetro del círculo teórico aumenta en 0.75 +/- 0.19 cm/año para *S. siderea*; en 0.34 +/- 0.079 cm/año para *D. strigosa* y en 0.44 +/- 0.2 cm/año para *M. cavernosa* (medias +/- 1 D.E.). La figura 11 muestra la variabilidad teórica en el tamaño de una colonia de *S. siderea* que crece en el tiempo dentro del 99 % de variación teórica posible en su tasa de crecimiento según la información en la literatura.

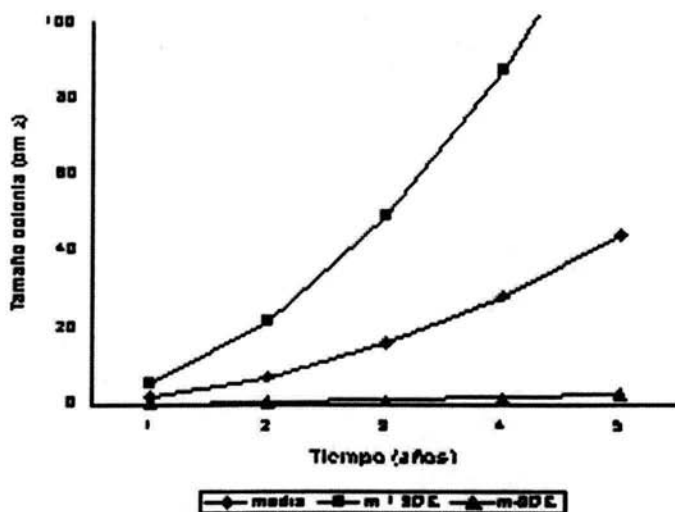


Figura 11. Gráfica que muestra la variabilidad teórica en el crecimiento de una colonia de *S. siderea* según la variabilidad en la tasa de crecimiento y asumiendo una forma circular.

La gráfica nos muestra que, con el paso del tiempo, la clase de tamaño debe aumentar su amplitud pues aumenta la variabilidad en los tamaños posibles para una colonia.

Tomando esto en cuenta la tabla 3 nos muestra el proceso de construcción de las categorías de tamaño para el caso de *S. siderea*, se procede de la misma forma para las otras especies.

Tabla 3. Construcción de las categorías de tamaño, ejemplo para el caso de *S. siderea* asumiendo una forma circular de las colonias.

<i>Siderastrea siderea</i>			
Año	Radio de la colonia (cm)	Tamaño (cm <sup>2</sup> )	Categoría de tamaño (cm <sup>2</sup> )
1	1.32	5.47	)0, 5.47(
2	2.46	19.01	(5.47, 19.01(
3	3.60	40.72	(19.01, 40.72(
4	4.74	70.58	(40.72, 70.58(
5	5.88	108.62	(70.58, 108.62(

### **Estimación del tamaño de las colonias**

La zona frontal del arrecife tiene una proporción importante del sustrato en apariencia libre o con una fina capa de sedimento y algas (observación personal) las colonias de escleractínios son pequeñas y el contacto directo otros corales y otros macro organismos son aparentemente raros. Dada esta situación considero que fenómenos como la fisión, fusión y fragmentación comunes en las colonias de escleractínios son aquí poco frecuentes y que, por ello, la forma de las colonias se conserva más o menos regular conforme crecen. La figura 12 muestra que no hay grandes diferencias entre el diámetro máximo y el diámetro mayor perpendicular al máximo de las colonias de *S. siderea*, *D. strigosa* y *M. cavernosa* en la zona frontal, reflejando sus formas regulares y la figura 13 son fotografías de unas colonias del sitio de estudio. En estas condiciones, una manera sencilla de estimar el tamaño de las colonias es obtener, por medio de una regla flexible (mínima escala de 1 mm) los diámetros máximos de la colonia y estimar el área proyectada asimilándola con el área de una forma geométrica regular (círculos, rectángulos, cuadrados o poligonales).

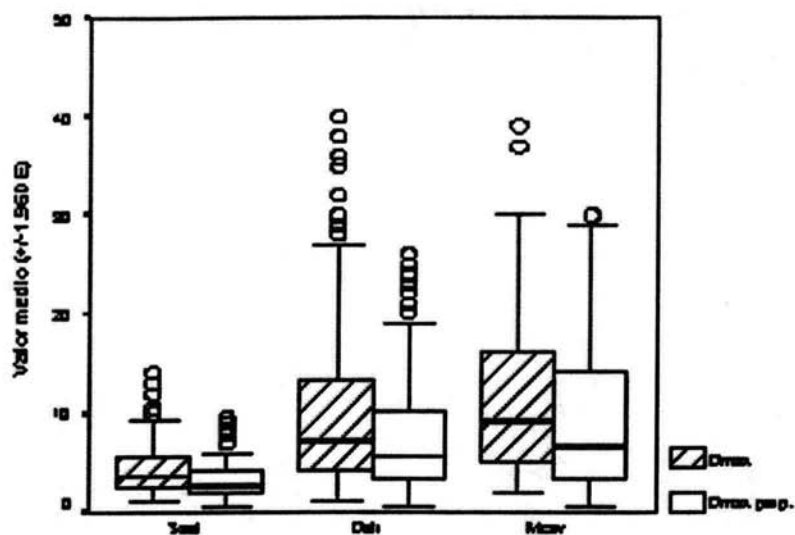


Figura 12. Diámetro máximo y diámetro máximo perpendicular de las colonias de *S. siderea* (Ssid), *D. strigosa* (Dstr) y *M. cavernosa* (Mcav), su similitud refleja sus formas regulares. Datos de la zona frontal a 10 metros de profundidad.

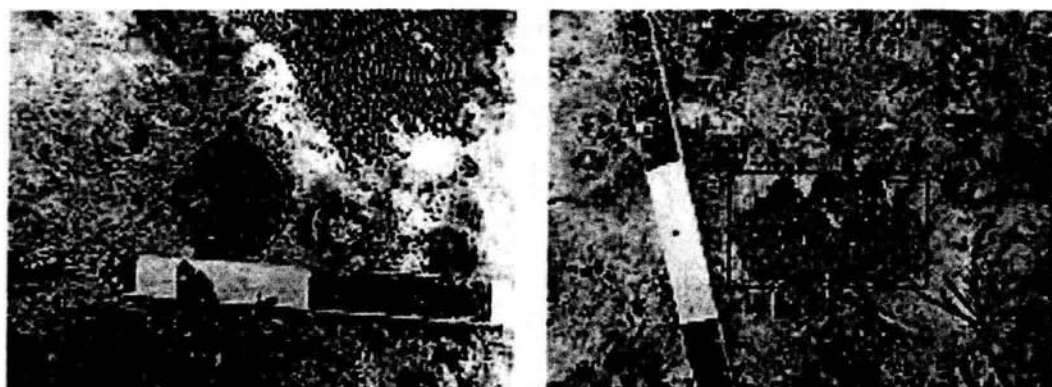


Figura 13. Fotografías de dos colonias en la zona frontal donde se aprecian sus formas regulares. Izquierda *D. strigosa*; derecha *M. cavernosa* (la barra blanca de la escala corresponde a 5 cm).

### **Estimación de la mortalidad parcial**

Se realizó una estimación semicuantitativa del porcentaje del corallum de cada colonia sin tejido. Para esto se dividió mentalmente en 4 cada colonia y en cada cuarto se estimó la proporción muerto/vivo; sumando cada cuarto para obtener un porcentaje total de mortalidad parcial por colonia. La mortalidad parcial (ver figura 14) es resultado de la acción de múltiples factores bióticos y abióticos que dañan la colonia causando la muerte de una parte de su tejido; si esta pérdida de tejido es grande o si las causas son constantes en el tiempo, pueden disminuir las probabilidades de supervivencia de las colonias o incluso causar una muerte total. Además su efecto es mayor mientras más pequeña sea la colonia pues el daño es, comparativamente a colonias más grandes, mayor.

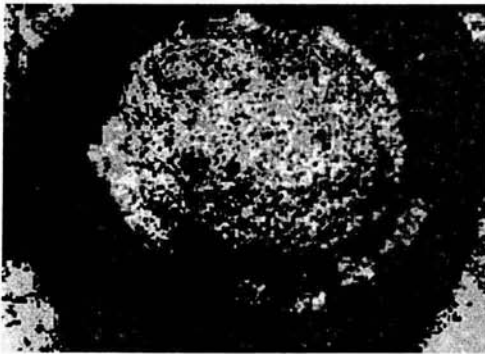


Figura 14. Un ejemplo de mortalidad parcial en una colonia de *Colpophyllia natans*; la parte oscura es tejido que rodea una zona blanca del corallum.



### Bioerosión de la base de las colonias

La bioerosión en zona de contacto entre la base de la colonia y el sustrato produce un hueco que se puede extender a toda la superficie de contacto entre la colonia y el sustrato. Este hueco es producto de la actividad física y/o química de una gran diversidad de organismos que habitan en la trama de carbonato de calcio ya sea en el sustrato o en la colonia misma. Para estimar esta pérdida de contacto (variable que denominó PCB) se introdujeron tarjetas flexibles y de área conocida bajo la base de cada colonia. Recorriendo toda la circunferencia se buscó que las tarjetas ocuparán todo el hueco producido por la bioerosión y sumando el área total de las tarjetas que fue posible introducir, se obtuvo una estimación del área sin contacto (ver figura 15).

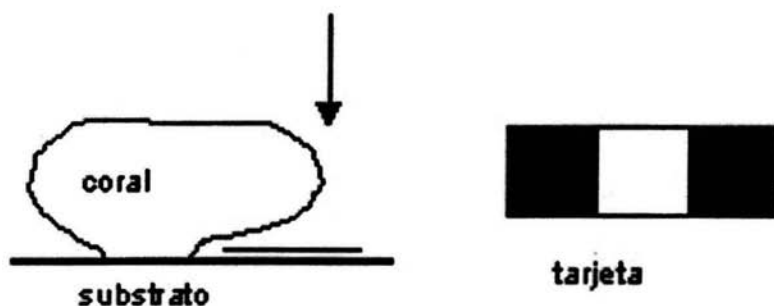


Figura 15. Una tarjeta de áreas conocidas (derecha) se introducía entre la base del coral y el sustrato, midiendo el área total que era posible introducir alrededor de la circunferencia entera del coral. La flecha muestra la posición del observador.

## Resultados

### a. Rugosidad del sustrato

La figura 16 muestra los valores del índice de rugosidad por transecto en el orden en que fueron registrados; las curvas que se obtienen no son un perfil topográfico pero muestran las diferencias de relieve entre los sitios. La figura 17 muestra el valor del índice medio por sitio. Los valores del índice medio de cada sitio son significativamente diferentes ( $t=10.3$ ;  $p<0.001$ ; Sokal, 1999) siendo menor el valor medio del índice del sitio de rugosidad baja.

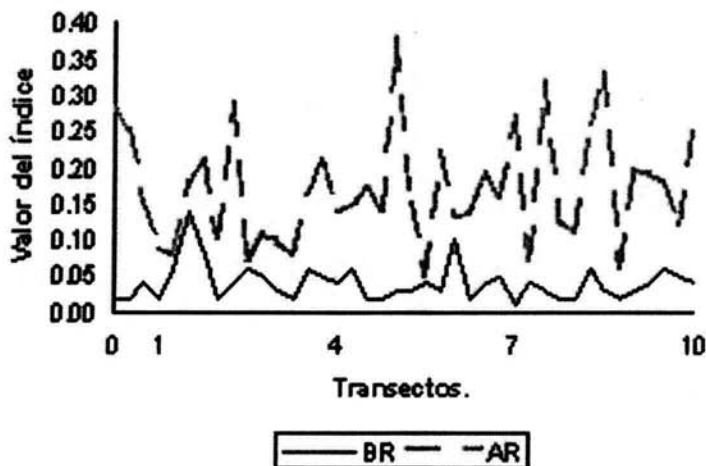


Figura 16. Gráficas que muestran los valores del índice de rugosidad por transecto, aunque no resulta un perfil topográfico, la forma de las curvas muestra las diferencias de relieve de cada sitio (BR = baja rugosidad, AR = alta rugosidad).

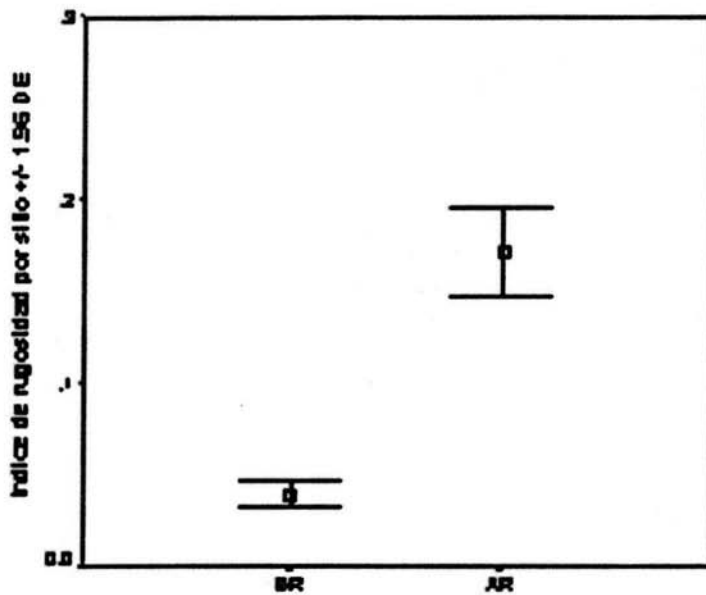


Figura 17. Valor medio del índice de rugosidad por sitio.  
BR= baja rugosidad, AR = alta rugosidad.

## b. Caracterización de las poblaciones

Se han observado diferencias significativas en la rugosidad del sustrato de cada sitio pero resta saber si las poblaciones difieren entre los sitios para cada una de las tres especies. La tabla 4 muestra los datos obtenidos en cuanto al número de colonias, el número de colonias por metro cuadrado y el tamaño medio de las colonias según la especie y el sitio.

Tabla 4. Poblaciones de escleractínios en baja rugosidad (BR) y en alta rugosidad (AR).

	Número de colonias		# de colonias/metro cuadrado (DE)	
	BR	AR	BR	AR
<i>Siderastrea siderea</i>	240	52*	4.8 (3.08)	1.04 (0.52)
<i>Diploria strigosa</i>	151	73	0.39 (0.14)	0.18 (0.08)
<i>Montastraea cavernosa</i>	73*	28*	0.19 (0.07)	0.07 (0.05)
			Tamaño medio de las colonias (cm <sup>2</sup> ) (DE)	
			BR	AR
<i>Siderastrea siderea</i>			15 (30)	161 (319)*
<i>Diploria strigosa</i>			29 (32)	426 (475)
<i>Montastraea cavernosa</i>			113 (192)*	515 (815)*

\*estos valores no cumplen con el tamaño de muestra necesario para estimar la media poblacional de tamaño, pero ver estimación *a posteriori*.

Los datos con un asterisco no alcanzan el tamaño de muestra necesario para estimar el tamaño medio de las colonias, sin embargo se hace un estudio *a posteriori* para corroborar la validez de estos datos y saber si es posible usarlos para pruebas de hipótesis. Las figura 18 (a y b) muestran el error estándar de la media contra el número de transectos. El error estándar de la media es la desviación estándar de la distribución muestral de la media y su valor depende del tamaño de muestra; en las gráficas de la figura 18 se observa como, cuando el tamaño de muestra es insuficiente el incrementar un poco el muestreo causa una disminución importante del valor del error estándar de la media; pero la curva se estabiliza y llega un momento en el que aumentar el tamaño de muestra no aporta nueva información, en ese momento el tamaño de muestra es suficiente (ver Kingsford, en Kingsford y Battershill ed, 2000). Para *S. siderea* y *D. strigosa* las curvas (figura 18) se estabilizan por lo que estos datos nos sirven para realizar pruebas de hipótesis; en el caso de *M. cavernosa* las curvas no se estabilizan, particularmente en el sitio de AR por lo que los datos serán usados para construir y contrastar estructuras de tamaño y ver tendencias en cuanto a valores medios.

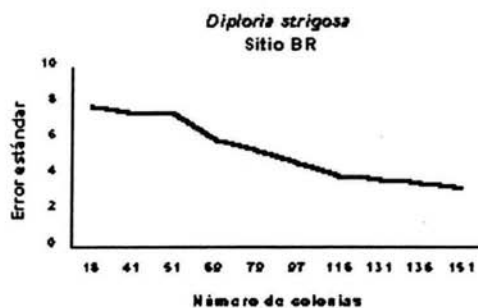
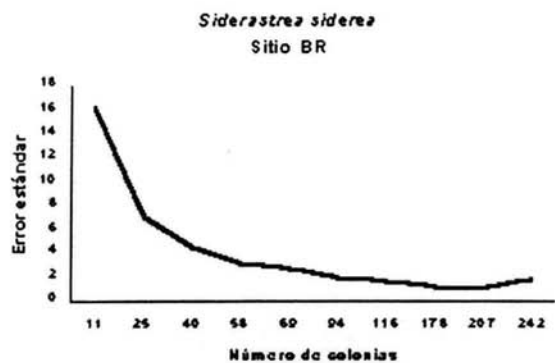


Figura 18a. Error estándar de la media de los datos de tamaño contra el número de transectos en el sitio de baja rugosidad (BR) para cada especie.

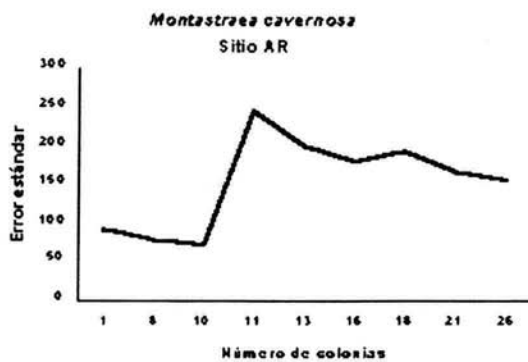
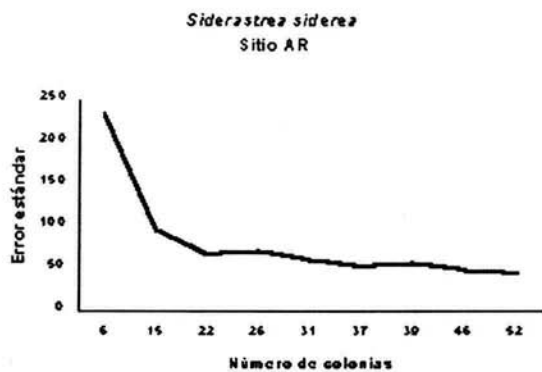


Figura 18b. Error estándar de la media de los datos de tamaño en el sitio de alta rugosidad (AR) para cada una de las especies.

### Número de colonias y tamaño medio de las especies por sitio

La tabla 4 muestra los resultados en número de colonias por metro cuadrado y en tamaño medio de las colonias por sitio, para saber si las diferencias son significativas se contrastan los valores con pruebas de t (Sokal, 1999). El número de colonias por metro cuadrado es significativamente diferente entre los sitios en los casos de *S. siderea* ( $t = 5.74, p < 0.001$ ) y de *D. strigosa* ( $t = 3.99, p = 0.001$ ). En el sitio de BR el número de colonias por metro cuadrado es mayor que en el sitio de AR para estas especies (ver figura 19), en el caso de *M. cavernosa* no se realiza una prueba de hipótesis por considerar que, dado bajo número de colonias encontradas, la potencia de la prueba es menor; pero se utilizan los datos para observar tendencias. La figura 19 muestra que la tendencia es similares a las de las otras dos especies, es decir que hay un menor número de colonias de *M. cavernosa* en el sitio de alta rugosidad.

El tamaño medio de las colonias es significativamente diferente entre los sitios de rugosidad distinta en los casos de *S. siderea* ( $t = -8.35, p < 0.001$ ) y *D. strigosa* ( $t = -15.6, p < 0.001$ ); siendo menor en el sitio de BR en comparación al sitio de AR (figura 20). En el caso de *M. cavernosa* la figura 17 muestra que la tendencias es similares a las de las otras dos especies.

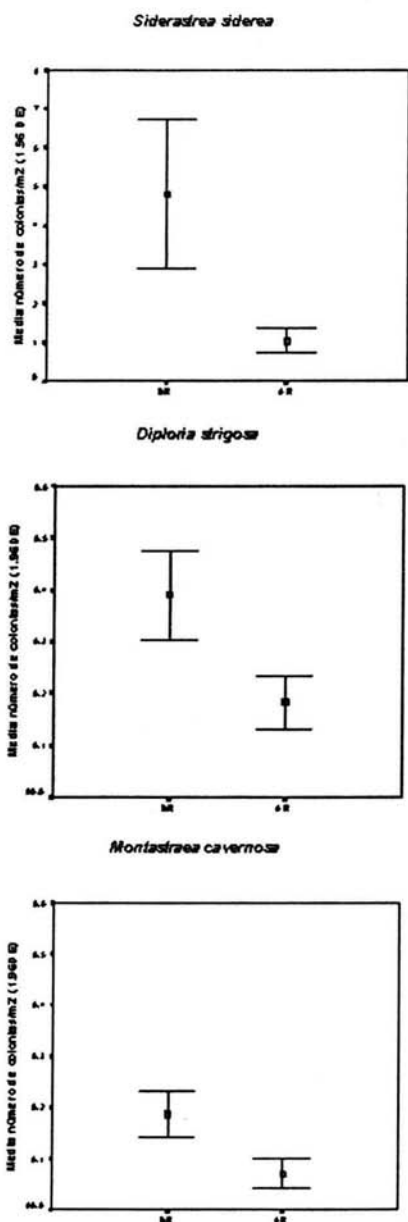


Figura 19. Valor medio del número de colonias por sitio para las tres especies (BR = baja rugosidad, AR = alta rugosidad). (*S. siderea* = Ssid, n=240 BR y 52 AR; *D. strigosa*= Dstr, n= 151 BR y 73 AR; *M. cavernosa* = Mcav, n= BR y 28 AR).



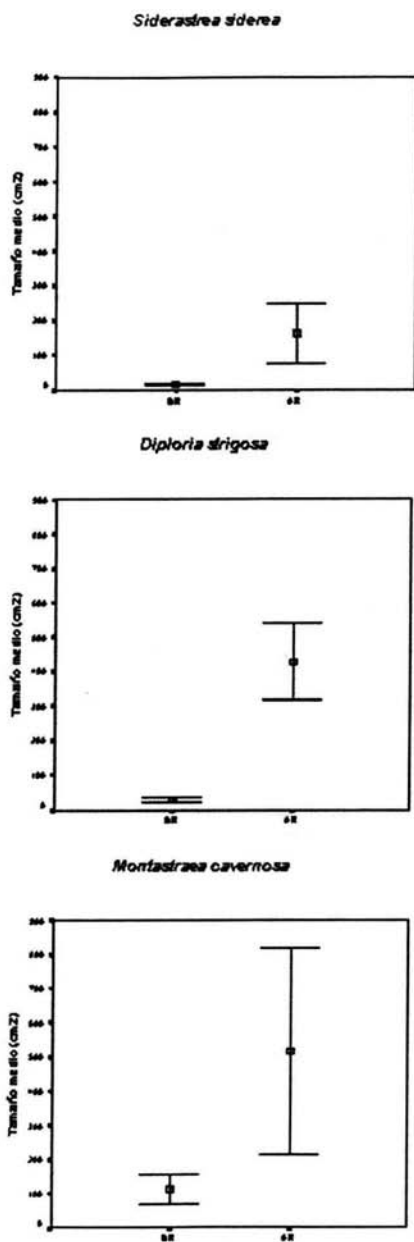


Figura 20. Valor medio del tamaño de las colonias por sitio (BR = baja rugosidad, AR = alta rugosidad). (*S. siderea* = Ssid, n = 240 BR y 52 AR; *D. strigosa* = Dstr, n = 151 BR y 73 AR; *M. cavernosa* = Mcav, n = 73 BR y 28 AR).

### Estructuras de tamaño

Las estructuras de tamaño son un reflejo de la dinámica poblacional de las especies en cada sitio (Hughes, 1984). En las figuras 21 (a, b y c) se observan las estructuras de tamaño de las poblaciones de cada sitio; en los tres casos las poblaciones del sitio de AR tienen más colonias en categorías de tamaño mayores que en las estructuras de BR, es decir que hay colonias probablemente de mayor edad en AR que en BR. Para saber si estas diferencias son significativas se realiza un análisis de tablas de contingencia comparando las estructuras de cada especie por sitio. Este análisis usa una Chi-cuadrada (Zar, 1984) usando a BR como esperado; se incluyen las tres especies pues esta prueba se basa en la proporción de colonias en cada clase de tamaño. La tabla 5 muestra los resultados.

#### Resultado 1:

Las diferencias entre sitios son significativas y podemos decir que a la par de diferencias en la rugosidad del sustrato hay diferencias en la dinámica poblacional de estas especies.

Tabla 5. Prueba de chi-cuadrada para contrastar las estructuras de tamaño.

Especies	chi-cuadrada*	GL	p	n
<i>Siderastrea siderea</i>	55.27	4	<0.001	292
<i>Diploria strigosa</i>	128.83	3	<0.001	224
<i>Montastraea cavernosa</i>	G de Fisher 29.64	1	<0.001	101

\* todos los casos cumplen con las restricciones de la prueba.

## *Siderastrea siderea*

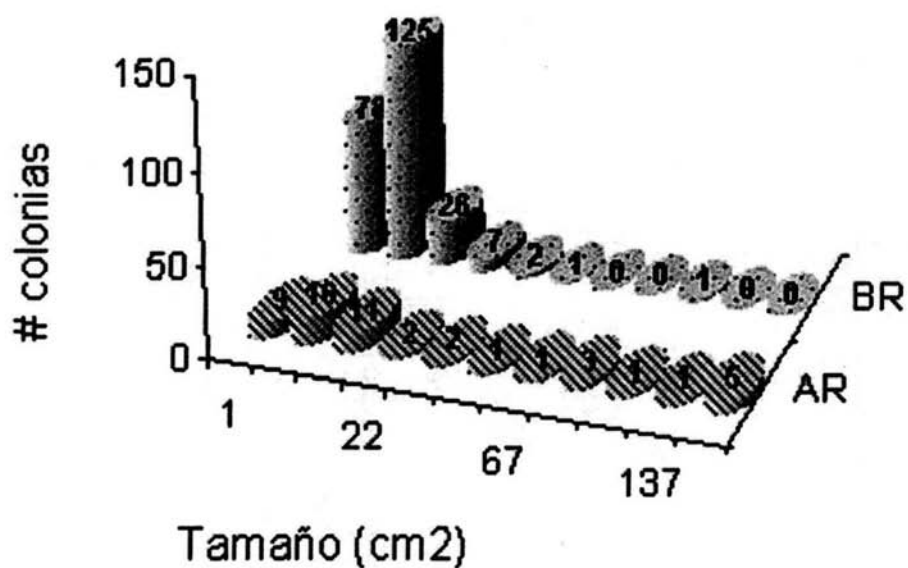


Figura 21a. Estructura de tamaños de la especie *Siderastrea siderea* en los sitios de alta rugosidad (AR) y baja rugosidad (BR). El tamaño de muestra es: en BR: 240 colonias y en AR: 52; el número de colonias por categoría se señala sobre las barras.

## *Diploria strigosa*

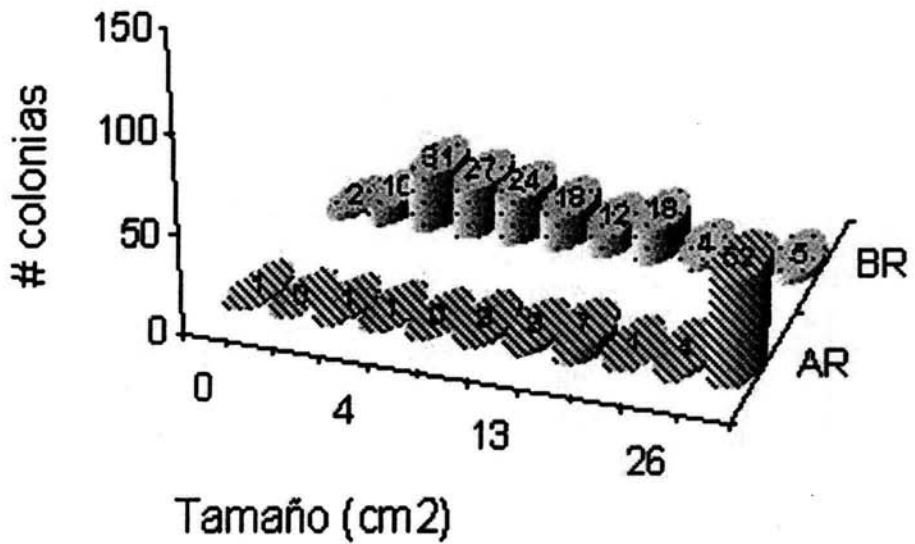


Figura 21b. Estructura de tamaños de la especie *Diploria strigosa* en los sitios de alta rugosidad (AR) y baja rugosidad (BR). El tamaño de muestra es: en BR: 151 colonias y en AR: 73; el número de colonias por categoría se señala sobre las barras.

## ***Montastraea cavernosa***

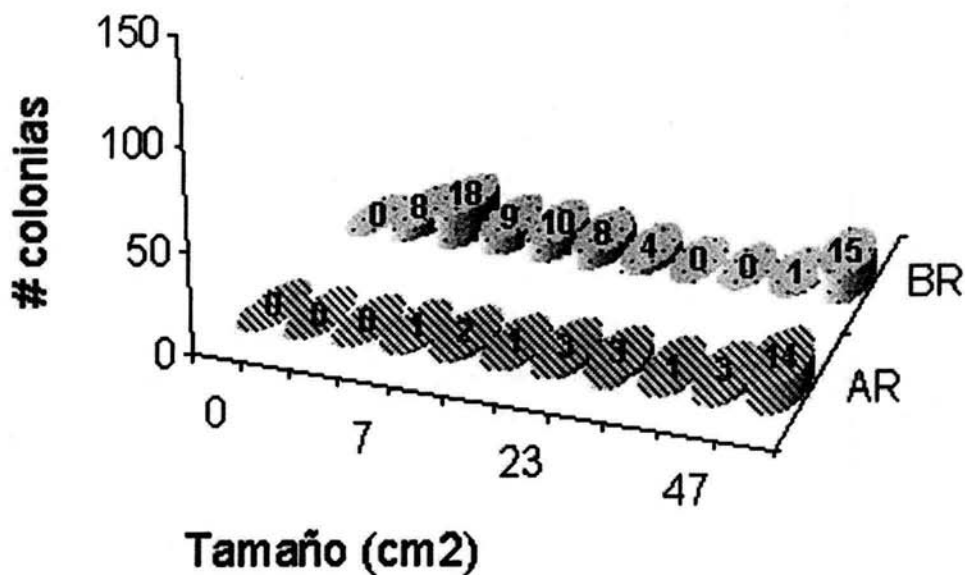


Figura 21 c. Estructura de tamaños de la especie *Montastraea cavernosa* en los sitios de alta rugosidad (AR) y baja rugosidad (BR). El tamaño de muestra es: en BR: 73 colonias y en AR: 28; el número de colonias por categoría se señala sobre las barras.

### c. Factores que pueden influir las dinámicas observadas

Una gran cantidad de factores pueden influir en la dinámica de los corales (Hughes, 1984; Fong y Glynn, 1998); a continuación se analiza el posible efecto de la mortalidad parcial y la bioerosión de la base de las colonias en las dinámicas observadas en cada sitio de rugosidad distinta.

#### **Mortalidad parcial y bioerosión de la base de las colonias**

La mortalidad parcial reduce la adecuación de las colonias ya que el recuperarse de una herida implica un gasto energético que puede incluso reducir la tasa de crecimiento, al mismo tiempo que aumenta la probabilidad de que la colonia muera por completo (Bak, 1983; Soong, 1993; Ginsburg *et al*, 2001). La bioerosión de la base de las colonias causa una pérdida de contacto (PCB) entre el sustrato y la base de la colonia. Este debilitamiento en la sujeción de la colonia al sustrato puede provocar su muerte al facilitar que la colonia se desprenda por efectos mecánicos (oleaje, corrientes, etc) y quede a merced del movimiento del agua que puede destruir el tejido al voltearla repetidas veces (Highsmith, 1981; Done, 1992, ver figura 22).

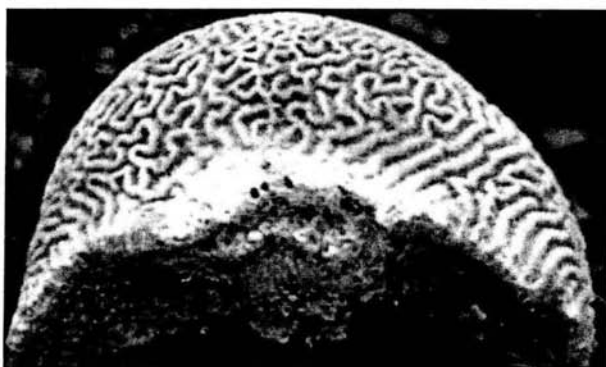


Figura 19. Colonia de *Diploria strigosa* de la zona frontal dónde se puede observar la fuerte bioerosión de la basa. La colonia fue encontrada desprendida en la zona de estudio.

La figura 23 muestra la proporción de colonias que presentan algún grado de mortalidad parcial y de pérdida de contacto basal.

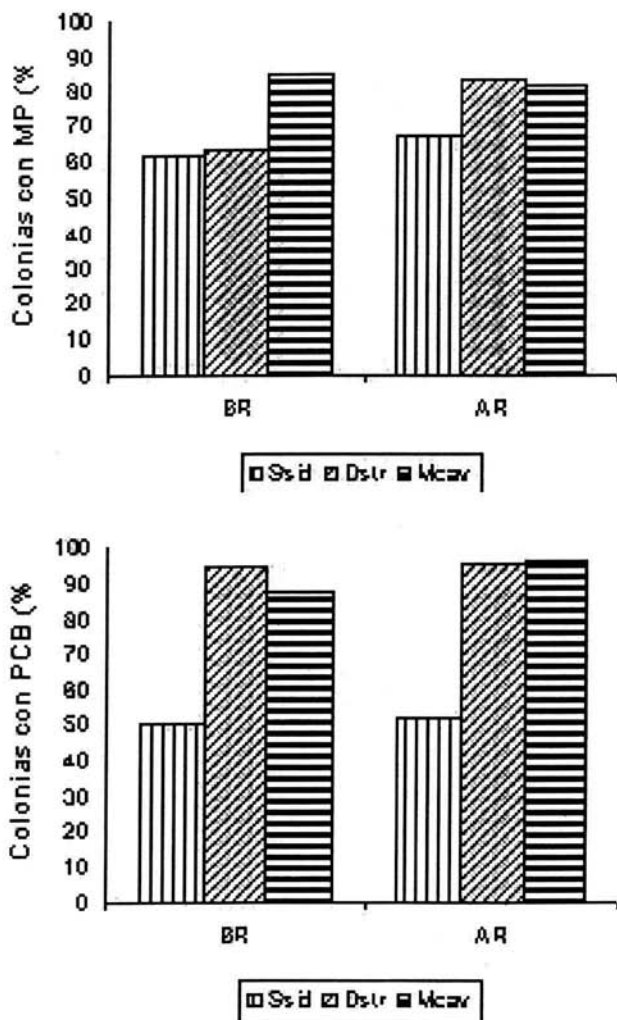


Figura 23. Proporción de colonias con mortalidad parcial (gráfica superior) y pérdida de contacto basal (gráfica inferior) de las 3 especies en baja rugosidad (BR) y alta rugosidad (AR) (*S. siderea* = Ssid, n = 240 BR y 52 AR; *D. strigosa* = Dstr, n = 151 BR y 73 AR; *M. cavernosa* = Mcav, n = 73 BR y 28 AR).

Al comparar las proporciones entre sitios con una prueba exacta de Fisher, vemos que en los casos de *S. siderea* y *M. cavernosa* no hay diferencias significativas en la proporción de colonias que presentan mortalidad parcial (en BR el 62% de las colonias de *S. siderea* presentan mortalidad parcial y en AR son el 67%,  $p = 0.53$ ; para *M. cavernosa* en BR el 84% de las colonias presentan mortalidad parcial y en AR son el 82%,  $p = 0.76$ ) mientras que para *D. strigosa* la prueba muestra diferencias significativas: en baja rugosidad el 63% de las colonias presentan mortalidad parcial mientras que en alta rugosidad es el 83% de las colonias de ese sitio ( $p < 0.01$ ). Se hace el mismo tipo de análisis en el caso de la pérdida de contacto basal, vemos que no hay diferencias en la proporción de colonias que presentan pérdida de contacto basal entre sitios para las tres especies (en baja rugosidad el 50% de las colonias de *S. siderea* presentan pérdida de contacto basal y en alta rugosidad son el 51%;  $p = 0.87$ ; para *D. strigosa* en baja rugosidad 94% y en alta 95%,  $p = 1.00$  por último para *M. cavernosa* en BR el 88% de las colonias presentan pérdida de contacto basal y en AR son el 97%  $p = 0.27$ ).

## **Resultado 2:**

La primer parte de análisis no muestra diferencias significativas en la proporción de colonias con mortalidad parcial y pérdida de contacto basal entre los sitios salvo el caso de *D. strigosa* que presenta una proporción significativamente mayor de colonias con mortalidad parcial en el sitio de AR.



Ahora nos interesan los valores medio del área muerta de la colonia y del área de la base que no esta en contacto con el sustrato; ambas variables relativas al tamaño de la colonia. Para saber si hay diferencias significativas construimos un índice que representa el porcentaje del tamaño de la colonia con mortalidad parcial y otro la pérdida de contacto basal relativos al tamaño colonial, de la siguiente manera:

**Índice Mortalidad Parcial** = Mortalidad Parcial (cm<sup>2</sup>)/ Tamaño de la colonia (cm<sup>2</sup>)

**Índice Pérdida de Contacto Basal** = Pérdida de Contacto Basal (cm<sup>2</sup>)/ Tamaño de la colonia (cm<sup>2</sup>). Los valores promedio de cada índice se comparan entre sitios (ver figura 24); encontrando los siguientes resultados:

Índice Mortalidad Parcial:

*S. siderea* hay diferencias significativas entre los sitios (t=-3.01; p=0.003) el índice es significativamente mayor en AR.

*D. strigosa* hay diferencias significativas entre los sitios (t=-3.27; p=0.001) el índice es significativamente mayor en AR.

*M. cavernosa* no se realiza la prueba de hipótesis por el bajo tamaño de muestra pero la gráfica muestra que los valores medios del índice son similares entre los sitios.

Índice Pérdida de Contacto Basal :

*S. siderea* no hay diferencias significativas entre los sitios (t=-0.3, p=0.76)

*D. strigosa* hay diferencias significativas entre los sitios (t= 2.9, p=0.004) el índice es significativamente mayor en el sitio de BR.

*M. cavernosa* no se realiza la prueba de hipótesis por el bajo tamaño de muestra pero la gráfica x muestra que los valores medios del índice son similares entre sitios.

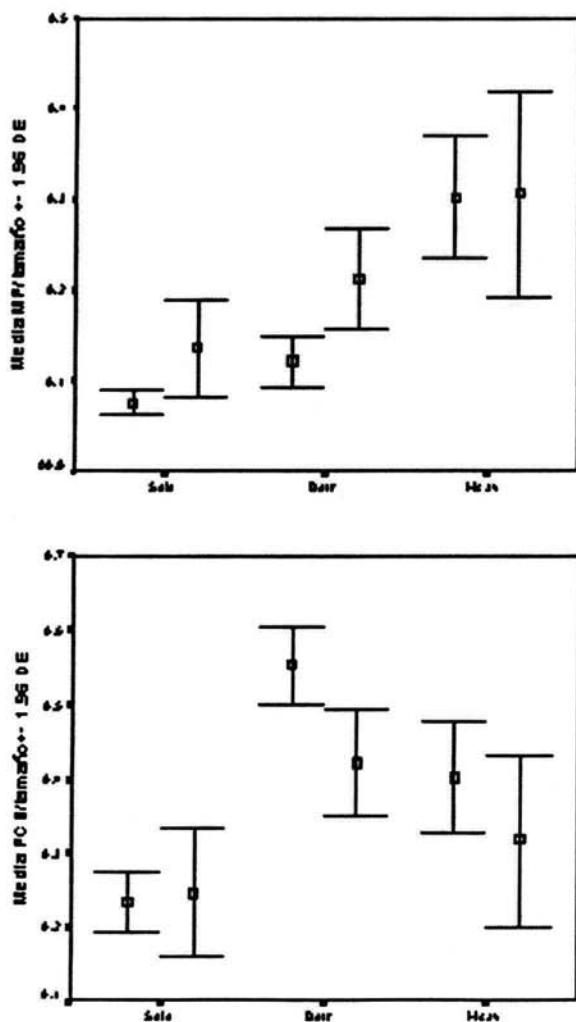


Figura 24. Comparación de medias de los índices Mortalidad Parcial/tamaño (gráfica superior) y Perdida de Contacto Basal/tamaño (gráfica inferior) según las especies y los sitios, a la izquierda baja rugosidad y a la derecha alta rugosidad (*S. siderea* = Ssid, n=240 BR y 52 AR; *D. strigosa*= Dstr, n= 151 BR y 73 AR; *M. cavernosa* = Mcav, n= 73 BR y 28 AR).

### Resultado 3:

En los casos de *S. siderea* y *D. strigosa* la mortalidad parcial es mayor en el sitio de AR, tendencia que no se aprecia en el caso de *M. cavernosa*. En el caso de la bioerosión de las bases de las colonias no hay diferencias significativas para el caso de *S. siderea*; *M. cavernosa* muestra una tendencia similar; para *D. strigosa* la bioerosión de las bases es mayor en la zona de BR.

Completando el análisis de estos datos nos preguntamos si la mortalidad parcial y la pérdida de contacto basal son procesos que aumentan con el tiempo de vida de cada colonia, si lo hacen a que tasa y si hay diferencias entre los sitios. No contamos con información de la edad de las colonias pero se hace una correlación de las variables con el tamaño de las colonias, considerando que el tamaño está relacionado con la edad de manera que mientras mayor sea una colonia mayor es su probabilidad de tener una edad más avanzada que una colonia de menor tamaño. Se trabaja únicamente con las dos especies que tienen el mayor tamaño de muestra en ambos sitios: *S. siderea* y *D. strigosa*.

La tabla 6 muestra las correlaciones entre mortalidad parcial y tamaño de las colonias y entre pérdida de contacto basal y tamaño de las colonias para cada especie según el sitio.

Tabla 6. Se muestran las correlaciones entre Mortalidad Parcial y tamaño; y Perdida de Contacto Basal y tamaño.  $r^2$  es el coeficiente de correlación; beta es la pendiente.

		Mortalidad Parcial				
		n	$r^2$	p (F)	Beta	p (t)
<i>Siderastrea siderea</i>	BR	232	0.60	<0.001	0.25	<0.001
	AR	46	0.67	<0.001	0.43	<0.001
<i>Diploria strigosa</i>	BR	145	0.6	<0.001	0.34	<0.001
	AR	65	0.81	<0.001	0.58	<0.001
		Perdida de Contacto Basal				
		n	$r^2$	p (F)	Beta	p (t)
<i>Siderastrea siderea</i>	BR	232	0.56	<0.001	0.41	<0.001
	AR	46	0.6	<0.001	0.51	<0.001
<i>Diploria strigosa</i>	BR	145	0.93	<0.001	0.76	<0.001
	AR	65	0.93	<0.001	0.76	<0.001

En la tabla 7 se comparan las pendientes de los modelos de correlación entre sitios y especies.

Tabla 7. Comparación de las pendientes.

		Mortalidad Parcial			
		n	Beta	t	p
<i>Siderastrea siderea</i>	BR	232	0.25	-3.4	<0.01
	AR	46	0.43		
<i>Diploria strigosa</i>	BR	145	0.34	-6.08	<0.001
	AR	65	0.58		
		Perdida de Contacto Basal			
		n	Beta	t	p
<i>Siderastrea siderea</i>	BR	232	0.41	-1.19	0.236
	AR	46	0.51		
<i>Diploria strigosa</i>	BR	145	0.76	-0.52	0.6
	AR	65	0.76		

A continuación se describen estos resultados:

#### **Resultado 4:**

##### Mortalidad parcial:

En el caso de *S. siderea* las correlaciones entre la variable mortalidad parcial y el tamaño de las colonias explican en BR el 60% de la variación observada y en AR el 67% de esta variación (tabla 6). Estas correlaciones son significativas pero bajas, la mortalidad parcial aumenta a grandes rasgos con el tiempo pero hay factores independientes al tamaño/tiempo que intervienen en determinar la mortalidad parcial. Las pendientes de las correlaciones entre los sitios son significativamente diferentes (ver tabla 7) siendo mayor la pendiente en el sitio de AR. Esto nos sugiere una mayor tasa de mortalidad parcial en ese sitio.

En el caso de *D. strigosa* las correlaciones entre las variables explican en BR el 60% de la variación y en AR el 81% (tabla 6). En el sitio de BR la conclusión es muy similar al de la otra especie; , la mortalidad parcial aumenta a grandes rasgos con el tiempo pero hay factores independientes al tamaño/tiempo que intervienen en determinar la mortalidad parcial. Las pendientes son significativamente diferentes siendo mayor la pendiente en el sitio de AR (tabla 7), lo que nos sugiere que las colonias sufren mortalidad parcial a una tasa mayor en AR que en BR.

### Pérdida de Contacto Basal:

En el caso de *S. siderea* las correlaciones entre las variables explican en BR el 56% de la variabilidad y el 60% en AR (tabla 6). Como en el caso de la mortalidad parcial la relación entre las variables existe pero es pobre así que es muy probable que otros factores intervengan de manera independiente al tamaño/tiempo. Las diferencias entre las pendientes de las correlaciones no son significativas (tabla 7) a pesar de que la pendiente parecería ser mayor en AR que en BR.

En el caso de *D. strigosa* las correlaciones entre las variables explican en BR y en AR el 93% de la variación observada (tabla 6). Esta correlación es significativa y robusta no parece haber otros factores que intervengan de manera importante en determinar la bioerosión de las bases de las colonias además del tamaño/tiempo. Las diferencias entre las pendientes de las correlaciones no son significativas (tabla 7).

## Discusión

Los resultados muestran diferencias significativas en el número de colonias y en el tamaño medio de *Siderastrea siderea* y *Diploria strigosa* con la misma tendencia en el caso de *Montastraea cavernosa*. En el mismo sentido, las estructuras de tamaño de las tres especies son significativamente diferentes entre los sitios de alto y bajo relieve. La concordancia de estos patrones permite afirmar que los ambientes en AR y BR son percibidos como diferentes por los corales y tienen efectos distintos sobre sus poblaciones. Más aún cuando las diferencias de rugosidad entre los dos hábitats muestreados son significativas en términos del indicador empleado (índice de rugosidad). Ahora, en el supuesto de que colonias de mayor tamaño son probablemente de mayor edad que colonias más chicas, las poblaciones en BR estarían conformadas mayormente por colonias jóvenes mientras que las de AR están conformadas tanto por colonias jóvenes como colonias de mayor edad. Juntando los datos del número de colonias por categoría de tamaño en los sitios de BR y AR se observan estructuras de tipo bimodal (figura 22) que confirman la identidad de dos grupos de datos diferentes, asociados al tipo de hábitat del que provienen. Considerando que un reclutamiento limitado no parece ser la causa de la escasez de colonias grandes, esta abundancia de colonias pequeñas en BR y la presencia de colonias de mayor tamaño en AR, sugieren que la mortalidad juvenil es muy elevada en BR, ya que de otra forma habría colonias grandes.

## Estructuras ambos sitios

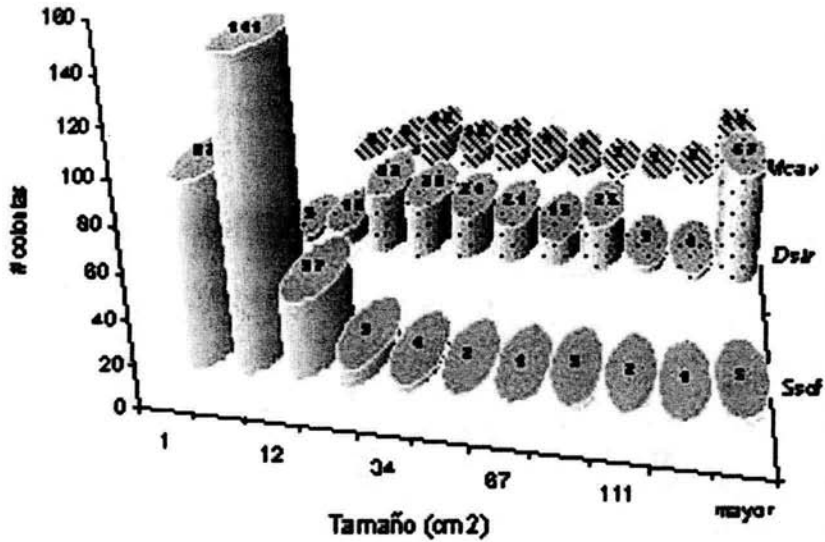


Figura 25. Estructuras ambos sitios. Estas estructuras se obtienen de juntar los datos del número de colonias por categoría de tamaño de las tres especies (*S. siderea* = Ssid, n=240 BR y 52 AR; *D. strigosa*= Dstr, n= 151 BR y 73 AR; *M. cavernosa* = Mcav, n= 73 BR y 28 AR).

Para evaluar que tan factible es el planteamiento anterior, se simuló la posible dinámica poblacional de estos corales construyendo matrices de transición para *S. siderea* y *D. strigosa*, por su mayor tamaño de muestra (ver Caswell, 1989).



La tabla 8 muestra las matrices obtenidas para *S. siderea* y *D. strigosa* en cada sitio.

Tabla 8. Matrices de transición para dos especies de escleractinios en cada sitio de estudio.

		Baja rugosidad				
		I	II	III	IV	V
<i>Siderastrea siderea</i>	I	0	0	0	0	0
	II	1	0.6	0	0	0
	III	0	0.33	0	0	0
	IV	0	0	0.27	0	0
	V	0	0	0	0.57	0
<i>Diploria strigosa</i>	I	0	0	0	0	-
	II	0.1	0	0	0	-
	III	0	1	0.5	0	-
	IV	0	0	0.5	0	-

		Alta rugosidad				
		I	II	III	IV	V
<i>Siderastrea siderea</i>	I	0	0	0	0	0
	II	1	0.77	0	0	0
	III	0	0.68	0	0	0
	IV	0	0	0.18	0	0
	V	0	0	0	7*	0
<i>Diploria strigosa</i>	I	0	0	0	0	-
	II	0.5	0	0	0	-
	III	0	1	1.33*	0	-
	IV	0	0	8.14*	0	-

\* Las tasas de transición mayores a uno son resultado de un incremento en el número de colonias de un intervalo de tamaños al siguiente, dos de los casos resultan a causa de haber colapsado juntas todas las categorías de tamaño mayores (*S. siderea* 7 y *D. strigosa* 8.14 en alta rugosidad). En el caso de *D. strigosa* el valor de estancamiento de 1.33 puede ser reflejo de que el número de colonias que sufren estancamiento es mayor al número de colonias que se pierden por mortalidad.

En términos de estas matrices el número de colonias en la casilla de la primer columna y primer fila son colonias reclutadas anualmente a la población y que irán pasando a las siguientes categorías, dependiendo de la tasas de transición y estancamiento en cada categoría. Para validar las matrices obtenidas se verificó que fueran auto consistentes; para lo que se corre una simulación usando el mismo número de colonias reclutadas que se encontraron de manera empírica, esperando obtener una estructura muy similar a la

empírica. Las estructuras simuladas de esta manera se compararon con las estructuras empíricas (simulaciones S1 en las tablas 9 y 10) y no se encontraron diferencias significativas (Chi-cuadrada: *S. siderea* BR:  $p=0.21$ ; AR:  $p=0.45$  y *D. strigosa* BR:  $p=0.23$ ; AR:  $p=0.73$ ).

Tabla 9. Simulaciones *S. siderea* BR corresponde a las estructuras reales.

<b><i>Siderastrea siderea</i></b>		<b>Simulaciones</b>				
<b>Categorías</b>	<b>BR</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>S4</b>	<b>S5</b>
<b>I</b>	78	78	78	78	10	10
<b>II</b>	125	170	78	170	22	22
<b>III</b>	26	50	26	127	6	16
<b>IV</b>	7	11	7	80	1	10
<b>V</b>	4	4	4	50	1	6
<b>Categorías</b>	<b>AR</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>S4</b>	<b>S5</b>
<b>I</b>	9	9	9	9	4	4
<b>II</b>	16	25	9	25	11	11
<b>III</b>	11	14	6	21	6	9
<b>IV</b>	2	2	1	9	1	5
<b>V</b>	14	8	8	39	3	20

S1. simulación con valores empíricos. S2. simulación sin estancamiento. S3. simulación con tasas de transición mayores a las encontradas. S4. simulación con reclutamiento inferior al empírico. S5. simulación con reclutamiento inferior al empírico y tasas de transición mayores.

Tabla 10. Simulaciones *D. strigosa* BR corresponde a las estructuras reales.

<b>Diploria strigosa</b>		<b>Simulaciones</b>				
<b>Categorías</b>	<b>BR</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>S4</b>	<b>S5</b>
<b>I</b>	112	112	112	112	10	10
<b>II</b>	12	11	11	67	1	6
<b>III</b>	18	20	11	118	2	10
<b>IV</b>	19	8	6	101	1	9
<b>Categorías</b>	<b>AR</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>S4</b>	<b>S5</b>
<b>I</b>	6	6	6	6	3	3
<b>II</b>	3	3	3	6	1	3
<b>III</b>	7	12	3	25	6	12
<b>IV</b>	57	57	24	119	28	60

S1. simulación con valores empíricos. S2. simulación sin estancamiento. S3. simulación con tasas de transición mayores a las encontradas. S4. simulación con reclutamiento inferior al empírico. S5. simulación con reclutamiento inferior al empírico y tasas de transición mayores.

Esto significa que las matrices estimadas corresponden bien a las observaciones y nos permiten, haciendo cambios en ciertos parámetros, simular que es lo que pasaría si las cosas fueran diferentes (ver tablas 9 y 10):

Las simulaciones S2 son iguales a S1 pero sin considerar el estancamiento; el resultado es un menor número de colonias en las categorías chicas en ambos sitios, lo que resalta la importancia del posible papel que juega el estancamiento en las poblaciones observadas. En las simulaciones S3 se aumentó el valor de las tasas de transición en ambos sitios; esto tiene un fuerte efecto en el número de colonias grandes que se pueden encontrar en ambos sitios, es decir que una mayor supervivencia implicaría una presencia importante de colonias grandes.

Las simulaciones S4 reducen el número de reclutas; resultando en un menor número de colonias en todas las categorías, en ambos sitios; aunque, sin embargo, en alta rugosidad

al haber una mayor supervivencia, siguen acumulándose en las categorías mayores, un importante número de colonias.

Las simulaciones S5 reducen el número de reclutas y aumentan las tasas de transición; el resultado es un mayor número de colonias que en la simulación S4, acumulándose un número importante en la última categoría de los sitios AR.

Estas simulaciones sugieren que uno de los factores que parece determinar en mayor medida la dinámica es la mortalidad de las colonias, pues mayores valores en las tasas de transición (i.e. mayor supervivencia) implican un mayor número de colonias grandes que se van acumulando, independientemente del número de reclutas, que podría ser relativamente bajo. Hay que señalar la importancia del papel del estancamiento (colonias que no pasan de una categoría a otra mayor durante un periodo) en aumentar el número de colonias chicas. Estas colonias, en un periodo subsecuente, podrán pasar a la categoría siguiente, morir o mantenerse en la misma categoría y esto podría explicar la relativa alta abundancia de colonias chicas en BR.

A través de estos resultados, se confirma una mayor severidad del ambiente en BR causante de mortalidad colonial (Jordán-Dahlgren, 1989a) y, de ser cierta la correlación menor rugosidad => mayor severidad del ambiente, podemos acotar las posibles causas de mortalidad al suponer que su acción y/o intensidad estén de alguna manera modulados por la rugosidad. Bajo ese esquema nos interesan los factores que pueden causar un incremento en la mortalidad parcial y total de juveniles en baja rugosidad, analizando en este trabajo el efecto del oleaje (directamente y en relación al movimiento de sedimento libre que podría causar pérdida de tejido al cubrirlas o pasar sobre ellas); el grado de bioerosión del disco basal que puede contribuir a tasas más elevadas de mortalidad

colonial, y la mortalidad parcial que puede resultar en mortalidad colonial siendo al mismo tiempo un indicador que refleja el efecto de un conjunto de factores que pueden contribuir a la mortalidad colonial, como se discute a continuación.

La rugosidad podría causar diferencias en la implantación de larvas y teóricamente se esperaría un menor reclutamiento en BR (Carleton y Sammarco, 1987) y también la tasa de depredación podría ser mayor en BR (ver Miller *et al*, 2000); esto dado que una mayor complejidad del sustrato crea una mayor diversidad en los espacios y refugios físicos lo que puede favorecer tanto el reclutamiento como la supervivencia de colonias chicas que están protegidas del efecto de factores físicos y biológicos (ejemplo: se dificulta el arrastre de sedimento por el fondo y la detección visual de una colonia por un depredador potencial).

### **Oleaje y movimiento del sedimento libre**

Basándose en resultados obtenidos con trampas de sedimento que mostraron una mayor sedimentación en zonas de BR que en zonas de mayor relieve, Jordán-Dahlgren, 1989a propone que la dinámica del sedimento libre podría ser una de las principales causas de severidad ambiental en la zona frontal y explicar, parcialmente, la situación que se observa. Si bien, un sitio con baja rugosidad de fondo tiene poca capacidad de moderar el efecto del oleaje (y procesos asociados) y en principio se esperaría que sus efectos fueran más intensos (Brown *et al*, 1989), no se tiene establecida una relación entre el nivel de oleaje en la zona y el transporte/resuspensión potencial del sedimento acumulado. Para conocer si esta relación es factible se construye un modelo teórico basado en datos de velocidad del viento de la estación meteorológica de la Unidad Académica de Puerto

Morelos (Rentería F. datos no publicados), porque las principales causas del movimiento de sedimento libre son las corrientes y el oleaje producidos por los vientos, que pueden transportar una partícula de sedimento por saltos o arrastrándose sobre el fondo (ver figura 26).

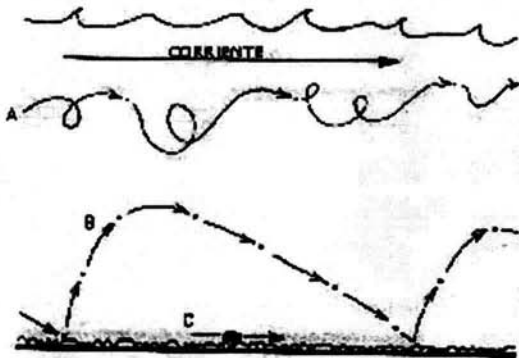


Figura 26. El sedimento se transporta A: en suspensión, B: por saltos y C: arrastrándose. Gráfica tomada de Selley, 1988.

En Puerto Morelos los vientos dominantes son los Alisios y los Nortes (Merino y Otero, 1991). La constancia y el área sobre la que estos vientos soplan hacen que lleguen olas a la zona frontal con longitudes de onda promedio de 21 metros (Merino y Otero, 1991). Suponiendo que el oleaje alcanza una velocidad similar a la del viento que lo produce (Brown. *et al*, 1989) el oleaje cotidiano en la zona frontal puede producir un efecto de

vaivén dependiente de la profundidad (figura 27).

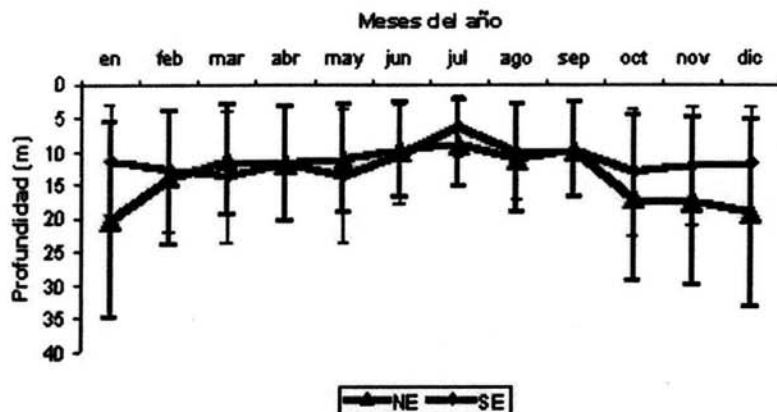


Figura 27. Efecto de vaivén producido por los vientos dominantes noreste (NE) y sureste (SE).

De acuerdo con ese gráfico de 0 a 5 metros el vaivén es casi constante durante todo el año; de 5 a 15 metros el efecto de vaivén es más variable a lo largo del año, aunque aún es un fenómeno importante; a mayor profundidad este movimiento es poco probable.

Los sitios de muestreo se encuentran a una profundidad entre 8 y 10 metros dónde el movimiento en vaivén puede ser común, pero el transporte de sedimento depende tanto de propiedades del oleaje como del sedimento mismo (Brown, *et al*, 1989). La figura 28 muestra la relación entre la velocidad de la corriente y el tamaño y cohesión del grano, factores que determinan si hay transporte, resuspensión o erosión. Suponiendo un tamaño medio de grano de 2 mm (Blanchon, 2002, comunicación personal); una velocidad orbital media de 0.2m/s (estimada a partir de los datos de viento) y granos poco cohesivos, la figura 28 sitúa las áreas de muestreo en una zona entre transporte y erosión.

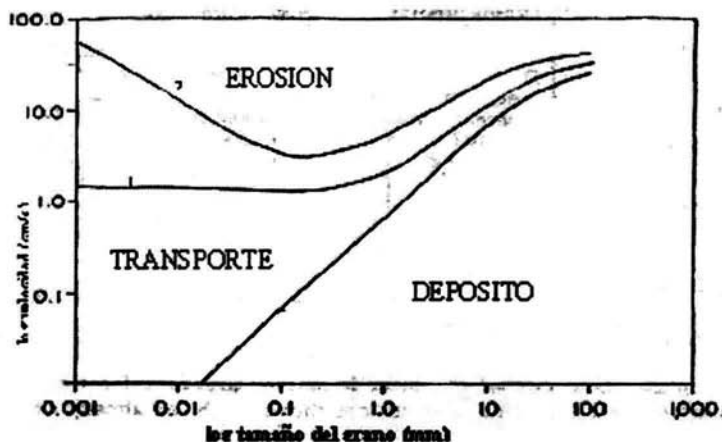


Figura 28. Se muestra la relación entre la velocidad de la corriente y el tamaño del grano que determinan el movimiento o depósito de este. La línea marcada 1 es para granos muy cohesivos, la 2 para granos no cohesivos. Tomada de Selley, 1988.

Un modelo de la velocidad orbital en la zona frontal y de la velocidad umbral necesaria para mover sedimento (figura 29), muestra que el valor medio de la velocidad orbital del oleaje es inferior al valor del umbral, pero la variación de estos valores hace que la posibilidad de movimiento de sedimento exista durante todo el año.

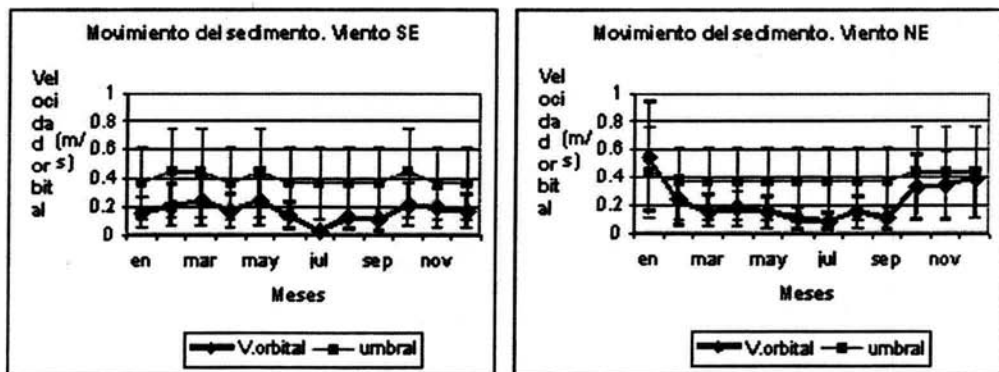


Figura 29. Velocidad orbital estimada a partir de los datos y umbral necesario para mover el sedimento, estimaciones para 10 metros de profundidad, considerando un tamaño de grano de 2mm y una densidad similar a la del cuarzo.



Este modelo está basado en datos de viento cotidiano y por lo tanto, no considera el efecto de los vientos fuertes de tormentas y huracanes, que son capaces de cambiar la estructura de una comunidad coralina (Harmelin-Vivien, 1994). En este escenario un fondo poco rugoso facilita estos movimientos y el sedimento libre puede tener un efecto más severo sobre las colonias, que en áreas con mayor relieve, por la mayor probabilidad de ahogar a las colonias pequeñas cubriéndolas de sedimento y/o por la abrasión del tejido por el sedimento en movimiento (Hubbard y Pockock, 1972; Aller and Dodge, 1974; Loya, 1976; Charunchinda y Hylleberg, 1984; Sheppard, 1982; Babcock, 1991). La dominancia de *S. siderea*, *D. strigosa* y *M. Cavernosa* en la zona de estudio, especies que tienen una alta capacidad para eliminar sedimentos libres del corallum (Hubbard y Pockock, 1972; Loya, 1976), y la práctica ausencia de otras especies que normalmente son abundantes a ese mismo intervalo de profundidad en la zona frontal (como especies del complejo *Montastraea annularis*), es evidencia a favor de esta idea.

**Conclusión parcial 1:** Como la energía del oleaje es lo suficientemente elevada para mantener al sedimento libre en movimiento, se esperaría un efecto sobre los corales más intenso en los sitios de BR, pudiendo reflejarse en una mortalidad parcial mayor de las colonias chicas y en una inhibición del reclutamiento.

## **Mortalidad parcial y total de juveniles**

Para conocer si el ambiente de cada sitio es diferente en términos de la mortalidad parcial de las colonias, se calculó la proporción de colonias que presentan mortalidad parcial en cada sitio; con esos datos se construyó un índice que refleja la cantidad de tejido perdido con respecto al tamaño de las colonias y finalmente se correlacionó el tamaño de las colonias con la mortalidad parcial correspondiente, para cada uno de los dos sitios. Una mayor proporción de colonias con mortalidad parcial, un mayor índice de mortalidad parcial y una correlación significativa y de mayor pendiente serían evidencia importante del efecto del sitio en determinar la mortalidad parcial de las colonias. Para facilitar la interpretación de estos resultados se califica a las especies en función de los tres indicadores, arriba indicados: si la proporción de colonias con mortalidad parcial es significativamente diferente y mayor en AR la especie obtiene +1 puntos, si es mayor en BR obtiene -1 puntos; si no es diferente obtiene 0 puntos. De manera análoga se califica con el índice de mortalidad parcial y con las correlaciones de manera que una calificación de +3 implica fuerte evidencia a favor de un posible efecto en AR de más intensidad que en BR; una calificación de -3 un posible efecto en BR de mayor intensidad que en AR y una calificación de 0 implica que no hay un efecto visible del sitio; un número intermedio debe ser interpretado. Los resultados muestran (Figura 30) para *S. siderea* y *D. strigosa* un posible efecto del sitio en la mortalidad parcial de las colonias, siendo mayor la mortalidad parcial en el sitio de AR (mayor valor del índice y de la pendiente de las correlaciones en ambos casos). En el caso de *M. cavernosa* no se aprecia la misma tendencia pero esto puede deberse al bajo tamaño de muestra (recordando que para esta especie no se realizaron correlaciones).

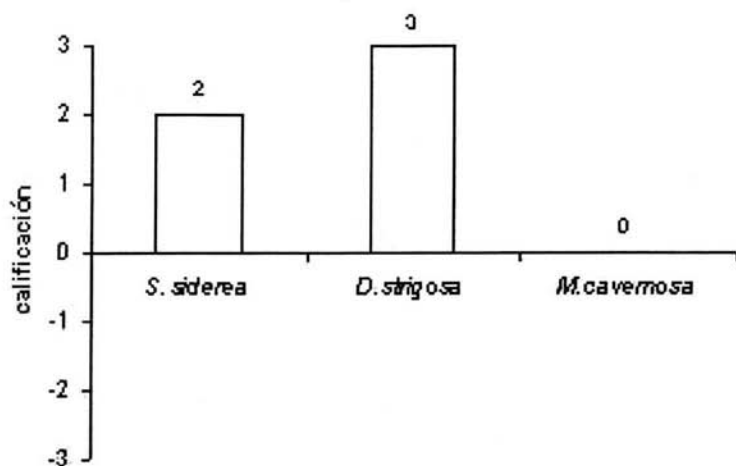


Figura 30. Gráfica que muestra el posible efecto del sitio en determinar la mortalidad parcial; una calificación positiva apunta a un efecto en AR, una negativa a un efecto en BR.

Esto es aparentemente contrario a lo que se esperaría, si en este contexto, la severidad ambiental estuviera determinada por el mayor potencial de movimiento del sedimento libre en BR. En el mismo sentido se esperaría un menor número de juveniles en BR que en AR, pues tendrían una mayor probabilidad de morir a causa del movimiento del sedimento, además de que podría darse una inhibición del reclutamiento porque el sedimento libre cubriría parte del fondo duro. Para tratar de corroborar esto, siguiendo la definición de juveniles de Bak y Engel (1979), que serían colonias con un diámetro igual o menor a 4cm y con su tejido intacto; se obtiene que para las tres especies hay un mayor número de juveniles en BR que en AR (tabla 11).

Tabla 11. Número de reclutas para cada especie en cada sitio.

<i>S. siderea</i>	BR	77 juveniles
	AR	10 juveniles
<i>D. strigosa</i>	BR	31 juveniles
	AR	2 juveniles
<i>M. cavernosa</i>	BR	3 juveniles
	AR	0 juveniles

Este resultado se une al anterior señalando que el efecto del potencial movimiento de sedimento libre no parece ser la causa de una mayor severidad ambiental en BR.

**Conclusión parcial 2:** Estos resultados sugieren que el potencial efecto del sedimento libre para determinar una diferencia de severidad ambiental entre BR y AR es, en función de su efecto ecológico, poco importante con oleaje cotidiano.

Por lo que se tiene que contemplar la posibilidad que esa causa de severidad ambiental este ligada al efecto de tormentas y ciclones.

### **Bioerosión del contacto colonia-substrato**

La principal causa de la pérdida de contacto entre la colonia y el sustrato, es la actividad de una amplia gama de organismos biohoradores (Risk y Mac Geachy, 1978) y, si su abundancia o composición no son afectadas por el grado de relieve del sustrato, se puede esperar que su efecto sea similar en ambos sitios. Los biohoradores tienen tres rutas de entrada a la zona de contacto entre las colonias y el sustrato; una es a través del sustrato mismo; otra su presencia en el sustrato anterior al establecimiento de la colonia y la otra es a través de la colonia. Esto último no es posible si hay tejido de por medio, pero el perímetro de contacto entre las colonias y el sustrato sufre con frecuencia pérdida del tejido pues está más expuesto a la dinámica del sedimento al mismo tiempo que recibe una menor cantidad de luz (Meesters *et al*, 1992). Finalmente, si la colonia se establece sobre un sustrato duro pero poco estable, este podría perderse después por efecto de movimiento del agua causando también una pérdida de contacto.

El resultado final de estos mecanismos es lo que observamos en los datos, una alta proporción de colonias una superficie de contacto entre sus bases y el sustrato menor a lo que debería ser sin sus efectos. Sabemos que la energía del agua en movimiento que se transmite al fondo esta fuertemente influenciada por la topografía y esta energía podría causar que las colonias, con bajo contacto entre sus bases y el sustrato, se desprendan. Un vez desprendidas el movimiento de agua puede causar que las colonias rueden sobre el sustrato perdiendo tejido y eventualmente resultando en la muerte de la colonia entera (Highsmith, 1981; Done, 1992). Este mecanismo de muerte podría ser más intenso en las zonas de BR por la mayor energía disponible para mover objetos cerca del fondo (Brown, *et al*, 1989) y por la falta de una trama capaz de inmovilizar a las colonias desprendidas *in situ*. Como en el caso de la mortalidad parcial nos interesan relaciones de áreas y tamaños, en este caso el área de la base de las colonias que no está en contacto con el sustrato. Se comparan las especies y los sitios siguiendo el mismo mecanismo que se utilizó para la mortalidad parcial, considerando la proporción de colonias que presentan pérdida de contacto basal, el índice de pérdida de contacto (que refleja la pérdida de contacto en relación al tamaño de las colonias) y las correlaciones entre el área sin contacto con el sustrato y el tamaño de las colonias. Los resultados muestran (Figura 31) que solamente en el caso de *D. strigosa* hay una calificación negativa de  $-1$  que corresponde a un valor mayor del índice de pérdida de contacto basal en el sitio de BR. Aunque esta diferencia es significativa no parece suficiente para apoyar un efecto del sitio, conclusión acorde a lo que se obtiene en el caso de las otras especies con calificaciones de 0.

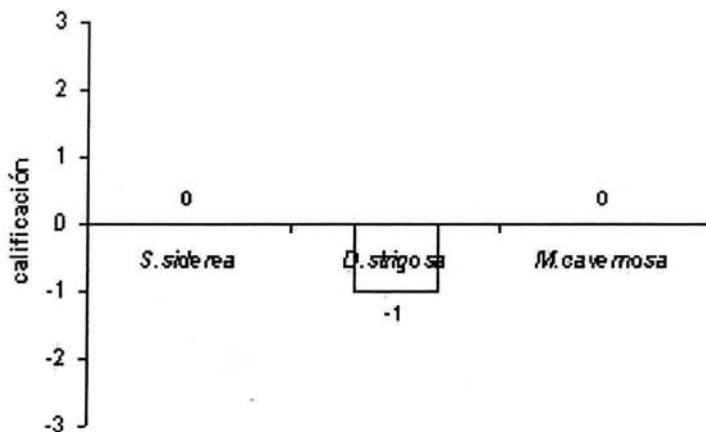


Figura 31. Gráfica que muestra el posible efecto del sitio en determinar la pérdida de contacto basal, una calificación positiva apunta a un efecto en AR y una negativa a un efecto en BR.

**Conclusión parcial 3:** La bioerosión que causa pérdida de contacto basal es un fenómeno común en ambos sitios.

### Consideraciones finales

Los corales masivos son clasificados como especies de bajo reclutamiento y buena supervivencia de adultos (Bak y Engel, 1979; Wittenberg *et al*, 1992). Tanner, 2001 muestra que para organismos clonales las curvas de supervivencia están sesgadas hacia los organismos adultos.

En este estudio se muestra que los ambientes de BR y AR son significativamente diferentes en cuanto a características de las poblaciones de las tres especies estudiadas.

El sitio de BR muestra unas poblaciones con una abundante presencia de colonias chicas y una baja supervivencia de estas; en AR el número de colonias chicas es menor y la supervivencia de las colonias es mayor que en BR.

En este sentido el sitio de AR se asemeja más a los modelos descritos para estos corales (Bak y Engel, 1979; Wittenberg *et al.*, 1992; Tanner, 2001); tenemos entonces en AR una comunidad de mayor madurez con poblaciones de escleractínios que se comportan de manera típica. En esta situación la competencia con otros organismos y/o la depredación y/o otros factores no considerados, podrían explicar la menor presencia de juveniles y la mayor mortalidad parcial de las colonias.

En cambio en BR las poblaciones de los tres escleractínios no sigue el patrón típico a causa de la alta mortalidad de colonias chicas.

Las causas de esa mayor mortalidad podrían estar moduladas por la rugosidad del sustrato y aquí se analiza el posible papel de la sedimentación, la mortalidad parcial y la pérdida de contacto entre la base de la colonia y el sustrato.

Aunque un modelo teórico nos muestra que hay energía disponible en el sitio para mover sedimento durante la mayor parte del año, la evidencia en términos de mortalidad parcial y número de juveniles no favorece el que el movimiento del sedimento sea causa de la mayor severidad del ambiente de BR, al menos en ausencia de tormentas y huracanes.

Los resultados nos muestran que la pérdida de contacto entre las colonias y el sustrato es un fenómeno común en ambos sitios pero su papel en la mortalidad de las colonias podría ser mayor en sitios de BR dónde se vea favorecido el desprendimiento de las colonias por movimientos del agua y la posterior pérdida de tejido por la posibilidad de que la colonia

ruede sobre el substrato poco rugoso. Al igual que el movimiento del sedimento esta posible causa de mortalidad sería más intensa en presencia de tormentas y huracanes.

## **Conclusión final**

Este estudio no puede demostrar cuáles son las causas de mortalidad en la zona frontal del arrecife de Puerto Morelos, lo que en último término resulta de la limitación inherente que el enfoque observacional tiene para explicar mecanismos y procesos, más aún, cuando se trata de comunidades complejas. Pero esto es también, en cierta forma inevitable, por los largos períodos de observación que demanda la lenta tasa de renovación de las poblaciones de corales. Sin embargo, se hace aquí un análisis más profundo sobre algunos factores que pueden, en principio, explicar la situación que motiva el estudio: la práctica ausencia de crecimiento coralino activo en la zona frontal de los arrecifes del NE de la Península de Yucatán. Basándose en esto será posible diseñar un futuro estudio experimental *ad hoc* con poder discriminatorio suficiente para responder a las nuevas y más enfocadas preguntas, por ejemplo:

- Evaluar el papel que la depredación y la competencia juegan en la mortalidad parcial y en la supervivencia de las colonias en sitios de rugosidad distinta.
- Evaluar el papel del movimiento de sedimento libre en la supervivencia de las colonias en tiempo de oleaje “normal” y en el caso de tormentas y huracanes en sitios de rugosidad distinta.
- Evaluar el papel de la bioerosión de la base de las colonias en la mortalidad de las colonias en sitios de rugosidad distinta.



## **Apéndice:**

En la actualidad, las actividades humanas producen alteraciones ambientales a niveles global y regional en todo el planeta. Cambios en la temperatura del agua de mar, en su química (adición de sustancias tóxicas, de nutrientes, de carbonatos, etc.), en la difusión de enfermedades y la alteración de relaciones ecológicas (cambios en relaciones depredador-presa, competencia, redes tróficas, etc.) traerán, forzosamente, cambios en la ecología arrecifal y en su estructura. Se espera, entre otras cosas, una reducción de la cobertura coralina a nivel mundial y particularmente en la región del Caribe (Mc Chanahan, 2002; Gardner *et al*, 2003). En Quintana Roo los usos del sistema arrecifal por la industria del turismo van en aumento cada día y a las presiones antes mencionadas se suman el crecimiento masivo de actividades de buceo (libre y autónomo), de uso de lanchas, veleros, tablas etc. en zonas arrecifales. Además la infraestructura que acompaña a estas actividades modifica el ambiente (construcción de hoteles, muelles, negocios, etc.) (ver Jordán-Dahlgren, 1994; INE, 2000).

La protección y uso racional de tan importante ecosistema es posible (Jordán-Dahlgren, 1994) si se logra que la sociedad se haga responsable y se evite la negligencia y la visión de beneficio a corto plazo tanto a nivel regional como mundial.

## Referencias.

- Anthony, S.L., J.C. Lang & B. Maguire, Jr. 1997. **Causes of stony coral mortality on a central bahamian reef: 1991-1995.** Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 2:1789-1794.
- Babcock R.C. 1988. **Fine scale spatial and temporal patterns in coral settlement.** Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. 2: 635-639.
- Babcock R. C. 1991. **Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*.** Coral Reefs 9. Pp. 205-208.
- Back, W. 1985. **Hydrogeology of the Yucatan.** en W.C. Ward, A.E. Weidie y W. Back (eds.), **Geology and hidrogeology of the Yucatan and Quaternary Geology of northeastern Yucatan Peninsula,** New Orleans Geol Soc.p. 99-119.
- Bak R.P.M. and J.J.W.M. Brouns and F.M.L. Heys. 1977. **Regeneration and aspects of spatial competition in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* and *Montastraea annularis*.** Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, Miami Vol. 1. 143-148pp.
- Bak R.P.M. and M.S.Engel, 1979. **Distribution and survival of juvenile hermatipic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in parent coral community.** Marine Biology 54 :341-352.
- Bak, RPM. 1982. **Complexity of coral interactions: influence of time, location of interaction and epifauna.** Marine Biology 69 pp.215-222.
- Bak, R.P.M. 1983. **Neoplasia, Regeneration and Growth in the Reef-Building Coral *Acropora palmata*.** Mar. Biol. 77: 221-227.
- Barnes D.J., 1970. **Coral skeletons: an explanation of their growth and structure.** Science, 170 (3964): 1305-1308.
- Barnes D.J. and B.E. Chalker. 1990. **Calcification and photosynthesis in reef building corals and algae.** In Ecosystems of the world 25 Coral Reefs. Ed. Z. Dubinsky.
- Barnes, D.J., J.M. Lough & R.B. Taylor. 1992. **Coral Density Banding--The Mist is Clearing.** Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam, Vol. 1: 162-abs.
- Blanchon, P. 2002. Laboratorio de Sistemas Arrecifales Coralinos, Unidad Académica Puerto Morelos, UNAM comunicación personal
- Brown J. Colling A. Park D. Phillips J. Rothery D. Y Write J. 1989 **Waves, tides and shallow-water processes.** Pergamon Press and The Open University, England. pp. 187.

Bruckner A.W., R.J. Bruckner & P. Sollins.2000. **Parrotfish predation on live coral "spot biting" and "focused biting"**.Coral Reefs 19 (1): 50.

Carleton, J.H. y P.W. Sammarco.1987. **Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: Quantification by comparative geomorphological techniques**. Bull. of Mar. Scie. 40(1): 85-98.

Castañares, L.G. & L.A. Soto. 1982. **Estudios sobre los Corales Escleractinios Hermatípicos de la Costa Noreste de la Península de Yucatán, México. Parte 1: Sinopsis Taxonómica de 38 Especies. (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia)**. An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 9 (1): 295-344.

Caswell H. 1989. **Matriz Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation**. Sinauer Associates, Inc. Massachussets, USA. 328 pp.

Chamberlain J. A., Jr. And Graus R. R., 1975. **Water flow and hydromechanical adaptations of branched reef corals**. Bulletin of Marine Science, 25 (1) Pp. 112-125.

Chappell, J., A. Chivas, E. Wallensky, H.A. Polach & P. Aharon., 1983. **Holocene Palaeo-Environmental Changes, Central to North Great Barrier Reef Inner Zone**. BMR Journal of Australian Geology & Geophysics 8: 223-235.

Charunchinda M. and Hyllebery J. 1984. **Skeletal extension of *Acropora formosa* at a fringing reef in the Andaman sea**. Coral Reefs 3(4): 215-219.

Clave para identificación de especies NMITA de la Universidad de Iowa disponible en: <http://porites.geology.uiowa.edu/database/corals/coralmnu.htm>

Connell J.H. 1975. **Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments**. In: M.L. Cody and J.M. Diamond (Eds.) **Ecology and evolution of communities**. The Belknap Press, Harvard Univ. p460-490.

Day, W.R. 1977. **Two constrating effects of predations on species richness in coral reef habitats**. Mar. Biol. 44: 1-5.

Davies, P.J., 1983. **Reef growth**. In: **Perspectives on Coral Reefs**. Barnes, D.J. (ed.). Capítulo 6: 69-106.

Done, T.J. 1992. **Effects of Tropical Cyclone Waves on Ecological and Geomorphological Structures on the Great Barrier Reef**. Continental Shelf Research Vol. 12(7/8): 859-872.

Edmonson, C.H. 1946. **Behavior of coral planulae under altered saline and thermal conditions**. Oecas. Pap. Bishop. Mus. 28: 238-304.

- Falkowski P.G., Jokiel P.L. and Kinzie III R.A. 1990. **Irradiance and corals**. En Ecosystems of the world. Edited by Goodall D.W.. Elsevier. N.Y. Pp. 89-106.
- Fitt, W.K., Spero, H.J., Halas, J., White, M.W. & J. W. Porter. 1993. **Recovery of the Coral *Montastrea annularis* in the Florida Keys after the 1987 Caribbean "Bleaching Event"**. Coral Reefs 12:57-64
- Fong P. and P.W. Glynn. 1998. **A dynamic size-structured population model: does disturbance control size structure of a population of the massive coral *Gardineroseris planulata* in the Eastern Pacific?** Marine Biology (130): 66.-674
- Gardner T.A., Côté J.M., Gill J.A., Grant A. & Watkinson A.R. 2003. **Long Term Region Wide Declines in Caribbean Corals**. Science 301. pp. 958-960.
- Geister, J. 1977. **The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs**. Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, 23-29.
- Ginsburg R. N.; E. Gischler and W.E. Kiene. 2001. **Partial mortality of massive reef-building corals: an index of pathc reef condition, Florida Reef Tract**. Bull. Mar. Sci. 69(3). 1149-1173 pp.
- Gladfelter E. H. 1978. **Growth rates of five reef-building corals in the northeastern Caribbean**. Bulletin of Marine Science 28 (4) pp. 728-734.
- Glynn W.P. 1973. **Acanthaster: Effect on coral reef growth in Panama**. Science 180: 504-506.
- Goreau T.F., 1959. **The ecology of Jamaican Coral Reefs I. Species composition and zonation**. Ecology. Vol. 40 N. 1 Pp. 67-90.
- Goreau T.F. and J.W. Wells, 1967. **The shallow-water Scleractinia of Jamaica: revised list of species and their vertical distribution range**. Canadian J. Zoology 38: 1133-1145.
- Goreau T.F. and Goreau N.I., 1973. **The ecology of Jamaican Coral Reefs II. Geomorphology, zonation and sedimentary phases**. Bull. Mar. Sci. 23 (2) Pp. 399-464
- Goreau, T.F., N.I. Goreau & C.M. Yonge. 1971. **Reef corals: Autotrophs or Heterotrophs**. Biol. Bull. 141: 247-260.
- Green R. H. 1979. **Sampling design and statistical methods for environmental biologists**. New york : J. Wiley. pp. 257.
- Harmelin-Vivien, M.L. 1994. **The Effects of Storms and Cyclones on Coral Reefs: A Review**. Journal of Coastal Research Special Issue No. 12: coastal Hazards, pp. 211-231.

- Highsmith R.C. 1981. **Coral bioerosion: damage relative to skeletal density.** The American Naturalist. Vol. 117, # 2, p 193-198.
- Hopley D., 1982. **The geomorphology of the Great Barrier Reef: Quaternary development of Coral reefs.** Wiley-Interscience publication. NY.453pp.
- Hubbard, J.A.E.B & Y.P. Pocock. 1972. **Sediment Rejection by Recent Scleractinian Corals: a Key to Palaeo-environmental Reconstruction.** Geol. Rundsch 61: 598-626.
- Hubbard D.K., 1986. **Sedimentation as a control of reef development, St. Croix, VSVI.** Coral Reefs 5. Pp. 117-125.
- Hudson J. H., 1981. **Growth rates in Montastrea annularis a record of environmental change in Key Largo Coral Reef marine sanctuary, Florida.** Bulletin of Marine Science 31(2) pp.444-459.
- Hughes T.P. 1984. **Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example.** Am. Nat. (123)6: 778-795.
- Hughes, T.P. & J.B.C. Jackson. 1985. **Population dynamics and life histories of foliaceous corals.** Ecological Monographs 55(2): 141-166.
- Hughes, T.P., D.C. Reed & M.J. Boyle. 1987. **Herbivory on Coral Reefs: Community Structure Following Mass Mortalities of Sea Urchins.** J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 113: 39-59
- Jackson, C.B.J. & L. Buss. 1975. **Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates.** Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 72(12): 5160-5163.
- Jordán D.E. 1979. **Estructura y Composición de Arrecifes Coralinos en la Región Noreste de la Península de Yucatán, México.** Ann. Centro de Cienc. del Mar y Limnol. UNAM. 6(1).
- Jordán D. E., 1989a. **Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina.** An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. UNAM, México, 16(1) Pp. 105-118.
- Jordán E.D., 1989b. **Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatán Coral Reefs.** Bull. Mar. Sci. 45(3): 678-696.
- Jordán D.E., 1994. **Atlas de los Arrecifes Coralinos del Caribe Mexicano.** Parte I. El sistema continental. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAm y CIQRO. México. 110pp.

- Jordán-Dahlgren E. y Rodríguez-Martínez R. 1998. **Post-Hurricane initial recovery of *Acopora palmata* in two reefs of the Yucatán Peninsula, México.** Bulletin of Marine Science. 63(1) pp213-218.
- Kingford M. and Battershill Ch. 2000. Eds. **Studying temperate marine environments: a handbook for ecologists.** Canterbury University Press. New Zealand. pp. 335.
- Krebs Ch. J. 1989. **Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.** New York : Harper & Row. pp 694.
- Lang J.C. 1971. **Interspecific aggression by scleractinian corals. 1. The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Milne, Edwards & Haime).** Bull. Mar. Sci. 21(4): 952-959.
- Lang J.C. 1973. **Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift.** Bull. Mar. Sci. 23(2): 260-279.
- Lapointe, B.E., M.M. Littler & D.S. Littler. 1997. **Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: Bottom-up versus top-down control.** Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 1:927-932.
- Lirman D y P. Fong. 1997. **Susceptibility of coral communities to storm intensity, duration and frequency.** Proceedings of the 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 1. Pp. 561-566.
- Logan A., Lang L. and Tomascik T. 1994. **Linear extension rates in two species of *Diploria* from high-latitude reefs in Bermuda.** Coral Reefs 13, No. 4. Pp. 225-230.
- Lopez, J.V. & N. Knowlton. 1997. **Discrimination of species in the *Montastraea annularis* complex using multiple genetic loci.** Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 2:1613-1618.
- Loya, Y. 1976. **Effects of water turbidity and Sedimentation on the Community Structure of Puerto Rican Corals.** Bull. Mar. Sci. 26(4): 450-466.
- Marcus, J & A. Thorhaug. 1981. **Pacific versus Atlantic Responses of the Subtropical Hermatypic Coral *Porites* spp. to Temperature and Salinity Effects.** Fourth International Coral Reef Symposium. Manila, 2: 15- 20.
- Maté, T.J.L. 1997. **Experimental responses of panamanian reef corals to high temperature and nutrients.** Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 1: 515-520.
- McClanahan, T.R., V. Hendrick, M.J. Rodrigues & N.V.C. Polunin. 1999. **Varying Responses of Herbivorous and Invertebrate-feeding Fishes to Macroalgal Reduction on a Coral Reef.** Coral Reefs 18(3): 195-203

McClanahan T.R. 2002. **The near future of coral reefs.** Environmental Conservation 29 (4) pp. 460-483.

Merino, M. y L. Otero, 1991. **Atlas ambiental costeros, Puerto Morelos, Quintana Roo.** Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. 80 pp.

Meesters E.H., Bos A. and G.J. Gast. 1992. **Effects of sedimentation and lesion position on Coral tissue regeneration.** Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam Vol. 2. 671-678 pp.

Meesters E.H., Hilterman M., Kardinaal E., Keetman M., M. de Vries y Bak R.P.M., 2001. **Colony size-frequency distributions of scleractinian coral populations: spatial and interspecific variation.** Marine Ecology Progress Series. Vol. 209: 43-54.

Miller M. W., Weil E. y Szmant A. M. 2000. **Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA.** Coral Reefs 19. Pp.115-123.

van Moorsel G. W. N. M. 1988. **Early maximum growth of stony corals (Scleractinia) after settlement on artificial substrata on a Caribbean reef.** Marine Ecology Progress Series. Vol. 50: 127-135.

Pearson, R.G. 1981. **Recovery and recolonization of coral reefs.** Mar. Ecol. Prog. Ser. 4: 105-122.

Pickard G.L. and Emery W.J. 1990. **Oceanography.** 5th edition. Butterworth & Heinemann. Oxford. 320 pp.

Renteria F. Datos no publicados de la estación meteorológica de la Unidad Académica Puerto Morelos, ICMYL, UNAM. Puerto Morelos, Quintana Roo.

Riegl, B. 1999. **Corals in a Non-reef Setting in the Southern Arabian Gulf (Dubai, UAE): Fauna and Community Structure in Response to Recurring Mass Mortality.** Coral Reefs 18(1): 63-73.

Riegl, B. & W.E. Piller. 1999. **Coral frameworks revisited-reefs and coral carpets in the northern Red Sea.** Coral Reefs 18(3): 241-253.

Risk, J.M. & J.K. Macgeachy. 1978. **Aspects of bioerosion of modern Caribbean Reefs.** Rev. Biol. Trop. 26 (SUPL. 1): 85-105.

Rogers C.S. 1993. **Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited.** Coral Reefs 12(3/4): 127-137.

Schlager, W & R.N. Ginsburg. 1981. **Bahama carbonate platforms. The deep and the past.** Mar. Geol. 44: 1-24.

Scoffin, T.P. & P. Garret. 1974. **Processes in the formation and preservation of internal structure in Bermuda Patch Reefs.** Proc. 2nd Inter. Coral Reef Symposium Great Barrier Reef Committee. Brisbane Australia.

Sebens K.P. and Done T.J., 1992. **Water flow, growth form and distribution of Scleractinian Corals: Davies Reef (GBR), Australia.** Proc of the 7<sup>th</sup> Int Coral Reef Sym, Guam, Vol. 1. Pp. 557-568.

Sebens K.P., 1997. **Adaptive responses to water flow: morphology, energetics and distribution of reef corals.** Proc 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Sym, 2 Pp. 1053-1058.

Shen G.T. and E. Boyle. 1988. **Determination of leak, cadmium and other trace metals in annually banded corals.** Chem. Geol. 67 p. 47-62.

Sheppard C.R.C. 1982. **Coral populations on reef slopes and their mayor controls.** Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 83-115.

Shinn, E.A.1966. **Coral growth rate, an environmental indicator.** J. Paleontology 40: 233-240.

Soong K., 1993. **Colony size as a species character in massive reef corals.** Coral Reefs 12: 77-83.

Stoddart, D.R. 1963. **Effects of Hurricane Hattie on the British Honduras Reefs and Cays, October 30-31, 1961.** Atoll Research Bulletin, 95: 142 pp.

Stoddart D.R., 1985. **Hurricane effects on coral reefs.** Preocceedings of the fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, Vol.3 p.349-350.

Tanner J.E. 2001. **The influence of clonality on demography: patterns in expected longevity and survivorship.** Ecology (82) 7: 1971-1981.

Torres J. L. and Morelock J. 2002. **Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species.** Caribbean Journal of Science 38 (3-4) p 222-229.

Tribollet A., G. Decherf, P.A. Hutchings and M. Peyrot-Clausade. 2002. **Large-scale spatial variability in bioerosion of experimental coral substrates on the Great Barrier Reef (Australia): importance of microborers.** Coral Reefs 21: 424-432.

Tucker M.E. and Wright V.P., 1990. **Carbonate sedimentology.** Blackwell Science. London. 482 pp.



Wells, J.N. 1956. **Scleractinia in: Treatise on invertebrate paleontology** (Ed.) R.C. Moore. F. 329-443. Univ. Kansas Press.

Wilson, J.R & P.L. Harrison. 1997. **Sexual reproduction in high latitude coral communities at the solitary islands, Eastern Australia**. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama, Vol. 1:533-538.

Wittenberg M., Hunte W., 1992. **Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. 1. Abundance, mortality and community structure**. Marine Biology 112, p. 131-138.

Zar J.H. 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, second edition. New Jersey. 718pp.

Zlatarski V.N. et Martinez N.E., 1982. **Les Scléractiniaires de Cuba avec des données sur les organismes associés**. Editions de l'Académie bulgare des Sciences, Sofia. 456pp.