



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

0036122

2ej.

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PATRONES DE RECUPERACION DE
Acropora palmata EN UN AREA
PERTURBADA POR EL HURACAN
GILBERTO (1988).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA)

P R E S E N T A:

ROSA ELISA RODRIGUEZ MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS:

DR. ERIC JORDAN DAHLGREN

MEXICO, D. F.

1998

262039

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Este trabajo se realizó en el laboratorio de arrecifes coralinos de la Estación Puerto Morelos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo la dirección del Dr. Eric Jordán Dahlgren.

A JAVIER, a MIS PADRES

y a MIS HERMANOS.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy especialmente al Dr. Eric Jordán Dahlgren por su asesoría durante la realización de cada una de las etapas de este estudio, desde su concepción, el análisis de la información y la estructuración del reporte final, así como su asistencia en el trabajo de campo; pero sobre todo por su amistad, confianza y apoyo incondicional.

Gracias también a las Dras. Lourdes Segura Puertas, Patricia Briones Fourzán, María Antonieta Aladro Lubel y Ligia Collado Vides, al Dr. Roberto Iglesias Prieto y al M. en C. Guillermo Horta Puga por revisar este trabajo y por sus importantes sugerencias para el mejoramiento del mismo.

A la P. de Biól. Rita León por su asistencia en el trabajo de campo y al M.enC. Francisco Ruíz por su asesoría técnica en aspectos de computación.

Al personal de la Estación Puerto Morelos, José Martín, Eutimio Sánchez, Felipe Cat, Manuel Chim, Marcy Durán, Ramón Ramos, Judith y Dolores por el apoyo brindado siempre con la mejor gentileza.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, U.N.A.M. por las facilidades brindadas, en especial a la Dra. Patricia Briones Fourzán, jefa de la Estación Puerto Morelos y al Dr. Antonio Peña, director del Instituto.

Por último agradezco a mi esposo Javier Pizaña por sus observaciones a este trabajo, pero sobretodo por su amor y respaldo en todo momento, y a mis padres y hermanos por su cariño y por haberme motivado siempre para alcanzar mis metas.

CONTENIDO

RESUMEN	i
I. INTRODUCCION	1
1.1 Objetivo	3
II. ANTECEDENTES	5
2.1. Características de <i>Acropora palmata</i>	6
2.2. Historia de <i>Acropora palmata</i> en Puerto Morelos	7
III. ZONA DE ESTUDIO	
3.1. Localización	10
3.2. Condiciones ambientales	11
3.3. Zonación	12
3.4. Historia de tormentas tropicales y huracanes en Puerto Morelos	14
3.5. Actividades antropogénicas	15
3.6. Legislación en el área	17
IV. MATERIAL Y METODO	
4.1. Video-transectos (1993)	18
4.2. Tamaño de muestra	20
4.3. Parámetros obtenidos	20
4.4. Intercepción por transectos lineales (1979, 1989)	22
V. RESULTADOS	
5.1. Cambios entre 1979 y 1993	25
5.1.1. Zona Posterior	26
5.1.2. Zona de Rompiente	28
5.1.3. Zona Frontal	29
5.1.4. Conclusión I	29

5.2. Proceso inicial de recuperación (hasta 1993)	30
5.2.1. Densidad, cobertura, tamaño y forma de crecimiento	31
5.2.2. Fragmentos de <i>Acropora palmata</i> en 1993	36
5.2.3. Sustrato	40
5.2.4. Variabilidad dentro de las zonas arrecifales en 1993	43
VI. DISCUSION	
6.1. ¿Qué tan variable es el proceso de recuperación?	47
6.2. ¿Qué factores influyen en la recuperación de <i>Acropora palmata</i> ?	
6.2.1. La severidad del impacto y su naturaleza	48
6.2.2. La regeneración de tejido y fragmentos	49
6.2.3. Reclutamiento vs. fragmentación	51
6.2.4. El sustrato disponible después de la perturbación	54
6.3. ¿Qué tan cerca retornará <i>Acropora palmata</i> a los patrones de distribución y abundancia que presentaba antes de las perturbaciones?	55
6.4. ¿En cuanto tiempo se recuperará <i>Acropora palmata</i> ?	56
VII. CONCLUSIONES	59
VIII. LITERATURA CITADA	61

RESUMEN

Se analiza el efecto producido por un huracán de muy alta intensidad (clase V) y una tormenta tropical en 1988 en el coral escleractinio *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) y el subsecuente proceso de recuperación en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Las estimaciones se basaron en censos de cobertura, densidad y tamaño de colonias vivas de *Acropora palmata* obtenidos en un período de 14 años (1979-1993) en una amplia escala espacial que abarcó tres zonas arrecifales.

Acropora palmata es uno de los principales constructores arrecifales en las zonas someras de los arrecifes del Caribe, pero debido a su morfología ramificada y a que habita zonas expuestas al oleaje, es severamente afectado por tormentas y huracanes. Después de las tormentas de 1988 *A. palmata* presentó una elevada disminución en su cobertura, densidad y tamaño medio de las colonias. Cinco años después de las tormentas, *A. palmata* se encontraba en una etapa inicial del proceso de recuperación en Puerto Morelos. Se registró un aumento en la cobertura, densidad y tamaño de las colonias en el período comprendido entre 1989 y 1993. La alta abundancia de colonias de tamaño pequeño en 1993 sugiere un retraso en el inicio del proceso de recuperación y la importancia del reclutamiento sexual en el restablecimiento de esta especie. La tendencia más evidente en el proceso de recuperación fue la alta variabilidad espacial en las diferentes escalas estudiadas. Fue común la presencia de sitios en los que *A. palmata* había recuperado su dominancia aledaños a otros en los que no se registró recuperación alguna. La alta variabilidad registrada aparentemente está relacionada con la estructura espacial que presentaba *A. palmata* antes de las tormentas y con las condiciones que produjeron las tormentas en el arrecife de Puerto Morelos. Uno de los factores principales que según parece ha favorecido su recuperación fue la permanencia de esqueletos de *A. palmata* en pie después de las perturbaciones. Se discute sobre las implicaciones de la variabilidad espacial en términos de la estimación de la recuperación a escala local.

I. INTRODUCCION

La mayoría de los arrecifes coralinos son perturbados periódicamente por tormentas tropicales y huracanes capaces de modificar la estructura de la comunidad coralina a varios niveles (Stoddart, 1963, 1974; Glynn *et al.*, 1964; Woodley *et al.*, 1981; Pearson, 1981; Rogers *et al.*, 1982; Highsmith, 1982; Jaap *et al.*, 1989; Hughes 1989; Fenner, 1991; Done *et al.*, 1991; Rogers, 1993). La magnitud del daño y el subsecuente proceso de recuperación dependerán en gran medida de la trayectoria, intensidad y duración de la tormenta, de las características topográficas e hidrológicas del arrecife, de la frecuencia relativa de tormentas en el área, de la condición de la comunidad coralina previas al evento, y de las características de las especies dominantes (forma de crecimiento de la colonia, condición y tamaño) (Glynn *et al.*, 1964; Rogers *et al.*, 1982; Rogers, 1993).

Acropora palmata es uno de los corales escleractinios más afectados por tormentas y huracanes en los arrecifes del Caribe, tanto por habitar en zonas someras (< 10 m), y por lo tanto estar expuesto al embate del oleaje, como por presentar un esqueleto de forma ramificada relativamente frágil (Glynn *et al.*, 1964; Highsmith *et al.*, 1980; Knowlton *et al.*, 1981; Woodley *et al.*, 1981; Highsmith 1982; Rogers *et al.*, 1982; Jaap *et al.*, 1989; Rogers, 1993). Sin embargo, *A. palmata* es uno de los constructores arrecifales más importantes en las zonas someras de los arrecifes del Caribe, tanto en términos de su abundancia (Goreau 1959; Stoddart 1969; Lighty *et al.*, 1982; Jaap *et al.*, 1989) como por sus tasas de acreción arrecifal (Bak, 1976; Macintyre y Glynn 1976; Adey, 1978; Bak y Criens, 1982), sugiriendo que esta especie es capaz de recuperarse relativamente rápido después de catástrofes naturales como tormentas y huracanes.

Algunos estudios, sin embargo, indican una drástica disminución en la abundancia de *A. palmata* en arrecifes del Atlántico tropical Occidental en los que alguna vez fue abundante, tanto en tiempos remotos (Shinn,

1963; Shinn *et al.*, 1981; Davis, 1982) como recientes (Davis, 1982; Lewis, 1984; Jaap *et al.*, 1989). En Dry Tortugas Florida, la cobertura de *A. palmata* disminuyó de 44 hectáreas a menos de 600 m² entre 1881 y 1976 (Davis 1982) y en Barbados la especie ha sido poco común en por lo menos 40 años, aunque era abundante en 1918 y constituye gran parte de la estructura arrecifal que data desde 2,300 años a.C. (Lewis, 1984). En algunos casos la disminución de *A. palmata* se ha atribuido a procesos sucesionales y graduales (Shinn, 1963), mientras que en otros se ha relacionado con eventos catastróficos (Adey *et al.*, 1977; Woodley *et al.*, 1981; Gladfelter, 1982, 1991; Lewis, 1984). Shinn (1963) propuso que dado que las ramas de *A. palmata* se orientan en dirección al movimiento del oleaje, el crecimiento unilateral continuo resulta en "amontonamiento" y muerte inevitable de las ramas internas al alcanzar la superficie del agua que subsecuentemente son colonizadas por algas calcáreas y organismos encostrantes (*Millepora* spp.), hasta que la colonia entera, o varias colonias coalescentes, quedan completamente cubiertas, volviéndose indistinguibles a simple vista.

De estas observaciones contradictorias, surge la duda de si en tiempos recientes *A. palmata* ha sufrido una disminución en su capacidad de recuperación ante eventos catastróficos, o si los resultados han derivado de estudios limitados a cortas escalas espaciales y/o temporales. La información existente sobre la recuperación de esta especie, después de tormentas mayores y huracanes, también es contradictoria. De acuerdo con Bak (1976), Gladfelter *et al.* (1978), Highsmith *et al.* (1980) y Highsmith (1982) la tasa de recuperación de *A. palmata* es más rápida que la de otras especies de escleractinios por su alta tasa de crecimiento, alta tasa de regeneración de tejido sobreviviente y fragmentos (Bak, 1976; Gladfelter *et al.*, 1978; Bak y Criens, 1981; Highsmith *et al.*, 1980; Highsmith, 1982; Rogers *et al.*, 1982) y eficiente cementación de fragmentos al sustrato duro (Bak y Criens, 1982; Highsmith *et al.*, 1980). Sin embargo, algunos estudios indican que la mortalidad de fragmentos y nuevos reclutas después de huracanes puede ser muy elevada (Rogers *et al.*, 1982; Rosesmyth, 1984).

Considerando la elevada importancia de *A. palmata* en la construcción y mantenimiento de la estructura arrecifal (Goreau 1959; Stoddart 1969; Bak 1976; Macintyre y Glynn 1976; Adey, 1978; Bak y Criens 1981; Highsmith, 1982; Lightly *et al.*, 1982; Jaap *et al.*, 1989) es importante conocer si esta especie es capaz de recuperarse de perturbaciones catastróficas, el tiempo que tarda en hacerlo y describir el proceso inicial de recuperación en caso de que éste ocurra.

Entre los meses de septiembre y noviembre de 1988 el arrecife ubicado frente al poblado de Puerto Morelos en Quintana Roo, México, (en lo subsiguiente nombrado sólo como Arrecife de Puerto Morelos) fue perturbado por un huracán de muy alta intensidad y por una tormenta tropical. Ambos eventos produjeron una elevada mortalidad (por abrasión, fractura y desprendimiento total de las colonias) de *A. palmata*, que se reflejó en drásticas disminuciones en su cobertura y el tamaño promedio de las colonias. La incidencia de ambos eventos en un arrecife que no presenta signos evidentes de impacto antropogénico (*obs. pers.*), proveen la oportunidad para estudiar el proceso de recuperación de *A. palmata*, en forma "natural", después de este tipo de perturbaciones.

1.1. OBJETIVO

Analizar los cambios en la densidad, cobertura y tamaño de las colonias de *A. palmata* en un período de 14 años (1979-1993), en una escala espacial mucho más extensa (1969 m²) de la que se ha utilizado en otros estudios, los cuales comúnmente se han restringido a áreas pequeñas o son únicamente descriptivos.

El objetivo es responder las siguientes preguntas: ¿Cuál fue el impacto de las tormentas de 1988 en *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos? Una vez que se conoce la respuesta surge la siguiente pregunta: ¿Se está recuperando *A. palmata* después de las tormentas de 1988?; en caso de obtener una respuesta afirmativa cuatro preguntas son relevantes: (1) ¿Qué tan variable es el proceso de recuperación?; (2) ¿Qué

factores influyen en la recuperación de esta especie?; (3) ¿Qué tan similares son los patrones de distribución y abundancia en relación a los que presentaba antes de las perturbaciones? y (4) ¿Cuánto tiempo le llevará recuperar la dominancia de las zonas someras del arrecife?

La meta de este estudio es evaluar el proceso de recuperación a través de comparar los patrones de distribución, frecuencia y abundancia de *A. palmata* en un período de 14 años que incluyó tres muestreos, el primero 9 años antes de las perturbaciones de 1988, el segundo un año después y el tercero cinco años después, en un amplio sector arrecifal; haciendo esto en función de la zonación, geomorfología y tipo de sustrato.

Es importante mencionar que en este estudio no se pretende evaluar los mecanismos (regeneración o recolonización) que permiten la recuperación de *A. palmata*, sino analizar la variabilidad del proceso de recuperación. Las observaciones están limitadas al inicio del proceso de recuperación (hasta cinco años después de las tormentas).

II. ANTECEDENTES

La recuperación de una comunidad coralina después de una perturbación mayor se ha definido como "el retorno a atributos estructurales y funcionales comparables a los que presentaba antes de una perturbación", (Pearson, 1981, Rogers, 1993). En el presente estudio, sin embargo, se define bajo el contexto de que una especie altamente dominante (*A. palmata*) en las zonas someras de un arrecife antes de una perturbación, vuelve a ser dominante después de ésta, no implicando necesariamente que retorne a una estructura espacial similar (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa).

Una perturbación se define como un evento discreto, capaz de destruir y/o modificar la estructura de un ecosistema, comunidad o población, y modificar los recursos (p.e. disponibilidad de sustrato) y/o el ambiente físico (Pickett y White, 1985 en Rogers, 1993). En el caso de los corales escleractinios, la recuperación después de perturbaciones mayores puede ocurrir por el reclutamiento de larvas (reproducción sexual) y por la regeneración de colonias de coral individuales y/o fragmentos generados por la perturbación (reproducción asexual) (Pearson, 1981; Rogers, 1993).

Los estudios sobre la recuperación de *A. palmata* después de tormentas mayores y huracanes comúnmente se han restringido a áreas pequeñas o son únicamente descriptivos. En Curazao, Bak y Criens (1981) estudiaron la sobrevivencia de fragmentos de *A. palmata* en dos cuadrantes de 9m²; en Jamaica Woodley *et al.* (1981) analizaron el daño producido por el Huracán Allen (1980) en *A. palmata* muestreando una área de 8 m² y basándose en sus observaciones; igualmente el estudio de Glynn *et al.* (1964) sobre el efecto del huracán Edith en La Parguera, Puerto Rico se basa únicamente en observaciones; Rogers *et al.* (1982) muestrearon 5 transectos lineales de 10 m y 57 cuadrantes de 1 m² para analizar el impacto de los huracanes David y Federico sobre *A. palmata* en St. Croix, Islas Virgenes. Entre los estudios más citados

sobre la sobrevivencia de fragmentos de *A. palmata*, se encuentra el de Highsmith *et al.* (1980), quienes realizaron un solo muestreo, cuatro meses después del huracán Gerta (1978) en Belice, utilizando 5 transectos de 50 m². El estudio sobre el impacto de un huracán y subsecuente proceso de recuperación que ha abarcado más tiempo es el de Stoddart (1962, 1963, 1974) en las Honduras Británicas después del huracán Hattie (1961) y está basado únicamente en observaciones. Para el arrecife de Puerto Morelos, existe un estudio sobre la demografía y dinámica poblacional de *A. palmata* (Padilla, 1996) en donde se analiza la recuperación de *A. palmata* después del huracán Gilberto con base en nueve censos de dos cuadrantes, cada uno de 25 m², entre marzo de 1993 y diciembre de 1995.

2.1. CARACTERISTICAS DE *Acropora palmata*

Acropora palmata es un coral escleractinio (Wells, 1956) que vive en simbiosis con dinoflagelados simbiontes (= zooxantelas) (Goreau, 1959), requiere aguas claras y con buena circulación, un sustrato firme y temperaturas moderadas (entre 25° y 29°C), sin variaciones temporales extremas (Jaap *et al.*, 1989). Su dominancia en áreas extensas en los arrecifes de la región zoogeográfica del Caribe se ha atribuido en gran parte a su morfología, ya que presenta un esqueleto fuerte, denso y ramificado, que le permite vivir en zonas arrecifales someras (< 10 m de profundidad) con fuerte energía del oleaje (Goreau, 1959; Szmant, 1986) y a que presenta una tasa de crecimiento más elevada (promedio 8 cm/año; intervalo 4-11 cm/año: Bak, 1976; Gladfelter *et al.*, 1978; Rogers *et al.*, 1982) que la mayoría de los corales escleractinios. Debido a la relativa facilidad con que se rompen las colonias durante las tormentas, *A. palmata* produce grandes cantidades de material que contribuye a la formación de plataformas arrecifales.

Acropora palmata presenta un ciclo de reproducción sexual bien definido, siendo hermafrodita protógino con un ciclo anual de gametogénesis y liberación de gametos en el mes de agosto (Szmant, 1986). La

dispersión de las larvas plánulas, al igual que en otros organismos bentónicos que tienen una fase planctónica, depende en gran parte de procesos físicos como las corrientes y el flujo hidrodinámico en y alrededor de los arrecifes (Babcock, 1988; Sammarco y Andrews, 1989). Después de algún tiempo (días o semanas) la plánula se asienta y sufre metamorfosis para formar el primer pólipo, el cual por división asexual (gemación o bi-partición) produce una colonia. Su tasa de crecimiento es baja durante la fase inicial (diámetro máximo: 2.1 a 2.4 mm/mes) y comparable con la de otros escleractinios; las colonias jóvenes presentan una forma de crecimiento como costras sobre el sustrato (Van Morsel, 1988).

La dispersión local de *A. palmata* se ha atribuido principalmente a la fragmentación producida por perturbaciones periódicas (tormentas, nortes, huracanes), y la subsecuente regeneración de ramas y tejido (Shinn, 1976; Bak y Engel, 1979; Bak y Criens, 1981; Highsmith *et al.*, 1980; Rogers, 1993). *A. palmata* puede resistir periodos cortos de exposición al aire durante la marea baja y es uno de los corales más eficientes en recuperarse de lesiones producidas por enfermedades y depredadores (Bak, 1983). Su habilidad competitiva contra otros escleractinios, mediante digestión extracelentérica, es intermedia (Lang, 1973). Sin embargo, su forma de crecimiento ramificada les permite crecer por encima de otros corales y escapar así a la competencia con otras especies.

2.2. HISTORIA DE *Acropora palmata* EN PUERTO MORELOS

Fotografías submarinas tomadas entre 1975 y 1980 en el arrecife de Puerto Morelos muestran colonias sanas de *Acropora palmata* creciendo casi hasta la superficie del agua (de 0.5 a 1.5 m de altura), sin evidencias de enfermedades (enfermedad de la "banda blanca": necrosis producida posiblemente por bacterias que causa extensa mortalidad del coral; Gladfelter, 1982) o señales de decoloramiento (colección de fotografías del Laboratorio de Arrecifes Coralinos, ICMYL, UNAM).

Los primeros estudios de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos datan de 1979 (Jordán, 1979, 1980). Jordán (1980) registró a *A. palmata* como la especie dominante en la zona posterior y co-dominante (con *Millepora complanata*) en la zona de rompiente, con coberturas de 31.68% y 14.46% respectivamente. *A. palmata* se registró en 1979 hasta los 10 m de profundidad, aunque la especie era poco abundante en la zona frontal (Jordán, 1980).

El huracán Allen, que pasó en 1980 a casi 150 km del arrecife de Puerto Morelos, provocó la fractura de algunas ramas de *A. palmata*, aunque pocas colonias fueron desprendidas y, aparentemente, el efecto fue mínimo (Jordán, 1980). Desde 1979 hasta mediados de 1988, *A. palmata* no presentó cambios evidentes en sus patrones de distribución y su abundancia relativa en las tres zonas arrecifales (Jordán, com. pers.).

Observaciones realizadas aproximadamente dos meses después de que el huracán Gilberto y la tormenta tropical Keith (1988) afectaron el arrecife de Puerto Morelos indicaron que la biota coralina de la cresta arrecifal (zona de rompiente) fue devastada por las tormentas; muchas de las colonias se desprendieron y rompieron (Jordán, com. pers.). Algunos esqueletos de *A. palmata* permanecieron en pie, pero con casi todas sus ramas rotas. Después del cuidadoso examen de algunos esqueletos se observó que no presentaban parches de tejido sobreviviente. En estas zonas no se encontraron fragmentos de *A. palmata*. Los fragmentos de las colonias de diferentes especies de escleractinios se acumularon cerca del límite entre la cresta arrecifal y la zona posterior del arrecife, como depósitos de las tormentas. La mayoría de los fragmentos no presentaron tejido sobreviviente aparente. En la zona posterior del arrecife las colonias aisladas de *A. palmata* también fueron dañadas, posiblemente debido a que tienen formas más frágiles en áreas protegidas. En muchas de las colonias examinadas no se observó tejido vivo. Muchos de los fragmentos quedaron enterrados en la arena. Los grandes macizos de *A. palmata* no fueron destruidos por las tormentas y los esqueletos tendieron a permanecer en su posición original. La mayoría de las colonias en

los bordes de los macizos murieron y posiblemente también lo hicieron aquellas que se encontraban en el interior del macizo, aunque no fue posible examinar estas zonas.

El muestreo cuantitativo sólo fue posible casi un año después de las tormentas, durante las calmas al final del verano del 1989. Los resultados del estudio (Rodríguez, 1993) indicaron que las tormentas de 1988 produjeron una elevada mortalidad (por abrasión, fractura y desprendimiento total de las colonias) de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos, que se reflejó en drásticas disminuciones en su cobertura y tamaño promedio de las colonias.

Observaciones realizadas durante los cuatro años posteriores a las tormentas no mostraron signos evidentes de recuperación (obs. pers.). A partir de 1992 empezaron a observarse un gran número de colonias pequeñas en ciertos sectores del arrecife, sugiriendo el inicio del proceso de recuperación (Rodríguez, 1993).

III. ZONA DE ESTUDIO

3.1. LOCALIZACION

El estudio se realizó en un arrecife de barrera, que se ubica frente al poblado de Puerto Morelos (20° 52' N y los 86° 52' O), Quintana Roo, México, cubriendo una distancia de aproximadamente 7 km (Fig. 1).

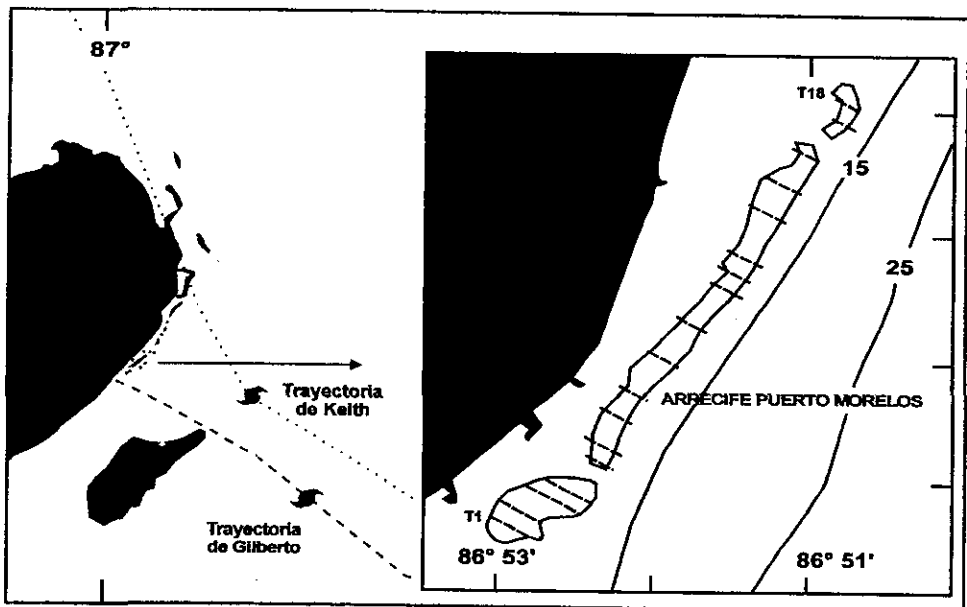


Figura 1. Localización de la zona de estudio y trayectoria de las tormentas de 1988. Las líneas punteadas dentro del arrecife indican la posición aproximada de los transectos. (Profundidad en metros; T1 = Transecto 1; T18 = Transecto 18).

Este arrecife forma parte del complejo arrecifal coralino más importante de los mares mexicanos que corre, en forma discontinua, a lo largo de la costa Oriental de la Península de Yucatán, desde Isla Contoy hasta Belice (Jordán, 1980), donde continúa hasta la Bahía de Honduras.

3.2. CONDICIONES AMBIENTALES

El arrecife de Puerto Morelos está expuesto a olas generadas por los vientos alisios, dominantes de febrero a julio, y aquéllas que resultan de tormentas provenientes del sur y el este. Entre los meses de julio y septiembre se presenta una época de "calmas" a la que sigue la época de "Nortes" (masas de aire polar) de octubre a enero (Merino y Otero, 1991) en la que se llega a generar un oleaje considerable. Las tormentas tropicales y huracanes en el hemisferio norte se forman durante los meses más cálidos del año, de junio a noviembre (Jáuregui, 1989), aunque su incidencia en el área de estudio es mayor entre los meses de agosto y octubre. El régimen de mareas en el área es semidiurno mixto, con un intervalo de oscilación diurna promedio de 20 a 30 cm, con una amplitud máxima anual de aproximadamente 50 cm (Tabla de Predicción de Mareas, 1994).

La principal determinante oceánica en estas costas es la corriente de Yucatán (25-100 cm/s; Pilot Charts) que fluye paralela al borde de la plataforma continental en dirección sur-norte. En la laguna arrecifal, dominan corrientes a lo largo de su eje mayor, con velocidades de aproximadamente 10 cm/s, que pueden alcanzar velocidades superiores a los 50 cm/s en las aberturas que se forman en la barrera arrecifal "bocanas" o entre ésta y la playa (Merino y Otero, 1991).

El clima en la zona es cálido, con temperatura media mayor a los 22°C y poca oscilación térmica (entre 5 y 7°C), de los más húmedos dentro de los subhúmedos con lluvias en verano (Tipo: Aw1(x')(i)g y el Aw2''(i));

Merino y Otero, 1991). Dada la naturaleza kárstica del continente, el drenaje es básicamente subterráneo y la influencia terrestre sobre el arrecife mínima .

3.3. ZONACION

El arrecife, para su estudio, se dividió en cuatro zonas (Fig. 2) tomando en cuenta la topografía del fondo y los parámetros de estructura comunitaria sugeridos por Jordán (1979, 1980, 1989b).

Zona Lagunar. Se localiza entre el arrecife y la costa. Su ancho varía entre 350 y 1600 m y su profundidad entre 2 y 6 m. El fondo está cubierto principalmente por arena, pastos marinos (principalmente *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) y algas. En algunas zonas aisladas, donde aflora el pavimento calcáreo, existen "parches" pequeños con comunidades coralinas típicas de fondos duros. En ciertas áreas *Halimeda incrassata* es muy abundante.

Zona Posterior. Se localiza entre la zona lagunar y la cresta arrecifal (Fig. 2) sobre una estrecha plataforma cuya extensión oscila entre 50 y 200 m aproximadamente y su profundidad entre 1 y 3 m. Presenta la mayor cobertura y diversidad específica de corales escleractinios, siendo las especies dominantes *A. palmata*, *Montastrea annularis*, *Porites astreoides*, *Agaricia agaricites* y *Diploria strigosa*. Entre las formaciones coralinas se encuentran parches de arenas gruesas y/o una combinación de pastos marinos y algas. Las algas también crecen sobre corales muertos.

Zona de Rompiente (o cresta arrecifal). Es la zona más somera del arrecife (Fig. 2). Su extensión oscila entre 30-100 m y su profundidad entre 0.5-1.5 m aproximadamente. La cobertura coralina tiende a ser intermedia entre las zonas posterior y frontal. Los constructores arrecifales dominantes son *A. palmata* y el

hidrocoral *M. complanata*. Otros organismos conspicuos de la biota son gorgonáceos (principalmente *Gorgonia* sp.) y algas.

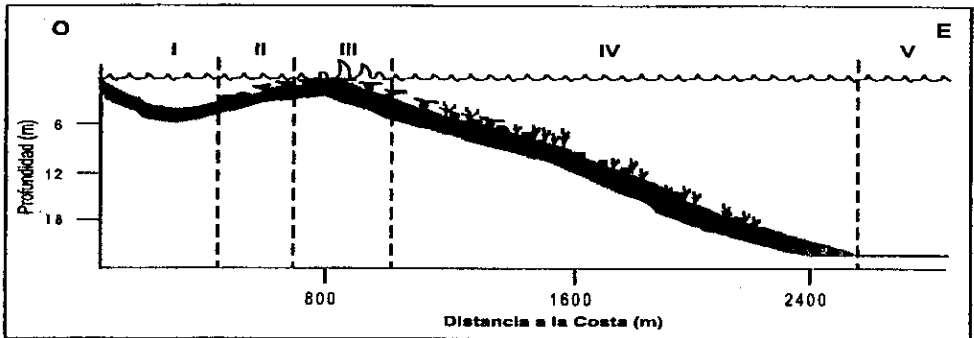


Figura 2. Perfil del arrecife de Puerto Morelos. I. Laguna; II. Zona Posterior; III. Zona de Rompiente; IV. Zona Frontal; V. Arenal; O = Oeste; E = Este. (Modificado de Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa).

Zona Frontal. Se encuentra entre la cresta arrecifal y una plataforma arenosa localizada entre 20 y 25 m de profundidad. Presenta una suave pendiente en dirección perpendicular a la barrera arrecifal con un valor aproximado de 3 a 8°. El desarrollo de la comunidad coralina es bajo y no presenta los sistemas de macizos y canales característicos de otros arrecifes del Caribe. Los gorgonáceos y las macro-algas son los organismos bentónicos más abundantes. Entre los parches arrecifales se forman depresiones en las que se acumulan arenas de origen arrecifal.

3.4. HISTORIA DE TORMENTAS TROPICALES Y HURACANES EN PUERTO MORELOS

El tiempo de retorno de tormentas mayores y huracanes en el área de estudio ha sido estimado entre 7 y 9 años para las últimas décadas (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa). Entre 1915 y 1997 nueve tormentas tuvieron trayectorias que pasaron dentro de un radio de 80 km de Puerto Morelos (Neuman *et al.*, 1978; Monthly Weather Review); cinco pasaron directamente sobre el arrecife o muy cerca de este (Tabla 1).

Tabla 1. Tormentas que han pasado dentro de un radio de 80 km del arrecife de Puerto Morelos en los últimos 80 años. (*) tormentas que pasaron muy cerca o directamente sobre el arrecife). Se incluye información del huracán Roxanne que perturbó la zona dos años después de finalizado este estudio.

Año	Nombre	Dirección	Velocidad Máxima Sostenida del Viento (km/h)	Presión Central Mínima (mb)
1916	No. 1	N	171	--
1961	Carla	N	180	968
1967	* Beulah	WNW	180	964
1970	* Ella	NW	54	--
1972	Agnes	NNE	90	998
1975	* Eloise	NW	90	1000
1988	* Gilberto	WNW	288	888
1988	* Keith	NNW	108	985
1995	Roxanne	WNW	180	956

En septiembre de 1988 el huracán Gilberto (Clase V; Monthly Weather Review), considerado como la tormenta más intensa registrada en este siglo en el hemisferio tropical Occidental (Lawrence y Gross, 1989), pasó sobre Puerto Morelos (Fig. 1; Tabla 1) (Monthly Weather Review). El huracán presentó vientos sostenidos de 288 km/h y ráfagas de 350 km/h y produjo una marejada que se elevó aproximadamente 7m sobre el nivel medio del mar (Jáuregui, 1989). Dos meses después, la tormenta tropical Keith pasó muy cerca del arrecife (Fig. 1; Tabla 1), añadiendo un nuevo vector de impacto a la comunidad coralina. Otras tormentas, que pasaron a una distancia mayor del arrecife, pueden haber tenido alguna influencia sobre este. El huracán Allen en 1980 (clase V) a pesar de haber pasado a casi 150 km del arrecife, produjo olas que fracturaron y desprendieron algunas colonias de escleractinios y gorgonáceos en el arrecife de Puerto Morelos (Jordán, 1989a).

En octubre de 1995 el arrecife fue afectado por el huracán Roxanne (Tabla 1) que pasó a una distancia aproximada de 70 km al sur de Puerto Morelos. Observaciones realizadas en marzo de 1995 indican que algunas colonias de *A. palmata* fueron fracturadas y otras desprendidas y volteadas. La mayor parte de estas colonias y de los fragmentos producidos, sin embargo, se observaron vivos. No se observaron cambios mayores con respecto a la condición que presentaba la comunidad coralina en septiembre de 1995 (Obs. Pers.). Los efectos de Roxanne no han sido cuantificados a la fecha y no se incluyen en el presente estudio. Por lo tanto, la historia de la comunidad coralina parece tener dos etapas principales, una anterior y otra posterior a las tormentas de 1988.

3.5. ACTIVIDADES ANTROPOGENICAS

Más del 60% de la población de Puerto Morelos depende económicamente del arrecife. Entre los principales usuarios están los prestadores de servicios turísticos náuticos y los pescadores. Hay 13

establecimientos que dan servicio de buceo, esnorquel y pesca deportiva a casi 80,000 turistas al año (Prestadores de Servicios Turísticos-Náuticos Kanan A.C., com. pers.). La Sociedad Cooperativa de Pescadores de Puerto Morelos cuenta con 17 socios y 11 embarcaciones (SEMARNAP, 1996). Sin embargo, el número total de pescadores es variable pues cada socio puede trabajar con más personas. Entre los principales recursos pesqueros que se extraen del arrecife se incluye la langosta (*Panulirus argus*) y varias especies de peces como meros, pargos, boquinetes y mojarras. A la fecha no hay estudios que permitan evaluar el impacto de ambas actividades sobre el arrecife.

Dada la baja profundidad de las zonas posterior y rompiente (< 2 m), su cercanía a la costa (entre 400 y 1000 m aproximadamente), y las especies de coral que crecen en ellas (muchas son ramificadas y frágiles), el arrecife de Puerto Morelos está amenazado por una gran variedad de actividades antropogénicas que incluye la colisión de embarcaciones, golpeo y fragmentación de organismos bentónicos por buzos y esnorqueadores. Es posible que también ocurra filtración de aguas negras (dada la falta de drenaje en la zona, la mala construcción de las fosas sépticas, la disposición de excretas de una Granja de Puercos en la localidad y la naturaleza kárstica del suelo), contaminación proveniente de tierra y fuentes externas de degradación de la calidad del agua, aunque no se han realizado estudios para evaluar el impacto de estos factores.

La reciente creación del Parque Marino de los arrecifes de la zona norte del Estado de Quintana Roo (Punta Nizuc, Punta Cancún e Isla Mujeres) en 1995 (a sólo 30 km de Puerto Morelos), implica una disminución en el número de permisos que se otorgarán para trabajar en esa zona. Las marinas que operaban sin permiso, o que desean aumentar el número de embarcaciones, han empezado a desplazarse hacia el sur, algunas incluso a Puerto Morelos. De no contar con herramientas legales que

permita la protección del arrecife mediante la regulación de actividades, los impactos antropogénicos al arrecife de Puerto Morelos podría aumentar considerablemente en un corto plazo.

3.6. LEGISLACION EN EL AREA

El arrecife de Puerto Morelos queda incluido en el "Acuerdo de coordinación para el Ordenamiento Ecológico de la región denominada Corredor Cancún-Tulum" publicado en el Periódico Oficial del Gobierno del Estado de Quintana Roo el 9 de junio de 1994, Tomo X, No. 7 Extraordinario, 5a. Epoca, bajo la política ecológica de "Protección". El arrecife fue decretado como Parque Nacional el 2 de febrero de 1998, comprendiendo una superficie total de 9,066-63-11 ha (Diario Oficial de la Federación, febrero de 1998) iniciando al final del polígono de Punta Nizuc y terminando en Punta Brava, al sur del poblado de Puerto Morelos.

De acuerdo con la NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, publicada en el Diario Oficial de la Federación (Mayo, 1994), *Acropora palmata* está incluida bajo la categoría de especie sujeta a protección especial.

IV. MATERIAL Y METODOS

Considerando los objetivos del presente estudio, el muestreo se diseñó con el propósito de incluir un amplio sector arrecifal, en lugar de pequeñas áreas detalladas (Green, 1979). La mayor parte de la información utilizada deriva de registros de video filmados en 1993. Esta información se compara con registros anteriores realizados en 1979 (Jordán, 1980) y en 1989 (Rodríguez, 1993) con el objetivo de entender mejor los patrones observados en 1993. Los registros de 1979 y 1989 se obtuvieron con el método de intersección por transectos lineales (Loya, 1972; Porter, 1972) con el objetivo de analizar la estructura comunitaria de colares escleractinios. Todos los muestreos se realizaron durante la época de "calmas" al final del verano.

4.1. VIDEO -TRANSECTOS (1993)

Entre agosto y octubre de 1993 se muestrearon 18 transectos distribuidos a lo largo de los casi siete kilómetros de barrera arrecifal orientados perpendicularmente a la cresta (la posición de cada transecto se presenta en la figura 1). El número de transectos se determinó considerando los resultados obtenidos en un muestreo realizado en 1992 (Rodríguez, 1993) y con base en observaciones realizadas en recorridos en esnorquel a lo largo y ancho del arrecife de Puerto Morelos. Utilizando una tabla de números al azar se determinó la distancia entre dos transectos consecutivos, la cual varió entre 92 y 919 m (media = 406 m; desviación estandar = ± 262 m). Para posicionar el punto de inicio de cada transecto en el área de estudio, se utilizó un sextante con precisión de dos décimas de minuto. El faro de Puerto Morelos y tres antenas de telecomunicación sirvieron como punto de referencia (Fig. 1). La posición de las antenas se registró con un GPS (Global Positioning System).

El transecto se delimitó con una cinta métrica. El muestreo sobre el transecto se hizo con una cámara de video comercial Hi-8mm (Uychiaoco *et al.*, 1992), dentro de una caja estanca (Sony Handycam, MPK-TRS) (Fig. 3). La distancia entre la cámara y el fondo se ajustó usando una varilla de 40 cm fija a la caja estanca, que portó una escala horizontal al final. El eje del lente de la cámara se mantuvo en posición vertical al sustrato, manteniendo el extremo de la varilla lo más cerca posible de la superficie ($\pm 1-3$ cm), para que el ancho del transecto fuera de aproximadamente 0.5 m y se obtuviera una resolución menor a medio centímetro. El video fue tomado con luz natural y película de alta resolución (Hi-8, Metal-E). A lo largo del transecto se registró la profundidad cada 10 m de distancia y se marcó el punto en la imagen de video. Esto permitió dividir cada transecto en sectores continuos (de aproximadamente 10×0.5 m) facilitando el análisis de la cinta.

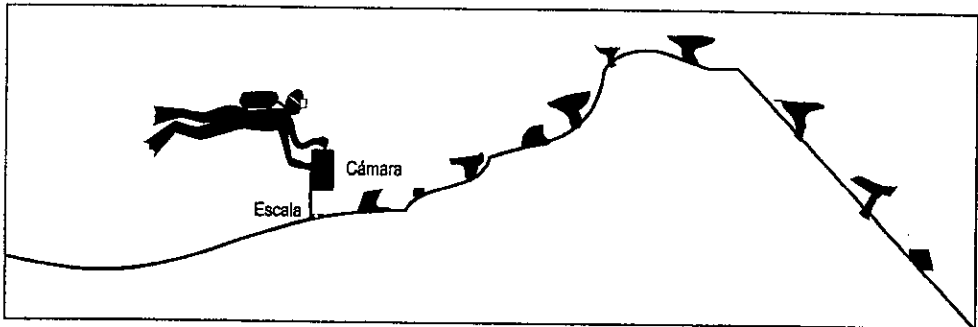


Figura 3. Buzo filmando video-transecto

Las imágenes de video se analizaron en el laboratorio proyectándolas en una pantalla de televisión. Cada transecto se dividió en tres zonas (posterior, rompiente y frontal), con base en la profundidad, topografía y estructura de la comunidad coralina (principalmente distribución y abundancia de *Gorgonia* spp., *M. complanata* y algas, por ser especies características de la zona de rompiente).

4.2. TAMAÑO DE MUESTRA

El tamaño medio de las colonias de *A. palmata* en 1993 fue del orden de 80 cm². El área promedio cubierta por una cuadro de video en la pantalla de televisión, a la distancia que determinó la filmación, fue de 1976 cm² (± 145 cm²), casi 20 veces mayor que el tamaño medio de las colonias, por lo que es adecuado como unidad de muestreo (Green, 1979). El tamaño mínimo de muestra se estimó en 60 unidades de muestreo (Fig. 4a) graficando la media acumulada del número de colonias contra el número de unidades de muestreo y estimando "a ojo" el punto en el que la curva tendió a estabilizarse (Kershaw, 1978). Sin embargo, dada la evidente agregación en la distribución de las colonias de *A. palmata*, se determinó muestrear en todo el intervalo de distribución de la especie en cada transecto. El transecto inició en el límite entre la laguna arrecifal y la zona posterior, y terminó en la zona frontal a una profundidad de cinco metros o hasta donde se encontró el límite inferior de distribución de *A. palmata*. La longitud total de los transectos varió entre 50 y 370 m, dependiendo del intervalo de distribución vertical de la especie y de la topografía arrecifal.

4.3. PARAMETROS OBTENIDOS

En cada transecto se cuantificó el número de colonias de *A. palmata* por m², definiendo una colonia como cualquier área de tejido de coral físicamente separada de sus vecinos (Connell, 1973). En cada colonia se midió el diámetro máximo del tejido vivo (precisión ± 0.1 cm) y su área proyectada horizontalmente sobre el sustrato (precisión = 2 cm²). Este último indicador permitió estimar el porcentaje de cobertura. El área de las colonias se midió utilizando acetatos cuadriculados (de diferentes áreas) sobrepuestos a la pantalla de televisión.

Dado que no todas las colonias interceptadas quedaron completas dentro del video-transecto, éstas se clasificaron en dos categorías: (a) completas y (b) incompletas. Ambas categorías se juntaron al analizar la densidad y cobertura y se trabajaron por separado en los análisis que involucraron el tamaño de las colonias.

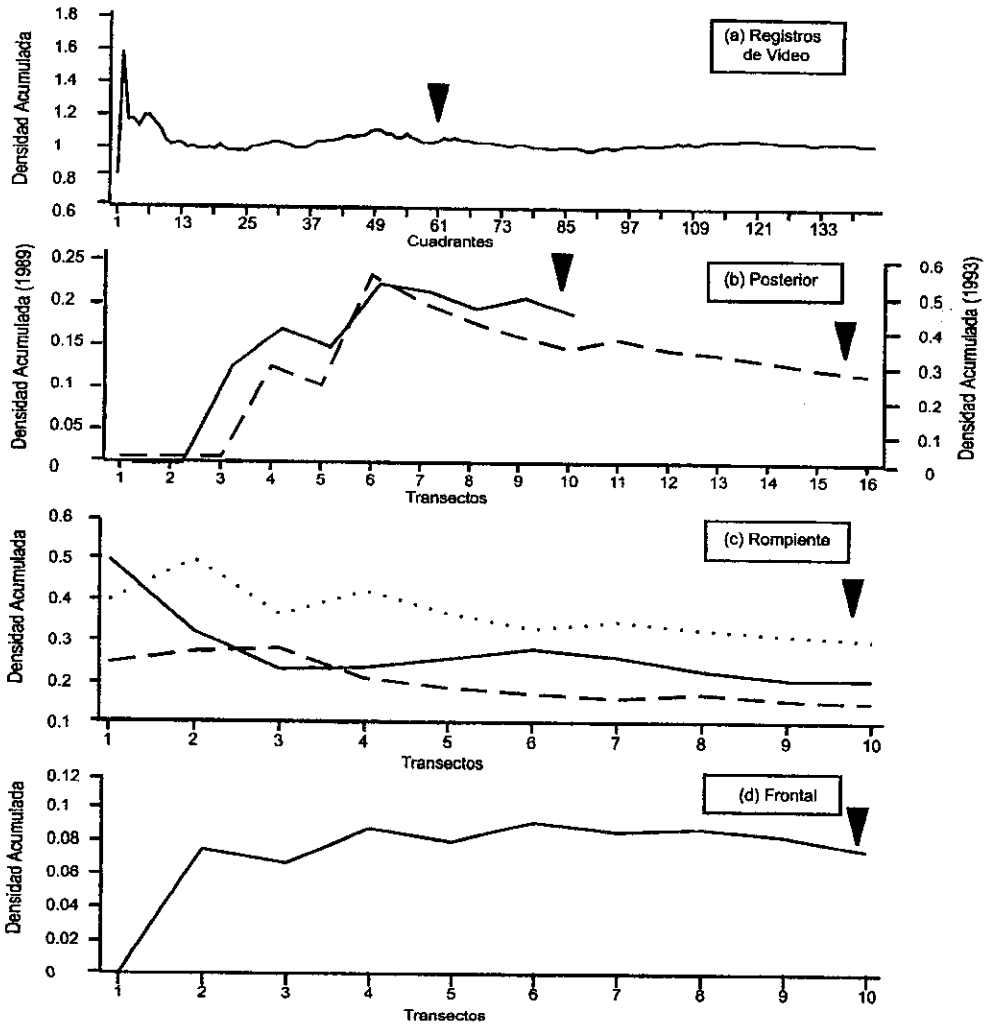


Figura 4. Curvas acumulativas de la densidad de *Acropora palmata* en función del número de cuadrantes o transectos. La flecha indica el punto seleccionado como tamaño de muestra adecuado. Cada curva se construyó promediando 5 curvas ordenadas al azar. (1979 ; 1989----- ; 1993———).

Dependiendo de su forma de crecimiento, las colonias se dividieron en dos categorías: (a) incrustantes (aquellas con tendencia a adquirir la forma del sustrato en que crecían, sin ramas proyectándose hacia arriba) y (b) ramificadas (con ramas proyectándose hacia arriba). Las formas intermedias con ramas incipientes fueron incluidas en la segunda categoría. En algunos casos, colonias que eran claramente incrustantes se encontraron envolviendo ramas muertas de *A. palmata* dando la impresión de ser ramificadas. Algunas de estas ramas se fracturaron con el objeto de inspeccionar secciones perpendiculares y se observó la presencia de diferentes capas de crecimiento separadas por capas de algas muertas, que posiblemente corresponden a diferentes períodos de crecimiento incrustante; por lo tanto, este tipo de colonias se incluyeron siempre en la primera categoría. Los fragmentos (colonias que no están fijas al sustrato) vivos de *A. palmata* se cuantificaron por separado con el propósito de conocer su patrón de distribución y abundancia.

Posteriormente se registró el tipo de sustrato ocupado por cada colonia viva de *A. palmata*. El sustrato disponible fue dividido en cuatro categorías: (a) Esqueleto muerto de *A. palmata* que permaneció en pie después de las tormentas; (b) Esqueleto muerto de *A. palmata* que fue desprendido por las tormentas pudiendo quedar volteado o no y posiblemente transportado (incluye ramas rotas > 20 cm de diámetro máximo); (c) Pavimento Calcáreo y (c) Pedacería (fragmentos de coral o ramas < 20 cm de diámetro máximo). El área total ocupada por cada tipo de sustrato (estimada en la misma forma que el área de las colonias) permitió conocer la densidad de colonias vivas de *A. palmata* en cada sustrato particular.

4.4. INTERCEPCION POR TRANSECTOS LINEALES (1979, 1989)

Los datos correspondientes a 1979 y 1989 fueron obtenidos por Jordán (1979) y Rodríguez (1993), con el objeto de conocer la estructura comunitaria de corales escleractinios en el arrecife de Puerto Morelos. El método utilizado por ambos autores se describe a continuación.

El muestreo fue estratificado separando las zonas posterior, rompiente y frontal. En cada zona se posicionaron al azar un número variable de transectos lineales perpendiculares a la cresta arrecifal. Se registraron todas las especies de coral interceptadas por el transecto, midiendo su longitud proyectada en la línea para estimar el tamaño de la colonia y su cobertura.

El tamaño de muestra se determinó graficando el número acumulado de especies de corales contra el número de metros muestreados, aceptando como adecuado aquel punto en el que la curva tendió a la asintota, el cual correspondió a transectos de 20 m de longitud. El número de transectos se determinó graficando el número acumulado de especies por transecto en función del número de transectos y varió entre 10 (zonas rompiente y frontal) y 16 (zona posterior).

Con el propósito de determinar si el tamaño de muestra utilizado por Jordán (1980) y Rodríguez (1993) para la comunidad coralina, era adecuado para estimar cambios en la condición de *A. palmata*, se realizó un análisis *a posteriori*, graficando la varianza acumulada (de cinco ordenamientos al azar) del número de colonias de *A. palmata* contra el número de transectos, aceptándose como tamaño de muestra adecuado aquel punto en el que la varianza acumulada fue menor al 5% de la varianza total. Este análisis mostró que el número de muestras utilizado en 1979 y 1989 (para la comunidad coralina) es también adecuado para estimar cambios en el número de colonias de *A. palmata* (número de intercepciones) (Fig. 4 b, c y d).

La densidad, frecuencia y cobertura de *A. palmata* en los transectos se utilizaron para determinar su importancia relativa con respecto a otros corales duros (modificado de Franco *et al.*, 1985):

Importancia relativa (I.R.) = (Frecuencia relativa + Densidad relativa + Abundancia relativa) / 3

Donde: Frecuencia Relativa = $\frac{\text{Frecuencia de la especie X}}{\text{Frecuencia de todas las especies}} * 100$

$$\text{Frecuencia de la especie X} = \frac{\text{No. de transectos en que aparece la especie X}}{\text{Total de transectos muestreados}}$$

Densidad Relativa = $\frac{\text{No. de colonias de la especie X}}{\text{No. total de colonias}} * 100$

Abundancia Relativa = $\frac{\text{Cobertura de la especie X}}{\text{Cobertura de todas las especies}} * 100$

Con el propósito de comparar los datos obtenidos en 1993 con aquellos de muestreos previos (1979 y 1989), se hizo una simulación del muestreo de intersección por transectos lineales (Loya, 1972) sobre las imágenes de video. Esto se realizó colocando un transecto lineal sobre la pantalla de televisión. Se muestrearon al azar 10 transectos lineales de 20 m de longitud en cada zona arrecifal, siguiendo la misma metodología mencionada con anterioridad, para estimar la densidad, tamaño y cobertura de las colonias de *A. palmata*. Después de transformar los datos (Arcseno; Zar, 1974) y probar la igualdad de varianzas ($p < 0.05$) se comparó mediante una prueba de Student ("t") (Zar, 1974) el porcentaje de cobertura obtenido mediante ambas metodologías para cada zona arrecifal. No se registraron diferencias significativas entre ambos resultados en ninguna de las tres zonas arrecifales (Posterior: $t = 0.2122$, g.l. = 18, $p = 0.83$; Rompiente: $t = 0.2605$, g.l. = 18, $p = 0.80$; Frontal: $t = 1.0751$, g.l. = 16, $p = 0.30$). El tamaño de muestra se estimó de la misma forma que para los muestreos de 1979 y 1989 (Fig. 4 b, c y d).

Como la mayoría de los datos presentaron una distribución asimétrica, se utilizaron pruebas no-paramétricas para las comparaciones estadísticas, siguiendo las recomendaciones de Zar (1974), Green (1979), Sokal y Rohlf (1981), Siegel y Castellan (1988) y Salgado-Ugarte (1992).

V. RESULTADOS

El capítulo de resultados se divide en dos partes. En la primera se responde a la primer pregunta planteada en los objetivos: ¿Cual fue el impacto de las tormentas de 1988 en *Acropora palmata* en el arrecife de Puerto Morelos? Para esto se describen los cambios en la cobertura, número de colonias vivas y tamaño de intersección de *A. palmata* en las tres zonas (posterior, rompiente y frontal) del arrecife, en un periodo de 14 años que abarca de 1979 a 1993. Se analiza el impacto de las tormentas de 1988 en cada zona arrecifal, comparando información obtenida de transectos lineales en campo, nueve años antes (1979) y un año después (1989). Posteriormente se comparan los datos de 1989 con los obtenidos cinco años después de las perturbaciones (1993), mediante transectos simulados (ver Material y Método), con el propósito de responder la segunda pregunta planteada: ¿Se está recuperando *A. palmata* después de las tormentas de 1988?. Al final de esta parte se hace una breve discusión de los resultados obtenidos.

En la segunda parte se describen y analizan los patrones espaciales de recuperación de *A. palmata* en 1993 en términos de su cobertura, densidad, tamaño, forma de crecimiento y tipo de sustrato ocupado, haciendo comparaciones entre y dentro de las zonas arrecifales. Esto permite conocer qué tan variable es el proceso de recuperación y qué factores influyen en la recuperación de *A. palmata*. Para estos análisis se utilizaron datos provenientes de los video-transectos realizados en 1993.

5.1. CAMBIOS ENTRE 1979 y 1993

Entre 1979 y hasta mediados de 1988, *A. palmata* no mostró cambios evidentes en sus patrones de distribución y abundancia relativa en el arrecife de Puerto Morelos (Jordán, com. pers.), debido a la ausencia de perturbaciones físicas y/o biológicas de importancia, por lo que se puede suponer que los valores

registrados para 1979 (Jordán, 1980) eran muy similares a aquéllos que presentaba la especie antes de las tormentas de 1988.

5.1.1. ZONA POSTERIOR

En 1979, *Acropora palmata* era la especie dominante en la zona posterior, presentando grandes macizos. Esta condición resultaba en un bajo número de colonias (Tabla 2) de tamaños muy grandes (Tabla 2). Su elevada importancia relativa (Tabla 3) estaba determinada por su alta frecuencia relativa y cobertura (31.68%), que era casi tres veces mayor que la del resto de las especies de coral (escleractinios y *Millepora complanata*) combinadas (10.90%).

Tabla 2. Cobertura lineal, densidad y tamaño de las colonias de *A. palmata* en tres zonas del arrecife de Puerto Morelos en 1979, 1989 y 1993. Los valores corresponden a las medianas. El valor entre paréntesis corresponden al intervalo de confianza de la mediana (95%). Los valores de la zona posterior en 1979 (*) corresponden a la media (ver texto).

ZONA	Muestreo	Cobertura (%)	No. Colonias Interceptadas/m	Tamaño de Intersección (cm)
Posterior	1979 *	37.1 *	0.04 *	801.3 *
	1989	0 ± 0.03	0 ± 0.01	13.5 ± 21.3
	1993	1.7 ± 3.0	0.1 ± 0.2	17.3 ± 24.5
Rompiente	1979	8.3 ± 7.4	0.2 ± 0.2	45.2 ± 7.4
	1989	1.5 ± 1.1	0.1 ± 0.1	3 ± 1.3
	1993	3.7 ± 2.7	0.2 ± 0.2	15 ± 6.4
Frontal (hasta 5m)	1979	-	-	-
	1989	-	-	-
	1993	2.2 ± 1.5	0.2 ± 0.1	17.6 ± 5

En 1989, casi un año después del impacto de Gilberto y Keith, la importancia relativa de *A. palmata* se redujo drásticamente (Tabla 3) como resultado de una elevada mortalidad. La cobertura registrada en 1989 (0.24%) fue menos del 1% de la registrada diez años antes. Debido a que no se contó con los datos de campo del muestreo realizado en 1979, el análisis estadístico entre 1979 y 1989 se restringió a la comparación de una observación (en 1979) contra la media de una muestra (la de 1989) (Sokal y Rohlf 1969; pg. 231), con la hipótesis nula de que ambas muestras se tomaron de una misma población estadística. Las diferencias fueron significativas en la cobertura ($t = 51.72$; g.l. = 15; $p < 0.001$) y tamaño de intersección de las colonias ($t = 42.72$; g.l. = 15; $p < 0.001$) de *A. palmata* y no significativas para el número de colonias interceptadas por metro ($t = 0.6473$; g.l. = 15; $p > 0.5$), indicando que el principal efecto de las tormentas fue la reducción en la cantidad de tejido vivo de *A. palmata*.

Tabla 3. Valor de importancia relativa de *Acropora palmata* con respecto al resto de los corales duros (escleractinios y *Millepora complanata*) en cada una de las zonas del arrecife de Puerto Morelos en 1979, 1989 y 1993. Entre paréntesis se indica la posición que ocupó *A. palmata*.

AÑO	ZONA		
	Posterior	Rompiente	Frontal
1979	46.2 (1o.)	32.3 (1o.)	--
1989	6.2 (5o.)	22.4 (1o.)	--
1993	30.3 (1o.)	34.9 (1o.)	25.8 (2o.)

En 1993, cinco años después de Gilberto y Keith, *A. palmata* volvió a ser la especie dominante en la zona posterior, por un aumento significativo ($U = 34.5$; $p = 0.008$; Mann-Whitney) en su cobertura y densidad con respecto a 1989. La mediana de la cobertura se incrementó de 0% a 1.67% (Tabla 2) y la densidad de 0.001 col/m² a 0.1 col/m² (Tabla 2). El tamaño de las colonias no fue significativamente diferente entre 1989

y 1993 ($U = 14$; $p = 1.000$; Tabla 2). El valor de importancia relativa de *A. palmata* aumentó considerablemente con respecto a 1989 aunque todavía estuvo por debajo del valor registrado en 1979 (Tabla 3).

5.1.2. ZONA DE ROMPIENTE

En 1979 *A. palmata* aportaba más de la mitad (14.46%) de la cobertura total (27.31%) por corales (escleractinios y *Millepora complanata*) en la zona de rompiente. La cobertura lineal era muy variable entre los transectos (entre 3.4% y 34.3%), al igual que el tamaño promedio interceptado (entre 21.8 y 60.1 cm) y la densidad (entre 0.10 y 0.61 colonias/m) (Jordán *et al.*, 1981). En 1989, un año después de las tormentas, se aprecia una disminución en la mediana de la cobertura lineal de *A. palmata* a menos del 18% del valor registrado en 1979 (Tabla 2), la mediana del número de colonias se redujo en un 50% y la mediana del tamaño interceptado a menos del 25% (Tabla 2). Los reducciones fueron significativas ($p < 0.05$; Mann-Whitney) en la cobertura ($U = 100$; $p = 0.000$) y tamaño de las colonias ($U = 90$; $p = 0.000$) y no significativa ($U = 74$; $p = 0.067$) en el número de colonias (Tabla 2).

En 1993, hubo un incremento aparente en la cobertura de *A. palmata*, que resultó de la presencia de un mayor número de colonias de tamaño más grande (Tabla 2). Las diferencias entre ambos períodos de muestreo en los tres indicadores, sin embargo, no fueron significativas ($p > 0.05$). Como se discutirá más adelante estas diferencias no significativas probablemente resultan de la alta variabilidad registrada en el proceso inicial de recuperación.

Es importante notar que en los 14 años que se ha estudiado el arrecife de Puerto Morelos *A. palmata* siempre ha ocupado el primer lugar en importancia relativa en la cresta arrecifal (zona de rompiente), incluso después de las tormenta de 1988 (Tabla 3).

5.1.3. ZONA FRONTAL

En 1979 y 1989 *Acropora palmata* no se registró a en los transectos realizados a 5 m de profundidad en la zona frontal, mientras que en 1993 la especie si fue registrada. Esta situación posiblemente resulta de dos causas. En 1979 y 1989 el muestreo fue estratificado y los transectos se realizaron a intervalos de 5 m de profundidad, mientras que en 1993 los transectos abarcaron desde el final de la cresta arrecifal hasta la profundidad máxima en que se distribuyó *A. palmata* (máximo = 8 m). Por lo tanto, es posible que las diferencias registradas entre ambos períodos de muestreo hayan sido influenciadas por el mayor detalle con que se realizó el muestreo en 1993. Por otra parte, tanto en 1979 como en 1989, Jordán (1980) y Rodríguez (1993) señalaron la presencia de "algunas colonias aisladas de *A. palmata*, de tamaños relativamente grandes".

En 1993 los valores de cobertura, densidad y tamaño de intersección de *A. palmata* en la zona frontal fueron ligeramente mayores a los registrados en la zona posterior en el mismo periodo (Tabla 2) y la especie ocupó la 2a. posición en importancia relativa (Tabla 3), indicando un incremento en su abundancia relativa.

5.1.4. CONCLUSION I

Esta primera parte del estudio responde a la primer pregunta planteada, respecto a cuál fue el efecto de las tormentas de 1988 en *A. palmata* en el arrecife Puerto Morelos. Los resultados obtenidos reflejan el gran daño producido a *A. palmata* por el huracán Gilberto y la tormenta tropical Keith en 1988, especialmente en la zona posterior del arrecife. La drástica disminución en la cobertura se produjo principalmente por la elevada mortalidad de tejido, ya que el número de colonias registradas, tanto en la zona posterior como en la zona de rompiente, fue similar antes y después de las perturbaciones.

A pesar de la gran cantidad de tejido que se perdió, *A. palmata* presentó signos evidentes de recuperación cinco años después de las tormentas. Esto responde la segunda pregunta planteada en este estudio, y permite afirmar que *A. palmata* es capaz de recuperarse de eventos catastróficos mayores. El incremento en su valor de importancia relativa, en las tres zonas arrecifales, a sólo cinco años del huracán más intenso registrado en este siglo en el hemisferio tropical Oeste (Lawrence y Gross, 1989) es extremadamente importante si se considera que aparentemente la especie está desapareciendo en arrecifes en los que alguna vez fue abundante, como Florida (Davis, 1982 citado en Knowlton *et al.*, 1990; Jaap *et al.*, 1989) y Barbados (Lewis, 1984). La recuperación de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos no fue evidente durante los primeros años posteriores a las tormentas, indicando un período de rezago antes de que el proceso de recuperación iniciara. Esta situación coincide con las observaciones de Bak y Engel (1979), Hughes (1984), Knowlton *et al.*, (1981) Rogers *et al.*, (1982) y Rosesmyth (1984) respecto a la mortalidad retrasada de sobrevivientes y el poco éxito de nuevos reclutas, poco tiempo después de perturbaciones naturales mayores.

Los resultados obtenidos en esta primera parte del estudio muestran que dentro de cada zona arrecifal la variabilidad en la distribución y abundancia de esta especie es muy alta y conllevan a realizar un análisis más detallado del proceso de recuperación.

5.2. PROCESO INICIAL DE RECUPERACION (HASTA 1993)

El área muestreada, número de video-transectos, número de cuadrantes por zona y número de colonias registradas en el muestreo de 1993 se presentan en la tabla 4.

Tabla 4. Área muestreada, número de transectos, número de cuadrantes y número de colonias vivas de *Acropora palmata* registradas en cada zona del arrecife Puerto Morelos en 1993.

	ZONA		
	Posterior	Rompiente	Frontal
Área Muestreada (m ²)	660	441	868
Transectos (N)	18	18	18
Cuadrantes (N)	126	87	168
Colonias Registradas (N)	578	553	628

5.2.1. DENSIDAD, COBERTURA, TAMAÑO Y FORMA DE CRECIMIENTO

La densidad de *Acropora palmata* fue significativamente diferente en las tres zonas arrecifales (Kruskal-Wallis: $p = 0.0000$, $N = 3$, $n = 381$). El número de colonias fue significativamente más alto ($p < 0.05$; comparación múltiple no-paramétrica para tamaños de muestra desiguales) en la zona de rompiente (Mediana \pm Intervalo de Confianza al 95% = 0.76 ± 0.28 col/m²) que en las zonas posterior (0.19 ± 0.17 col/m²) y frontal (0.19 ± 0.11 col/m²), no registrándose diferencias significativas entre estas dos últimas. Al analizar la cobertura se obtuvo un resultado similar, siendo ésta significativamente más alta ($p < 0.05$) en la zona de rompiente (Mediana \pm Intervalo de Confianza al 95% = 1.97 ± 0.97 %) que en las posterior (0.14 ± 0.61 %) y frontal (0.59 ± 0.33 %), sin diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las dos últimas.

De las 1755 colonias de *A. palmata* registradas, 1,037 (59%) se registraron completas dentro de los video-transectos (ver Material y Método) con un intervalo de tamaños entre 1.5 cm² y 1760.8 cm². Las 718 (41%) colonias restantes se registraron incompletas, ya sea porque quedaron en el margen del transecto (91.5% de

RESULTADOS

los casos) o porque eran tan grandes que excedían el área cubierta por éste (8.5% de los casos). Las colonias incompletas se encontraron en un intervalo de tamaños entre 1.5 cm² y 9803.6 cm² (Tabla 5). Los intervalos de tamaño (por área y por diámetro máximo), tanto para las colonias completas como para todas las colonias (completas + incompletas), para cada zona arrecifal, se presentan en la tabla 5.

Tabla 5. Estadísticos del tamaño (área y diámetro máximo) de las colonias de *Acropora palmata* registradas en cada zona del arrecife de Puerto Morelos en 1993. Sesgo en la distribución de frecuencias (g1); intervalo de tamaños y mediana (\pm intervalo de confianza (I.C.) al 95%). Se indican por separado los valores obtenidos al analizar a todas las colonias registradas y a aquellas registradas incompletas dentro del video-transecto (ver texto).

	ÁREA (cm ²)			DIAMETRO MAXIMO (cm)		
	Posterior	Rompiente	Frontal	Posterior	Rompiente	Frontal
Todas las Colonias						
N	574	553	628	574	553	628
g1	4.4	4.9	5.9	2	3.1	1.4
Intervalo de tamaño	2.8 - 7256.2	2.8 - 6995.4	1.5 - 9803.6	1.9 - 182.9	1.8 - 229.5	2.0 - 199.0
Mediana (\pm I.C. 95%)	126.6 (23.9)	117.7 (20.1)	124.8 (22.1)	19.5 (1.7)	17.6 (1.5)	18.5 (1.5)
Sólo colonias completas						
N	301	348	388	301	348	388
g1	3	2.5	2.8	1.8	1.5	1.4
Intervalo de tamaño	2.8 - 1553.3	2.8 - 1315.2	1.5 - 1760.8	1.9 - 95.6	1.8 - 74.2	2.0 - 81.0
Mediana (\pm I.C. 95%)	68.0 (13.9)	73.7 (12.6)	69.7 (14.9)	13.3 (1.2)	13.6 (1.2)	13.6 (1.2)

Las distribuciones de frecuencias de tamaños (por área) en las dos categorías presentaron un fuerte sesgo (g1) hacia la derecha (Tabla 5) indicando una alta dominancia de colonias pequeñas y sugiriendo una fase inicial de recuperación de la especie. No se registraron diferencias significativas en la distribución de

frecuencias de tamaños de colonias de *A. palmata* entre las tres zonas arrecifales (Tabla de Contingencia; g.l. = 32; $p > 0.05$), indicando una etapa similar en el proceso de recuperación. La estructura de tamaños registrada en 1993 contrasta fuertemente con la registrada antes de las perturbaciones, en donde dominaban colonias de gran tamaño.

Con el propósito de determinar la contribución que hace cada clase de tamaño de las colonias a la cobertura total de *A. palmata*, se graficó el porcentaje acumulado del número de colonias y la cobertura contra la clase de tamaño (área) de las colonias (Fig. 5). Más del 80% de las colonias registradas tuvieron áreas menores a 500 cm² y contribuyeron en conjunto con menos del 30% de la cobertura total de *A. palmata*, mientras que cerca del 11% de las colonias, con tamaños mayores a 1000 cm² contribuyeron con más del 50% de la cobertura (Fig. 5).

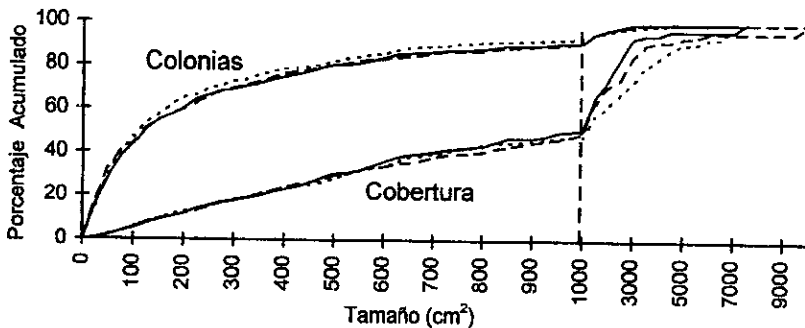


Figura 5. Porcentaje acumulado del número de colonias y la cobertura de *Acropora palmata* graficado contra el tamaño de las colonias (área proyectada sobre el sustrato) en tres zonas del arrecife de Puerto Morelos en 1993. (Posterior ———; Rompiente; Frontal - - - - -).

Un análisis exploratorio de datos indicó que la mayoría de las colonias incluidas en ese 11% correspondían a "casos extremos" (datos con un comportamiento diferente del grueso de los datos: valor mayor o menor a 1.5 veces el valor del rango intercuartil; Salgado-Ugarte, 1992; Tabla 6) y aportaron entre el 53.8 y 58.5% de la cobertura total de *A. palmata*. Todos los casos extremos registrados fueron colonias de tamaño grande y se encontraron en más de la mitad de los transectos muestreados (66%), sugiriendo la coexistencia de dos poblaciones con historias diferentes: una que sobrevivió a las tormentas, caracterizada por colonias relativamente grandes y poco abundantes y otra caracterizada por colonias pequeñas muy abundantes.

Tabla 6. Número de colonias de *Acropora palmata* identificadas como "casos extremos" en cada zona del arrecife de Puerto Morelos en 1993. Se indica el intervalo de tamaño (área), el porcentaje que representan del número total de colonias registradas, su contribución a la cobertura total y el número de transectos en que se registraron (de un total de 18 en cada caso). (R.I. = Rango Intercuartil).

	POSTERIOR	ROMPIENTE	FRONTAL
Número de colonias	62	57	73
Intervalo de tamaño (cm ²)	952 - 7256	749 - 7090	910 - 9804
Colonias (%)	10.9	10.3	11.6
Cobertura (%)	53.8	58.5	57.4
# de transectos en que aparecen	12	12	12

Las colonias jóvenes de *A. palmata* presentan un crecimiento inicial paralelo al sustrato, formando una especie de costra (Van Morsel, 1988) que dará origen a la base de la colonia y a partir de la cual brotarán las ramas. Las colonias con forma incrustante pueden originarse también por mortalidad parcial de una colonia, ya que el tejido sobreviviente crece cubriendo el esqueleto expuesto. En 1993 en Puerto Morelos se

observó que tanto las colonias pequeñas como las grandes presentaron las dos formas de crecimiento: incrustante (39.7% de las colonias) y ramificada (60.3%). En las tres zonas arrecifales las colonias ramificadas fueron más abundantes que las incrustantes (Fig. 6), aunque la proporción entre ambas categorías fue significativamente diferente entre las zonas ($p < 0.05$; prueba de independencia de Fisher), enfatizando la alta variabilidad en la recuperación de *A. palmata*.

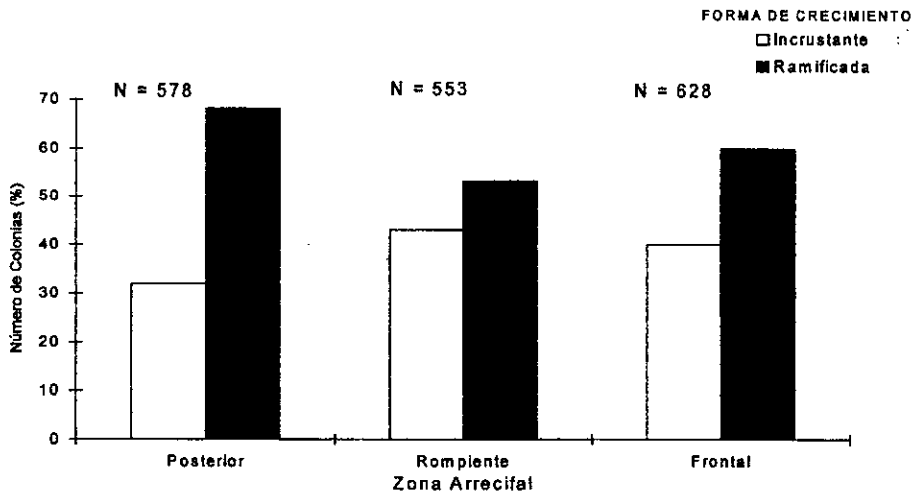


Figura 6. Porcentaje del número de colonias de *Acropora palmata* en función de la forma de crecimiento para cada zona arrecifal en Puerto Morelos 1993. (N = número de colonias total).

El tamaño de las colonias incrustantes se encontró en un intervalo entre 1.5 cm² y 3141.0 cm² de tejido vivo, con la mediana localizada cerca de los 45.0 cm² en las tres zonas arrecifales (Fig. 7). Más del 82.8% de las colonias presentaron áreas menores a 187.5 cm². El tamaño de las colonias ramificadas fue más variable, encontrándose en un intervalo entre 8.5 cm² y 9803.6 cm², con la mediana localizada cerca de los 200 cm² en las tres zonas arrecifales (Fig. 7).

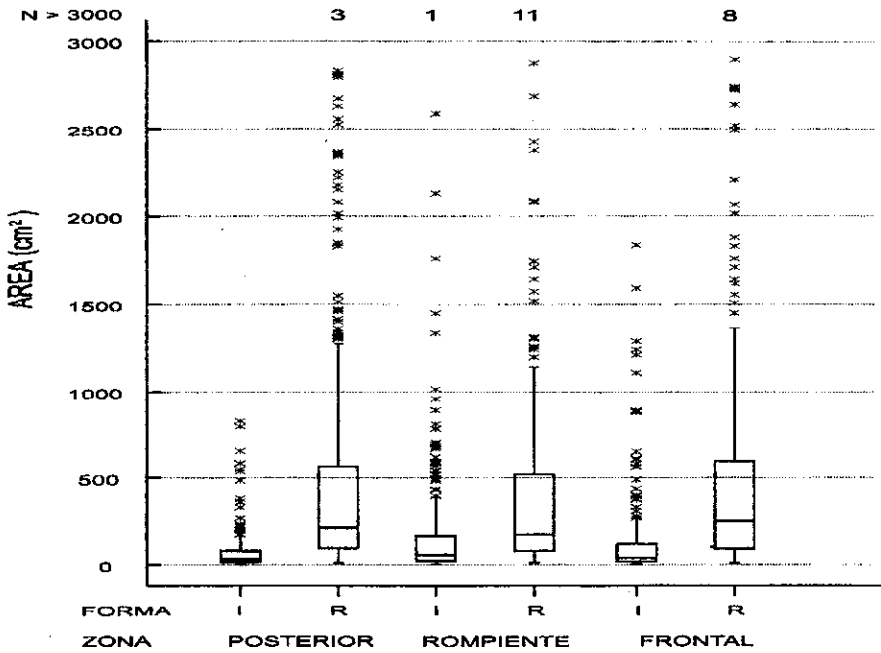


Figura 7. Diagramas de caja para el tamaño (área) de las colonias de *Acropora palmata* en sus dos formas de crecimiento (I = incrustante; R = ramificada) en tres zonas del arrecife de Puerto Morelos en 1993. Los asteriscos (*) indican los casos extremos; la línea dentro de la caja la posición de la mediana. Los valores en la parte superior corresponden al número de colonias con áreas mayores a 3000 cm².

5.2.2. FRAGMENTOS DE *Acropora palmata* EN 1993

Los fragmentos de *A. palmata* se analizaron por separado. Un "fragmento" se define como una porción viva de una colonia de coral que ha sido separada físicamente, por el rompimiento del esqueleto, del resto de la colonia (Highsmith, 1982). También se consideran fragmentos a aquellas colonias que fueron desprendidas desde su base. Los fragmentos registrados en 1993 no necesariamente se originaron durante las tormentas

de 1988, pudiendo ser resultado de tormentas menores o Nortes posteriores.

En 1993 se registraron 89 fragmentos vivos de *A. palmata*, que corresponden al 5% del total de las colonias registradas. Su intervalo de tamaños estuvo comprendido entre 2.8 cm² y 856.62 cm² (mediana = 59.3 cm²; media = 104.9 ± 132.88 cm²). Los fragmentos se registraron en 13 (72%) de los 18 transectos y en 40 (10.5%) de los 381 cuadrantes muestreados, con un mínimo de 0 fragmentos por transecto y un máximo de 34 (Tabla 7).

Tabla 7. Número de fragmentos de *Acropora palmata* registrados en cada transecto y frecuencia de ocurrencia en los cuadrantes. La distancia entre los transectos es con respecto al número 1.

Transecto	Distancia (metros)	Numero de Fragmentos	Frecuencia	Transecto	Distancia (metros)	Numero de Fragmentos	Frecuencia
1	0	0	0	10	3172	0	1
2	92	0	0	11	3659	7	4
3	200	0	0	12	3875	7	5
4	362	1	1	13	3983	5	2
5	686	2	1	14	4848	15	6
6	956	1	1	15	5443	5	3
7	1443	2	1	16	6092	34	7
8	1821	2	1	17	6741	4	2
9	2253	0	1	18	6903	4	4

La distribución y densidad de fragmentos de *A. palmata* se analizó en función de la distancia a la cresta arrecifal. Los fragmentos se registraron hasta 130 m de distancia de la cresta arrecifal hacia el posterior y hasta 140 m hacia el frontal (Tabla 8), no encontrándose diferencia significativa en la densidad de fragmentos hacia ambos lados de la cresta ($Z = 1.8590$, $p = 0.0630$) ni asociación entre la densidad de

fragmentos de *A. palmata* y la distancia a la cresta (Correlación de Spearman; hacia el posterior: $r_s = -0.1163$, $p = 0.1229$, $n = 177$; hacia el frontal: $r_s = -0.0372$, $p = 0.5969$, $n = 203$). La distribución de fragmentos de *A. palmata* en los transectos fue amontonada (razón varianza/media: hacia posterior = 2.27; hacia frontal = 9.78).

Tabla 8. Abundancia y distribución de fragmentos de *Acropora palmata* en función de la distancia a la cresta arrecifal.

Distancia a la cresta (m)	Hacia el Posterior		Hacia el Frontal	
	Fragmentos (#)	Transectos en que aparecen (#)	Fragmentos (#)	Transectos en que aparecen (#)
0	4	2		
10	3	2	4	3
20	5	2	1	1
30	17	6	2	2
40	3	3	0	0
50	1	1	1	1
60	5	2	0	0
70	0	0	5	2
80	2	1	0	0
90	2	1	19	1
100	2	1	7	1
110	0	0	3	3
120	0	0	0	0
130	1	1	1	1
140	0	0	1	1
Total	45		44	

La densidad de fragmentos vivos estuvo bajamente asociada con la densidad de colonias vivas de *A. palmata* adheridas al sustrato (Fig. 8; Correlación de Spearman: hacia el posterior: $r_s = 0.3559$, $p = 0.0000$, $n = 177$; hacia el frontal: $r_s = 0.3481$, $p = 0.0000$, $n = 203$).

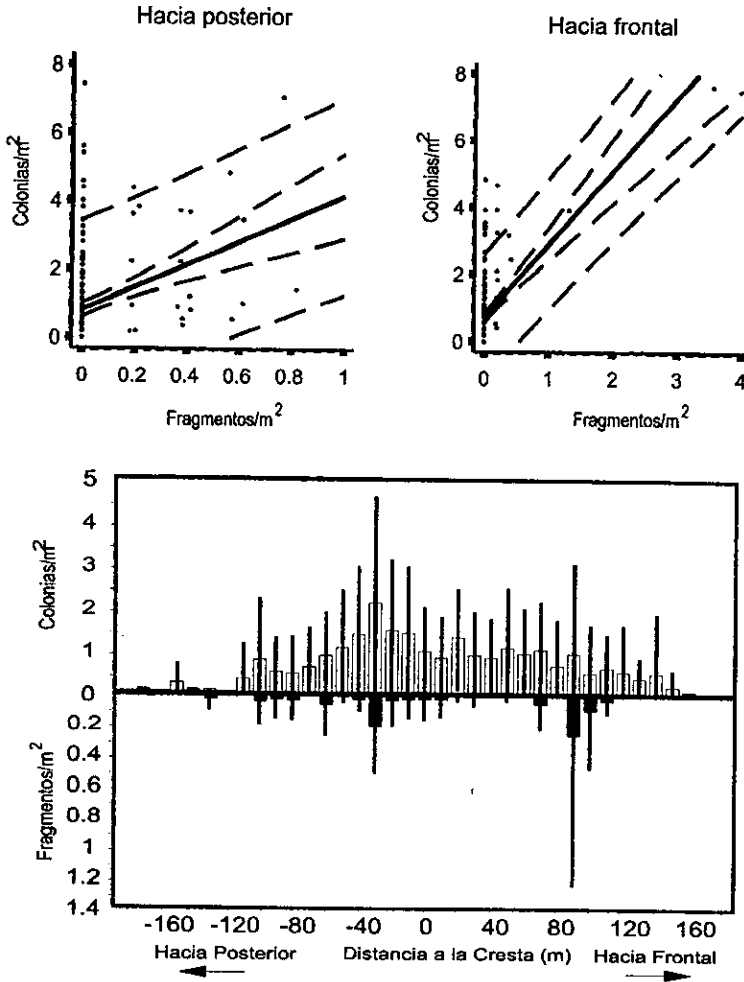


Fig. 8. Distribución y abundancia de colonias y fragmentos vivos de *A. palmata* en función de la distancia a la cresta arrecifal en Puerto Morelos 1993. Las barras indican el valor de la media; las líneas verticales el de la desviación estándar. La gráfica superior muestra la correlación entre la abundancia de fragmentos y la abundancia colonias adheridas de *A. palmata*, de la cresta hacia el posterior y hacia el frontal..

La abundancia de fragmentos estuvo negativamente correlacionada con la profundidad hacia la zona posterior, mientras que hacia la zona frontal no hubo asociación entre ambas variables (Fig. 9).

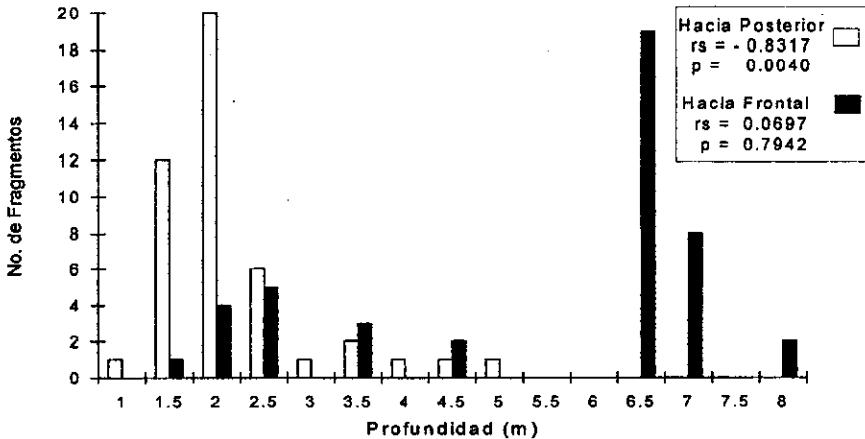


Figura 9. Abundancia de fragmentos vivos de *A. palmata* en función de la profundidad (m), partiendo de la cresta arrecifal hacia la zona posterior y hacia la zona frontal en el arrecife de Puerto Morelos en 1993. (rs = coeficiente de correlación de Spearman).

5.2.3. SUSTRATO

Las larvas plánulas de *Acropora palmata*, al igual que las del resto de los corales escleractinios, necesitan un sustrato duro (esqueletos de coral o rocas) para poder establecerse y dar origen a una colonia. Las plánulas de escleractinios presumiblemente pueden discriminar activamente y seleccionar el sustrato en el que se fijan (Fadlallah, 1983). Algunos estudios demuestran que es necesario que haya un cierto grado de acondicionamiento biológico (una película de diatomeas y bacterias) para que las larvas de algunos corales se establezcan (Loya 1976). Otros estudios indican que las plánulas se establecerán también en sustratos

no condicionados (Fadlallah, 1983).

En el arrecife de Puerto Morelos se identificaron cuatro tipos de sustrato en los que *A. palmata* puede crecer: (a) pavimento calcáreo, (b) esqueletos de *A. palmata* que permanecieron en pie después de las tormentas, (c) los esqueletos de *A. palmata* que estaban desprendidos y (d) pedacería (fragmentos de esqueletos de coral entre los que se observaron algunos fragmentos vivos de *A. palmata*). La abundancia de los cuatro sustratos fue significativamente diferente entre las zonas arrecifales (Fig. 10). En la zona posterior el sustrato más abundante fue la pedacería de coral (Fig. 10), las tres categorías restantes tuvieron una proporción similar, aunque los esqueletos desprendidos fueron ligeramente más abundantes que los que se observaron en pie (Fig. 10). En la zona de rompiente y en la zona frontal el sustrato más abundante fue el pavimento calcáreo, siendo su cobertura considerablemente mayor en la zona frontal (Fig. 10). La proporción entre esqueletos en pie y desprendidos en la zona de rompiente fue similar a la registrada en la zona posterior, mientras que en la frontal se encontraron dos tercios más de esqueletos desprendidos que en pie, indicando un mayor impacto por tormentas en esta zona.

La mayoría de los esqueletos de *A. palmata*, tanto en pie como desprendidos, estuvieron cubiertos por algas, esponjas, corales escleractinios, hidrocorales pétreos y gorgonáceos. Entre los corales escleractinios que se observaron colonizando este sustrato se incluyen *A. palmata*, *Porites astreoides*, *Diploria spp.*, *Agaricia agaricites* y *Montastrea annularis*. El hidrocoral *Millepora complanata* también fue un colonizador importante. El tamaño que presentaron algunas de las colonias de coral con formas masivas (caracterizadas por su baja tasa de crecimiento) indica que éstas colonizaron los esqueletos de *A. palmata* varios años antes de las tormentas de 1988.

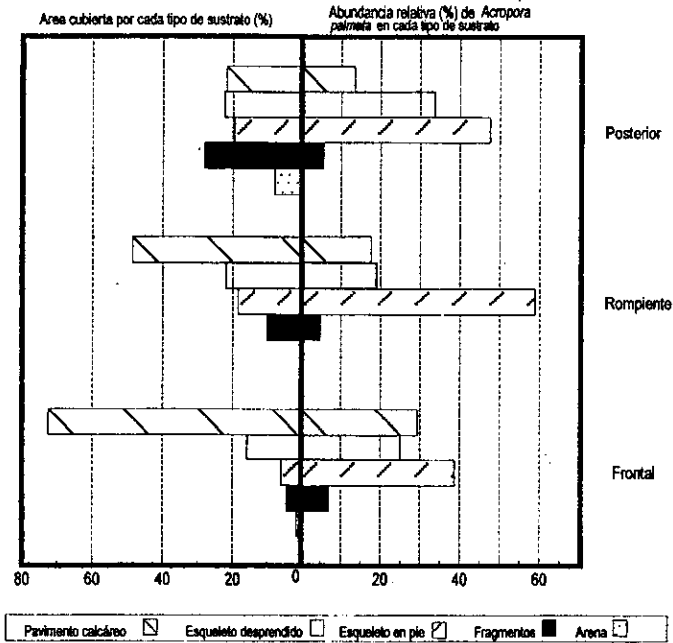


Figura 10. Area ocupada por cada tipo de sustrato (%) y abundancia relativa (%) del número de colonias vivas de *Acropora palmata* registradas en cada tipo de sustrato, para cada zona arrecifal en Puerto Morelos 1993.

Al cuantificar el número de colonias de *A. palmata* en cada uno de los cuatro sustratos mencionados, se observó que el mayor número de colonias (>60%), se encontraban sobre los esqueletos de *A. palmata* en pie en las tres zonas arrecifales (Fig. 10). En varias ocasiones un sólo esqueleto presentó dos o más colonias vivas, en su mayoría pequeñas y con forma incrustante, creciendo sobre él. Cuando dos colonias se observaron creciendo muy cerca una de la otra, nunca fue evidente una parte recientemente muerta entre ellas que indicara una fisión (proceso mediante el cual la superficie viva del coral se divide en dos o más

secciones, sin que se fracture el esqueleto), dando mas bien la impresión de que las colonias estuvieran a punto de fusionarse.

Con el propósito de determinar si la abundancia de colonias de *A. palmata* en un sustrato particular, estaba en función de la abundancia del sustrato, se estimó el número de colonias esperado para cada tipo de sustrato, suponiendo que las colonias vivas de *A. palmata* tienen la misma probabilidad de crecer en cualquiera de ellos. Esto se realizó multiplicando el número total de colonias por el porcentaje del área cubierta por cada tipo de sustrato y dividiendo el resultado entre el cien por ciento. En las tres zonas arrecifales las diferencias entre los valores esperados y observados fueron significativas (Prueba de independencia "G"; $p = 0.0000$), indicando que la abundancia de *A. palmata* en un sustrato particular es independiente del área cubierta por dicho sustrato y sugiriendo que los esqueletos de *A. palmata* que permanecen en pie después de un huracán son el sustrato más favorable para el crecimiento de esta especie.

5.2.4. VARIABILIDAD DENTRO DE LAS ZONAS ARRECIFALES EN 1993

Dentro de una misma zona arrecifal fue evidente una alta heterogeneidad en el proceso inicial de recuperación. Un análisis más detallado reveló que en cada zona arrecifal, existen diferencias significativas (Prueba de Kruskal-Wallis; $p < 0.05$) en la densidad, cobertura y tamaño (diámetro máximo y área) de *A. palmata* entre los transectos. Al aplicar la prueba de comparación múltiple no-paramétrica para tamaños de muestra desiguales (Siegel y Castellan, 1988) no fue posible agrupar conjuntos similares de datos que fueran diferentes de otros grupos (Tabla 9), sugiriendo que la prueba no es capaz de determinar un ordenamiento que indique patrones de densidad, cobertura y tamaño entre los transectos. La única tendencia que se observa es la formación de dos grupos, uno formado por los transectos 3 y 4 y otro por los transectos 16, 17 y 18. El primer grupo se caracteriza por una baja cobertura y densidad de *A. palmata* y el segundo por

incluir a los transectos con los valores más elevados en ambos parámetros. Teóricamente, al aumentar el tamaño de muestra se obtendrían conclusiones más aceptables (Zar, 1974); sin embargo, considerando el elevado tamaño de muestra utilizado en este estudio, se sugiere que los resultados obtenidos son consecuencia de la alta variabilidad registrada entre y dentro de los transectos.

Tabla 9. Resultados obtenidos al aplicar la prueba de comparación múltiple no-paramétrica para tamaños de muestra desiguales a los datos obtenidos en la prueba de Kruskal-Wallis.

Zona	Parámetro	Transectos significativamente diferentes ($p < 0.05$)		
Posterior	Cobertura	3 ≠ 17	7 ≠ 17	
	Densidad	3 ≠ 17	7 ≠ 17	
	Tamaño (área)	8 ≠ 6, 9, 16		
Rompierte	Cobertura	3 ≠ 8, 11, 12, 14		
	Densidad	3 ≠ 12, 13, 14, 16	4 ≠ 14	
	Tamaño (área)	16 ≠ 7, 8, 15		
Frontal	Cobertura	16 ≠ 2, 4, 5, 7, 12	17 ≠ 4	18 ≠ 4, 5
	Densidad	16 ≠ 2, 4, 5, 1, 9, 12	17 ≠ 4	18 ≠ 2, 4, 5
	Tamaño (área)	No separa ninguno		

La alta variabilidad espacial en la recuperación de *A. palmata* en 1993 fue evidente incluso entre los cuadrantes de un mismo transecto. En la figura 11 se muestra el porcentaje de cobertura de *A. palmata* registrado en cuadrantes contiguos (10 x 0.5 m) a lo largo de cada transecto. De los 381 cuadrantes muestreados 135 (35.4%) no presentaron *A. palmata* y sólo 35 (9.2%) presentaron una cobertura de *A. palmata* mayor a 10% (Fig. 11). El valor de cobertura más alto que se registró en un cuadrante fue 38.2%. En algunos transectos (4, 10, 13) se observan cuadrantes con coberturas mayores a 10% adyacentes a otros en los que no se registraron colonias vivas de *A. palmata*.

Los resultados sugieren diferentes etapas de recuperación entre los "parches" en los que se distribuye *A. palmata*, mezclándose áreas que presentan abundancias relativamente altas con otras de baja o nula recuperación. El mismo patrón se refleja en la distribución contagiosa de la especie (Índice de Morisita (IM) = 2.42, Fo = 2.26 en posterior; IM = 1.29, Fo = 1.36 en rompiente; IM = 2.08, Fo = 1.76 en frontal).

La figura 11 sugiere un aumento en la cobertura de *A. palmata* siguiendo una tendencia sur-norte. La significancia de este patrón se probó por medio de un análisis superficial de tendencias (Davis, 1986), técnica utilizada para analizar mapas. Una tendencia se define como una función lineal en las coordenadas geográficas de un juego de observaciones, construida de tal forma que las desviaciones cuadradas de la tendencia se minimizan. Los resultados mostraron una bondad de ajuste pobre ($R^2 = 3.60$) y un bajo coeficiente de correlación múltiple correspondiente ($R = 0.19$). Esto resulta de la alta variabilidad en la estructura de *A. palmata*. Mientras que en algunos sectores del arrecife la recuperación de *A. palmata* es evidente, en otros, en donde antes de las tormentas esta especie dominaba no se observaron signos de recuperación. Incluso en observaciones realizadas hasta 1997 dichas zonas continuaban sin la presencia de *A. palmata*. Por el contrario, en la zona frontal, en donde antes de las tormentas *A. palmata* estaba restringida a unas pocas colonias, relativamente grandes, ahora (1997) se observa una densidad de colonias mucho más alta.

La recuperación de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos parece estar progresado como lo indican las medidas realizadas cinco años después del impacto de las tormentas de 1988. Aunque no se han realizado estudios cuantitativos después de 1993, observaciones continuas hasta mayo de 1998 indican que la recuperación de *A. palmata* en las zonas someras del arrecife de Puerto Morelos se está dando a una tasa evidentemente más acelerada, en comparación con el cambio observado entre 1989 y 1993, ya que las colonias de *A. palmata* se expanden rápidamente.

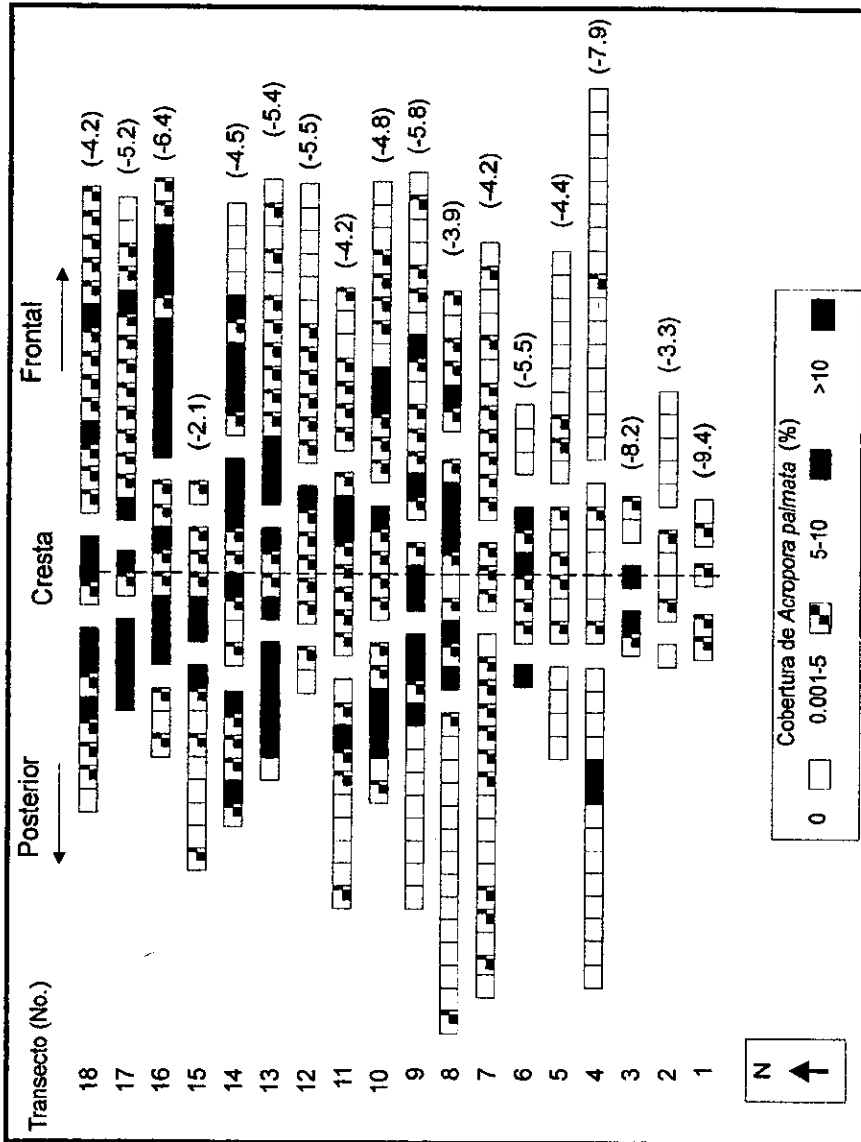


Figura 11. Cobertura de *Acropora palmata* (%) en cada cuadrante de cada transecto en 1993. La línea punteada atraviesa en el punto medio de la zona de rompiente (cresta). Cada transecto se dividió en tres grupos de cuadros, cada uno correspondiente a cada zona arrecifal. El número entre paréntesis indica la profundidad (m) a la que terminó cada transecto.

VI. DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran que cinco años después de que el huracán Gilberto y la tormenta tropical Keith afectaron el arrecife de Puerto Morelos, *Acropora palmata* se encontraba en una etapa inicial del proceso de recuperación. La especie presentó un incremento en su cobertura, densidad y tamaño de las colonias en el período comprendido entre 1989 y 1993, sugiriendo que tiene el potencial de recuperarse aún después de perturbaciones catastróficas.

6.1. ¿QUE TAN VARIABLE ES EL PROCESO DE RECUPERACION?

La tendencia más clara observada en el arrecife de Puerto Morelos fue una considerable variabilidad espacial en el proceso inicial de recuperación de *Acropora palmata*. La variabilidad fue evidente a varias escalas, que incluyen desde decenas de metros (entre cuadrantes continuos), cientos de metros (entre transectos) y decenas de kilómetros (en comparación con otros arrecifes del Caribe mexicano).

La presencia de parches en diferentes etapas de recuperación puede resultar de varios factores entre los que se incluyen las características del arrecife, la condición de *A. palmata* previa a la tormenta, el efecto diferencial de la tormenta, la sustitución temporal por otras especies, principalmente algas (Glynn *et al.*, 1964; Woodley *et al.*, 1981; Rogers, 1993) y tasas diferenciales de sobrevivencia, mortalidad, crecimiento, fusión y fisión (Highsmith, 1982; Hughes, 1984; Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1991; Rogers, 1993). La variabilidad registrada no puede explicarse basándose únicamente en la estructura que presentaba *A. palmata* antes de las perturbaciones de 1988, ya que mientras que en algunos sectores la recuperación es indiscutible, en otros, en donde *A. palmata* dominaba antes de las tormentas, no hay signos de recuperación alguna en el presente (hasta 1997). A corto plazo, el sobre-crecimiento del sustrato por algas filamentosas, por lo menos por un par de años después de las tormentas, pudo haber retrasado el inicio de la recuperación

(Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa).

En Puerto Morelos la recuperación de *A. palmata* ha sido más lenta y variable que en otros arrecifes de la porción norte del Caribe Mexicano afectados por Gilberto y Keith, como es el caso del Arrecife Chitales (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa) y el arrecife de Punta Nizuc (obs. per.). En el Arrecife Chitales (aprox. 40 km. hacia el Norte de Puerto Morelos), la cobertura de *A. palmata* en la cresta arrecifal en 1993 (Mediana = 28.6%) fue considerablemente mayor que en la cresta arrecifal de Puerto Morelos (Mediana = 2.0%) ese mismo año (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa). La estructura poblacional de *A. palmata* antes de las tormentas de 1988, era distinta en ambos arrecifes, siendo la cobertura más alta en Chitales que en Puerto Morelos. Las diferencias observadas posiblemente resultan de diferencias históricas en la frecuencia y magnitud de perturbaciones y en las condiciones ambientales, las cuales parecen ser más favorables para la recuperación de *A. palmata* en el arrecife Chitales. De hecho, en Chitales la recuperación de *A. palmata* ha ocurrido principalmente por el crecimiento de las colonias, pues entre 1990 y 1993 solo se registró un ligero incremento en la densidad de colonias (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa).

6.2. ¿QUE FACTORES INFLUYEN EN LA RECUPERACION DE *Acropora palmata*?

6.2.1. LA SEVERIDAD DEL IMPACTO Y SU NATURALEZA

La posición del arrecife con respecto a la trayectoria de los huracanes parece ser un factor importante en la determinación del impacto y el subsecuente proceso de recuperación (Stoddart, 1974; Highsmith, 1982; Knowlton *et al.*, 1990). Los muestreos cualitativos de Stoddart (1963, 1969, 1974), después de que el huracán Hattie provocó daños catastróficos en los arrecifes de Belice (incluyendo mortalidad total de *A. palmata* en algunas zonas), indican que los arrecifes ubicados en la trayectoria de la tormenta (el arrecife Rendezvous) fueron muy afectados y que, once años después, la recuperación de *A. palmata* apenas estaba

iniciando, mientras que en otro arrecife (Carrie Bow Cay) ubicado más lejos de la trayectoria, la recuperación de *A. palmata* fue completa en el mismo intervalo de tiempo.

El que Puerto Morelos se encontrara en el centro de la trayectoria del huracán Gilberto, posiblemente resultó en un mayor efecto inmediato y/o secundario, con lo que la mayoría de las áreas sufrieron gran daño y su recuperación seguramente requerirá de más tiempo del que necesiten otros arrecifes localizados más lejos de la trayectoria de la tormenta (el arrecife Chitales).

6.2.2. LA REGENERACION DE TEJIDO Y FRAGMENTOS

Varios estudios han atribuido la recuperación de *A. palmata* después de tormentas y huracanes a la regeneración asexual de tejido (Rogers *et al.*, 1982) y de fragmentos sobrevivientes (Bak y Engel, 1979; Bak y Criens, 1981; Highsmith, 1982). La mayoría de estos estudios se realizaron pocos meses después de huracanes moderados e incluyeron áreas arrecifales pequeñas. Parte de las conclusiones de dichos estudios se han basado también en la escasez de colonias pequeñas, en la abundancia de colonias grandes (Bak y Engel, 1979; Bak y Criens, 1981) y en la alta sobrevivencia de fragmentos de *A. palmata* (Bak y Engel, 1979; Highsmith *et al.*, 1980).

Padilla (1996) realizó un estudio sobre la dinámica poblacional de *A. palmata* en las zonas someras del arrecife de Puerto Morelos entre marzo de 1993 y diciembre de 1995, concluyendo que la alta sobrevivencia de fragmentos permitió la recuperación de *A. palmata* de los daños producidos por el ciclón Gilberto y que el reclutamiento sexual en esta especie no es exitoso. Padilla (1996) basa sus conclusiones en nueve censos de dos cuadrantes de 25 m² cada uno, ambos localizados entre la zona de rompiente y la zona posterior. La cobertura de *A. palmata* en estos cuadrantes al inicio de su estudio (marzo de 1993) fue de 25% y 35% y la densidad de 2 y 3.8 colonias/m². En contraste, el presente estudio demostró que en 1993 existía una alta

variabilidad natural en el estado de recuperación de *A. palmata* en el arrecife (Fig. 11). Los cuadrantes de *A. palmata* con cobertura mayor al 10% del sustrato fueron poco abundantes, tan sólo el 9.2% de los muestreados. Por consiguiente, las zonas de muestreo seleccionadas por Padilla (1996) correspondían a sitios en un estado de recuperación avanzado, o bien en donde el efecto de las tormentas fue mínimo. Dado que el estudio de Padilla (1996) se inició cinco años después de las tormentas de 1988, no es posible identificar, a partir de sus datos, el daño que sufrieron las colonias que censó, ni determinar si estas eran sobrevivientes o si se originaron a partir de fragmentos, regeneración de tejido o reclutas sexuales. Los resultados obtenidos por Padilla (1996), por lo tanto, deben analizarse en el contexto de los sitios que comparten características similares en un momento determinado, y no deben considerarse como representativos para toda el área de distribución de *A. palmata* en las zonas someras del arrecife de Puerto Morelos. Por el contrario, los resultados del presente estudio, que cubre una distancia aproximada de 7 km a lo largo de la línea de costa, incluyen la alta variabilidad espacial en la condición de *A. palmata* y son representativos de la condición de esta especie en el arrecife de Puerto Morelos y posiblemente en otros arrecifes localizados en el centro y norte del estado de Quintana Roo que fueron perturbados por Gilberto y Keith.

Durante varias visitas al arrecife de Puerto Morelos, después de las tormentas de 1988, se observó una gran cantidad de fragmentos de diferentes especies de escleractinios, sin tejido vivo, cerca de la interfase entre la cresta arrecifal y la zona posterior, formando un depósito de tormenta sumergido. La mayoría de los fragmentos de *A. palmata* fueron muy afectados, probablemente por la abrasión y golpeo durante el transporte al que estuvieron sujetos, y no presentaron tejido sobreviviente, ni siquiera aquéllos que quedaron atorados en huecos. Aunque algunos fragmentos tal vez sobrevivieron al huracán Gilberto, posiblemente murieron con el impacto de la tormenta tropical Keith dos meses después. En el muestreo de 1993 el número de fragmentos vivos de *A. palmata* fue muy bajo, tan sólo el 5% del total de las colonias registradas.

Los resultados del presente estudio coinciden con las observaciones de Highsmith (1982) respecto a que cuando las tormentas y huracanes son moderados, los fragmentos de coral tienden a permanecer cerca de las colonias parentales, donde el ambiente es adecuado para su crecimiento y la tasa de mortalidad es consecuentemente más baja, mientras que durante huracanes severos los fragmentos sufren golpes y abrasión por sedimentos, pudiendo incluso quedar sepultados, o pueden ser transportados a grandes distancias y depositados en zonas inadecuadas para su sobrevivencia. Estudios que han incluido períodos de tiempo más largos indican que las colonias de *A. palmata* que se fragmentan son más susceptibles de contraer enfermedades y morir que las no fragmentadas (Bak y Criens, 1981) y que existe un retraso en la mortalidad de fragmentos después de huracanes (Woodley *et al.*, 1981; Rogers *et al.*, 1982). Por estas razones, la severidad de una tormenta se ha propuesto como una de las principales variables responsable de diferencias considerables en el proceso de recuperación de corales (Stoddart 1974; Shinn, 1976).

6.2.3. RECLUTAMIENTO VS. FRAGMENTACION

La distribución de tamaños de las colonias de *A. palmata* en 1993 sugiere la coexistencia de dos poblaciones con historias diferentes: una que sobrevivió a las tormentas, caracterizada por colonias grandes y poco abundantes; y otra caracterizada por la alta abundancia de colonias pequeñas que probablemente han estado sujetas a procesos relativamente recientes de crecimiento y/o recolonización. Además, el aumento en la densidad de *A. palmata* en las zonas posterior y frontal entre 1989 y 1993, aunado a la gran abundancia de colonias pequeñas en 1993, sugiere que la reproducción sexual ha jugado un papel importante en la recuperación de *A. palmata* en Puerto Morelos después de las tormentas de 1988.

El que las colonias sean pequeñas no necesariamente implica que se trate de reclutas sexuales, ya que *A. palmata*, por ser un organismo clonal, presenta una compleja relación entre su tamaño y su edad, siendo varios los factores que afectan el destino de las colonias (fragmentación, fisión, fusión, cese del crecimiento,

crecimiento diferencial, mortalidad de tejido, etc.) provocando cambios en su tamaño independientes de su edad (Bak, 1976; Hughes, 1984; Szmant, 1986; Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1991). Por lo tanto, una clase de tamaño particular puede contener tanto colonias jóvenes como viejas (Hughes y Connell, 1987). Sin embargo, en términos de la estructura de tamaños global, existe una relación positiva, aunque indeterminada, entre la edad y el tamaño (Hughes y Connell, 1987; Babcock, 1991) ya que entre las clases de tamaño mayores habrá proporcionalmente menos colonias jóvenes, pues sólo las colonias de mayor edad han tenido el tiempo suficiente para alcanzar tamaños muy grandes (Hughes y Connell, 1987). Esta relación es más evidente durante los primeros años posteriores a una perturbación, y posiblemente aún más en el caso de corales ramificados de rápido crecimiento (*A. palmata*; Gladfelter *et al.*, 1978), en ausencia de eventos catastróficos adicionales (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, en prensa).

Aunque varios investigadores sugieren que la recolonización por larvas en *A. palmata* es poco importante (Bak, 1976, 1981; Bak y Criens, 1981; Szmant, 1986, Padilla, 1996), otros (Stoddart, 1974; Highsmith, 1982; Gladfelter, 1991; Jordán, 1992) proponen que ésta es posiblemente la única opción de recuperación para aquellos arrecifes o áreas arrecifales en la que la mortalidad coralina ha sido muy alta, en especial después de huracanes severos. Investigaciones recientes han demostrado que, contrariamente a lo sugerido por Bak y Engel (1979), *A. palmata* presenta un patrón temporal de reproducción sexual bien definido con un ciclo anual de gametogénesis (Szmant, 1986, Padilla, 1996).

La importancia del reclutamiento sexual en *A. palmata* después de huracanes y enfermedades fue estudiado por Gladfelter (1991). Esta autora registró reclutamiento sexual de *A. palmata* tres años después de que una población en St. Croix fue afectada por los huracanes David y Federico (1979) y por la enfermedad de la "banda blanca". Las curvas de distribución de frecuencias de tamaños (diámetro máximo) obtenidas por Gladfelter (1991) para el período 1988-89, mostraron una dominancia de clases de tamaño pequeño (0-20

cm de diámetro). Gladfelter (1991) propone que esto es indicativo de una población joven, resultado de un reclutamiento reciente y en un estado de crecimiento activo.

No existen registros directos de reclutamiento sexual para el arrecife de Puerto Morelos. Sin embargo, la estructura de tamaños registrada en 1993 es muy similar a la obtenida por Gladfelter (1991) y sugiere que se trataba también de una población joven. Observaciones en el campo hasta mayo de 1998 indican que las colonias de *A. palmata* presentan tamaños considerablemente mayores que en 1993, con ramas bien desarrolladas, lo que sugiere un crecimiento continuo.

Otro indicador que sugiere que las colonias de *A. palmata* se encontraban en una etapa inicial de crecimiento en 1993 es que un alto porcentaje de ellas presentaron formas "incrustantes". Se sabe que las colonias de *A. palmata*, al igual que otros escleractinios, en su fase inicial crecen paralelas al sustrato para formar la base de la colonia (Van Morsel, 1988), a partir de la cual brotarán las ramas. Una opción alternativa para que estas colonias "incrustantes" fueran sobrevivientes a las tormentas de 1988, es que por mecanismos desconocidos hayan detenido su crecimiento por largos períodos (Bak, 1976) o bien que hubieran estado creciendo y perdiendo tejido constantemente. Los corales, por ser organismos modulares, crecen por la producción asexual de pólipos, hasta que su crecimiento es atenuado por un agente destructivo o por una catástrofe (Bak, 1976). La combinación de factores físicos y biológicos, como el movimiento del agua, competencia, depredación y bioerosión determinan el tamaño máximo que una colonia puede tener en un ambiente específico. La interrupción del crecimiento o la muerte de la colonia puede ser resultado de estas fuerzas destructivas o bien de factores internos que producen variaciones en la calcificación, como es el caso de la neoplasia (tumores), que suprime el crecimiento lineal normal en *A. palmata* (Bak, 1983). En el arrecife de Puerto Morelos no se observó una alta abundancia de colonias con neoplasia o alguna otra enfermedad (banda blanca o la banda negra) que pudiera justificar un cese del crecimiento en el 80% de las

colonias (aquellas con tallas menores a 500 cm²). Tampoco se registraron perturbaciones severas, naturales o antropogénicas, entre 1989 y 1993, que pudieran producir una elevada mortalidad de tejido, o un cese en el crecimiento.

Suponiendo que las colonias de *A. palmata* registradas en 1993 fueron sobrevivientes de las tormentas de 1988, que éstas no presentaron mortalidad parcial de tejido, que el crecimiento fue continuo, y que tuvieron una tasa promedio de extensión lineal de 8 cm por año (como se ha registrado en otros arrecifes del Caribe; Bak, 1976), las colonias que en 1988 tenían un centímetro de diámetro, deberían haber tenido en 1993 un diámetro máximo promedio de 40 cm. La mediana del diámetro máximo en 1993 fue de casi 19 cm, es decir menos de la mitad del tamaño esperado, sugiriendo un inicio del crecimiento posterior a 1990.

Por lo tanto, mientras que la reproducción asexual posiblemente es el modo principal de recuperación de *A. palmata* después de tormentas moderadas, que producen baja mortalidad y en donde la mayoría de los fragmentos generados sobreviven, después de huracanes severos, como Gilberto, la reproducción asexual y sexual posiblemente se combinan para favorecer la recuperación de esta especie (Stoddart, 1969, 1974; Shinn, 1976; Knowlton *et al.*, 1990; Gladfelter, 1990; Jordán, 1992). La importancia del reclutamiento sexual en la recuperación de *A. palmata* en Puerto Morelos posiblemente se podrá evaluar en estudios posteriores, pues aparentemente ésta es la única posibilidad para aquellas áreas en las que cinco años después de las tormentas de 1988 no se observó recuperación (en el sector Sur del arrecife).

6.2.4. EL SUSTRATO DISPONIBLE DESPUES DE LA PERTURBACION

El hecho de que los esqueletos de *A. palmata* (ya sea en pie o volteados) hayan permanecido en las zonas someras del arrecife después de las tormentas de 1988, aparentemente ha facilitado la recuperación de esta especie, como lo sugiere la mayor abundancia de colonias en este tipo de sustrato. Los resultados

apoyan la hipótesis de Jordán (1992) quien menciona que cuando *A. palmata* crece sobre esqueletos erectos de su misma especie aumenta la probabilidad de sobrevivencia de las colonias jóvenes y/o incrementa la implantación exitosa de larvas, ya que las colonias "nuevas" adquieren los beneficios generados por las adaptaciones morfológicas de colonias antecesoras. Stoddart (1963, 1969, 1974) observó algo similar en Belice once años después del huracán Hattie, pues señala la presencia de muchas colonias "nuevas" de *A. palmata*, cuyos tamaños variaron de pocos centímetros a un metro de altura. Aunque en el texto no lo menciona, en la fotografías que presenta se observa que dichas colonias se encontraban creciendo sobre esqueletos de *A. palmata* (Stoddart, 1974). Las observaciones realizadas por Jordán (1992) y Stoddart (1974) son parcialmente consistentes con los resultados obtenidos en este estudio. Cabe mencionar, sin embargo, que en el sector Sur del arrecife, a pesar de que muchos de los esqueletos de *A. palmata* permanecieron en pie, no se observaron colonias vivas creciendo sobre ellos, por lo que es evidente que otros factores juegan un papel determinante en la recuperación de esta especie.

6.3. ¿QUE TAN CERCA RETORNARA *Acropora palmata* A LOS PATRONES DE DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA QUE PRESENTABA ANTES DE LAS PERTURBACIONES?

El período de cinco años que incluyó este estudio no permite determinar si *A. palmata* se recuperará en el arrecife de Puerto Morelos en el sentido propuesto por Pearson (1981) y Rogers (1993) quienes describen la recuperación como "el retorno a atributos estructurales y funcionales comparables a los que la comunidad presentaba antes de una perturbación", ya que se ha demostrado que una región influenciada por una perturbación, puede cambiar a un punto estable alterno en vez de retomar a un estado previo de series sucesionales predecibles (Done 1992; Knowlton, 1992; Sutherland, 1974 citado en Reichelt, 1988).

El aumento en la densidad y cobertura de *A. palmata* en algunas áreas arrecifales durante el período 1989-1993, sin embargo, sugiere que esta especie prevalecerá, como antes de las perturbaciones, sobre otros

organismos bentónicos tales como algas, gorgonáceos, esponjas y otros corales duros (quizás con excepción de *M. complanata*) en las zonas someras del arrecife de Puerto Morelos en ausencia de perturbaciones mayores posteriores.

Dado que las colonias de *A. palmata* son generalmente ramificadas, con las ramas orientadas en el sentido del flujo del agua, esta especie puede habitar en zonas con intensa energía del oleaje, donde no todas las especies de corales duros pueden crecer. Esta característica, combinada con su elevada tasa de crecimiento (Bak, 1976; Gladfelter *et al.*, 1978; Rogers *et al.*, 1982) según parece favoreció que *A. palmata* ocupara los espacios abiertos por las perturbaciones de 1988 y quizá aumentará la probabilidad de que retorne a los niveles de dominancia que presentaba antes de ellas.

6.4. ¿EN CUANTO TIEMPO SE RECUPERARA *Acropora palmata*?

Ciertamente es muy pronto para predecir el comportamiento a largo plazo de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos. El tiempo necesario para apreciar una recuperación total, si es que ésta llega a darse, es incierto. La tasa de recuperación de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos es más lenta que la que se ha registrado en otros arrecifes perturbados por huracanes moderados, en donde la comunidad coralina ha retornado a condiciones similares a aquéllas anteriores a la tormenta en cinco o diez años (Shinn, 1976). Shinn (1976) propuso que la dominancia de especies ramificadas con rápido crecimiento (*A. palmata* y *A. cervicornis*) influyó en la rápida recuperación del arrecife de Key Largo Dry Rocks en Florida después de que fue afectado por el huracán Donna en septiembre de 1960, y por el huracán Betsy cinco años después. Por otro lado, la alta abundancia de colonias pequeñas en Puerto Morelos cinco años después de las tormentas, sugiere que la recuperación será más rápida que la estimada para aquéllos arrecifes en los que ha ocurrido mortalidad catastrófica. Stoddart (1974) observó que cuatro años después de que el huracán Hattie destruyó entre 75-80% de los corales de los arrecifes de Belice, las únicas colonias presentes fueron aquéllas que

sobrevivieron a la tormenta. Con base en sus observaciones, Stoddart (1974) estimó que la recuperación completa del arrecife requeriría de un promedio de 30 años, y entre 60 y 100 años en las áreas de máximo daño. La alta heterogeneidad espacial registrada en la recuperación de *A. palmata* entre y dentro de las zonas arrecifales en Puerto Morelos sugiere que el tiempo necesario para que esta especie presente niveles de cobertura similares a los que tenía antes de las tormentas de 1988 será variable. En 1993 se estimó que, en cuatro años más, las colonias de *A. palmata* alcanzarían el tamaño promedio que presentaban antes de las perturbaciones en la zona de rompiente (considerando una tasa de crecimiento de 8 cm/año). Observaciones realizadas en múltiples sitios del arrecife de Puerto Morelos en septiembre de 1997 sugieren que esta estimación fue adecuada, pues en esta fecha fueron abundantes las colonias de aproximadamente medio metro de diámetro o más en varios sitios de la zona de rompiente. Por lo tanto, puede afirmarse que la recuperación de *A. palmata* en algunos sitios de las zonas rompiente y frontal requirió de nueve años para retomar a niveles de cobertura similares a los que presentaban antes de las perturbaciones de 1988; en otros, sin embargo, aún no se ha iniciado.

En la zona posterior la situación es diferente, pues antes de las tormentas la característica predominante era la presencia de grandes macizos que podían alcanzar varios metros de diámetro (8 metros en promedio; Jordán, 1980). Por lo tanto, la recuperación de *A. palmata* en esta zona dependerá en gran parte de la fusión que presenten las colonias que crezcan sobre los esqueletos de los macizos que permanecieron después de las perturbaciones, y requerirá de más tiempo que en las zonas rompiente y frontal. La futura dirección y velocidad de cambio aparentemente será mejor explicada en términos de procesos puntuales (las tasas de establecimiento de larvas, crecimiento y sobrevivencia en cada parche) que locales (en todo el sector arrecifal estudiado). El sector Sur del arrecife evidentemente requerirá de mucho más tiempo que los sectores centro y norte.

Aunque no existen muestreos cuantitativos posteriores a 1993, observaciones hasta septiembre de 1997 indican que la recuperación de *A. palmata* continúa y que ésta se está dando a una tasa aparentemente más acelerada que la registrada en el período 1989-93. Esto a pesar de que en el verano de 1995 el arrecife de Puerto Morelos, al igual que muchos otros del Caribe, presentó el fenómeno de "Decoloramiento" (fenómeno que resulta por la pérdida de las algas simbiotas como respuesta a un estrés ambiental global y que se caracteriza por una apariencia pálida o blanca de los organismos). Varias especies de escleractinios fueron afectadas en el arrecife de Puerto Morelos, incluyendo *A. palmata*. En octubre de ese mismo año la tormenta tropical Opalo y el Huracán Roxanne también afectaron la zona, pero en una intensidad baja. Aparentemente, estos fenómenos no detuvieron el proceso de recuperación de *A. palmata*.

Con base en los resultados obtenidos se apoya lo propuesto por Reichelt (1988), Done *et al.* (1991) y Dollar y Tribble (1993), quienes mencionan que para hacer una adecuada evaluación de la condición de un arrecife, especialmente después de una perturbación catastrófica, es necesario realizar observaciones a largo plazo (de años a décadas) que incluyan diferentes escalas espaciales. Los estudios realizados poco tiempo después de una perturbación, pueden estar registrando sus efectos a largo plazo en lugar del proceso de recuperación, mientras que aquéllos restringidos a una pequeña sección del arrecife no registrarán la alta variabilidad, que como se ha demostrado en este estudio, existe en el proceso de recuperación. Dado que los corales son especies de larga vida, los cambios producidos por causas naturales y observados durante pocos años, no necesariamente implican una tendencia definitiva en una escala de tiempo más larga. Estudios limitados en espacio y/o tiempo pueden generar varios problemas, entre los que destacan las generalizaciones con base en resultados obtenidos en estudios a pequeña escala y que éstos sean empleados para tomar decisiones sobre el manejo de los recursos a gran escala, contribuyendo así a su deterioro.

VII. CONCLUSIONES

1. *Acropora palmata* fue severamente afectada por el huracán Gilberto y la tormenta tropical Keith en 1988 en el arrecife de Puerto Morelos, presentando una elevada disminución en su cobertura, densidad y tamaño medio de las colonias.
2. Cinco años después de las tormentas de 1988, *Acropora palmata* presentó signos evidentes de recuperación en las zonas someras del arrecife de Puerto Morelos, indicando que esta especie es capaz de recuperarse de eventos catastróficos.
3. Los valores de cobertura, densidad y tamaño de las colonias de *Acropora palmata* en el arrecife de Puerto Morelos en 1993 fueron menores que los registrados 10 años antes de las tormentas, sugiriendo que la especie se encontraba en la etapa inicial del proceso de recuperación.
4. El proceso inicial de recuperación fue sumamente variable en las diferentes escalas espaciales estudiadas: desde decenas de metros hasta decenas de kilómetros.
5. La recuperación ha sido más rápida en la zona de rompiente con respecto a las zonas posterior y frontal del arrecife.
6. El sustrato más adecuado para el crecimiento de *A. palmata* después de las tormentas de 1988 fueron los esqueletos conespecíficos que permanecieron después de las perturbaciones.

7. La mayoría de las colonias registradas en 1993 fueron de tamaño pequeño. El mayor porcentaje de la cobertura, sin embargo, es aportado por pocas colonias de tamaño considerablemente mayor, que se propone son colonias que sobrevivieron a las tormentas.

8. Los resultados sugieren que la reproducción sexual y asexual se combinaron en la recuperación de *A. palmata* en el arrecife de Puerto Morelos después de las tormentas de 1988. La importancia relativa de cada mecanismo puede variar entre sitios en un tiempo dado. Se sugiere la realización de estudios posteriores en la zona sur del arrecife para evaluar la importancia del reclutamiento sexual en la recuperación de esta especie.

9. Observaciones realizadas en 1997 indican que la recuperación de algunos sitios requirió de aproximadamente nueve años, mientras que en otros aún no ha iniciado.

10. El aumento en densidad y cobertura en el período 1989-1993 sugiere que la especie recuperará el nivel de dominancia que presentaba antes de las perturbaciones en un tiempo relativamente más rápido (< 30 años) que el que ha necesitado en otros arrecifes perturbados por huracanes severos.

11. La alta variabilidad espacial en el proceso inicial de recuperación de *Acropora palmata* registrada en el arrecife de Puerto Morelos, después del huracán Gilberto y de la tormenta tropical Keith, indica que, para evaluar adecuadamente de la condición de un arrecife, después de una perturbación severa, se requieren observaciones en largos períodos de tiempo y muestreos de áreas extensas. Estudios limitados espacial o temporalmente pueden obtener conclusiones que resulten incorrectas para la conservación y manejo de los arrecifes coralinos.

VIII. LITERATURA CITADA

- Adey, W.H. 1978. Coral Reef Morphogenesis: A Multidimensional Model. *Science* 202(4370): 831-837.
- Babcock, R.C. 1988. Fine-Scale Spatial and Temporal Patterns in Coral Settlement. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. Australia. Vol. 2: 635-639.
- Babcock, R.C. 1991. Comparative Demography of Three Species of Scleractinian Corals Using Age- and Size-Dependent Classifications. *Ecol. Monog.* 61(3): 225-244.
- Bak, R.P.M. 1976. The Growth of Coral Colonies and the Importance of Crustose Coralline Algae and Burrowing Sponges in Relation with Carbonate Accumulation. *Neth. Jour. Sea Res.*, 10(3): 285-337.
- Bak, R.P.M. 1983. Neoplasia, Regeneration and Growth in the Reef-building Coral *Acropora palmata*. *Mar. Biol.* 77: 221/227.
- Bak, R.P.M. y S.R. Criens. 1981. Survival after Fragmentation of Colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (Scleractinia) and the Subsequent Impact of a Coral Disease. Proc. of the 4th Int. Coral Reef Symp., Manila, Vol. 2: 221-227.
- Bak, R.P.M. y S.R. Criens. 1982. Experimental Fusion in Atlantic *Acropora* (Scleractinia). *Mar. Biol. Let.*, 3: 67-72.
- Bak, R.P.M. y M.S. Engel. 1979. Distribution, Abundance and Survival of Juvenile Hermatypic Corals (Scleractinia) and the Importance of Life History Strategies in the Parent Coral Community. *Mar. Biol.* 54: 341-352.
- Connell, J.H. 1973. Population Ecology of the Reef-building Corals. In: Jones, O.A. y Endean, R. (Eds.) *Biology and Geology of Coral Reefs.*, Vol. II: Biology 1. Academic Press. New York and London. pp. 205-244.
- Davis, G.E. 1982. A Century of Natural Change in Coral Distribution at the Dry Tortugas: A Comparison of Reef Maps from 1881-1976. *Bull. Mar. Sci.*, 32(2): 608-623.
- Davis, J.C. 1986. *Statistics and Data Analysis in Geology*. 2nd Ed. John Wiley & Sons. 646 p.
- Diario Oficial de la Federación. Mayo, 1994. Tomo CDLXXXVIII No. 10. Pg. 53.
- Diario Oficial de la Federación. Febrero, 1998. Pg. 42-44.
- Dollar, S.J. y G.W. Tribble. 1993. Recurrent storm disturbance and recovery: a long term study of coral communities in Hawaii. *Coral Reefs* 12 (3/4): 223-233.

- Done, T. 1992. Constancy and Change in some Great Barrier Reef Coral Communities: 1980-1990. *Amer. Zool.*, 32: 655-662.
- Done, T.J., P.K. Dayton, A.E. Dayton y R. Steger. 1991. Regional and Local Variability in Recovery of Shallow Coral Communities: Moorea, French Polynesia and Central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 9: 182-192.
- Fadhallah, Y.H. 1983. Sexual Reproduction, Development, and Larval Biology in Scleractinian Corals. *Coral Reefs* 2: 129-150.
- Fenner, D.P. 1991. Effects of Hurricane Gilbert on Coral Reefs, Fishes, and Sponges at Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 42(1): 133-144.
- Franco, L.J., A.G. de la Cruz, G.A. Cruz, R.A. Rocha, S.N. Navarrete, M.G. Flores, M.E. Kato, C.S. Sánchez, A.L.G. Abarca, S.C.M. Bedia y A.I. Winfield. 1985. Manual de Ecología. Ed. Trillas. México. 266 p.
- Gladfelter, W.B. 1982. White-band disease in *Acropora palmata*: Implication for the structure and growth of shallow reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 32(2): 639-643
- Gladfelter, W.B. 1991. Population Structure of *Acropora palmata* on the Windward Forereef, Buck Island National Monument: Seasonal and Catastrophic Changes 1988-1989. En: *Ecological Studies of Buck Island Reef National Monument, St. Croix, U.S. Virgin Islands: A Quantitative Assessment of Selected Components of the Coral Reef Ecosystem and Establishment of Long Term Monitoring Sites. Part 1.* Gladfelter E.H, J.C. Bythell & W.B. Gladfelter (Eds.). Ch. 5. 21p.
- Gladfelter, E.H., R. K. Monahan y W.B. Gladfelter. 1978. Growth Rates of Five Reef-Building Corals in the Northeastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.*, 28(4): 728-734.
- Glynn, P.W., L.R. Almodóvar y J.G. González. 1964. Effects of Hurricane 'Edith' on Marine Life in La Parguera, Puerto Rico. *Carib. J. Sci.*, 4: 335-345.
- Goreau, T.F. 1959. The Ecology of Jamaican Coral Reefs-I. Species Composition and Zonation. *Ecology*, 40(1): 67-90.
- Green, R.H. 1979. Sampling Design and Statistical Methods for Environmental Biologists. *John Wiley & Sons*. 257 p.
- Highsmith, R.C. 1982. Reproduction by Fragmentation in Corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 207-226.
- Highsmith, R.C., A.C. Riggs, C.M. D'Antonio. 1980. Survival of Hurricane-Generated Coral Fragments and a Disturbance Model of Reef Calcification/Growth Rates. *Oecologia (Berl.)* 46: 322-329.
- 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. 1989. Community Structure and Diversity of Coral Reefs: The Role of History. *Ecology* 70(1): 275-279.

- Hughes, T.P. y J.H. Connell. 1987. Population Dynamics Based on Size or Age? A Reef-Coral Analysis. *Am. Nat.*, 129(6): 818-829.
- Jaap, W.C, W.G. Lyons, P. Dustan y J.C. Halas. 1989. Stony Coral (Scleractinia and Milleporina). Community Structure at Bird Key Reef, Ft. Jefferson National Monument, Dry Tortugas, Florida. *Fla. Mar. Res. Pub.*, 46: 1-31.
- Jaúregui, E. 1989. Los Huracanes Prefieren a México. *Inf. Cienc. y Tec. CONACYT* 11 (155): 32-39.
- Jordán, E. 1979. Estructura y Composición de Arrecifes Coralinos en la Región Noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro de Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 6 (1): 69-86.
- Jordán, E. 1980. Arrecifes Coralinos del Noreste de la Península de Yucatán: Estructura Comunitaria, un Estimador del Desarrollo Arrecifal. *Tesis Doctoral*, U.A.C.P y P., Univ. Nal. Aut. Méx. 118 p.
- Jordán, E. 1989a. Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatán coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 45(3): 678-696.
- Jordán, E. 1989b. Efecto de la Morfología del Sustrato en el Desarrollo de la Comunidad Coralina. *An. Inst. Cienc. de Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 16(1): 105-118.
- Jordán, D. E. 1992. Recolonization Patterns of *Acropora palmata* in a Marginal Environment. *Bull. Mar. Sci.* 51(1): 104-117.
- Jordán, E., M. Merino, O. Moreno, E. Martín. 1981. Community Structure of Coral Reefs in the Mexican Caribbean. Fourth International Coral Reef Symposium. Manila, 2: 303-308.
- Jordán-Dahlgren, E. y Rodríguez-Martínez, R. Post-hurricane Initial Recovery of *Acropora palmata*. *Bull. Mar. Sci.* (en prensa)
- Kershaw, K.A. 1978. Quantitative and Dynamic Plant Ecology. *W. Clowes & Sons*, London. 308 pp
- Knowlton, N. 1992. Thresholds and Multiple Stable States in Coral Reef Community Dynamics. *Amer. Zool.*, 32: 674-682.
- Knowlton, N., J.C. Lang, M.C. Rooney y P. Clifford. 1981. Evidence for Delayed Mortality in Hurricane-Damaged Jamaican Staghorn Corals. *Nature*, 294(5838): 251-252.
- Knowlton, N., J.C. Lang. y B.D. Keller. 1990. Case Study of Natural Population Collapse: Post-Hurricane Predation on Jamaican Staghorn Corals. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, *Smithsonian Institution Press* Washington, D.C. No. 31. 25p.
- Lang, J. 1973. Interspecific Aggression by Scleractinian Corals. 2. Why the Race is not Only to the Swift. *Bull. Mar. Sci.* 23(2): 260-279.
- Lawrence, M.B. y J.M. Gross. 1989. Atlantic Hurricane Season of 1988. Annual Summaries. *Monthly Weather Review* 117: 2248-2256.

- Lewis, J.B. 1984. The *Acropora* Inheritance: A Reinterpretation of the Development of Fringing Reefs in Barbados, West Indies. *Coral Reefs* 3(3): 117-122.
- Lighty, R.G., I.G. Macintyre y R. Stuchenrath. 1982. *Acropora palmata* Reef Framework: A Reliable Indicator of Sea Level in the Western Atlantic for the past 10,000 years. *Coral Reefs* 1(2): 125-130.
- Loya, Y. 1972. Community Structure and Species Diversity of Hermatypic Corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13(2): 100-123.
- Loya, Y. 1976. Recolonization of Red Sea Corals affected by natural catastrophes and man-made perturbations. *Ecology*, 57(2): 278-289.
- Macintyre, I.G. y P.W. Glynn. 1976. Evolution of Modern Caribbean Fringing Reef, Galatea Point, Panamá. *The Amer. Ass. Petr. Geol. Bull.* 60(7): 1054-1072.
- Merino, M. y L. Otero. 1991. Atlas Ambiental Costero Puerto Morelos-Quintana Roo. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. 80 p.
- Neuman, C.J., G. Cry, E.L. Caso y B.R. Jarvinen. 1978. Tropical Cyclones of the North Atlantic Ocean, 1871-1997. NOAA U.S. Department of Commerce. 170 p.
- Padilla, S.A.C. 1996. Demografía y Dinámica Poblacional de *Acropora palmata* en Quintana Roo, México. Tesis Doctoral. Fac. de Ciencias. Univ. Nal. Aut. De México. 145 p.
- Pearson, R.G. 1981. Recovery and Recolonization of Coral Reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 4: 105-122.
- Porter, J.W. 1972. Patterns of Species Diversity in Caribbean Reef Corals. *Ecology* 53(4): 745-748
- Porter, W.J., J.D. Woodley, G.J. Smith, J.E. Neigel, J.F. Battey y D.G. Dallmeyer. 1981. Population Trends Among Jamaican Reef Corals. *Nature* 294(5838): 249-250.
- Reichelt, R.E. 1988. Space and Structure Effects on Coral Reefs. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia* Vol. 1: 235-239.
- Rodríguez, R. 1993. Efectos de un Ciclón en la Estructura Comunitaria de Corales Escleractínios. Tesis Licenciatura. E.N.E.P. Iztacala, Univ. Nal. Aut. Méx. 64 p.
- Rogers, C.S., T.H. Suchanek, F.A. Pecora. 1982. Effects of Hurricanes David and Frederic (1979) on Shallow *Acropora palmata* Reef Communities: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 32(2): 532-548.
- Rogers, C.S. 1993. Hurricanes and Coral Reefs: The Intermediate Disturbance Hypothesis Revisited. *Coral Reefs* 12: 127-137.
- Rosesmyth, M.C. 1984. Growth and survival of sexually produced *Acropora* recruits: a post-hurricane study at Discovery Bay, Jamaica (extended abstract). Pages 105-106. In: *Advances in Reef Science*. Univ. Miami, Florida.

- Salgado-Ugarte, I.H. 1992. El Análisis Exploratorio de Datos Biológicos. **Marc Ediciones, México.** 243 p.
- Sammarco, P.W. y J.C. Andrews. 1989. The Helix experiment: Differential localized dispersal and recruitment patterns in Great Barrier Reef Corals. **Limnol. Oceanog.** 34: 896-912.
- Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1996. Subdelegación de Pesca. Departamento de Administración de Pesquerías (1990-1996). **Reporte Inédito.** 5 p.
- Shinn, E.A., 1963. Spur and Groove Formation on the Florida Reef Tract. **J. Sed. Petrol.** 33: 291-303.
- Shinn, E. A., 1976. Coral Reef Recovery in Florida and the Persian Gulf. **Environ. Geol.** (1); 241-254.
- Shinn, E.A., J.H. Hudson, D.M. Robbin and B. Lidz. 1981. Spurs and Grooves Revisited: Construction Versus Erosion Looe Key Reef, Florida. Pages 475-483 in E. Gomez, C. Birkeland, R. Buddemeier, R. Johannes, J. Marshand, R. Tsuda, eds. **Proc. of the 4th Int. Coral Reef Symp.** Univ. Philippines, Manila. 2. 785 pp.
- Siegel, S. y N.J. Castellan Jr. 1988. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. **McGraw-Hill Book Co., Singapore.** 401 p.
- Sokal, R.R. & J.H. Rohlf. 1981. Biometry. Freeman and Co. San Francisco. 229 p.
- Stoddart, D.R. 1962. Catastrophic Storm effects on the British Honduras Reefs and Cays. **Nature** 196: 512-515.
- Stoddart, D.R. 1963. Effects of Hurricane Hattie on the British Honduras Reefs and Cays, October 30-31, 1961. **Atoll Res. Bull.** 95. 142 p.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and Morphology in Recent Coral Reefs. **Biol. Rev.** 44: 433-498.
- Stoddart, D.R. 1974. Post-hurricane Changes on the British Honduras Reefs: Re-Survey of 1972. **Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. 2. Brisbane:** 473-484.
- Szmant, A.M. 1986. Reproductive Ecology of Caribbean Reef Corals. **Coral Reefs** 5: 43-54.
- Tabla de Predicción de Mareas. 1994. Puertos del Golfo de México y Mar Caribe. **U.N.A.M. Inst. de Geof.** 191 p.
- Uychiaoco, A.J., P.M. Alino y M.P. Atrigenio. 1992. Considerations in the Use of Video and Other Sampling Techniques for Monitoring Coral Reef Macrobenthic Communities. **National University of Singapore, LCR Symposium.** (en prensa).
- Wells, J.N. 1956. Scleractinia. In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Ed. R.C. Moore. **Univ. of Kansas Press.** 329-443.
- Van Morsel, G.W.N.M. 1988. Early Maximum Growth of Stony Corals (Scleractinia) After Settlement on Artificial Substrata on a Caribbean Reef. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 50: 127-135.

Woodley, J.D., E.A. Chomesky, P.A. Clifford, J.B.C. Jackson, L.S. Kaufman, N. Knowlton, J.C. Lang, M.P. Pearson, J.W. Porter, M.C. Rooney, K.W. Rylaarsdam, V.J. Tunnicliffe, C.M. Wahle, J.L. Wulff, A.S.G. Curtis, M.D. Dallmeyer, B.P. Jupp, M.A.R. Koehl, J. Neigel, y E.M. Sides. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican Coral Reefs. *Science*, 214: 749-755.

Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. 620 p.