

ARTÍCULO INVITADO

REVISIÓN

Huracanes y biodiversidad costera tropical

Sergio I. Salazar-Vallejo

Depto. Ecología Acuática, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal QR 77000 México, corel: salazar@ecosur-qroo.mx

Recibido 17-VIII-2000. Corregido 15-II-2002. Aceptado 29-V-2002.

Abstract: Tropical coastal biodiversity has been modulated by tropical storms during a long time and it is currently facing a heavy human impact. The purpose of this review is to compile the available information to improve our understanding of hurricane impacts and to promote the establishment of coastal landscape monitoring, because that is the best way to assess these impacts. Although generalizations on hurricane effects are elusive, some historical dynamics and temporal relationships are included and some details are presented on the impacts by resuspension and movement of sediments, storm waves, and breaking off of coral reef organisms. Some effects on marine turtles and coastal forests are also briefly pointed out.

Key words: sediments, algae, sponges, corals, disturbance.

La biodiversidad costera está amenazada por diversas causas en el mundo incluyendo el impacto humano; en los trópicos, incluye a los manglares, pastos marinos y arrecifes coralinos que son muy ricos en invertebrados, peces y plantas y rivalizan en complejidad con los bosques tropicales (Salazar-Vallejo y González 1993). Entendemos poco de los procesos en estas comunidades ya que de muchos grupos no conocemos en detalle las especies más importantes (biomasa, dominancia, reguladoras) y son raros los estudios de largo plazo. La evolución en estos ecosistemas tropicales se asocia con eventos naturales de magnitud variada (Nott y Hayne 2001) y su salud es afectada por acciones humanas; entre los primeros están los huracanes (o ciclones) y se caracterizan por vientos intensos, oleaje de gran altura e intensidad cuyos efectos repercuten a mayor profundidad, incluyendo resuspensión de sedimentos, fractura de organismos duros y arrastre de fragmentos u organismos completos que no pueden escapar del enérgico movimiento del agua. El impacto de un ciclón puede trans-

formar en un día la distribución y abundancia de los organismos y generar patrones muy distintos a los previos (Woodley *et al.* 1981) y a más largo plazo, estos episodios destructivos promueven cambios evolutivos en el ecosistema (Boero 1996, Scheffer *et al.* 2001). El impacto humano se liga con nuestra expansión poblacional en los últimos cinco siglos; hemos transformado el paisaje, modificado las poblaciones de consumidores, aportado nutrientes por el drenaje, introducido otros contaminantes y estamos ocasionando cambios globales en la temperatura (Cortés 1997, Jackson 2001).

Ante el impacto de un huracán, los sitios someros o con reducido cambio por mareas y que están en las trayectorias de los ciclones, resultan muy afectados. El monitoreo en el litoral Caribe de Panamá mostró que los ciclones afectan la distribución y abundancia de los organismos ahí presentes (Cubit 1994). La relación entre la frecuencia de las tormentas y la estructura de los arrecifes coralinos fue anticipada por Goreau (1959). También la falta de tormentas podría explicar el gran tamaño que

han alcanzado algunos invertebrados recogidos en aguas someras en las expediciones realizadas en el pasado. Así, sin una perturbación importante en más de 20 años, los animales longevos pueden alcanzar gran tamaño.

A pesar de que los arrecifes han resistido algunos eventos de extinción masiva y los impactos de las glaciaciones, su futuro es sombrío porque el calentamiento global hará subir el nivel medio del mar y tendremos mayores períodos con temperaturas elevadas, lo que promovería mayores frecuencia e intensidad de tormentas y de blanqueo y esto podría menguar la capacidad de reconstrucción y crecimiento de las estructuras arrecifales (Salazar-Vallejo 1998, Knowlton 2001), o mantener a la comunidad en etapas seriales tempranas (Done 1999). También hemos aumentado el uso comercial y recreacional de los arrecifes y causado gran daño cerca de las zonas densamente pobladas y sobre las poblaciones de peces. La única alternativa es el establecer planes de manejo integrado de los recursos costeros, si es que queremos que perduren para el futuro y ellos deberían incluir programas de monitoreo (Sebens 1994). En esta revisión presentaré los aspectos principales inherentes al efecto directo del paso de un huracán sobre las comunidades costeras del Gran Caribe (Salazar-Vallejo 2000), especialmente de ambientes arrecifales, aunque se incluirán datos de otras regiones para complementar el panorama. Debo agregar que la búsqueda de la literatura se concentró en la última década y, por tanto, esta síntesis no es exhaustiva sino selectiva.

HISTORIA

Reading (1990) examinó la frecuencia y distribución de las tormentas tropicales en el Caribe y notó que ha habido diferencias en las rutas principales y en los niveles de actividad. Hubo mayor nivel de actividad ciclónica durante las décadas de 1770-1780, 1810 y 1930-1950, mientras que la actividad declinó en los 1650, 1740, 1860 y durante el inicio del siglo XX. Desde mediados de ese siglo, las rutas

cambiaron hacia el este y hubo mayor incidencia en la orientación de las rutas de huracanes por las latitudes medias (15-25° N). Esta variación de la actividad parece haberse presentado también entre milenios; la evidencia reside en los cambios en la tasa de sedimentación en algunos lagos costeros, misma que puede indicar cambios en la frecuencia de tormentas mayores (Liu y Feran 2000). Fueron calmos los períodos entre el -5000 al -3400 y del -1000 al año +1, mientras que los años -3400 al -1000 tuvieron mayor actividad, en particular durante el primer milenio. Esta variación podría ligarse con los cambios en la posición del "jet stream" y el centro de alta presión de Bermuda; habría mayor frecuencia e intensidad cuando el "jet stream" se mueve al norte y el centro de la alta sobre Bermuda se aproxima a las Antillas menores.

Cuando se empezaron a estudiar y a caracterizar los arrecifes coralinos del norte de Jamaica en los 1950-1970, las zonas someras estaban dominadas por cuernos de alce (*Acropora palmata*) y cuernos de ciervo (*A. cervicornis*). Cuando los ciclones de 1980 y 1988 demolieron ese predominio, las tormentas parecieron atípicas, pero durante los 120 años previos, unos 35 huracanes pasaron a unos 360 km o menos (200 millas náuticas) de la bahía Discovery. A falta de información sobre su intensidad, Woodley (1992) consideró que una estimación del impacto sería el recíproco de la distancia al paso del centro del huracán; los datos indican que a 65 km del ojo del ciclón (50 km según Willoughby 1999), se generan olas capaces de destruir los corales; así, hubo unos 13 años, de los últimos 120, en que los ciclones pasaron a esa distancia de Jamaica, con un intervalo promedio de 6.5 años. Las colonias grandes del cuernos de alce de más de 1 m de alto, requieren en general de unos 12 años para desarrollarse y en 33 años los arrecifes no habían tenido perturbaciones mayores por más de ese período; 24 de ellos (1956-80) estaban en el intervalo de 36 años de 1944 a 1980. Por ello, según Woodley (1992), el desarrollo espectacular de estos corales en Jamaica sería atípico

y correspondería con un extremo de una condición variable (Woodley 1992); no obstante, el registro fósil muestra que la dominancia del cuernos de alce no es excepcional, sino un atributo estable de los arrecifes de la región (Pandolfi y Jackson 2001).

La percepción sobre la relación distancia/impacto cambió drásticamente por el efecto de Mitch de 1998 (Bahena *et al.* 2000) ya que el oleaje intenso y la marejada se iniciaron cuando el ciclón estaba a unos 950 km del sitio estudiado y se intensificó, a pesar que el huracán se estacionó a unos 500 km del mismo; ocasionó gran destrucción y transformación del paisaje a una gran distancia de su ruta.

RELACIONES TEMPORALES

Gray (1984) demostró la relación entre la oscilación sureña en la presión atmosférica conocida como El Niño (ENOS) y la frecuencia de huracanes, misma que fue confirmada poco después (Jin 1988). Para el Atlántico, Carviedes (1991) analizó una serie de tiempo de ciclones entre 1500 y 1990 para tratar de establecer los años, época del año y sitios que han sido impactados por ciclones. Cuando comparó con las fluctuaciones climáticas principales en el cinturón tropical, notó que se presentan menos huracanes durante las condiciones ENOS en el Atlántico que en el Pacífico tropical y que en el Gran Caribe aumentan los ciclones en los episodios Anti-Niño o La Niña; también notó que los años de alta incidencia de huracanes están en la "vecindad" de los mayores ENOS. Una confirmación de la relación inversa entre los eventos de ENOS/ La Niña en el Pacífico y la intensidad de la temporada de ciclones del Atlántico se publicó recientemente (Banichevich y Lizano 1998).

En un estudio ahora clásico, Gray (1990) notó que los huracanes intensos fueron más frecuentes en 1940-1960 que durante 1970-1980; estas variaciones están ligadas con la lluvia estival en el Sahel occidental (África) y ambas tienen cambios estacionales y multi-decadales y su asociación puede trazarse du-

rante el último siglo. El pronóstico fue que debido a la sequía de casi dos décadas en esa región africana, entre 1990 y los primeros años del siglo XXI, habría más ciclones que llegarían a la costa de los Estados Unidos desde el Caribe, con una actividad mucho mayor que la observada en las dos décadas precedentes (Landsea 2000).

También podría ser que las variaciones en sequías regionales y ENOS-huracanes se relacionen con las fluctuaciones del número de manchas solares y las variaciones de la temperatura en la superficie del mar. Un período de 5-75 años, armónico con el ciclo de manchas solares, se refleja en la temperatura de enero (Chicago, San Francisco, Canadá), y otro de unos 11 años, también se percibe en la frecuencia de frentes fríos en el Caribe y Atlántico occidental y en la frecuencia de ciclones en el golfo de México (Klaus 1978). Por cierto, estudiando el desarrollo de las estalagmitas en Omán, se ha encontrado consistencia entre la variabilidad de la irradiación solar y la intensidad de los monzones entre los 9 000 y 6 000 años previos, con ciclos en dos grupos de 90-101 años y 26-35 años (Neff *et al.* 2001). Con esa información, parece menos enigmático explicar el aparente período de los super ciclones registrados en la Gran Barrera de Coral ya que es de 200-300 años (Nott y Hayne 2001), ya que implicaría la coincidencia de algunos de los ciclos ya mencionados.

Por otro lado, Granger (1991) supuso que con el cambio climático se incrementaría la temperatura media y anual del Gran Caribe en 0.8-2.0° C en los siguientes 40 años; resultaría en un cambio en la precipitación anual (> 8 a 40 cm/año en secas; < 12 a 24 cm/año en lluvias). La mayor temperatura oceánica incrementará la intensidad del oleaje por huracanes y tormentas y elevarán el nivel medio del mar en unos 30 cm o más por el 2030. Estos cambios afectarán los asentamientos y a los ecosistemas costeros; podemos esperar que la pérdida de playas y áreas recreativas afectaría a la industria turística y habría otros efectos importantes en agricultura, recursos acuáticos y forestales.

IMPACTO DE LOS HURACANES

Sedimentos

El efecto del oleaje sobre la dinámica de los sedimentos puede comprenderse si consideramos que una oleaje de tormenta que produzca olas de unos 5 m de altura, produciría movimientos del agua de unos 3.4 m/s a los 10 m de profundidad y suspendería sedimentos hasta los 40 m de profundidad (Lizano *et al.* 1993); además, el impacto dependerá de la posición relativa del huracán y de la dirección predominante del oleaje. Por otro lado, la zona de barrido por oleaje intenso de tormenta puede alcanzar una banda de 150 km de ancho, aunque parece concentrarse en una de 50 km de la ruta del ciclón; a mayor distancia de ella, el impacto es bajo. Done (1992) afirmó que el agente principal de destrucción es el oleaje generado por el viento y no la marejada oceánica que puede ser más extensa, aunque Bahena *et al.* (2000) concluyeron lo contrario. La dinámica de los sedimentos durante un ciclón fue documentada por Kan (1995); notó que se desplazaron partículas de 150-4100 g a lo largo de la profundidad ya que unas fueron arrojadas a la planicie arrecifal desde los 8 m de profundidad, desde ahí hasta los 12 m, aunque la arena llegó hasta los 26 m. Sin duda, este movimiento de partículas es un factor de perturbación en los arrecifes. En Puerto Rico, se documentó la remoción de por lo menos unos 10^5 m³ de arena de un gran depósito de arena en el mar; también es frecuente la erosión de las bermas y que los abanicos de tormenta (con volúmenes de hasta 5×10^3 m³ de arena), se depositen más allá de la duna frontal, con lo que un 90% de ese material no es recuperable por procesos naturales, sea que esté atrapado en la turba del manglar o haya sido extraído al limpiar calles y avenidas. El seguimiento de los cambios en los perfiles de playa muestra que ese huracán ocasionó una perturbación menor en el ciclo estacional de cambios en las playas en la mayoría de los sitios (Rodríguez *et al.* 1994). Cerca de la frontera entre México y Belice, la banda de erosión en las playas dependió de si ha-

bía o no una barrera coralina protectora; en las protegidas, la erosión fue de 20-30 m desde la línea de playa mientras que las expuestas tuvieron una erosión de 40-50 m y se estimó que el volumen de arena removido, en unos 50 km de playa examinados, era de $1.5-3.8 \times 10^5$ m³ (Bahena *et al.* 2000).

Columna de agua

Fogel *et al.* (1999) estudiaron las variaciones en nutrimentos y producción durante el paso de un ciclón; mostraron que la resuspensión casi duplicó las concentraciones de amonio, nitrato y fosfato y se estimó cinco veces más la producción primaria (diatomeas bénticas) y dos la bacteriana. En general, hay un florecimiento de algunos grupos del fitoplancton unos días después del paso del ciclón y los grupos principales pueden ser los mismos que en condiciones normales (Furnas 1989); en otros casos, un ligero cambio en los grupos principales puede percibirse unos meses después y con trágicas consecuencias. Taylor (1984) estudió dos muertes humanas por ciguatera por consumir el hígado del balístido moteado (*Canthidermis maculata*) unos 6 meses después del paso del huracán; consideró que el envenenamiento era una indicación de que hubo abundancia del dinoflagelado *Gambierdiscus toxicus*.

Biota arrecifal sésil

La presencia de especies y el tamaño de las colonias arrecifales depende de la variación de temperatura, de la cantidad de sedimentos disponibles en la columna de agua y de la movilidad del agua (Chiappone y Sullivan 1994). Los ambientes cercanos a las playas con mayor cantidad de sedimentos y aguas más remansadas, tienen menor estabilidad térmica, por lo que las comunidades tienen colonias pequeñas y sólo en sitios con mayor movimiento del agua puede haber parches coralinos. Por el contrario, los sitios profundos y con mayor movimiento del agua, presentan especies con colonias mejor desarrolladas. En general, la dinámica determina la posible resistencia al impacto

del oleaje de tormenta y a otros cambios asociados con los ciclones. En el mismo sentido, una simulación del crecimiento de los arrecifes y su susceptibilidad al impacto por huracanes explicó los patrones de zonificación en Jamaica: las trayectorias del oleaje inducido por nueve posiciones del paso de Allen y el cálculo de los impactos al arrecife se aproximaron mucho a la destrucción observada (Graus *et al.* 1984). A pesar de su severidad, los ciclones parecen tener un efecto mínimo a largo plazo sobre la zonificación del arrecife, porque su período de retorno es generalmente mayor que el correspondiente con la recuperación arrecifal. Otras simulaciones indican que la combinación del oleaje en el sitio mantiene la zonificación y que las condiciones de tormentas invernales producen las mayores velocidades en el fondo que pueden resistir la estructura coral-alga sin ser modificadas (Graus *et al.* 1984).

Macroalgas: Matta (1981) estudió la dinámica de 14 especies de macroalgas en cinco cuadrantes permanentes antes y después del paso de un huracán. Luego de la alta mortalidad inicial que puede llegar al 90% de la biomasa (Blair *et al.* 1994), la sucesión inició con el florecimiento de una clorofita filamentosa (*Trichosolen (olim Bryopsis) duchassaigii*) que duró dos meses. Siete meses después, el ensamble de especies parecía una etapa intermedia mas que una fase climática, lo que recuerda la teoría del mosaico. En otro estudio, una semana después del paso del ciclón, abundó la clorofita filamentosa *T. duchassaigii* (alcanzó 96 g peso seco/m²) y desapareció unas dos semanas después, cuando abundaron las rodófitas *Crouania pleonospora* y *Liagora* sp (Bythell *et al.* 1993). Luego de 6 semanas, había algas filamentosas en el 38% de la superficie (Woodley *et al.* 1981, Bouchon *et al.* 1991).

Pastos marinos: No parece haber una relación directa entre la forma de crecimiento y la susceptibilidad al oleaje de tormenta o la sedimentación. Las praderas de *Thalassia* podrían ser más frágiles por su forma y cobertura de epífitas, pero en Guadalupe, las de *Syringod-*

dium fueron más afectadas (Bouchon *et al.* 1991) y la destrucción puede ser de decenas de kilómetros cuadrados de pastos (Rodríguez *et al.* 1994). Marba *et al.* (1994) hallaron que el mayor crecimiento de *Thalassia* se presentaba en sitios con la máxima sedimentación; sin embargo, Montague *et al.* (1995) mostraron que el paso de un huracán no tuvo mayor impacto en unos pastizales de la Florida, a pesar que los sitios estudiados estaban en la ruta del ciclón.

Esponjas: Entre las esponjas, el efecto del ciclón es mayor entre las digitadas erectas que se rompen en la base, aunque el deterioro puede alcanzar el 30% del total y hay diferencias por la forma y textura de las esponjas; entre las masivas, las *Ircinia* no fueron afectadas mientras que las blandas como *Neofibularia* fueron destruidas; sin embargo, la mayor parte de las esponjas cicatrizaron en 2-3 semanas (Woodley *et al.* 1981). En otros casos, el daño por sedimentación también se recupera en poco más de un año (Fenner 1991).

Las islas de San Blas (Panamá), no habían sido impactadas hasta el paso de Joan. El sitio era muy rico en esponjas en aguas muy someras (< 10 m) y el impacto sobre ellas fue dramático. Se perdieron la mitad de los individuos y de la biomasa de las tres especies principales, pero el impacto no fue homogéneo y la pérdida de la biomasa total fue del 25%. El impacto en las especies fue: *Iotrochota bitorulata* > *Amphimedon rubens* > *Aplysina fulva*; de la primera, la forma con ramas delgadas fue más impactada que la de ramas gruesas. También hubo diferencias marcadas en relación con la profundidad siendo máxima la perturbación en 1-5 m en relación con las esponjas a 5-9 m (Wuff 1995). Cerca de la frontera entre México y Belice, el oleaje de Mitch transformó el paisaje submarino ya que había 2 esponjas/m² antes del huracán y bajó a 0.08 esp./m² y las especies mayores casi desaparecieron por completo: *Amphimedon compressa* pasó de 33 a 0 esp./m², *Ircinia campana* pasó de 24 a 0 esp./m², *Callisopongia vaginalis* pasó de 20 a 1 esp./m², *Aplysinia lacunosa* pasó de 20 a 1 esp./m², y *C. plicifera* pasó de 10 a 2 esp./m² (Bahena *et al.* 2000).

Corales pétreos: Massel y Done (1993) afirmaron que los corales cementados en sustrato sólido pueden resistir todas las olas, independientemente del tamaño (y forma) de la colonia, o de la intensidad del ciclón y que el oleaje controlaría sólo la distribución de tallas de corales libres o para los de fijación débil. Sin embargo, la variación en la forma de crecimiento de la colonia (corales o esponjas) explica su sensibilidad ante el impacto de los huracanes; aumenta el daño en la serie tabular > arborescente > incrustante > masivo. También son importantes la posición, orientación y profundidad del sustrato (Rogers *et al.* 1994). Woodley *et al.* (1981) notaron que el impacto se concentraba en los 0-5 m de profundidad, pero hubo impacto notable hasta los 50 m. En una escala temporal mayor, se ha mostrado que las formas de crecimiento ramificado (incluyendo briozoos) y las especies cuyas colonias son pequeñas, tuvieron mayores tasas de extinción (Budd *et al.* 1996, Cheetham y Jackson 1996) y esto podría ligarse con cambios en los regímenes de disturbio. Un efecto notorio es la reducción en la cobertura coralina que puede ser hasta del 40% (Bouchon *et al.* 1991, Blair *et al.* 1994) pero el impacto no es regular (Bythell *et al.* 1993, Rodríguez *et al.* 1994).

En eventos más severos, todos los corales son seriamente dañados, quizá con la excepción del coral de fuego (*Millepora* spp). *Porites porites* y *Madracis mirabilis* pueden ser los más afectados ya que su cobertura se ha reducido 96% y 90% respectivamente, mientras que la pérdida de otros (*Siderastrea siderea*, *P. asteroides*, *Montastrea annularis* y *Agaricia agaricites*) puede ser del 75-25%. La evidencia del arrastre hacia la playa fue la abundancia de fragmentos en la rompiente arrecifal de fragmentos del cuernos de ciervo (20%) y de *M. mirabilis* (30%) ya que el primero sólo crece fuera de la rompiente. La poca abundancia de fragmentos entre la pedacería de *P. porites* (32%) indicó acarreo hacia fuera (Mah y Stearn 1983).

Aunque luego del paso de un huracán *M. annularis* pueden seguir siendo dominante, la fauna de escleractíneos puede cambiar por la

muerte retardada de sus colonias (Edmunds y Witman 1991a). Edmunds y Witman (1991b) estudiaron los eventos de blanqueo; en 1987, el blanqueo afectó el 39% de la cobertura del coral cerebro (*M. annularis*), pero la recuperación fue casi total, mientras que el paso de huracán Hugo ocasionó la pérdida del 34%. Las colonias desprendidas aumentaron su área entre 1990 y 1991 y se notaron cinco reclutas de *Favia* sp en el espacio despejado por el paso del ciclón. Rogers *et al.* (1982) marcaron 100 porciones dañadas, fijas o desprendidas, en dos arrecifes frontales. Once meses después de las tormentas, seguía vivo el 66% de las colonias de un sitio y 35% en otro; el resto estaba muerto y cubierto por macroalgas. En los sitios en los que se contaba con datos previos, se notó que se redujo casi a la mitad la complejidad estructural de las formaciones del cuernos de alce y que algunas áreas se barrieron. Otro estudio en la misma zona, realizado una década después (Rogers *et al.* 1991) documentó otras modificaciones al fijar cinco transectos permanentes de 20 m de largo a unos 11-13 m de profundidad y sobre ellos se determinó el impacto del huracán. La cobertura de corales pétreos, incluyendo al dominante *M. annularis*, decreció en forma marcada; la cobertura por macroalgas se disparó después de la tormenta y luego decreció para repuntar un año después. A pesar de la reducción en la cobertura coralina de las especies dominantes, no aumentaron la diversidad ni la equidad. También ligado con el impacto por oleaje, el reclutamiento parece ser más efectivo en número de especies en aguas profundas (10 m) que en la cresta, aunque en la cresta es mayor el número de reclutas (Hughes y Connell 1999).

Octocorales: Yoshioka y Yoshokia (1983) evaluaron el impacto de David sobre los octocorales de Puerto Rico; hallaron que el impacto fue muy variado y en casos extremos la mortandad alcanzó el 100%. No se percibieron cambios en la equidad por lo que parece que el ciclón no alteró la estructura de la comunidad; además, a diferencia de lo que se ha notado para los corales pétreos, los efectos del huracán

no se asociaron con gradientes ambientales (profundidad, exposición, distancia a la costa) y por ello parecen impredecibles.

Fauna móvil

Herbívoros: Se ha notado que luego del paso de un ciclón, *Diadema* se reduce en áreas someras (Woodley *et al.* 1981), y que las damiselas trimaculadas (*Stegastes planifrons*) son más abundantes por la desaparición de los tapetes algales y también redujeron por unos días su agresividad territorial. Los loros (*Scarus croicensis*) redujeron su número por cardumen, pero eran inestables y contenían no reproductivos. En otro caso, aumentaron la densidad de diadema y de la damisela (Williams 1984) y se notó que los parches coralinos con diademas y damiselas tenían mayor proporción de coral vivo, mientras que los que tenían sólo una de ellas, estaban sobreconsumidas. El impacto del huracán sobre los ensambles de peces de los parches arrecifales puede percibirse hasta un año después ya que se mantienen diferencias marcadas (Kaufman 1983).

Carnívoros: Luego del impacto de un ciclón, los peces crípticos dejan de serlo, los planctívoros se alimentan cerca del arrecife y aumentan los peces carnívoros (Woodley *et al.* 1981). Los consumidores de coral o coralívoros tienen importancia para comprender el crecimiento y la recuperación de los corales; el caracol *Coralliophila abbreviata*, el poliqueto anfinómido *Hermodice carunculata* y las acciones de jardinero de la damisela tienen un efecto muy importante. Las porciones aisladas con cualquiera de ellos tenían mayor riesgo de dejar de crecer o morir; la interacción entre las perturbaciones severas y los procesos biológicos típicos pueden tener efectos de largo plazo que limitan nuestra capacidad para explicar los patrones locales de distribución, abundancia y diversidad en los sistemas coralinos (Knowlton *et al.* 1988, 1990).

Otros: Kobluk y Lysenko (1987, 1993) realizaron dos estudios sobre la biota críptica

asociada con la pedacería de coral o con rocas coralinas. En el primero, analizaron su recuperación después de una tormenta y notaron que algunas especies, frágiles ante el embate de las olas, pueden persistir en los intersticios de rocas coralinas o en otros ambientes crípticos. En el segundo estudio, hallaron que los caracoles crípticos fueron más abundantes que los bivalvos, pero su abundancia (y equidad) se redujo más que la de los bivalvos por el impacto de los huracanes. También se ha observado que luego del ciclón, los ofiuroideos se exponen durante el día durante pocos días posteriores a la tormenta y que los poliquetos abundan en las muestras de plancton (Woodley *et al.* 1981). En otro estudio similar, Moran y Reaka-Kudla (1991) documentaron que luego del impacto del huracán, desaparecieron por más de 6 meses los animales presentes; dos años después, seguían siendo raros o no habían alcanzado los tamaños previos al paso de la tormenta.

Tortugas Marinas: Un efecto notorio del paso de los ciclones es la erosión de las playas y tiene importancia para la anidación de las tortugas marinas; hay un peligro real para las tortugas porque las temporadas de huracanes (Junio a Noviembre) y de anidación (marzo a noviembre) están solapadas en el Gran Caribe. En general, el daño en la parte emergida de la zona costera es mayor que en la parte sumergida (Kjerfve y Dinnel 1983, Tilmant *et al.* 1994) y debemos tener en mente la necesidad de determinar el balance de sedimentos y su dinámica temporal en cada sitio (Kohsiek *et al.* 1987). El cambio de las playas en las Islas Vírgenes por el impacto de Hugo fue el lavado de arena de las áreas marginales de la plataforma; en un cañón submarino, se perdieron por lo menos 2×10^6 kg de sedimentos y se calcula que la tasa de transporte durante la tormenta fue de unas 11 veces más grande que en condiciones de calma y que el volumen de sedimento perdido en el cañón equivale a un siglo de acumulación del mismo (Hubbard 1990). Milton *et al.* (1994) estudiaron el efecto de Andrew en Florida (agosto de 1992); los efectos fueron notorios en unos 90 km de playas en las costas

oriental y occidental y el principal agente de mortalidad fue la inundación de los nidos. El mayor impacto fue cercano a la ruta de paso del ojo del ciclón; en ella, la muerte fue del 100% y decreció conforme aumentaba la distancia a la misma. Otros eventos de mortalidad se deben a la acreción de sedimentos en algunas playas y a que los neonatos no pudieron salir de la arena; estos efectos se podrían reducir si se regenera la topografía de la playa y se retiran los desechos arrojados por la tormenta.

Manglares y selvas

El conocimiento del impacto de los ciclones sobre los bosques costeros y otros ambientes continentales está bien documentado. Una propuesta interesante fue hecha por Ackerman *et al.* (1991); consiste en un modelo gráfico para relacionar la recuperación del impacto de un huracán en la vegetación. Considera que la fuerza ejercida por el ciclón depende de la velocidad del viento, duración de la tormenta y lluvia (no incluidos en la gráfica) y que decrece con la distancia al paso del ojo del huracán; por ejemplo, se ha visto que el impacto visual inmediato es la defoliación (que puede llegar a 100%), lo que implica la caída al suelo de unas 4.5 ton/ha (Sánchez-Sánchez y Islebe 1999). En Guadalupe, los manglares y bosques inundables fueron defoliados por completo y la pérdida global de biomasa fue de 25-75% (Bouchon *et al.* 1991). Roth (1992) afirmó que los daños más severos se presentan en los árboles mayores; se reduce la complejidad del bosque aunque parece favorecer una abundante regeneración de las especies presentes. Concluyó que la destrucción periódica de los manglares podría explicar la poca complejidad estructural y la falta de componentes del clímax en la vegetación.

En cuanto al efecto sobre los animales, Ackerman *et al.* (1991) afirmaron que el efecto principal es posterior al paso del ciclón por la pérdida de flores, frutos y semillas. Sin embargo, el impacto inmediato puede ocasionar mortandad en aves migratorias, huevos o en

pollos en los nidos, así como ahogamiento de mamíferos pequeños al inundarse o bloquearse las entradas a las galerías en troncos y suelo.

La síntesis de un volumen especial sobre los efectos de los huracanes en la vegetación (Lodge y McDowell 1991), enfatizó que los ciclones son perturbaciones capaces de alterar los procesos del ecosistema en plazos cortos o largos y que aunque el período de repetición del impacto de los huracanes parece bajo (años a décadas), es menor que la duración de un árbol del dosel o del ecosistema. Por tanto, consideraron que los ciclones han impactado la dinámica de poblaciones, el desarrollo del suelo y el ciclaje de nutrimentos en plazos y niveles relevantes en términos evolutivos en gran parte del Caribe.

Aunque pueden esperarse muchos cambios en la biota tropical por el impacto del huracán, ha habido pocos estudios sobre la fauna de ríos. Covich *et al.* (1991) estudiaron la densidad del camarón *Atya lanipes* en un río ubicado a 1200 m en Puerto Rico; antes del impacto, la mayor densidad estaba en la cabecera del río, un mes después se ubicaba a altitudes medias quizá por arrastre y 3-6 meses después, la densidad en todos los sitios aumentó considerablemente debido al incremento en alimento (materia vegetal putrefacta), y a las migraciones río arriba.

ANOMALÍAS

En ocasiones, se han registrado cambios inusitados ligados con el paso de los huracanes que sin ser tan conspicuos en la superficie o sobre las poblaciones humanas costeras, pueden ser también catastróficos sobre los ecosistemas costeros. Una de las anomalías es que a pesar de la intensificación del oleaje, el nivel medio del mar (NMM) no suba en forma significativa. Glynn *et al.* (1964) mostraron que aunque el centro del huracán pasó a unas 50 mn (1 mn = 1.85 km) y los vientos alcanzaron 42-49 nudos (1 nudo = 1.8 km/h = 0.5 m/s), el mar empujado no subió de nivel; no obstante, el

oleaje intenso arrancó macroalgas en sitios someros, destruyó corales, modificó las islas e incluso acumuló sedimento como para formar tres isletas. Hobson *et al.* (1995) documentaron una anomalía en la que el impacto más severo fue en el sublitoral; encontraron que el mayor impacto fue sobre el escarpe arrecifal en el que hubo una banda de destrucción de 10 m de ancho por unos 50 m de largo; no hubo daño comparable en el arrecife encima de dicha banda y la opinión general es que los efectos de la tormenta decrecen con la profundidad.

EPÍLOGO

Los principales agentes de destrucción de los arrecifes son los sedimentos suspendidos, la contaminación por nutrientes, la remoción de herbívoros y carnívoros, la ruptura o recolección de recuerdos, los ciclones, la muerte de las diademas y el blanqueo. En apenas 25 años estos agentes deterioraron mucho la estructura de los arrecifes de Jamaica (Allison 1990). La situación actual no permite ser optimista (Knowlton 2001); los pronósticos indican una mayor intensidad y frecuencia de tormentas en la región y como resultado del crecimiento poblacional humano, siguen creciendo la infraestructura turística y portuaria así como las áreas agrícolas. No obstante, hay algunos indicios de que está ocurriendo cierta recuperación natural que debería optimizarse con el manejo adecuado de los sistemas arrecifales (Edmunds y Carpenter 2001, Jackson 2001).

No es sencillo prevenir el área de mayor impacto de un ciclón en el medio marino, pero el mantener estudios de monitoreo permitirían evaluar las condiciones antes/después de la tormenta y comparar las variaciones naturales típicas con el impacto por los ciclones (Micheener *et al.* 1997). Se ha considerado que el máximo impacto es en la rompiente que se somete al oleaje más intenso (Kjerfve *et al.* 1986), pero no siempre es así. Se ha notado que también es importante la duración de la tormenta ya que una que pasa rápido tiene menor impacto que una que corre lentamente (Lirman y

Fong 1996, Bahena *et al.* 2000), aunque los vientos sean de menor intensidad. El agua en movimiento puede intensificarse en algunos sitios y disiparse en otros, pero no hay muchos estudios sobre esto; McLeish *et al.* (1997) registraron velocidades de casi 1 m/s y que las mayores velocidades fueron corrientes transitorias cuyo mayor impacto fue sobre el fondo. La conclusión principal fue que no se cumplió la predicción de que los vientos intensos no ocasionaron flujo neto de la superficie del agua en la misma dirección del viento y un contraflujo en el fondo; en realidad, las corrientes pudieron ser contrarias a la dirección del viento y así contribuyeron a que se tuvieran las condiciones más extremas. Por ejemplo, cuando las corrientes se movían sobre ambientes someros y enfrentaban una corriente opuesta, las olas se hacían más pronunciadas y rompían más lejos.

Según Rogers (1993), la hipótesis del disturbio moderado sólo puede aplicarse a zonas arrecifales someras, dominadas por especies ramificantes o foliáceas, que son especialmente sensibles al impacto mecánico del oleaje. También rechazó la predicción de que si hay alta cobertura, debe haber baja diversidad porque hay sitios en los que la relación es directa. Los efectos de los huracanes sobre la diversidad arrecifal varían con la profundidad, zona del arrecife, historia ecológica del sitio (tiempo desde la última perturbación), patrones de vida y de crecimiento de las especies dominantes, y la influencia adicional del impacto humano.

Muchos arrecifes coralinos han sido impactados en los últimos 20-30 años por varias perturbaciones naturales y humanas. En Jamaica, los efectos de la sobrepesca, del daño por ciclones y los efectos de enfermedades se han combinado para destruir buena parte del coral, cuya abundancia ha declinado en más del 50% desde finales de los 1970 a menos del 5% a mediados de la década de los 1990. Un cambio muy marcado estaba en marcha, de modo que el sistema estuvo dominado por macroalgas (90% de cobertura) y a falta de la recuperación de los erizos, se requerían acciones inmediatas para evitar mayores daños (Huges 1994). Meier y Porter (1994) presentaron una síntesis

de varios años de monitoreo de cuadrantes permanentes en los cayos de la Florida y encontraron que los efectos por el paso de Andrew eran menores en relación con la tendencia general atribuible al impacto humano en la región. Notaron que todas las estaciones perdieron 13-29% del número inicial de especies y 5 de 6 estaciones también redujeron la cobertura coralina en 7-44%. La única en la que aumentó la cobertura fue una en la que el impacto del huracán fue mayor. Concluyeron que lo más relevante es que el impacto del huracán no se compara con la cantidad de daño en esta región por acciones humanas.

Cortés (1997) revisó la situación de los arrecifes en el litoral centroamericano con un análisis para cada país; consideró que los principales problemas eran debidos a las actividades humanas, notablemente la sedimentación por actividades en el litoral (desarrollo turístico) o tierra adentro (agricultura), y la sobrepesca. Concluyó que deberíamos incrementar nuestras actividades de investigación y de protección de estos ambientes.

La síntesis de Hughes y Connell (1999) indica que el efecto de cualquier perturbación depende, a menudo en forma significativa, del impacto de la perturbación previa; el mismo tipo de tensor recurrente puede tener distinto efecto dependiendo de la historia previa. En los sistemas arrecifales, una vez que un arrecife ha sido degradado, es difícil de precisar el agente causal de la degradación o la importancia relativa de los agentes en operación; en efecto, puede haber cierta recuperación por el impacto de los huracanes pero en un sitio con eutrofia crónica, la recuperación no puede alcanzarse.

Livingston *et al.* (1999) detallaron cómo puede variar el efecto del impacto de los ciclones en relación con el patrón de vida de los organismos; estudiaron un ostional o arrecife de ostiones en un estuario y el efecto de dos huracanes (Elena, Sep. 1985 y Kate, Nov. 1985) que destruyeron el ostional. Doce meses después del último, la recuperación había sido total; la explicación es que el impacto de Elena fue al final de la temporada de desove y el de Kate pudo facilitar la recuperación al impactar a posibles com-

petidores o depredadores y así podría haber sido promotor del crecimiento de los sobrevivientes. Por ello, la severidad del impacto depende mucho de su correspondencia con el patrón de vida de las especies involucradas.

La combinación del efecto del ciclón con la contaminación antrópica fue demostrada por Mallin *et al.* (1999); ellos notaron que al efecto de dos ciclones se añadió el efecto del derrame de plantas de tratamiento y desechos de porquerizas hacia la cuenca. Hubo un descenso del oxígeno disuelto a menos de 2 mg/l y en algunos sitios llegó a cero durante más de tres semanas. Hubo muertes masivas de peces y el amonio y el fósforo alcanzaron niveles no registrados previamente. El impacto al bentos dependió de la salinidad; no hubo impacto en un sitio oligohalino con recuperación rápida del nivel de oxígeno disuelto, pero los sitios mesohalinos tuvieron efectos severos y declinación en la biomasa (de larga duración). La planificación ambiental debe considerar la cuenca de inundación para fines de desarrollo urbano, establecimiento de plantas de tratamiento de aguas residuales y granjas de animales, ya que la severidad del impacto puede incrementarse por agentes humanos que deterioran la calidad del agua.

Podemos esperar algunos cambios positivos mientras se recuperan las poblaciones de diademas a las densidades previas a la mortandad generalizada de 1983-1984 (5-12/m²; testa 100 mm a los 3-4 años), los arrecifes coralinos del Caribe pueden ser dominados de nuevo por corales y tapetes de algas, ya que el consumo por los erizos reduce la cobertura de las macroalgas. Así, puede incrementarse el reclutamiento por los corales (Edmunds y Carpenter 2001); sin embargo, debemos incrementar los estudios de monitoreo para comprender mejor los cambios temporales en el medio marino y para reconocer los posibles cambios drásticos en el ecosistema (Scheffer *et al.* 2001).

AGRADECIMIENTOS

Preparé una primera versión para usarse en el proyecto *Bentos costero del sur del Caribe*

mexicano: Línea de base para estudios a largo plazo que fue auspiciado por Conacyt (4120P-N9607); con ella tratamos de comprender mejor los efectos sobre las comunidades costeras por los huracanes en la región. Esta nueva versión se completó por la gentil invitación de Julián Monge y Bernal Morera para un volumen especial de la Revista de Biología Tropical y por el respaldo de un nuevo proyecto Conacyt (32529-T). Juan Jacobo Schmitter y Julio Espinoza Avalos ayudaron para actualizar el uso de los nombres de peces y macroalgas. Los bibliotecarios de Scripps Institution of Oceanography, San Diego, de la Unidad Chetumal de Ecosur y de la Unidad Central de Bibliotecas de la UNAM, en especial Pedro Gutiérrez Villa y Luis Manuel Casiano, facilitaron la búsqueda y consulta de información relevante para esta revisión y Aurora U. Beltrán de Ecosur, me facilitó un artículo importante. El estudio cuidadoso del manuscrito por tres revisores anónimos resultó en varios cambios importantes que contribuyeron a mejorar la claridad del texto.

RESUMEN

La biodiversidad costera tropical ha sido modulada por las tormentas y huracanes durante mucho tiempo y en nuestros días también está sujeta a severas presiones por actividades antropogénicas. El objetivo de esta revisión fue el compilar la información disponible para mejorar nuestra comprensión sobre el impacto de los huracanes y tratar de incentivar el establecimiento de monitoreos de los cambios del paisaje costero, ya que es la mejor forma de evaluar los impactos de estas tormentas. Aunque el impacto de los ciclones resiste generalizaciones amplias, se incluyen aspectos sobre dinámica histórica y asociación con eventos temporales y se detallan los efectos por resuspensión y traslado de sedimentos, impacto del oleaje y fragmentación de organismos del arrecife coralino. También se presentan brevemente algunos efectos sobre tortugas marinas y bosques costeros.

REFERENCIAS

Ackerman, J.D., L.R. Walker, F.N. Scatena. & J. Wunderle. 1991. Ecological effects of hurricanes. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 72(3): 178-180.

- Allison, W. 1990. Fisheries and coral reefs: A Jamaica tragedy. *RASAIN* (10): 137-140.
- Bahena, H., C. Campos, L. Carrera-Parra, N.E. González, R. Herrera, M. Maas, J. Ruiz. & S.I. Salazar-Vallejo. 2000. Impacto del huracán Mitch en el Caribe mexicano (octubre de 1998). *Cienc. Desarr. México* 26: 20-27.
- Banichevich, A. & O.G. Lizano. 1998. Interconexión a nivel ciclónico-atmosférico entre el Caribe y el Pacífico centroamericano. *Rev. Biol. Trop.* 46 (Supl. 5): 9-21.
- Blair, S.M., T.L. McIntosh & B.J. Mostkoff. 1994. Impacts of Hurricane Andrew on the offshore reef systems of central and northern Dade County, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 54: 3.
- Boero, F. 1996. Episodic events: Their relevance to Ecology and Evolution. *P.S.Z.N. I, Mar. Ecol.* 17: 237-250.
- Bouchon, C., Y. Bouchon-Navaro, D. Imbert & M. Louis. 1991. The effect of hurricane Hugo on the coastal environment of Guadeloupe Island (FWI). *Ann. Inst. Oceanogr., Paris, Nouv. Ser.* 67: 5-33.
- Budd, A.F., K.G. Johnson & T.A. Stemann. 1996. Pliocene-Pleistocene turnover and extinctions in the Caribbean Reef-Coral Fauna, p. 168-204. *In* J.B.C. Jackson, A.F. Budd & A.G. Coates (eds). *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago, Chicago.
- Bythell, J.C., M. Bythell & E.H. Gladfelter. 1993. Initial results of a long-term coral reef monitoring program: Impact of hurricane Hugo at Buck Island Reef National Monument, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 172: 1-2.
- Carviedes, C.N. 1991. Five hundred years of hurricanes in the Caribbean: Their relationship with global climatic variabilities. *Geojournal* 23: 301-310.
- Cheetham, A.H. & J.B.C. Jackson. 1996. Speciation, extinction, and the decline of arborescent growth in Neogene and Quaternary Cheilostome Bryozoa of Tropical America, p. 205-233. *In* J.B.C. Jackson, A.F. Budd & A.G. Coates (eds). *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago, Chicago.
- Chiappone, M. & K.M. Sullivan. 1994. Patterns of coral abundance defining nearshore hardbottom communities of the Florida Keys. *Fla. Sci.* 57: 108-125.
- Cortés, J. 1997. Status of the Caribbean coral reefs of Central America. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 1: 335-340.
- Covich, A.P., T.A. Crowl, S.L. Johnson, D. Varza & D.L. Certain. 1991. Post-hurricane Hugo increases in atyids

- shrimp abundances in a Puerto Rican montane stream. *Biotropica* 23: 448-454.
- Cubit, J. D. 1994. Global climate change and the importance of tidal flat ecosystems in the Caribbean and Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 54: 3.
- Done, T.J. 1992. Effects of tropical cyclone waves on ecological and geomorphological structures on the Great Barrier Reef. *Est. Cont. Shelf Res.* 12: 859-872.
- Done, T.J. 1999. Coral community adaptability to environmental change at the scales of regions, reefs and reef zones. *Amer. Zool.* 39: 66-79.
- Edmunds, P.J. & R.C. Carpenter. 2001. Recovery of *Diplodoma antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 5067-5071.
- Edmunds, P.J. & J.D. Witman. 1991a. Effect of Hurricane Hugo on the primary framework of a reef along the South shore of St. John US Virgin Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78: 201-204.
- Edmunds, P.J. & J.D. Witman. 1991b. Variation in scleractinian fauna in Lameshur Bay, St. John, USVI 1987-91. The effect of Hurricane Hugo. *Am. Zool.* 31: 47A.
- Fenner, D. P. 1991 Effects of Hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 48: 719-730.
- Fogel, M.L., C. Aguilar, R. Cuhel, D.J. Hollander, J.D. Wille & H.W. Paerl. 1999. Biological and isotopic changes in coastal waters induced by Hurricane Gordon. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1359-1369.
- Furnas, M.J. 1989. Cyclonic disturbance and a phytoplankton bloom in a tropical shelf ecosystem; p. 273-276 *In* Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology. Okaichi, T. Anderson, D.M. Nemoto, T. (eds.) Elsevier.
- Glynn, P.W., L.R. Almodóvar & J.G. González. 1964. Effects of hurricane Edith on marine life in La Parguera, Puerto Rico. *Caribb. J. Sci.* 4: 335-345.
- Goreau, T.F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs, 1. Species composition and zonation. *Ecology* 40: 67-90.
- Granger, O. 1991. Climate change interactions in the Greater Caribbean. *Environm. Prof.* 13: 43-58.
- Graus, R.R., I.G. McIntyre & B.E. Herchenroder. 1984. Computer simulation of the reef zonation at Discovery Bay, Jamaica: Hurricane disruption and long-term physical oceanographic controls. *Coral Reefs* 3: 59-68.
- Gray, W.M. 1984. Atlantic seasonal hurricane frequency, 1. El Niño and 30 mb quasi-biennial oscillation influences. *Month. Weather Rev.* 112: 1649-1668
- Gray, W.M. 1990. Strong association between west African rainfall and U.S. landfall of intense hurricanes. *Science* 249: 1251-1256.
- Hobson, E., J. Chess & D. Howard. 1995. Anomalous damage inflicted by hurricane Inki on a Hawaiian coral reef. *Bull. Mar. Sci.* 57: 495-500.
- Hubbard, D.K. 1990. Hurricane-induced sediment transport in open-shelf tropical systems: an example from St. Croix U.S. Virgin Islands. *J. Sediment. Petrol.* 62: 946-960.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.
- Hughes, T.P. & J.H. Connell. 1999. Multiple stressors on coral reefs: a long-term perspective. *Limnol. Oceanogr.* 44: 932-940.
- Jackson, J.B.C. 2001. What was natural in the coastal oceans? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 5411-5418.
- Jin, L. 1988. The relation between typhoons over Northwest Pacific and El Niño phenomenon. *Trans. Oceanol. Limnol. Haiyang Huzhao Tongbao* 3: 21-27.
- Kan, H. 1995. Typhoon effects on sediment movement on reef edges and reef slopes; p. 191-201 *In* Recent Advances in Marine Science and Technology'94. O. Belwood, H. Choat & N. Saxena (eds.). Pacon, Queensland.
- Kaufman, L. S. 1983. Effects of Hurricane Allen on reef fish assemblages near Discovery Bay, Jamaica, West Indies. *J. Mar. Res.* 44: 119-148.
- Kjerfve, B. & S.P. Dinnel. 1983. Hindcast hurricane characteristics on the Belize barrier reef. *Coral Reef* 1: 203-207.
- Kjerfve, B., K.E. Magill, J.W. Porter & J.D. Woodley. 1986. Hindcasting of hurricane characteristics and observed storm damage on a fringing reef, Jamaica, West Indies. *J. Mar. Res.* 44: 119-148.
- Klaus, D. 1978 Influence of the North Pacific sea surface temperatures on the rigor of winter in the eastern part of North America. *Geogr. Z.* 66: 107-123.
- Knowlton, N. 2001. The future of coral reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 5419-5425.
- Knowlton, N., J.C. Lang & B.D. Keller. 1988. Fates of staghorn coral isolates on hurricane-damaged reefs

- in Jamaica: the role of predators. Proc. 6th Intern. Coral Reef Symp. Townsville, 2: 83-88.
- Knowlton, N., J.C. Lang & B.D. Keller. 1990. Case study of natural population collapse: post-hurricane predation on Jamaican staghorn corals. *Smithson. Contr. Mar. Sci.* 31: 1-25
- Kobluk, D.R. & M.A. Lysenko. 1987. Impact of two sequential Pacific hurricanes on sub-rubble cryptic corals. The possible role of cryptic organisms in maintenance of coral reef communities. *J. Paleontol.* 61: 663-675.
- Kobluk, D.R. & M.A. Lysenko. 1993. Hurricane effects on shallow-water cryptic reef molluscs. *Fiji Islands. J. Paleontol.* 67: 798-816.
- Kohsiek, L.H.M., C.H. Hulsbergen & J.H.J. Terwindt. 1987. Beach erosion along the west coast of Aruba, Netherlands Antilles. *J. Coast. Res.* 3: 37-53.
- Lirman, D. & P. Fong. 1996. Sequential storms cause zone-specific damage on a reef in the northern Florida reef tract: Evidence from hurricane Andrew and the 1993 storm of the century. *Fla. Sci.* 59: 50-63.
- Liu, K.-b. & M.L. Fearn. 2000. Reconstruction of prehistoric landfall frequencies of catastrophic hurricanes in Northwestern Florida from lake sediment records. *Quatern. Res.* 54: 238-245.
- Livingston, R.J., R.L. Howell, X. Niu, G.G. Lewis & G.C. Woodsum. 1999. Recovery of oyster reefs (*Crassostrea virginica*) in a Gulf estuary following disturbance by two hurricanes. *Bull. Mar. Sci.* 64: 465-483.
- Lizano, O.G., A. Mercado & M.L. Hernández. 1993. El impacto de las olas generadas por un huracán sobre arrecifes coralinos: inferencias basadas en modelos numéricos. *Rev. Geofís.* 38: 91-110.
- Lodge, D.J. & W.H. McDowell. 1991. Summary of ecosystem-level effects of Caribbean hurricanes. *Biotropica* 23: 373-378.
- Mah, A.J. & C.W. Stearn. 1983 A comparison of the Bellairs fringing reef (Barbados) before and after Hurricane Allen. *Proc. Assoc. Isl. Mar. Lab. Caribb.* 17-22.
- Mallin, M.A., M.H. Posey, G.C. Shank, M.R. McIver, S.H. Enskin & T.D. Alphin. 1999. Hurricane effects on water quality and benthos in the Cape Fear watershed: natural and anthropogenic impacts. *Ecol. Appl.* 9: 350-362.
- Marba, N., M.E. Gallegos, M. Merino & C.M. Duarte. 1994. Vertical growth of *Thalassia testudinum*: Seasonal and interannual variability. *Aquat. Bot.* 47: 1-11.
- Massel, S.R. & T.J. Done. 1993. Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. *Coral Reefs* 12: 153-166.
- Matta, J.L. 1981. The effects of Hurricane David on the benthic macroalgae of a coral reef in La Parguera. *Publ. Priv.* 130 pp.
- McLeish, W., D.V. Hansen & J.R. Proni. 1997. Coastal currents induced by hurricane Andrew. *Fla. Sci.* 60: 254-264.
- Meier, O.W. & J.W. Porter. 1994. Long-term monitoring of Floridian coral reefs: Changes before and after Hurricane Andrew. *Bull. Mar. Sci.* 54: 1080-1081.
- Meyer-Arendt, K.J. 1991 Hurricane Gilbert: The storm of the century. *Geojournal* 23: 323-325.
- Michener, W.K., E.R. Blood, K.L. Bildstein, M.M. Brinson & L.R. Gardner. 1997. Climate change, hurricanes and tropical storms, and rising sea level in coastal wetlands. *Ecol. Appl.* 7: 770-801
- Milton, S.L., S. Leone-Kabler, S.A. Schulman & P.L. Lutz. 1994. Effects of hurricane Andrew on the sea turtle nesting beaches of South Florida. *Bull. Mar. Sci.* 54: 974-981.
- Montague, J.R., J.L. Carballo, W.P. Llamas, J.A. Sánchez, E.R. Levine, M. Chacken & J.A. Aguinaga. 1995. Population ecology of the sea urchin *Lytechinus variegatus* in relation to seagrass diversity at two sites in Biscayne Bay. Pre- and Post- hurricane Andrew (1989-1992). *Fla. Sci.* 58: 234-246.
- Moran, D.P. & M.L. Reaka-Kudla. 1991. Effects of disturbance: Disruption and enhancement of coral reef cryptofaunal populations by hurricanes. *Coral Reefs* 9: 215-224.
- Neff, U., S.J. Burns, A. Mangini, M. Mudelsee, D. Fleitmann & A. Matter. 2001. Strong coherence between solar variability and the monsoon in Oman between 9 and 6 kyr ago. *Nature* 411: 290-293.
- Nott, J. & M. Hayne. 2001. High frequency of 'super-cyclones' along the Great Barrier Reef over the past 5 000 years. *Nature* 413: 508-512.
- Pandolfi, J.M. & J.B.C. Jackson. 2001. Community structure of Pleistocene coral reefs of Curaçao, Netherlands Antilles. *Ecol. Monogr.* 71: 49-67.
- Reading, A.J. 1990. Caribbean tropical storm activity over the past four centuries. *Int. J. Climatol.* 10: 365-376.

- Rodríguez, R.W., R.M.T. Webb & D.M. Bush. 1994. Another look at the impact of Hurricane Hugo on the shelf and coastal resources of Puerto Rico, U.S.A. *J. Coast Res.* 10: 278-296.
- Rogers, C.S. 1993. Hurricanes and coral reefs: the intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs* 12: 127-137.
- Rogers, C.S., T.H. Suchanek & F.A. Pecora. 1982. Effects of hurricanes David and Frederic (1979) on shallow *Acropora palmata* reef communities, St. Croix, US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 32: 532-548.
- Rogers, C.S., L.N. McLain & C.R. Tobias. 1991. Effects of Hurricane Hugo (1989) on a coral reef in St. John USVI. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78: 189-199.
- Roth, L.C. 1992. Hurricanes and mangrove regeneration effects of Hurricane Joan. (October 1988) on the vegetation of Isla de Venado, Bluefields, Nicaragua. *Biotropica* 24: 375-384.
- Salazar-Vallejo, S.I. 1998. Calentamiento global y efectos costeros. *AvaCient* 25: 10-20
- Salazar-Vallejo, S.I. 2000. Biogeografía marina del Gran Caribe. *Interciencia* 25: 7-12
- Salazar-Vallejo, S.I. & N.E. González. 1993. Panorama y fundamentos para un programa nacional; p. 6-38. *In* S.I. Salazar-Vallejo & N.E. González (eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México CONABIO y CIQRO, México.
- Sánchez-Sánchez, O. & G.A. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecol. Biogeogr.* 8: 29-38.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke & B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596
- Sebens, K.P. 1994. Biodiversity of coral reefs: What are we losing and why? *Am. Zool.* 34: 115-133.
- Taylor, F.J.R. 1984. Human and domestic animal fatalities as well as skin reactions associated with the "rough triggerfish" *Canthidermis maculatus* (Bloch) in Dominica, West Indies, following Hurricane David. *Rev. Int. Oceanogr. Med.* (73-74): 35-40.
- Tilmant, J.T., R.W. Curry, R. Jones, A. Szmant, J.C. Ziemann, M. Flora, M.B. Robblee, D. Smith, R.W. Snow & H. Wanless. 1994. Hurricane Andrew's effects on marine resources: the small underwater impact contrasts sharply with the destruction in mangrove and upland-forest communities. *BioScience* 44: 230-237.
- Williams, A.H. 1984. The effects of Hurricane Allen on back reef populations of Discovery Bay, Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 75: 233-243.
- Willoughby, H.E. 1999. Hurricane heat engines. *Nature* 401: 649-650.
- Woodley, J.D. 1992. The incidence of hurricanes on the north coast of Jamaica since 1870: Are the classic reef descriptions atypical? *Hydrobiologia* 247: 133-138.
- Woodley, J.D., E.A. Chornesky, P.A. Clifford, J.B.C. Jackson, L.S. Kaufman, N. Knowlton, J.C. Lang, M.P. Pearson, J.W. Porter, M.C. Rooney, K.W. Rylaarsdam, V.J. Tunnicliffe, C.M. Wahle, J.L. Wulff, A.S.G. Curtis, M.D. Dullmeyer, B.P. Jupp, M.A.R. Koehl, J. Neigel & E.M. Sides. 1981. Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science* 214: 749-755.
- Wuff, J.L. 1995. Effects of hurricane on survival and orientation of large erect coral reef sponges. *Coral Reefs* 14: 55-61.
- Yoshioka, P.M. & B.B. Yoshioka. 1983. Effect of Hurricane David on shallow water gorgonians of Puerto Rico. *Proc. Assoc. Isl. Mar. Lab. Caribb.* 17: 21.

REFERENCIAS DE INTERNET

- Landsea, C.W. 2000. FAQ-Hurricanes, typhoons and tropical cyclones. The Tropical Meteorology Project, Colorado State University (Consultado: 17 febrero, 2000. <http://typhoon.atmos.colostate.edu>).