
EL ECOSISTEMA ARRECIFAL CORALINO DEL ATLÁNTICO MEXICANO

ERIC JORDAN DAHLGREN
Estación Puerto Morelos
Instituto de Ciencias del Mar y
Limnología,
Universidad Nacional Autónoma de
México, Cancún 77500, Quintana Roo

RESUMEN

Se señala la gran importancia, magnitud y diversidad, del ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano, mostrando la existencia de atolones, bancos y barreras. Se discute el patrón de cambio gradual en la geomorfología arrecifal y en la estructura comunitaria de los arrecifes en la región, que resulta del efecto del complejo gradiente ambiental que existe del Caribe al Golfo, y de la costa hacia el océano. Se destaca la importancia de los agentes de forzamiento externo en la organización de las comunidades coralinas y su efecto en la elevada variabilidad que presentan. Se discute el efecto que tiene esta alta variabilidad en la determinación de la condición de un arrecife dado basándose en censos específicos parciales, y por la misma razón, en la dificultad de establecer comparaciones razonables entre ellos. Finalmente, se argumenta sobre la importancia de valorar a un arrecife coralino en términos de su identidad como unidad biogeológica funcional independientemente de la riqueza específica que en algunos taxa pueda presentar, destacando que su existencia es el resultado de múltiples estados de equilibrio, que ocurren en temporalidades mucho mayores que las de una generación humana.

ABSTRACT

The importance of the coral reefs of the Mexican Atlantic is stressed, showing that atolls, banks and barriers constitute a complex and ample reef system. The existence of a pattern both in terms of reef geomorphology and community structure, that reflects the complex environmental gradient that occurs between the Caribbean and the Gulf of Mexico, is discussed. The importance of external forcing in shaping these reef systems as well as in determining the high variability of the reef communities, both in space and time, is emphasized. The difficulty in properly assessing the condition of a reef, or in making inter-reef comparisons, based on partial species level censuses, is discussed finally, an argument is presented to consider that "coral reefness" in itself is an indication of a successful bio-geological unit, regardless of the species richness of some taxa, thus recognizing that the reef ecosystem is a result of multiple alternating stable states in a long time frame.

Introducción

La actual preocupación por conservar la biodiversidad biológica es afortunadamente mucho mayor, a nivel social, que hace unos cuantos años cuando solamente científicos y otros amantes de la naturaleza se preocupaban de este problema. Esta situación en mi opinión es resultado en parte, de dos situaciones recientes. La primera, es el reconocimiento político de que las actividades del hombre moderno tienen una enorme capacidad de transformación del entorno natural y que en último término esto atenta contra nuestros intereses a mediano y largo plazo. La segunda, del justificado temor de que es poco lo que se puede hacer para modificar esta situación en gran escala, ya que resulta de una dinámica social con valores muy bien establecidos en términos de riqueza y poder.

En este contexto, el de los limitados recursos a disposición y del escaso tiempo para emplearlos adecuadamente, se antoja importante considerar a que nivel debe preocuparse el científico natural por la conservación de la biodiversidad. El mayor esfuerzo en este sentido se ha dirigido a la protección de especies y poblaciones, como es el caso de las que están en peligro de extinción. Si bien esto no es cuestionable, es evidente que esa actitud solo la podemos tomar con respecto a las pocas especies que conocemos y que por alguna razón (rara vez biológica) son o se hacen públicamente importantes. Pero en general desconocemos una gran cantidad de especies en cada uno de los ecosistemas que podemos enumerar y nuestra capacidad para determinar porque una especie es importante es muy limitada.

Quizás la mejor forma de proteger a todas las especies de un ecosistema, conocidas o no, aparentemente importantes o no, es a través de preservar los hábitats y los procesos que permiten su existencia. Para ello es necesario organizar el conocimiento del que disponemos a ese nivel y con ello entender las relaciones e interacciones entre ecosistemas adyacentes. Me atrevo a aventurar que el grado de conocimiento actual aunque pobre en muchos casos, ya permite tomar decisiones adecuadas para proteger a muchos de nuestros ecosistemas, si se tiene la intención de hacerlo. El problema parece ser sin embargo, que mucha gente no lo sabe, ni conoce como son esos ecosistemas y porque pueden ser afectados por las actividades humanas.

Un primer paso, que en el caso particular de los arrecifes coralinos de México, parece muy necesario, es el dar a conocer lo que sabemos de ellos. Actualmente el acervo de conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de los arrecifes coralinos es muy superior al que se tenía hace tan sólo unos veinte años; y afortunadamente en México, el estudio de estos sistemas es cada vez más una disciplina formal. Esto es lo que permite intentar hacer una síntesis, en este caso somera, de las características de nuestros arrecifes y reconocer que el sistema arrecifal coralino de México, es de lo más diverso y desarrollado que se encuentra en el Atlántico occidental. En este trabajo, se describen a grandes rasgos los cambios del ecosistema arrecifal coralino a través del gradiente ambiental que va desde el Caribe hasta el Golfo de México.

I. El Sistema Arrecifal Coralino

La comunidad coralina es prácticamente única en el sentido que la estructura que resulta de su crecimiento, el arrecife coralino, constituye un nuevo hábitat de alta heterogeneidad especial donde cientos de especies pueden coexistir (Stoddart, 1969; Connell, 1978). Puede decirse que el ecosistema arrecifal coralino está constituido por un par funcional comunidad-arrecife, en un sentido parecido al nivel de integración del par simbiote coral-zooxantela. Esto es así, porque el arrecife funciona como un moderador de condiciones ambientales extremos y como un potencializador del crecimiento de las especies que lo forman. De hecho, si una comunidad coralina es incapaz de formar una estructura arrecifal, su futuro es más bien incierto y puede desaparecer en un momento dado.

La forma y constitución de un arrecife resulta en último término de la elevada plasticidad morfológica de las colonias de constructores arrecifales, que adoptan la forma más eficiente para el régimen de luz, sedimentación, corrientes y oleaje predominantes al que están expuestas (Grauss y Macintyre, 1976; Graus *et al.*, 1977; Hubbard, 1986). Este elevado ecomorfismo es posible por la organización modular de las colonias de coral y responde a las necesidades vitales de la especie (Jackson, 1979). Por lo mismo, la acumulación gradual de los esqueletos de las colonias que fueron exitosas, es lo que va determinando la forma del arrecife, y de ahí que este tenga la morfología más adecuada a las necesidades de sus formadores.

La capacidad de la comunidad coralina de transformar tan profundamente el ambiente donde se desarrolla, genera una alta heterogeneidad especial que favorece una alta diversidad biológica quizás la más alta que existe en los mares. Entre otras cosas, esto le permite a la comunidad coralina, alcanzar los más altos niveles de productividad sostenida a nivel de ecosistema marino, a pesar de que se desarrolla en mares oligotróficos (Crossland *et al.*, 1991); a la vez que favorece, una elevada estabilidad temporal que resulta en la construcción de grandes biohermas que alteran y modifican la morfología insular y continental (Fagerstrom, 1987). Esta capacidad de transformar su entorno natural se traduce en una gran longevidad para la comunidad coralina y los arrecifes coralinos modernos, que son formados por corales escleractíneos simbióticos, dominan los mares someros tropicales de la Tierra desde finales del Triásico (hace más de 200 millones de años; Newell, 1971).

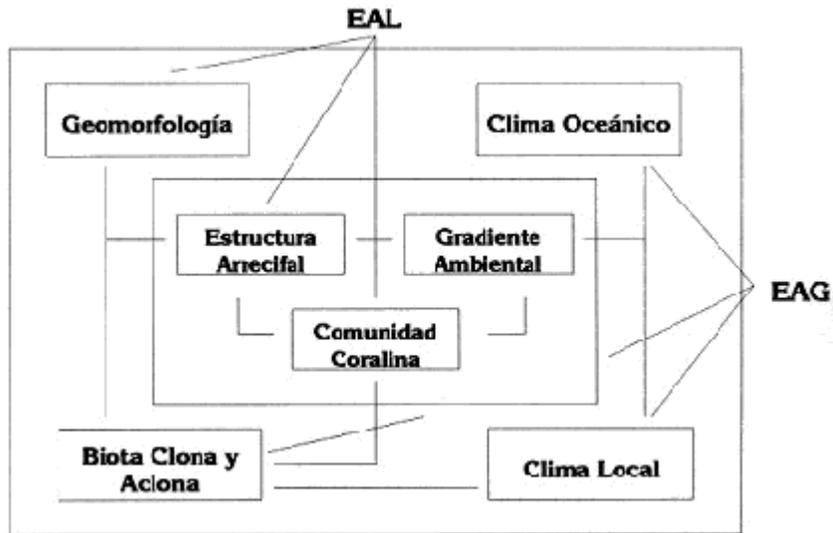


Fig. 1 Principales interacciones en el ecosistema coralino (recuadro interior) y los principales conjuntos de factores de Forzamiento externos que lo determinan. Area de influencia directa e indirecta de las actividades humanas (EAL: principales efectos antropogénicos a escala local. EAG: principales efectos antropogénicos a escala global).

Por otro lado, aún cuando los corales escleractíneos son claves en la constitución de la matriz arrecifal, su formación y consolidación depende del desarrollo de un amplio sector de la comunidad coralina que directa e indirectamente contribuye a la producción y fijación del CaCO_3 . La mesa arrecifal es el resultado de un equilibrio dinámico entre procesos de construcción y destrucción que dependen del ciclo de vida de los organismos que constituyen la comunidad (Hutchins, 1986) y de una serie de procesos físico-químicos de consolidación, cementación y diagénesis (Davies, 1983). El balance de esos procesos varía en el tiempo, normalmente de orden geológico, conforme las condiciones ambientales son más o menos adecuadas para el desarrollo de determinada biota coralina (Stoddart, 1969).

Comprender el funcionamiento del ecosistema arrecifal coralino requiere de un entendimiento del aspecto arrecifal y del aspecto comunitario (Adey, 1978; Chappel, 1980). Estos dos aspectos están intrínsecamente unidos pero corresponden a dos temporalidades diferentes del mismo proceso, una de orden geológico y otra de orden ecológico (Fig. 1). Si bien el ecosistema coralino como tipo de ecosistema es robusto, dado que ha perdurado durante mucho tiempo y soportado grandes cambios climáticos, también es cierto que es muy frágil si esos cambios son rápidos en relación a la tasa de renovación de las comunidades coralinas. El cambio climático global inducido por las actividades humanas puede tener efectos muy severos en el ecosistema arrecifal coralino, porque además de la rapidez del cambio, este va acompañado de un constante deterioro del ambiente a escala local (Fig. 1).

II. El Sistema Arrecifal del Atlántico Mexicano.

Los arrecifes coralinos de México en el lado del Atlántico son parte de la región biogeográfica del Caribe y son en términos de su composición biótica similares a cualquier otro sistema arrecifal de la región, por la alta "conectividad" del sistema hidrológico del Caribe y también, por su relativamente pequeña extensión. Sin embargo, en términos de desarrollo relativo, extensión y estructura comunitaria existen múltiples diferencias entre cualquier arrecife, debido a la importancia de factores de forzamiento externo que reflejan condiciones fisiográficas, geomorfológicas e hidrológicas diferentes, de acuerdo con cada emplazamiento geográfico.

En aguas territoriales mexicanas los arrecifes se extienden desde el sur del Caribe mexicano, donde forman parte del sistema arrecifal beliceño que es probablemente el más importante de la región del Caribe, hasta la altura de la Laguna de Tamiahua. Estos últimos, los arrecifes de Isla Lobos, son las formaciones arrecifales superficiales más septentrionales del Golfo de México (Moore, 1958). Más al norte, ya dentro de la plataforma continental de los

E.U.A., existe una serie de pináculos sumergidos a más de 15 m de profundidad conocidos como los "Flower Garden Banks" (Bright *et al.*, 1984), colonizados por una biota coralina relativamente diversa y abundante. Aún cuando no existe información suficiente para saber si estas formaciones corresponden o no a arrecifes coralinos en sentido estricto, su presencia indica que la penetración de la biota caribeña en el Golfo puede ser extensa, a pesar de la competencia con elementos de la biota caroliniana.

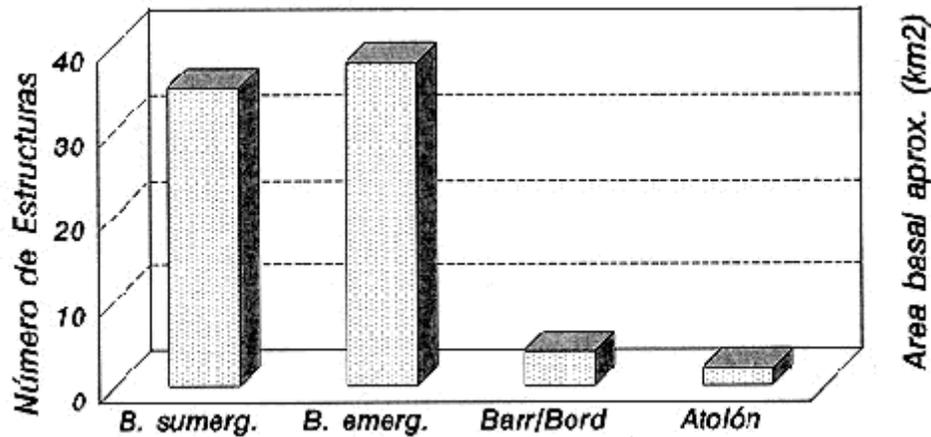


Fig. 2. Tipos de formaciones arrecifales y su área basal aproximada, entre Isla Lobos y el sur del Caribe mexicano (ver texto). Los arrecifes de barrera/bordeantes indicados corresponden a el sistema del Caribe sur, el del Caribe norte y el de la Isla de Cozumel.

Los arrecifes del Atlántico mexicano comprenden diversos sistemas en términos de su origen, de su emplazamiento geográfico, de su tipo y grado de desarrollo relativo. Y entre ellos se encuentran todos los tipos de arrecifes principales reconocidos como son: arrecifes bordeantes, de barrera, bancos emergidos, bancos sumergidos y atolones. La importancia relativa de cada uno de estos tipos, en número y extensión aproximada, se muestran en la Fig. 2. Su ubicación y distribución en el Golfo de México se puede determinar en las cartas de navegación 900 de la Secretaría de Marina. En el Caribe mexicano donde aún no hay una cartografía apropiada en este contexto, excepto para grandes formaciones como Chinchorros o el Banco Arrowsmith, en Jordán (1993). Las características más importantes de cada uno de estos tipos de sistemas arrecifales se mencionan a continuación.

Arrecifes Bordeantes y de Barrera. A lo largo del litoral del Caribe mexicano en forma más o menos continua, desde la frontera con Belice hasta Isla Contoy en el Canal de Yucatán, se encuentra un sistema arrecifal mixto compuesto por arrecifes de barrera y bordeantes. Este extenso sistema arrecifal varía a lo largo de un gradiente latitudinal y su grado de desarrollo relativo se encuentra fuertemente determinado por la morfología de la plataforma continental e insular (Jordán, 1989a).

Los arrecifes de este tipo, son formaciones alargadas que tienen una disposición más o menos paralela a la costa y que pueden crecer directamente sobre la villa o estar separadas de la misma por un incipiente canal (bordeantes), o por una laguna bien formada (barreras), donde puede haber arrecifes internos de parche. A gran escala se puede dividir este sistema arrecifal en tres grandes sectores con base en la constitución y grado relativo de desarrollo de los arrecifes que lo constituyen: Caribe sur, Caribe Norte y Cozumel. A escala local la continuidad de la formación es variable y se encuentra interrumpida por numerosos pasos o bocas, que comunican la zona frontal del arrecife con la laguna. La mayoría de las crestas de estos sistemas están formadas por extensos arrecifes de *Acropora palmata* y *Montastrea annularis*, que crecen a lo largo de la parte somera de antiguas líneas de costa sumergidas, quizás restos de una antigua estructura arrecifal que a barlovento fue biselada durante las transgresiones y regresiones en el Cuaternario.

Los tres sistemas principales de arrecifes bordeantes y de barrera del Caribe mexicano son: a) El sector Sur continental, que esta constituido por arrecifes altamente desarrollados desde la cresta hasta el arrecife frontal, que han formado sistemas de macizos y canales y que probablemente hoy en día están en pleno proceso de acreción. Este sector se extiende aproximadamente hasta los 19 05' de Latitud Norte (Jordán y Martín, 1988; Jordán, 1993).

b) El sector Centro-Norte continental, que se extiende de la Latitud anterior hasta la Isla Contoy (incluyendo parte del sistema arrecifal de sotavento de la isla de Cozumel) y que se caracteriza por que las formaciones arrecifales bien desarrolladas en el arrecife frontal están restringidas a sitios donde la topografía del fondo presenta un alto relieve (Jordán, 1989a). La zona frontal de estas formaciones tiende a tener un bajo relieve y esta colonizada por comunidades donde gorgonáceos y algas son los elementos más conspicuos de la comunidad, seguidos esponjas y escleractíneos (Jordán, *et al.*, 1981; Jordán, 1989b). c) Los arrecifes profundos de Cozumel, que forman un impresionante parapeto a lo largo del borde de la plataforma SW de Cozumel y que presentan un alto grado de desarrollo relativo entre 10 y 50 m de profundidad (Fenner, 1988; Jordán, 1988). Los arrecifes bordeantes y de barrera desaparecen sobre la plataforma norte y oeste de la Península de Yucatán, y tampoco existen en el litoral sur y este del Golfo de México, probablemente porque predominan ambientes con sedimentos libres.

Arrecifes de Banco Desde la Plataforma de Yucatán hasta la altura de la Laguna de Tamiahua, existen más de 25 arrecifes de banco que afloran a la superficie y que en su mayoría han sido ampliamente descritos. (Moore, 1958; Emery, 1963; Rigby y McIntyre, 1966; Morelock y Koenig, 1967; Logan *et al.*, 1969; Chávez *et al.*, 1970; Freeland, 1971; Villalobos, 1971; Rannefeld, 1972; Kühlmann, 1975; Farrell *et al.*, 1983; Chávez *et al.*, 1985; Tunnell, 1988). Existen además un buen número de reportes y tesis inéditas que contribuyen en diversa medida a su conocimiento, en particular para el sistema veracruzano.

Los arrecifes de banco se caracterizan por ser estructuras aisladas del orden de cientos a unos cuantos miles de metros de diámetro mayor y que en general carecen de una laguna interna bien desarrollada, área que normalmente corresponde a una plataforma somera con gran cantidad de sedimentos. Estos sedimentos son carbonatados en el caso de los arrecifes de la plataforma de Campeche y Yucatán (Folk, 1967; Logan *et al.*, 1969), y carbonatados y terrígenos en Veracruz (Moore, 1958; Rigby y McIntyre, 1966; Freeland, 1971). Algunos de estos bancos llegan a formar pequeñas islas o cayos sobre la plataforma interior. El efecto de la influencia continental hace dividir a los arrecifes de banco en dos conjuntos principales: 1) los del litoral veracruzano, localizados cerca de la costa y que se desarrollan en un ambiente con fuerte influencia continental, y 2) los del borde de la plataforma de Campeche y Yucatán, típicos arrecifes oceánicos aislados.

Arrecifes de banco del sector veracruzano, la principal característica estructural de estos bancos es que tienden a ser porosos, a tal grado que la matriz de deposición constituida por los esqueletos de corales escleractíneos queda expuesta (Freeland, 1971). Por otro lado, la comunidad coralina que los constituye es dominada por unas cuantas especies, normalmente las mismas y muestran una marcada diferencia entre el margen de sotavento y el de barlovento (Jordán, 1992). El emplazamiento y distribución en que se encuentran hace pensar que estos arrecifes se desarrollan sobre domos salinos o dunas consolidadas sumergidas (Morelock y Koenig, 1967) o extrusiones basálticas (Freeland, 1971). La presencia de parches arrecifales de escaso relieve cubiertos por escleractíneos muertos, sobre el fondo de la plataforma continental en esta misma área, sugiere que la sobrevivencia de la comunidad coralina esta relacionada con la existencia de una topografía basal de alto relieve.

Arrecifes de banco de la plataforma de Campeche y Yucatán más o menos paralelos al borde de la plataforma, desde Cayos Arcas hasta Alacranes, existe un sistema conformado por grupos de arrecifes aislados. Estos arrecifes han sido descritos por varios autores (Agassiz, 1888; Logan *et al.*, 1969; Glynn, 1973; Ginsburg y James, 1974; Farrell *et al.*, 1983), pero el grado de atención que han recibido es mínimo en comparación con el que se le ha dado a Alacranes (Alacranes corresponde morfológicamente y estructuralmente, aunque no genéticamente, a un atolón y no a un arrecife de banco, por lo que se detalla más adelante) a los arrecifes veracruzanos.

Estos bancos están formados por uno o varios arrecifes emergentes (cayos) que se proyectan a partir de una plataforma común relativamente somera, que se levanta del piso de la plataforma a profundidades del orden de 40-60 m (Tabla 1), directamente sobre la plataforma y esto ha generado una pequeña polémica acerca de su origen. Normalmente los cayos son cuspados, esto es, tienden a tener una forma de media luna con los extremos curvados hacia el interior. A diferencia de los arrecifes veracruzanos, la estructura arrecifal de estos bancos es sólida, no porosa y es en términos generales similar a la que existe en los arrecifes caribeños (obs. pers.). Por otro lado, mientras que los arrecifes de Veracruz tienen un claro lado de barlovento y otro de sotavento, estos arrecifes presentan una constitución más compleja, por estar expuestos a un régimen oceánico más diverso. En algunos casos como en Cayos Arcas y Arenas, las estructuras emergentes (los cayos y la cresta arrecifal), rodean una "laguna" de aguas relativamente profundas, que corresponden al piso de la plataforma común. Existen además numerosos bancos pequeños emergidos cercanos a la costa, que están colonizados por una comunidad coralina más o menos abundante y sostienen una actividad pesquera local. Estos bancos predominan en el margen este y norte de la Península de Yucatán, y son similares en constitución a los arrecifes de banco exteriores pero de dimensiones pequeñas (Tabla 1).

No.	BANCOS	PROF.		LAT.	LONG.
		Base*	Banco*		
Plataforma Externa					
1	ARCAS	50,40	18,7,0	20°13'	91°,58'
2	Sin nombre	43	23	20°15'	91° 54'
3	Sin nombre	52	20	20°19'	92°02'
4	Sin nombre	47	34	20°22'	91°50'
5	Sin nombre	60	13	20°24'	92°14'
6	Obisapo S.	54	4	20°26'	92°13'
7	Obispo N.	48	5	20°29'	92°13'
8	Banco Nuevo	43	36,14	20°32'	91°51'
9	Sin nombre	45	36	20°35'	91°57'
10	Banco Pera	44	25,16	20°41'	92°15'
11	Cd. Condal	70	11	20°49'	92°19'
12	TRIANGULOS	60,40	25,12,0	21°58'	92°18'
13	Sin nombre	60	13	21°02'	92°14'
14	Sin nombre	70	14	21°15'	92°11'
15	Sin nombre	54	9,27	21°18'	92°11'
16	B. Ingleses	63	2,25	21°48'	91°59'
17	Cayo Nuevo	54	20,0	21°50'	92°03'
18	ARENAS	72,45	30,14,0	22°08'	91°23'
19	Sin nombre	50	30	22°09'	91°08'
20	Sin nombre	54	11	22°12'	91°09'
21	Sin nombre	54	28	22°12'	91°05'
22	Sin nombre	70	29	22°15'	90°43'
23	Sin nombre	70	34	22°19'	90°19'
24	ALACRANES	54,39	40,20,0	22°23'	89°41'
25	Grainville	36	8	21°55'	89°19'
26	Sin nombre	46	13	22°05'	89°18'
27	Sin nombre	31	9	22°02'	88°30'
28	Sin nombre	51	30	22°21'	88°34'
29	Bajos Norte	73,60	33	23°20'	88°45'
No.	BANCOS	PROF.		LAT.	LONG.
		Base*	banco*		
Plataforma Interna					
1	Serpiente	16	8	21°35'	91°05'
2	Sisal	11	2	21°38'	90°11'
3	Madagascar	27	2	21°38'	91°03'
4	Sin nombre	16	10	20°26'	91°01'
5	Sin nombre	15	10	20°39'	90°50'
6	Sin nombre	27	8	21°26'	90°30'
7	Sin nombre	18	3	21°26'	90°18'
8	Sin nombre	12	2	21°20'	90°09'
9	Sin nombre	27	18	21°36'	90°12'
10	Sin nombre	27	10	21°40'	89°56'

11	Sin nombre	28	13	21°41'	89°57'
12	Sin nombre	22	16	21°38'	89°27'
13	R, Ifigenia	30	15	21°38'	88°36'
14	Pawashik	7	3	21°31'	88°47'
15	Sin nombre	15	5	21°35'	88°46'
16	Sin nombre	16	5	22°46'	88°24'
17	B. Antonia	5	1	21°36'	88°18'

Tabla 1. Rangos de profundidad y posición aproximada de los Banco emergidos y sumergidos en las plataformas de Campeche y Yucatán.

Bancos Sumergidos Sobre la plataforma de Yucatán y Campeche existen numerosos bancos que no alcanzan a llegar a la superficie del mar, pero a diferencia de los bancos sumergidos del sistema arrecifal veracruzano, estos se alzan decenas de metros sobre el fondo y algunos de ellos alcanzan extensiones considerables como es el caso de Banco Nuevo, Pera e Ingleses. Su origen es aún indeterminado, pero su patrón de distribución sugiere que se trata de estructuras arrecifales pre-Holocénicas similares al basamento de los bancos actualmente emergidos. En este caso, probablemente se trata de comunidades coralinas que no fueron capaces de mantener un ritmo de crecimiento suficiente para compensar la tasa de ascenso del nivel del mar durante la transgresión Holocénica, y/o que fueron incapaces de alcanzar el nivel del mar posteriormente cuando la tasa de ascenso se redujo (Nuemann y Macintyre, 1985).

Independientemente de su origen, la profundidad media de la plataforma superior de estos bancos es 15 a 10 m, elevándose en promedio 41 a 18 m sobre la plataforma (Tabla 1); lo que en principio, los hace muy favorables para el desarrollo de comunidades coralinas de aguas intermedias y profundas. La colonización de estos bancos sumergidos es muy factible, ya que el rango de profundidad que alcanzan las comunidades coralinas típicas en el Golfo de México excede los 30 m de profundidad, desde la plataforma de Yucatán, hasta los arrecifes sumergidos de los bancos "Flower Garden".

En el Caribe se encuentra una cresta sumergida, que constituye un extenso banco denominado Arrowsmith, a poco menos de 20 km de la costa, en el Canal de Yucatán. Sobre esta cresta hay comunidades coralinas muy particulares desde las partes someras (15 m) hasta relativamente profundas (mas de 40 m). En las superficies planas de bajo relieve del banco, dominan grandes esponjas de los géneros *Xestospongia* e *Ircinia*, deformadas por la intensa corriente que fluye sobre el banco. Es muy poco lo que se conoce sobre este banco sumergido y quizás, mientras no se tenga más información sobre su constitución y estructura, no se le deba considerar como un arrecife coralino en sentido formal.

Atolones El término atolón se refiere a estructuras arrecifales que tienen una forma anular, con una laguna claramente definida en su parte central y que se levantan abruptamente del basamento inferior. El concepto se aplica a este tipo de arrecifes tanto por su forma como por su origen y en los mares mexicanos existen dos de los más grandes atolones del Caribe: Chinchorro y Alacranes.

Chinchorro es el atolón más grande que existe en el Caribe y se encuentra en la parte sur del Caribe mexicano y es parte del complejo arrecifal beliceño, el que se caracteriza por haberse formado por un continuo proceso de acreción sobre fallas subsidentes (James y Ginsburg, 1979). Chinchorro a diferencia de todos los otros arrecifes mexicanos, no se desarrolla sobre una plataforma continental o insular, sino sobre una profunda cresta submarina (más de 400 m de profundidad a unos 27 km de la costa), por lo que tiene un espesor considerable y es probablemente el único arrecife de origen anterior al Pleistoceno, que se encuentra en aguas mexicanas. Darwin (1847) considera por la morfología de la costa, que no hay arrecifes formados por subsidencia en esta parte del Caribe y en este caso la aseveración no es correcta.

El arrecife presenta un basculamiento a lo largo del eje mayor, que ha controlado los procesos erosivos durante períodos de emergencia y constructivos durante los períodos de inmersión. Pudiéndose apreciar en imágenes de satélite canales de escurrimiento internos (obviamente formados por procesos subaéreos) y su relación con la cresta arrecifal actual. El resultado de estos procesos alternos, es un sistema diverso con múltiples formaciones arrecifales altamente desarrolladas dentro del atolón, tanto en la periferia como en la somera laguna central dividida por un canal relativamente profundo que hace suponer procesos de fallamiento dentro del macizo

arrecifal. Una descripción de este atolón y de las comunidades coralinas que lo forman aparece en Jordán y Martín (1988).

Alacranes, en la parte norte de la plataforma de Yucatán, considerado como un atolón de plataforma (Kornicker y Boyd, 1962), no fue formado por subsidencia como probablemente es el caso de Chinchorro. Su origen parece deberse a la fusión de varios arrecifes originalmente aislados (Bonet, 1967), que se formaron durante la transgresión Holocénica sobre una antigua plataforma arrecifal Pleistocénica, cuya superficie se encuentra a 33.5 m de profundidad (Macintyre *et al.*, 1977). En dimensiones es sólo un poco más chico que Chinchorro y tiene una laguna muy complicada con formidables sistemas reticulares donde se alcanzan más de 20 m de profundidad. Al igual que Chinchorro el arrecife es todo un sistema en sí mismo y varía mucho a lo largo de su periferia y en la zona lagunar. Este sistema ha sido bien estudiado sedimentológicamente y estructuralmente por Kornicker *et al.*, (1959); Kornicker y Boyd (1962); Bonet (1967); Folk (1967) y Logan (1969). La ecología de la biota marina no ha sido estudiada con la misma formalidad desafortunadamente. Incidentalmente, Macintyre *et al.*, (1977), encuentran a sotavento de Isla Pérez en Alacranes, un arrecife de *Acropora cervicornis* que tiene las tasas de acreción arrecifal más elevadas que se han reportado, del orden de 12m/1000 años. Esto corresponde a un arrecife protegido creciendo poco después de la parte más activa de la transgresión Holocénica.

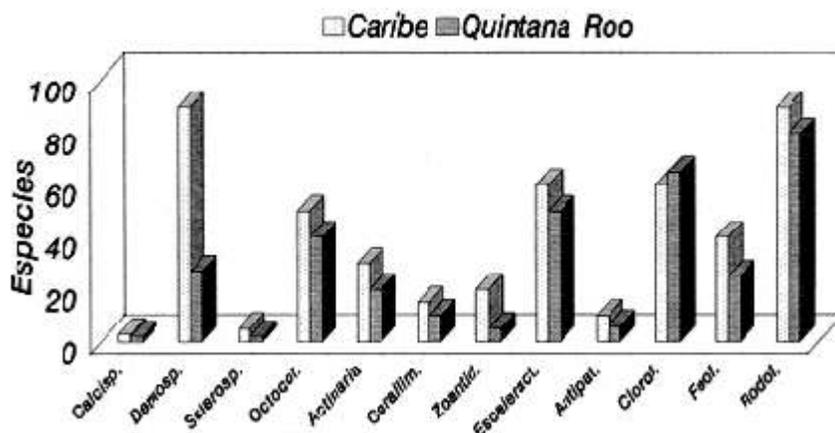


Fig. 3 Número de especies comúnmente reportados de esponjas, celenterados y macroalgas que colonizan el sustrato arrecifal en el Caribe (recopilaciones generales: Colín, 1978; Littler *et al.*, 1989), y en el Caribe mexicano y Golfo de México. (Huerta, 1958; Gómez, 1984; Aguilar, 1990; Jordán, 1989b; 1990; observ, person.).

III. Composición de la Comunidad Coralina del Atlántico Mexicano

Riqueza específica. Diversos autores han descrito los rangos de distribución de grupos de especies importantes de la comunidad coralina caribeña en el Golfo de México (Bayer, 1961; Smith, 1971; Taylor, 1960). En general, estos autores reportan una disminución importante en el número de especies hacia el Golfo.

Sin embargo, la magnitud aparente en la reducción del número de especies de la biota coralina en el Golfo, refleja también limitaciones de los muestreos en términos espaciales y temporales, así como en el enfoque de los mismos. La mayor parte de los estudios consultados para este trabajo, se limitan a las zonas fácilmente accesibles de los arrecifes (someras y protegidas) y a los que son logísticamente cómodos de muestrear (por ejemplo, por su cercanía a centros de población). Esto es un reflejo del alto grado de dificultad y del muy elevado costo de los muestreos en arrecifes coralinos. Y en este mismo sentido hay que considerar que el número de especies total que puedan existir en un arrecife dado depende de las condiciones del hábitat y de la intensidad de los gradientes ambientales locales.

Los resultados de un muestreo somero que compare los números de especies comúnmente reportados para los tres grupos principales que colonizan el sustrato arrecifal: celenterados, esponjas y algas marinas, en la región del Caribe y en los arrecifes mexicanos, aparece en la Fig. 3. El que el número de especies reportadas sea casi siempre menor en los arrecifes mexicanos (incluyendo los del Caribe mexicano que están en un típico ambiente

caribeño), que en los del Caribe como región, sugiere que en existe un efecto de intensidad y tipo de muestreo. Es muy probable entonces, que conforme aumente la intensidad de muestreo en tiempo y espacio, nuevos registros de especies aparecerán haciendo menos fuerte esta diferencia a nivel de la comunidad coralina.

Otro aspecto importante es el que la presencia de especies del Caribe en los arrecifes del Golfo, puede ser esporádica y que especies previamente registradas pueden desaparecer por periodos relativamente largos. De ser así, nuestra apreciación de la riqueza específica que la biota coralina caribeña en el Golfo, puede estar sesgada, ya que la gran mayoría de los muestreos son temporalmente puntuales. Dos estudios aportan evidencia que puede apoyar esta idea: 1) Farrell *et al.*, (1983), reportan que no encuentran algas calcáreas del género *Halimeda* en Cayos Arcas a pesar de haberlas buscado asiduamente. Aún cuando los autores no hacen análisis sedimentológicos que podrían indicar si en otro momento estuvieron presentes, este reporte es muy interesante porque *Halimeda* spp. (que es un importante elemento de la biota coralina caribeña), ha sido reportada tanto en Alacranes como en los arrecifes del sistema veracruzano. Esto permitiría suponer que en principio no hay razón aparente para justificar la ausencia permanente de éste género en Cayos Arcas. 2) Jordán (1992), reporta en los arrecifes del sistema veracruzano, un lento proceso de recolonización del escleractíneo *Acropora palmata*, después de una mortalidad masiva. Este trabajo sugiere que la tasa de recolonización esta controlada por la coincidencia de un flujo de alcance y velocidad adecuadas desde la plataforma de Campeche-Yucatán hasta Veracruz o incluso desde el Caribe (que favorecería el transporte de larvas en un tiempo adecuado a su capacidad de sobrevivir), con periodos en que el alcance de los abanicos fluviales en el mar es de baja magnitud (lo que implicaría mayores probabilidades de sobrevivencia para los jóvenes reclutas). Una proyección regresiva a partir de la estructura de tamaño de las poblaciones de *A. palmata* desde Antón Lizardo hasta Isla Lobos, sugiere un periodo del orden de 15 a 20 años, desde la catástrofe hasta el inicio del repoblamiento.

Estructura de la Comunidad. De acuerdo con el planteamiento anterior, es conveniente separar el concepto de riqueza específica total, del número de especies que comúnmente se encuentran formando parte de la comunidad. Particularmente de aquellas que son constructores arrecifales importantes, ya sea porque contribuyen a la formación de la matriz arrecifal, ó a su consolidación y cementación.

Comparar la estructura comunitaria global de arrecifes diferentes no es fácil, debido a que a esta escala especial, la variabilidad de la comunidad dentro de un arrecife es en muchos casos mayor que la variabilidad de la comunidad entre arrecifes diferentes (Done, 1982; Jordán, 1989b). El grado de variabilidad de la comunidad de un arrecife dado es determinado en alto grado por la magnitud de los gradientes físicos y biológicos a lo largo del perfil arrecifal, que a su vez depende de la morfología y emplazamiento del arrecife (Gratis y Macintyre, 1989). Esta situación resulta en marcados patrones de zonación, los que son modificados por la historia de la comunidad, en particular de la frecuencia e intensidad de procesos perturbadores (Connell, 1978; Sousa, 1984; Hughes, 1987).

Un resultado de estos gradiente y eventos históricos es que la comunidad coralina a nivel de zona, tiende a estar espacialmente organizada en parches con estructuras comunitarias más o menos diferentes, las que pueden o no ser percibidas dependiendo de la escala y diseño del muestreo. En términos generales entre más severo es el ambiente, menor es la diferencia entre la estructura de la comunidad coralina de parches adyacentes, tanto para constructores arrecifales (Geister, 1977), como para fauna asociada (Jordán, 1989b). Esta situación sugiere que una manera más o menos objetiva de comparar arrecifes entre sí, sería comparando la zona arrecifal con mayor severidad ambiental: la zona de rompiente.

Zona de rompiente, corresponde al ambiente con más alta severidad relativa por el efecto del golpeo del oleaje cotidiano y de tormenta. Las especies capaces de desarrollarse exitosamente en esta zona se caracterizan por altas tasas de crecimiento y regeneración, y presentan formas que van de ramificadas a globosas o aplanadas, capaces de amortiguar el efecto del oleaje (Fagerstrom, 1992). El grado de energía relativo determina una selección del tipo de organismos que pueden colonizar la rompiente, en función de la resistencia de sus estructuras al esfuerzo mecánico producido por el oleaje (Geister, 1977). Por lo mismo, la comunidad de barlovento es más claramente determinada que la de sotavento, donde el ambiente puede ser mucho menos severo. En este sentido se aprecia un claro gradiente en la zona de rompiente de barlovento de los arrecifes coralinos del Caribe y del Golfo de México (Fig. 4). En principio este gradiente estaría determinado por la energía del oleaje, pero no se puede excluir que otros factores, particularmente en el Golfo, como los que resultan de la influencia continental o menores temperaturas superficiales, afecten la selección de los organismos dominantes.

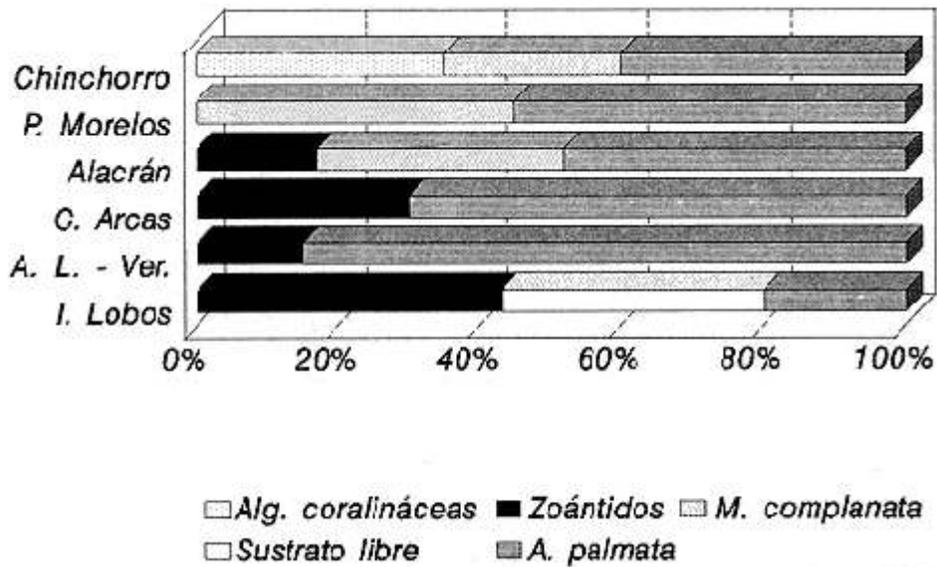


Fig. 4 Organismos que conforman la biota de la zona de rompiente en los arrecifes de las áreas indicadas. La proporción de *Acropora palmata* corresponde en la mayor parte de los casos a esqueletos que permanecen en posición de crecimiento y no a colonias vivas (ver texto). * Se refiere al sector sureste de Chinchorro.

ESPECIES	I	II	III	IV	V
<i>Hidrocorallia</i>					
<i>Millepora complanata</i>	A	C	E	E	R
<i>M. alcicornis</i>	A	C	C	E	E
<i>M. squarrosa</i>	E	-	-	-	-
<i>Scleractinia</i>					
<i>Stephanocoenia michelini</i>	E	-	-	-	-
<i>Madracis decactis</i>	C	C	E	E	-
<i>M. mirabilis</i>	E	E	-	-	-
<i>Acropora palmata</i>	A	C	A	E	*
<i>A. cervicornis</i>	E	A	A	A	*
<i>A. prolifera</i>	E	-	-	E	-
<i>Agaricia agaricites</i>	A	C	E	E	-
<i>f. carinata</i>	C	E	-	-	-
<i>A. tenuifolia</i>	A	R	-	-	-
<i>A. humilis</i>	C	E	-	-	-
<i>A. fragilis</i>	E	E	R	R	-
<i>A. lamarcki</i>	C	-	-	-	-
<i>Leptoseris cucullata</i>	C	-	-	-	-
<i>Sederastrea siderea</i>	A	C	C	C	-
<i>S. radians</i>	C	E	E	E	-
<i>Favia fragum</i>	A	-	-	-	-
<i>Porites porites</i>	A	-	E	E	-

<i>f. divaricata</i>	C	-	-	R	-
<i>f. furcata</i>	C	-	E	E	-
<i>P. branneri</i>	E	-	-	R	-
<i>P. astreoides</i>	A	C	E	C	-
<i>Diploria clivosa</i>	A	C	A	E	R
<i>D. strigosa</i>	A	C	C	-	-
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	C	E	E	R	-
<i>Manicina aereolata</i>	A	R	E	R	-
<i>Colpophyllia natans</i>	C	C	C	C	R
<i>Montastrea annularis</i>	A	A	A	A	A
<i>M. cavernosa</i>	A	C	C	C	C
<i>Solenastrea bournonii</i>	A	R	-	-	-
<i>Menadrina meandrites</i>	E	E	R	-	-
<i>Dichocoenia stokessi</i>	C	R	E	-	-
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	C	-	-	-	-
<i>Mussa angulosa</i>	C	C	C	C	-
<i>Scolymia lacera</i>	C	R	-	-	-
<i>S. cubensis</i>	E	-	-	E	-
<i>Isophyllia sinuosa</i>	A	R	R	-	-
<i>Isophyllastrea rigida</i>	A	R	-	-	-
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	E	E	E	E	-
<i>M. aliciae</i>	E	-	R	-	-
<i>M. ferox</i>	E	-	-	-	-
<i>Oculina diffusa</i>	C	C	E	E	E
<i>Eusmilia fastigiata</i>	C	R	-	-	-
Géneros	24	19	16	14	6
Especies	45	33	26	24	9

Tabla 2. Especies comunes de hidrocorales pétreos y escleractíneos en el Caribe y Golfo de México (el número de especies totales es más alto en todas las localidades). Abundancias relativas: A. abundante; C. común; E. escaso; R. raro; - no reportado. *Localidades*: 1. Caribe (Jordán *et al.*, 1981; Jordán, 1990); 11. Alacrán (Kornicker *et al.*, 1959); 111. Cayos Arcas (Farrell *et al.*, 1983); IV. Veracruz (Compilación en Tunnell, 1988; Jordán, resultados sin publ.); V. Isla Lobos (Compilación en Tunnell, 1988; Jordán, resultados sin publ.).

En arrecifes donde la energía del oleaje es muy alta predominan algas coralináceas, como *Lithophyllum* spp. y *Neogoniolithon* spp. Por un largo tiempo se considero que crestas dominadas por algas coralináceas eran exclusivas de los arrecifes del Pacífico (Yonge, 1963; Wiens, 1962). No obstante, Milliman (1962) y posteriormente Glynn (1973), reportan crestas algales en Panamá; y Jordán y Martín (1988) en el sector sureste de Chinchorro. Boyd *et al.*, (1963), reportan la presencia de microatolones de algas coralináceas en el sector noreste de Cozumel. En el resto del Caribe mexicano, aparentemente prevalecen oleajes de energía intermedia y predomina el escleractíneo *Acropora palmata*, uno de los constructores arrecifales más importantes de la región del Caribe, normalmente asociado con el hidrocoral masivo *Millepora complanata* (Fig. 4).

En el Golfo de México la cresta arrecifal es comúnmente dominada por *A. palmata*, desde Alacranes hasta Isla Lobos (observaciones recientes indican que la importancia relativa de *A. palmata* ha decrecido fuertemente en Alacranes desde los reportes de (Kornicker *et al.*, (1959)). En contraste la abundancia de *M. complanata* tiende a ser baja, lo mismo que la de *M. alicornis*. Aunque Tunnell (1988) afirma que en los arrecifes veracruzanos solo se encuentra *M. alicornis*, las tres especies de este género son definidas morfológicamente (de hecho, taxonómicamente se considera que son variantes ecológicas de una misma especie: Roos, 1971; Cairns, 1982), y

por ello, la forma del corallum depende del ambiente y del sustrato donde crecen; en este sentido el registro de las especies de *Millepora* depende de los ambientes observados. Farrell *et al.*, (1983) no reporta la presencia de este género en Cayo Arcas, lo que nos permite suponer que las especies de *Millepora* no son dominantes en esos arrecifes, más que concluir que no existe como en el caso de *Halimeda* expuesto anteriormente.

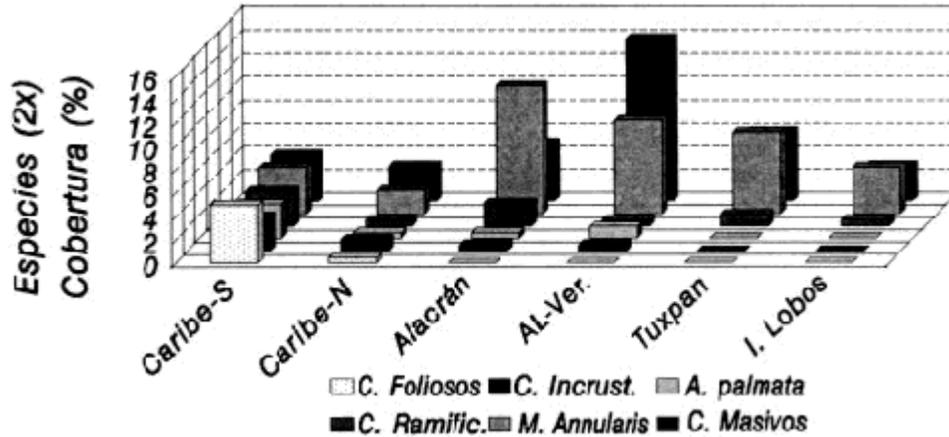


Fig. 5 Cobertura relativa de corales escleractinios e hidrocorales pétreos agrupados por categorías morfo-funcionales (barras) y número de especies comunes (línea continua) a lo largo del gradiente Caribe-Golfo de México (ver texto).

ESPECIES	I	II	III	IV	V
Gorgonacea					
<i>Erithropodium</i>	C	C	C	C	-
<i>Briareum asbestinum</i>	C	E	-	-	-
<i>Gorgonia flabellum</i>	A	C	-	-	-
<i>G. mariae</i>	E	-	-	-	-
<i>G. ventalina</i>	-	E	-	-	-
<i>Pseudopterogorgia acerosa</i>	C	C	E	R	R
<i>P. americana</i>	A	C	R	-	-
<i>P. Rígida</i>	E	-	-	-	-
<i>P. kallos</i>	E	E	-	-	-
<i>Pterogorgia anceps</i>	C	E	-	-	-
<i>P. guadalupensis</i>	E	-	-	-	-
<i>P. citrina</i>	A	E	-	-	-
<i>Lophogorgia sanguinolenta</i>	E	-	-	-	-
<i>Plexaura homomalla</i>	A	C	R	R	R
<i>P. flexuosa</i>	A	A	C	C	E
<i>Pseudoplexaura porosa</i>	A	E	-	R	-
<i>P. flagellosa</i>	C	-	-	-	-
<i>Plexaurella dichotoma</i>	A	C	R	-	R
<i>P. nutans</i>	E	-	R	-	-
<i>P. grisea</i>	E	R	-	-	-
<i>P. fusifera</i>	-	-	-	R	-

<i>Eunicea mammosa</i>	A	C	E	-	-
<i>E. succinea</i>	C	E	-	-	-
<i>E. calyculata</i>	C	C	C	-	R
<i>E. tournefortii</i>	C	E	E	-	-
<i>E. laciniata</i>	E	-	-	R	-
<i>E. fusca</i>	E	-	-	-	-
<i>E. clavigera</i>	R	R	-	R	R
<i>E. asperula</i>	R	-	-	R	-
<i>Muricea atlantica</i>	A	C	C	R	R
<i>M. muricata</i>	C	E	C	R	R
<i>Muriceopsis flavida</i>	A	-	-	-	-
Géneros	12	11	6	5	5
Especies	30	21	12	11	8

Tabla 3. Especies comunes de gorgonáceos en el Caribe y Golfo de México, comúnmente reportadas (el número de especies totales es más alto en todas las localidades). *Abundancias relativas*: A. abundante; C. común; E. escaso; R. raro; -, no reportado. *Localidades*: 1. Caribe (Jordán, 1989a; 1990); 11. Alacrán (Kornicker *et al.*, 1959; Jordán, resultados sin publ.); 111. Cayos Arcas (Jordán, resultados sin publ.); IV. Veracruz (Tunnell y Nelson, 1989; Jordán, resultados sin publ.); V. Isla Lobos (Chamberlain, 1966; Chávez *et al.*, 1970; Jordán, resultados sin publ.).

En la zona de rompiente de varios arrecifes del Golfo existe una elevada importancia relativa de zoántidos coloniales como *Palythoa caribbea* y *Zoanthus sociatus* son codominantes con *A. palmata*, o dominan sobre sustratos libres en la rompiente. Estos organismos de cuerpo blando normalmente colonizan crestas de baja energía relativa (que puede resultar del régimen oceánico, de la morfología del arrecife antes de la cresta o por su asociación con especies capaces de disipar la energía del oleaje efectivamente). Los zoántidos coloniales son eficientes colonizadores de sustrato e impiden la implantación de constructores arrecifales típicos, pero ellos no contribuyen al mantenimiento de la mesa arrecifal.

Zona Frontal. Otras zonas del arrecife, como es la frontal, son considerablemente más diversas, particularmente entre 10 y 15 m de profundidad (en realidad una subzona). En términos generales en esta parte del arrecife la comunidad coralina tiende a ser más diversa porque el forzamiento físico tiende a ser moderado (Done, 1983; Pichon, 1981) ya que el efecto del oleaje es reducido pero aún existe un adecuado movimiento de agua y también el fondo es suficientemente iluminado para que la biota autotrófica y simbiótica mantenga niveles de producción relativamente altos (Crossland *et al.*, 1991). Concordantemente hay un incremento en la importancia relativa de las interacciones biológicas (Bradbury y Young, 1983), lo que en términos generales resulta en una mayor heterogeneidad ambiental.

En términos del número de especies comunes de escleractíneos (Tabla 2), es evidente que hay una reducción gradual del Caribe hacia el Golfo y que son relativamente pocas las especies capaces de constituir poblaciones abundantes. En la Fig. 5 se presentan los resultados de una comparación de la comunidad de corales en términos de atributos morfo-funcionales de escleractíneos e hidrocorales pétreos de la zona frontal entre 10 y 15 m de profundidad (Fig. 5). Esta figura permite apreciar en términos muy generales, el cambio de este sector de la comunidad a lo largo del gradiente Caribe-Golfo. La preponderancia de formas masivas de escleractíneos a lo largo del gradiente a esta profundidad, es resultado de un forzamiento externo ya que las especies dominantes en el Golfo son en general las mismas que predominan en el Caribe, tales como: *Montastrea annularis*, *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*. Contrastantemente, en el sector sur del Caribe mexicano, donde el número de especies comunes es mayor los morfos de constructores arrecifales son también diversos.

Considerando que las comunidades del Golfo colonizan arrecifes bien formados y que el número de especies totales en esos arrecifes es relativamente alto (Tunnell, 1988), es interesante observar que este descenso en la riqueza de especies comunes a lo largo del gradiente, parece ser independiente de la complejidad estructural del hábitat. Por ejemplo, en los arrecifes del sector norte del Caribe mexicano, específicamente en Puerto Morelos, el relieve arrecifal de la zona frontal es bajo y también lo es la cobertura promedio del fondo por colonias de

escleractíneos y sin embargo, el número de especies comunes es relativamente elevado.

Otro ejemplo de la reducción de especies comunes se aprecia en gorgonáceos, comúnmente conocidos como corales blandos, que son otro de los componentes típicos de la fauna coralina caribeña, y en muchos sitios son la fauna más conspicua del ambiente arrecifal (Kinzie, 1973; Muzik, 1982; Jordán, 1989b). Estos organismos por su forma de crecimiento arbustiva son aparentemente más resistentes que los escleractíneos a altas tasas de deposición de sedimento, como las que predominan parte del año en el sistema arrecifal veracruzano. Sin embargo, el número de especies total y comunes disminuye fuertemente a lo largo del gradiente Caribe-Golfo en forma más acentuada que con los escleractíneos (Tabla 3). Es interesante observar que una de las especies más comunes del Caribe *Plexaura flexuosa*, es también la especie más común en el Golfo.

En el Caribe mexicano, los gorgonáceos son extremadamente abundantes particularmente en áreas de baja cobertura por escleractíneos (Jordán, 1989b). En Alacrán la abundancia de gorgonáceos en la zona frontal de barlovento es todavía considerable, pero son menos abundantes en las zonas someras. En Cayos Arcas los gorgonáceos todavía tienen una distribución amplia en el arrecife, pero en general son poco abundantes. En el sistema arrecifal veracruzano los gorgonáceos están representados por escasas colonias aisladas y extraordinariamente en algunos arrecifes conforman densos manchones aislados de dos o tres especies (obs. pers; Tunnel y Nelson, 1989) La presencia de estos manchones, primariamente monoespecíficos, en escasos lugares aislados de los arrecifes de Veracruz, refuerza la idea de que el reclutamiento exitoso de elementos de la fauna caribeña a estos arrecifes es esporádico, y que ocurre solamente cuando el conjunto de condiciones ambientales es favorable.

Consideraciones Generales

Las observaciones anteriores sugieren que la reducción en número de especies comunes a lo largo del gradiente Caribe-Golfo. Esto resulta probablemente de que para los rangos de tolerancia de muchas especies de la biota coralina caribeña, las condiciones hidrológicas del Golfo son extremas, particularmente cerca de las costas donde las aguas dejan de ser claras y oligotróficas. No obstante ello, existen activos arrecifes coralinos a lo largo del gradiente Caribe-Golfo.

Entre los factores más importantes que podrían determinar la reducción en número de especies comunes y totales, estarían los siguientes: a) Limitaciones en la distribución de elementos reproductores de algas (Farrell *et al.*, 1983), de corales escleractíneos (Jordán, 1992) y de otros organismos hípico de la fauna caribeña (Bright *et al.*, 1984); debido principalmente a un variable sistema de flujo y posiblemente también a cambios ambientales drásticos a lo largo del trayecto. b) Competencia con elementos de la biota caroliniana, particularmente en latitudes más altas (Bright *et al.*, 1984). c) En los arrecifes veracruzanos el ambiente es severo durante parte del año, por los efectos de las descargas fluviales que reducen drásticamente la transparencia del agua, generan altas tasas de sedimentación y producen cambios de salinidad (Jordán, 1992). Esto puede afectar a los adultos y a la sobrevivencia de larvas o propágulos recién implantados, que por su reducida talla pueden ser eliminados por la dinámica de sedimentos sobre el fondo. d) También en el caso de los arrecifes veracruzanos, la constitución porosa de la estructura arrecifal que no favorece la acumulación y consolidación de sustrato disponible en los taludes del arrecife, lo que puede ser crítico para parte de la biota coralina.

Sin embargo, es muy importante comprender que la reducción en número de especies a lo largo del gradiente Caribe-Golfo, no implica que las comunidades coralinas que colonizan y mantienen esos arrecifes sean menos eficientes. Por el contrario, se trata de verdaderos ecosistemas arrecifal coralinos que tienen la capacidad de construir y mantener su propia estructura arrecifal, aún en condiciones subóptimas. Y es conveniente recalcar que es esta capacidad, lo que en último termino define a una comunidad coralina exitosa, no el número de especies que la componen.

Este breve resumen pretende ayudar a reconocer también que el ecosistema arrecifal coralino esta bien representado en los mares mexicanos, que es de una diversidad biológica y estructural prácticamente única en la región del Caribe, y que por lo mismo es un invaluable patrimonio natural que debe ser adecuadamente protegido.

BIBLIOGRAFIA

Adey, W.H., 1978. Coral Reef Morphogenesis: a multidimensional model. *Science*, 202: 831-837.

- Agassiz, A. 1888. Three cruises of the U.S. Coast and Geodetic Steamer "Blake". *Harvard Mus. Comp. Zoology*, 14:70-73.
- Aguilar Rosas, M., 1990. Algas marinas bentónicas de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. IN: Navarro, D. and J. G. Robinson (Eds.), *Diversidad biológica en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. CIQRO, Q. Roo., México. p. 13-34.
- Bayer, F. M., 1961. *The shallow water octocorallia of the West Indian region*. Martinus Nijhoff, The Hague, 373 pp.
- Bonet, F., 1967. Biogeología subsuperficial del arrecife Alacranes, Yucatán. *Inst. Geología, Univ. Nal. Auton. México, Boletín* 80:1-192.
- Boyd, W. D., L. S. Kornicker and R. Rezak. 1963. Coralline algal microatolls near Cozumel Island, México. *Contributions to Geology*, 2:105-108.
- Bradbury, R. H. and P. C. Young. 1983. Coral interactions and community structure: an analysis of spatial patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 265-271.
- Bright, T. J., G. P. Kramer, G. A. Minnery and S. T. Viada, 1984. Hermatypes of the Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico: a comparison to other western Atlantic reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 34(3):461 -76.
- Cairns, S. D., 1982. Stony corals (Cnidaria, Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. IN: Rükler, K. and I. C. Macintyre (Eds.), *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I. Structure and communities*. Smithsonian Inst. Press, pp. 271 -302.
- Chamberlain, C. K., 1966. Some Octocorallia of Isla Lobos, Veracruz, México. *Brigham Young Univ. Geological Studies*, 13:47-54.
- Chappel, J., 1980. Coral Morphology, Diversity and Reef Growth. *Nature*, 286:249-252.
- Chávez, E. A., E. Hidalgo y J. L. Sevilla, 1970. Datos acerca de las comunidades bentónicas del arrecife de Isla Lobos, Veracruz. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 31:111-180.
- Chávez, E. A., E. Hidalgo y M. A. Izaguirre, 1985. A comparative analysis of Yucatan reefs. 5th. Inter. Coral Reef Symposium. Tahiti,
- Colin, P. L., 1978. *Caribbean reef invertebrates and plants*. T. H. F. Publications, 512 pp.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 13021310.
- Crossland, C. J., B. G. Hatcher and S.U Smith, 1991. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs*, 10(2):5564.
- Darwin, C., 1842. The structure and distribution of coral reefs. University of California Press. 214 pp.
- Davies, P. J. 1983. Reef growth. In: D.J. Barnes (Ed.), *Perspectives on coral reefs*. AIMS, Australia, pp. 69- 106.
- Done, T. J., 1983. Coral zonation: Its nature and significance. IN: Barnes, D.J. (Ed.), *Perspectives on coral reefs*. AIMS, Townsville, Australia, pp. 107-149.
- Emery, K.O., 1963. Coral reefs off Veracruz, México. *Geofis. Intern.*, 3:11-17.
- Fagerstrom, J. A., 1987. The evolution of Reef communities. *J. Wiley & Sons*, NY., 600 p.
- Fagerstrom, J. A., 1991. Reef building guilds and a checklist for determining guild membership a new approach for study of communities. *Coral Reefs*, 10(1):4752.
- Farrell, T. M., C. F. D'Elia, L. Lubers III and L. J. Pastor Jr., 1983. Hermatypic Coral diversity and reef zonation at Cayos Arcas, Campeche, Gulf of México. *Atoll Res. Bull.*, 270:113.
- Fenner, D. P., 1988. Some leeward reefs and corals of Cozumel island, México. *Bull. Mar. Sci.*, 42(1):133-144.

- Folk, R. L. 1967. Sand Cays of Alacran reef, Yucatan, México. *Journal of Geology*, 75:412-437.
- Freeland, G. L., 1971. Carbonate sediments in a terrigenous province: the Reefs of Veracruz, México. Ph. D. Dissertation. Dept. of Geology, Rice University, Houston, Texas. 253 pp.
- Geister, J., 1977. The influence of wave exposure on the ecological zonation of Caribbean coral reefs. Proceedings III inter. Coral Reef Symposium. Miami University Press. p. 23-29.
- Ginsburg, R. N. and James, N. P., 1974. Holocene carbonate sediments of continental shelves. IN: Burk, C.A. (Ed.), *The geology of continental margins*. SpringerVerlag, NY., 137-155.
- Glynn, P. W., 1973. Aspects of the ecology of coral reefs in the western Atlantic region. IN: Jones, O. A. and R. Endean (Eds.), *Biology and geology of coral reefs*. Academic Press, NY., 2:271-324.
- Gómez, P., and G. Green, 1984. Sistemática de las esponjas marinas de Puerto Morelos, Quintana Roo. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México.*, 11(1):65-90.
- Graus, R. R. and I. G. Macintyre, 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs*, 8(1):9-18.
- Graus, R. R. J. A. Chamberlain and M. Baker, 1977. Structural modifications of corals in relation to waves and currents. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Stud. Geol.*, 4:135-153.
- Graus R. R. and I.G. Macintyre, 1976. Light control of growth form in colonial reef corals: computer simulation. *Science*, 193:895-897.
- Hubbard, D. K. 1986. Sediments as a control of reef development: St. Croix, USVI. *Coral Reefs*, 5(3): 117-126.
- Huerta, L., 1958. Contribución al conocimiento de las algas de los bajos de la sonda de Campeche, Cozumel e Isla Mujeres. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, IPN, 9(14): 11 -22.
- Hughes, T. P., 1989. Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*, 70(1):275-279.
- Hutchings, P. A., 1986. Biological destruction on coral reefs: A review. *Coral Reefs*, 4(4):239-252.
- Jackson, J. B. C., 1979. Morphological strategies of sessile animals. IN: Larwood, G. and B. R. Rosen (Eds.), *Biology and systematics of colonial organisms*. Syst. Assoc. Spec. Publ.11, Academic Press, London, pp. 449-555.
- James, N. P. and R. N. Ginsburg, 1979. The seaward margin of Belize Barrier and Atoll Reefs. Inter. Assoc. Sediment. Special Publ.3. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 191.
- Jordán, E., 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel. *An. Inst. Cienc del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México*, 15(2): 195-208.
- Jordán, E., 1989a. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *An. Inst. Cienc del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México*, 16(1):105-118.
- Jordán, E., 1989b. Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatan coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 45(3):678-696.
- Jordán, E., 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bull. Mar. Sci.*, 51(1):104-107.
- Jordán, E., 1993. Atlas de los Arrecifes Coralinos del Caribe mexicano. Parte I: el sistema continental. (En prensa), CIQRO UNAM.
- Jordán, E., M. Merino, M. Moreno and E. Martín, 1981. Community structure of Coral reefs in the Mexican Caribbean. IN: E. Gmez (Ed.), *Procc. IV Inter. Coral Reef Symposium. Manila, Phillipines*. 2:303-308.
- Jordán, E. and M. Martín, 1988. Chinchorro: Morphology and composition of a Caribbean Atoll. *Atoll. Res. Bull.*,

310:120.

- Jordán, E., E. Martín, M. Sánchez and A. González de la Parra, 1993. The Coral Reef System of the Sian Ka'an Biosphere Reserve. *Atoll Research Bulletin* (en prensa).
- Kinzie III, R. A., 1973. The zonation of West Indian gorgonians. *Bull. Mar. Sci.*, 23:95-153.
- Kornicker, L. S., F. Bonet, R. Cann, and C. M. Hoskin, 1959. Alacran Reef Complex, Campeche Bank, México. *Univ. Texas Publ. Inst. Mar. Sci.*, 6:122.
- Kornicker, L. S., and D. W. Boyd, 1962. Shallow water geology and environments of Alacran Reef Complex, Campeche Bank, México. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 46:640-673.
- Kühimann, D. H. H., 1975. Charakterisierung der Korallenriffe von Veracruz, Mexiko. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 60(4):495-521.
- Littler, D. S., M. M. Littler, K. E. Butcher and J. M. Norris, 1989. *Marine plants of the Caribbean. A field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Inst. Press, Washington, 263 pp.
- Logan, B. W., 1969. Coral reefs and banks: Yucatan shelf, Mexico. *Mem. Am. Assoc. Petrol. Geol.*, 11:129-198.
- Logan, B. W., J. L. Jarding, W. M. Ahr, J. D. Williams and R. G. Snead, 1969. Carbonate reefs and sediments, Yucatan shelf, Mexico. *Asoc. Am. Petrol. Geol. Mem.* 11 :11-98.
- Macintyre, I. G., R. B. Burke and R. Stuckenrath, 1977. Thickest recorded Holocene reef section, Isla Perez core hole, Alacran Reef, Mexico. *Geology*, 5:749-754.
- Milliman, J. D., 1973. Caribbean coral reefs. IN: Jones, O. A. and R. Endean (Eds.), *Biology and geology of coral reefs*. Academic Press, NY., 1:150.
- Moore, D. R., 1958. Notes on Blanquilla reef, the most northerly coral formation in the western Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 5:151-155.
- Morelock, J. and K. J. Koenig, 1967. Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment. *Jour. Sedim. Petrol.*, 37(4): 1001-1005.
- Muzik, K., 1982. Octocorallia (Cnidaria) from Carrie Bow Cay, Belize. IN: Rützler, K. and I.G. Macintyre (Eds.), *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I. Structure and communities*. Smithsonian Inst. Press, pp. 303-310.
- Neumann, A. C. and I. Macintyre, 1985. Reef response to sea level rise: keepup, catchup or givoup. *Procc. 5th. Inter. Coral Reef Symposium*, Tahiti. 3:105-110.
- Newell, N. D., 1971. An outline history of tropical organic reefs. *Am. Mus. Novit.*, 2465:37 pp.
- Pichon, M., 1981. Dynamic aspects of coral reef benthic structures and zonation. *Froc. Fourth Inter. Coral Reef Symp.*, 1 :581-594.
- Rannefeld, J. W., 1972. The stony corals of Enmedio reef off Veracruz, Mexico. M. S. Thesis, Dpt. Oceanogr. Texas A & M, College Station, Texas. 104 pp.
- Rigby, J. K. and W. G. Macintyre, 1966. Isla Lobos and associated reefs, Veracruz, Mexico. *Brigham Young Univ. Geol. Stud.*, 13:146.
- Roos, P. J., 1971. The shallow water stony corals of the Netherlands Antilles. *Studies on the fauna of Curacao*, 37(30), 108 pp.
- Smith, F. G. W., 1971. *Atlantic Reef Corals*. Univ. Miami Press, Coral Gables (2nd edition), 164 pp.
- Sousa, W. P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review: of Ecology and Systematics*, 15:353-391.

- Stoddart, D. R., 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. *Biol. Rev.*, 44:433-498.
- Taylor, W. R., 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Univ. Michigan Press, Ann Arbor.
- Tunnell, J. W. and T. J. Nelson, 1989. A high density low diversity octocoral community in the southwestern Gulf of Mexico. *Diving for Science* (cita incompleta), p. 325-335.
- Tunnell, J. W. Jr., 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean Sea Coral Reefs. *Procc. 6th Inter. Coral Reef Symposium, Australia*. 3:303-308.
- Villalobos, A., 1971. Estudios ecológicos en un arrecife coralino en Veracruz, México. IN: *Symposium on Investigations and Resources of the Caribbean Sea and Adjacent Regions*, UNESCO FAO, p. 532-545.
- Wiens, H. J., 1962. *Atoll environment and ecology*. Yale Univ. Press, New Haven, CT., 532 pp.
- Yonge, C. M., 1963. The biology of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.*, 1: 209-260 pp.