

INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CARACTERIZACION ESTRUCTURAL DE LA
COMUNIDAD BENTONICA EN EL ARRECIFE
DE MAHAHUAL, MEXICO**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

DIANA RODRIGUEZ BAQUERO

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2010



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 25 del mes de Enero del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**“CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA
EN EL ARRECIFE DE MAHAHUAL, MÉXICO”**

Presentada por el alumno:

RODRÍGUEZ
Apellido paterno

BAQUERO
materno

DIANA MARCELA
nombre(s)

Con registro:

A	0	9	0	1	7	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. ERNESTO AARÓN CHÁVEZ ORTIZ

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

DRA. MARÍA DINORAH HERRERO PEREZRUL

DR. HÉCTOR REYES BONILLA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 31 del mes Enero del año 2011
el (la) que suscribe DIANA MARCELA RODRÍGUEZ BAQUERO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A090174 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. ERNESTO AARÓN CHÁVEZ ORTIZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

“CARACTERIZACIÓN ESTRUCTURAL DE LA COMUNIDAD
BENTÓNICA EN EL ARRECIFE DE MAHAHUAL, MÉXICO”

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: estrellaelectricaamarilla@hotmail.com - echavez@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Diana M. Rodríguez

DIANA MARCELA RODRÍGUEZ BAQUERO

nombre y firma

DEDICATORIA

A ti Dios

Muchas gracias por todo tu amor tu fidelidad
Por haberme dado la oportunidad de conocerte y
de tenerte a mi lado
Gracias por ser mi amigo, mi papa, mi consejero mi guía
Te amo con todo mi corazón

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Dios quien ha sido mi apoyo, mi guía y el que me ha dado fuerzas para seguir cada día adelante y me dio la oportunidad de realizar y culminar esta maestría.

También agradezco a mis padres quienes siempre me han brindado su apoyo incondicional y han sido un ejemplo en mi vida de perseverancia, constancia y amor.

A mis hermanos que son un regalo hermoso que Dios me ha dado, gracias por su dulzura y amor.

A mis amigos en especial a Dianita y Lulita gracias por acompañarme en esta etapa de mi vida. Gracias mi Lu por toda tu ayuda y cariño. Gracias a Cesar, Gina, Lourdes por ser un gran apoyo allí en México, Dios los bendiga grandemente.

Al Dr. Ernesto Chávez por haberme brindado esta oportunidad, por su confianza y su buena disposición. De igual manera a Gustavo de la Cruz, Víctor Gómez y Héctor Reyes por brindarme su conocimiento, por toda su ayuda, consejos y guianza, no saben como lo agradezco.

Al CONACYT por brindarme el apoyo financiero durante estos dos años de estudios.

Y finalmente a todas aquellas personas que me brindaron su apoyo tanto de manera académica como personal.

TABLA DE CONTENIDO

GLOSARIO.....	I
ÍNDICE DE FIGURAS	II
ÍNDICE DE TABLAS	VII
RESUMEN	IX
ABSTRACT.....	XI
1. INTRODUCCION	1
2. ANTECEDENTES	6
3. AREA DE ESTUDIO.....	11
4. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	14
5. OBJETIVOS	15
5.1. OBJETIVO GENERAL.....	15
5.2 . OBJETIVOS ESPECIFICOS	15
6. METODOLOGIA	16
6.1. Fase de campo	16
6.2. Fase de Gabinete.....	16
6.2.1. Descripción cualitativa de la comunidad	16
6.2.1.1. Análisis de fototransectos	16
6.2.2.Descripción cuantitativa de la comunidad	17
6.2.2.1. Estructura comunitaria	17
6.2.3 Comparaciones entre años y estratos	20
6.2.4. Análisis multifactorial.....	20
7. RESULTADOS	22
7.1. Composición de la comunidad arrecifal para el año 2005.....	22
7.1.1 Estrato somero 2005.....	26
7.1.2. Estrato profundo 2005.....	30
7.2. Composición de la comunidad arrecifal para el año 2008	34
7.2.1. Estrato somero 2008.....	38
7.2.2. Estrato profundo 2008	42

7.2. COMPARACIONES ENTRE 2005 Y 2008	46
7.3. COMPARACIÓN POR ESTRATOS	54
7.3.4. Estrato somero.....	54
7.3.5. Estrato profundo.....	60
8. DISCUSIÓN	68
8.1. ESTRUCTURA ARRECIFAL 2005 & 2008.....	78
8.2. ZONACIÓN ARRECIFAL	81
9. CONCLUSIONES.....	89
10.BIBLIOGRAFÍA	91
11. ANEXOS.....	107

GLOSARIO

Abrasión Proceso de erosión que ocurre en las costas debido a la actividad del oleaje, mareas y al desgaste de los granos de arena (Sarmiento *et al.*,2000).

Arrecife de coral Son ecosistemas bentónicos tropicales y subtropicales, que se desarrollan a temperaturas superficiales promedio mayores de 20°C (Chávez, 2004).

Basamento Se refiere a la base donde se depositan todos los sedimentos, principalmente por acumulación de sedimentos calcáreos como efecto del desmenuzamiento de corales, conchas y residuos de otros organismos marinos (Rolando, 2007).

Bentónico Dícese de las especies que viven en relación íntima con el fondo, para fijarse en él, excavarlo o marchar sobre su superficie (Chávez 2004).

Colonia. Grupo de organismos de una misma especie, localizados en una misma área y que viven juntos en íntima asociación (Margalef, 1974).

Comunidad Es el conjunto de poblaciones que viven e interactúan en un hábitat definido (Krebs, 1988).

Diversidad La diversidad es un parámetro que refleja la complejidad y estructura de la comunidad (Alcolado *et al.*, 1998).

Dominancia Condición en las comunidades donde una o más especies, por virtud de su número, cobertura o tamaño ejercen influencia considerable sobre las demás especies o controla las condiciones de su existencia (Krebs, 1988).

Especie Conjunto de organismos con características genéticas semejantes que pueden fecundarse y dar origen a otros individuos iguales o semejantes, dichos individuos también son fértiles y pueden perpetuar la especie (Sarmiento *et al.*,2000).

Eponjas Invertebrados acuáticos inmóviles carentes de tejidos y verdaderos órganos que habitan los mares y los ecosistemas dulceacuícolas desde los polos hasta los ambientes tropicales, y desde las zonas someras hasta las grandes fosas abisales (Martínez, 2008).

Equidad Se refiere a la distribución en los patrones de abundancia de cada especie; la máxima equidad ocurre cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Krebs, 1978).

Hexacorales También denominados corales pétreos o escleractinios; son organismos productores de un esqueleto de carbonato de calcio, siendo así los principales constructores de los arrecifes coralinos. Se les encuentra en forma solitaria, pero principalmente son organismos coloniales (Barnes, 1977)

Macrobentónico Organismo que tiene un tamaño superior a un milímetro (Suarez, 2008).

Riqueza de especies. Esta hace referencia al número total de especies siendo así un indicador de la “opulencia” o “exuberancia” de una comunidad. (Peet, 1974)

Octocorales. También llamados alcionarios, son invertebrados que poseen 8 tentáculos pinnados y 8 macroseptos impares. Sin esqueleto o con esqueleto córneo o calcáreo (Barnes, 1977).

Oportunista. Especie que explota casi cualquier recurso o modo de alimentación (Suarez, 2008).

Perturbación. Evento discreto en el tiempo que afecta la estructura de un ecosistema, población o comunidad y cambia los recursos, la disponibilidad del sustrato o el ambiente físico (White & Picket, 1985).

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del Arrecife Mahahual, Península de Yucatán, Caribe mexicano. (Chávez, 2004). El círculo rojo se denota dicha localidad.....	11
Figura 2. Composición de la comunidad arrecifal en Mahahual (2005).....	22
Figura 3. Representación porcentual de las familias de hexacorales en 2005....	23
Figura 4. Representación porcentual de las familias de octocorales en 2005.....	23
Figura 5. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en 2005.....	24
Figura 6. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en 2005.....	25
Figura 7. Composición de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).....	26
Figura 8. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).....	27
Figura 9. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).....	27
Figura 10. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas (2005) en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).....	28
Figura 11. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005)...	29
Figura 12. Composición de la comunidad en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).....	30
Figura 13. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).....	31

Figura 14. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).....	31
Figura 15. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).....	32
Figura 16. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).....	33
Figura 17. Composición de la comunidad en 2008.....	34
Figura 18. Representación porcentual de las familias de hexacorales en 2008...35	35
Figura 19. Representación porcentual de las familias de octocorales en 2008...35	35
Figura 20. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en 2008.....	36
Figura 21. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (las barras de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, las de color azul son especies pertenecientes a hexacorales y las moradas a esponjas) en 2008.....	37
Figura 22. Composición de la comunidad en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).....	38
Figura 23. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).....	39
Figura 24. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).....	39
Figura 25. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).....	40
Figura 26. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (las barras de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, las de color azul son especies pertenecientes a hexacorales) en la parte somera del arrecife de Mahahual(2008).....	41
Figura 27. Composición de la comunidad en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).....	42

Figura 28. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).....	43
Figura 29. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).....	43
Figura 30. Representación porcentual de las familias de esponjas en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).....	44
Figura 31. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies pertenecientes a hexacorales y los morados a esponjas) en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).....	45
Figura 32. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en 2005 y 2008.....	53
Figura 33. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual para los años 2005 y 2008.....	59
Figura 34. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual para los años 2005 y 2008.....	66

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en Mahahual para el año 2005.....	25
Tabla 2. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2005.....	29
Tabla 3. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2005.....	33
Tabla 4. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en Mahahual en 2008.....	37
Tabla 5. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2008.....	41
Tabla 6. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2008.....	45
Tabla 7. Valor promedio desviación estándar (D.E.), varianza, error estándar (E.E), coeficiente de variación (C.V.%), valores máximos y mínimos para los índices ecológicos en los transectos pertenecientes a 2005 y 2008.....	47
Tabla 8. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en 2005 y 2008).....	47
Tabla 9. Área total (m ²) y porcentaje de cobertura y del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas).....	48
Tabla 10. Valores promedio de cobertura (m ²) de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en 2005 y 2008.....	50
Tabla 11. Comparación de las especies dominantes de la comunidad macrobentónica en el año 2005 y 2008	52
Tabla 12. Comparación de la cobertura del sustrato no vivo en 2005 y 2008.....	53
Tabla 13. Área total (m ²) y porcentaje de cobertura y del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas) en el estrato somero del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	54

Tabla 14. Comparación de especies dominantes en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	55
Tabla 15. Valores promedio de cobertura de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en 2005 y 2008 en el estrato somero en 2005 y 2008.	56
Tabla 16. Valor promedio, desviación estándar (D.E.), varianza, error estándar (E.E), coeficiente de variación (C.V.%), valores máximos y mínimos para los índices ecológicos en los transectos pertenecientes a la zona somera del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	58
Tabla 17. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en el estrato somero del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.....	59
Tabla 18. Comparación de la cobertura del sustrato no vivo en el estrato somero del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	60
Tabla 19. Área total (m ²) y porcentaje de cobertura del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas) en el estrato profundo del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	60
Tabla 20. Comparación de especies dominantes en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	61
Tabla 21. Valores promedio de cobertura (m ²) de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en el estrato profundo en 2005 y 2008.....	63
Tabla 22. Comparación de los patrones estructurales de la comunidad macrobentónica en el estrato profundo del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.....	65
Tabla 23. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en el estrato profundo del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.....	66
Tabla 24. Comparación de la cobertura (cm ²) del sustrato no vivo en el estrato profundo del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.....	67

RESUMEN

Los arrecifes coralinos constituyen un ecosistema de gran importancia ecológica, debido a su alta diversidad, productividad y complejidad estructural, en donde la estructura y composición constituyen un atributo para determinar su salud y funcionamiento. Actualmente los arrecifes han venido presentando un deterioro paulatino, causado principalmente por fenómenos naturales y actividades antropogénicas. Los huracanes están considerados entre los agentes naturales de perturbación más frecuentes los cuales pueden alterar la distribución y abundancia de las especies arrecifales y propiciar cambios estructurales a largo plazo. En agosto de 2007 el arrecife de Mahahual fue impactado por el huracán Dean (categoría 5), por ello se caracterizó la estructura y composición del macrobentos antes y después del paso del huracán (2005 y 2008) con el fin de determinar posibles cambios en la estructura de la comunidad arrecifal. Los muestreos se realizaron en la parte somera y profunda del arrecife Mahahual (Quintana Roo, México), mediante transectos fotográficos. Se obtuvieron datos de cobertura de las especies de corales, octocorales, esponjas y del tipo de sustrato. En 2005 se registró un total de 69 especies, siendo el grupo de los corales el que tuvo una mayor representación (29 especies); *Pseudopterogorgia bipinnata*, *Montastraea faveolata* y *Agaricia agaricites* fueron las especies dominantes. En 2008 se reconocieron 66 especies, en donde las esponjas presentaron la mayor riqueza. Especies como *Pseudopterogorgia bipinnata*, *Agaricia agaricites* y *Montastraea franksi* fueron dominantes en este año. Contrastando los años 2005 y 2008, (mediante la prueba Wilcoxon-Mann Whitney) se encontraron diferencias significativas en la riqueza, diversidad y equidad. Así mismo la cobertura del macrobentos se redujo un 42% en 2008, por lo tanto el sustrato no vivo vino a ocupar esta área.

La zona somera y profunda del arrecife mostraron reducción en la cobertura del macrobentos en 2008, pero fue la parte somera quien se vio más afectada evidenciándose una reducción del 47.6%. En cuanto a la estructura de la

comunidad, la riqueza y diversidad presentaron diferencias significativas en esta zona. Por lo tanto los organismos que se encuentran dominando hoy en día el arrecife de Mahahual son especies macrobentónicas que debido a sus características en su forma de vida han podido proliferar en ambientes impactados por eventos naturales como el huracán Dean. Así mismo, basamento con macroalgas, basamento y coral muerto reciente presentan una alta cobertura sugiriendo que luego del paso del huracán Dean la estructura arrecifal de Mahahual fue alterada, siendo este un trabajo pionero en esta localidad para establecer cambios a largo plazo en este arrecife.

Palabras claves: estructura comunitaria, arrecifes coralinos, Mahahual, huracán.

ABSTRACT

Coral reefs make up an important ecological ecosystem due to its high diversity, productivity and structural complexity where the structure and composition are attributes determining its health and how it works. Currently the reefs have been taking a gradual deterioration, caused primarily by natural phenomena and anthropogenic activities. Hurricanes are considered one of the natural agents that mostly impact the distribution and abundance of the reefs' species and causing structural changes in the long term. On August 2007 the Mahahual reef was affected by the Dean hurricane (category 5). As a result, the structure and composition of the macrobenthos was measured before and after the hurricane (2005 and 2008) with the purpose of determining the possible changes to the structure of the reef community. The samplings were taken from the shallow and deep water areas of the Mahahual reef (Quintana Roo, Mexico), by means of photographic transects. Coverage data were obtained from species of corals, octocorals, sponges, and the type of substrate. In 2005 a total of 69 species were registered from which the corals represented the highest richness (29 species), *Pseudopterogorgia bipinnata*, *Montastraea faveolata* and *Agaricia agaricites* were the dominant species. In 2008, 66 species were recognized with the sponges representing the largest species. Species such as *Pseudoterogorgia bipinnata*, *Agaricia agaricites* and *Montastraea franksi* were dominant during this year. Significant differences were found in the richness, diversity and equity (through the Wilcoxon-Mann Whitney test) contrasting the years 2005 and 2008. Likewise, the macrobenthos coverage was reduced by 42% in 2008, therefore the substratum came to occupy this area.

The shallow and deep water areas of the reefs showed a reduction on the macrobenthos coverage in 2008, but the shallower zone was the most affected showing a decrease of 47.6%. In respect to the structure of the community, the richness and diversity presented significant differences in this zone. Therefore, the organisms that nowadays dominate the Mahahual reef are macrobenthonic

species, due to their life history have been developed and proliferated by natural events such as the Dean hurricane. Likewise, basament with macroalgae, basament and recent dead coral have a high coverage suggesting that after the path of hurricane Dean, the Mahahual reef structure was altered, creating this a pioneer work for establishing long term changes on this reef.

Key Words: community structure, coralline reefs, Mahahual, hurricane.

1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral constituyen estructuras geológicas construidas por organismos vivos, que se elevan desde el fondo del mar hasta la superficie, las cuales modifican el paisaje y el relieve submarino por largo tiempo, siendo así los ecosistemas de mayor diversidad y complejidad estructural del medio marino. La conformación de un arrecife coralino actual es el resultado de un proceso que ha transcurrido durante varios miles de años exhibiendo una dinámica persistente debido a su elevado grado de orden y estabilidad en la distribución de las especies (Alvarado *et al.*, 1986; McCook *et al.*, 2001; Vidal *et al.*, 2005; Martínez & Acosta, 2005). Estos albergan cientos de especies, donde los organismos son altamente especializados y eficientes en la utilización de los recursos energéticos (Bula, 2002).

Sin embargo, la importancia de los arrecifes no solo radica en su alta diversidad si no que también prestan una variedad de servicios ecológicos a sistemas adyacentes, como son la protección de costas, sirviendo como barrera contra el oleaje ocasionado por tormentas y huracanes, permitiendo el desarrollo de otros ecosistemas como manglares y pastos marinos (Álvarez y Bonilla, 2007). Así mismo, evitan la erosión y contribuyen a la formación de playas y costas. Además, desde el punto de vista económico, sostienen diversas pesquerías y son fuente significativa de ingresos para diferentes sectores asociados al turismo comercial y a la pesca (Suárez, 2005; Álvarez & Bonilla, 2007; Hoegh *et al.*, 2007).

La distribución de los arrecifes está confinada a las zonas tropicales entre los 30° Norte y los 30° Sur; desarrollándose en aguas de gran transparencia y luminosidad, con muy baja cantidad de sedimentos en suspensión, buena circulación del agua, gran actividad herbívora, poca disponibilidad de plancton y temperatura promedio anual de 20 C° (Holst y Guzmán, 1993; Connell *et al.*, 1997; Garzón- Ferreira, 1997; Álvarez & Bonilla, 2007; Chávez-Hidalgo, 2009). Dentro de este contexto de condiciones ambientales, la energía solar juega un papel determinante en el desarrollo de los arrecifes, debido a la asociación simbiótica de los corales hermatípicos (formadores de arrecifes) con algas microscópicas llamadas

zooxantelas (Chávez & Hidalgo, 1988). Entre los esquemas que determinan la estructura, composición y distribución de los organismos macrobentónicos en ambientes arrecifales (corales escleractinios y milleporinos, algas de diversos tipos, esponjas, entre otros invertebrados) son habitualmente procesos históricos, condiciones ambientales predominantes y complejas relaciones ecológicas entre las especies coexistentes (Díaz-Pulido *et al.*, 2004), presentándose interacciones inter e intraespecíficas como depredación, competencia, mutualismo, así como eventos de reclutamiento y asentamiento de especies (Lewis, 1974; Díaz *et al.*, 1996; Vermeji, 2006). Los factores de tipo abiótico que juegan un papel fundamental en la estructura de las comunidades bentónicas son la temperatura, salinidad, profundidad, acción del oleaje, sedimentación y eventos como huracanes y tormentas (Smith *et al.*, 1999). Por lo tanto, cada especie tiene una tolerancia de hábitat definido, que depende de procesos ecológicos tales como reclutamiento, perturbaciones, los cuales son gobernados en buena medida por el azar (Hutchinson, 1978; Zea, 2001).

Actualmente se ha observado un deterioro paulatino en los arrecifes del mundo, configurando y alterando las comunidades arrecifales, manifestándose un declive en la diversidad y cobertura de corales pétreos, incremento en la proliferación algal y aparición de numerosas enfermedades en la macrobiota (McCook *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2001; Pandolfi *et al.*, 2003). Las tres perturbaciones fundamentales o agentes de disturbio que han causado dicho deterioro son: 1) Eventos naturales: incluyen fenómenos meteorológicos extremos, mareas bajas, tormentas tropicales, movimientos tectónicos de placas, brote de depredadores, enfermedades y variaciones extremas de temperatura. 2) Estresores antropogénicos localizados que impactan los arrecifes de forma directa: incremento en la sedimentación, polución orgánica e inorgánica, sobreexplotación de recursos, pesquerías, modificaciones de ingeniería, actividades turísticas entre otras. 3) Impactos naturales acentuados por actividades antropogénicas. Estas son más difíciles de definir e incluyen: variaciones extremas de temperatura, eventos extremos de fenómenos meteorológicos exacerbados por el cambio climático global, incremento de brotes de depredadores,

enfermedades debido a disturbios humanos, incremento en la radiación (Lapointe *et al.*, 2006).

Bajo estas premisas el disturbio ha sido definido como un evento (externo al ambiente) relativamente habitual en la historia evolutiva de los ensamblajes ecológicos que causa cambios en la estructura de las especies y el funcionamiento de comunidades y ecosistemas (Sousa, 1984; White & Pickett, 1985; Pimm, 1991).

La frecuencia e intensidad de la perturbación es esencial en la regulación de las especies que conforman la comunidad bentónica ya que los intervalos de tiempo entre disturbios sucesivos tienen un efecto significativo sobre la respuesta de las especies ante dicho fenómeno, distinguiéndose entonces dos tipos de disturbio: el crónico y agudo. El disturbio crónico es un tipo de disturbio que afecta el ambiente, en dónde se remueven pequeñas fracciones de biomasa y la recuperación por parte de las especies se da lentamente, ya que la perturbación se mantiene en el espacio y en el tiempo y por lo general el sistema tiende al colapso. El disturbio agudo se caracteriza porque la alteración del medio natural se da de manera puntual en el tiempo y espacio; éste tipo de disturbio permite que, después de su efecto, el sistema se recupere (Connell *et al.*, 1997)

Sin embargo, la respuesta que tenga una comunidad frente al disturbio no solo es determinada por su tipo, sino también por los atributos de las especies que componen la comunidad perturbada. Esto se debe a que en la mayoría de casos, la composición de dichas especies cambia después que se presenta el disturbio, necesitando tiempo para recuperarse y como consecuencia puede presentarse un evento de sucesión secundaria (Pimm, 1991).

Los huracanes y las tormentas tropicales están considerados entre los agentes naturales de perturbación más frecuentes en el cinturón ecuatorial. Huracán es el término utilizado para referirse a tormentas tropicales de gran intensidad, que se desarrollan en el Océano Atlántico Norte. Son fenómenos tropicales que se

caracterizan fundamentalmente por producir vientos fuertes, oleaje intenso, elevación del nivel medio del mar y lluvia abundante (Salazar, 2002; Chávez-Hidalgo, 2009).

Los arrecifes modernos del Caribe comenzaron a crecer sobre sustrato de la época del Pleistoceno (hace aproximadamente 8.500 años) y desde entonces, los huracanes, considerados como eventos naturales recurrentes en la historia evolutiva de los arrecifes del Caribe, han causado fuertes impactos en los ecosistemas marinos y costeros, al producir un mosaico espacial de diversos tipos perturbaciones que afectan de forma diferente los componentes arrecifales, afectando y promoviendo cambios estructurales en los arrecifes coralinos al fragmentar, desprender y eliminar organismos del bentos tales como hexacorales, octocorales y esponjas entre otros (Rogers *et al.*, 1991; Ortiz, 2005; Portilla *et al.*, 2005). A pesar que los arrecifes coralinos a lo largo de miles de años han estado sometidos a eventos de extinción masiva y glaciaciones, en las últimas décadas, las tormentas y huracanes se han presentado con una mayor frecuencia e intensidad, lo que ha menguado la capacidad de crecimiento y recuperación de las estructuras arrecifales, por lo tanto los huracanes pueden transformar la distribución y abundancia de los organismos y desencadenar patrones de variación a largo plazo, lo que conllevaría que estos episodios promuevan cambios destructivos de mayor envergadura en el ecosistema (Salazar, 2002).

En el Atlántico Mexicano, la temporada de huracanes se presenta entre los meses de junio a noviembre (Rivera *et al.*, 2004), siendo más frecuentes en los meses de agosto y septiembre, presentándose 162 tormentas (112 tormentas tropicales y 50 huracanes) (Jordan & Rodríguez, 2003) entre 1886 y el año 2000. En el 2007 se tuvo la presencia del huracán Dean, siendo la cuarta tormenta de la temporada de huracanes en el Atlántico en este año. Esta tormenta se originó en la costa occidental de África el 11 de agosto de 2007, pero se extendió hacia el Caribe (Haití, Barbados, Jamaica) el 16 de agosto. A partir de ahí siguió desplazándose y se hizo más fuerte cuando tocó tierra el 21 de agosto en la localidad de Mahahual (Península de Yucatán), siendo precisamente esta localidad el punto de impacto directo.

El huracán Dean fue catalogado con Huracán de categoría 5 en la escala de Saffir-Simpson, siendo el valor más alto dado a un huracán, caracterizado por presentar vientos de 155 millas por hora, causantes de daños catastróficos tanto para la comunidad arrecifal en Mahahual como para la infraestructura de la localidad (Franklin, 2008).

El arrecife Mahahual pertenece al Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), ésta ecorregión se extiende más allá de 1000 km y comprende las costas de Yucatán (México), Belice, Guatemala y Honduras, conformando el segundo arrecife más largo del mundo y el mayor sistema de arrecifes de coral en el Atlántico Occidental (Aguilar, 1998). Hoy en día este arrecife está sujeto a creciente presión urbana, desde la franja arrecifal de Mahahual-Xcalak hasta Banco Chichorro sustentando alrededor de 2 millones de personas, en donde ciertas comunidades dependen fuertemente de los arrecifes coralinos al ser una valiosa fuente económica de turismo y pesca (Castellanos & Suárez, 1997).

Por lo tanto el propósito de ésta investigación es determinar posibles cambios en la estructura y composición de la comunidad arrecifal de Mahahual antes y después del paso del huracán Dean (años 2005 y 2008).

2. ANTECEDENTES

Durante los últimos años los estudios enfocados a evaluar la estructura y composición de la comunidad en ambientes arrecifales tanto a nivel local como mundial (Chávez & Hidalgo, 1988; Padilla *et al.*, 1992; López-Victoria & Díaz, 2000; Alcolado *et al.*, 2001; McCook *et al.*, 2001; Rogers, 1990; Ostrander, 2000; Bula, 2002; Crain *et al.*, 2008) han manifestado que la distribución e interacción de los componentes bentónicos, la exposición al oleaje e intensidad lumínica son los principales factores que causan variación en la estructura, composición y función de éste tipo de comunidades. Así mismo, muchas de estas investigaciones concluyen que los arrecifes coralinos presentan evidencias de degradación estructural debido a perturbaciones naturales como huracanes de gran intensidad y factores de tipo antropogénico.

Dado que los huracanes modifican la composición, funcionamiento y estructura de los arrecifes, las investigaciones concernientes a evaluar los efectos que tienen estos fenómenos naturales sobre la estructura de la comunidad bentónica arrecifal (Salazar, 2002; Hughes *et al.*, 2003; Lapointe, 2006) sostienen que el mayor impacto de un huracán se concentra entre los 0-5 metros de profundidad, pero es considerable hasta los 50 metros. Un incremento en la frecuencia e intensidad de los huracanes a lo largo de un periodo relativamente corto afectaría la capacidad de recuperación natural de la comunidad llevándolos a cambios irreversibles (Hughes *et al.*, 2003). A su vez las características físicas de cada tormenta, el tiempo y la secuencia con que se presentan estas perturbaciones naturales, son factores claves para describir los patrones de daño en los ecosistemas arrecifales. En general, los arrecifes que no han sido expuestos a grandes trastornos físicos durante periodos prolongados se cree que son más susceptibles al impacto de tormentas y huracanes, por lo tanto la complejidad del arrecife es menos robusta y las especies coralinas de rápido crecimiento que son más susceptibles a daños físicos son quienes proliferan (Lirman *et al.*, 2001).

Durante 25 años, Coles & Brown (2007) realizaron un riguroso monitoreo en busca de establecer el impacto de dos de los más intensos huracanes (Iwa e Iniki) en los arrecifes de Kahe and Nānākuli Points (O'ahu, Hawaii), concluyendo que la recuperación de la cobertura coralina se produjo después del paso de estos huracanes se necesitaran por lo menos 10-20 años para restablecer los niveles anteriores de cobertura y esto solo sucederá si el ambiente no ha sido alterado o sometido a continuas tensiones físicas o biológicas que restringen el asentamiento, crecimiento y supervivencia de los corales.

De la misma manera Crabbe y colaboradores (2008) encontraron que el impacto de huracanes de alta intensidad y tormentas extremas ha limitado el reclutamiento y la sobrevivencia de corales masivos sobre los arrecifes de Discovery Bay (Jamaica).

En cuanto a las especies coralinas más vulnerables a ser impactadas por los huracanes, Woodley *et al* (1981) y Knowlton & Jackson (2001) consideran que la vulnerabilidad de las especies de hexacorales ante los huracanes se ve condicionada por el tipo de crecimiento, por lo tanto las formas de crecimiento ramificado y aquellas especies cuyas colonias son pequeñas tienen mayores tasas de extinción, siendo las de crecimiento masivo las más resistentes. Del mismo modo las esponjas mostraron el mismo patrón, encontrándose que aquellas especies de forma erecta y ramificada como *Lotrochonia birotulata* sufrieron una mayor pérdida de sus colonias luego del paso del huracán Joan en el arrecife de San Blas (Panamá).

Rodríguez y Reyes (2008) monitorearon 958 colonias pertenecientes a 23 especies de hexacorales luego del paso del Huracán Berta en la Isla de Providencia, Colombia. Se encontró que el 90% de las colonias no tenían signos de daño atribuibles al huracán. El 9% presentó blanqueamiento o palidez del tejido, siendo posible que estas colonias blanqueadas correspondieran a remanentes de dicho fenómeno. El 1% de las colonias restantes, pertenecientes a las especies *Diploria strigosa*, *Montastraea annularis*, *Porites astreoides* y *Acropora palmata* presentaron daños como colonias fracturadas y volcadas, lo cual se atribuye al huracán Berta.

Wilkinson & Souter (2008) determinaron que la influencia de los huracanes sobre los arrecifes de coral puede ser beneficiosa para este ecosistema, ya que los huracanes de pequeña intensidad pueden proporcionar alivio durante los periodos de estrés térmico. Además estos fenómenos recurrentes en ciertas áreas, pueden ser vitales para las comunidades arrecifales debido a que los huracanes no impactan el ecosistema uniformemente, por lo tanto algunas zonas se ven más afectadas que otras, lo que promueve la regeneración de varias especies, dando lugar a comunidades arrecifales muchos más resistentes ante los daños causados por estas perturbaciones (Lirman *et al.*, 2001).

Así los huracanes abren nuevos nichos y espacios ecológicos en el ecosistema, promoviendo el dinamismo en la estructura arrecifal, mediante la exclusión o reducción de especies dominantes (como colonias coralinas susceptibles principalmente de forma ramificada), lo cual promueve el incremento de la diversidad en estos ecosistemas (Álvarez y Bonilla, 2007). Sin embargo, investigaciones previas mencionan que la poca recuperación que han presentado en los arrecifes de coral ante el paso de los huracanes (durante las últimas décadas), es debido a la intensificación de factores antropogénicos que causan estrés adicional inhibiendo la posibilidad de que las colonias vuelvan a su estado original (Gardner *et al.*, 2005; Lapointe *et al.*, 2006).

En cuanto a los estudios realizados sobre la descripción de la estructura y composición de la comunidad arrecifal en el Caribe mexicano, Padilla y colaboradores (1992) realizaron una descripción de los arrecifes coralinos localizados en la parte norte de Sian Ki'an, Quintana Roo, reportando un total de 37 especies de corales escleractinios, siendo *Montastraea annularis*, *Acropora palmata* y *Diploria clivosa* las especies dominantes, además hallaron 27 especies de gorgonáceos y 67 especies de macroalgas. Los datos reflejan que existe un mayor desarrollo del arrecife en las zonas más profundas con respecto a las someras. De igual manera, Suarez en 2005 realizó una descripción ecológica de los arrecifes de Quinta Roo, encontrando que en esta zona se presenta una alta riqueza específica,

contándose con un total de 76 especies de hexacorales y octocorales; sin embargo, la cobertura de estos grupos es baja, debido a que estos arrecifes se encuentran en un estado de degradación debido principalmente a la fuerte presión turística.

Para el arrecife Mahahual los estudios se han enfocado en la descripción de la estructura y composición de grupos macrobentónicos como algas, esponjas, corales escleractinios y octocorales (Aguilar, 1998; Can, 2003; Borges, 2003; Chávez, 2004; Borges & Chávez, 2007). Aguilar (1998) determinó que la estructura de la comunidad bentónica en el arrecife Mahahual presenta diferencias entre profundidades y sitios de muestreo, encontrándose que los corales escleractinios representaron el 30% de la cobertura arrecifal total, en donde la mayor riqueza se evidenció en los estratos somero y medio.

Por otra parte, Can en 2003 estimó que la cobertura de especies coralinas en el sur de este arrecife fue de 22.13% a 47.31%, mientras que en la zona norte del mismo los valores son más bajos, de 2.28% a 25.20%. Las especies de corales escleractinios más abundantes en orden de importancia fueron: *Montastraea cavernosa*, *Agaricia tenuifolia*, *Agaricia agaricites*, *Porites porites* y *Meandrina meandrites*.

Borges y Chávez (2007) determinaron los patrones estructurales en diferentes profundidades tanto para el arrecife Mahahual como para otros 5 arrecifes del Caribe mexicano. En Mahahual se registraron un total de 33 especies, 16 de las cuales pertenecen a hexacorales, seguidos de octocorales (8 especies) y 5 especies macroalgales. Así mismo se reportó una alta diversidad en este arrecife, en donde *Diploria strigosa*, *Montastraea annularis*, *Agaricia agaricites*, *Agaricia tenuifolia* fueron las especies dominantes en la parte superficial del arrecife. *Montastraea annularis*, *Acropora cervicornis*, *Agaricia agaricites*, *Montastraea cavernosa* y *Goreauia auriculata* fueron las especies más abundantes en la zona profunda.

A su vez, Chávez- Hidalgo (2009), evaluó la conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y del Caribe mexicano, encontrando que el arrecife de Mahaua se destaca por presentar una alta riqueza y diversidad de especies de corales escleractinios, evidenciando que los huracanes pueden ser uno de los factores que promueven la dispersión larvaria, así como la conectividad entre arrecifes.

3. ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de Mahahual se encuentra ubicada al sureste de la Península de Yucatán, al noreste de la Bahía de Chetumal en la costa sur del estado de Quintana Roo (Figura 1) en el Municipio de Othón P. Blanco, entre las coordenadas 18° 15'-18° 45' latitud Norte y 87 ° 40'- 87° 55' longitud Oeste (Can, 2003; Chávez-Hidalgo, 2009, Hiraes *et al.*, 2010).

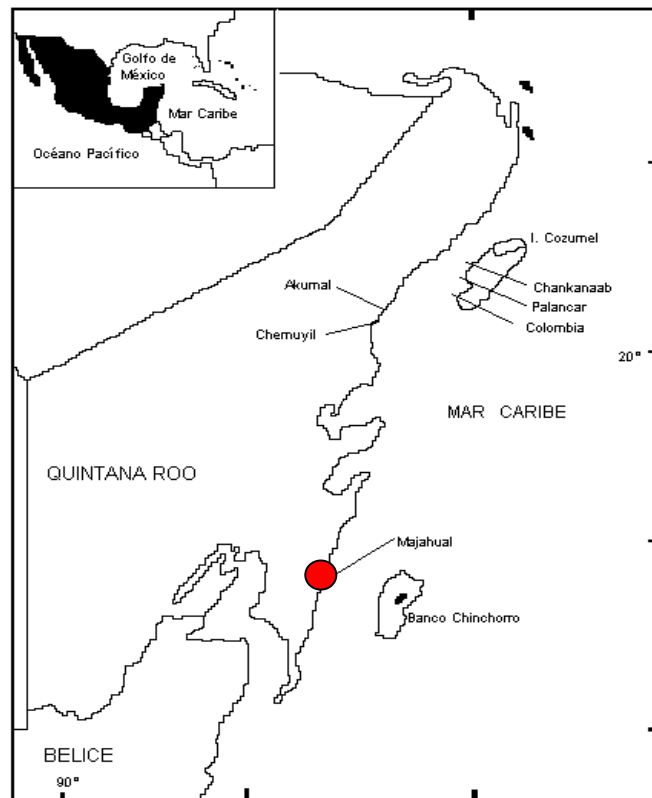


Figura 1. Ubicación del Arrecife Mahahual, Península de Yucatán, Caribe mexicano. (Chávez, 2004). El círculo rojo se denota dicha localidad.

Los arrecifes del litoral Quintanarroense, se ubican en la parte norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM). Son generalmente arrecifes de borde, los cuales se caracterizan por presentar lagunas arrecifales de poca profundidad y extensión desarrollándose sobre una plataforma continental estrecha (Chávez & Hidalgo, 1988).

El arrecife de Mahahual forma parte del cinturón arrecifal del Caribe, que se inicia desde Isla Contoy, conectándose en el sur con la barrera arrecifal de Belice y Honduras con una extensión total de aproximadamente 1,000 km de longitud (Castellanos & Suárez, 1997) En Mahahual, el arrecife es de tipo marginal con una extensión de 3600 metros aproximadamente; el sistema arrecifal se destaca por presentar una laguna arrecifal somera de poca extensión, con una profundidad media de siete metros; mientras que la parte frontal del arrecife tiene una profundidad de nueve a 11 metros. El sustrato es arenoso y está cubierto por praderas de pastos marinos (Aguilar, 1998).

La cresta arrecifal, que separa la laguna del frente arrecifal, no es continua y su profundidad varía a lo largo de su estructura (Castellanos & Suárez, 1997). Esta cresta presenta dos canales o discontinuidades: un canal ubicado en la parte sur, el cual es más ancho (80 metros) que el canal de la porción norte del complejo arrecifal (40 metros). Frente a estos dos canales se encuentran dos manantiales (dolinas), que proporcionan agua dulce proveniente del subsuelo a la laguna arrecifal. En cuanto a la parte biótica que se encuentra en la cresta del arrecife las especies coralinas dominantes son *Acropora palmata*, *Montastraea annularis*, *Diploria labyrinthiformis*, *Agaricia agarites*.

Las condiciones ambientales en Mahahual son principalmente determinadas por influencia marina, ya que no presentan escurrimientos terrígenos debido a la naturaleza calcárea del sustrato continental de la Península de Yucatán (Pérez, 1998).

El clima es cálido- subhúmedo con régimen de lluvias en verano; la temperatura media anual es alrededor de 27.5° C, siendo máxima en agosto (29.1°) y mínima en febrero (24.6°C), la máxima evaporación se presenta en verano, con una precipitación pluvial que varía anualmente entre 1,009 y 1,489 mm. Las tormentas tropicales y huracanes se observan de mayo a noviembre.

Los vientos dominantes son los “alisios”, soplando casi todo el año, principalmente en verano. Su dirección es de este a sureste, con velocidades entre los 20 y 35 km/h. En otoño e invierno se presentan los vientos del noreste conocidos como nortes que incrementan su fuerza hasta 35 km/h o más. La marea es semidiurna de poca amplitud (Castellanos & Suárez, 1997). Las corrientes que se perciben en esta zona son las del Caribe, las cuales se originan de las aguas del Océano Atlántico frente a la costa Norecuatorial de las Antillas menores y son movidas por efecto de los vientos alisios en dirección este-noreste hacia la Península de Yucatán. Son corrientes superficiales (entre 0 y 600 m de profundidad) las cuales se desplazan a una velocidad aproximada de 4 nudos (2 m/s) (Pérez, 1998).

Los ciclones en esta región se forman entre los meses de mayo a noviembre, cuando por incidencia de los rayos solares, se eleva la temperatura del ambiente provocando el calentamiento de las aguas marinas y la generación de vientos alisios. Los que arriban al sudeste de México, específicamente al lado del mar Caribe, se forman en dos de las cuatro matrices generadoras de ciclones que afectan el país. La primera matriz se localiza frente a las costas de Venezuela y Trinidad, y los ciclones allí formados tienen un desplazamiento hacia el noroeste afectando la línea costera de Quintana Roo. La segunda matriz, se encuentra frente a las Antillas menores hasta el océano Atlántico tropical, frente a las costas del continente africano. Los ciclones siguen un rumbo general hacia el oeste, para encausarse hacia la Península de Yucatán, siendo el estado de Quintana Roo uno de los sitios más afectados (Administración Portuaria Integral de Quintana Roo, S.A., 2004).

4. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Aguilar (1998) afirma que hasta la década de los años 80 el arrecife Mahahual no presentaba signos de disturbio. Sin embargo, en 2007 el huracán Dean, de categoría 5, golpeó la costa sur del Caribe mexicano, siendo el arrecife Mahahual el punto de impacto directo. Por lo tanto el propósito de esta investigación es reconocer si existieron cambios o modificaciones en la estructura y composición de la comunidad bentónica después del paso de Dean en el arrecife de Mahahual.

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Describir la estructura y composición de la comunidad bentónica (hexacorales, octocorales, esponjas y componente no vivo) en el arrecife de Mahahual y evaluar el posible efecto del Huracán Dean sobre la comunidad arrecifal.

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la estructura comunitaria a partir de cobertura de la comunidad macrobentónica y tipo de sustrato antes y después del paso del Huracán Dean.
- Describir cuantitativamente la estructura de la comunidad arrecifal en la zona somera y profunda del arrecife Mahahual, con el fin de determinar si existen diferencias entre estos dos estratos.
- Determinar los atributos estructurales de la comunidad arrecifal como son riqueza, diversidad, uniformidad y dominancia.
- Evaluar el posible impacto en la estructura de la comunidad debido al paso del huracán Dean.

6. METODOLOGÍA

6.1 FASE DE CAMPO

Con el fin de evaluar la composición y estructura de la comunidad bentónica en el arrecife de Mahahual antes y después del paso del huracán Dean (agosto de 2007) se llevaron a cabo muestreos en el mes de mayo y agosto de 2005, así como en septiembre de 2008. Para esto se hizo uso de fototransectos en el estrato somero y profundo del arrecife, a profundidades de 1- 15m (somero) y de 15 -25m (profundo) mediante buceo autónomo.

En 2005 se dispusieron 9 fototransectos paralelos a la línea de costa, con un total de 15 fotografías por transecto. En 2008 al igual que en 2005 se tienen 9 fototransectos con 15 fotografías cada uno, para un total de 270 muestras fotográficas. Para la parte somera del arrecife en 2005 se contó con cinco transectos y para la zona profunda un total de cuatro transectos. Entre tanto para 2008 se situaron cuatro transectos en la parte somera del arrecife y cinco en la parte profunda del arrecife.

Las 270 fotografías se tomaron con cámara digital con resolución de 6 megapíxeles. Las fotos se tomaron perpendiculares al substrato a una distancia de 1.20m aproximadamente y con 1m de separación entre cada dos fotos. Para mantener una misma distancia entre el sustrato y la cámara fotográfica se contó con la ayuda de un bastón fijado a la misma, en cuyo extremo se colocó una escala métrica que fue usada como referencia para medir coberturas y áreas de la comunidad bentónica dentro de cada foto.

6.2 FASE DE GABINETE

6.2.1 Descripción cualitativa de la comunidad

6.2.1.1 Análisis de fototransectos

Una vez obtenidas las fotos, por medio del programa Cpce.v3.5 (Coral Point Count with excel extentions) (Kholer & Gill, 2006) se estimó la cobertura (m^2) de las especies pertenecientes a los tres grupos macrobentónicos a estudiar, agrupados en tres taxa: Hexacorales, Octocorales y Esponjas. Así mismo se obtuvo la cobertura del sustrato, teniéndose siete tipos de sustrato de la siguiente manera: basamento con macroalgas, basamento, coral muerto con algas, coral muerto reciente, arena, basamento con alga coralina y escombros.

Para la obtención de la cobertura del macrobentos y el sustrato (mediante el programa Cpce. V3.5) se diseñó inicialmente una base de datos con las especies características del Caribe, luego se calibraron las fotografías por medio del bastón fotográfico, reconociéndose un área aproximada de $0.375m^2$ por fotografía, lo cual equivale a un área de $5.625m^2$ por transecto, sin embargo todos los transectos fueron estandarizados a una misma área ($6m^2$). Posteriormente se llevó a cabo la identificación taxonómica de los organismos bentónicos (hexacorales, octocorales y esponjas) hasta el nivel de especie, mediante claves de identificación fotográfica como: Humann & DeLoach (2001), Collin *et al* (2005) y por medio del programa Coralpedia v 1.0, así como por consulta a expertos de identificación del macrobentos.

Una vez obtenidas las áreas de las especies macrobentónicas y el sustrato se determinó el porcentaje de cobertura de cada uno de ellos, para describir la comunidad arrecifal de Mahahual tanto para los años 2005 y 2008 y las respectivas zonas del arrecife (somera y profunda) en los mismos años.

6.2.2 Descripción cuantitativa de la comunidad

6.2.2.1 Estructura comunitaria

Con el fin de describir la estructura de la comunidad bentónica arrecifal en Mahahual se evaluó la dominancia simple y los índices de riqueza, diversidad, equidad tanto en 2005 como en 2008 y en el estrato somero y profundo para cada uno de los años.

La composición y estructura son atributos emergentes de las comunidades, éstos atributos muestran cómo los individuos son encontrados espacialmente alrededor de un ambiente físico (forma) y en distintos hábitats en donde los miembros (composición) de la comunidad viven y se organizan en diversas zonas o estratos dentro de un espacio vivo (Begon *et al.*, 1995; Giller, 1984); sin embargo, también permite ver las interacciones que se dan entre las especies y el ambiente (tales como niveles tróficos, sucesión, flujos de energía y ciclo de los nutrientes entre otros) (Paine, 1966). Debido a esto la organización final de cada comunidad es el resultado de un proceso biológico activo en el que la distribución, composición y estructura de las comunidades se rigen bajo el control de los factores bióticos y abióticos (Porter, 1974).

Por lo tanto la evaluación de la composición y estructura de las comunidades han sido utilizados como indicadores biofísicos empleados para determinar el estado de salud, funcionamiento, resistencia a disturbios y el efecto de perturbaciones (naturales o antropogénicas) sobre las comunidades (Pomeroy *et al.*, 2004; Zacharias & Roff, 2001).

Según Stiling (1999) y Myers & Giller (1988) para describir la composición y estructura de la comunidad es usual la utilización de los siguientes parámetros: riqueza, diversidad, equidad y dominancia.

Riqueza (S)

Según Peet (1974) la riqueza de especies es un indicador de la “opulencia” o “exuberancia” de una comunidad. Esta hace referencia al número total de especies y se denota con la letra S (S= Número de especies).

Diversidad

La diversidad es un parámetro que refleja la complejidad y estructura de la comunidad (Alcolado *et al.*, 1998), esta integrada por el número total de especies (riqueza) y por su abundancia relativa (equidad) (Ramírez, 1999; Stiling, 1999;

Kikvidze & Oshawa, 2002). La diversidad se estimó por medio del índice de Shannon-Wiener (H'), calculado con logaritmo base 2.

Índice de Shannon - Wiener (H')

Este índice mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar proveniente de una comunidad extensa de la que se conoce el número total de especies. Por lo tanto, H' será mínima cuando la muestra contenga solo una especie y su valor máximo es igual a $\log_2 S$ cuando todas las especies tienen igual abundancia (Dajoz, 2001).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i^2 \log_2 p_i$$

Dónde:

S = número de especies

p_i = Abundancia relativa de cada especie que es igual a n_i/N .

n_i = Abundancia de la especie de rango i

N = Número total de ejemplares recolectados

Equidad

Índice de Pielou (J')

También reconocido como índice de equidad o uniformidad. Trabaja con base en índice de diversidad de Shannon- Wiener, con valores altos cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos. Por lo tanto se puede afirmar que cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos la uniformidad es perfecta (Ramírez, 1999) esto significa que los recursos del ecosistema se reparten por igual entre todas las especies.

$$J' = \frac{H'}{\log(S)}$$

Dónde:

H' = índice de Shannon- Wiener

S = Número de especies en la muestra

Dominancia simple

La dominancia hace referencia al predominio que presentan ciertos organismos de una comunidad en función de su gran abundancia. Entre tanto las especies dominantes son las que presentan una mayor influencia en el hábitat, ya que estas controlan la composición y estructura de la comunidad (Brower & Zar, 1998).

En este trabajo el análisis de dominancia simple se estableció respecto al total de organismos de cada especie con respecto al total de organismos de todas las especies expresada en porcentaje de cobertura (Flores *et al.*, 2007).

6.2.3 Comparaciones entre años y estratos

Una vez calculados los índices ecológicos (riqueza, diversidad y uniformidad) y probados los supuestos de normalidad (Shapiro-Wilks $\alpha=0.05$) y de homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett), se aplicó la prueba Wilcoxon-Mann Whitney por medio del programa estadístico STATISTICA v.6.1.6, para determinar si existieron diferencias entre la estructura comunitaria antes y después del paso del huracán Dean, tanto entre años como para el estrato somero y profundo del arrecife. En todos los casos se asumió un nivel de significancia menor o igual a 5%, en donde un valor p menor a 0.05 se consideró estadísticamente significativo, lo cual establece que existieron diferencias en la estructura de la comunidad macrobentónica.

El análisis de Wilcoxon-Mann Whitney es una prueba estadística no paramétrica, que busca determinar si dos muestras independientes se obtienen de una misma población. Es una prueba muy potente que se utiliza, con frecuencia, en lugar de la prueba t -student cuando los datos no satisfacen los supuestos de normalidad de la prueba t (Guardia *et al.*, 2007).

6.2.4 Análisis multifactorial

Los análisis de estadística multifactorial son un conjunto de métodos cuya finalidad es la identificación de patrones de similitud existentes entre dos o más grupos,

siendo una herramienta de gran utilidad para el estudio de comunidades con gran número de especies o con un gran número de variables ambientales medidas (Digby y Kepton, 1994; González, 2006). Dentro de este tipo de análisis se distingue el método de clasificación en donde se encuentran los análisis de similitud como el análisis de agrupamiento (AC), siendo una técnica que sitúa entidades u objetos dentro de grupos o “clusters” a partir de matrices triangulares de similitud o disimilitud, como las de Bray-Curtis. La disposición del agrupamiento de los diversos grupos se representan y jerarquizan mediante una estructura en forma de árbol llamada dendrograma (Ludwig y Reynolds, 1988), que tiene la ventaja de no exigir supuestos tales como la normalidad u homoscedasticidad en función de su grado de variabilidad (Harris, 1975).

Con el fin de determinar las posibles similitudes o diferencias en la comunidad macrobentónica de Mahahual entre años (2005 y 2008) y entre estratos (somero y profundo) se emplearon técnicas exploratorias de estadística multifactorial como el dendrograma de similitud de Bray-Curtis mediante el programa computacional PRIMER V6 (Clarke & Gorley, 2006).

7. RESULTADOS

7.1 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD ARRECIFAL PARA EL AÑO 2005

Para el año 2005 (antes del paso del Huracán Dean) la comunidad macrobentónica estuvo compuesta por 69 especies (Anexo A.1), 37 géneros y 27 familias pertenecientes a los grupos de hexacorales, octocorales y esponjas. Estos tres grupos explican el 34.52% de la cobertura total (54 m²) y el 65.48% restante pertenece a los siete tipos de sustrato (arena, basamento, basamento con alga coralina, basamento con macroalgas, coral muerto con algas, coral muerto reciente y escombros) (Figura 2).

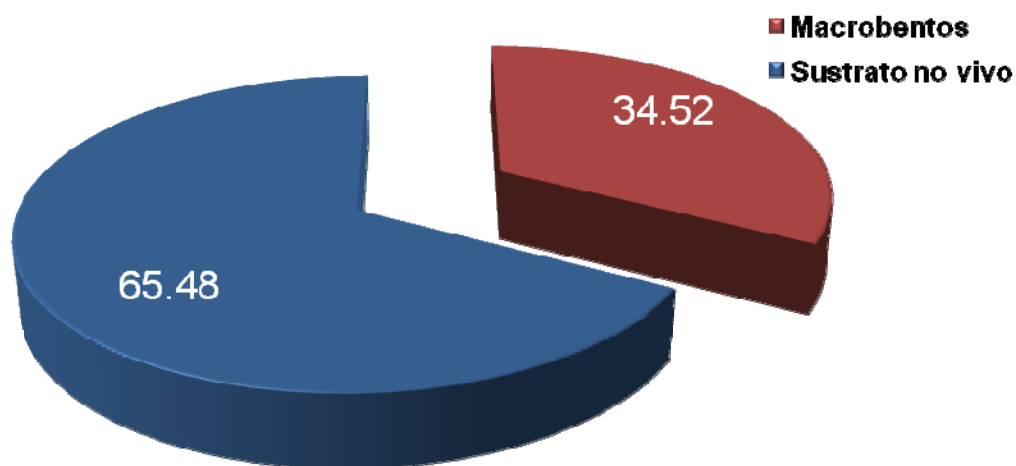


Figura 2. Composición de la comunidad arrecifal en Mahahual (2005).

En cuanto a la comunidad del macrobentos, el grupo funcional que presentó el mayor número de especies fue el de los hexacorales con 29 especies, seguidas por las esponjas con 25 especies y finalmente el grupo de los octocorales (15 especies). Dentro del grupo de los hexacorales, se tiene un total de 11 familias y 14 géneros, en donde las familias Faviidae, Agariciidae y Poritidae presentaron las mayores

coberturas (Figura 3, Anexo A.3). Este grupo presentó una cobertura total de 19.107%.

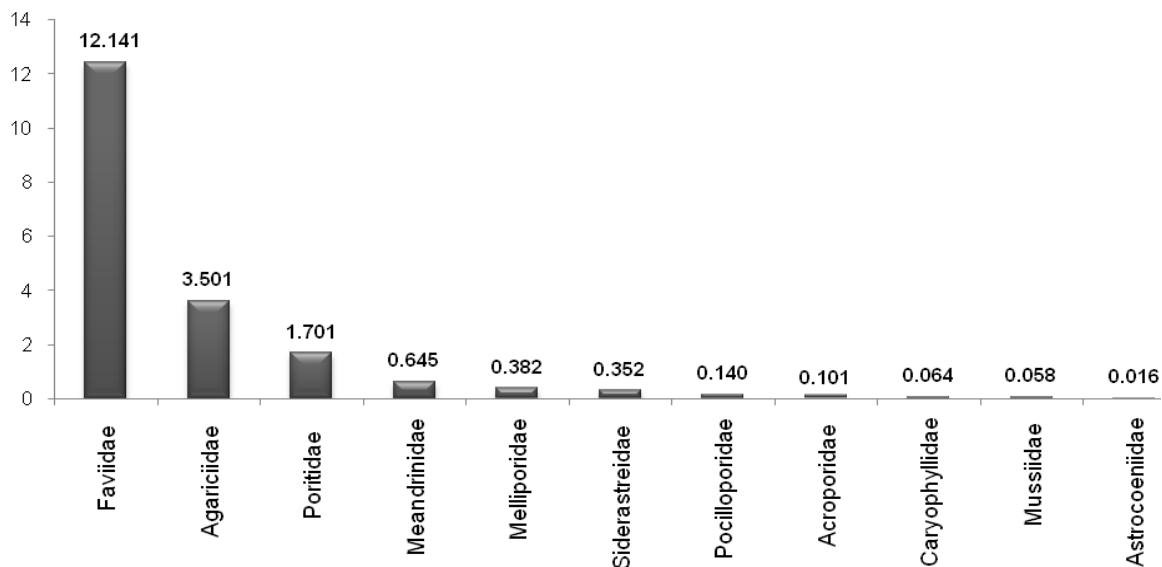


Figura 3. Representación porcentual de las familias de hexacorales en 2005.

El porcentaje de cobertura en los octocorales fue de 12.371%, registrándose un total de tres familias seis géneros y 15 especies (Figura 4; Anexo A.6). La familia Gorgoniidae se destacó por su alta cobertura, aunque también se destaca la familia Plexauridae debido a que contiene el mayor número de especies (10 especies).

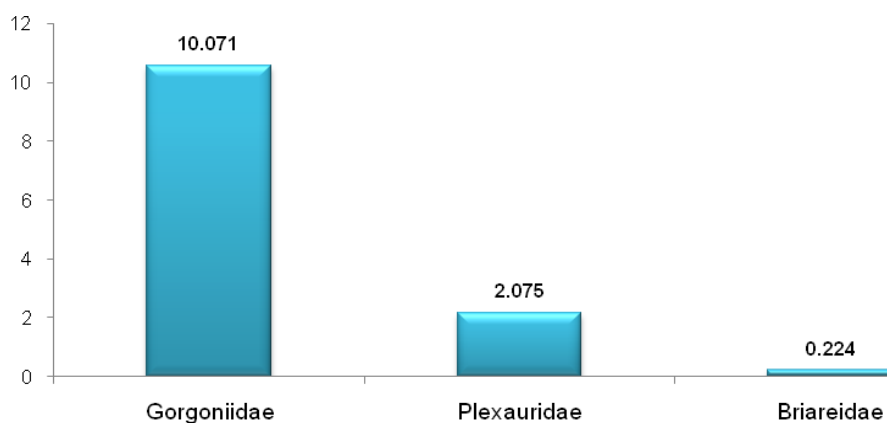


Figura 4. Representación porcentual de las familias de octocorales en 2005.

Para el grupo de las esponjas el porcentaje de cobertura fue de 3.042%, presentándose un total de 12 familias, 15 géneros y 25 especies. Las familias Clionaidae y Niphatidae presentaron las mayores coberturas (Figura 5; Anexo A.7).

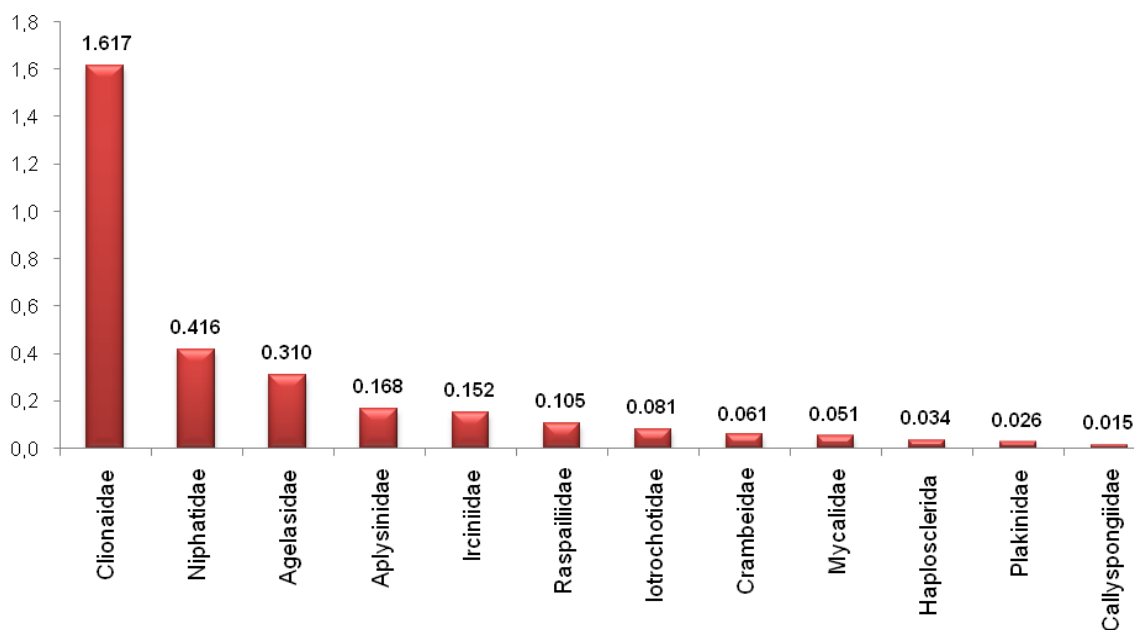


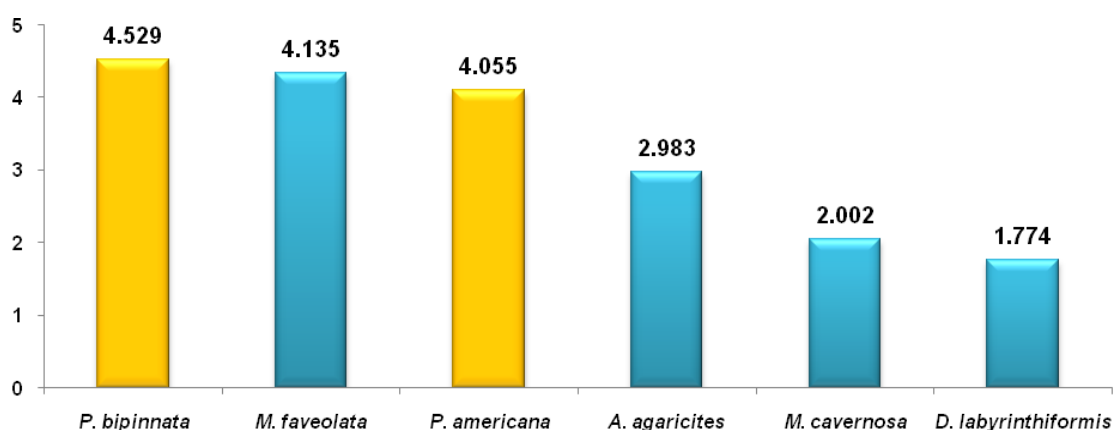
Figura 5. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en 2005.

En cuanto al sustrato no vivo, quien exhibió un área de 35.36m² (equivalente a un porcentaje de cobertura de 65.48%), presentó dos elementos dominantes como fue basamento con macroalgas con una cobertura de 44.49% y coral muerto con algas (12.93%). Entre tanto coral muerto reciente fue el componente del sustrato con menor cobertura en 2005 (1.23%).

Patrones estructurales

La diversidad en Mahahual para el año 2005 fue de 4.493 bits/ind. (índice de Shannon-Wiener) con un valor medio de 3.94+/-0.05 bits/ind. Por otra parte el índice de equidad arrojó un valor de 0.735 presentando una media de 0.77+/-0.014. Con base en la dominancia simple las especies que definen la comunidad por su alto porcentaje de cobertura son: el octocoral *Pseudopterogorgia bipinnata* (4.529%), el

hexacoral *Montastraea faveolata* con 4.135%, *Pseudopterogorgia americana* (octocoral), los hexacorales *Agaricia agaricites*, *Montastraea cavernosa* y *D. labyrinthiformis* las cuales exponen el 19.33% de la cobertura total del macrobentos (34.52%); en cuanto al grupo de las esponjas, no existió una especie dominante dentro de toda la comunidad macrobentónica, sin embargo en este grupo se destacó la especie *Cliona caribbea* (Figura 6).



Fig

ura 6. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en 2005.

En cuanto a los diversos grupos funcionales, el grupo de los hexacorales presentó la mayor riqueza, diversidad y equidad dentro de la comunidad macrobentónica. Seguido de los hexacorales, las esponjas presentaron una diversidad de 3.355 bits/ind., con una equidad de 0.722, finalmente los octocorales fueron el grupo con menor riqueza, diversidad y equidad (Tabla 1).

Tabla 1. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en Mahahual para el año 2005.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	29	3.601	0.741
Octocorales	15	2.489	0.637
Esponjas	25	2.355	0.722

7.1.1. Estrato somero 2005

La composición y estructura de la comunidad macrobentónica en el estrato somero (2005) del arrecife Mahahual se caracterizó por presentar una cobertura de 37.09%, con un total de 65 especies, 38 géneros y 25 familias (Figura 7).

Los siete tipos de sustrato representaron el 62.91% de la cobertura total (30m²); el basamento con macroalgas presentó el mayor porcentaje de cobertura (44.36%), seguido por coral muerto con algas (12.85%).

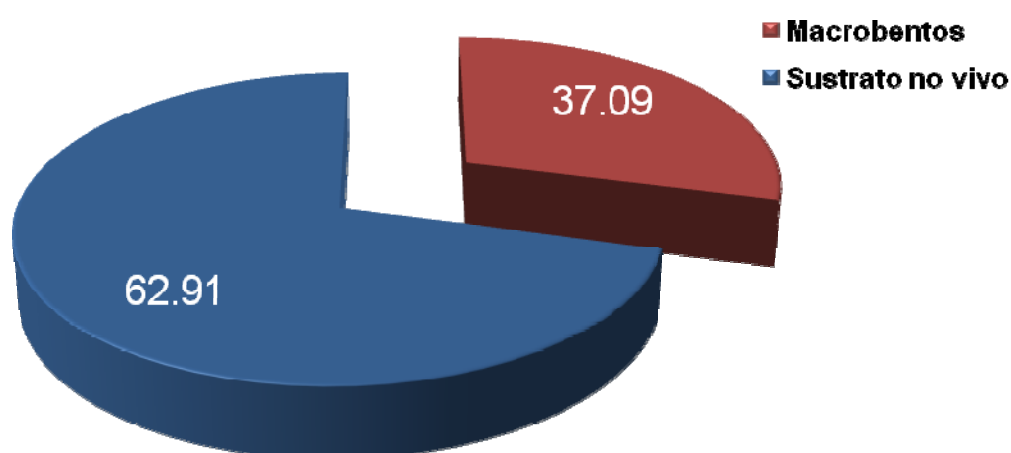


Figura 7. Composición de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).

Del total del macrobentos, los hexacorales presentaron una cobertura de 19.194%, registrándose 26 especies, las cuales se encuentran distribuidas en 15 géneros y 10 familias, destacándose las familias Faviidae y Agariciidae por su alta cobertura, mientras que la familia Musiidae presentó la menor cobertura (Figura 8). Las especies dominantes dentro de este grupo son *Montastraea faveolata*, *Agaricia agaricites*, *Montastraea franksi* y *M. cavernosa*.

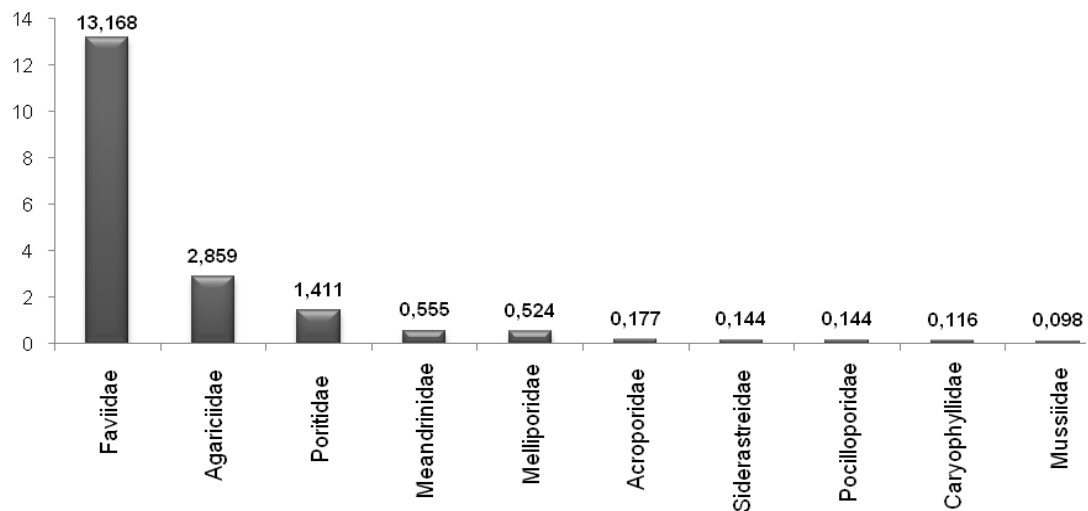


Figura 8. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).

Los octocorales presentaron una cobertura de 15.670% y estuvieron representados por 15 especies, cinco géneros y tres familias (Figura 9). Los octocorales *Pseudopterogorgia bipinnata* y *P. americana* representaron el 11.28% de la cobertura total siendo por lo tanto las especies dominantes dentro de este grupo así como para todo el macrobentos.

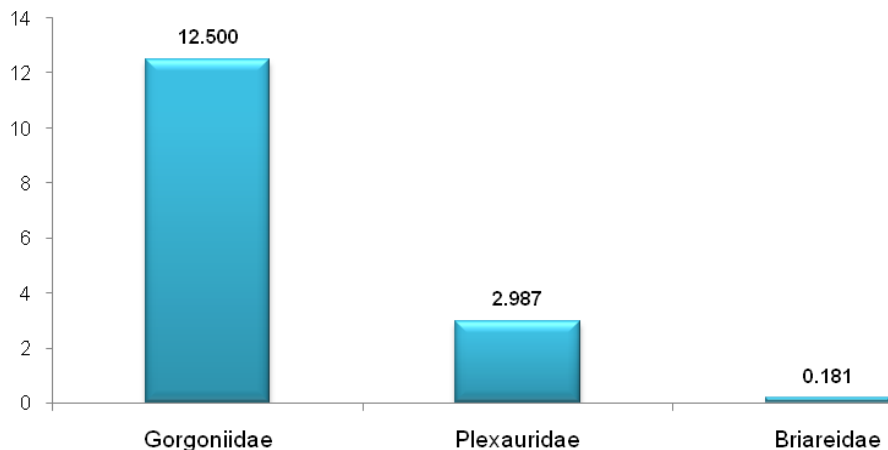


Figura 9. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).

En cuanto al grupo de las esponjas se encontraron 24 especies dentro de 14 géneros y 12 familias, éstas representaron la menor cobertura de todo el macrobentos con 2.225%. Las familias mejor representadas fueron Clionidae y Niphatidae (Figura 10).

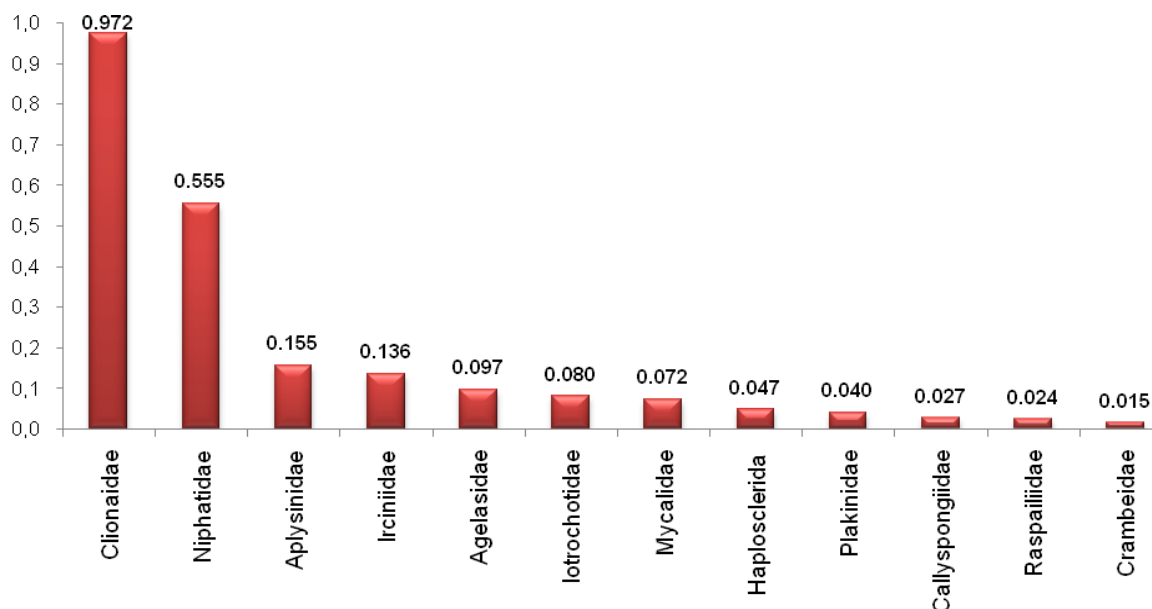


Figura 10. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).

Patrones estructurales

La diversidad (H') de la comunidad macrobentónica en el estrato somero fue de 4.36 bit/ind. con un promedio de 3.93, la equidad (J') presentó un valor de 0.723 y una media de 0.75, mientras que *P. bipinnata*, *P. americana*, *M. faveolata*, *A. agaricites*, *M. franksi* y *M. cavernosa* fueron las especies dominantes representando el 60.31% de la cobertura total del macrobentos (30m²) (Figura 11).

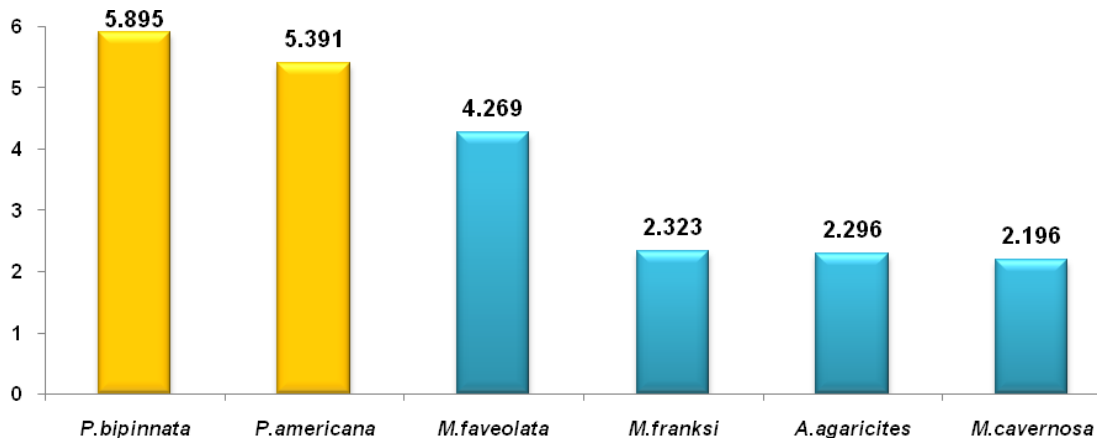


Figura 11. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en la parte somera del arrecife de Mahahual (2005).

En la parte somera del arrecife los hexacorales presentaron el mayor número de especies (26), así como la mayor diversidad dentro de toda la comunidad macrobentónica; por otra parte los octocorales presentaron los valores más bajos en todos los índices analizados y la equidad presentó su máximo valor dentro del grupo de las esponjas con un valor de 0.762 (Tabla 2).

Tabla 2. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2005.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	26	3.564	0.758
Octocorales	15	2.474	0.633
Esponjas	24	3.496	0.762

7.1.2. Estrato profundo 2005

En la parte profunda del arrecife la comunidad macrobentónica presentó una cobertura total de 31.31%, mientras que el sustrato no vivo exhibió una cobertura de 68.69% (Figura 12).

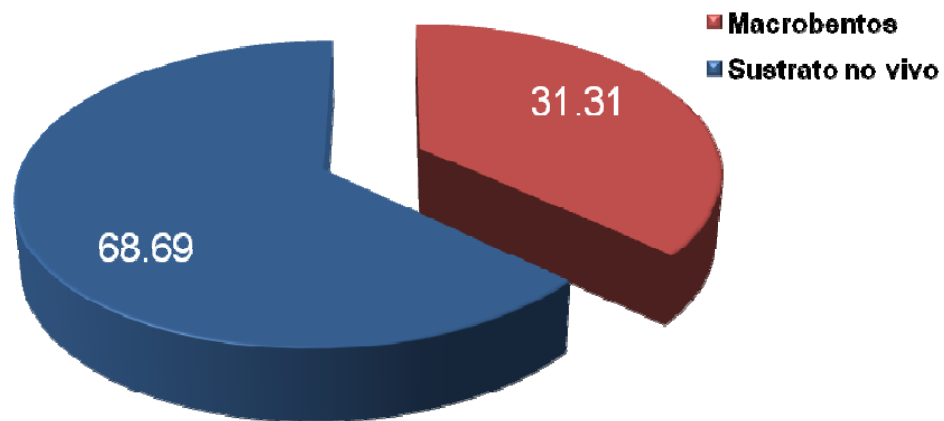


Figura 12. Composición de la comunidad en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).

Dentro de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas) que describen la comunidad del macrobentos se encontró un total de 28 familias 34 géneros y 55 especies.

El grupo de hexacorales presentó la mayor cobertura con un 19.00%. Este grupo se distribuyó en 11 familias, 15 géneros y 23 especies en donde se destacó la familia Faviidae por integrar el mayor número de especies y presentar la mayor cobertura (Figura 13). Las especies *Montastraea faveolata*, *Agaricia agaricites* y *Diploria labyrinthiformis* fueron dominantes.

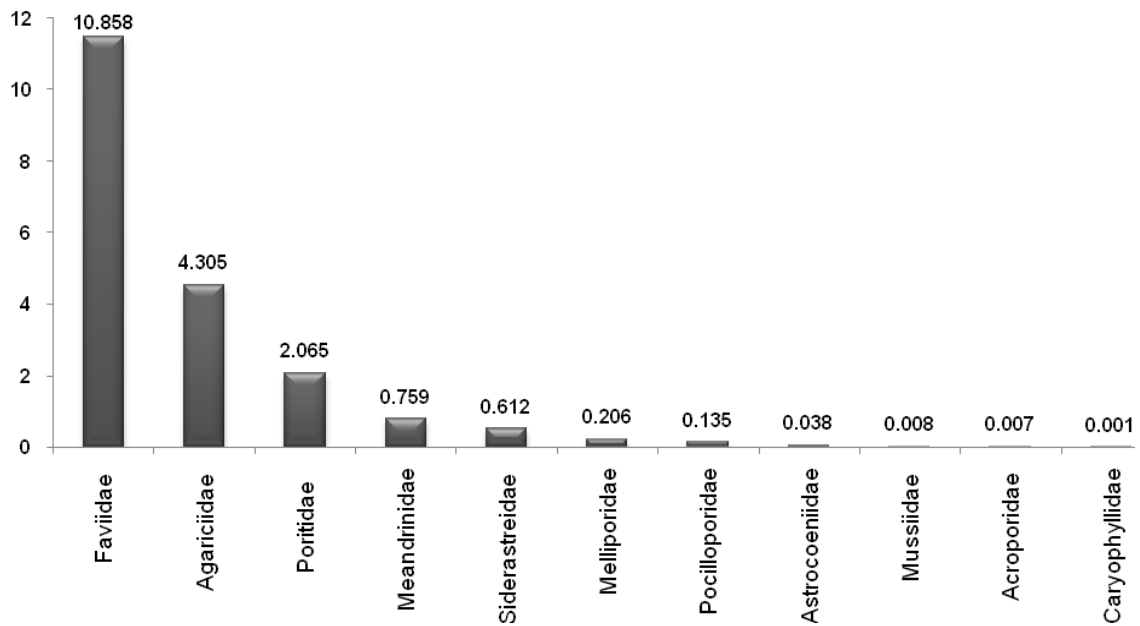


Figura 13. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).

El grupo de los octocorales estuvo representado por cuatro familias, seis géneros y 13 especies donde se destacan por su dominancia (en términos cobertura) las especies *P. bipinnata*, *P. americana* y *Gorgonia ventalina* (Figura 14). Este grupo presentó una cobertura de 8.25%.

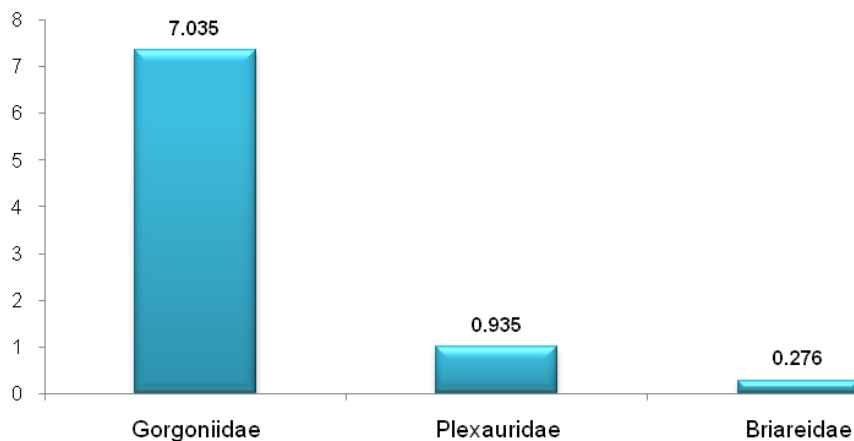


Figura 14. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).

Las esponjas registraron una cobertura de 4.06%. La distribución de las esponjas se presentó en 11 familias, 13 géneros y 19 especies. Clionidae y Agelasidae fueron las familias de mayor cobertura (Figura 15), por lo tanto las especies dominantes fueron *Cliona caribbea* y *Agelas conífera*.

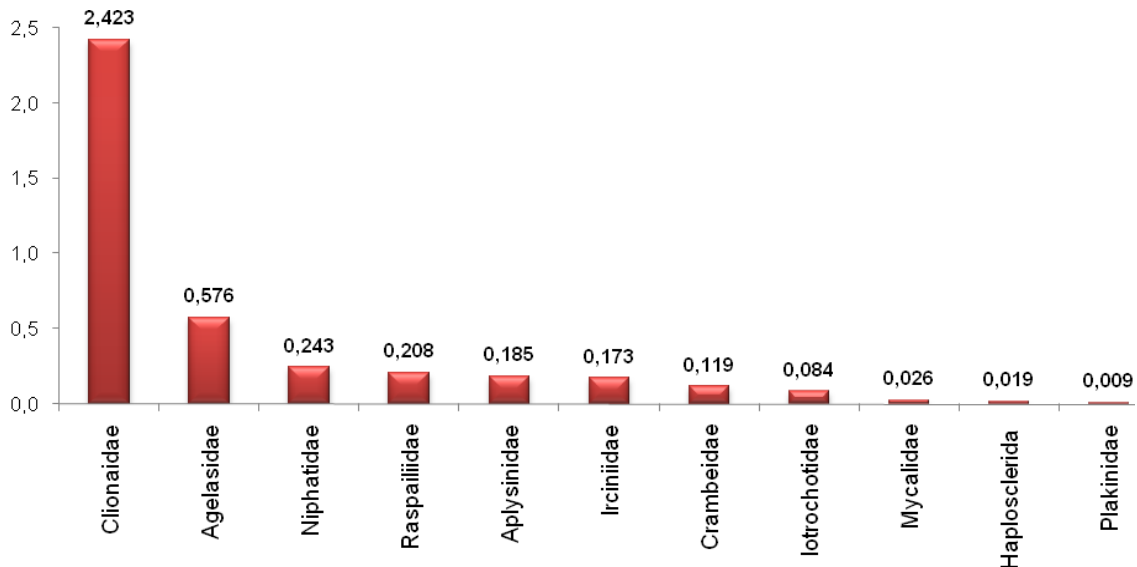


Figura 15. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).

El sustrato dominante fue el basamento con macroalgas con una cobertura de 44.77%, seguido por coral muerto con algas con un 11.81%, mientras que el de menor representatividad fue escombros con un 0.55%.

Patrones estructurales

En este estrato del arrecife se reportó una diversidad de Shannon de 4.45 bits/ind., un valor de equidad de Pielou de 0.76. De las 55 especies reportadas en la parte profunda del arrecife en 2005 se encontró que existen seis especies dominantes pertenecientes al grupo de hexacorales y octocorales. Estas especies exponen el 16.53% de la cobertura del macrobentos y fueron: *Montastraea faveolata* (3.968%), *Agaricia agaricites* (3.510%), *Pseudopterogorgia bipinnata* (2.821%),

Pseudopterogorgia americana (2.385%) *Diploria labyrinthiformis* (2.042%) y *G.ventalina* (1.807%) (Figura 16).

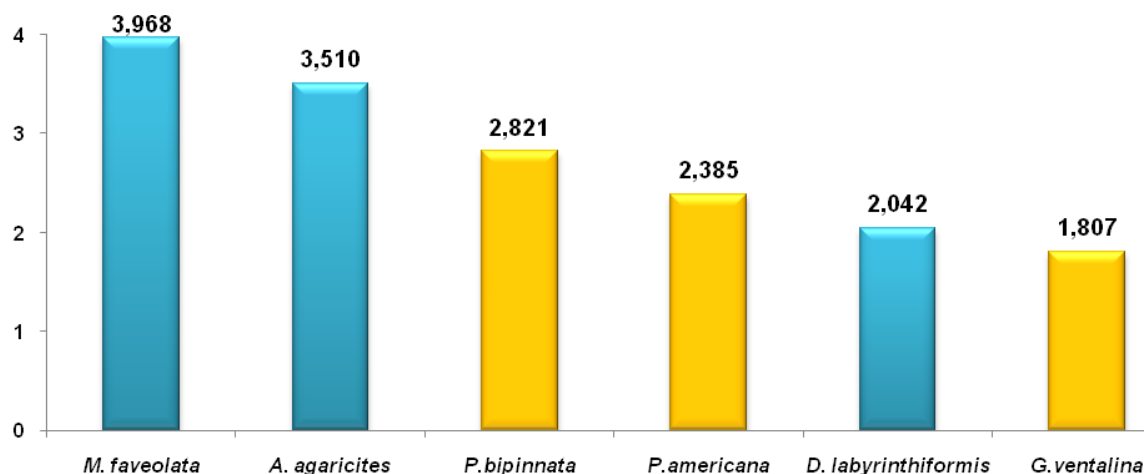


Figura 16. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies de hexacorales) en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2005).

En el estrato profundo del arrecife de Mahahual los grupos que componen el macrobentos presentaron una riqueza de 23, 19 y 13 especies, siendo el grupo de los hexacorales el de mayor número seguido de las esponjas y finalmente los octocorales. De igual manera la diversidad y equidad mostraron el mismo patrón, siendo más alta para los hexacorales con valores de 3.48 bits/ind y 0.77 respectivamente (tabla 3).

Tabla 3. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2005.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	23	3.489	0.771
Octocorales	13	2.343	0.633
Esponjas	19	2.993	0.704

7.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD ARRECIFAL PARA EL AÑO 2008

En el año 2008 de las 135 muestras fotográficas analizadas, se obtuvo un área de 54 m², en donde la comunidad macrobentónica representó el 19.84% de la cobertura total; encontrándose un total de 29 familias, 38 géneros y 66 especies (Figura 17; Anexo A.2). En lo que respecta al tipo de sustrato, éste tuvo un porcentaje de cobertura de 80.16%, siendo el basamento con macroalgas (33.01%) el tipo de sustrato dominante seguido por el basamento con una cobertura del 20.44%; inversamente basamento con alga coralina fue el tipo de sustrato con menor cobertura (1.43%).

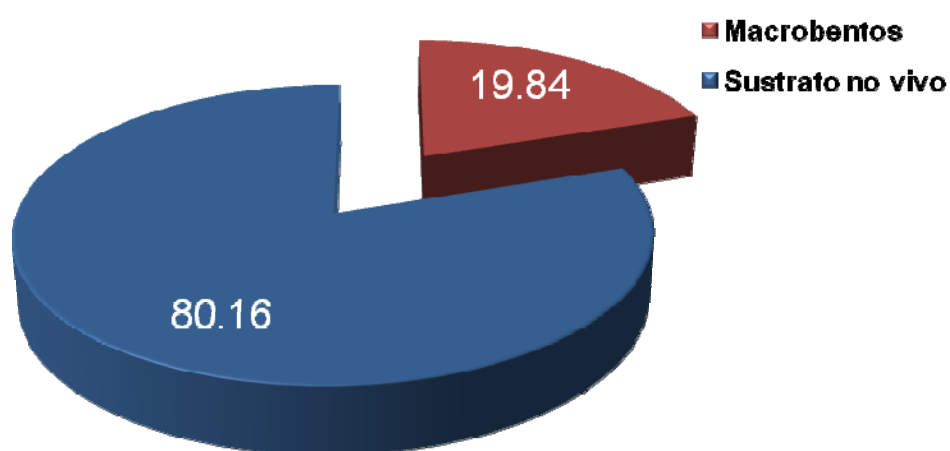


Figura 17. Composición de la comunidad en 2008.

Los corales escleractinios presentaron una cobertura de 5.07m² (equivalente al 9.40%) hallándose un total de ocho familias 15 géneros y 23 especies. La familia Faviidae se destacó por presentar la mayor cobertura (Figura 18). *Agaricia agaricites*, *Montastraea franksi* y *M. faveolata* fueron las especies dominantes dentro de este grupo macrobentónico.

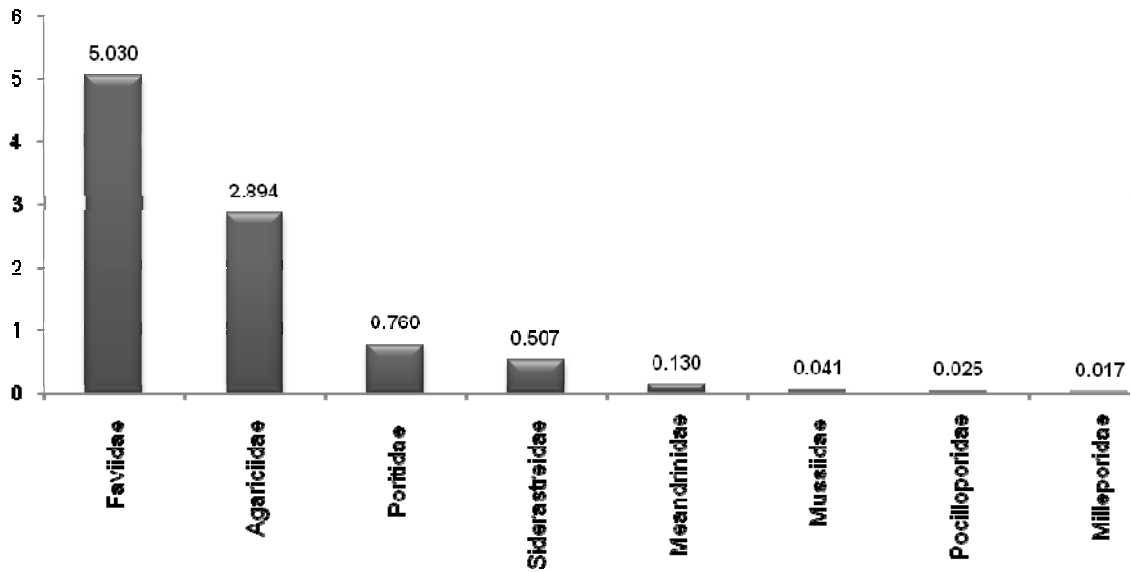


Figura 18. Representación porcentual de las familias de hexacorales en 2008.

El grupo de los octacorales presentó una cobertura de 6.90%, con un total de cuatro familias, seis géneros y 14 especies. Se destacaron las especies del género *Pseudopterogorgia* (*P. bipinnata* y *P. americana*) por su alta representatividad en términos de cobertura (Figura 19).

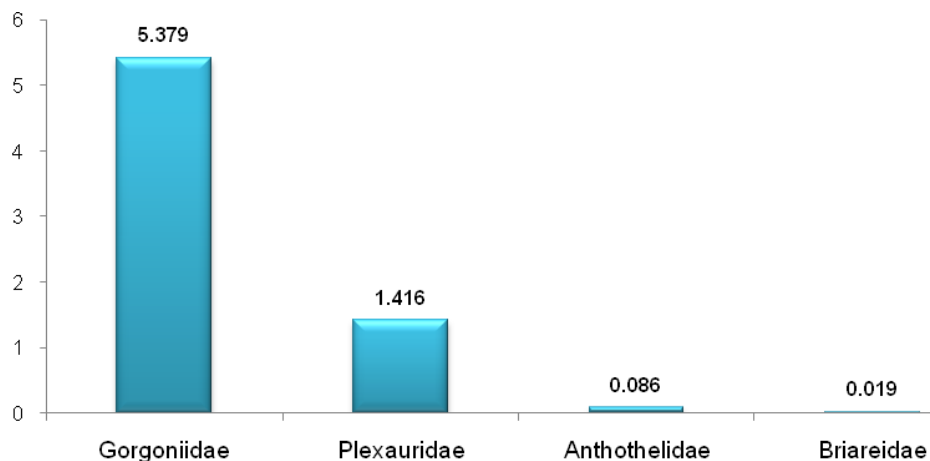


Figura 19. Representación porcentual de las familias de octacorales en 2008.

Las esponjas se encontraron distribuidas en 16 familias, 17 géneros y 29 especies, las familias Desmacellidae y Clionidae presentaron las mayores coberturas, en

donde *Neofibularia nolitangere* y *Cliona caribbaea* fueron las especies numéricamente dominantes (Figura 20). Este grupo exhibió la menor cobertura frente a hexacorales y octocorales con un 3.53%.

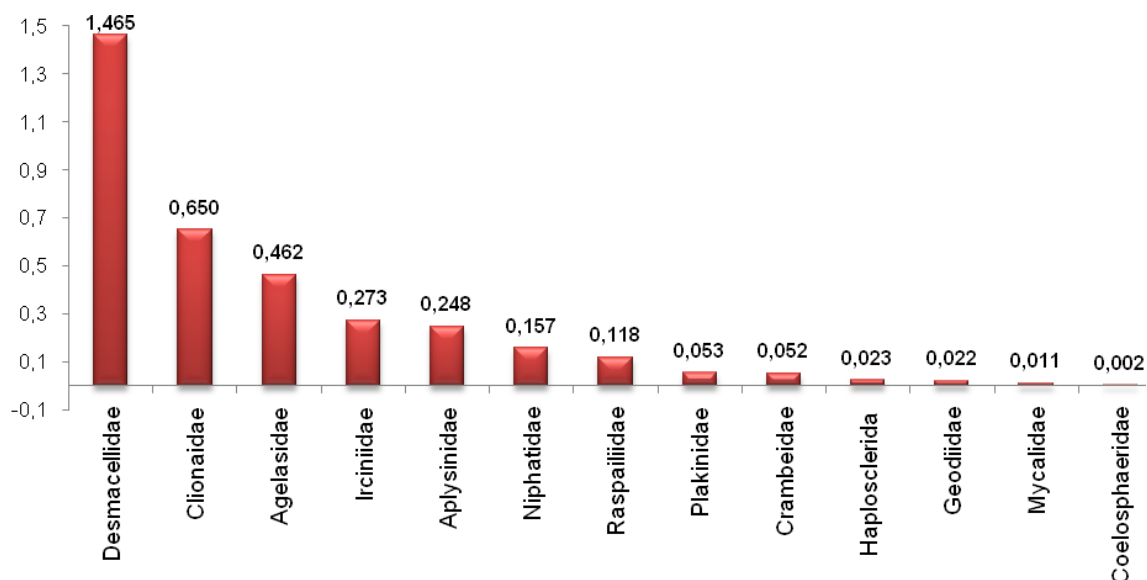


Figura 20. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en 2008.

Patrones estructurales

En el 2008 el índice de Shannon-Wiener para la comunidad macrobentónica en Mahahual fue de 4.311 bits/ind. con un promedio de 3.28+/-0.14 bits/ind. (para los nueve transectos de 2008); por otra parte la equidad de Pelou presentó un valor de 0.713 con una media de 0.68+/-0.02, en donde seis especies (*Pseudopterogorgia bipinnata*, *Agaricia agaricites*, *Montastraea franksi*, *Montastraea faveolata*, *Neofibularia nolitangere* y *Pseudopterogorgia americana*) contribuyeron con el 12.50% de la cobertura macrobentónica total (19.84%) (Figura 21).

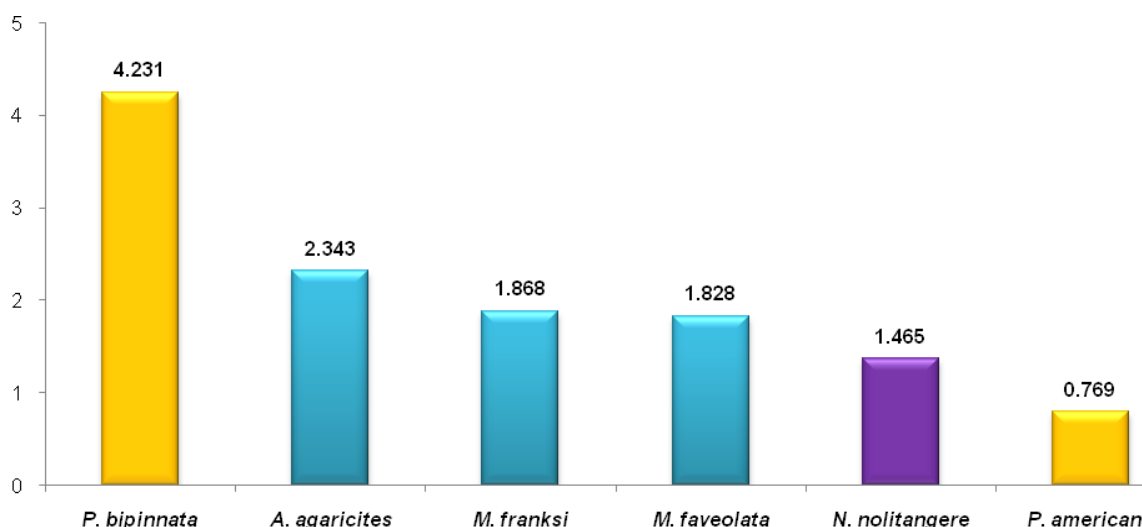


Figura 21. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (las barras de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, las de color azul son especies pertenecientes a hexacorales y las moradas a esponjas) en 2008.

Para el año 2008, las esponjas presentaron 29 especies y una diversidad de 3.27 bits/ind. Los hexacorales exhibieron la mayor equidad. De manera inversa los octocorales presentaron los mínimos valores en todos los índices evaluados (Tabla 4).

Tabla 4. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en Mahahual en 2008.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	23	3.143	0.694
Octocorales	14	2.167	0.569
Esponjas	29	3.275	0.674

7.2.1. Estrato somero 2008

Luego del paso del Huracán Dean, la parte somera del arrecife de Mahahual estuvo en gran medida representada por una alta cobertura de basamento (33.29%) y basamento con macroalgas (29.56%), con lo cual el sustrato no vivo presentó una cobertura total de 19.34 m², la cual representa el 80.60%.

Por otra parte la comunidad bentónica presentó un porcentaje de cobertura de 19.40% (4.65 m²) en donde los hexacorales fueron dominantes con una cobertura del 8.95% (Figura 22).

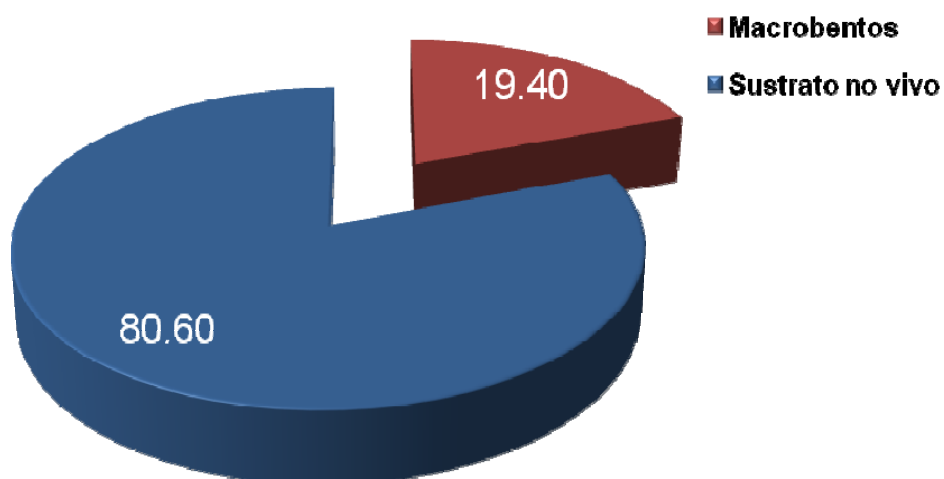


Figura 22. Composición de la comunidad en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).

Este grupo estuvo representado por ocho familias 13 géneros y 20 especies. De las ocho familias, Faviidae y Agaricidae se destacaron por presentar las coberturas más altas (Figura 23). *M. faveolata*, *A. agaricites* y *M. franksi* fueron las tres especies dominantes, quienes representan el 48% de la cobertura total del macrobentos (Anexo A.3).

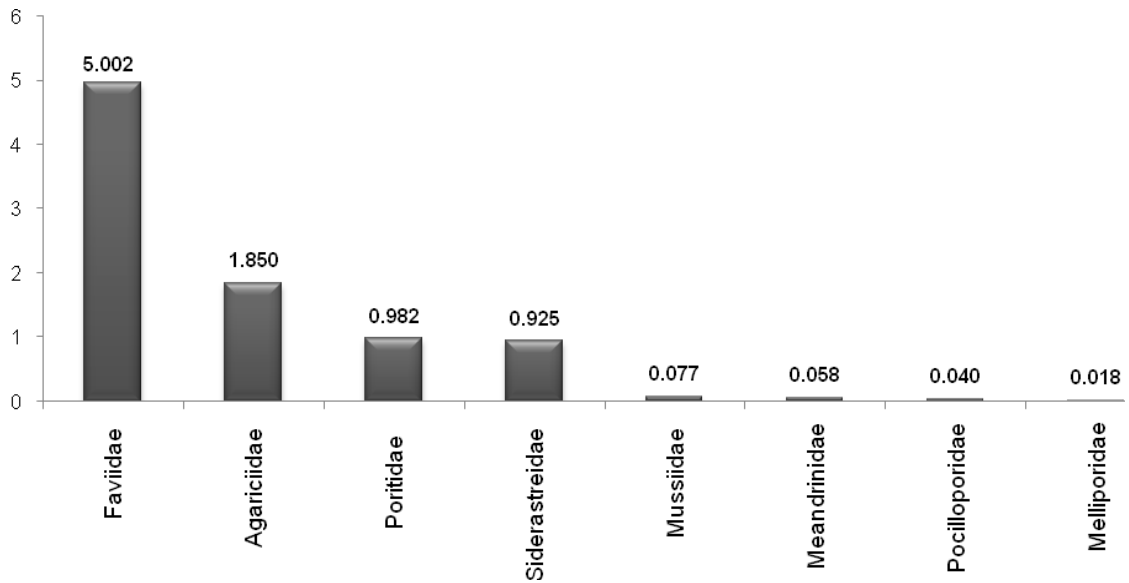


Figura 23. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).

Los octocorales presentaron un total de cuatro familias, seis géneros y 13 especies; siendo dominante la familia Gorgoniidae (Figura 24), dentro de la cual se hayan *P. bipinnata* y *P. americana*, destacándose *P. bipinnata* por ser la especie que exhibió el mayor porcentaje de cobertura en toda la comunidad del macrobentos.

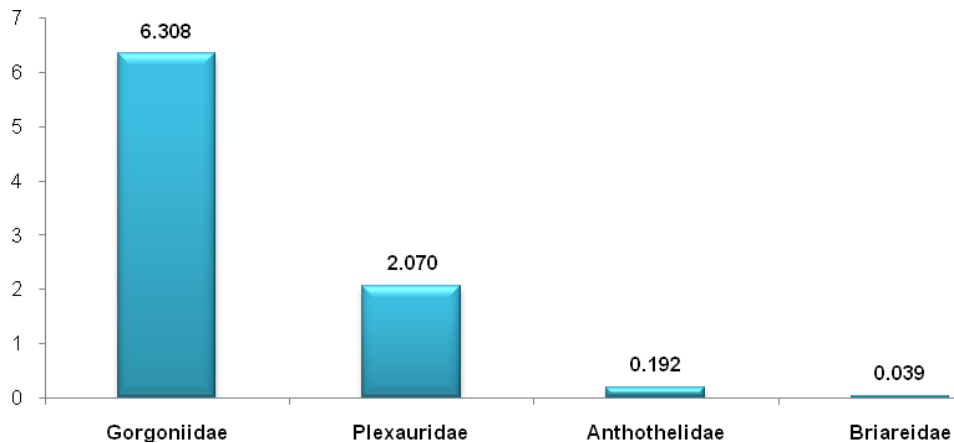


Figura 24. Representación porcentual de las familias del grupo de los octocorales en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).

Las esponjas presentaron una cobertura de 1.83% y se encontraron distribuidas en 11 familias, 12 géneros y 21 especies; destacándose por su alta cobertura las

familias Agelisiidae y Clionidae (Figura 25); en cuanto a las especies dominantes *Agelas dispar* y *Neofibularia nolitangere* presentaron las mayores coberturas, sin embargo no son dominantes para toda la comunidad macrobentónica.

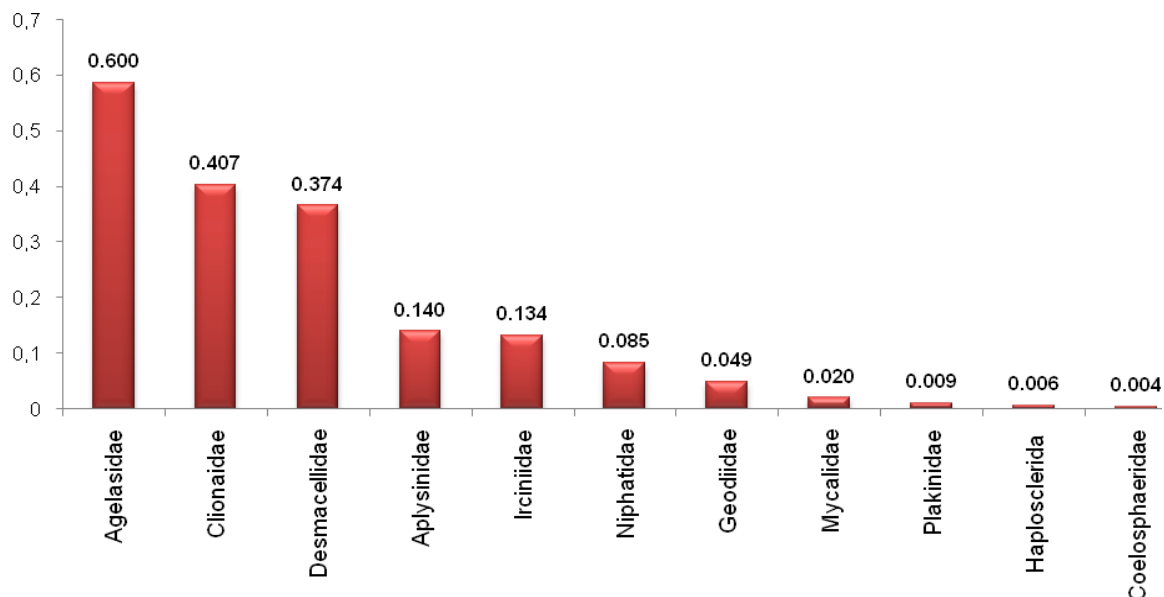


Figura 25. Representación porcentual de las familias del grupo de las esponjas en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).

Patrones estructurales

Para la parte somera del arrecife de Mahahual en 2008 se tiene una riqueza total de 54 especies y un valor promedio de 31 especies, presentándose una diversidad de 4.202 bits/ind y una media de 3.54+/-0.15 bits/ind. La equidad presentó un valor de 0.730, y la dominancia estuvo en gran parte determinada por especies tales como *P. bipinnata*, *M. faveolata*, *A. agaricites*, *M. franksi*, *P. americana* y *S. siderea* (Figura 26).

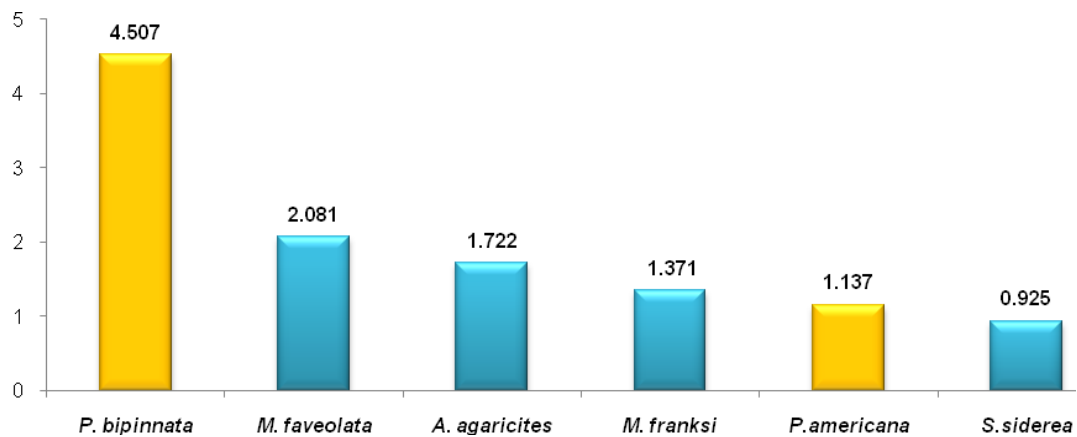


Figura 26. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (las barras de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, las de color azul son especies pertenecientes a hexacorales) en la parte somera del arrecife de Mahahual (2008).

En 2008 el macrobentos hallado en la parte somera del arrecife de Mahahual presentó una riqueza con valores que oscilaron entre 21 y 13 especies, siendo las esponjas las que se destacaron por su mayor número de especies. Los hexacorales se destacaron por presentaron la mayor diversidad y equidad, con un valor de 3.188 bits/ind., y 0.737 Los octocorales presentaron la menor riqueza, diversidad y equidad (Tabla 5).

Tabla 5. Indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2008.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	20	3.188	0.737
Octocorales	13	2.447	0.661
Esponjas	21	3.035	0.691

7.2.2. Estrato profundo 2008

El área muestreada en el estrato profundo del arrecife de Mahahual fue de 30 m², la cual estuvo representada en gran manera por el sustrato no vivo (79.81%), siendo

dominantes el basamento con macroalga con un porcentaje de cobertura de 35.74%, coral muerto con alga (17.14%) y basamento (10.16%). Arena fue el tipo de sustrato con menor porcentaje de cobertura (0.03%). La comunidad macrobentónica presentó un área de 6.05m², que constituye el 20.19% de la cobertura total (Figura 27). La distribución de las especies del macrobentos fue de la siguiente manera: 23 familias, 32 géneros y 54 especies.

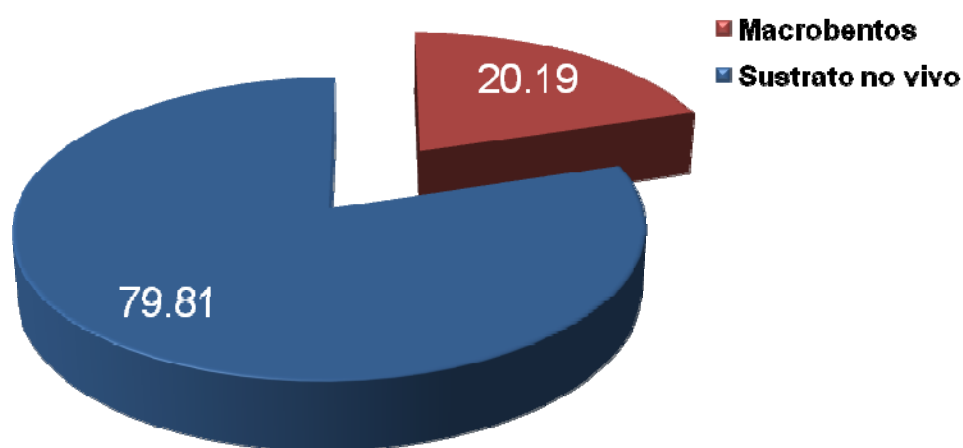


Figura 27. Composición de la comunidad en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).

El porcentaje de cobertura de los hexacorales fue de 9.76%, el cual corresponde al 48% de la cobertura total del macrobentos (20.19%) en donde se registraron ocho familias, 13 géneros y 18 especies siendo dominantes *A. agaricites* (2.84%) y *M. franksi* (2.26%). Así mismo las familias Faviidae y Agariciidae fueron dominantes (Figura 28).

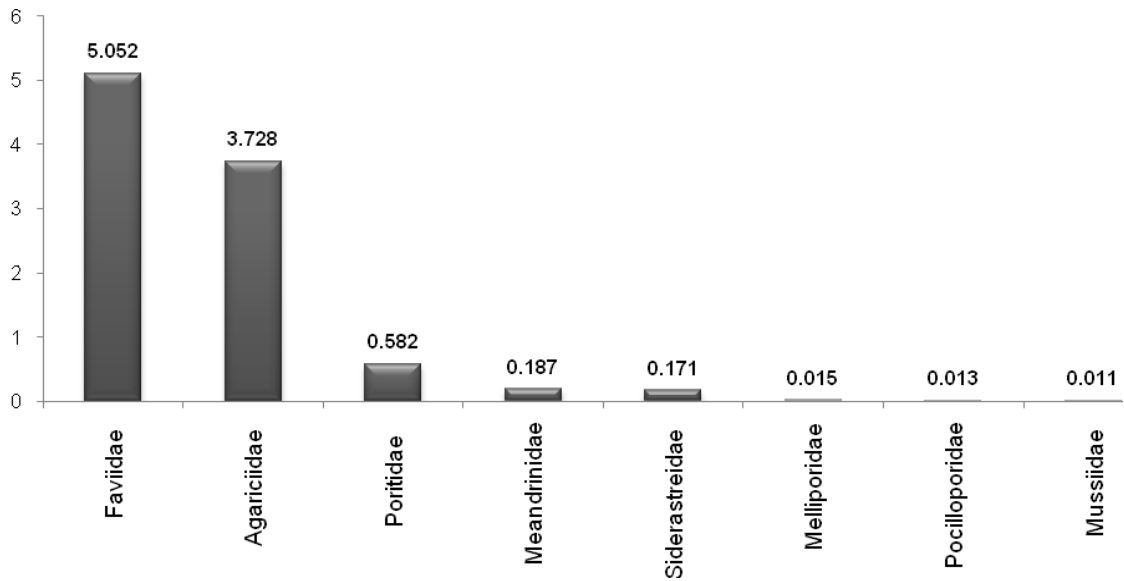


Figura 28. Representación porcentual de las familias de hexacorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).

Los octocorales presentaron una cobertura de 5.53%, distribuidos en tres familias, cinco géneros y 13 especies, *Pseudopterogorgia bipinnata* registró una cobertura de 4.00% siendo la especie con mayor cobertura en todo el macrobentos (Figura 29). La familia Gorgoniidae fue dominante, en donde se encuentra la especie *P. bipinnata*.

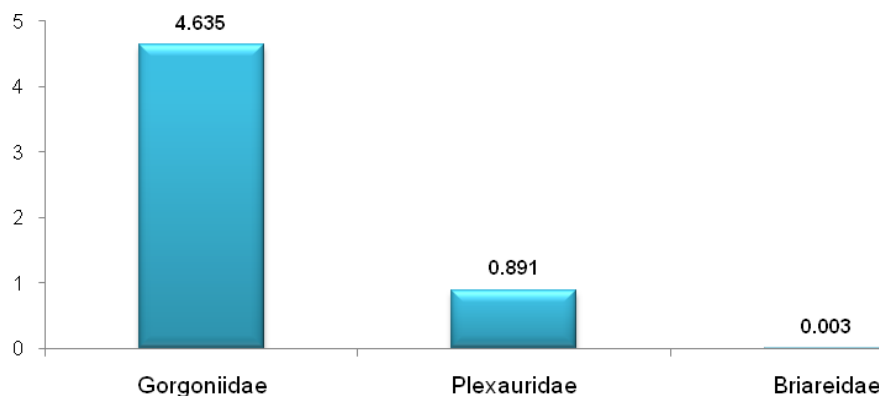


Figura 29. Representación porcentual de las familias de octocorales en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).

Las esponjas exhibieron una cobertura de 4.89% respecto al total, en donde 11 familias fueron registradas, así como 14 géneros y 23 especies y se caracterizaron por presentar el mayor número tanto de familias como de especies del macrobentos. Las familias Desmacelidae y Clionidae presentaron las mayores coberturas. La especie dominante fue *Neofibularia nolitangere* quien pertenece a la familia Desmacellidae (Figura 30).

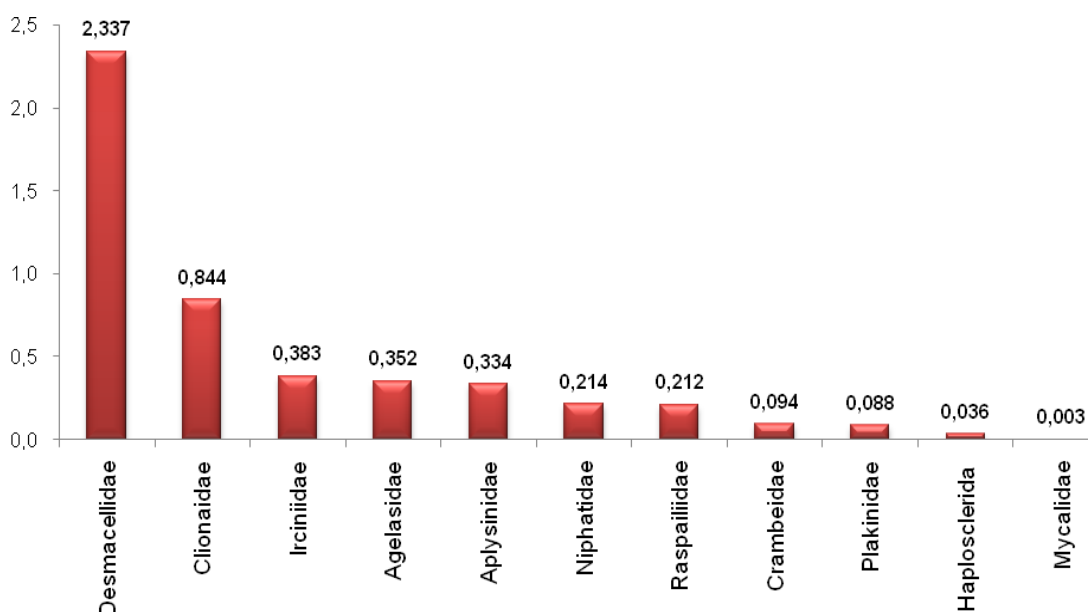


Figura 30. Representación porcentual de las familias de esponjas en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).

Patrones estructurales

En cuanto a los índices ecológicos que determinan los patrones estructurales de la comunidad, se encontró un total de 54 especies; con una diversidad de 4.083 bit/ind. (y promedio de 3.07+/- 0.17 bit/ind encontrada en los cinco transectos analizados) mientras que la equidad presentó un valor de 0.709 con una media de 0.64+/-0.03. Entre tanto *P. bipinnata*, *A. agaricites*, *M. franksi* fueron las especies dominantes (Figura 31 y Anexo A.4).

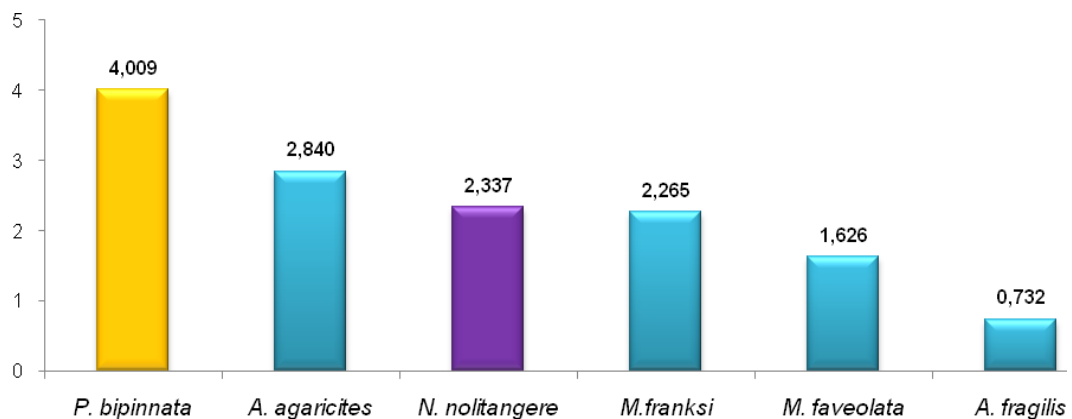


Figura 31. Especies dominantes de la comunidad macrobentónica (los recuadros de color amarillo corresponden a las especies de octocorales, los de color azul son especies pertenecientes a hexacorales y los morados a esponjas) en la parte profunda del arrecife de Mahahual (2008).

La comunidad macro bentónica en la parte profunda del arrecife en 2008 se caracterizó por una alta diversidad por parte de las esponjas (2.978 bits/ind.) y por presentar el mayor número de especies. Los hexacorales presentaron una riqueza de 18 y diversidad de 2.877 bits/ind. Los octocorales presentaron los valores más bajos en cuanto a los índices analizados respecto a los dos grupos macro bentónicos restantes (Tabla 6).

Tabla 6. Indicadores estructurales de la comunidad macro bentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2008.

MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
Hexacorales	18	2.877	0.689
Octocorales	13	1.663	0.449
Esponjas	23	2.978	0.658

7.3 COMPARACIONES ENTRE 2005 Y 2008

La composición y estructura (determinada a partir de índices ecológicos) de la comunidad macrobentónica en el arrecife en Mahahual difirió notablemente antes y después del paso del huracán Dean. Esto se hizo evidente no solo mediante la caracterización cualitativa del arrecife sino por medio de pruebas estadísticas. La riqueza en el año 2005 presentó un total de 69 especies, mientras que para 2008 el número de especies fue de 66. Así mismo la riqueza promedio en 2005 fue de 35 especies y en 2008 de 28 en donde el valor máximo fue encontrado en transectos de 2005 (43 especies) y el menor en transectos pertenecientes a 2008 (24 especies) (Tabla 7). Al comparar los nueve transectos de 2005 y los nueve transectos de 2008 se encontró diferencias significativas en la riqueza de especies con un valor p de 0.006.

Por otra parte se observó que entre años existió una pérdida de la diversidad. En 2005 la diversidad de Shannon presentó un valor de 4.493 bits/ind. y en 2008 descendió a 4.311 bits/ind. En 2005 este índice presentó una media de 3.94 +/-0.05 bits/ind, y fue menor en 2008 con un valor de 3.28 +/-0.14 bits/ind, con un coeficiente de variación del 12.83% (Tabla 7). Con la prueba Wilcoxon Mann-Whitney se determinó que la diversidad presentó diferencias significativas con un p-valor de 0.0007.

Así mismo la equidad o uniformidad presentó diferencias significativas ($p=0.005$) entre el año 2005 y el año 2008, presentándose un valor medio en 2005 de 0.77 +/- 0.01 con un coeficiente de variación de 5.56%, siendo el valor máximo de 0.81. Para 2008 la media fue de 0.67 +/-0.02, con valores máximos y mínimos de 0.77 y 0.52 respectivamente (Tabla 7).

Tabla 7. Valor promedio, desviación estándar (D.E.), varianza, error estándar (E.E), coeficiente de variación (C.V.%), valores máximos y mínimos para los índices ecológicos en los transectos pertenecientes a 2005 y 2008.

INDICES	Años	Media	Varianza	D.E	E.E.	CV(%)	Min.	Max.
RIQUEZA	2005	35	18.50	4.30	1.43	12.29	30	43
	2008	29	10.86	3.29	1.09	11.41	24	34
DIVERSIDAD	2005	3.94	0.02	0.15	0.05	4.06	3.60	4.14
	2008	3.28	0.17	0.42	0.14	12.83	2.57	3.86
EQUIDAD	2005	0.77	0.002	0.04	0.01	5.56	0.66	0.81
	2008	0.67	0.006	0.07	0.02	11.64	0.52	0.77

En cuanto a los índices ecológicos para cada uno de los grupos del macrobentos, se observó una reducción en la mayoría de éstos en 2008 respecto a lo encontrado en 2005. Este descenso se evidenció en el grupo de los hexacorales (quienes presentaron once especies menos en 2008) y en los octocorales quienes reportaron cuatro especies menos en 2008. Entre tanto en 2008 se presentaron cinco especies coralinas no halladas en 2005 y tres especies de octocorales exclusivas de 2008. Así mismo los hexacorales y octocorales redujeron su diversidad y uniformidad en 2008. Las esponjas aumentaron el número de especies en 2008, ya que en 2005 este grupo macrobentónico presentó un total de 25 especies y en 2008 un total de 29 especies, sin embargo la equidad en las esponjas se redujo en 2008. Los octocorales presentaron los valores más bajos en todos los índices para los dos años evaluados (Tabla 8).

Tabla 8. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en 2005 y 2008.

	MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
2005	Hexacorales	29	3.601	0.741
	Octocorales	15	2.489	0.637
	Esponjas	25	2.355	0.722
2008	Hexacorales	23	3.143	0.694
	Octocorales	14	2.167	0.569
	Esponjas	29	3.275	0.674

En lo que respecta a la cobertura del macrobentos, se tiene que en 2005 la comunidad presentó una cobertura total de 18.64m² (34.53%) y luego del paso del huracán Dean (2008) fue de 10.71m² (19.84%), es decir que la reducción de la cobertura del macrobentos fue del 42.53%.

Entre los grupos funcionales, los octocorales y hexacorales, presentaron la mayor afectación ya que redujeron su cobertura en un 44.2% y 50.7% en 2008, sin embargo esto no sucedió para las esponjas quienes en 2008 aumentaron la cobertura en un 16.2% (Tabla 9).

Tabla 9. Área total (m²) y porcentaje de cobertura y del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas).

AÑOS	2005		2008	
	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)	%cobertura
Macrobentos total	18.64	34.52	10.71	19.84
Hexacorales	10.32	19.11	5.08	9.40
Octocorales	6.68	12.37	3.73	6.90
Esponjas	1.64	3.04	1.91	3.54

En general se puede observar que tanto para 2005 y 2008 las especies *Agaricia agaricites* (2005), *Montastraea faveolata* (2005) y *Pseudopterogorgia bipinnata* (tanto en 2005 como en 2008) presentaron los valores más altos de cobertura. No obstante, hay 23 especies exclusivas en 2005 como son *Acropora cervicornis*, *Eusmilia fastigiata*, *Istrochota birulata* y *Niphates erecta*, entre otras que no se presentan en 2008. Especies coralinas como *M. cavernosa*, *D. labyrinthiformis*, *M. annularis*, *L. cucullata*, *P. porites* y *M. meandrites* presentaron pérdidas en su cobertura mayores al 65% en 2008. El alcionario *P. americana* y las especies de los géneros *Gorgonia* como *G. ventalina* y *G. mariae* presentaron un descenso del 81%, 76% y del 32% en 2008. De igual manera en 2008 existen 20 especies que no se reportaron en 2005, como *Aplisina insularis*, *Aplisina lacunosa*, *Cliona laticavicola*, *Godia neptuni*, *Verungula rigida*, entre otras, las cuales, en su mayoría, son especies pertenecientes al grupo de las esponjas. Además de esto especies tales como *Ircinia felix*, *Aplisina fistularis*, *Aplisina cauliformis*, *Plakortis* spp y *Cliona tenuis*

incrementaron de manera significativa su cobertura en 2008 respecto al año 2005 (con incrementos de 1545%, 1207%, 206%, 102% y 56% respectivamente) (Tabla 10).

Tabla 10. Valores promedio de cobertura (m²) de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en 2005 y 2008.

HEXACORALES	2005	2008
<i>Montastraea faveolata</i>	0.2481± 0.0651	0.1097± 0.0725
<i>Agaricia agaricites</i>	0.1701± 0.0790	0.1405± 0.0684
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.1202± 0.0796	0.0301± 0.0322
<i>Montastraea franksi</i>	0.1009± 0.1062	0.1121± 0.2004
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.1065± 0.1018	0.0098± 0.0294
<i>Porites astreoides</i>	0.0813± 0.0657	0.0419± 0.0369
<i>Colpophyllia natans</i>	0.0723± 0.0653	0.0251± 0.0533
<i>Montastraea annularis</i>	0.0740± 0.0702	0.0010± 0.0029
<i>Meandrina meandrites</i>	0.0360± 0.0327	0.0066± 0.0097
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.0221± 0.0320	0.0027± 0.0081
<i>Siderastrea siderea</i>	0.0211± 0.0336	0.0304± 0.0381
<i>Porites porites</i>	0.0145± 0.0230	0.0037± 0.0068
<i>Millepora alcicornis</i>	0.0093± 0.0086	0.0010± 0.0012
<i>Madracis pharensis</i>	0.0074± 0.0074	0.0013± 0.0024
<i>Agaricia humilis</i>	0.0074± 0.0138	0.0056± 0.0090
<i>Diploria strigosa</i>	0.0048± 0.0095	0.0117± 0.0178
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.0035± 0.0073	0.0018± 0.0029
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.0028± 0.0056	0.0012± 0.0024
<i>Acropora cervicornis</i>	0.0061± 0.0133	0
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.0104± 0.0153	0
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.0039± 0.0114	0
<i>Manicina areolata</i>	0.0017± 0.0050	0
<i>Millepora squarrosa</i>	0.0128± 0.0231	0
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.0010± 0.0030	0
<i>Porites divaricata</i>	0.0055± 0.0075	0
<i>Porites branneri</i>	0.0008± 0.0016	0
<i>Millepora complanata</i>	0.0008± 0.0022	0
<i>Madracis senaria</i>	0.0006± 0.0019	0
<i>Madracis formosa</i>	0.0004± 0.0011	0
<i>Madracis decactis</i>	0	0.0002± 0.0006
<i>Favia fragum</i>	0	0.0004± 0.0011
<i>Isophyllastrea rigida</i>	0	0.0006± 0.0019
<i>Solenastrea bournoni</i>	0	0.0020± 0.0060
<i>Agaricia fragilis</i>	0	0.0246± 0.0685
OCTOCORALES		
<i>Pseudopterogorgia bipinnata</i>	0.2718± 0.3106	0.2538± 0.1326
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	0.2433± 0.3085	0.0462± 0.0886
<i>Gorgonia ventalina</i>	0.0855± 0.0560	0.0201± 0.0246
<i>Eunicea laciniata</i>	0.0289± 0.0157	0.0064± 0.0090
<i>Plexaura homomalla</i>	0.0256± 0.0344	0.0192± 0.0220
<i>Pseudoplexaura flagellosa</i>	0.0160± 0.0264	0
<i>Eunicea succinea</i>	0.0151± 0.0148	0.0062± 0.0103
<i>Briareum asbestinum</i>	0.0134± 0.0066	0.0012± 0.0024
<i>Plexaura flexuosa</i>	0.0101± 0.0196	0.0103± 0.0175
<i>Eunicea tourneforti</i>	0.0100± 0.0145	0.0004± 0.0013

OCTOCORALES

<i>Eunicea sp</i>	0.0093± 0.0179	0
<i>Eunicea calyculata</i>	0.0058± 0.0087	0
<i>Gorgonia mariae</i>	0.0038± 0.0055	0.0025± 0.0029
<i>Pseudoplexaura crucis</i>	0.0022± 0.0033	0
<i>Eunicea palmeri</i>	0.0015± 0.0046	0.0092± 0.0132
<i>Eunicea pallida</i>	0	0.0117± 0.0129
<i>Erythropodium caribaeorum</i>	0	0.0051± 0.0154
<i>Plexaurella nutans</i>	0	0.0214± 0.0250

ESPONJAS

<i>Cliona caribbaea</i>	0.0622± 0.0538	0.0289± 0.0317
<i>Niphates digitalis</i>	0.0181± 0.0351	0.0056± 0.0080
<i>Cliona delitrix</i>	0.0190± 0.0220	0
<i>Agelas conifera</i>	0.0186± 0.0459	0.0034± 0.0101
<i>Cliona varians</i>	0.0152± 0.0234	0.0057± 0.0113
<i>Amphimedon compressa</i>	0.0067± 0.0118	0.0038± 0.0078
<i>Ircinia strobilina</i>	0.0062± 0.0090	0.0123± 0.0129
<i>Iotrochota birotulata</i>	0.0049± 0.0098	0
<i>Ectyoplasia ferox</i>	0.0064± 0.0163	0.0071± 0.0156
<i>Mycale laevis</i>	0.0031± 0.0028	0.0006± 0.0011
<i>Aiolochoxia crassa</i>	0.0039± 0.0090	0.0073± 0.0110
<i>Verongula gigantea</i>	0.0026± 0.0078	0
<i>Monanchora arbuscula</i>	0.0037± 0.0094	0.0031± 0.0078
<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	0.0021± 0.0033	0.0014± 0.0017
<i>Aplysina fulva</i>	0.0024± 0.0036	0.0002± 0.0006
<i>Plakortis spp</i>	0.0016± 0.0026	0.0032± 0.0087
<i>Aplysina cauliformis</i>	0.0009± 0.0020	0.0027± 0.0030
<i>Cliona tenuis</i>	0.0006± 0.0009	0.0009± 0.0020
<i>Aplysina fistularis</i>	0.0002± 0.0007	0.0029± 0.0073
<i>Ircinia felix</i>	0.0002± 0.0007	0.0040± 0.0065
<i>Ircinia sp</i>	0.0027± 0.0059	0
<i>Callyspongia vaginalis</i>	0.0007± 0.0021	0
<i>Callyspongia plicifera</i>	0.0002± 0.0006	0
<i>Niphates erecta</i>	0.0002± 0.0006	0
<i>Verongula reiswigi</i>	0.0001± 0.0003	0
<i>Cliona laticavicola</i>	0	0.0034± 0.0101
<i>Agelas dispar</i>	0	0.0154± 0.0463
<i>Agelas tubulata</i>	0	0.0048± 0.0143
<i>Agelas clathrodes</i>	0	0.0037± 0.0075
<i>Agelas citrina</i>	0	0.0005± 0.0015
<i>Aplysina lacunosa</i>	0	0.0007± 0.0022
<i>Aplysina insularis</i>	0	0.0005± 0.0015
<i>Aplysina archeri</i>	0	0.0005± 0.0011
<i>Neofibularia nolitangere</i>	0	0.0878± 0.2244
<i>Geodia neptuni</i>	0	0.0013± 0.0040
<i>Lissodendoryx colombiensis</i>	0	0.0001± 0.0003
<i>Verongula rigida</i>	0	0.0001± 0.0002

Respecto a las especies dominantes de 2005, *Pseudopterogorgia bipinnata* fue la especie con mayor porcentaje de cobertura, seguido de *M. faveolata*, *P. americana* y *A. agaricites*. Para 2008 se observa nuevamente a *Pseudopterogorgia bipinnata* como la especie dominante y posteriormente a *A. agaricites* y *M. franksi* (Tabla 11).

Pseudopterogorgia bipinnata, fue la especie dominante durante los dos años de estudio pero no presentó diferencias significativas en su cobertura (con valor de $p=0.15$) aunque cabe resaltar que la mayor cobertura registrada por esta especie fue en 2005 con un porcentaje de 4.529%.

Tabla 11. Comparación de las especies dominantes de la comunidad macrobentónica en el año 2005 y 2008.

ESPECIES DOMINANTES			
2005		2008	
<i>P. bipinnata</i>	4.529	<i>P. bipinnata</i>	4.231
<i>M.faveolata</i>	4.136	<i>M.faveolata</i>	1.828
<i>P.americana</i>	4.056	<i>P.americana</i>	0.769
<i>A.agaricites</i>	2.835	<i>A.agaricites</i>	2.343
<i>M.cavernosa</i>	2.003	<i>M. franksi</i>	1.868
<i>D. labyrinthiformis</i>	1.775	<i>N.nolitangere</i>	1.465

Dado que la cobertura macro bentónica se redujo en 2008, el sustrato no vivo vino a ocupar esta área, por lo que se observó que en 2008 el sustrato no vivo presentó un aumento del 22%. Basamento y coral muerto reciente fueron los componentes que contribuyeron con este aumento (966% y 408% respectivamente) (Tabla 12).

Tabla 12. Comparación de la cobertura del sustrato no vivo en 2005 y 2008.

AÑOS	2005		2008	
	%cobertura	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)
Sustrato no vivo total	65.48	35.36	80.16	43.29
Arena	1.68	0.91	1.48	0.80
Basamento	1.86	1.01	19.89	10.74
Basamento con alga coralina	1.99	1.08	1.06	0.57
Basamento con macroalga	44.49	24.03	36.72	19.83
Coral muerto con algas	12.94	6.99	13.40	7.24
Coral muerto reciente	1.24	0.67	6.30	3.40
Escombros	1.28	0.69	1.31	0.71

Mediante el análisis de agrupamiento de Bray-Curtis, se observó que con un 50% de similaridad se formaron seis grupos (esto con base a la cobertura de los 18 transectos analizados). El primer y segundo grupo están integrados por transectos individuales pertenecientes al estrato profundo en 2008, en cuanto al tercer grupo existe una unificación de cinco estaciones pertenecientes al año 2008 (tanto del estrato somero como profundo), el cuarto grupo está integrado por un transecto perteneciente a 2005, mientras que en el grupo cinco se ubican dos transectos pertenecientes al año 2008; finalmente el grupo seis se caracterizó por presentar la mayoría de transectos de 2005 (siete de los nueve transectos analizados en 2005) (Figura 32).

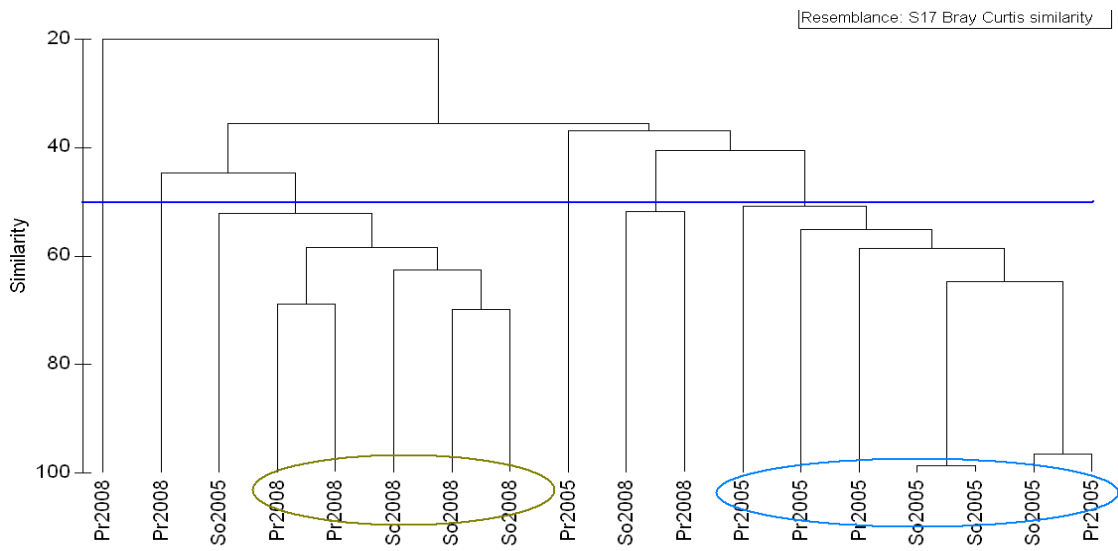


Figura 32. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en 2005 y 2008.

7.4 COMPARACIÓN POR ESTRATOS

7.4.1 Estrato somero

En la parte somera del arrecife se observó que el macrobentos disminuyó su cobertura en un 47.6% en 2008 respecto a 2005, siendo los hexacorales y octocorales los grupos funcionales que presentaron la mayor reducción en su cobertura (53% y 45%) y finalmente las esponjas con una reducción del 17% (Tabla 13).

Tabla 13. Área total (m²) y porcentaje de cobertura y del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas) en el estrato somero del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

AÑOS	2005		2008	
	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)	%cobertura
Macrobentos total	11.13	37.09	4.65	19.40
Hexacorales	5.76	19.19	2.15	8.96
Octocorales	4.70	15.67	2.07	8.61
Esponjas	0.67	2.22	0.44	1.83

A pesar que los hexacorales en 2008 (en la zona somera del arrecife) presentaron pérdida en su cobertura fue este grupo quien presentó la mayoría de especies dominantes tanto en 2005 como en 2008.

En 2005 se destacaron como muy abundantes los octocorales *P. bipinnata* y *P. americana* así como los hexacorales *M. faveolata*, *A. agaricites* y *M. franksi*.

P. bipinnata, fue la especie dominante en la zona somera del arrecife tanto en 2005 como en 2008 con coberturas superiores al 4%. Al igual los hexacorales *M. faveolata*, *A. agaricites*, *M. franksi* y *S. siderea* se destacaron por ser componentes del macrobentos frecuentes y abundantes en la zona somera del arrecife de Mahahual en 2008 (Tabla 14).

Tabla 14. Comparación de especies dominantes en la parte somera del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

ESPECIES DOMINANTES			
2005		2008	
<i>P. bipinnata</i>	5.896	<i>P. bipinnata</i>	4.508
<i>M.faveolata</i>	4.269	<i>M.faveolata</i>	2.082
<i>P.americana</i>	5.392	<i>P.americana</i>	1.138
<i>A.agaricites</i>	2.296	<i>A.agaricites</i>	1.722
<i>M.franksi</i>	1.775	<i>M. franksi</i>	1.371
<i>M.cavernosa</i>	2.196	<i>S.siderea</i>	0.926

Otras especies como *D. labyrinthiformis*, *P. astreoides*, *C. natans* y *M. meandrites* fueron dominantes en 2005, sin embargo éstas especies redujeron su cobertura en 2008, mientras que el hexacoral *S. siderea* aumentó su cobertura en 2008 en un 542%. Especies coralinas como *Leptoseris cucullata*, *Montastraea annularis*, *Millepora squarrosa* y *Acropora cervicornis* solo estuvieron presentes en los transectos de la zona somera del arrecife en 2005.

Así mismo los octocorales fueron abundantes en el año 2005, pero redujeron su cobertura en 2008. Gran parte de las especies pertenecientes al género *Eunicea* solo estuvieron presentes en la parte somera del arrecife en 2005, estando completamente ausentes en 2008.

Cliona caribbaea fue una esponja dominante para en los dos años de estudio. Entre tanto especies como *Cliona delitrix*, *Amphimedon compressa*, *Agelas conifera*, *Iotrochota birotulata*, entre otras estuvieron presentes solo en 2005. *Agelas dispar*, *Neofibularia nolintangere* y *Geodia neptuni* fueron especies de gran abundancia dentro del grupo de las esponjas en 2008, pero no se presentaron en 2005 (Tabla 15).

Tabla 15. Valores promedio de cobertura de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en 2005 y 2008 en el estrato somero en 2005 y 2008.

HEXACORALES	2005	2008
<i>Montastraea faveolata</i>	0.2561± 0.0777	0.1249± 0.0674
<i>Agaricia agaricites</i>	0.1377± 0.0802	0.1033± 0.0535
<i>Montastraea franksi</i>	0.1394± 0.1004	0.0823± 0.1396
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.1317± 0.0977	0.0314± 0.0269
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.0936± 0.1211	0.0220± 0.0441
<i>Porites astreoides</i>	0.0691± 0.0760	0.0511± 0.0511
<i>Colpophyllia natans</i>	0.0672± 0.0690	0.0159± 0.0172
<i>Meandrina meandrites</i>	0.0332± 0.0404	0.0009± 0.0017
<i>Millepora alcicornis</i>	0.0123± 0.0095	0.0011± 0.0014
<i>Diploria strigosa</i>	0.0086± 0.0119	0.0193± 0.0223
<i>Siderastrea siderea</i>	0.0086± 0.0110	0.0555± 0.0456
<i>Madracis pharensis</i>	0.0060± 0.0063	0.0020± 0.0032
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.0058± 0.0095	0.0032± 0.0038
<i>Agaricia humilis</i>	0.0048± 0.0051	0.0070± 0.0086
<i>Porites porites</i>	0.0055± 0.0067	0.0078± 0.0090
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.0282± 0.0376	0
<i>Montastraea annularis</i>	0.0901± 0.0475	0
<i>Millepora squarrosa</i>	0.0175± 0.0294	0
<i>Acropora cervicornis</i>	0.0106 ± 0.0172	0
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.0006± 0.0015	0
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.0069± 0.0153	0
<i>Madracis formosa</i>	0.0006± 0.0015	0
<i>Madracis senaria</i>	0.0011± 0.0025	0
<i>Manicina areolata</i>	0.0030± 0.0068	0
<i>Millepora complanata</i>	0.0014± 0.0029	0
<i>Porites divaricata</i>	0.0099± 0.0076	0
<i>Solenastrea bournoni</i>	0	0.0045± 0.0089
<i>Isophyllastrea rigida</i>	0	0.0014± 0.0029
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0	0.0026± 0.0031
<i>Agaricia fragilis</i>	0	0.0006± 0.0008
<i>Madracis decactis</i>	0	0.0004± 0.0008
OCTOCORALES		
<i>Pseudopterogorgia bipinnata</i>	0.3537± 0.4171	0.2705± 0.0866
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	0.3235± 0.3902	0.0683± 0.1290
<i>Gorgonia ventalina</i>	0.0670± 0.0459	0.0384± 0.0280
<i>Plexaura homomalla</i>	0.0420± 0.0391	0.0307± 0.0254
<i>Eunicea laciniata</i>	0.0334± 0.0158	0.0139± 0.0088
<i>Plexaura flexuosa</i>	0.0181± 0.0241	0.0143± 0.0210
<i>Eunicea succinea</i>	0.0178± 0.0167	0.0089± 0.0123
<i>Gorgonia mariae</i>	0.0056± 0.0067	0.0013± 0.0015

OCTOCORALES

<i>Briareum asbestinum</i>	0.0109± 0.0074	0.0023± 0.0035
<i>Eunicea palmeri</i>	0.0027± 0.0062	0.0097± 0.0078
<i>Pseudoplexaura flagellosa</i>	0.0261± 0.0327	0
<i>Eunicea tourneforti</i>	0.0164± 0.0170	0
<i>Eunicea sp</i>	0.0107± 0.0240	0
<i>Eunicea calyculata</i>	0.0091± 0.0107	0
<i>Pseudoplexaura crucis</i>	0.0025± 0.0035	0
<i>Plexaurella nutans</i>	0	0.0374± 0.0235
<i>Erythropodium caribaeorum</i>	0	0.0115± 0.0231
<i>Eunicea pallida</i>	0	0.0094± 0.0078

ESPONJAS

<i>Cliona caribbaea</i>	0.0358± 0.0447	0.0188± 0.0176
<i>Niphates digitalis</i>	0.0255± 0.0476	0.0051± 0.0102
<i>Cliona varians</i>	0.0121± 0.0229	0.0056± 0.0106
<i>Ircinia strobilina</i>	0.0068± 0.0097	0.0054± 0.0091
<i>Mycale laevis</i>	0.0043± 0.0033	0.0012± 0.0016
<i>Aplysina fulva</i>	0.0031± 0.0042	0.0005± 0.0010
<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	0.0028± 0.0044	0.0004± 0.0005
<i>Plakortis spp</i>	0.0024± 0.0033	0.0006± 0.0012
<i>Aplysina cauliformis</i>	0.0004± 0.0009	0.0028± 0.0029
<i>Aplysina fistularis</i>	0.0004± 0.0009	0.0002± 0.0004
<i>Aiolochoira crassa</i>	0.0006± 0.0004	0.0029± 0.0047
<i>Cliona tenuis</i>	0.0008± 0.0011	0.0001± 0.0002
<i>Cliona delitrix</i>	0.0097± 0.0217	0
<i>Amphimedon compressa</i>	0.0075± 0.0161	0
<i>Agelas conifera</i>	0.0058± 0.0131	0
<i>Verongula gigantea</i>	0.0046± 0.0105	0
<i>Iotrochota birotulata</i>	0.0048± 0.0107	0
<i>Ectyoplasia ferox</i>	0.0015± 0.0031	0
<i>Ircinia sp</i>	0.0014± 0.0031	0
<i>Callyspongia vaginalis</i>	0.0012± 0.0028	0
<i>Monanchora arbuscula</i>	0.0009± 0.0021	0
<i>Niphates erecta</i>	0.0003± 0.0007	0
<i>Callyspongia plicifera</i>	0.0004± 0.0009	0
<i>Verongula reisiwigi</i>	0.0002± 0.0004	0
<i>Agelas dispar</i>	0	0.0348± 0.0695
<i>Neofibularia nolitangere</i>	0	0.0225± 0.0450
<i>Agelas clathrodes</i>	0	0.0001± 0.0003
<i>Geodia neptuni</i>	0	0.0030± 0.0060
<i>Ircinia felix</i>	0	0.0027± 0.0028
<i>Agelas citrina</i>	0	0.0011± 0.0023
<i>Aplysina insularis</i>	0	0.0011± 0.0022
<i>Aplysina archeri</i>	0	0.0009± 0.0017
<i>Lissodendoryx colombiensis</i>	0	0.0003± 0.0005

Para establecer diferencias en la estructura de la comunidad arrecifal se compararon cada uno de los índices ecológicos, evidenciándose que la riqueza presentó diferencias significativas entre los transectos de 2005 y los de 2008 ($p= 0.006$). La riqueza promedio en 2005 fue de 37 ± 1.72 , siendo menor en 2008 con una media de 31 ± 1.19 . El coeficiente de variación en 2005 fue de 10.23% y de 7.55% en 2008. A su vez el valor máximo encontrado en la riqueza fue hallado en 2005 con un total de 43 especies (Tabla 16).

La diversidad al igual que la riqueza presentó diferencias significativas ($p<0.05$), en donde el valor promedio como los máximos valores de este índice se encontraron en transectos pertenecientes a 2005. Por otra parte el valor más bajo de este índice fue de 3.19bit/ind. en transectos de 2008 (Tabla 16).

La equidad promedio en 2005 fue mayor que en 2008 (0.75 ± 0.02 y 0.71 ± 0.03 en 2005 y 2008 respectivamente) (Tabla 16). Este índice no presentó diferencias significativas en la parte somera del arrecife de Mahahual con un p-valor de 0.27.

Tabla 16. Valor promedio, desviación estándar (D.E.), varianza, error estándar (E.E), coeficiente de variación (C.V.%), valores máximos y mínimos para los índices ecológicos en los transectos pertenecientes a la zona somera del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

INDICES	Años	Media	Varianza	D.E	E.E.	CV(%)	Min.	Max.
RIQUEZA	2005	37	14.80	3.84	1.72	10.23	33	43
	2008	31	5.60	2.38	1.19	7.55	29	34
DIVERSIDAD	2005	3.93	0.04	0.20	0.09	5.19	3.60	4.14
	2008	3.54	0.10	0.31	0.15	8.92	3.19	3.87
EQUIDAD	2005	0.75	0.002	0.05	0.02	6.79	0.66	0.78
	2008	0.71	0.003	0.06	0.033	8.71	0.65	0.77

Respecto a los cambios estructurales presentados por los grupos funcionales del macrobentos, los octocorales presentaron poca variación entre los años 2005 y 2008, incrementando su equidad en 2008. La riqueza disminuyó después del paso del huracán Dean en todos los grupos macro bentónicos, así como la diversidad. La equidad decayó en 2008 en las esponjas y los hexacorales (Tabla 17).

Tabla 17. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macro bentónica en el estrato somero del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.

	MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
2005	Hexacorales	26	3.564	0.758
	Octocorales	15	2.474	0.633
	Esponjas	24	3.496	0.762
2008	Hexacorales	20	3.188	0.737
	Octocorales	13	2.447	0.661
	Esponjas	21	3.035	0.691

Mediante el análisis de dendrograma de Bray-Curtis se observó que con un 50% de similaridad existen tres grupos; un primer grupo en donde se ubican de manera muy cercana tres de los cuatro transectos de 2008; el segundo grupo está caracterizado por cuatro de los cinco transectos pertenecientes al año 2005 y en el tercer pertenece a un transecto de 2005 (Figura 33).

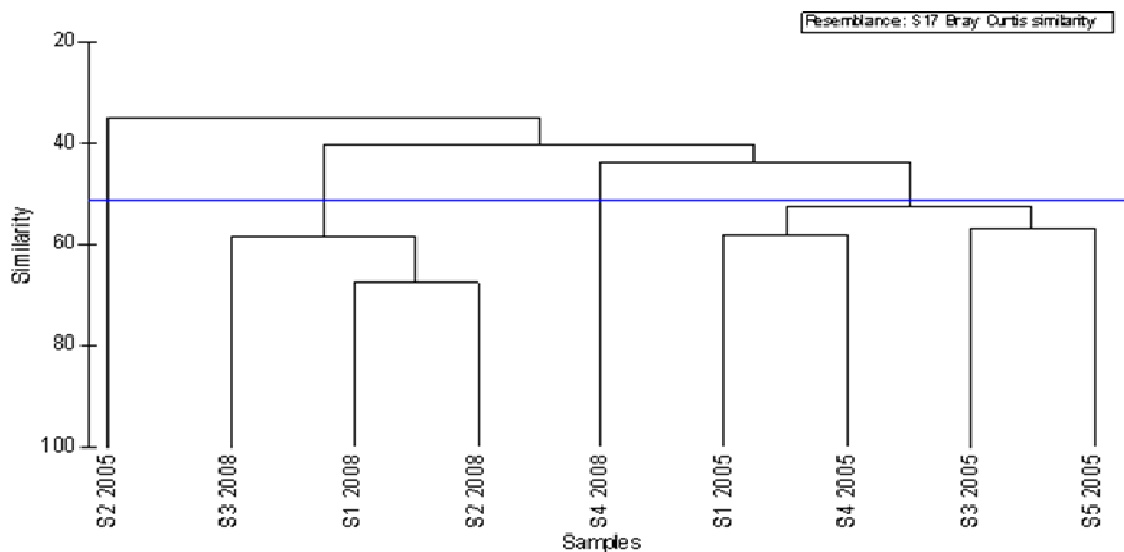


Figura 33. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en la parte somera del arrecife de Mahahual para los años 2005 y 2008.

La parte somera del arrecife Mahahual se caracterizó por presentar un incremento en la cobertura del sustrato no vivo en 2008 (28% más que en 2005 en términos de

cobertura), en donde el tipo de sustrato basamento aumentó su cobertura de manera considerable luego del evento del huracán así como el coral muerto reciente y la arena (4517%, 570% y 124% respectivamente). Los tres tipos de sustrato que incluían algas redujeron su cobertura en 2008 respecto a la cobertura obtenida en 2005. Basamento con alga coralina redujo su cobertura en un 82%, basamento con macroalga en un 33.21%, y coral muerto con algas un 33.09% (Tabla 18).

Tabla 18. Comparación de la cobertura del sustrato no vivo en el estrato somero del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

AÑOS	2005		2008	
	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)	%cobertura
Sustrato no vivo total	18.87	62.91	19.34	80.60
Arena	0.44	1.471	0.79	3.30
Basamento	0.22	0.721	7.99	33.29
Basamento con alga coralina	0.31	1.041	0.04	0.19
Basamento con macroalga	13.28	44.27	7.10	29.56
Coral muerto con algas	3.92	13.05	2.10	8.73
Coral muerto reciente	0.15	0.51	0.81	3.39
Escombros	0.56	1.85	0.51	2.13

7.4.2 Estrato profundo

En el estrato profundo se encontró que la cobertura del macrobentos se redujo en un 35.5% en 2008, siendo los hexacorales y octocorales quienes presentaron reducción de su cobertura luego del paso del huracán Dean (2008). Esta reducción fue del 48% y 32% respectivamente; por otra parte las esponjas aumentaron su cobertura en 2008 respecto a 2005, con un incremento del 20% (Tabla 19).

Tabla 19. Area total (m²) y porcentaje de cobertura del macrobentos y de los tres grupos funcionales (hexacorales, octocorales y esponjas) en el estrato profundo del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

AÑOS	2005		2008	
	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)	%cobertura
Macrobentos total	7.515	31.311	6.057	20.190
Hexacorales	4.560	18.999	2.929	9.763
Octocorales	1.979	8.248	1.659	5.531
Esponjas	0.976	4.065	1.469	4.896

M. faveolata, *A. agaricites*, *P. bipinnata* constituyeron las especies dominantes de la parte profunda del arrecife tanto para 2005 como para 2008, siendo *P. bipinnata* la especie macrobentónica que presentó un incremento en 2008 (18.1%) (Tabla 20).

Tabla 20. Comparación de especies dominantes en la parte profunda del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

ESPECIES DOMINANTES			
2005		2008	
<i>A. agaricites</i>	3.510	<i>A. agaricites</i>	2.840
<i>M. faveolata</i>	3.968	<i>M. faveolata</i>	1.626
<i>P. bipinnata</i>	2.821	<i>P. bipinnata</i>	4.009
<i>P. americana</i>	2.385	<i>N. nolitangere</i>	2.337
<i>D. labyrinthiformis</i>	2.042	<i>M. franksi</i>	2.265
<i>G. ventalina</i>	1.807	<i>A. fragilis</i>	0.732

M. faveolata, *A. agaricites*, *P. bipinnata*. *C. caribbaea* estuvieron presentes tanto en 2005 como en 2008 destacándose por presentar una alta cobertura.

D. labyrinthiformis, *A. tenuifolia*, *M. squarrosa*, *A. cervicornis* solo se presentaron en 2005 pero se encontraron ausentes en 2008. *E. fastigiata*, *S. intersepta* fueron especies coralinas con poca abundancia a lo largo del arrecife.

P. americana y *G. ventalina*, constituyeron especies octocoralinas dominantes en 2005 más no en 2008, *P. americana* quien es dominante en 2005 redujo su cobertura en un 80% en 2008 al igual que *E. lacinata* y *B. asbestinum* entre otras. Las especies del género *Pseudoplexaura* se observaron solo en 2005. *E. pallida*, *E. palmeri*, *P. nutans* y *P. flexuosa* solo se encontraron en 2008.

C. caribbaea fue la esponja dominante en 2005 y fue la tercera especie más abundante en 2008, aunque su cobertura descendió un 61% en este mismo año. *A. conifera*, *E. ferox*, *N. digitalis* *A. crassa* fueron especies igualmente abundantes en los dos años. *C. delitrix*, *I. birotulata*, *A. fulva* fueron encontradas solamente en 2005. Por otra parte *N. nolitangere* fue la especie dominante de 2008, siendo una especie exclusiva de la parte profunda del arrecife en 2008 ya que no se presentó en 2005, al igual que *A. tubulata*, *A. clathrodes*, *V. rigida* y *A. archeri* (Tabla 21).

Tabla 21. Valores promedio de cobertura (m²) de las especies macrobentónicas (+/- desviación estándar) en el estrato profundo en 2005 y 2008.

HEXACORALES	2005	2008
<i>Montastraea faveolata</i>	0.2381± 0.0550	0.0975± 0.0818
<i>Agaricia agaricites</i>	0.2106± 0.0644	0.1702± 0.0687
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.1225± 0.0866	0
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.1057± 0.0605	0.0290± 0.0391
<i>Porites astreoides</i>	0.0965± 0.0569	0.0344± 0.0247
<i>Colpophyllia natans</i>	0.0787± 0.0702	0.0325± 0.0728
<i>Montastraea annularis</i>	0.0538± 0.0956	0.0017± 0.0039
<i>Montastraea franksi</i>	0.0526± 0.1053	0.1358± 0.2531
<i>Meandrina meandrites</i>	0.0393± 0.0255	0.0112± 0.0112
<i>Siderastrea siderea</i>	0.0367± 0.0476	0.0103± 0.0144
<i>Porites porites</i>	0.0257± 0.0324	0 0.0007
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.0226± 0.0161	0
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.0145± 0.0266	0.0048± 0.0108
<i>Acropora cervicornis</i>	0.0004± 0.0009	0
<i>Agaricia humilis</i>	0.0106± 0.0212	0.0045± 0.0101
<i>Madracis pharensis</i>	0.0081± 0.0095	0.0008± 0.0018
<i>Millepora squarrosa</i>	0.0068± 0.0137	0
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.0063± 0.0073	0
<i>Millepora alcicornis</i>	0.0055± 0.0064	0.0009± 0.0012
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.0023± 0.0046	0 0.0000
<i>Porites branneri</i>	0.0018± 0.0021	0
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.0005± 0.0010	0.0006± 0.0016
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.0001± 0.0002	0
<i>Agaricia fragilis</i>	0	0.0439± 0.0913
<i>Diploria strigosa</i>	0	0.0056± 0.0126
<i>Favia fragum</i>	0	0.0006± 0.0014
OCTOCORALES		
<i>Pseudopterogorgia bipinnata</i>	0.1692± 0.0143	0.2405± 0.1704
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	0.1431± 0.1634	0.0284± 0.0486
<i>Gorgonia ventalina</i>	0.1084± 0.0656	0.0056± 0.0052
<i>Eunicea laciniata</i>	0.0233± 0.0160	0 0.0008
<i>Briareum asbestinum</i>	0.0166± 0.0042	0
<i>Eunicea succinea</i>	0.0117± 0.0135	0.0041± 0.0092
<i>Eunicea sp</i>	0.0076± 0.0088	0
<i>Plexaura homomalla</i>	0.0051± 0.0102	0.0100± 0.0156
<i>Pseudoplexaura flagellosa</i>	0.0033± 0.0065	0
<i>Eunicea tourneforti</i>	0.0019± 0.0039	0.0008± 0.0018
<i>Eunicea calyculata</i>	0.0016± 0.0032	0
<i>Pseudoplexaura crucis</i>	0.0016± 0.0033	0

OCTOCORALES

<i>Gorgonia mariae</i>	0.0014± 0.0027	0.0035± 0.0036
<i>Eunicea pallida</i>	0	0.0134± 0.0166
<i>Eunicea palmeri</i>	0	0.0088± 0.0174
<i>Plexaurella nutans</i>	0	0.0086± 0.0194
<i>Plexaura flexuosa</i>	0	0.0070± 0.0159

ESPONJAS

<i>Cliona caribbaea</i>	0.0953± 0.0492	0.0371± 0.0399
<i>Agelas conifera</i>	0.0346± 0.0691	0.0060± 0.0136
<i>Cliona varians</i>	0.0191± 0.0270	0.0058± 0.0130
<i>Ectyoplasia ferox</i>	0.0125± 0.0247	0.0127± 0.0200
<i>Niphates digitalis</i>	0.0089± 0.0074	0.0060± 0.0069
<i>Aiolochoxia crassa</i>	0.0080± 0.0132	0.0107± 0.0138
<i>Amphimedon compressa</i>	0.0057± 0.0046	0.0067± 0.0099
<i>Ircinia strobilina</i>	0.0056± 0.0095	0.0179± 0.0135
<i>Monanchora arbuscula</i>	0.0071± 0.0142	0.0056± 0.0103
<i>Mycale laevis</i>	0.0016± 0.0011	0
<i>Aplysina cauliformis</i>	0.0015± 0.0030	0.0025± 0.0034
<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	0.0011± 0.0009	0.0021± 0.0019
<i>Plakortis spp</i>	0.0005± 0.0011	0.0052± 0.0118
<i>Cliona tenuis</i>	0.0003± 0.0007	0.0015± 0.0026
<i>Ircinia felix</i>	0.0005± 0.0011	0.0050± 0.0087
<i>Cliona delitrix</i>	0.0307± 0.0182	0
<i>lotrochota birotulata</i>	0.0050± 0.0100	0
<i>Ircinia sp</i>	0.0043± 0.0086	0
<i>Aplysina fulva</i>	0.0015± 0.0030	0
<i>Neofibularia nolitangere</i>	0	0.1402± 0.3024
<i>Agelas tubulata</i>	0	0.0085± 0.0192
<i>Agelas clathrodes</i>	0	0.0064± 0.0094
<i>Cliona laticavicola</i>	0	0.0061± 0.0135
<i>Aplysina fistularis</i>	0	0.0050± 0.0096
<i>Aplysina lacunosa</i>	0	0.0013± 0.0030
<i>Verongula rigida</i>	0	0.0001± 0.0003
<i>Aplysina archeri</i>	0	0.0001± 0.0003

Respecto a la estructura de la comunidad en la parte profunda del arrecife de Mahahual se evidenció que la riqueza presentó una media de 31+/-1.03 en 2005 y fue menor en 2008 con un valor promedio de 26+/-1.01. Entre tanto los valores mínimos y máximos se encontraron en los transectos pertenecientes a 2005 (Tabla

22). Se evidenció que este índice presentó diferencias significativas con un p-valor de 0.03.

La diversidad presentó un patrón similar a la riqueza encontrada en la parte profunda del arrecife de Mahahual, ya que en 2008 este índice ecológico descendió respecto a 2005 con un valor medio de 3.07+/- 0.17bit/ind., en donde el valor mínimo de la diversidad se evidenció en transectos pertenecientes al 2008 (2.57bit/ind.) (Tabla 22). Este índice presentó diferencias significativas con un $p < 0.05$.

Entre tanto la equidad en 2005 fue mayor que en 2008, con valores de 0.735 y 0.713 respectivamente, encontrándose una media de 0.80+/-0.008 (2005) y de 0.64+/-0.03 en 2008. El coeficiente de variación reportó un valor de 6.79% en 2005 y de 8.71% en 2008 (Tabla 22). Mediante la prueba no paramétrica de Mann Whitney-Wilcoxon se estableció que la equidad presentó diferencias significativas (p-valor= 0.01) entre los años 2005 y 2008.

Tabla 22. Comparación de los patrones estructurales de la comunidad macrobentónica en el estrato profundo del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.

INDICES	Años	Media	Varianza	D.E	E.E.	CV(%)	Min.	Max.
RIQUEZA	2005	31	4.25	2.06	1.03	6.49	30	34
	2008	26	5.20	2.28	1.01	8.50	24	30
DIVERSIDAD	2005	3.94	0.01	0.11	0.05	2.80	3.87	4.10
	2008	3.07	0.15	0.39	0.17	12.86	2.57	3.50
EQUIDAD	2005	0.80	0.000	0.02	0.008	6.79	0.76	0.81
	2008	0.64	0.007	0.08	0.03	8.71	0.52	0.72

La estructura del macrobentos (evaluada a partir de los índices ecológicos) en la parte profunda del arrecife de Mahahual cambió en 2008 respecto a lo indicado en 2005. La riqueza de hexacorales disminuyó luego del paso del huracán Dean, mientras que en octocorales permaneció igual y las esponjas incrementaron el número de especies en 2008. Tanto la diversidad y equidad, descendieron en 2008

para todos los grupos del macrobentos, siendo más notorios los cambios de equidad en el grupo de los octocorales. (Tabla 23).

Tabla 23. Comparación de los indicadores estructurales de la comunidad macrobentónica en el estrato profundo del arrecife de Mahahual entre 2005 y 2008.

	MACROBENTOS	S	H'(log2)	J'
2005	Hexacorales	23	3.489	0.771
	Octocorales	13	2.343	0.633
	Esponjas	19	2.993	0.704
2008	Hexacorales	18	2.877	0.689
	Octocorales	13	1.663	0.449
	Esponjas	23	2.978	0.658

En base al análisis de Bray-Curtis se pudo establecer que con una similaridad cercana al 40%, existen tres grupos claramente formados; un primer grupo donde se hallan tres transectos pertenecientes a 2008, un segundo grupo dentro del cual se encuentran los cuatro transectos de 2005 y un grupo aparte al cual pertenece un transecto de 2008 (Figura 34).

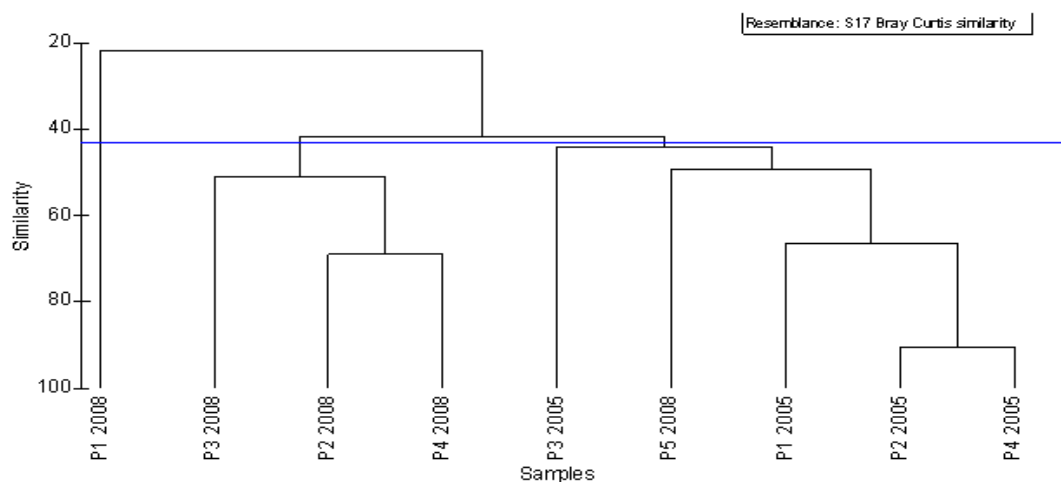


Figura 34. Análisis de clasificación de Bray-Curtis perteneciente a la comunidad macrobentónica en la parte profunda del arrecife de Mahahual para los años 2005 y 2008.

En relación con el tipo de sustrato no vivo se observó que en la zona profunda del arrecife de Mahahual (en términos del porcentaje de cobertura) existió un incremento del 16% en 2008 comparado con 2005, siendo basamento con macroalga el sustrato dominante en la zona profunda del arrecife para los dos años, aunque en 2008 se redujo un 20%. Coral muerto reciente y basamento aumentaron su cobertura en 2008 en un 362% y 208% respectivamente (Tabla 24).

Tabla 24. Comparación de la cobertura (cm²) del sustrato no vivo en el estrato profundo del arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

AÑOS	2005		2008	
	area(m ²)	%cobertura	area(m ²)	%cobertura
Sustrato no vivo total	16.49	68.69	23.94	79.81
Arena	0.47	1.95	0.01	0.03
Basamento	0.79	3.29	3.05	10.16
Basamento con alga coralina	0.76	3.18	0.73	2.43
Basamento con macroalga	10.75	44.77	10.73	35.77
Coral muerto con algas	3.07	12.79	5.14	17.14
Coral muerto reciente	0.52	2.15	2.98	9.95
Escombros	0.13	0.56	1.30	4.32

8. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio reflejan que al parecer ha existido un cambio en la composición y estructura de la comunidad macrobentónica de Mahahual, entre los años 2005 y 2008 debido a los efectos causados por las perturbaciones físicas generadas por el huracán Dean en agosto de 2007.

En primera instancia se observó que en 2005 los hexacorales y octocorales fueron los grupos funcionales dominantes en Mahahual, con porcentajes de cobertura de 19.10% y 12.37%, respectivamente. Esto concuerda con el trabajo realizado por Aguilar en 1998, quien reportó a los corales escleractinios como el grupo de mayor cobertura, principalmente en el estrato somero de este arrecife. También Chávez en 2004 reportó como dominantes a los hexacorales con una cobertura total de 53%, seguido de los octocorales con una cobertura del 28% en esta misma localidad.

Chávez-Hidalgo (2009) realizó una exhaustiva compilación bibliográfica en diversos arrecifes tanto del Golfo mexicano como del Caribe mexicano, encontrando que el arrecife de Mahahual (recopilaciones bibliográficas tomadas en 1998, 2003 y 2006) mostró la mayor riqueza de corales escleractinios con 37 especies, distribuidos en 22 géneros y 11 familias. Entre tanto Aguilar (1998) menciona que los géneros dominantes en Mahahual fueron *Acropora*, *Montastraea*, *Porites*, *Diploria*, *Siderastrea*, *Agaricia* y *Millepora* los cuales representaron el 97% de la cobertura coralina y Chávez en 2004 reportó a *Agaricia agaricites*, *Gorgonia ventalina*, *Pseudopterogorgia americana* y *Pseudopterogorgia bipinnata* como especies dominantes, lo que concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio para el año 2005 (Tabla 10).

En 2008, un año después del paso del huracán Dean, se obtuvo un total de 66 especies macrobentónicas, en donde las esponjas presentaron un total de 29 especies, seguidas de los corales escleractinios (23 especies) y finalmente los octocorales con una riqueza de 14 especies. La cobertura del macrobentos al igual

que la riqueza disminuyó un 42% en 2008 respecto a los valores obtenidos en 2005. Octocorales y hexacorales fueron los dos grupos que exhibieron dicha disminución, siendo los hexacorales quienes presentaron el mayor descenso en su cobertura con un 50.7%. Muchos de los indicadores para detectar los efectos de perturbaciones naturales (degradación y estado de salud) en los arrecifes, sobre todo en lo que respecta a los corales escleractinios (altamente sensitivos a disturbios ambientales), son descriptores como la cobertura de coral vivo y muerto, riqueza de especies y la densidad o abundancia de las colonias (Adjeroud *et al.*, 2005). Según Done (1999) los cambios en las coberturas, ya sea aumento o disminución de los componentes del macrobentos muestran el estado en el que se encuentra el arrecife, ya que estos organismos reflejan el impacto que tiene una perturbación en los ecosistemas arrecifales. Martínez y Acosta (2005) sugieren que la pérdida de cobertura coralina es debida a un cambio temporal significativo en la estructura de la comunidad hacia un estado de gran deterioro; por lo que podría deducirse que la evidente reducción en la cobertura de los hexacorales (comúnmente llamados corales constructores del arrecife) en 2008 es un reflejo directo del impacto que tuvo el huracán Dean sobre los corales.

En 2008, *Agaricia agaricites*, *Montastraea faveolata*, *Montastraea franksi*, *Porites astreoides* y *Siderastrea siderea* fueron las especies que predominaron luego del paso del huracán, presentando así las mayores coberturas dentro de todo el macrobentos, destacándose un aumento en la cobertura de *S. siderea* (44%) respecto a 2005. Es probable que las estrategias de historia de vida de especies como *Agaricia* sp y *Porites* sp, faciliten la colonización del espacio vacío luego de un disturbio (Bak & Steward, 1980; Tomascik & Sander, 1987; Cendales *et al.*, 2002). Vidal *et al.*, (2005) reportaron a *P. astreoides* como dominante en el arrecife de San Andrés y Providencia (Colombia) reemplazando a *Acropora palmata* y *A. cervicornis*, debido a que ésta especie se adapta rápidamente a ambientes perturbados, expuestos a huracanes, con una alta sedimentación, elevada temperatura o amenazados por perturbaciones antropogénicas (Barrios, 2000), lo que podría explicar por qué esta especie puede ser dominante en el área de estudio.

Agaricia agaricites canaliza más energía en el esfuerzo reproductivo que en mantenimiento, siendo una especie incubadora de gametos que libera plánulas bien desarrolladas al medio, permitiendo que la larva al momento de ser liberada esté casi desarrollada y su dispersión sea más corta siendo una característica ventajosa para *A. agaricites*. El reclutamiento local de nuevos individuos es alto en esta especie, llegando a ser dominante y oportunista en los arrecifes lagunares del Caribe (Bak & Engel, 1979; Hughes & Tanner, 2000; Caballero *et al.*, 2009).

Por otra parte especies masivas, como *Montastraea*, *S. siderea* y *D. labyrinthiformis* de vida larga, con bajas tasa de reclutamiento larval, altas tasas de mortalidad parcial, de crecimiento lento que liberan millones de gametos masivamente, con amplio rango de dispersión y de mayores tasas de fecundidad, podrían estar mostrando su resistencia a contaminación, sedimentación y abrasión en el área de estudio como en muchos de los arrecifes del Caribe (Tomascik, 1990; Szmant, 1991; Sánchez, 1995; Alvarado *et al.*, 2004). El género *Diploria* es abundante en el Caribe ya que puede crecer en forma de costras para resistir las fuerzas hidrodinámicas y la baja energía lumínica; además posee destrezas rápidas y eficaces para remover partículas de sedimento grueso (Alvarado *et al.*, 1986; Díaz *et al.*, 1996). De igual forma, el género *Siderastrea* sp, se considera muy resistente frente a la contaminación, sedimentación y abrasión (Sullivan *et al.*; 1994; De la Guardia *et al.*, 2001), siendo un género dominante en el Caribe (De la Guardia *et al.*, 2001). Si bien muchas de las especies del género *Montastraea* son frecuentes en casi todos los ambientes del arrecife, han sido las especies dominantes en los últimos años, debido a que poseen una gran capacidad de recuperación, son altamente competitivas por alimento, ya que sus pólipos son de gran tamaño incrementando su capacidad de alimentación heterotrófica (Aguilar, 1998). A su vez presenta habilidad de autolimpieza y supervivencia en aguas calientes, turbias y eutróficas y resiste las fracturas causadas por movimientos relativamente fuertes del agua (Dustan, 1975; Hughes & Tanner, 2000).

Es muy posible entonces que la historia de vida y las características morfológicas mencionadas anteriormente hayan permitido que *A. agaricites*, *S. siderea*, *Montastraea faveolata*, *M. franksi*, *P. astreoides* y *Diploria* sp sean las especies dominantes en el arrecife de Mahahual luego del impacto del huracán Dean, las cuales han reemplazado en gran parte las especies dominantes del pasado como *Acopora palmata* y *A. cervicornis*. Sin embargo estas especies no solo han sido reportadas en Mahahual como muy abundantes, sino que también se les ha encontrado en ambientes arrecifales perturbados, sometidos a tensores ambientales como material suspendido por corrientes prevalecientes, fuerte oleaje y ciclones en otras localidades del Caribe en general y en el Caribe mexicano, (Fonseca *et al.*, 2006; Chavez *et al.*, 2007; Chávez-Hidalgo 2009).

Diversos estudios muestran que las especies coralinas más vulnerables ante el impacto de los huracanes son especies de forma ramificada pertenecientes a los géneros *Acropora* (Rogers, 1993; Lirman, 2000; Adjeroud *et al.*, 2005). En el caso particular de este estudio en el arrecife de Mahahual se observó un patrón similar ya que *Acropora cervicornis*, quien fue un hexacoral típico en esta misma zona (Aguilar, 1995) y en la mayoría de los arrecifes del Caribe (Rogers *et al.*, 1982; Borges, 2003; Ortiz, 2005) solo se encontró en transectos pertenecientes al año 2005 y estuvo totalmente ausente en 2008. Esta especie es característica de la cresta arrecifal y constituyó un elemento fundamental en el andamiaje arrecifal del Caribe en los años 80, debido a sus altas tasas de crecimiento, de acreción, fijación de carbono y de regeneración; sin embargo perturbaciones tales como enfermedades, blanqueamiento y fuertes vientos producidos por huracanes han causado el desalojo y la fragmentación de sus colonias (Rogers *et al.*; 1982; Knowlton *et al.*, 1990; Schönwald, 1998; Lirman *et al.*, 2001) llevando a esta especie a ser considerada como una especie en peligro crítico (Ardila *et al.*, 2002), así como una especie vulnerable, debido a que es poco resiliente a los cambios ambientales (Pomeroy *et al.*, 2004). Por lo tanto se ha observado que la destrucción de *Acropora cervicornis* y *A. palmata*, ha reducido la complejidad estructural tridimensional de los arrecifes y la cantidad de refugio para peces y otros organismos bentónicos (Rogers *et al.*, 1982).

En *Acropora cervicornis* y *A. palmata* los huracanes causan fragmentación de sus colonias, siendo una estrategia de reproducción que puede ser ventajosa en cierto punto porque: 1) mantiene las poblaciones locales luego de una perturbación, 2) permite una rápida colonización de espacio disponible y 3) incrementa la capacidad de establecerse en sustratos que no han sido directamente colonizados por las larvas (reproducción sexual). Sin embargo, aunque esta estrategia reproductiva puede ser ventajosa para muchas especies, la supervivencia ante los huracanes no está garantizada, en principio debido a que todos los fragmentos son idénticos a su progenitor, lo que disminuye la variabilidad genética (resultante de la reproducción sexual) y también porque la fragmentación depende de muchos otros factores tales como el sustrato donde los fragmentos se adhieren, la tasa de fusión al sustrato, el tamaño inicial del fragmento y otros agentes como enfermedades, depredación y competencia (Lirman, 2000).

En cuanto al grupo de los gorgonáceos luego del paso del huracán Dean se observó un descenso en su cobertura (44.2%). Es de destacar que las familias Plexauridae y Gorgoniidae fueron dominantes en el área de estudio para los dos años, en donde los géneros más abundantes fueron *Pseudopterogorgia* y *Gorgonia*. *P. americana* fue dominante en 2005, sin embargo presentó una reducción del 81% en 2008, mientras que *P. bipinnata* se mantuvo como dominante en los dos años. Entre tanto *Gorgonia ventalina* fue dominante en 2005 pero luego del paso del huracán Dean su cobertura se redujo en un 76%. Estos resultados concuerdan con estudios previos realizados en Mahahual (Aguilar, 1998; Chávez 2004) donde se determinó que las entidades vivas dominantes dentro del grupo de los alcionarios fueron *G. ventalina* y el género *Pseudopterogorgia*, siendo *P. bipinnata* y *P. americana* los componentes más conspicuos de dicho arrecife. En otras localidades tanto del Caribe mexicano como del Caribe en general, Plexauridae y Gorgonidae fueron las familias más abundantes y sus colonias de gran tamaño dan la impresión de que se ingresa en arrecifes de gorgónidos, en vez de escleractinios (Jordan, 1979; Yoshioka, 1979; Weil, 2006).

Se ha evidenciado que los octocorales tienen una gran capacidad de regenerarse luego de sufrir estrés ambiental por fenómenos naturales y son recomendables como indicadores ambientales (Alcolado *et al.*, 2008). La regeneración tiene una prioridad especial en el funcionamiento de los organismos modulares, siendo un mecanismo de tolerancia en respuesta a efectos de disturbio (Lasker & Coffroth, 1999). Este tipo de mecanismo ha sido reflejado por el octocoral *P. bipinnata* donde luego de mortalidad parcial y/o el rompimiento de la dominancia apical, ésta especie ha excedido su crecimiento clonal en respuesta al daño de sus colonias siendo un organismo que presenta alta resistencia a las enfermedades coralinas y blanqueamiento (Jordan, 1979; Sánchez & Lasker, 2004). Además, *Pseudopterogorgia bipinnata* ha sido enfatizada como una especie dominante en las costas del Caribe en zonas típicas de oleaje de baja energía (Jordan 1979; Sánchez *et al.*, 1997). Sánchez y colaboradores (1997) argumentan que *P. bipinnata* es capaz de tomar ventaja en fondos con alto relieve coralino, ya que por tener plánulas sin zooxantelas es competente para colonizar oquedades, áreas sombreadas y las partes inferiores de hexacorales y luego crecer buscando la luz.

Por otra parte *Pseudopterogorgia americana*, es una especie que representa una de las mayores tasas de reclutamiento entre los alcionarios (Yoshioka, 1979), siendo una especie dominante en 2005 en el arrecife de Mahahual, sin embargo luego del paso del ciclón en 2007 esta especie redujo su cobertura. Un patrón similar fue observado por Yoshioka & Buchanan (1987), quienes encontraron que esta especie redujo su densidad luego del paso del huracán David en Puerto Rico. *P. americana* es típica de fondos rocosos con acumulación de sedimentos por lo tanto tolerante a la sedimentación, pero es muy sensible a la turbulencia (Alcolado *et al.*, 2008), razón que puede ser determinante en la pérdida de su cobertura en 2008 en Mahahual.

Entre tanto se ha observado que uno de los efectos causados por los ciclones sobre el género *Gorgonia* es el desprendimiento de sus colonias debido al fuerte oleaje siendo aún mayor en las colonias de menor tamaño (Yoshioka, 1979) lo que podría

ser una evidencia del por qué existió una reducción de la abundancia de este género luego del paso del huracán Dean en 2008.

Uno de los grupos funcionales del macrobentos que puede verse favorecido por el declive coralino son las esponjas, quienes incrementan su cobertura y abundancia en arrecifes perturbados donde ha ocurrido una extensiva mortalidad coralina (Zea, 1994). Esto fue evidenciado en el presente trabajo, debido a que en 2008 existió una reducción en la cobertura de hexacorales y octocorales, y de manera inversa las esponjas aumentaron su cobertura en un 16.2%. Las especies que mostraron un aumento mayor al 57% en su cobertura fueron *Aiolochronia crassa*, *Aplysina cauliformis*, *Aplysina fistularis*, *Cliona tenuis*, *Ircinia felix* e *Ircinia strobilina*. El género *Cliona* fue abundante en 2005 y 2008, siendo *Cliona caribbaea* y *Cliona delitrix* las especies dominantes en 2005, mientras que en 2008 *Cliona caribbaea* fue la segunda especie más abundante luego de *Neobifularia nolitangere*. *C. delitrix* estuvo totalmente ausente en 2008, al igual que *Iotrocha birotulata*, *Verungula gigantea*, *Niphates erecta* entre otras.

Las tormentas ciclónicas tropicales (huracanes en el Atlántico) son perturbaciones naturales que tienen un fuerte impacto sobre la estructura de las comunidades arrecifales. Virtualmente por definición, no se puede predecir el cambio de la comunidad coralina debido a estos eventos naturales y las consecuencias de estos parecen ser totalmente estocásticas. Los efectos más notorios de los huracanes sobre los arrecifes incluyen la velocidad del viento y el gran oleaje, incluyendo resuspensión de sedimentos, fractura de organismo duros y arrastre de fragmentos u organismos completos. Además, la gran escorrentía asociada con los huracanes puede afectar la abundancia relativa de la población macrobentónica mediante la reducción de la salinidad, aumento de la sedimentación y turbidez y la creciente concentración de nutrientes (Rogers *et al.*, 1982). Teniendo esto en cuenta se ha evidenciado que las esponjas luego del paso de un huracán incrementan su abundancia debido a las altas concentraciones de materia orgánica en suspensión, respondiendo positivamente a la eutrofización, incrementando su biomasa cerca de

fuentes de escorrentía, o en áreas donde existe una alta concentración de nutrientes (Alcolado, 1999; Chavez *et al.*, 2007). Entre tanto estos organismos aprovechan el sustrato libre disponible por lo que pueden crecer sobre escombros de muchos corales, considerados como grandes competidores de estos. A su vez las esponjas presentan una gran cantidad de estrategias sexuales (larvas vivíparas y ovíparas que sobreviven pocos días) y asexuales (gémulas y regeneración por fragmentos) que les permiten tener una mayor eficacia en el establecimiento y desarrollo de especies que pueden vivir semienterradas en sustratos duros o de aquellas con habilidad de apoyarse y crecer sobre colonias y fragmentos coralinos para apoyarse sobre ellos y allí crecer.

Wilkinson (1989) reportó que *Ircinia felix* es una de las pocas esponjas que presenta relación simbiótica con cianobacterias, las cuales han aumentado las tasas crecimiento de esta especie debido a su nutrición autotrófica suplementaria. Por lo tanto aunque en el presente estudio no se tomaron datos de nutrientes, lo encontrado por Wilkinson podría ser un factor importante en el aumento de la cobertura de esta especie luego del paso del huracán Dean. Por otra parte, esponjas excavadoras como las pertenecientes al género *Cliona* suelen ser dominantes cuando existe una fuerte agitación del agua en zonas sometidas a embate constante y esporádicamente afectadas por ciclones (Caballero *et al.*, 2009). A su vez tienen la capacidad de colonizar sitios con alta mortalidad de tejido coralino, causado por sedimentación crónica, turbidez y enfermedades, siendo bioindicadores potenciales para detectar perturbaciones naturales dentro de los arrecifes (Díaz & Rützler, 2001; Chavez *et al.*, 2007). Entre tanto era de esperarse que *C. tenuis* aumentara su zen 2008 ya que es considerada la especie excavadora más agresiva sobre los corales masivos *S. siderea* y *M. cavernosa* y *P. astreoides*; esta especie crecer sobre pavimento calcáreo de coral muerto, observándose sobre el tejido vivo de corales constructores del andamiaje arrecifal (Chavez *et al.*, 2005; Chavez *et al.*, 2007); sin embargo Zea y colaboradores (2007) indican que esa especie prefiere ocupar el sustrato coralino disponible, pero no el coral viejo muerto.

A. cauliformis quien aumentó su cobertura en un 206% luego del paso del huracán Dean, se destaca en sitios afectados con cierta frecuencia por ciclones, como lo observado en el este y el sur del Golfo de Batabanó, Cuba; siendo una especie indicadora de sedimentación y agitación moderada (Caballero *et al.*, 2009).

La esponja *Mycale laevis* frecuentemente se asocia con el coral *Montastraea annularis*. Esta relación mutualista ha sido descrita como indicadora de un buen estado de salud en arrecifes coralinos, dado que resulta el ambiente beneficioso para ambas especies y favorece el desarrollo de las estructuras arrecifales (Caballero *et al.*, 2009). Dicha relación parece haberse dado en nuestro caso de estudio dado que *M. laevis* fue una especie común en 2005 al igual que *M. annularis*, sin embargo se observa de manera paralela que en 2008 ambas especies redujeron su cobertura en más de un 80%, lo que podría indicar deterioro en el arrecife de Mahahual.

Además, aquellas especies de esponjas con formas de crecimiento esféricas o semiesféricas presentan ventajas al momento de transportarse (por rotación y translación) debido a las corrientes y al oleaje local, ampliando sus áreas de distribución poblacional (Díaz & Zea, 2008). Por lo tanto dado que los huracanes traen consigo fuertes corrientes, vientos intensos y oleaje de gran altura, podría ser un fenómeno benéfico para ciertas especies de esponjas incrustantes y esféricas, al permitirles tener un mayor sustrato libre para asentarse y favorecer su desplazamiento para colonizar nuevas áreas.

En lo que respecta al sustrato no vivo se observa que dicho componente presentó coberturas de 65.4% y 80.1% en 2005 y 2008 respectivamente, siendo el elemento dominante en el arrecife de Mahahual. Basamento con macroalgas fue el tipo de sustrato más conspicuo en el arrecife de Mahahual en 2005 y 2008. Aunque en este estudio no se identificaron las algas que cubrían el basamento coralino, se puede constatar que las macroalgas son altamente abundantes en el sustrato del arrecife de Mahahual.

Los arrecifes coralinos se encuentran bajo amenaza a nivel mundial, se estima que un 58% de los arrecifes están clasificados como amenazados y un 11% de la extensión original de los arrecifes coralinos se ha perdido (Hughes, 1994). La cobertura coralina en el Caribe ha decrecido en un 80% en las últimas tres décadas, observándose coincidentalmente que ante el declive coralino las macroalgas han incrementado su cobertura, originando una fase de cambio a una dominancia de algas (Hughes, 1994; Gardner *et al.*, 2005). Este fenómeno de dominancia por ocupación de espacio por parte de algas se ha determinado como el mayor impedimento para el mantenimiento, renovación y estructura de las comunidades coralinas (Vidal *et al.*, 2005), debido a que la alta proliferación de algas limita el reclutamiento, asentamiento de nuevo reclutas y el crecimiento de corales adultos (McCook *et al.*, 2001). Por lo tanto las algas son buenos colonizadores en espacios disponibles originados por mortalidad coralina, siendo por este motivo fuertes competidoras de los corales (McCook *et al.*, 2001; Bellwood *et al.*, 2004; Garzón-Ferreira *et al.*, 2005; Aronson y Precht, 2006). Anthony y colaboradores (1997) reportaron que el sobrecrecimiento de algas frondosas fue el principal agente que causó mortalidad parcial en *M. franksi* en los arrecifes de Bahamas. Mientras que en la Gran Barrera Arrecifal (Australia), Tanner (1995) mostró que la cobertura, crecimiento y fecundidad de *Acropora* spp incrementó en áreas donde las algas habían sido removidas.

Pero no solo la mortalidad coralina ha causado el incremento de las macroalgas ya que varios autores afirman que en el Caribe la mortalidad masiva del erizo *Diadema antillarum* permitió un incremento en el cubrimiento de algas y una reducción en la implantación de las larvas de coral (Lessios, 1988; Zea *et al.*, 1998; Cho & Woodley, 2000; Alcolado *et al.*, 2001; Macintyre *et al.*, 2005). En Mahahual la herbivoría parece ser el factor determinante en la distribución y cobertura de las algas, ya que la menor cobertura de esta entidad fue registrada en el estrato somero, donde existió mayor presión por parte de los herbívoros (Aguilar, 1998).

Otro factor que permite la proliferación algal es la gran disponibilidad de nutrientes en el agua, que en cierta manera son provenientes de las fuertes precipitaciones producidas por los huracanes (Alcolado *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2001) comprobándose que luego de lluvias de gran intensidad las concentraciones de nitrato incrementan en la columna de agua (Greenaway & Smith, 2006).

Igualmente en Mahahual se evidenció que luego del paso del huracán Dean, el basamento y el coral muerto reciente fueron los dos tipos de sustrato que incrementaron su cobertura (966% y 408% respectivamente). Se ha demostrado que el coral muerto tiene origen abiótico por causas como sedimentación y huracanes, generando mortandad coralina y una consecuente liberación de espacio o sustrato no vivo (Wilkinson, 1999; McCook *et al.*, 2001; Richard *et al.*, 2001; Pandolfi *et al.*, 2003). Para el área de estudio, en 1989, se demostró que el porcentaje de componente no vivo ocupó el 8.80% del área total muestreada y de éste, el 6.40% correspondió a sustrato calcáreo y el 2.40% a sustrato arenoso (Aguilar, 1989). Otros tipos de sustrato como escombros y arena fueron los componentes de menor cobertura en el arrecife de Mahahual en 2005 y 2008.

8.1 ESTRUCTURA ARRECIFAL 2005 & 2008

El arrecife de Mahahual ha sido clasificado como uno de los arrecifes más diversos del Caribe mexicano, junto con los de Cozumel (Chávez- Hidalgo, 2009). Diversos estudios han evaluado la diversidad en este arrecife; en primera instancia Borges (2003), determinó que la máxima diversidad alcanzada en Mahahual es de 4.8 bits/ind. (entre los seis y siete metros de profundidad), por otra parte Chávez en 2004, reportó un valor de 4.488 bits/ind., siendo muy similar a lo encontrado en 2005 ya que la diversidad en el arrecife Mahahual fue de 4.493 bits/individuo. Luego del paso del huracán Dean la diversidad presentó un descenso con un valor de 4.311 bits/ind., evidenciándose mediante pruebas estadísticas que este índice mostró diferencias significativas entre 2005 y 2008.

Al evaluar cada uno de los grupos macrobentónicos se encontró que en 2005 los hexacorales presentaron la mayor diversidad con 3.562 bits/ind., seguido de las esponjas con una diversidad de 3.359 bits/ind, siendo muy similar a la diversidad coralina en Punta Allen y Punta Nizuc con valores de 3.34 y 3.46 bits/ind. respectivamente (Chávez-Hidalgo, 2009).

En 2009, Chávez-Hidalgo encontró que la diversidad de la comunidad de hexacorales en Mahahual fue mayor al reportado en este estudio en 2005, con un valor de de 3.70 bits/ind. En 2008, los resultados indican que la diversidad de los corales escleractinios disminuyó con un valor de 3.149 bits/ind. Luego del paso de un huracán la diversidad (H') del sistema puede cambiar debido a la reducción en la riqueza de especies, al descenso en las abundancias relativas de los organismos, o por cambios concomitantes en la uniformidad (Pielou, 1966). Por lo tanto el declive en la diversidad en 2008 puede ser entonces un reflejo de la disminución de la cobertura del componente macrobentónico, más que del número de de especies, lo cual coincide con lo señalado por Álvarez *et al.*, 2009 y Álvarez (2009), quienes observaron que luego del paso del Huracán Wilma en Cozumel la comunidad arrecifal sufrió una reestructuración de la abundancia relativa de los corales, pero no afectó la composición cualitativa de especies.

Los cambios obtenidos en la diversidad pueden ser explicados por la hipótesis del disturbio intermedio. Esta hipótesis propone que la máxima diversidad de una comunidad se alcanza con intensidades medias de disturbio. Cuando los agentes causantes de mortalidad actúan con intensidades intermedias, evitan que las especies más competitivas excluyan a las demás, permitiéndoles permanecer en la comunidad; renovando así el sistema. Si la intensidad del disturbio es baja, las especies más competitivas no serian inhibidas; pero si es extrema, ninguna de las especies podría compensar la gran mortalidad causada por el disturbio (Connell, 1978; Lubchenco, 1978). Además si los disturbios son más frecuentes e intensos, se crean condiciones que pueden ser aprovechadas por especies exóticas oportunistas

(como algas y esponjas) para ingresar en el sistema, con la consecuente disminución de la diversidad original.

La importancia de los disturbios periódicos naturales ha sido comprobada en la dinámica de las comunidades y ecosistemas, evidenciándose que cuando los disturbios son muy intensos (como fue el huracán Dean de categoría 5) los ecosistemas muy diversos y complejos se “simplifican”, conservando pocas especies e interacciones entre ellas. Sin embargo, el sistema podría regenerarse rápidamente ya que el disturbio libera recursos que son fácilmente aprovechados.

En cuanto al índice de equidad, para 2005 se reportó un valor de 0.735. Este mismo índice fue evaluado en el arrecife de Mahahual por Borges (2003) encontrándose que para los estratos de uno a seis metros la equidad fue de 0.83 y en el estrato de seis a siete metros fue de 0.85, siendo más baja en el presente estudio. Así mismo Chávez-Hidalgo (2009) reportó una equidad de 0.71 en esta localidad, siendo muy similar a la encontrada en este estudio para el año 2008 (un año después del huracán) ya que la equidad presentó un valor de 0.713. A su vez este índice mostró diferencias significativas entre los años 2005 y 2008. A pesar que Mahahual ha sido reportado como uno de los sitios con mayor riqueza y diversidad de especies coralinas, al igual que el arrecife de Cozumel (Álvarez *et al.*, 2009; Chávez-Hidalgo, 2009), fue este último quien presentó la mayor equidad (0.81). De acuerdo con lo reportado por Chávez-Hidalgo (2009) la equidad de Mahahual es mucho más similar con otros arrecifes de Quintana Roo como Akumal, Triangulos y Punta Nizuc.

Se ha definido que cuando se presentan valores altos en la equidad es debido a que la abundancia se divide proporcionalmente entre las especies, por lo tanto la disminución en la equidad (evidenciado en este estudio en 2008) puede ser el resultado de la pérdida de las colonias de muchas de las especies dominantes, dejando las comunidades coralinas relativamente heterogéneas en términos del número de especies (Álvarez *et al.*, 2009).

Dado que la riqueza, diversidad y equidad, mostraron diferencias significativas entre 2005 y 2008 es probable que el impacto del huracán Dean fue de cierta manera intenso haciendo que la composición y estructura de la comunidad del macrobentos en Mahahual cambiara en un periodo de tres años. En contraste Álvarez y colaboradores (2009) mostraron que luego del paso del huracán Emily y Wilma en Cozumel la equidad de la comunidad aumentó de 0.8 a 0.9.

8.2 ZONACIÓN ARRECIFAL

En cuanto a la zonación del arrecife se encontró que en la parte somera, el macrobentos redujo su cobertura en un 47.6% en 2008. El grupo de los hexacorales presentó una disminución del 53.3%, seguido de los octocorales con una reducción del 45.04% y finalmente las esponjas quienes presentaron 17.3% menos de su cobertura en 2008. Algunas especies de hexacorales, alcionarios y esponjas disminuyeron drásticamente su cobertura luego del paso del huracán (tabla 10). En lo que respecta a la cobertura de la parte profunda del arrecife de Mahahual existió al igual que en la parte somera del arrecife una reducción del macrobentos en un 35.5% en 2008, así también los hexacorales y octocorales presentaron una disminución en su cobertura sin embargo las esponjas (a diferencia del estrato somero), aumentaron su cobertura en 2008.

Por lo tanto, de acuerdo a los datos obtenidos en lo que respecta a la cobertura del macrobentos, el mayor impacto sufrido por la comunidad arrecifal de Mahahual luego del paso del huracán Dean fue en la parte somera del arrecife (reducción del 47.6% en esta zona y del 35.5% en el estrato profundo). Esto concuerda con estudios previos los cuales señalan que los daños causados por los huracanes se localizan y restringen a las áreas someras (profundidades menores a 10m) (Salazar, 2002; Lesser, 2004; Gardner *et al.*, 2005) probablemente como resultado de la acción temporal del oleaje. Ante una tormenta de gran intensidad, los arrecifes de poca profundidad ubicados en la cresta arrecifal, son quienes reciben el impacto directo del viento y del oleaje ocasionando un cambio notable en las mareas,

acarreando consigo una gran influencia de la parte terrestre, al presentarse la resuspensión de nutrientes y sedimentos. Todos estos factores causan un alto rompimiento de las colonias, reducción de la cobertura o la ausencia de ciertas especies (Rogers, 1990, Sánchez, 2002).

Así mismo los estudios dirigidos a evaluar los impactos de los huracanes sobre los arrecifes indican que de forma característica, en el Caribe las zonas someras estaban dominadas por cuernos de ciervo (*Acropora cervicornis*) y cuernos de alce (*Acropora palmata*), sin embargo ciclones de gran emvergadura demolieron este predominio (además de otras perturbaciones), causando la reducción de la complejidad estructural de la parte somera de los arrecifes (Fenner, 1991; Rogers *et al.*, 1991; Lirman *et al.*, 2001; Ortiz, 2005). No obstante, ante la destrucción de estos corales ramificados se abrió la posibilidad de aumentar la diversidad de los corales masivos, al ofrecer más luz para corales de crecimiento más lento y proporcionar nuevo sustrato para la colonización de otros invertebrados (Rogers *et al.*, 1991), factor que ha sido observado a lo largo de este estudio, ya que la mayoría de especies que son ahora dominantes (2008) son especies masivas como *P. astreoides*, *S. siderea* y otras pertenecen a los géneros *Montastraea* y *Diploria*, asimismo una alta abundancia de otros invertebrados como las esponjas.

Entre tanto, otras investigaciones señalan que los efectos más devastadores de los huracanes sobre las comunidades arrecifales se dan en la zona profunda, lo cual fue evidenciado en los arrecifes de la Polinesia Francesa (atolones), en donde se observó que luego del paso de una serie de huracanes, los cambios más significativos en la cobertura del macrobentos se presentaron en la parte profunda del arrecife, demostrándose que la destrucción de las comunidades arrecifales fue mayor a medida que aumentaba la profundidad, siendo del 80% a los 12 metros y del 100% a una profundidad mayor de 35 metros. Esto atribuido principalmente a la abrasión causada por el desprendimientos y rodamiento de fragmentos de las zonas someras, así como por remoción del sustrato y al argumento de que en las zonas someras las colonias están bien adaptadas a ambientes con alto nivel de energía

(Harmelin & Laboute, 1986). De igual manera diversos autores argumentan que los efectos más significativos de los ciclones que repercuten a mayor profundidad son la resuspensión de sedimentos, el rompimiento de estructuras duras y el arrastre de fragmentos u organismos completos (Rogers, 1993; Chávez-Hidalgo, 2009) y que solo las tormentas muy intensas afectarían significativamente a las zonas de coral a grandes profundidades, (Rogers *et al.*, 1991) discurren entonces que aunque la zona somera fue altamente impactada, el huracán Dean de categoría 5 fue una tormenta de gran magnitud lo suficientemente fuerte como para causar cambios estructurales en la zona profunda del arrecife de Mahahual (Rogers, 1993; Chávez-Hidalgo, 2009).

Durante el tiempo de estudio la estructura de la comunidad mostró cambios estadísticamente significativos en la riqueza y diversidad en la parte somera del arrecife, y en la parte profunda todos los índices ecológicos mostraron cambios estadísticamente significativos. En lo que respecta a la riqueza, el cambio más notorio se evidenció en la parte somera del arrecife, ya que en 2005 se encontró un total de 65 especies y en 2008 de 54 especies, siendo los hexacorales el grupo macrobentónico que presentó la mayor reducción (Tabla 17). Cabe aclarar que los cambios en la riqueza de especies no son siempre atribuibles a los huracanes ya que se ha estimado que estos fenómenos naturales ocasionan una pérdida en la abundancia de individuos (tomada también en términos de cobertura) (Woodley *et al.*, 1981) más no en el número de especies ya que solo una pequeña fracción de las especies muere inmediatamente después del paso de un huracán (Turner *et al.*, 2003). En Mahahual, Aguilar (1998) encontró que la mayor riqueza fue registrada en los estratos somero y medio del arrecife, promovida especialmente por la presencia de especies exclusivas como *Acropora prolifera*, *Dendrogyra cylindrus* y *Mussa angulosa*. Borges (2003) identificó que en el estrato de uno a seis metros se identificaron 42 especies donde los hexacorales fueron dominantes con 19 especies, seguido de los octocorales con 10. En este mismo estrato Chávez (2004) sugiere un patrón similar al estudio anterior solo que encontró 33 especies en total e igualmente los corales obtuvieron la mayor riqueza de especies (16 especies).

Como se mencionó anteriormente en el arrecife de Mahahual existió una pérdida en la riqueza en 2008, y aunque diversos autores predicen que la pérdida en el número de especies no puede ser totalmente atribuible al impacto de los huracanes (Woodley *et al.*, 1981; Turner *et al.*, 2003), en este estudio se ponen en manifiesto un conjunto de factores antropogénicos (pesca, turismo) como ambientales (sobrepesca, el aumento de temperatura, enfermedades, blanqueamiento), que pueden actuar de manera sinérgica con la gran magnitud del huracán Dean causando una pérdida en el número de especies. Mahahual, es un pueblo costero, fundado a principios de 1990, mostrando un incremento del 89% en su población en el periodo 2000–2005 (Hirales *et al.*, 2010). Una de las actividades principales de la población es la pesca (trampas, redes de agallas y arpones). También el turismo se ha convertido recientemente en la principal actividad económica a lo largo de la costa de Quintana Roo y de conformidad con esto en Mahahual se construyó un puerto (2001), desarrollando una alta intensidad de turistas en esta zona, incrementando así la contaminación y el tráfico de embarcaciones. Este fortalecimiento del desarrollo puede conducir a la sedimentación, al aumento de la escorrentía y a la destrucción del hábitat de manglares y arrecifes, por lo que algunos de estos efectos ya han sido observados en la zona de Mahahual. En cuanto a los corales estas presiones han causado un estrés, haciéndolos más susceptibles a enfermedades, en comparación con otras regiones donde existen menos presiones externas (Rix *et al.*, 2005). Así mismo los resultados aquí obtenidos acerca de la riqueza, podrían ser atribuibles al método de muestreo, ya que a pesar de que transecto fotográfico es una herramienta excelente para evaluar la estructura de los arrecifes coralinos debido a que no perturba a los organismos presentes, este método presenta un sesgo que subestima hasta en un 30% el número de especies o colonias, así también en cuanto a la identificación de las mismas, sin embargo a pesar de todo es un método eficiente y convincente (Borges, 2003).

Si bien la diversidad registró su máximo en la parte profunda del arrecife en 2005, fue allí donde se produjo el cambio más notorio, notándose una disminución de 4.45bits/ind (2005) a 4.083 bits/ind (2008). Coincidiendo con lo referido, muchas

investigaciones sobre arrecifes coralinos han sido enmarcadas dentro del concepto que los arrecifes son un sistema de no equilibrio en donde la diversidad y estructura de la comunidad están grandemente determinadas por la intensidad y la proporción de disturbios. Igualmente se ha evidenciado que la diversidad de los arrecifes varía con la profundidad, en ocasiones decrece, en otras aumenta o algunas veces es mayor a profundidades intermedias, dónde las tasas de crecimiento coralino tienden a ser más rápidas (Connel, 1978). Sin embargo se ha establecido que en las zonas profundas de los arrecifes es dónde existe una mayor estabilidad en la diversidad, dada por la disminución del nivel de sedimentación y abrasión, la agitación del agua y la intensidad luminosa (Rogers *et al.*, 1991, Aronson *et al.*, 1994). Por otra parte se ha detectado que a más de 20 metros de profundidad el fondo no escapa a cierto nivel de disturbio producido por huracanes o ciclones que impiden una estabilidad a largo plazo, promoviendo el surgimiento de especies fuertemente competidoras por espacio (Connel, 1978) lo que reduciría la diversidad al aumentar la dominancia por parte de ciertas especies.

En cuanto los grupos del macrobentos, los hexacorales presentaron su mayor diversidad en la zona somera y profunda del arrecife en 2005, entre tanto bajó drásticamente en 2008 en los dos estratos. Los octocorales en la parte somera del arrecife mantuvieron su diversidad en 2005 y 2008 con un valor de 2.4 bits/ind., mientras que las esponjas mantuvieron estable su diversidad en la zona profunda del arrecife en 2005 y 2008 (2.9 bit/ind.). Por lo tanto parece que la comunidad que se está desarrollando en Mahahual no parece tratarse de una comunidad madura, como podría inferirse a partir de los datos obtenidos en la diversidad sino más bien una comunidad con elevado componente de esponjas transitorias (Hughes *et al.*, 2003) y de especies oportunistas. Por lo tanto mientras exista heterogeneidad, la diversidad de especies a lo largo de gradientes batimétricos es predecible en cierta medida y refleja procesos tanto bióticos como abióticos (Connel *et al.*, 1997).

En lo que respecta a la equidad total del macrobentos, su mayor valor se presentó en la parte profunda del arrecife en 2005 mostrando además diferencias

estadísticamente significativas entre los dos periodos de estudio. Sin embargo este índice mostró un descenso en todos los grupos del macrobentos en 2008, lo que supone entonces que la distribución de la abundancia no está siendo repartida de igual manera entre las especies si no que existe una alta dominancia por parte de algunas de ellas, como se comentó anteriormente. Por otra parte la dominancia de unas pocas especies indica la carencia de factores ambientales que promueven una alta diversidad (Knowlton *et al.*, 1990). Es así que los altos valores de dominancia registrados por parte de algunas especies en Mahahual podrían estar indicando que estos organismos, serian considerados como oportunistas, ya que debido a sus estrategias de vida y rápida recuperación han podido proliferar y establecerse en este ambiente arrecifal impidiendo que otras especies con características “no tan ventajosas” ante el estrés ambiental puedan desarrollándose plenamente.

El sustrato no vivo se destacó como el componente principal dentro del arrecife de Mahahual, e incrementó su cobertura en 2008 tanto en la parte profunda como somera del arrecife. Basamento con macroalga fue dominante principalmente en 2005, reduciendo su cobertura en 2008 para la zona somera y profunda. Ante esa reducción, basamento y coral muerto reciente fueron los dos tipos de sustratos que incrementaron significativamente su cobertura en 2008. Por lo tanto no solo la cobertura del macrobentos se redujo en 2008, si no que fue el sustrato no vivo que de manera opuesta incrementó drásticamente su cobertura, siendo así un sustrato que puede ser utilizado como parte del proceso de recuperación de las comunidades arrecifales en esta localidad.

Es importante resaltar que luego del paso de un huracán, la recuperación es un factor determinante en el desarrollo del ecosistema impactado. Sin embargo, la recuperación de los arrecifes puede diferir considerablemente dependiendo de factores como: 1) la composición de las especies, 2) la recuperación y regeneración de los sobrevivientes, 3) el reclutamiento de los fragmentos generados por el huracán, 4) el reclutamiento de las plánulas producidas sexualmente, 5) una fuente adecuada de larvas, 6) las historias de conectividad y 7) que las condiciones

ambientales sean favorables (Fabricius *et al.*, 2008; Done, 1999). Entre tanto la probabilidad de que exista supervivencia y reclutamiento dependerá de la escala de dispersión de las larvas y del impacto de la mortalidad a gran escala de los adultos en las relaciones población-reclutamiento (Hughes & Tanner, 2000). Por lo tanto los arrecifes podrían recuperarse totalmente hasta convertirse en un sistema completamente funcional en un periodo de 10 a 30 años, pero puede tomar más tiempo si las tormentas se dan en forma repetida y si adicionalmente existe presión antropogénica (en un periodo de tiempo de más de 100 años) (Done, 1999; Wilkinson, 1999). Aunque también los huracanes podrían catalogarse como fenómenos extraordinarios en la recuperación de los ambientes arrecifales reduciendo en un tiempo considerable el desplazamiento o transporte de las larvas a sitios más alejados de donde fueron originadas, como lo sucedido en el arrecife Flower Garden (Golfo de México) en donde se comprobó que la ruta de dispersión que siguen las larvas producidas en ese arrecife es modificada por los efectos de los huracanes (Chávez-Hidalgo, 2009).

Bajo las premisas anteriores, las comunidades arrecifales compuestas principalmente de corales masivos son quienes presentarán un mayor tiempo de recuperación que aquellas comunidades dominadas por especies de crecimiento más rápido como los corales ramificados, debido a que gastan más energía en su reproducción (habitualmente de tipo sexual) que las especies ramificadas que generalmente se reproducen por fragmentación. Mientras que en el caso de las esponjas, el plazo de recuperación es mucho más corto que en los corales escleractinios debido a su rápido crecimiento y la capacidad potencial de regeneración de los remanentes que quedan de las esponjas dañadas, siendo así menos necesario el reclutamiento de nuevas larvas. Asimismo, las esponjas tienden más a cooperar entre sí que a competir, por lo que el disturbio no tendría la misma connotación en las esponjas como en los escleractinios (Rogers, 1993).

Con los resultados de este estudio se pretende dar un indicio que los cambios en la estructura y composición de la comunidad arrecifal que se ha venido desarrollando

en Mahahual responden a las perturbaciones causadas por el huracán Dean. Sin embargo deben tomarse en cuenta que en Mahahual como en otros arrecifes aledaños de Quintana Roo la actividad antropogénica ha incrementado (turismo, pesca entre otros) en los últimos años, así también debe tenerse en cuenta la degradación de los arrecifes como consecuencia de diversos fenómenos naturales (estrés térmico de los océanos, enfermedades, etc) que traen consigo una serie de connotaciones negativas sobre los ecosistemas arrecifales. No obstante, lo que aquí se está presentado puede ser una base para observar posibles cambios en la comunidad a largo plazo y evidenciar si ha existido una recuperación en la cobertura de especies claves para la reconstrucción del arrecife.

9. CONCLUSIONES

- Los resultados de este estudio permiten evidenciar que existe un cambio en la composición y estructura de la comunidad macrobentónica entre los años 2005 y 2008, siendo el huracán Dean un factor importante en el cambio de dicha estructura.
- La comunidad del macrobentos presentó una reducción en la cobertura en un 42.53%, aunque muchas especies coralinas como *A. agaricites*, *M. faveolata*, *M. franksi*, *P. astreoides* y *S. siderea* son hoy en día especies dominantes en este arrecife debido a características de su historia de vida que les ha permitido crecer y desarrollarse en esta localidad.
- *Pseudopterogorgia bipinnata* fue la especie dominante en todo el arrecife de Mahahual, debido a su alta capacidad de regenerarse ante fenómenos naturales siendo una buena indicadora ambiental.
- En 2008, las esponjas han aumentado su cobertura estableciéndose como uno de los invertebrados más conspicuos y dominantes en el arrecife de Mahahual, siendo especies oportunistas ya que pueden colonizar rápidamente el sustrato después de fuertes eventos de disturbio.
- Tanto la riqueza, diversidad y equidad en la comunidad arrecifal de Mahahual presentaron una disminución estadísticamente significativa entre los dos años de estudio, indicando que existió una reestructuración de la estructura de la comunidad bentónica en este arrecife después del paso del Huracán Dean.
- El cambio en la cobertura del macrobentos se hizo más evidente en la parte somera del arrecife de Mahahual, revelando una disminución considerable en todo el componente biótico debido a vientos y oleaje de gran intensidad que causan el rompimiento de colonias y el arrastre de fragmentos generado por los huracanes.

- Basamento con macroalga fue el tipo de sustrato característico en Mahahual, así que las algas son altamente abundantes en esta localidad debido a múltiples factores como mortandad coralina, incremento en la concentración de nutrientes y reducción de los herbívoros. Sin embargo basamento y coral muerto reciente son los dos tipos de sustrato que han aumentado su cobertura en este arrecife constituyendo una fuerte evidencia del gran impacto del Huracán Dean sobre el arrecife de Mahahual.
- Basamento y coral muerto reciente podrían servir para la recuperación y de muchas especies macrobentónicas, constituyéndose en un sustrato apto para el asentamiento y desarrollo de muchos organismos.
- Se hace indispensable continuar los estudios en esta localidad para esclarecer que factores son los que podrían tener un mayor impacto en el cambio de la estructura de la comunidad del macrobentos y ver el proceso de recuperación que presenta el arrecife de Mahahual luego del impacto del huracán Dean sobre esta comunidad.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Adjeroud, M.; Chancerelle, Y.; Schrimm, M.; Perez, T.; Lecchini, D.; Galzin, R. & Salvat, B. 2005. Detecting the effects of natural disturbances on coral assemblages in French Polynesia: A decade survey at multiple scales. *Aquat. Living. Resour.* 18: 111-123p.
- Administración Portuaria Integral de Quintana Roo, S.A. de C.V. 2004. Construcción de un muelle de concreto piloteado en Mahahual, Quintana Roo. Manifestación de Impacto Ambiental (modalidad particular). 119p.
- Aguilar, D. 1998. Estructura de la comunidad bentónica del arrecife de Mahahual, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación y Estudios Avanzado- IPN. 81p.
- Alcolado, P. 1999. Comunidades de esponjas de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camaguey, Cuba. *Bol. Inv. Mar. Cost.* 28: 95-124p.
- Alcolado, P.; Claro-Madruga, R.; Martínez-Danaras, B.; Parrado-García P; Cantelar, K.; Hernández, M. & Del Valle, R. 2001. Evaluación ecológica de los arrecifes coralinos del Oeste de Cayo Largo del Sur, Cuba: 1998-1999. *Bol. Inv. Mar. Cost.* 30: 109-132 p.
- Alcolado, P.; García-Parrado, P. & Hernández, D. 2008. Estructura y composición de las comunidades de gorgonias de los arrecifes del Archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba: conectividad y factores determinantes. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras.* 37 (1):9-27 p.
- Alvarado, E.; Duque, F.; Flores, L. & Ramírez, R. 1986. Evaluación cualitativa de los arrecifes coralinos. *Boletín Ecotrópica: Ecosistemas tropicales.* 15: 1-30p

- Álvarez, L.; Millet, M. & Reyes, H. 2009. Impact of hurricanes Emily and Wilma on the coral community of Cozumel island, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 84(3): 295–306p.
- Álvarez, P. 2009. Efecto de los huracanes “Emily” y “Wilma” sobre las comunidades bénticas del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. Tesis de Licenciatura para obtener el título de Biólogo Marino. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 77p.
- Álvarez, L. & Bonilla, M. 2007. Arrecifes coralinos, selvas tropicales y huracanes. *Ciencias*. 85: 14-17p.
- Anthony, S.; Lang, C. & Maguire, B. 1997. Causes of stony coral mortality on a central Bahamian reef. *Proc. 8th. Int. Coral Reefs Symp.* 2:1789-1794p.
- Ardila, N.; Navas, G. & Reyes, J. 2002. Libro rojo de invertebrados marinos de Colombia. Bogotá, Colombia: INVEMAR y Ministerio del Medio Ambiente. La serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. 180p.
- Aronson, R.; Edmunds, W.; Precht, W.; Swanson, D. & Levitan, D. 1994. Large scale, long term monitoring of Caribbean coral reefs: simple, quick, inexpensive techniques. *Atoll Research Bulletin*. 421p.
- Aronson, R. & Precht, W. 2006. Conservation, precaution, and Caribbean reefs. *Coral Reefs*. 25 (3): 441-450p.
- Bak, R. & Steward-Van, Y. 1980. Regeneration of superficial damage in the scleractinian corals *Agaricia agaricites* f. *purpurea* and *Porites astreoides*. *Bulletin of Marine Science*. 30(4): 883-887p.
- Barnes, R. 1977. *Zoología de los Invertebrados*. Editorial Interamericana .2^a edición. 826p.

- Begon, M.; Harper, J. & Townsend, C. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Science Press, Inc., Third Edition Cambridge, USA. 1068p.
- Bellwood, D.; Hughes, T.; Folke, C. & Nystro, M. 2004. Confronting the coral reef. Nature. 429:827-833p.
- Begon, M.; Harper J. & Townsend C. 1995. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega. 886p.
- Borges, J. 2003. Estructura y composición de la comunidad bentónica de los arrecifes coralinos de Quintana Roo, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 48p.
- Borges, J. & Chavez, E. 2007. Patterns of the benthic community structure in coral reefs of the North Western Caribbean. Proceeding of the Caribbean Fisheries Institute. 59:405-414p.
- Brower, J. & Zar, J. 1984. Field and laboratory methods for general ecology, W.C. Brown Publishers. 226 p.
- Bula, G. 2002. Perturbación biológica extrema en los sistemas coralinos del Caribe. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 26(98): 105-110p.
- Caballero, H.; Alcolado, P. & Semidey, A. 2009. Condición de los arrecifes de coral frente a costas con asentamientos humanos y aportes terrígenos: el caso del litoral habanero, Cuba. Rev. Mar. y Cost. 1: 49-72p.
- Caballero, H.; Busutil, L.; García, Y. & Alcolado, P. 2009. Variación espacial en comunidades de esponjas de la costa oriental de Bahía de Cochinos, Cuba. Rev. Mar. y Cost. 1: 95-109p.
- Can, A. 2003. Manejo integrado de recursos costeros en Mahahual reporte final periodo octubre-2002-septiembre-2003. 42p.

- Castellanos, I. & Suárez, E. 1997. Observaciones sobre el zooplankton de la zona arrecifal de Mahahual, Quinta Roo (Mar Caribe Mexicano). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. México. Ser. Zool.* 68(2): 237-252p.
- Cendales, M.; Zea, S. & Díaz, J. 2002. Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las Islas del Rosario e Isla Barú (Mar Caribe, Colombia). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 26 (101): 497-510p.
- Chávez, E.A. 2004. Distribución e inventario de algunas especies bentónicas (hexacorales, octocorales, esponjas y especies misceláneas) en arrecifes del Caribe mexicano. Instituto Politécnico Nacional. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. AS018 México D. F. 40p.
- Chávez, E. & Hidalgo, E. 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM.* 15(1):167-176p.
- Chaves-Fonnegra, A., Zea, S. & Gómez, M. 2007. Abundance of the excavating sponge *Cliona delitrix* in relation to sewage discharge at San Andrés Island, SW Caribbean, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 36: 63-78p.
- Chaves-Fonnegra, A.; López, M.; Parra, F. & Zea, S. 2005. Ecología química de las esponjas excavadoras *Cliona aprica*, *C. caribbaea*, *C. delitrix* y *C. tenuis*. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 34:43-67p.
- Chávez-Hidalgo, A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe Mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz. B.C.S., México. 170p.
- Cho, L. & Woodley, J. 2000. Recovery of reefs at Discovery Bay, Jamaica and the role of *Diadema antillarum*. *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia.* 1: 331-337p.
- Clarke, R. & Gorley, N. 2006. PRIMER V6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

- Coles, S. & Brown, E. 2007. Twenty-five years of change in coral coverage on a hurricane impacted reef in Hawai'i: the importance of recruitment. *Coral Reefs*. 26 (3):705-717p.
- Collin, R.; Diaz, M.; Norenburg, J.; Rocha, R.; Sanchez, J.; Schulze, A.; Schwartz, M. & Valdez, A. 2005. Photographic identification guide to some common marine invertebrates of Boca del Toro, Panama. *Caribbean Journal of Science*. 41(3): 638-707p.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-310p.
- Connell J.; Hughes, P. & Wallace, C. 1997. A 30 year study on coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs*. 67(4): 461- 488p.
- Crabbe, M.; Martínez, E.; García, C.; Chub, J.; Castro, L. & Guy, J. 2008. Hurricanes and corals in Southern Belize: from science to management and policy development. *Proceedings of the 11 International Coral Reef Symposium*. 23: 1173-1176p.
- Crain, C.; Kroeker, K. & Halpern, B. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*. 11: 1304–1315p.
- Dajoz, R. 2001. *Tratado de ecología*. Ediciones Mundi-Prensa. Séptima Edición. 587p.
- Felder, D., & Earle, S. 2009. *Gulf of Mexico origin, waters, and biota: Biodiversity*. Harte Research Institute for Gulf of México Studies Series. 1375p.
- Díaz, M.; Díaz, G.; Garzón-Ferreira, J.; Geister, J.; Sánchez, J. & Zea, S. 1996. *Atlas de los Arrecifes coralinos del Caribe colombiano. Complejos arrecifales*. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras" José Benito Vives de Andrés" INVEMAR. Santa Marta. 83p.

- Díaz, M. & Rützler, K. 2001. Sponges: an essential component of Caribbean coral reefs. *Bulletin of Marine Science*. 69(2): 535–546p.
- Díaz, M. & Zea, S. 2008. Distribución de esponjas sobre la plataforma continental de la Guajira, Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 37(2):27-43p.
- Díaz-Pulido, G.; Sánchez J.A.; Zea, S.; Díaz, J.M. & Garzón J. 2004. Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 28(108): 337-347p.
- Digby, P. y Kepton, R. 1994. *Multivariate analysis of ecological communities*. Ed. Chapman & Hall. 206p.
- Done, T. 1999. Coral community adaptability to environmental change at the scales of regions, reefs and reef zones. *Amer.Zool.* 39:66-79p.
- Fabricus, K.; De'ath, G.; Lee, M.; Done, T.; Cooperand, T. & Burgess, S. 2008. Disturbance gradients on inshore and offshore coral reefs caused by a severe tropical cyclone. *Limnol. Oceanogr.* 53(2): 690–704p.
- Flores, P.; Flores. R.; García, S. & Valdés, A. 2007. Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 78: 33-40p.
- Fonseca, A.; Salas, E. & Cortes, J. 2006. Monitoreo del arrecife coralino Meager Shoal, Parque Nacional Cahuita, Costa Rica (sitio CARICOMP). *Rev. Biol. Trop.* 54 (3): 755-763.
- Franklin, J. 2008. Hurricane Dean. Tropical Cyclone Report. National Hurricane Center. 1-23p. <http://www.nhc.noaa.gov/pdf/TCR>. Abril 2008.
- Freud, J. & Simon, G. 1994. *Estadística elemental*. Octava Edición. Ed. Prentice Hall Hispanoamericana S.A. 543p.

- Gardner, T.; Cote, I.; Gill, J.; Grant, A. & Watkinson, A. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*. 86(1): 174-184p.
- Garzón-Ferreira, J. 1997. Arrecifes coralinos: un tesoro camino a la extinción? Colombia: Ciencia y Tecnología. 15 (1): 11-19p.
- Garzón-Ferreira, J.; Zea, S. & Díaz, J. 2005. Incidence of partial mortality and other health indicators in hard-coral communities or four southwestern Caribbean atolls. *Bulletin of Marine Science*. 76(1): 105-122p.
- Giller, P. 1984. Community structure and the niche. Ed. Chapman y Hall. 176p.
- González, C. 2006. Tratamiento de datos. Universidad de Vigo. 356p.
- Greenaway, A. & Smith, D. 2006. The effects of rainfall on the distribution of inorganic nitrogen and phosphorus in Discovery Bay, Jamaica. *Limnol.Oceanogr*. 51(5): 2206–2220p.
- Guardia, J.; Freixa, M.; Però, M. & Turbany, J. 2007. Análisis de datos en psicología. Delta Publicaciones Universitarias. Primera Edición. 261p.
- Guzmán, H. & Cortes, J. 1989. Coral reef community structure al Cano Island, Pacific Costa Rica. 1989. *Marine Ecology*. 10(1): 23-41p.
- Harmelin, M. & Laboute, P. 1986. Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs*. 5:55-62p.
- Harris, R. 1975. A Primer of Multivariate Statistics. Academic Press, New York. 576p.
- Hirales, M.; Espinoza, J.; Schmook, B.; Ruiz, A. & Ramos, R. 2010. Agentes de deforestación de manglar en Mahahual-Xcalak, Quintana Roo, sureste de México. *Ciencias Marinas*. 36(2): 147–159p.
- Hoegh, O.; Mumby, P.; Hooten, R.; Steneck, R.; Greenfield, P.; Gomez, E.; Harvell, C.; Sale, P.; Edwards, A.; Caldeira, K.; Knowlton, N.; Eakin, C.; Iglesias- Prieto,

- R.; Muthiga, N.; Bradbury, R.; Dubi, A. & Hatzios, M. 2007. Coral reef under rapid climate change and ocean acidification. *Science*. 318: 1737- 1742p.
- Holst, I. & Guzmán, H. 1993. Lista de corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia; Hydrozoa: Milleporina) a ambos lados del istmo de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 41: 535-540p.
- Hughes, T. 1994. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*. 265:1547-1551p.
- Hughes, T. & Tanner, J. 2000. Recruitment failure, life histories, and long-term decline of caribbean corals. *Ecology*. 81: 2250–2263p.
- Hughes, T.; Baird, A.; Bellwood, D.; Card, M.; Connolly, S.; Folke, C.; Grosberg, R.; Hoegh-Guldberg, O.; Jackson, J.; Kleypas, J.; Lough, J.; Marshall, P.; Nystrom, M.; Palumbi, S.; Pandolfi, J.; Rosen, B. & Roughgarden, J. 2003. Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*. 301: 929-933p.
- Humann, P. & DeLoach. 2001. Reef Coral Identification: Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications. Second Edition. 288p.
- Hutchinsons, G. 1978. An introduction to population biology. Yale University Press, New Haven and London. 93p.
- Jordán, E. 1979. Analysis of a gorgonian community in a reef calcareous platform on the Caribbean coast of México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Auton. México*. 6(1):87-96p.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Auton. México*. Vol. 6(1):69-86p.
- Jordan- Dahlgren, E. & Rodríguez, R. 2003. The Atlantic coral reefs of México. *Latin America coral reefs*. ELSEVIER Ed. 131- 158p.

- Kikvidze, Z. & Ohsawa, M. 2002. Measuring the number of co-dominants in ecological communities. *Ecological Research*. 17: 519-525p.
- Knowlton, N.; Lang, J. & Keller, D. 1990. Case study of natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaica Staghorn Corals. *Smithsonian Contributions to the Marine Science*. 31: 24p.
- Knowlton, N. & Jackson, J. 2001. The ecology of coral reefs. In *Marine Community Ecology* (M. D. Bertness, S. Gaines and M. E. Hay, eds.). Sinauer, Sunderland, MA. 395-422p.
- Kohler, K. & Gill, S. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences*. 32 (9): 1259-1269p.
- Krebs, C. 1988. *Ecología: estudio de la distribución y abundancia*. Ed. Harla. 753p.
- Lapointe, B.; Bedford, B. & Baumberger. 2006. Hurricanes Frances and Jeanne Remove Blooms of the Invasive Green Alga *Caulerpa brachypus* forma *parvifolia* (Harvey) Cribb From Coral Reefs Off Northern Palm Beach County, Florida. *Estuaries and Coasts*. 29 (6A) 966–971p.
- Lasker, H. & Coffroth, M. 1999. Response of clonal reef taxa to environmental change. *Amer. Zool.* 39: 92- 103p.
- Lesser, M. 2004. Experimental biology of coral reef ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 300:217-252p.
- Lessios, H. 1988. Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: What Have We Learned? *Annual review of ecology and systematics*. 19: 371-393p.
- Lewis, J. 1974. Settlement and growth factors influencing the contagious distribution of some Atlantic reef corals. *Proceeding of the Second International Coral reef Symposium*. Great Barrier Reef Committee, Brisbane 2: 201- 206p.

- Lirman, D. 2000. Fragmentation in the branching coral *Acropora palmata* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 251: 41–57p.
- Lirman, D.; Glynn, P.; Baker, A. & Leyte, G. 2001. Combined effects of three sequential storms on the Huatulco coral reef tract, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 69(1): 267–278p.
- López-Victoria, M. & Díaz, J. M. 2000. Morfología y estructura de las formaciones coralinas del Archipiélago de San Bernardo, Caribe colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 24(91): 219-230 p.
- Ludwing, A. J. & Reynolds, F.J. 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. A Wiley- Interscience Publication. 337p.
- Macintyre, L.; Glynn, P. & Hinds, F. 2005. Evidence of the role of *Diadema antillarum* in the promotion of coral settlement and survivorship. *Coral reefs*. 24: 273p.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega S.A. Barcelona. España. 991p.
- Martínez, E. 2008. La ciencia en México antes de la Revolución de 1910 Esponjas, lejanos antepasados México, primer lugar de Latinoamérica en fracturas vertebrales Boletín informativo de la Coordinación de la Investigación Científica. Ciudad Universitaria, 92:3p.
- Martínez, S. & Acosta, A. 2005. Cambio temporal en la estructura de la comunidad coralina del área de Santa Marta - Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano). *Bol. Invest. Mar. Cost.* 34: 161-191p.
- McCook, L.; Jompa, J. & Díaz- Pulido, G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanism. *Coral Reefs*. 19: 400-417p.
- Mora, R. 2007. Suelos expansivos de la Ciudad de Limón, Costa Rica: caso urbanización Quiribrí. Proyecto de servicios especializados de laboratorio de

- suelos y rocas (selsyr). Fundación de la universidad de Costa Rica para la investigación. 1-28p.
- Myers, A. & Giller, P. 1988. Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution. Ed. Chapman y Hall. 578p.
- Ortiz, A. 2005. Population Dynamics of Hurricane-Generated Fragments of Elkhorn Coral *Acropora palmata* (Lamarck, 1816). Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas (Oceanografía Biológica). Universidad de Puerto Rico Mayagüez Campus. 89p.
- Ostrander, G.; Meyer, K.; Knobbe, E.; Gerace, D. & Scully, E. 2000. Rapid transition in the structure of a coral reef community: The effects of coral bleaching and physical disturbance. *Science*. 97 (10): 5297–5302p.
- Padilla, C.; Gutiérrez, D.; Lara, M. & García, C. 1992. Coral reef of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Quintana Roo, Mexico. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*. 2: 986-992p.
- Paine, R. 1966. Food webs complexity species diversity. *The American Naturalist*. Vol. 100: 851-886p.
- Pandolfi, J.; Bradbury, R.; Sala, E.; Hughes, T.; Bjorndal, K.; Cooke, R.; McArdle, D.; McClenachan, L.; Newman, J.; Paredes, G.; Warner, R. & Jackson, J. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*. 301: 955-958p.
- Pérez, M. & Romero, J. 2001. *Prácticas de ecología oceánica*. Edicions Universitat de Barcelona. 104p.
- Pimm, L. 1991. The balance of the nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. University of Chicago Press, USA. 39- 57p.

- Pomeroy, R.S.; Parks, J.E. & Watson, L. M. 2004. How is your MPA doing? A guidebook of natural and social indicators for evaluating marine protected area management effectiveness. IUCN, The World Conservation Union, UK.
- Porter, J. 1974. Community structure of coral reef on opposite sides of the Isthmus of Panama. *Science*. 186: 543-545p.
- Portilla, E.; Sánchez, A. & Hernández, D. 2005. El impacto de la biodiversidad del Estado de Veracruz. Instituto de Investigaciones Biológicas. 101-119p.
- Ramírez, A. 1999. *Ecología aplicada: Diseño y análisis estadístico*. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Colección Ecología. 325p.
- Richard, T.; Hilting, A. & Hayes, M. 2001. The Changing Health of Coral Reefs. *Human and Ecological Risk Assessment*. 7 (5):1255-1270p.
- Rivera, E.; Palacio, G.; Villalobos, G.; Silva, R. & Salles, P. 2004. Evaluación de danos en las zonas costeras de la Península de Yucatán por el Huracán "Isidoro". Desarrollo de Propuestas de Investigación y Mitigación en Manejo Integrado de Recursos Costeros. Sección Campeche. Universidad Autónoma de Campeche. 158p.
- Rix, C.; Woods A. & Gwenin, S. 2005. Global Vision International Mahahual, Annual Report 2005. Global Vision International, México Report Series. 1: 126p.
- Rodríguez, A. & Reyes, M. 2008. Evaluación rápida de los efectos del Huracán Beta en la Isla Providencia (Caribe colombiano). *Bol. Invest. Mar. Cost.* 37 (1): 215-222p.
- Rogers, C.; Suchanek, T. & Pecora, F. 1982. Effects of hurricanes David and Frederic (1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities: St. Croix, U.S. *Virgin Islands Bulletin of Marine Science*. 32(2): 532-548p.
- Rogers, C. 1990. Response of coral reefs organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 185-190p.

- Rogers, C. 1993. Hurricanes and coral reefs: The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*. 12(3-4): 127-1337p.
- Rogers, C.; McLain, L. & Tobias, C. 1991. Effects of Hurricane Hugo (1989) on a Coral Reef in St. John. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78: 189-199p.
- Sánchez, J., Díaz, J. & Zea, S. 1997. Gorgonian communities in two contrasting environments on oceanic atolls of the south-western Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 612: 453-465p.
- Sánchez, J. & Lasker, 2004. Do multibranched colonial organisms exceed normal growth after partial mortality?. *Proc. R. Soc. Lond.* 271: 117–120p.
- Salazar, S. 2002. Huracanes y biodiversidad costera tropical. *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 415-428p.
- Sarmiento, F.; Vera, F. & Juncosa, J. 2000. Diccionario de ecología: paisajes, conservación y desarrollo sustentable para Latinoamérica. Editorial Abya Yala. 226p.
- Schonwald, N. 1998. Distribución y composición de los hábitats marinos asociados a las estructuras arrecifales del Área de isla Grande, Archipiélago del Rosario, Caribe Colombiano. Trabajo de grado. Universidad de los Andes. Departamento de Biología. Bogotá. 87p.
- Smith, A.; Rogers, C. & Bouchon, C. 1999. Status of Western Atlantic coral reefs in the Lesser Antilles. *Proc 8th Int Coral Reef Syrn.* 1:351-356p.
- Smith, J.; Smith, C. & Hunter, C. 2001. An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs*. 19: 332-324p.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15:353-391p.

- Stiling, P. 1999. Ecology: Theories and applications. 3rd. Ed. Prentice-Hall. 615p.
- Suárez, I. 2005. Bases ecológicas para la conservación de un arrecife coralino del Caribe Mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 98p.
- Suárez, A. 2008. Fauna asociada a mantos de *Sargassum* (ochrophyta: fucales) en el Sauzoso, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 145p.
- Tanner, J. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. J. Exp.Mar.Biol.Ecol. 90:151-168p.
- Tripp, A. 2008. Comunidades de moluscos asociados a ambientes de carbonatos modernos en el Golfo de California. Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 167p.
- Turner, M.; Collins, S.; Lugo, A.; Magnuson, J.; Rupp, T. & Swanson, F. 2003. Disturbance dynamics and ecological response: the contribution of long-term ecological research. BioScience. 53(1): 46-56p.
- Vermeji, M. 2006. Early life- history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life- history strategy. Coral Reefs. Vol.25: 59-71p.
- Vidal, A.; Villamil, C. & Acosta, A. 2005. Composición y densidad de corales juveniles en dos arrecifes profundos de San Andrés Isla, Caribe Colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 34: 211-225p.
- Weil, E. 2006. Diversidad y abundancia relativa de corales, octocorales y esponjas en el Parque Nacional Jaragua, Republica Dominicana. Rev. Biol. Trop. 54 (2): 423-443p.

- Wilkinson, C. 1983. Net Primary Productivity in Coral Reef Sponges. *Science*. 219 (4583): 410 – 412p.
- Wilkinson, C. 1999. Global and local threats to coral reef functioning and existence: review and predictions. *Marine and Freshwater Research*. 50: 867- 878p.
- Wilkinson, C. & Souter, D. 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reef Monitoring Network, and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville. 152p.
- White, P. & Pickett, S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. Academic Press. 457p.
- Woodley, J.; Chornesky, E.; Clifford, P.; Jackson, J.; Kaufman, L.; Knowlton, N.; Lang, J.; Pearson, M.; Porter, J.; Rooney, M.; Rylaarsdam, K.; Tunnicliffe, V.; Wahle, C.; Wulf, J.; Curtis, A.; Dullmeyer, M.; Jupp, B.; Koehl, M.; Neigel, J. & Sides, E. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science*. 214: 749-755p.
- Yoshioka, B. 1979. Aspects of the ecology of *Pseudopterogorgia americana* and *Pseudopterogorgia acerosa*. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad de Puerto Rico Mayagüez. 140p.
- Yoshioka, P. & Buchanan, B. 1987. Variable effects of hurricane David on the shallow water gorgonians of Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 40(1): 132-144p.
- Zacharias, M. & Roff, J. 2001. Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw Ecosyst*. 11: 59-76p.
- Zea, S. 1994 Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. In: Soest RWM van, Kempen TMG van, Braekman J-C (eds). *Sponges in time and space*. A. A. Balkema, Rotterdam. 257-264p.

- Zea, S. 2001. Patterns of sponge (Porifera, Desmospongiae) distribution in remote, oceanic reef complexes of the southwestern Caribbean. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 25(97): 579-592p.
- Zea, S.; Garzón, G. & Díaz, J. 1998. Biotic changes in the reef complex of San Andres Island (Southern Caribbean Sea, Colombia) occurring over nearly three decades. *Atoll Research Bulletin.* 456: 29p.
- Zea, S.; Duque, C.; Castellanos, L.; Chaves-Fonnegra, A.; Márquez, J. & Osorno, O. 2007. Impacto de esponjas excavadoras incrustantes en arrecifes del Caribe Colombiano II: mecanismos biológicos y químicos de agresión contra corales arrecifales. *Informe Temático.* 63p.

ANEXOS

Anexo A. 1. Cobertura (m²) del componente biótico y abiótico en el arrecife de Mahahual en 2005 (donde T hace referencia a cada uno de los transectos evaluados).

MACROBENTOS	2005								
	SOMERO					PROFUNDO			
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
<i>Acropora cervicornis</i>	0.0030	0.0000	0.0084	0.0039	0.0407	0.0017	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Agaricia agaricites</i>	0.1974	0.2272	0.1441	0.0279	0.0923	0.1632	0.1723	0.3038	0.2031
<i>Agaricia humilis</i>	0.0030	0.0116	0.0000	0.0084	0.0045	0.0000	0.0000	0.0424	0.0000
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.0030	0.0000	0.0034	0.0000	0.0000	0.0000	0.0311	0.0228	0.0367
<i>Colpophyllia natans</i>	0.0433	0.0813	0.1786	0.0279	0.0000	0.0403	0.1260	0.0000	0.1486
<i>Dichocoenia stokesii</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0116	0.0000	0.0137
<i>Diploria strigosa</i>	0.0030	0.0000	0.0226	0.0000	0.0206	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.2416	0.0000	0.0000	0.2093	0.0174	0.2019	0.1322	0.0000	0.1559
<i>Eusmilia fastigiata</i>	0.0034	0.0000	0.0342	0.0000	0.0000	0.0003	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Leposeris cucullata</i>	0.0043	0.0900	0.0087	0.0380	0.0000	0.0036	0.0000	0.0544	0.0000
<i>Madracis formosa</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0034	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Madracis pharensis</i>	0.0030	0.0125	0.0093	0.0000	0.0123	0.0000	0.0150	0.0000	0.0176
<i>Madracis senaria</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0056	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Manicina areolata</i>	0.0030	0.0000	0.0151	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Millepora alaicornis</i>	0.0030	0.0168	0.0114	0.0256	0.0081	0.0000	0.0101	0.0000	0.0119
<i>Millepora complanata</i>	0.0030	0.0006	0.0000	0.0067	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Millepora squarrosa</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0677	0.0202	0.0000	0.0275	0.0000	0.0000
<i>Meandrina meandrites</i>	0.0909	0.0039	0.0038	0.0610	0.0068	0.0760	0.0293	0.0173	0.0346
<i>Mycetophyllia lamarkiana</i>	0.0024	0.0000	0.0045	0.0000	0.0225	0.0020	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Montastraea annularis</i>	0.0119	0.0926	0.1183	0.0922	0.1357	0.0099	0.0038	0.1972	0.0044
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.0438	0.1535	0.0763	0.0879	0.2924	0.0408	0.1434	0.0693	0.1591
<i>Montastraea faveolata</i>	0.3749	0.1860	0.2374	0.2879	0.1947	0.3133	0.2065	0.1891	0.2435
<i>Montastraea franksi</i>	0.2520	0.2212	0.0000	0.1106	0.1135	0.2106	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Portes branneri</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0034	0.0000	0.0040
<i>Portes astreoides</i>	0.1842	0.0962	0.0622	0.0033	0.0000	0.1539	0.0979	0.0187	0.1154
<i>Portes divaricata</i>	0.0030	0.0079	0.0179	0.0171	0.0067	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Portes portes</i>	0.0025	0.0000	0.0041	0.0040	0.0173	0.0021	0.0124	0.0736	0.0146
<i>Siderastrea siderea</i>	0.0049	0.0121	0.0000	0.0263	0.0000	0.0041	0.0162	0.1074	0.0192
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0091	0.0000
<i>Binareum asbestinum</i>	0.0131	0.0051	0.0094	0.0190	0.0029	0.0151	0.0182	0.0116	0.0215
<i>Furcraea caliculata</i>	0.0030	0.0208	0.0000	0.0205	0.0043	0.0000	0.0000	0.0064	0.0000
<i>Euricea laciniata</i>	0.0422	0.0407	0.0507	0.0174	0.0159	0.0353	0.0266	0.0000	0.0314
<i>Euricea palmeri</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0139	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Euricea tourneforti</i>	0.0033	0.0425	0.0243	0.0000	0.0063	0.0077	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Euricea sp</i>	0.0030	0.0537	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0139	0.0000	0.0164
<i>Euricea succinea</i>	0.0030	0.0267	0.0054	0.0414	0.0157	0.0000	0.0214	0.0000	0.0252
<i>Gorgonia mariae</i>	0.0036	0.0163	0.0000	0.0056	0.0000	0.0055	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Gorgonia ventalina</i>	0.0959	0.0276	0.1056	0.0076	0.0987	0.0802	0.1483	0.0303	0.1748
<i>Plexaura hornomalla</i>	0.0243	0.1081	0.0446	0.0082	0.0252	0.0203	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Plexaura flexuosa</i>	0.0030	0.0566	0.0268	0.0073	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Pseudoplexaura flagellosa</i>	0.0156	0.0813	0.0000	0.0286	0.0051	0.0130	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Pseudoplexaura crucis</i>	0.0030	0.0050	0.0000	0.0069	0.0000	0.0000	0.0067	0.0000	0.0000
<i>Pseudopterogorgia bipinnata</i>	0.2177	1.0966	0.1869	0.1541	0.1134	0.1819	0.1533	0.1610	0.1308
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	0.1334	1.0097	0.1840	0.2406	0.0465	0.1095	0.0367	0.3831	0.0432

2005

MACROBENTOS	SOMERO					PROFUNDO			
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
<i>Agelas conifera</i>	0.0030	0.0293	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1382	0.0300
<i>Aiolochroia crassa</i>	0.0039	0.0004	0.0008	0.0000	0.0010	0.0008	0.0017	0.0278	0.0320
<i>Amphimedon compressa</i>	0.0030	0.0362	0.0000	0.0010	0.0000	0.0000	0.0053	0.0113	0.0363
<i>Aplysina cauliformis</i>	0.0030	0.0020	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0059	0.0000	0.0300
<i>Aplysina fistularis</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0020	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Aplysina fulva</i>	0.0073	0.0080	0.0000	0.0000	0.0000	0.0061	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Callyspongia olicifera</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0019	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Callyspongia vaginalis</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0062	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Cliona caribbaea</i>	0.1118	0.0306	0.0035	0.0305	0.0024	0.0935	0.1195	0.0274	0.1408
<i>Cliona delitrix</i>	0.0435	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0405	0.0361	0.0036	0.0425
<i>Cliona tenuis</i>	0.0016	0.0022	0.0000	0.0000	0.0000	0.0013	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Cliona varians</i>	0.0030	0.0528	0.0016	0.0063	0.0000	0.0000	0.0079	0.0591	0.0393
<i>Ectyoplasia ferox</i>	0.0034	0.0069	0.0000	0.0000	0.0000	0.0003	0.0000	0.0495	0.0300
<i>Ircinia feix</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0022	0.0300
<i>Ircinia sp</i>	0.0030	0.0068	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0171	0.0300
<i>Ircinia strobilina</i>	0.0235	0.0054	0.0050	0.0000	0.0000	0.0196	0.0000	0.0026	0.0300
<i>Iotrochota birotulata</i>	0.0240	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0201	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Monanchora arbuscula</i>	0.0030	0.0000	0.0047	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0285	0.0300
<i>Mycale laevis</i>	0.0031	0.0035	0.0101	0.0033	0.0018	0.0026	0.0017	0.0000	0.0320
<i>Niphates digitalis</i>	0.0030	0.0040	0.0000	0.0134	0.1102	0.0000	0.0079	0.0182	0.0393
<i>Niphates erecta</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0017	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Plakortis spp</i>	0.0026	0.0000	0.0081	0.0000	0.0014	0.0022	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	0.0030	0.0009	0.0106	0.0011	0.0016	0.0000	0.0011	0.0022	0.0313
<i>Verongia gigantea</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0234	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
<i>Verongia reisiwigi</i>	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0010	0.0000	0.0000	0.0000	0.0300
SUSTRATO NO VIVO									
Arena	0.0215	0.0542	0.1200	0.2447	0.0008	0.3765	0.0597	0.0186	0.0125
Basamento	0.0029	0.0031	0.0399	0.1326	0.0379	0.2113	0.1997	0.1991	0.1307
Basamento con Alga Coralina	0.0403	0.1140	0.0148	0.1302	0.0131	0.0591	0.5223	0.1615	0.0200
Coral Muerto Reciente	0.0324	0.0684	0.0466	0.0017	0.0026	0.0015	0.0317	0.2006	0.2329
Coral Muerto con Algas	0.3658	0.5894	0.4171	1.4706	0.9736	0.2612	0.4948	0.8656	1.4470
Basamento con Macroalgas	3.0611	1.0487	3.6836	2.0101	3.4764	3.2017	3.0082	2.4406	2.0951
Escombro	0.2218	0.0280	0.0354	0.2686	0.0014	0.0096	0.0326	0.0286	0.0328
TOTAL AREA TRANSECTO (m ²)	6.0030	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000

Anexo A. 2. Cobertura (m²) del componente biótico y abiótico en el arrecife de Mahahual en 2008 (donde T hace referencia a cada uno de los transectos evaluados).

2008									
MACROBENTOS	SOMERO				PROFUNDO				
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
<i>Agaricia agaricoides</i>	0.1181	0.1708	0.0771	0.0473	0.1731	0.2496	0.0768	0.2197	0.1328
<i>Agaricia fragilis</i>	0.0000	0.0000	0.0017	0.0009	0.0055	0.0000	0.2072	0.0070	0.0000
<i>Agaricia humilis</i>	0.0107	0.0000	0.0000	0.0175	0.0225	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Colpophyllia natans</i>	0.0411	0.0088	0.0025	0.0109	0.0030	0.0000	0.0000	0.1629	0.0000
<i>Dichocoena stokesii</i>	0.0070	0.0029	0.0007	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Diploria strigosa</i>	0.0381	0.0392	0.0000	0.0000	0.0232	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Diploria labyrinthiformis</i>	0.0882	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Favia fragum</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0032	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Isophyllastrea rigida</i>	0.0000	0.0057	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Leptoseris cucullata</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0242	0.0000	0.0000
<i>Madracis accaotis</i>	0.0000	0.0017	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Madracis pharensis</i>	0.0067	0.0013	0.0000	0.0000	0.0040	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Millepora albicornis</i>	0.0005	0.0031	0.0000	0.0009	0.0021	0.0000	0.0000	0.0000	0.0024
<i>Meandrina meandrites</i>	0.0000	0.0000	0.0034	0.0000	0.0033	0.0206	0.0028	0.0034	0.0261
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	0.0073	0.0055	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0035
<i>Montastraea annularis</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0088
<i>Montastraea cavernosa</i>	0.0496	0.0184	0.0574	0.0000	0.0454	0.0000	0.0091	0.0000	0.0900
<i>Montastraea favoolata</i>	0.1420	0.0802	0.0646	0.2128	0.0023	0.1752	0.0352	0.1854	0.0896
<i>Montastraea franksi</i>	0.0130	0.0069	0.0177	0.2915	0.0031	0.0519	0.0283	0.0087	0.5874
<i>Porites branneri</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Porites astreoides</i>	0.0335	0.0020	0.0466	0.1224	0.0201	0.0382	0.0000	0.0563	0.0579
<i>Porites porites</i>	0.0188	0.0116	0.0008	0.0000	0.0030	0.0000	0.0015	0.0000	0.0009
<i>Siderastrea siderea</i>	0.0409	0.0726	0.1079	0.0008	0.0032	0.0040	0.0088	0.0355	0.0000
<i>Solenastrea bourmoni</i>	0.0000	0.0179	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Briareum asbestinum</i>	0.0075	0.0012	0.0007	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011
<i>Erythropodium caribaeorum</i>	0.0462	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Eunicea laciniata</i>	0.0103	0.0271	0.0101	0.0082	0.0030	0.0000	0.0000	0.0000	0.0017
<i>Eunicea pallida</i>	0.0043	0.0173	0.0011	0.0148	0.0047	0.0414	0.0156	0.0056	0.0000
<i>Eunicea palmeri</i>	0.0092	0.0105	0.0000	0.0190	0.0030	0.0000	0.0047	0.0000	0.0397
<i>Eunicea tourneforti</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030	0.0040	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Eunicea succinea</i>	0.0000	0.0000	0.0095	0.0261	0.0236	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Gorgonia mariae</i>	0.0027	0.0000	0.0026	0.0000	0.0030	0.0057	0.0081	0.0038	0.0000
<i>Gorgonia ventalina</i>	0.0023	0.0384	0.0423	0.0705	0.0032	0.0133	0.0081	0.0000	0.0035
<i>Plexaura homomalla</i>	0.0536	0.0165	0.0022	0.0505	0.0356	0.0000	0.0000	0.0000	0.0148
<i>Plexaura flexuosa</i>	0.0448	0.0113	0.0011	0.0000	0.0355	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Plexaurella nutans</i>	0.0396	0.0551	0.0511	0.0036	0.0433	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Pseudopterogorgia americana</i>	0.0000	0.0115	0.2616	0.0000	0.0024	0.0101	0.0043	0.0104	0.1151
<i>Pseudopterogorgia bipinnata</i>	0.3004	0.3593	0.2689	0.1534	0.0141	0.3558	0.2666	0.4370	0.1293

2000

MACROBENTOS	SOMERO				PROFUNDO				
	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
<i>Agelas clathrodes</i>	0.0005	0.0000	0.0000	0.0000	0.0021	0.0231	0.0043	0.0000	0.0028
<i>Agelas citrina</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0046	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Agelas conifera</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0304	0.0000	0.0000
<i>Agelas dispar</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.1390	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Agelas tubulata</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0429	0.0000
<i>Aiolocnroia crassa</i>	0.0013	0.0004	0.0000	0.0100	0.0036	0.0350	0.0091	0.0016	0.0046
<i>Amphimedon compressa</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0081	0.0234	0.0023	0.0000
<i>Aplysina archeri</i>	0.0000	0.0000	0.0034	0.0000	0.0000	0.0000	0.0006	0.0000	0.0000
<i>Aplysina californica</i>	0.0008	0.0000	0.0058	0.0047	0.0045	0.0007	0.0078	0.0000	0.0000
<i>Aplysina fistularis</i>	0.0000	0.0008	0.0000	0.0000	0.0000	0.0004	0.0222	0.0019	0.0010
<i>Aplysina fulva</i>	0.0000	0.0019	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Aplysina insularis</i>	0.0044	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Aplysina lacunosa</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0066	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Ciona caribbaea</i>	0.0334	0.0060	0.0014	0.0346	0.0000	0.0635	0.0287	0.0018	0.0917
<i>Ciona laticavicola</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0303	0.0005	0.0000	0.0000
<i>Ciona tonuis</i>	0.0000	0.0000	0.0003	0.0000	0.0059	0.0000	0.0000	0.0018	0.0000
<i>Ciona varians</i>	0.0000	0.0000	0.0007	0.0215	0.0000	0.0290	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Ectyoplasia ferox</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0158	0.0464	0.0014	0.0000
<i>Geodia neopluri</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0120	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Ircinia felix</i>	0.0012	0.0032	0.0000	0.0064	0.0051	0.0000	0.0000	0.0000	0.0202
<i>Ircinia strobilina</i>	0.0000	0.0026	0.0000	0.0189	0.0212	0.0121	0.0193	0.0000	0.0369
<i>Lissodendoryx colombiensis</i>	0.0000	0.0000	0.0010	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Monanchora arbuscula</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0237	0.0000	0.0047	0.0000
<i>Mycale laevis</i>	0.0017	0.0000	0.0000	0.0033	0.0000	0.0000	0.0000	0.0008	0.0000
<i>Neofibularia noltangere</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0900	0.6811	0.0000	0.0000	0.0173	0.0026
<i>Niphates digitals</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0204	0.0039	0.0179	0.0053	0.0000	0.0031
<i>Niphates erecta</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Plakortis spp</i>	0.0000	0.0000	0.0024	0.0000	0.0000	0.0000	0.0264	0.0000	0.0000
<i>Siphonodictyon coralliphagum</i>	0.0011	0.0003	0.0002	0.0000	0.0026	0.0007	0.0000	0.0026	0.0049
<i>Verongula rigida</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0007	0.0000
SUSTRATO NO MVO									
Arena	0.0378	0.4614	0.2923	0.0000	0.0000	0.0098	0.0000	0.0000	0.0000
Basamento	1.0154	3.0768	2.7115	1.1864	0.6423	0.9058	0.1163	0.9731	0.4111
Basamento con Alga Coralina	0.0446	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.4443	0.1287	0.1059	0.0507
Basamento con Macroalgas	2.9356	1.0527	1.2026	1.9042	0.8720	1.5584	4.1046	2.8917	1.3057
Coral Muero con Algas	0.6267	0.2401	0.5109	0.7185	2.1332	0.1425	0.7173	0.5805	1.5638
Coral Muero Reciente	0.0361	0.0478	0.0523	0.6775	0.9909	0.5702	0.0073	0.2332	1.1825
Escombros	0.1230	0.1090	0.1831	0.0972	0.1500	1.1322	0.0000	0.0000	0.0140
TOTAL AREA TRANSECTO (m ²)	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000

Anexo A.3. Listado taxonómico de especies de hexacorales, estudiados en este trabajo. Para la elaboración de este listado se tomo en cuenta el libro de Veron (2000) y de Reyes *et al.*, 2010.

Phylum Cnidaria

Clase Hidrozoa

Orden Milleporina

Familia Milleporidae

Millepora alcicornis

Millepora complanata

Millepora squarrosa

Clase Anthozoa

Orden Scleractinia

Familia Acroporidae (Verril, 1902)

Acropora cervicornis (Lamarck, 1816)

Acropora palmata (Lamarck, 1816)

Familia Agariciidae (Gray, 1847)

Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758)

Agaricia fragilis (Dana, 1846)

Agaricia humilis (Verril, 1902)

Agaricia tenuifolia (Dana, 1846)

Leptoseris cucullata (Ellis & Solander, 1786)

Familia Astrocoeniidae

Stephanocoenia intersepta (Lamarck, 1816)

Familia Caryophyllidae (Dana, 1846)

Eusmilia fastigiata (Pallas, 1766)

Familia Faviidae (Gregory, 1900)

Colpophyllia natans (Houttuyn, 1772)

Diploria labyrinthiformis (Linnaeus, 1758)

Diploria strigosa (Dana, 1846)

Favia fragum (Esper, 1795)

- Manicina aerolata* (Linnaeus, 1758)
- Montastraea annularis* (Ellis y Solander, 1786)
- Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767)
- Montastraea faveolata* (Ellis y Solander, 1786)
- Montastraea franksi* (Gregory, 1895)
- Solenastrea bournoni* (Milne-Edwards & Haime, 1850)
- Familia Meandrinidae (Gray, 1847)
- Dichocoenia stokesi* (Milne Edwards & Haime, 1848)
- Meandrina meandrites* (Linnaeus, 1758)
- Familia Mussidae Ortmann, 1890
- Isophyllastrea rigida* (Dana, 1846)
- Isophyllia sinuosa* (Ellis y Solander, 1786)
- Mycetophyllia lamarckiana* (Milne-Edwards & Haime, 1848)
- Familia Pocilloporidae (Gray, 1842)
- Madracis decactis* (Lyman, 1859)
- Madracis formosa* (Wells, 1973)
- Madracis pharensis* (Heller, 1868)
- Madracis senaria* (Wells, 1974)
- Familia Poritidae, (Gray, 1842)
- Porites astreoides* (Lamarck, 1816)
- Porites branneri* (Rathbun, 1888)
- Porites divaricata*
- Porites porites* (Pallas, 1866)
- Familia Siderastreidae Vaughan & Wells, 1943
- Siderastrea siderea* (Ellis & Solander, 1786)

Anexo A.4. Listado taxonómico de especies de octocorales estudiados en este trabajo. Para la elaboración de este listado se tomo en cuenta el libro de Veron (2000) y la guía fotográfica de identificación de invertebrados marinos de Bocas del Toro, Panamá (Collin *et al.*, 2005).

Phylum Cnidaria

Clase Anthozoa

Subclase Octocorallia

Orden Alcyonacea

Familia Briareidae

Briareum asbestinum (Pallas, 1766)

Familia Anthothelidae

Erythropodium caribaeorum (Duchassaing & Michelotti, 1860)

Orden Gorgonacea

Familia Gorgoniidae

Gorgonia mariae (Bayer, 1961)

Gorgonia ventalina (Linnaeus, 1758)

Pseudopterogorgia americana (Gmelin, 1791)

Pseudopterogorgia bipinnata (Verrill, 1864)

Familia Plexauridae

Eunicea calyculata (Ellis & Solander, 1786).

Eunicea laciniata (Duchassaing & Michelotti, 1860)

Eunicea pallida (García-Parrado & Alcolado, 1997)

Eunicea palmeri (Bayer, 1961)

Eunicea succinea (Pallas, 1766)

Eunicea tourneforti (Milne Edwards & Haime, 1857)

Plexaura flexuosa (Esper, 1792)

Plexaura homomalla (Esper, 1792)

Plexaurella nutans (Duchassaing & Michelotti, 1860)

Pseudoplexaura crucis (Bayer, 1961)

Pseudoplexaura flagellosa (Houttuyn, 1772)

Anexo A.5. Listado taxonómico de especies de octocorales estudiados en este trabajo. Para la elaboración de este listado se tomo en cuenta la guía fotográfica de identificación de invertebrados marinos de Bocas del Toro, Panamá (Collin *et al.*, 2005) y el libro de Felder y colaboradores (2009)

Phylum Porifera

Clase Desmospongiae

Familia Agelasidae

Agelas citrina (Gotera & Alcolado ,1987)

Agelas clathrodes (Schmidt, 1869).

Agelas conifera (Schmidt, 1870).

Agelas dispar (Duchassaing & Michelotti, 1864)

Agelas tubulata (Lehnert & Van Soest ,1996).

Familia Aplysinidae

Aiolochoxia crassa (Hyatt, 1875)

Aplysina archeri (Higgin, 1875)

Aplysina cauliformis A (Carter, 1882)

Aplysina fistularis (Pallas, 1766)

Aplysina fulva (Pallas, 1776)

Aplysina insularis (Duchassaing & Michelotti, 1864)

Aplysina lacunosa (Pallas ,1766)

Verongula gigantea (Hyatt, 1975)

Verongula reiswigi (Alcolado, 1984)

Verongula rigida (Esper, 1794)

Familia Callyspongiidae

Callyspongia plicifera (Lamarck, 1814)

Callyspongia vaginalis (Lamarck, 1814)

Familia Clionaidae

Cliona caribbaea (Carter, 1882)

Cliona delitrix (Pang, 1974)

Cliona laticavicola (Pang, 1973)

- Cliona tenuis* (Zea & Weil, 2003)
Cliona varians (Duchassaing & Michelotti, 1864)
- Familia Coelosphaeridae
Lissodendoryx colombiensis (Zea & Van Soest, 1986)
- Familia Crambeidae
Monanchora arbuscula (Duchassaing & Michelotti, 1864)
- Familia Desmacellidae
Neofibularia nolitangere (Duchassaing & Michelotti, 1864)
- Familia Geodiidae
Geodia neptuni
- Familia Haplosclerida
Siphonodictyon coralliphagum
- Familia Iotrochotidae
Iotrochota birotulata (Higgin, 1876)
- Familia Irciniidae
Ircinia felix (Duchassaing & Michelotti, 1864)
Ircinia strobilina (Lamarck, 1816)
- Familia Mycalidae
Mycale laevis (Carter, 1882)
- Familia Niphatidae
Amphimedon compressa (Duchassaing & Michelotti, 1864)
Niphates digitalis (Lamarck, 1814)
- Familia Plakinidae
Plakortis spp (Carter, 1882)
- Familia Raspailiidae
Ectyoplasia ferox (Duchassaing & Michelotti, 1864)

