

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**Tasa de calcificación y densidad esquelética entre sexos
de *Montastraea cavernosa*.**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias.

Presenta:

Mónica Cecilia Mozqueda Torres

Ensenada, Baja California México
2014

Tesis defendida por

Mónica Cecilia Mozqueda Torres

y aprobada por el siguiente comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Codirector del comité

Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet
Codirector del comité

Dra. Lydia Betty Ladah
Miembro del comité

Dr. Luis Alberto Delgado Argote
Miembro del comité

Dr. Héctor Reyes Bonilla
Miembro del comité

Dra. María Lucila del Carmen Lares Reyes
Coordinador del programa Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Septiembre, 2014

Resumen de la tesis de **Mónica Cecilia Mozqueda Torres**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Tasa de calcificación y densidad esquelética entre sexos de *Montastraea cavernosa*.

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Codirector del comité

Dr. Juan Pablo Carricat Ganivet
Codirector del comité

Montastraea cavernosa es una especie gonocórica y liberadora de gametos. Presenta una estrategia de crecimiento en densidad y es una de las principales especies constructoras de arrecifes en el Caribe Mexicano. Se colectaron seis colonias (dos machos y cuatro hembras) a 4.5 m de profundidad en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo para comparar las características del crecimiento entre sexos, conocer la tasa de extensión lineal, la densidad esquelética y la tasa de calcificación. Fueron tratadas con el método histológico para la identificación de sexos y analizadas con el método de densitometría óptica. Las hembras de *M. cavernosa* presentaron 22% menor densidad y calcificación que los machos. Así mismo el grosor del tejido vivo de las hembras fue 48% menor que el de los machos. Se concluye que esas diferencias, aunadas a la diagénesis del esqueleto, son el reflejo del requerimiento energético para la formación de gametos, el cual es mayor para las hembras.

Palabras clave: ***Montastraea cavernosa*, Tasa de calcificación, Tasa de extensión lineal, Tasa de densidad esquelética, diferencias entre machos y hembras.**

Abstract of the thesis presented by **Mónica Cecilia Mozqueda Torres** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Gender differences in the calcification rate and skeletal density of the coral
*Montastraea cavernosa***

Abstract approved by:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Thesis codirector

Dr. Juan Pablo Carricat Ganivet
Thesis codirector

Montastraea cavernosa is a gonochoric, broadcast spawning coral. It uses increasing its density as a growth strategy and is a major reef building species in the Mexican Caribbean. Six colonies (2 males and 4 females) were collected 4.5 m depth from the National Park Arrecife de Puerto Morelos in Quintana Roo. The histological method was used for gender identification and growth characteristics, linear extension rate, skeletal density and calcification rate were analyzed with the optical densitometry. Females of *M. cavernosa* showed 22% lower density and calcification rates than males. Likewise the thickness of the living tissue of the females were 48% thinner than the males. These differences, coupled with skeletal diagenesis, may be the result of the energy requirements for gamete formation, which are higher for females.

Keywords: ***Montastraea cavernosa*, Calcification rate, skeletal density, linear extension rate, gender differences.**

La familia es el más grande tesoro que la vida te da. Es como una plantita que se debe cuidar y cosechar para que siga floreciendo.

Nada es más fuerte que el amor que nos tenemos. Ustedes, mis raíces son lo máspreciado de mí ser.

Cada intento, cada logro y cada paso en mi camino siempre serán para ustedes... para nosotros.

Mamá, Alex, Cynthia y Elian

Agradecimientos

Gracias al CONACyT por otorgarme la beca (CVU 462583) y Beca Mixta 2013 - mzo2014 para movilidad Nacional (290748).

Gracias a mis directores de tesis Luis Calderón y Juan Pablo Carricart y a mi comité revisor por todo su apoyo, motivación y observaciones pertinentes. Creo que, junto con Luis hice una gran elección. Son excelentes investigadores y además personas increíbles: Lydia Ladah, Luis Delgado y Héctor Reyes gracias por dedicarme su tiempo cuando lo necesitaba y por jalarme las orejas cuando fue preciso.

Juan Pablo Carricart. Carri, no tengo palabras para agradecer todo lo que hiciste por mí en el último año que sin saber nada de mí, me aceptaste como alumna. Gracias por creer en mis ideas y darme la libertad de desarrollarlas. Gracias por ser tan increíble persona y ojalá sigamos colaborando en investigaciones igualmente interesantes.

Luis Calderón. Gracias por aguantar mis impertinencias y mi carácter que seguro te sacaron canas verdes y de todos los colores. Sin saberlo me ayudaste a crecer como persona.

Esta tesis está construida con ayuda de muchos especialistas, técnicos y amigos que sin ellos todo hubiera sido muy complejo y difícil de desarrollar. Jenny Rodríguez por ayudarme tantísimo con la histología, seguro sin ti mis laminillas serían un completo desastre, gracias por esas charlas en el laboratorio que son un constante aprendizaje y por animarme a publicar. Yanet Guerrero de ciencias de la vida por prestarnos las instalaciones de Acuicultura para el desarrollo de la histología y guiarnos en el proceso. Gracias a Luis Gradilla del departamento de Geología en Ciencias de la Tierra por ayudarme con el análisis químico de los esqueletos. Víctor Moreno de Ecología Marina por siempre sacarme del apuro y hacerme reír en el proceso. Eli Farías y Luci Roman, gracias por lograr que la burocracia sea más amena. En general a todo el personal del CICESE que siempre me saludan con una sonrisa! :)

Israel Ortega "Maquito", por guiarme cada paso en mi estancia en Puerto Morelos y por tranquilizarme cuando enloquecía, neta que aprendí muchísimo de ti. Gaby Ang y Sacnité Chávez, gracias por ayudarme desde el inicio con la colecta de las muestras y sobretodo Sac por rifársela a mi lado en el proceso del desove, tomando fotos invaluable y momentos inigualables.

A todos los humanos de la UNAM Puerto Morelos que hicieron que disfrutara tanto mi trabajo, que parecían vacaciones; Wendito, Mamá Ilos, Gaby Pecas, Gaby Ang, Miguel, niña Monse, Sergui, Tati, Pepe, Parme, Lombardo, Duendesillo, Aurora y espero no olvidar a nadie porque todos son increíbles. Araceli Patoni, muchas gracias por todo lo que hiciste por mí, eres una pieza muy importante en mi vida.

A mis amigos de CICESE. Es gratamente sorprendente que tantas almas tan sabias y buenas se hayan unido en un solo lugar y tiempo para compartir nuestras vidas aunque sea por un ratillo. Gracias al PARSA POWER (Beto y Pequeño José) por las risas, comidas y mil cosas que compartimos. Rubén "Tonto", Rafa, Laurica, Ele, Luis, Pequeñito Peruchas, Juan Ma, Pauly, Celia, Gemma, Gera, Oscar, Tere, Karen, Cojis, Flo, Samuel, Zyanya, Nancy, Luz, Geito, Ana, Jenny, Emi. Además... ¡Arriba las Chonitas!

A las niñas les doy gracias infinitas y mi amistad incondicional, porque de ustedes me llevo lo mejor de la ensalada: Lauris, Andrea Shanti, Aidesita, Anita, Fer Wamsilopowstli y el niño de antorcha han iluminado mi camino estos dos años de constante aprendizaje. La vida es buena, pero con ustedes a mi lado simplemente es INCREIBLE, me hacen muy feliz "*lo li amo con tutto il cuore*".

Laura "un chango" Rowland. Me enseñaste a agradecerle cada día a la vida y que hay millones de cosas por aprender, que con esfuerzo y un empujonsillo se pueden cumplir los más grandes sueños si el camino se recorre con el corazón y una guitarra. Es indescriptible la gratitud y la suerte que tengo de haber coincidido contigo, pues sin duda alguna eres el alma más pura y noble que conozco. En fin, por "la armonía de la risa" ... GRACIAS TOTALES.

Por último a tí Mexicano responsable por que con tu trabajo y dinero que día a día se esfuma en los impuestos, lograste que miles de personas como yo demos un paso adelante para la realización de nuestros sueños.

La verdadera inteligencia actúa silenciosamente. Es la quietud donde encontramos la creatividad y la solución a los problemas (Eckhart Tolle).

Contenido

	Página
Resumen	ii
Abstract	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de Figuras	ix
Lista de Tablas	xii
Capítulo 1. Introducción	
1.1 Introducción.....	1
1.1.1 Características del crecimiento de los corales.....	1
1.1.2 Biomineralización.....	3
1.1.3 Características de <i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1766)...	3
1.2 Antecedentes.....	5
1.2.1 Medidas del crecimiento esquelético.....	5
1.2.2 Distinción de sexos.....	5
1.3 Justificación.....	7
1.4 Hipótesis.....	8
1.5 Objetivos.....	8
1.5.1 Objetivo general.....	8
1.5.2 Objetivos particulares.....	8
Capítulo 2. Metodología	
2.1 Área de estudio.....	9
2.1.1 Arrecife de Puerto Morelos.....	9
2.2 Método.....	11
2.2.1 Trabajo de campo.....	11
2.2.2 Medición del tejido vivo y diámetro de la coralita	11
2.2.3 Identificación de sexos de <i>Montastraea cavernosa</i>	12
2.2.4 Método histológico	12
2.2.5 Densitometría óptica; Medición de la tasa de calcificación, extensión y densidad del esqueleto en <i>Montastraea cavernosa</i>	14
2.2.6 Análisis de composición química.....	17
Capítulo 3. Resultados	
3.1 Resultados.....	19
3.1.1 Identificación de sexos de <i>Montastraea cavernosa</i>	19
3.1.2 Identificación de sexo por método histológico.....	20
3.1.3 Grosor del tejido vivo.....	22
3.1.4 Diámetro de la coralita.....	24
3.1.5 Densitometría.....	26
3.1.6 Análisis de composición química.....	29
Capítulo 4. Discusión	
4.1 Discusión.....	30

Capítulo 5. Conclusión

5.1	Conclusión.....	37
5.2	Recomendaciones.....	37
Lista de referencias.....		38
Anexos		
	Anexo I.....	43
	Anexo II.....	45
	Anexo III.....	46
	Anexo IV.....	48

Lista de Figuras

Figura		Página
1	Distribución y morfología de <i>Montastraea cavernosa</i> ; A) Distribución geográfica (IUCN, 2012). B) Colonia en forma de domo. C) Estructuras calcáreas (Veron y Stafford-Smith 2000).....	4
2	Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (Rodríguez-Martínez <i>et al.</i> 2010).....	9
3	Perfil arrecifal de Puerto Morelos CARICOMP (Caribbean Coral Reef Productivity Program). Zonación basada en la composición de escleractinios y la batimetría. I zona lagunar, II arrecife posterior, III rompiente, IV frente arrecifal, V plataforma arenosa (Ruíz-Rentería <i>et al.</i> 1998).....	10
4	A) Colecta de las colonias. B) Fijación y tinción de las muestras. C) Medición del tejido vivo. D) Cenosarco; Modificado de Castañares y Soto (1982).....	11
5	Medición de la coralita. La línea roja representa el diámetro medido.....	12
6	Proceso histológico; A) Postfijación. B) Descalcificación. C) Separación de tejido. D) Deshidratación. E) Inclusión. F) Montaje de laminillas.....	14
7	A) Radiografía a una exposición de 70 kilovoltaje, 20 miliamperaje a una altura de 1.93 m, +5 contraste -1 brillo. Cuña de aragonita (2.82 gCaCO ₃ cm ⁻³) y barra de aluminio para corregir el “efecto tacón”. B) Efecto tacón. C) Densidad óptica de la cuña.....	15
8	A) Trazado del transecto en el máximo eje de crecimiento. B) Densidad óptica.....	16
9	A) Microscópio Electrónico de Barrido. B) Muestra de <i>M. cavernosa</i> . C) Espectro.....	18
10	Pólipos de <i>M. cavernosa</i> en diferentes fases; A) Estresados y expulsando los mesenterios. B) De noche con los tentáculos extendidos. C) Pólipos hinchados y contraídos a segundos de desovar. D) Liberación de un huevo.....	19
11	Oocitos (Oo) y Espermaries (Es) observados a 5x, 10x y 40x. A) Colonia 3. B) Colonia 5. C) Colonia 7. D) Colonia 8. E) Colonia 2. F) Colonia 9.....	21

Lista de figuras (continuación)

12	Grosor del tejido vivo, señalado con la flecha. A) Macho B) Hembra.....	22
13	Promedio del grosor del tejido vivo por sexos.....	22
14	Grosor de tejido vivo ($F_{(5,50)} = 19.592$ $p < 0.001$; $\pi=1$). Las barras horizontales representan los grupos homogéneos de la prueba <i>a posteriori</i> de Tukey.....	23
15	Diámetro de las coralitas ($F_{(5, 102)} = 10.310$ $p < 0.001$; $\pi=0.9$), los grupos homogéneos están representados con las barras horizontales.....	24
16	Diferencias significativas en el diámetro de coralita ($F_{(1,106)} = 23.180$ $p < 0.001$). Macho: 9.04 ± 1.34 mm, Hembra: 7.87 ± 1.13 mm.....	25
17	Histograma de frecuencias (Diámetro de la coralita). Las curvas de machos y hembras se observan sobre puestas.....	25
18	Muestra los valores de densidad absoluta a lo largo del transecto (distancia). Se observan los picos de alta y baja densidad de acuerdo a las bandas del esqueleto en la imagen superior.....	26
19	Tasa de extensión lineal (TEL) por colonia. La barra horizontal representa la agrupación de los sexos.....	27
20	Promedio de densidad esquelética en machos y hembras de <i>Montastraea cavernosa</i>	27
21	Densidad esquelética de machos y hembras. Las barras horizontales muestran los grupos homogéneos formados con la prueba de Tukey.....	28
22	Tasa de calcificación de <i>Montastraea cavernosa</i> . Promedio de machos y hembras.....	28
23	Diferencias en la tasa de calcificación de <i>Montastraea cavernosa</i> entre colonias. Las barras horizontales representan los grupos homogéneos.....	29
24	Porcentaje atómico de Ca, Mg, S, Mn, Fe, Sr en el esqueleto de <i>M. cavernosa</i>	29
25	Cortes longitudinales de 2 hembras de <i>M. cavernosa</i> . A) Ligera bioerosión en la base B) Sumamente bioerosionada.....	32

Lista de Tablas

Tabla		Página
1	Preparación de la solución Zenker y ácido clorhídrico.....	13
2	Día y hora del desove	20
3	Promedio en mm del grosor del tejido vivo \pm la desviación estándar. M: Macho, H: Hembra.....	23
4	Promedio \pm desviación estándar de extensión, densidad y calcificación por colonia y sexo.....	25
5	Porcentaje atómico de los elementos presentes en los esqueletos de <i>M. cavernosa</i> . Promedio \pm desviación estándar.....	29
6	Análisis de variancia para los elementos (*Diferencias significativas).....	30
7	Tasa de extensión lineal registrada para <i>Montastraea cavernosa</i> en diferentes sitios; Modificada de Dullo (2005).....	33

Capítulo 1.

1.1 Introducción

Los arrecifes de coral son reconocidos como los ecosistemas más productivos, con la más alta biodiversidad y complejidad en los océanos (Veron y Stafford-Smith 2000; Spalding *et al.* 2001). Los corales pétreos, son los principales organismos que conforman los arrecifes debido a su estructura física, ya que son hipercalcificadores, gracias a su habilidad para obtener cantidades masivas de carbonato de calcio del medio y secretarlo para la formación de sus esqueletos (Spalding *et al.* 2001). Además, son estenotolerantes y se encuentran en ambientes de aguas cálidas (18 a 30°C), transparentes y poco profundas (Kleypas *et al.* 1999).

Los ecosistemas coralinos ofrecen servicios ambientales (producción de arena) y beneficios socio-culturales, como la pesca y el turismo (McField y Kramer 2007). Además, los corales son fuente de materiales para joyería, construcción y ornato, y de ellos se obtienen productos químicos, médicos y farmacéuticos (suplementos de calcio e implantes óseos). Son zonas de crianza para especies de importancia comercial y protegen del oleaje a la línea de costa contra daños causados por la erosión, principalmente durante tormentas y huracanes (Hoegh-Guldberg *et al.* 2007).

1.1.1 Características del crecimiento de los corales.

La clave del éxito ecológico de los corales, se debe al crecimiento de su esqueleto, ya que permite la competencia por la luz, el espacio y la resistencia a fuerzas tanto físicas (huracanes y tormentas) como biológicas (bioerosión) (Lough 2008). La manera de conocer el crecimiento coralino, es a través de sus características de crecimiento tales como la tasa de extensión anual (TEL), tasa de calcificación (TC) y densidad del esqueleto (DE). Estas medidas de crecimiento se han utilizado para estudiar cambios ambientales gracias al patrón de bandeo que presentan, el cual puede correlacionarse a las condiciones del medio en el que se encuentran (Ries *et al.* 2006b; Aronson 2007).

Se sabe que, en presencia de agua fría, el esqueleto coralino deposita menos CaCO_3 , por lo que su densidad es menor y con aguas cálidas su esqueleto es más denso debido a un mayor depósito de CaCO_3 (Barnes y Lough 1993; Carricart-Ganivet 2004). El análisis de los esqueletos coralinos ha marcado la pauta para conocer las variaciones climáticas (Lough 2008). Además, las bandas permiten determinar la edad de la colonia, ya que cada par (una de baja y otra de alta densidad) nos indican un año (Barnes y Lough 1993). Dichos pares de bandas pueden utilizarse para caracterizar el ambiente en el que los organismos habitaron cientos de años atrás. También es posible hacer una interpretación del medio en que el coral se desarrolló gracias a la marcada temporalidad en su crecimiento, así como a las variaciones que presentan de acuerdo a los cambios de temperatura, turbidez, salinidad y disponibilidad de nutrientes (Reibeek 2005).

El análisis del patrón de bandas nos permite conocer la tasa de calcificación anual ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), que, de acuerdo con Dodge y Brass (1984), es el producto de dos parámetros básicos: la tasa de extensión (cm año^{-1}) y la densidad del esqueleto (g cm^{-3}):

Tasa de calcificación= tasa de extensión x densidad del esqueleto

$$\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1} = \text{cm año}^{-1} \times \text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3} \quad (1)$$

Sin embargo, la estrategia de crecimiento varía entre especies, por lo que, pueden presentar la misma tasa de calcificación con extensiones y densidades diferentes (Carricart-Ganivet 2007; 2011).

Se han utilizado diferentes métodos para la medición de la densidad del esqueleto coralino, como son: el desplazamiento de mercurio (Dustan 1975), desplazamiento de agua (Hughes 1987), por congelación (Carricart-Ganivet *et al.* 2000) y por gama densitometría (Chalker y Barnes 1990). Sin embargo, la metodología más utilizada para la medición de las bandas de crecimiento, densidad y el crecimiento coralino en todas sus formas es por medio de radiografías de rayos X, donde se aprecian las bandas de baja y alta densidad (Knutson *et al.* 1972; Carricart-Ganivet 2007; Carricart-Ganivet y Barnes 2007; Carricart-Ganivet 2011).

1.1.2 Biomineralización

Biomineralización es el proceso mediante el cual los organismos depositan minerales, tomando en cuenta la complejidad en la composición de elementos, tamaño y cristalización (Weiner y Dove 2003). La biomineralización en los corales es el proceso de formación del esqueleto coralino y es el resultado de un proceso complejo, regulado biológicamente, el cual ocurre de manera extracelular, cuando la célula produce una matriz orgánica fuera de ella (proteínas, polisacáridos y glicoproteínas), en donde ocurre la mineralización. La estructura y composición de dicha matriz está genéticamente codificada para regular y organizar las funciones que permiten la cristalización del CaCO_3 , como calcita o aragonita (Weiner y Dove 2003; Allemand *et al.* 2004).

La mayoría de los organismos utilizan calcio para biomineralizar y de ahí que, a la unión del calcio con carbonato, fosfato, oxalato o cualquier otro tipo de mineral, se acuñó el término “calcificar” (Weiner y Dove 2003). Sin embargo al unirse el calcio con los carbonatos puede ser reemplazado por aquellos elementos que químicamente presentan valencia 2 de acuerdo a la disponibilidad de los elementos en el mar y a la afinidad con los carbonatos y su estructura cristalina. Por ejemplo en forma de aragonita hay mayor concentración de Sr que en la calcita (Deer *et al.* 1993).

1.1.3 Características de *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1766)

Los corales masivos del género *Montastraea* se encuentran entre los constructores de arrecifes más importantes del Atlántico tropical (Goreau 1959; Aronson *et al.* 2008). Se distribuyen en el Caribe, Golfo de México, Florida, Bahamas, Bermuda y en general en el oriente del Océano Atlántico (IUCN, 2012. Figura 1A). *Montastraea* pertenece a la Familia Montastreaeidae del Orden Scleractinia y este género cuenta con solo una especie: *Montastraea cavernosa* (Budd *et al.* 2012b).

Las colonias de *M. cavernosa* (Figura 1B) son relativamente grandes (aproximadamente un metro de diámetro) y tienen forma de domos o placas planas (Szmant 1991). La unidad básica del esqueleto son las coralitas, las cuales

presentan septos alternados: largos y cortos, así como los que se unen a la columnella (Figura 1C). Esta especie presenta una gran variedad de colores y generalmente los centros tienen una tonalidad contrastante al resto de la colonia (Veron y Stafford-Smith 2000).

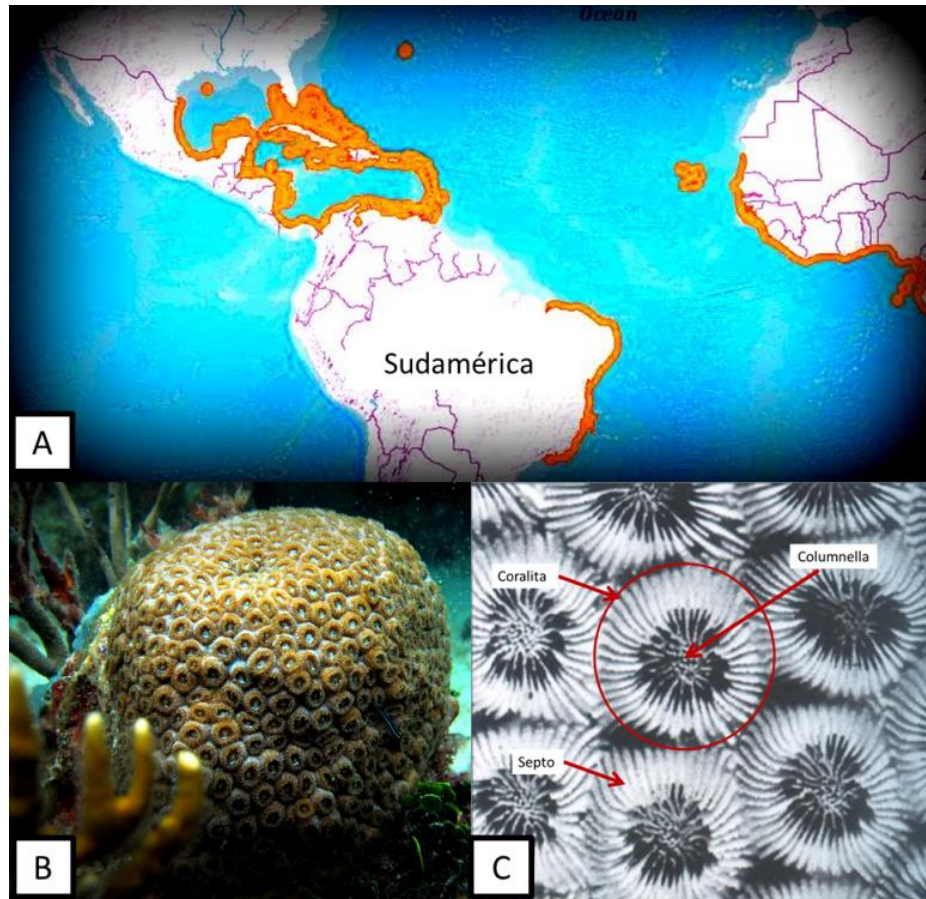


Figura 1. Distribución y morfología de *Montastraea cavernosa*; A) Distribución geográfica (IUCN, 2012). B) Colonia en forma de domo. C) Estructuras calcáreas (Veron y Stafford-Smith 2000).

No existen registros de dimorfismo sexual para *M. cavernosa*, la cual es una especie gonocórica de fertilización externa. El ciclo anual de gametogénesis comienza en noviembre con el ciclo oogénico y el espermatogénico ocurre en mayo (Szmant 1991), dando lugar a los desoves en verano (agosto-octubre) entre seis a ocho días después de la luna llena (Bastidas *et al.* 2005; Vize 2006; Budd *et al.* 2012a).

1.2 Antecedentes Medidas del crecimiento esquelético

En la década de 1960, se encontró que el crecimiento coralino tiene variaciones estacionales relacionadas con las variaciones ambientales (Wells 1963). Sin embargo, fue hasta la década de los 70 que Knutson y colaboradores (1972) confirmaron la formación de las bandas estacionales, las cuales vienen en pares de alta y baja densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y representan hasta ahora, las estructuras más confiables para conocer el crecimiento de los corales. Se encontró en algunas especies de scleractinios (*Favia pallida*, *Goniastrea retiformis* y *Porites lutea*) que las bandas de alta densidad se forman a finales de verano cuando la temperatura es elevada y las de baja densidad se forman durante los periodos estacionales en los que las temperaturas son menores (Highsmith 1979). La técnica de densitometría con la cual se obtiene información de las bandas fue adaptado del método de foto densitometría descrito por Chalker y colaboradores (1985). Carricart-Ganivet y Barnes (2007) utilizaron bloques escalonados de *Tridacna máxima* (densidad uniforme de 2.826 g cm^{-3}) como estándar comparativo y por medio de radiografías digitalizadas se obtiene una referencia de densidad óptica (escala de grises con valores de pixel de 0 a 255).

Existen estudios en los que a partir de la Esclerocronología encuentran cual es la estrategia de crecimiento de las especies de coral; por ejemplo: *Orbicella annularis* en el Caribe Mexicano, ha mostrado que es una especie que sacrifica la densidad esquelética (1.61 g cm^{-3}) para poder mantener una alta tasa de extensión lineal (8.7 mm año^{-1}) y una tasa de calcificación reducida ($1.39 \text{ g cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) (Carricart-Ganivet y Merino 2001). Sin embargo, poco se sabe del crecimiento de *Montastraea cavernosa*. En México solo se cuenta con el registro de Horta-Puga y Carriquiry (2008), en el cual sólo obtuvieron la extensión lineal ($2.9 \pm 0.9 \text{ mm año}^{-1}$) en el Sistema Arrecifal Veracruzano y no muestran valores de densidad.

1.2.2 Distinción de sexos

La producción de gametos en los corales es un proceso diferente en machos y hembras. El ciclo oogénico es más largo que la producción de esperma y los huevos de las hembras son energéticamente más costosos que los espermatozoides debido al contenido lipídico de los gametos femeninos (Hall y Hughes 1996). Se sabe que la

calcificación es un proceso que está biológicamente controlado y a pesar de la falta de conocimiento acerca del proceso de calcificación de los corales, se ha demostrado que el porcentaje energético que se utiliza para el crecimiento coralino, depende de otros procesos igualmente demandantes como la reproducción sexual. Por ejemplo, *Porites porites* utiliza hasta el 30% del presupuesto energético para fines de calcificación ($81.7 \text{ mg CaCO}_3 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), con una variación energética de 0.80 a $1.85 \text{ J mg}^{-1} \text{ CaCO}_3$ (Allemand *et al.* 2011).

Holcomb y colaboradores (2012) experimentaron con *Astrangia poculata*, a diferentes temperaturas y concentraciones de CO_2 , y obtuvieron resultados que indican una mayor sensibilidad por parte de las hembras a las elevadas concentraciones de CO_2 , ya que presentan una diferencia del 39% con respecto a los machos en la tasa de calcificación. Ello probablemente es en respuesta a la producción de huevos para la reproducción, lo que debe considerarse cuando se estudien poblaciones de organismos calcificadores, en respuesta a la acidificación del océano.

Dado el presupuesto energético empleado para la calcificación y la diferencia en la producción de gametos entre sexos, Cabral-Tena y colaboradores (2013) analizaron la tasa de extensión, densidad y tasa de calcificación entre sexos de *Porites panamensis* en tres sitios del Golfo de California (Bahía de La Paz, Bahía Concepción, B.C.S. y Bahía de los Ángeles B.C.). Para el análisis de densitometría óptica utilizaron el método que fue desarrollado por Carricart-Ganivet y Barnes (2007). Los resultados más relevantes muestran una mayor tasa de extensión y calcificación de los machos, entre 18 y 23% con respecto a las hembras.

Por su parte Carricart-Ganivet y colaboradores (2013) realizaron un estudio similar con *Siderastrea siderea*, en el que encontraron diferencias significativas en las tasas de extensión y densidad, siendo la hembra la que presenta una menor tasa de extensión y mayor densidad. Sin embargo ambos sexos calcifican por igual. Además, observaron que los machos tienen mayor grosor en el tejido vivo que las hembras y encontraron diferencias en el tiempo aparente de formación de las bandas de alta densidad.

1.3 Justificación

Solo se cuenta con un estudio esclerocronológico en México de *Montastraea cavernosa*, en el cual Horta-Puga y Carriquiry (2008) reportan una tasa de extensión lineal de 2.9 ± 0.9 mm año⁻¹, sin embargo no determinaron la densidad del esqueleto ni la tasa de calcificación. Además, solo existen dos trabajos en los que comparan las medidas de crecimiento entre sexos de la misma especie (Cabral-Tena *et al.* 2013; Carricart-Ganivet *et al.* 2013), ambos enfocados a corales de esqueleto poroso y con una estrategia de crecimiento en extensión (*Porites* y *Siderastraea*).

Se ha utilizado la tasa de calcificación de los corales pétreos (parámetros de crecimiento) para correlacionar cambios en las variables ambientales de los sitios de los cuales provienen las muestras, así como tiempo geológico en el caso de los organismos fósiles (Ries *et al.* 2006a). Sin embargo, se debe evaluar como un indicador proximal ya que es probable que no solo las variables ambientales sean las causantes de los cambios en la tasa de calcificación de los corales, sino que también influye la fisiología de los organismos, como el gasto energético empleado en la reproducción (Leuzinger *et al.* 2003; Carricart-Ganivet *et al.* 2013).

Debido a la falta de comprensión de los efectos fisiológicos, se dificulta la interpretación de la información ambiental que se puede obtener de un organismo calcificador. Los estudios que utilizan a los corales pétreos como indicadores paleo-ambientales dejan a un lado los factores fisiológicos y sus implicaciones en los registros que se obtienen de los esqueletos. Para corregir eso, el presente trabajo pretende dar a conocer si *M. cavernosa* es una especie fiable como indicador paleo-ambiental, a partir de la comparación en la densidad, extensión y calcificación de sus esqueletos entre sexos, de muestras provenientes del mismo lugar y condiciones ambientales. Es el primer trabajo realizado con una especie de escleractinio cuya estrategia de crecimiento se basa en la densidad y no en la extensión lineal. Además, es el primer registro de densidad (gCaCO₃ cm⁻³) y calcificación (gCaCO₃ cm⁻² año⁻¹) para *Montastraea cavernosa*.

1.4 Hipótesis

Debido al mayor gasto energético de las hembras en la producción de gametos, se espera que la tasa de calcificación y la densidad del esqueleto sea menor en las hembras que en los machos de *Montastraea cavernosa*. Igualmente, el grosor del tejido vivo de *Montastraea cavernosa* sería menor en hembras que en machos debido a la alocaión de energía en el proceso reproductivo.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Medir y comparar las características del crecimiento entre sexos de *Montastraea cavernosa*.

1.5.2 Objetivos particulares

- Medir la tasa de calcificación, tasa de extensión y densidad esquelética del coral hermatípico *Montastraea cavernosa* y comparar entre machos y hembras.
- Medir y comparar el grosor del tejido vivo entre sexos de *M. cavernosa*.
- Medir y comparar el diámetro de la coralita entre sexos de *M. cavernosa*.
- Identificar y comparar entre sexos la composición atómica del esqueleto de *M. cavernosa*.

Capítulo 2.

2.1 Área de estudio

2.1.1 Arrecife de Puerto Morelos

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo (20.8482°N, 86.8761°O). El arrecife se encuentra al noreste de la península de Yucatán, en la parte norte de la extensa barrera de coral presente desde Belice hasta el Estrecho de Yucatán (Sistema Arrecifal Mesoamericano), considerada la segunda más grande del mundo (DOF 1998).

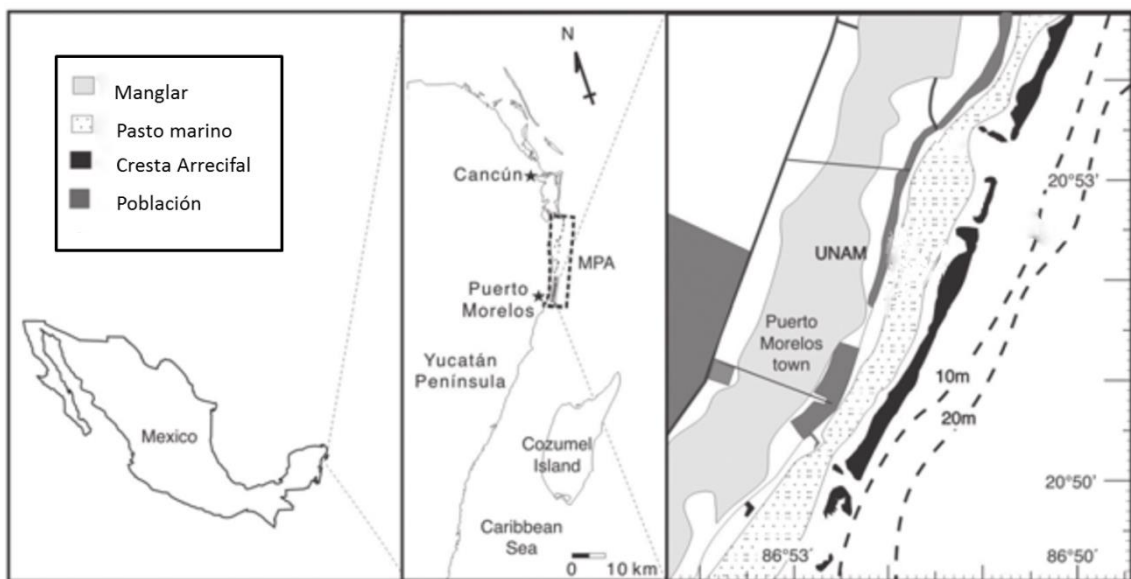


Figura 2. Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (Rodríguez-Martínez *et al.* 2010).

El Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM) se decretó área natural protegida en 1998 con una superficie total de 9,066 hectáreas de costa, laguna, camas de pasto marino y arrecife de coral semi continuo (Rodríguez-Martínez *et al.* 2010).

Tiene un clima cálido subhúmedo (20.7-30.4°C temperatura ambiente) con lluvias en verano (1,200 mm). Es una zona de huracanes, que inciden de julio a noviembre. Se caracteriza por ser de aguas someras (máximo 8 m), con una temperatura promedio de 28°C y salinidad de 35.7 (Ruíz-Rentería *et al.* 1998; Rodríguez-Martínez *et al.* 2010).

El arrecife se desarrolla sobre una plataforma calcárea y se han reconocido cinco zonas principales a lo largo del perfil arrecifal (Figura 3). El porcentaje de cobertura coralina total es menor a 2.5%. Presenta una zona frontal inclinada con características de alto relieve (Figura 3; zona IV) debido a la acumulación, suspensión y transporte de arena durante las tormentas, la cobertura de coral es típicamente escasa pero en el arrecife posterior y en la cresta (Figura 3; zonas II y III) la cobertura incrementa (*Acropora palmata*, *Millepora complanta* y *Orbicella annularis*). En la zona frontal (Figura 3; zona IV) la composición en su mayoría son gorgonias, macroalgas y cabezas de *Pseudodiploria strigosa*, *Montastraea cavernosa* y *Dichocoenia stokesii* entre otros (Ruíz-Rentería *et al.* 1998).

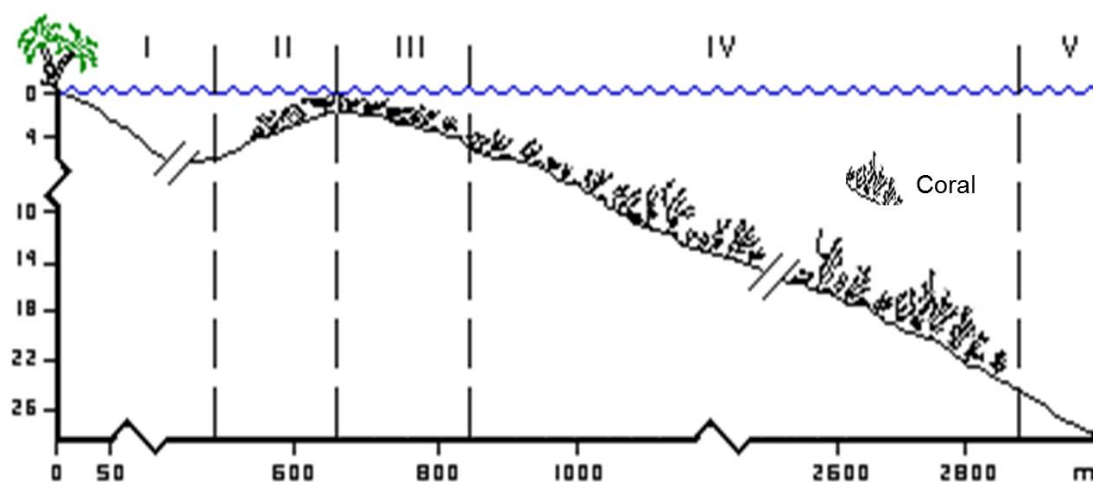


Figura 3. Perfil arrecifal de Puerto Morelos CARICOMP (Caribbean Coral Reef Productivity Program). Zonación basada en la composición de escleractinios y la batimetría. I zona lagunar, II arrecife posterior, III rompiente, IV frente arrecifal, V plataforma arenosa (Ruíz-Rentería *et al.* 1998).

2.2 Método

2.2.1 Trabajo de campo

Con buceo autónomo SCUBA, se recolectaron nueve colonias de *Montastraea cavernosa* ubicadas a 4.5 m de profundidad en la zona III (Figura 3) del arrecife de Puerto Morelos. Se seleccionaron colonias pequeñas de aproximadamente 15 cm de alto, las cuales fueron removidas del sustrato con cincel y martillo (Figura 4A).

Se transportaron al laboratorio de Esclerocronología en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM en una hielera con agua de mar para mantenerlas vivas. Fragmentos de cada colonia se fijaron con Z-fix™ (Formaldehído, metanol y zinc), diluido 5 a 1 en agua de mar filtrada (Figura 4B), para posteriormente realizar la determinación de sexos mediante técnicas histológicas. Otros fragmentos se relajaron con tabaco durante 24 horas realizando recambios de agua de mar por agua dulce (50 ml hr⁻¹) y se fijaron en formol al 10%.

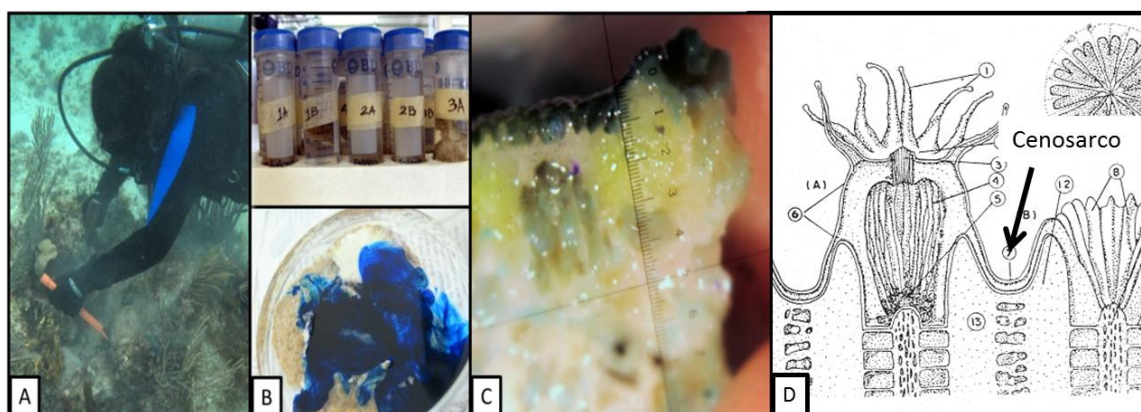


Figura 4. A) Colecta de las colonias. B) Fijación y tinción de las muestras. C) Medición del tejido vivo. D) Cenosarco; Modificado de Castañares y Soto (1982).

2.2.2 Medición del tejido vivo y diámetro de la coralita

Las muestras fijadas en formol fueron enjuagadas con agua dulce, teñidos con azul de metileno y se midió el grosor de tejido vivo con un ocular micrométrico (Figura 4C) en un estereoscopio Nikon SMZ 745 de acuerdo a la técnica de Cruz-Piñón y colaboradores (2003). Se utilizó el objetivo de 1x, donde 2.03 unidades oculares equivalen a 2mm. Se obtuvieron aproximadamente 10 mediciones al azar por colonia (en el cenosarco).

El diámetro de la coralita fue medido con un vernier digital, en el eje mayor de la coralita cuya forma es elipsoidal (Figura 5).

Se realizaron pruebas *a priori* de Levene para conocer si había homogeneidad y normalidad de variancias, y luego se aplicó un análisis de varianza de una vía con el fin de conocer si existieron diferencias significativas en el diámetro de la coralita y el grosor del tejido entre colonias. Se hizo una prueba *a posteriori* de Tukey para conocer el origen de las diferencias y si se agrupaban o no por sexos.



Figura 5. Medición de la coralita. La línea roja representa el diámetro medido.

2.2.3 Identificación de sexos de *Montastraea cavernosa*

Las colonias previamente etiquetadas se colocaron en un tanque experimental, adecuado con flujo constante de agua de mar, temperado a 28°C y cubierto con malla-sombra para simular la cantidad de luz que penetra a una profundidad de 4.5 m. Con el fin de conocer el sexo de las colonias se realizaron guardias nocturnas a partir del día de colecta (quinto día después de la luna llena de agosto) para observar el desove y registrar la hora del desove y el sexo de la colonia.

2.2.4 Método histológico

Para respaldar las observaciones del desove, se realizaron cortes histológicos. Se hicieron laminillas únicamente de las colonias que se utilizaron en la densitometría. Se descartaron tres colonias de todos los análisis: a) la colonia 1, debido a que era muy pequeña y estaba fuertemente bioerosionada (se regresó viva al mar); b) la

colonia 4 se desechó porque el eje de crecimiento estaba perpendicular al corte y la colonia 6 debido a que la radiografía de rayos X no se pudo corregir.

Las muestras fijadas con Z-fix™ (Figura 4B) fueron utilizadas para comprobar el sexo de las colonias mediante el método histológico publicado por Szmant (1991). Se realizó una post fijación utilizando la solución de Zenker (Tabla 1, Figura 6A) por 16 horas, la cual proporciona una mayor resistencia al tejido y lo prepara para la descalcificación (Rodríguez-Troncoso 2006). Para retirar la solución de Zenker, las muestras fueron enjuagadas con flujo de agua durante 24 horas y un último enjuague con agua destilada.

Los fragmentos fueron sometidos a una descalcificación con ácido clorhídrico al 10% y sales (Tabla 1). El ácido fue remplazado hasta que terminara la efervescencia y se eliminara todo el CaCO_3 durante aproximadamente 10 horas (Figura 6B). Una vez separado el tejido del esqueleto, se colocó en cajas de histología y se enjuagó con flujo constante de agua durante 24 horas (Figura 6C).

Tabla 1. Preparación de la solución Zenker y ácido clorhídrico.

Post fijación		Decalcificación	
Dicromato de potasio	25g L ⁻¹	EDTA	0.7g L ⁻¹
Sulfato de sodio	10g L ⁻¹	Tartrato NaK	0.008g L ⁻¹
Ácido aceticoglacial	50ml L ⁻¹	Tartrato Na	0.14g L ⁻¹

Finalmente se realizó la deshidratación y aclarado del tejido con una serie de alcoholes del 70% hasta el 100% y xileno, y después se llevó a cabo la inclusión en parafina (Figura 6D y 6E). Se utilizó un microtomo para hacer cortes transversales de 5 μm , y se procedió al montaje de laminillas. Se dejaron secar en el horno a 60°C y se realizó la tinción (Hematoxilina-Eosina, Figura 6F). Para la Identificación de sexo, se utilizó un objetivo de 40x. Las laminillas fueron realizadas por triplicado para cada colonia y fotografiadas a 5x y 40x.

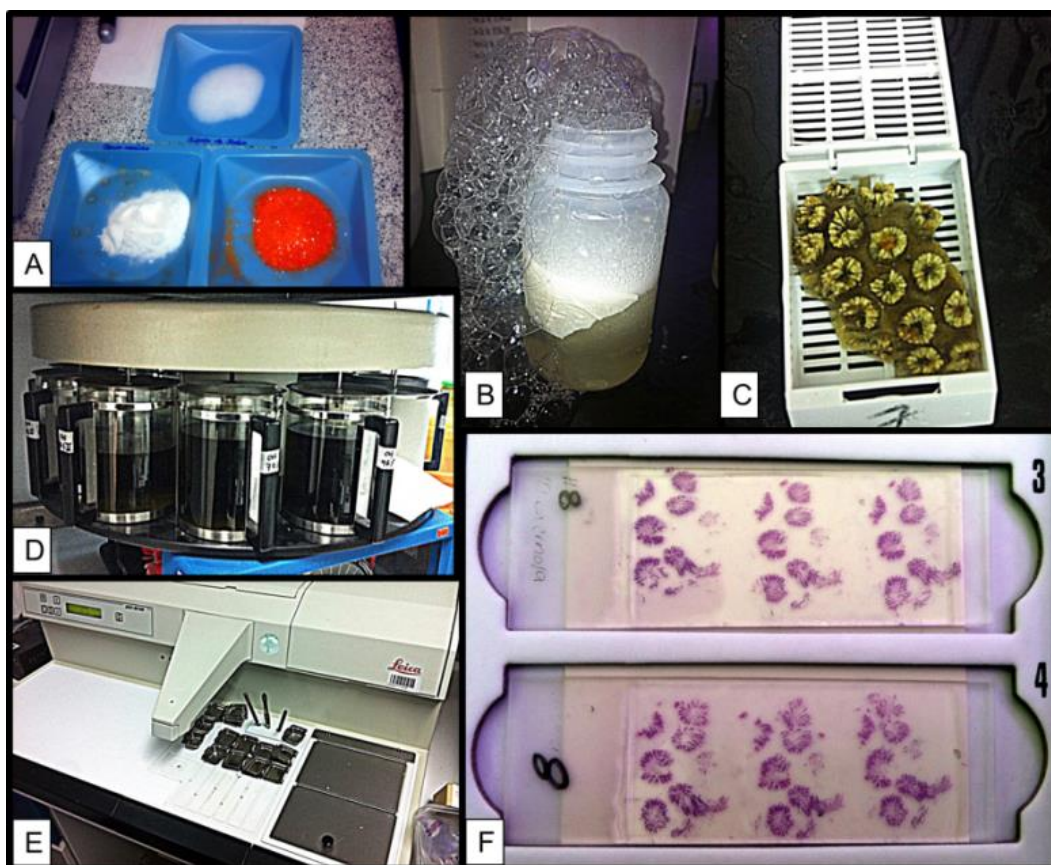


Figura 6. Proceso histológico; A) Postfijación. B) Descalcificación. C) Separación de tejido. D) Deshidratación. E) Inclusión. F) Montaje de laminillas.

2.2.5 Densitometría óptica; Medición de la tasa de calcificación, extensión y densidad del esqueleto en *Montastraea cavernosa*.

Una vez que se fijaron fragmentos de cada colonia, el resto se dejó secar al sol por 24 horas. Se utilizó una sierra de diamantes para cortar las colonias en lajas (grosor aproximado de 7 mm), de acuerdo al eje de máximo crecimiento, que se encuentra en la coralita central de la colonia. Se sumergieron en hipoclorito de sodio al 10% durante 24 horas para blanquear las lajas. Para el secado, se colocaron en un horno a 60°C y posteriormente se tomaron las radiografías en el Centro Radiológico de Cancún con un equipo de rayos X (GE Hungay Rt. Medical Systems).

Las condiciones de exposición utilizadas (70 kilovoltaje, 20 miliamperaje a una altura de 1.93 m, +5 contraste -1 brillo), permiten un mayor contraste para la apreciación de las bandas de alta y baja densidad en las lajas.

En todas las tomas de radiografías se incluyó una barra de aluminio de 50 cm de largo x 2.5 cm de ancho con el fin de corregir la variación generada por la intensidad de los rayos X a lo largo del eje cátodo-ánodo denominado “el efecto tacón” (Figura 7). Asimismo, se utilizó una cuña de estándar de aragonita (*Tridacna máxima*; densidad conocida de $2.82 \text{ g cm}^{-3} \text{ CaCO}_3$), para obtener series de densidad absoluta (g cm^{-3}).

Las radiografías fueron digitalizadas a 75 dpi con el digitalizador Kodak DirectView Classic CR System y tratadas con el software Image J 1.47 siguiendo el método de densitometría desarrollado previamente por Carricart-Ganivet y Barnes (2007).

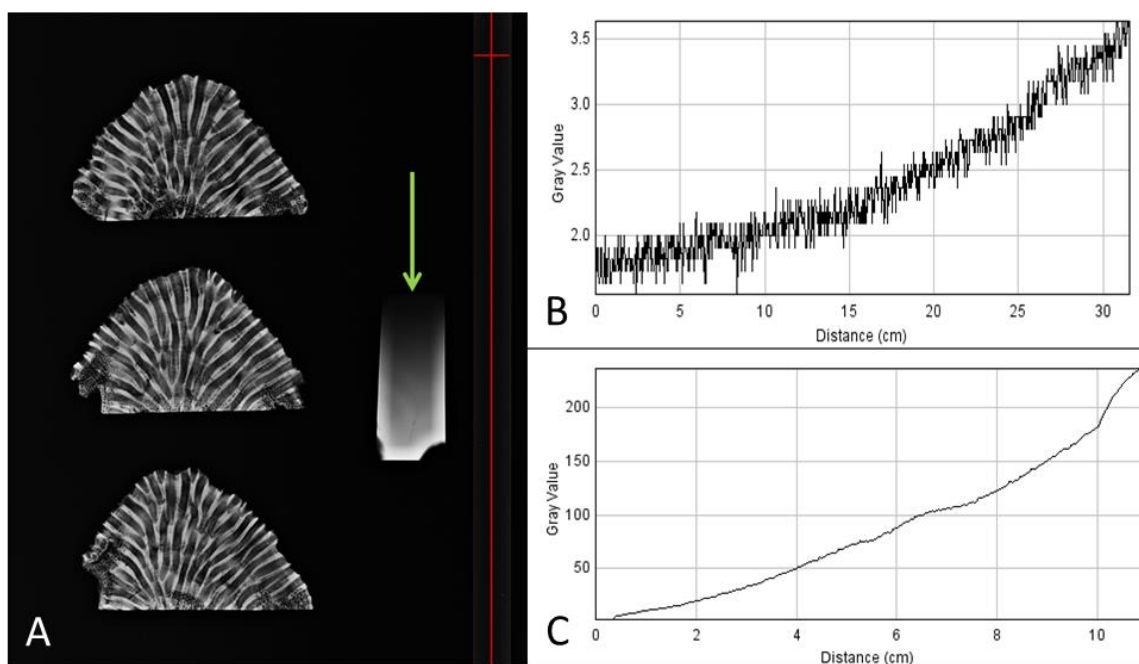


Figura 7. A) Radiografía a una exposición de 70 kilovoltaje, 20 miliamperaje a una altura de 1.93 m, +5 contraste -1 brillo. Cuña de aragonita ($2.82 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y barra de aluminio para corregir el “efecto tacón”. B) Efecto tacón. C) Densidad óptica de la cuña.

Para obtener la información de las lajas, se trazó un transecto en el eje de máximo crecimiento y en los ejes cercanos (Figura 8A) para obtener los valores de densidad óptica (Figura 8B), los cuales son arrojados en escala de gris (de 0 a 255). Los valores de extensión lineal se obtuvieron de acuerdo con el método propuesto por Dávalos-Dehullu y colaboradores (2008).

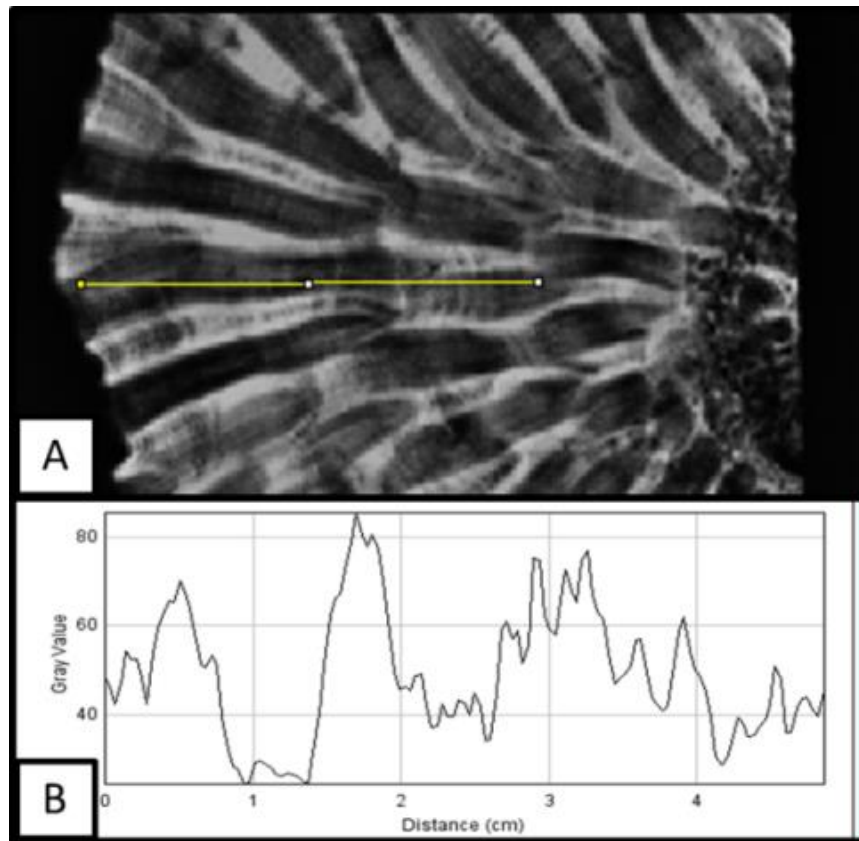


Figura 8. A) Trazado del transecto en el máximo eje de crecimiento. B) Densidad óptica.

Una vez obtenidos los datos de los transectos, se realizaron análisis de variancia de una vía para conocer si existen diferencias entre las colonias y se probó con una *a posteriori* de Tukey para saber el origen de las diferencias. Se realizaron pruebas de poder para todos los análisis (tejido, coralita y densitometría), las cuales nos indican la probabilidad de aceptar la hipótesis alterna cuando es verdadera o de aceptar diferencias cuando realmente las haya.

2.2.6 Análisis de composición química

Para el análisis de la composición atómica del esqueleto, se realizaron cortes de aproximadamente 7 mm³ de las muestras con una sierra de diamantes, se blanquearon con hipoclorito de sodio al 10% durante 24 horas. Posteriormente se lavaron con jabón micro 90 y agua destilada, se utilizó un sonicador (ultrasonido) por 10 minutos para eliminar residuos de materia orgánica. Se enjuagaron con acetona para eliminar grasa y se colocaron en un horno a 60°C para secar.

Con un microscopio electrónico de barrido, se realizó un análisis de microsonda electrónica por espectroscopía de energía dispersa (Figura 9A), para analizar químicamente pequeñas áreas de muestras sólidas (Figura 9B). Donde los rayos X son excitados por un haz de electrones focalizado. Los rayos X presentan un espectro de los elementos presentes en la muestra (longitud de onda; Figura 9C) y la composición porcentual de ellos, conocido como análisis modal (Reed 2005).

Se analizaron los elementos de valencia 2 que, salvo el azufre, pueden unirse a los carbonatos en sustitución del calcio (Mg, Mn, Fe, Sr, Ba). Se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis, para conocer si *M.cavernosa* presenta diferencias entre machos y hembras en el porcentaje atómico de la composición de elementos en los esqueletos. El análisis estadístico se hizo por separado para los elementos encontrados (Ca, Mg, S, Mn, Fe, Sr).

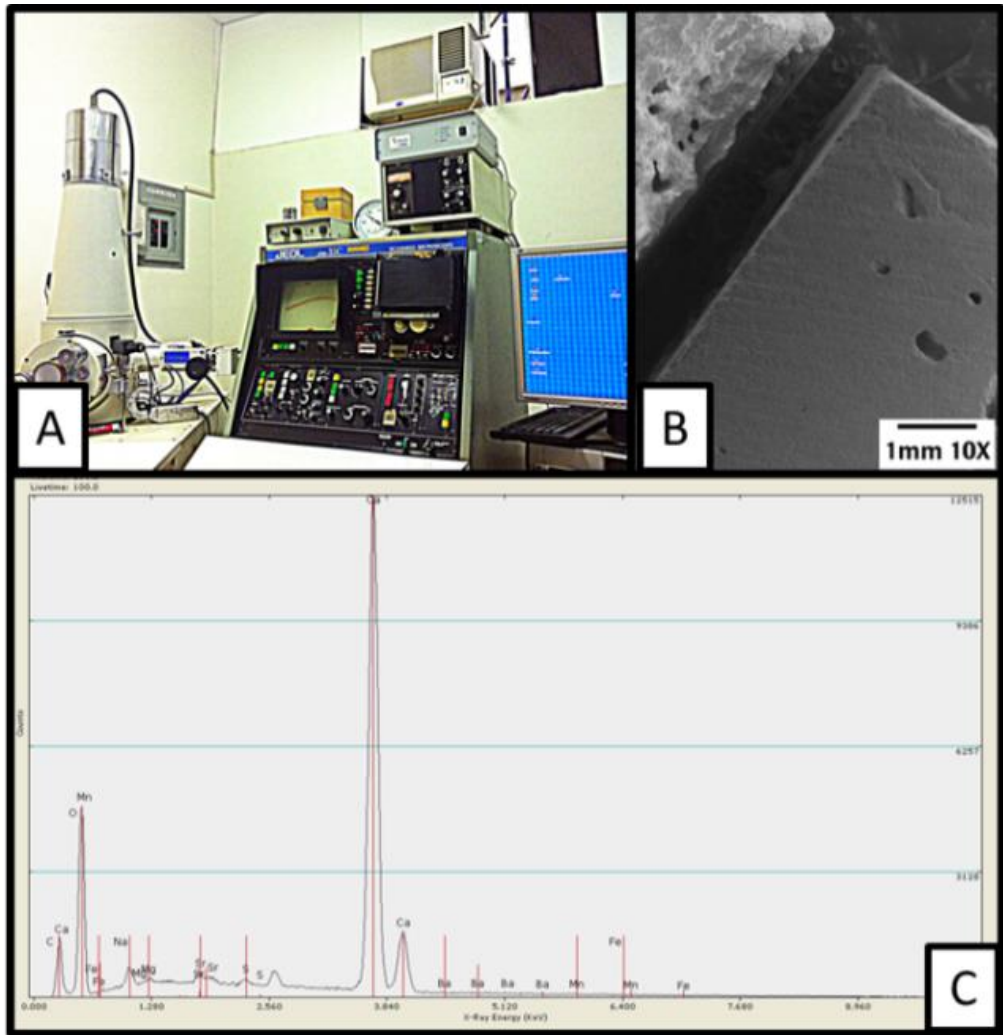


Figura 9. A) Microscopio Electrónico de Barrido. B) Placa de *M. cavernosa*. C) Espectro del análisis de elementos.

Capítulo 3.

3.1 Resultados

3.1.1 Identificación de sexos de *Montastraea cavernosa*.

A partir de las 21:00 horas del 26 de Agosto del 2013, las nueve colonias que fueron colectadas y colocadas en los tanques experimentales, tenían los tentáculos extendidos por completo (Figura 9B). En el momento del desove, los tentáculos se contraen y los pólipos se hinchan (Figura 9C). Posterior a eso expulsaron los gametos (Figura 9D). El tiempo promedio del desove entre colonias fue de 14.28 ± 7.5 minutos, siendo un macho el primero en liberar esperma y otro macho el último, se observó que el macho #9 liberó gametos en dos ocasiones; a las 22:00 y 23:20.

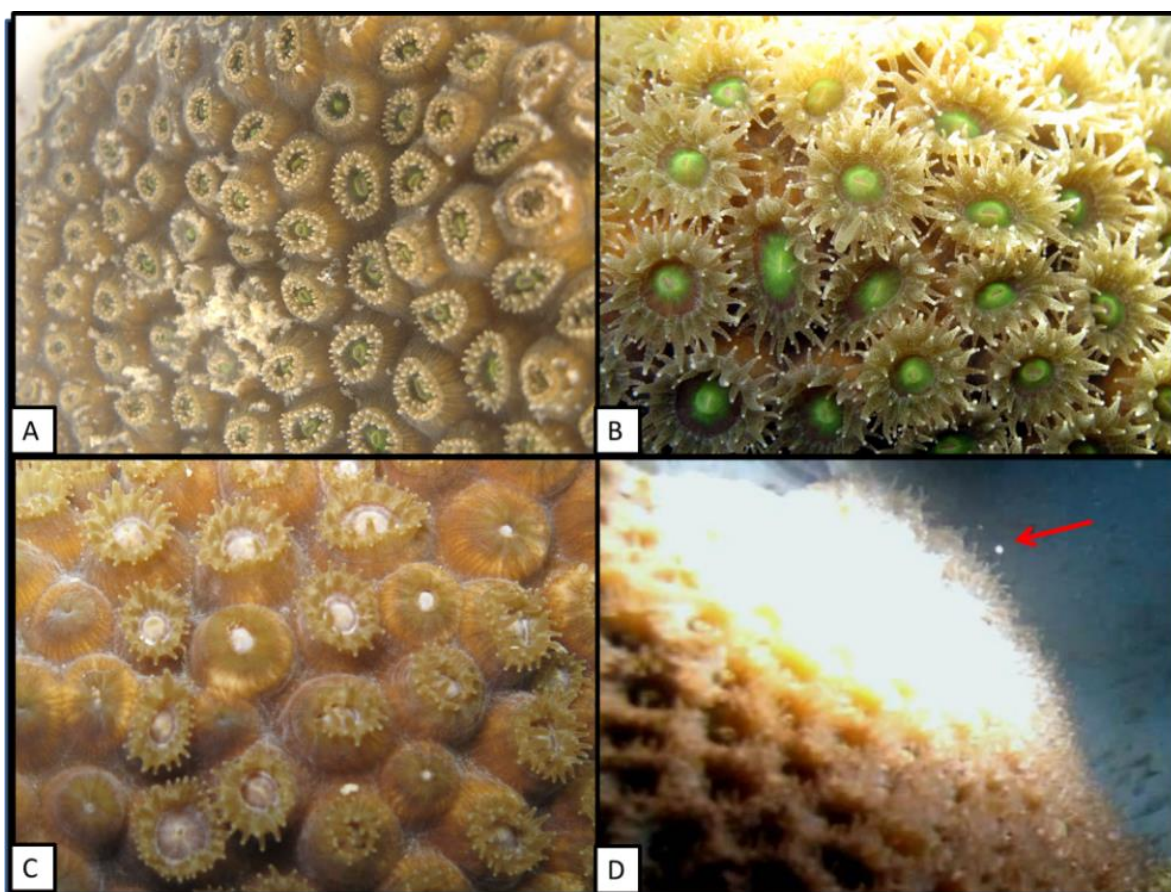


Figura 10. Pólipos de *M. cavernosa* en diferentes fases; A) Estresados y expulsando los mesenterios. B) De noche con los tentáculos extendidos. C) Pólipos hinchados y contraídos a segundos de desovar. D) Liberación de un huevo.

El desove no fue perfectamente sincronizado entre las colonias y se presentó una hembra que desovó hasta el día siguiente a las 22:05 horas (Tabla 2), la cual fue la única colonia que desovó el 6to día después de luna llena. Aunque se fertilizaron los gametos de manera exitosa, la larva no logró asentarse.

Tabla 2. Día y hora del desove.

Día	Hora	Sexo	Etiqueta
26/08/2013	22:00	Macho	9
	22:15	Hembra	4
	22:33	Hembra	3
	22:39	Hembra	5
	23:05	Hembra	1
	23:13	Hembra	6
	23:20	Macho	9
	23:40	Hembra	7
	23:55	Macho	2
27/08/2013	22:05	Hembra	8

3.1.2 Identificación de sexo por método histológico.

En la Figura 10 se muestran cortes transversales a 5x de los pólipos de cada colonia, teñidos con Hematoxilina-Eosina de las hembras (Figura 10 A-D), donde se aprecian claramente los oocitos. Las espermaries (Figura 10 E y F) se observan en forma de ramillete de flores fotografiadas a 40x. Dado que los fragmentos fueron fijados horas antes del desove, podemos observar que los gametos están en el estadio IV que, de acuerdo a la clasificación de Szmant (1991), es cuando están completamente maduros, listos para el desove.

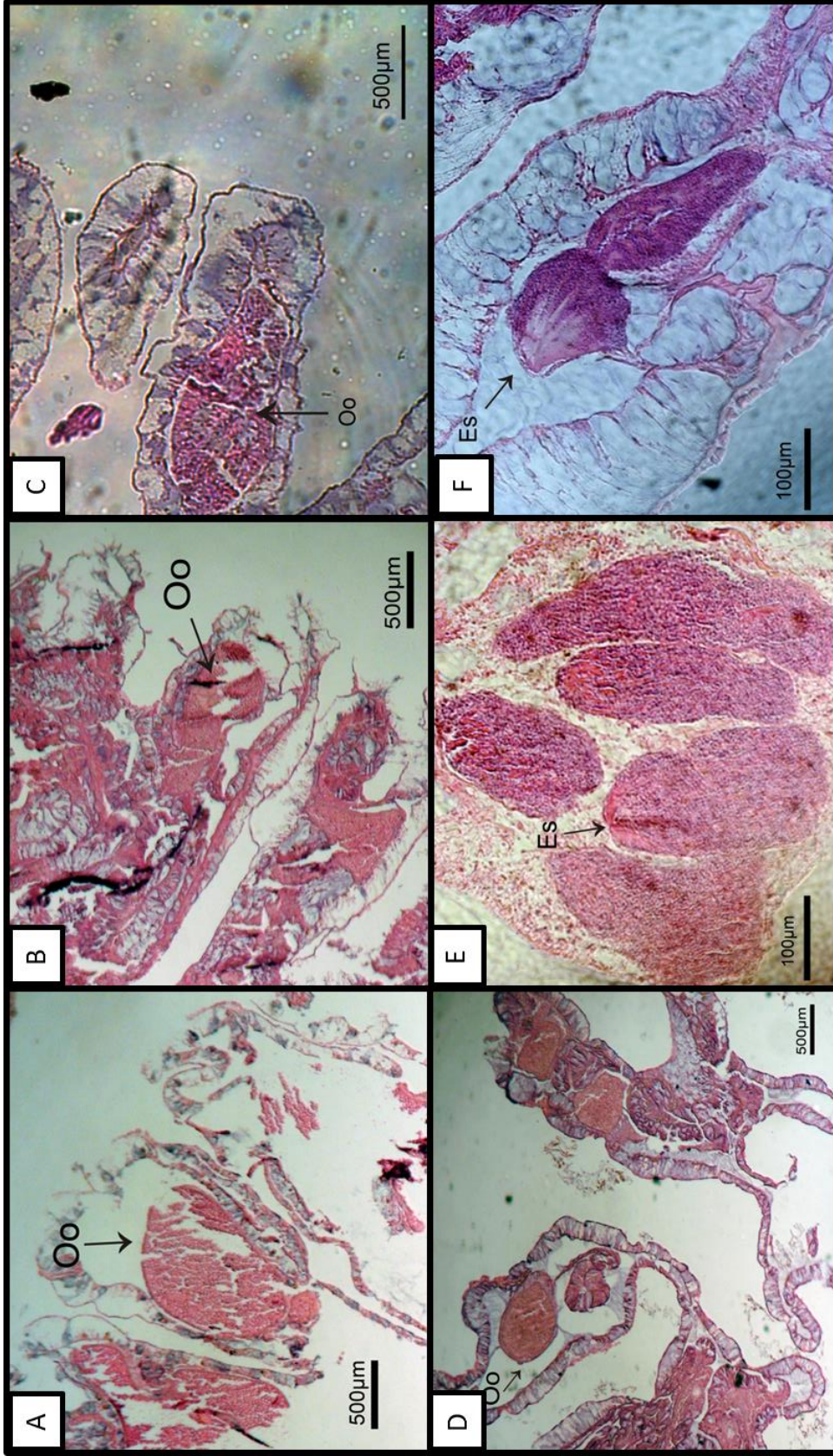


Figura 11. Oocitos (Oo) y Espermatarios (Es) observados a 5x, 10x y 40x. A) Colonia 3. B) Colonia 5. C) Colonia 7. D) Colonia 8. E) Colonia 2. F) Colonia 9.

3.1.3 Grosor del tejido vivo.

En promedio, el grosor del tejido vivo de *Montastraea cavernosa* fue de 0.665 ± 0.297 mm. Por separado, el promedio de las hembras fue de 0.499 ± 0.141 mm, mientras que el de los machos fue de 1.014 ± 0.226 mm. En general se observan valores más bajos para las hembras que para los machos (Figura 11 y 12).

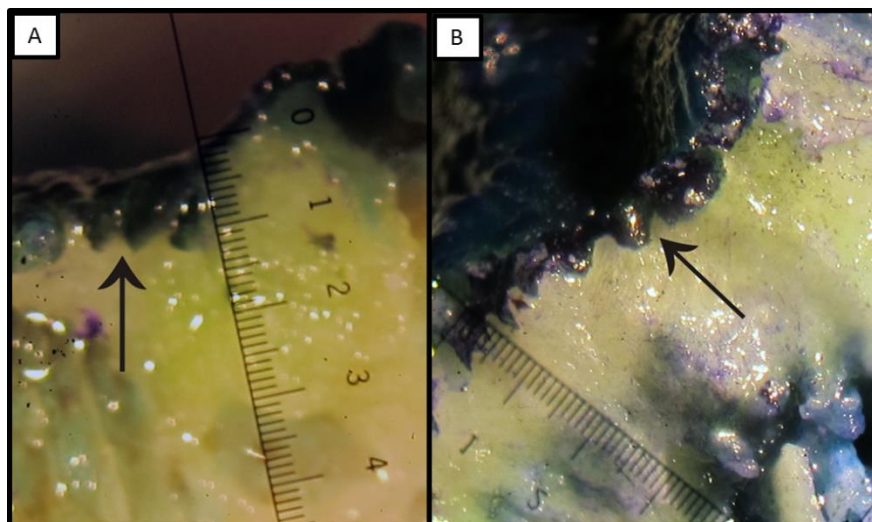


Figura 12. Grosor del tejido vivo, señalado con la flecha. A) Macho B) Hembra.

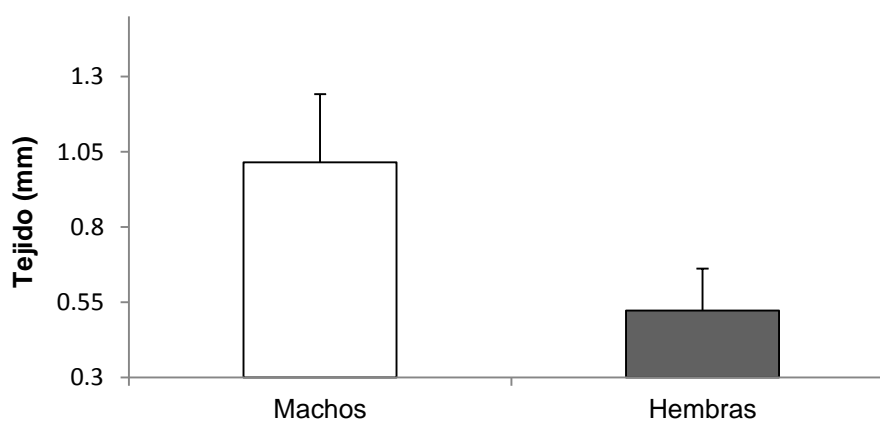


Figura 13. Promedio del grosor del tejido vivo por sexos.

La colonia 5 (hembra) presenta el grosor de tejido promedio más bajo con 0.48 ± 0.10 mm y la colonia 2 (macho) el promedio más alto con 1.03 ± 0.14 mm. Los datos cumplieron con los supuestos de normalidad, aleatoriedad, independencia, y homoscedasticidad.

Tabla 3. Promedio en mm del grosor del tejido vivo \pm la desviación estándar. M: Macho, H: Hembra.

Etiqueta (N)	Sexo	(mm \pm SD)
2 (10)	M	1.034 \pm 0.14
3 (8)	H	0.530 \pm 0.14
5 (10)	H	0.483 \pm 0.10
7 (10)	H	0.522 \pm 0.12
8 (8)	H	0.567 \pm 0.18
9 (10)	M	0.995 \pm 0.29

Se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $F_{(5,50)} = 19.592$ $p < 0.001$) entre colonias de *M. cavernosa* (Figura 12). Se utilizó el total de colonias como factor para el análisis y se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey, en la cual se obtuvieron dos grupos homogéneos: machos (colonias 2 y 9) y hembras (colonias 3, 5, 7 y 8).

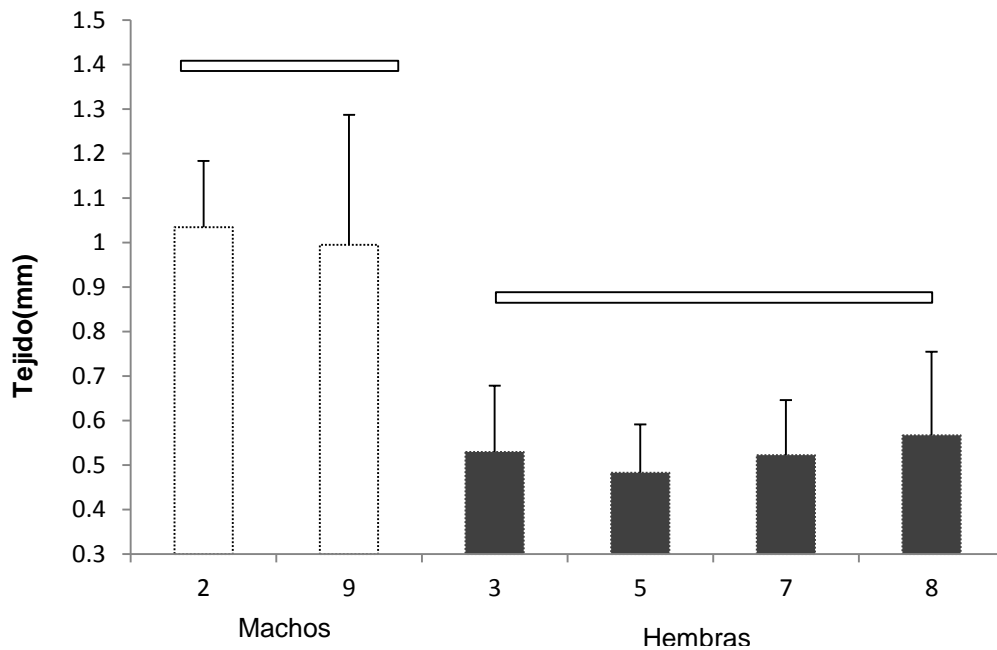


Figura 14. Grosor de tejido vivo ($F_{(5,50)} = 19.592$ $p < 0.001$; $\pi=1$). Las barras horizontales representan los grupos homogéneos de la prueba *a posteriori* de Tukey.

3.1.4 Diámetro de la coralita.

Al igual que el tejido vivo, el diámetro de la coralita fue analizado estadísticamente con el número de colonias como factor y también se encontraron diferencias significativas ($F_{(5, 102)} = 10.310$ $p < 0.001$; $\pi = 0.9$). Sin embargo, la prueba *a posteriori* de Tukey exhibió tres grupos homogéneos los cuales no segregan a machos de hembras (Figura 14).

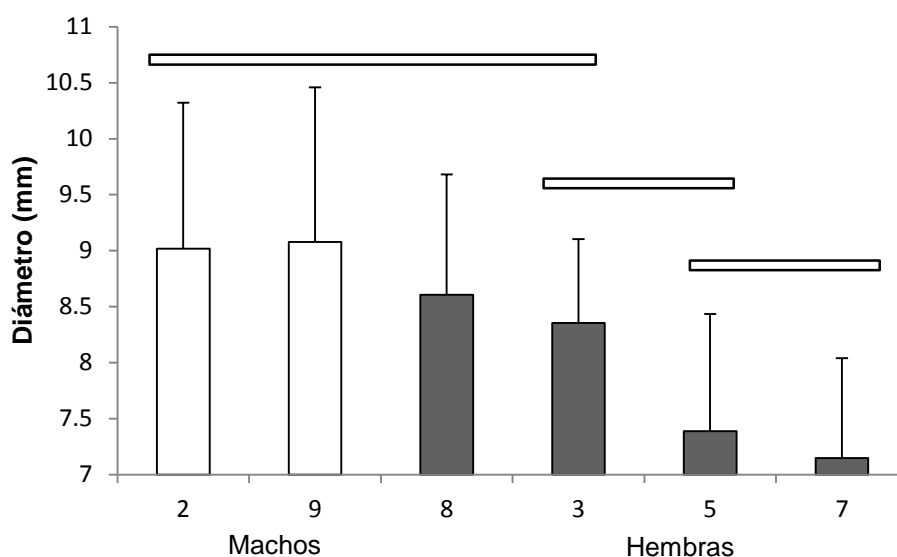


Figura 15. Diámetro de las coralitas ($F_{(5, 102)} = 10.310$ $p < 0.001$; $\pi = 0.9$), los grupos homogéneos están representados con las barras horizontales.

Al realizar un análisis de varianza, utilizando como factor los sexos, se encontraron diferencias significativas y la prueba de Tukey muestra grupos separados (Figura 15).

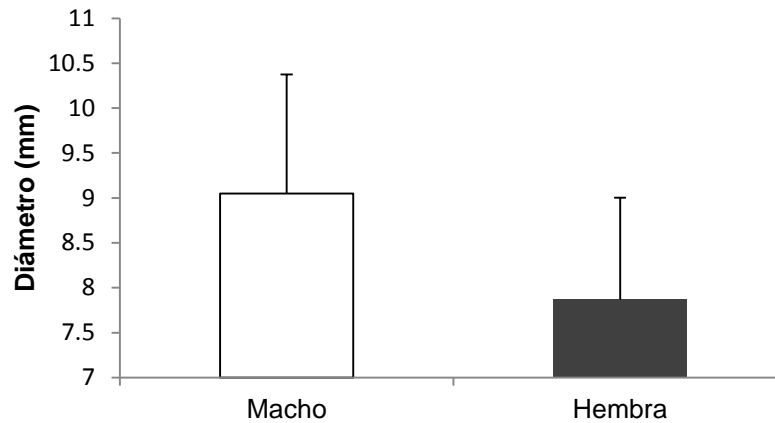


Figura 16. Diferencias significativas en el diámetro de coralita ($F_{(1,106)} = 23.180$ $p < 0.001$). Macho: 9.04 ± 1.34 mm, Hembra: 7.87 ± 1.13 mm.

Un histograma de frecuencias prueba que las curvas de ambos sexos están sobrepuestas (Figura 17). Sin embargo, aunque la moda estadística para cada sexo se encuentra claramente separada, no puede considerarse un dimorfismo sexual.

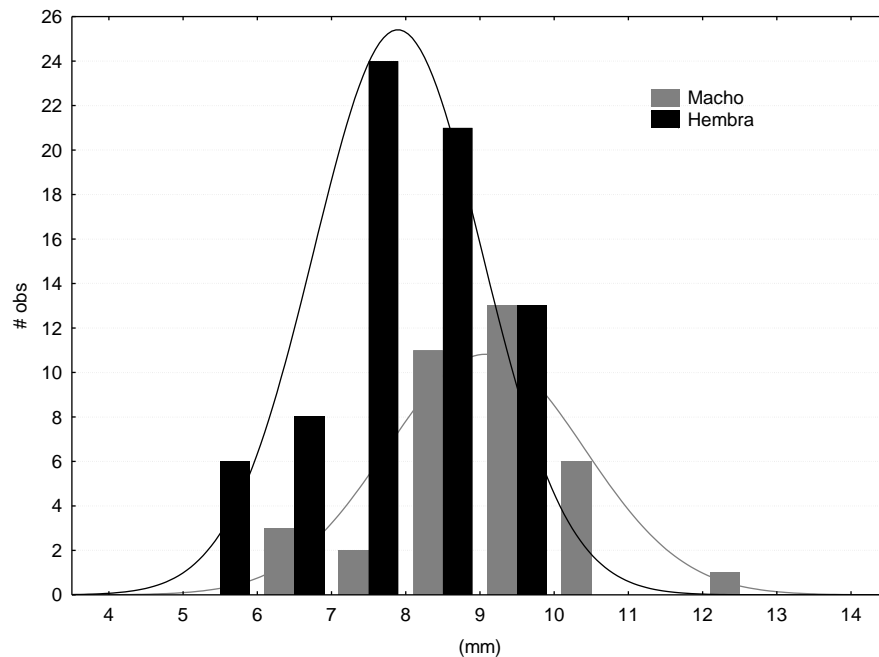


Figura 17. Histograma de frecuencias (Diámetro de la coralita). Las curvas de machos y hembras se observan sobre puestas.

3.1.5 Densitometría

Los datos obtenidos con los transectos, fueron corregidos y procesados, para tener como resultado datos de densidad absoluta en $\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ (Anexo I) y extensión lineal del esqueleto en centímetros (Figura 18). La tasa de calcificación ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), se obtuvo al multiplicar densidad por extensión (Tabla 4).

Tabla 4. Promedio \pm desviación estándar de extensión, densidad y calcificación por colonia y sexo.

Colonia	Sexo	Ext (mm)	Den (g cm^{-3})	Cal ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$)
2	Macho	1.450 ± 0.0005	2.11 ± 0.37	0.30 ± 0.05
9	Macho	1.450 ± 0.0005	2.02 ± 0.22	0.29 ± 0.03
3	Hembra	1.438 ± 0.0360	1.42 ± 0.26	0.20 ± 0.04
5	Hembra	1.450 ± 0.0005	1.53 ± 0.23	0.22 ± 0.03
7	Hembra	1.451 ± 0.0002	1.60 ± 0.16	0.23 ± 0.02
8	Hembra	1.450 ± 0.0005	1.75 ± 0.27	0.25 ± 0.04

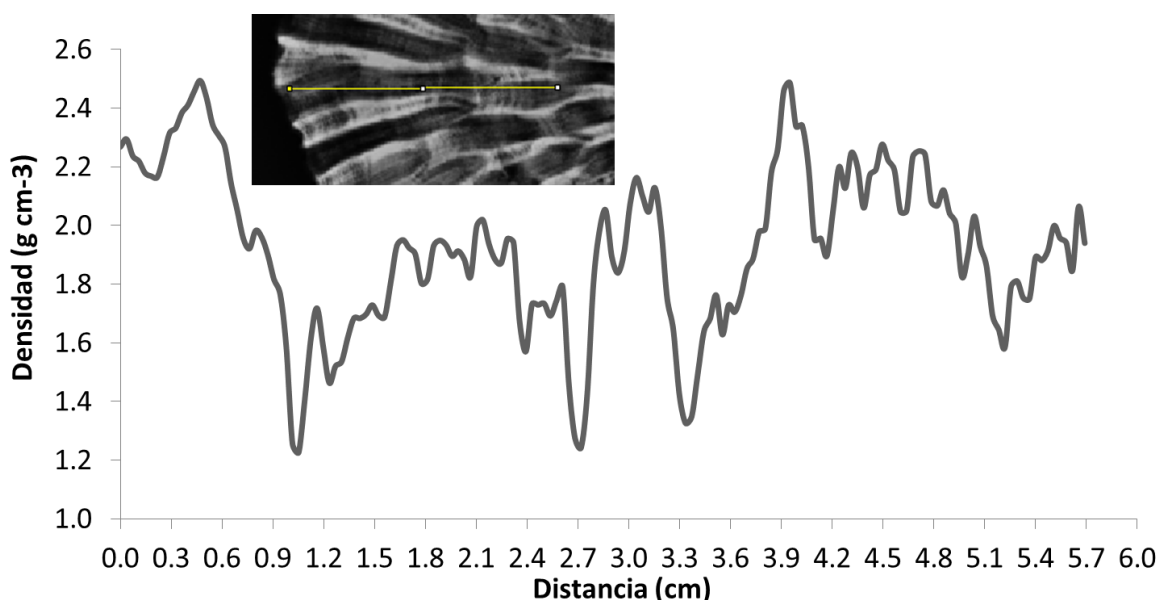


Figura 18. Muestra los valores de densidad absoluta a lo largo del transecto (distancia). Se observan los picos de alta y baja densidad de acuerdo a las bandas del esqueleto en la imagen superior.

No se encontraron diferencias significativas en la tasa de extensión lineal del esqueleto (TEL) entre colonias ($F_{(5,114)} = 2.2368$, $p > 0.05$). En Puerto Morelos, *Montastraea cavernosa* presentó una tasa de extensión lineal de $1.447 \pm 0.001 \text{ mm año}^{-1}$.

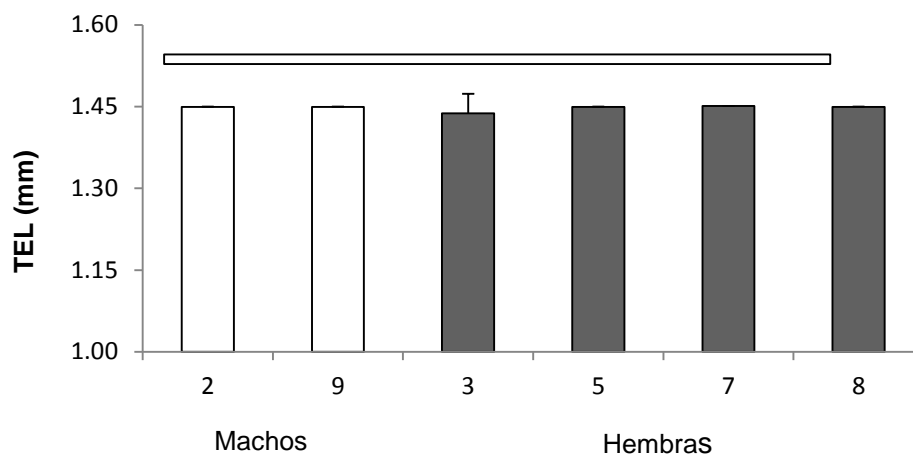


Figura 19. Tasa de extensión lineal (TEL) por colonia. La barra horizontal representa la agrupación de los sexos.

Se encontró una densidad esquelética de $1.75 \pm 0.34 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$. En general, las hembras presentan una densidad promedio de $1.60 \pm 0.24 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ y los machos de $2.07 \pm 0.31 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$ (Figura 20). Las hembras tuvieron valores de densidad 22.68% por debajo de los machos.

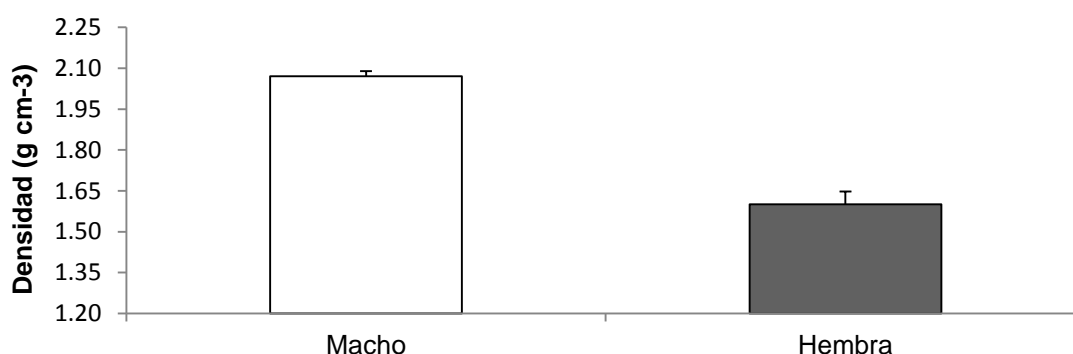


Figura 20. Promedio de densidad esquelética en machos y hembras de *Montastraea cavernosa*.

Los valores promedio de densidad por colonia se muestran en la Tabla 4, donde la colonia 3 (Hembra), presentó densidades más bajas ($1.42 \pm 0.26 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y la colonia 2 (Macho), las más altas ($2.11 \pm 0.37 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$). Se encontraron diferencias significativas entre las colonias (ANOVA, $F_{(5, 114)}=20.030$, $p < 0.001$), las cuales se analizaron con la prueba *a posteriori* de Tukey, donde se agruparon machos y hembras (Figura 21).

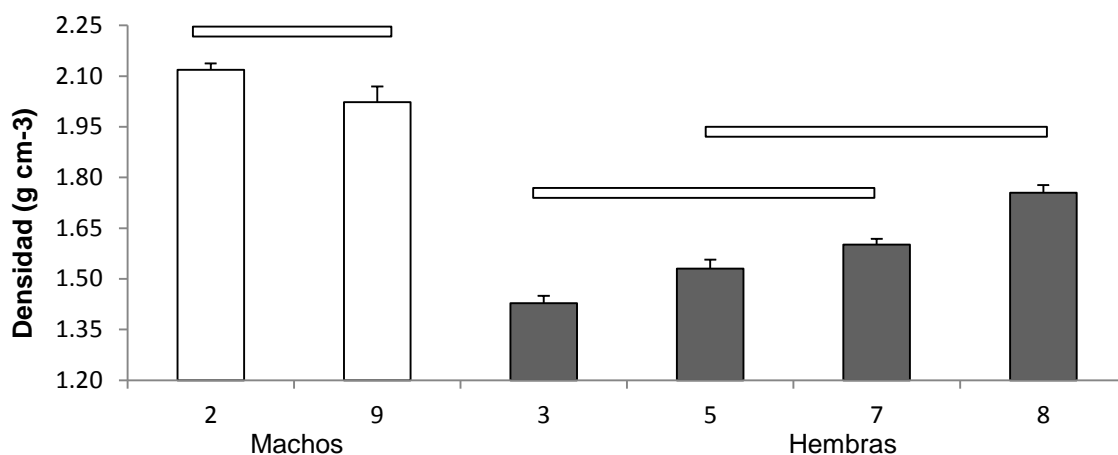


Figura 21. Densidad esquelética de machos y hembras. Las barras horizontales muestran los grupos homogéneos formados con la prueba de Tukey.

La tasa de calcificación de *Montastraea cavernosa* fue de 0.25 ± 0.04 gCaCO₃ cm⁻² año⁻¹, con una diferencia entre sexos del 22.79% (Figura 22). Las hembras, presentaron una menor tasa de calcificación promedio (0.23 ± 0.03 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹) y los machos una mayor tasa promedio (0.30 ± 0.08 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹).

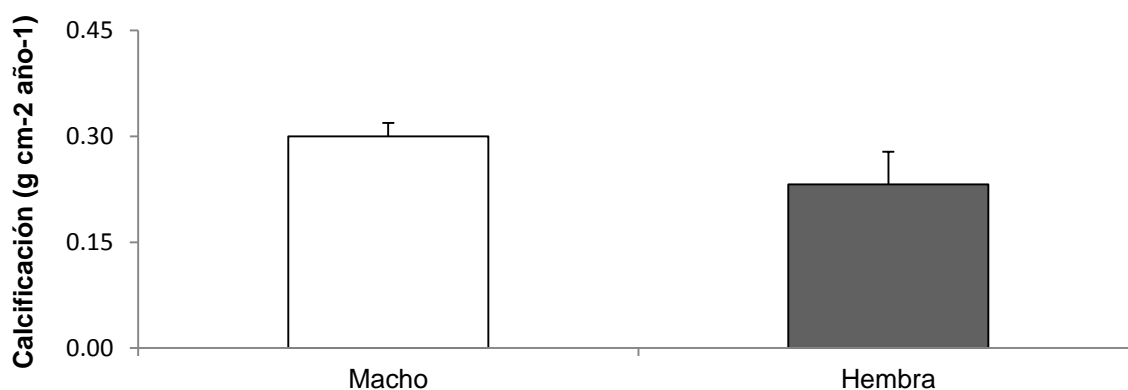


Figura 22. Tasa de calcificación de *Montastraea cavernosa*. Promedio de machos y hembras.

El análisis por colonia (Tabla 4) mostró que los valores más bajos se obtuvieron en la hembra 3 (0.20 ± 0.04 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹), y los más elevados en el macho 2 (2.11 ± 0.37 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹). Estadísticamente se encontraron diferencias significativas entre colonias ($F_{(5, 114)} = 20.082$, $p < 0.001$), dado que la prueba *a posteriori* de Tukey separó a machos de hembras (Figura 23).

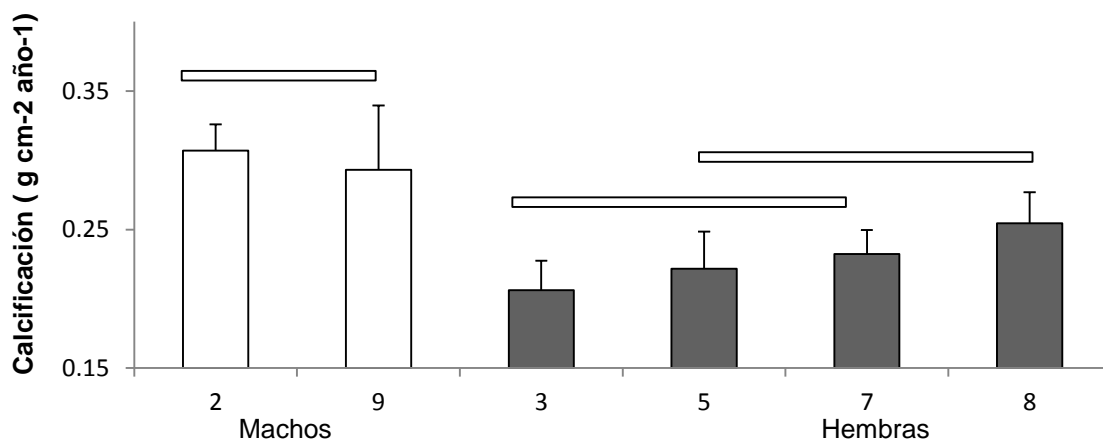


Figura 23. Diferencias en la tasa de calcificación de *Montastraea cavernosa* entre colonias. Las barras horizontales representan los grupos homogéneos.

3.1.6 Análisis de composición química

El calcio (Ca) es el elemento más abundante en el esqueleto de *M. cavernosa* con casi el 98%, seguido del azufre (S) y el estroncio (Sr). En promedio, el magnesio (Mg) y el hierro (Fe) fueron los menos abundantes (Tabla 5, Figura 24, Anexo III).

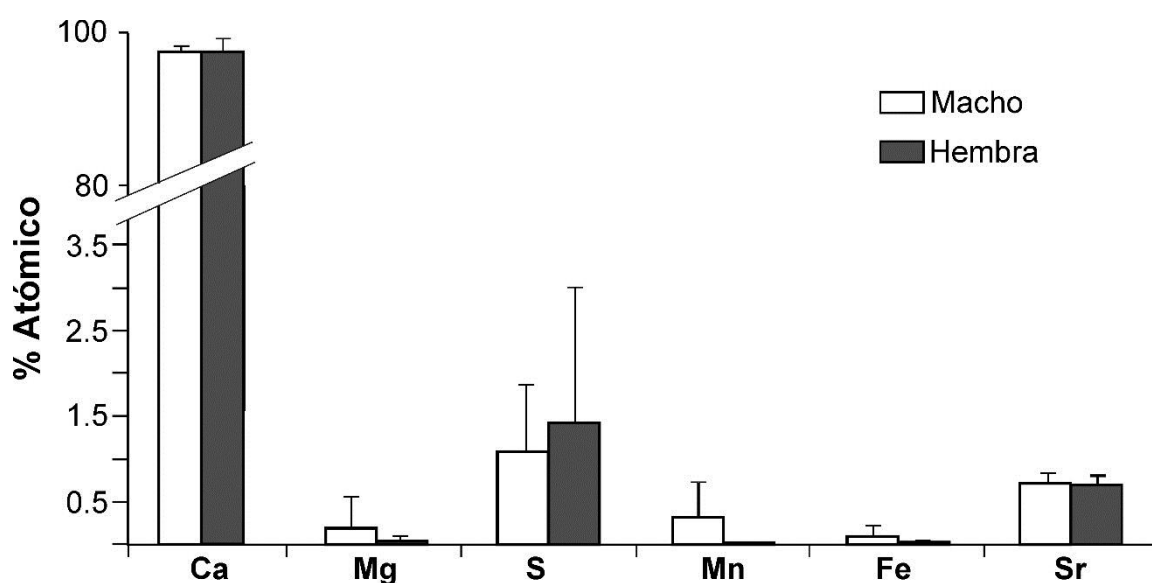


Figura 24. Porcentaje atómico de Ca, Mg, S, Mn, Fe, Sr en el esqueleto de *M. cavernosa*.

Tabla 5. Porcentaje atómico de los elementos presentes en los esqueletos de *M. cavernosa*. Promedio \pm desviación estándar (N=12).

Sexo	% Ca	% Mg	% S	% Mn	% Fe	% Sr
Macho	97.567 \pm 0.90	0.187 \pm 0.37	1.095 \pm 0.78	0.325 \pm 0.40	0.105 \pm 0.12	0.712 \pm 0.12
Hembra	97.835 \pm 1.54	0.035 \pm 0.07	1.412 \pm 1.60	0.005 \pm 0.01	0.017 \pm 0.03	0.695 \pm 0.13

Los únicos elementos que mostraron diferencias estadísticamente significativas con una ANOVA de Kruskal-Wallis fueron el manganeso ($H_{(1, N=12)} = 4.966$ $p < 0.05$) y el hierro ($H_{(1, N=12)} = 3.977$ $p < 0.046$) (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de variancia para los elementos (* Diferencias significativas).

Elemento	Prueba Kruskal-Wallis
Calcio (Ca)	$H_{(1, N=12)} = 2.336538$ $p = .1264$
Magnesio (Mg)	$H_{(1, N=12)} = .0496988$ $p = .8236$
Azufre (S)	$H_{(1, N=12)} = .7211538$ $p = .3958$
Manganeso (Mn)	$H_{(1, N=12)} = 4.966418$ $p = .0258$ *
Hierro (Fe)	$H_{(1, N=12)} = 3.977092$ $p = .0461$ *
Estrocio (Sr)	$H_{(1, N=12)} = .0660587$ $p = .7972$

Capítulo 4.

4.1 Discusión

Los corales realizan procesos fisiológicos que son energéticamente demandantes y la asignación de energía, se realiza de acuerdo a los requerimientos de cada proceso. Por ejemplo, se ha demostrado que la calcificación requiere de hasta el 30% del presupuesto energético del coral, mientras que el costo del crecimiento del tejido (grosor) es alrededor del 8% (Rinkevich 1996; Allemand *et al.* 2011).

Los resultados muestran que en Puerto Morelos, *Montastraea cavernosa* tiene una densidad promedio de $1.75 \pm 0.34 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, similar a $1.79 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$, reportados para *O. annularis* en el mismo arrecife a profundidades entre 2 y 10 m (Carricart-Ganivet 2004). Sin embargo, las hembras de *M. cavernosa* tienen 22.68% menor densidad esquelética con respecto a los machos (Figura 20) y 22.79% en la tasa de calcificación (Figura 22, Tabla 4). Se cree, que esas diferencias son el reflejo del requerimiento energético para la formación de gametos, el cual es mayor para las hembras (Szmant 1991).

Las variaciones estacionales de temperatura, intensidad de la luz, turbidez y disponibilidad de nutrientes, son factores que influyen en la formación de las bandas del crecimiento (Barnes y Lough 1993). Sin embargo se ha reconocido que los procesos endógenos como la reproducción influye fuertemente en la formación de las bandas de densidad (Wellington y Glynn 1983). Por lo que se presupone que, las diferencias encontradas corresponden a razones fisiológicas, específicamente por la formación de gametos. Esto debido a que la probabilidad de variaciones en la calcificación por causa de factores externos se redujo, ya que las muestras se colectaron el mismo día y bajo las mismas condiciones ambientales.

Si bien, existen diferencias entre sexos, también se encontraron entre las hembras (Figura 21). La colonia número 3, resultó tener una densidad 12.3% menor que el promedio de las hembras, y 18.6% por debajo de la hembra de mayor densidad (Tabla 4). La diferencia más evidente entre la hembra más densa con respecto a la menos densa es la bioerosión en su esqueleto (Figura 25).

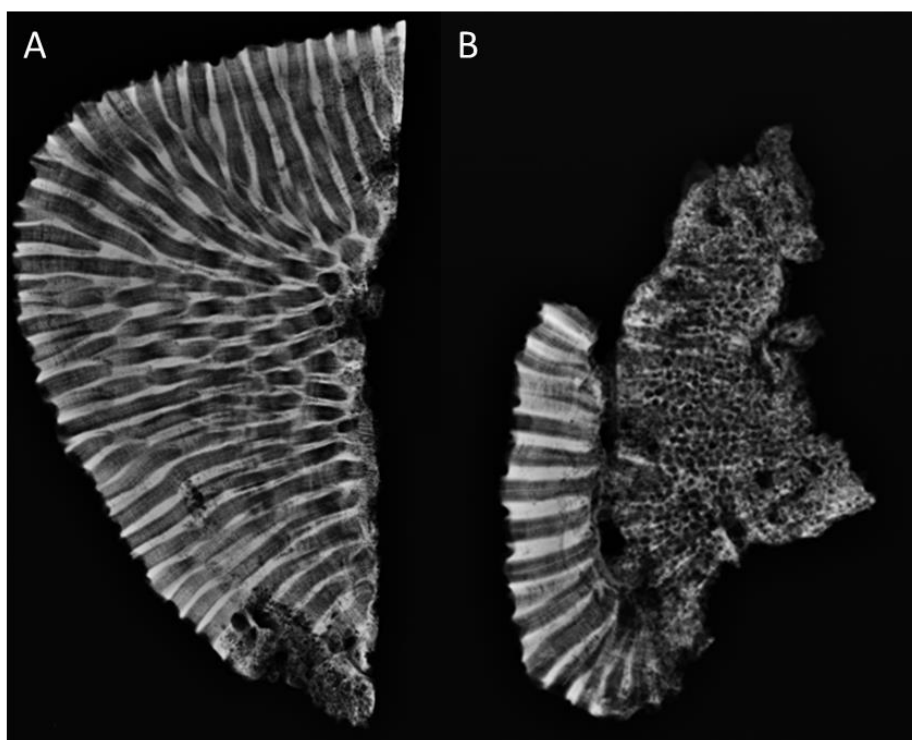


Figura 25. Cortes longitudinales de 2 hembras de *M. cavernosa*. A) Ligera bioerosión en la base B) Sumamente bioerosionada.

Además de los procesos altamente demandantes de energía como el crecimiento y la reproducción, se sabe que existe una asignación de energía a procesos de regeneración del esqueleto y tejido (Rinkevich 1996). Es probable que, la razón por la cual la colonia 3 presente una densidad menor sea debido a la redistribución de la energía y el gasto energético que causada por la bioerosión. Sin embargo, esa demanda energética no fue tan grande, dado que, la generación y liberación de gametos fue exitosa. Aparentemente, *M. cavernosa* invierte su energía en mayor medida a la producción de gametos, que a otros procesos como la regeneración y la densidad de esqueleto.

Existen dos estudios en los que encontraron diferencias entre sexos en corales hermatípicos; En el golfo de California, los machos de *Porites panamensis* presentan una mayor tasa de extensión lineal (TEL) y tasa de calcificación (TC), entre 18 y 23% con respecto a las hembras (Cabral-Tena *et al.* 2013). Sin embargo, la densidad esquelética (DE) obtenida para dicha especie, no presenta diferencias significativas entre sexos. Por su parte, *Siderastrea siderea*, en el Caribe Mexicano, también muestra una diferencia en el crecimiento entre sexos, la hembra tiene una

mayor densidad con respecto al macho, pero una menor tasa de extensión lineal (Carricart-Ganivet *et al.* 2013).

Tanto *P. panamensis* como *S. siderea* son especies con una estrategia de crecimiento en extensión y no en densidad como *M. cavernosa*, por lo que es de esperarse que las diferencias entre sexos se reflejen en la medida del crecimiento que corresponde a la formación de su esqueleto (extensión o densidad).

Las diferencias encontradas en este trabajo en el crecimiento se pueden deber a que las hembras invierten mayor cantidad de energía y tiempo en la formación de gametos que los machos (Hall y Hughes 1996). El ciclo oogénico de *M. cavernosa* comienza en noviembre y el espermatogénico en mayo (Szmant 1991). Esa inversión de energía se ve reflejada en el crecimiento del esqueleto de manera inversa; esto es, a mayor gasto energético en gametos, menor será el crecimiento coralino.

Esta relación se ve reforzada con las diferencias encontradas en el presente estudio, tanto en el grosor del tejido vivo, como en el diámetro de las coralitas. Por ejemplo, las especies de pólipos grandes tienen una restricción sobre la inversión de energía en materia de reproducción, comparada con aquellas de pólipos pequeños. Es decir, las especies con el pólipo más grande tienen menor energía para el desove (Leuzinger *et al.* 2003). Dada la relación del tamaño del pólipo con la energía para la reproducción, se puede argumentar que la razón por la cual los machos en general, tienen las coralitas más grandes (Figura 16), se debe a una mayor disponibilidad de energía para ello, ya que su gasto energético para la reproducción es menor que el de las hembras.

Las medidas obtenidas en Puerto Morelos, son independientes a las medidas de otros sitios y puede que no sean representativas de la especie ni del sexo por dos motivos: a) aunque estadísticamente hay poder en las pruebas (probabilidad de encontrar diferencias cuando realmente las haya) solo había dos colonias de machos para comparar y b) las condiciones ambientales en las que se encuentran los corales varían en cada sitio. Sin embargo, es probable que para cada sitio, esas diferencias en los sexos se mantengan, pero con medias y proporciones diferentes.

Considerando que los únicos estudios que se han realizado con *M. cavernosa* son exclusivamente de TEL, y que en ellos se han encontrado diferencias como especie

(Tabla 7), de hasta un 47% en extensión lineal en muestras de Jamaica y Florida (Dullo 2005), es posible que las medidas de crecimiento de *M. cavernosa* (TEL, TC y DE) tendrán variaciones si se replican en otro sitio de estudio y también dependerá de la profundidad en la que las colonias se encuentren (Baker y Weber 1975).

Tabla 7. Tasa de extensión lineal registrada para *Montastraea cavernosa* en diferentes sitios; Modificada de Dullo (2005).

Sitio	TEL (mm)	Referencia
Jamaica	1.2 - 12.2	(Huston 1985)
KeyWest	4.1	(Weber y White 1977)
Florida	5.7	(Ghiold y Enos 1982)
Veracruz	1.0 – 5.1	(Horta-Puga y Carriquiry 2008)
Puerto Morelos	1.4	Este estudio

La variación en la tasa de extensión de *M. cavernosa* en los estudios anteriores, se debe a la profundidad a la que fueron colectadas las muestras de los trabajos citados (5 a 30 m). A los 20 m *M. cavernosa* tiene la mayor tasa de crecimiento. Esto se explica por el exceso de luz en aguas someras que provoca foto-saturación ya que bajo esas condiciones la energía de la fotosíntesis no puede ser utilizada en crecimiento (Huston 1985).

Los valores obtenidos de TEL en Puerto Morelos en este estudio, coinciden con los valores mínimos registrados por otros autores en aguas poco profundas (Tabla 7). Sin embargo, cabe la posibilidad de que la tasa de extensión esté subestimada en este trabajo, ya que después de obtener la TEL con la esclerocronología tradicional, fue fijada con el método utilizado por Dávalos-Dehullu y colaboradores (2008), para identificar más claramente las diferencias en la densidad del esqueleto entre sexos.

En este estudio se encontró que el tejido vivo de las hembras fue 48% menor que en los machos. Al igual que la densidad y el diámetro de la coralita, estas diferencias nos sugieren que las hembras compensan su requerimiento energético para la producción de gametos, generando menos tejido.

Por lo general, las variaciones en el grosor del tejido vivo, se correlacionan con los cambios en la densidad de las zooxantelas, y se ha mostrado que estos cambios se presentan de manera estacional, promoviendo la formación de las bandas de crecimiento (Marubini y Davies 1996; Cruz-Piñón *et al.* 2003). Sin embargo, si el

grosor del tejido vivo dependiera únicamente de la densidad de zooxantelas y de las variaciones ambientales, teóricamente no deberían de existir diferencias intraespecíficas en el tejido, pues, las colonias crecieron en el mismo ambiente y fueron colectadas al mismo tiempo. En consecuencia, las variaciones en el grosor del tejido nos muestran nuevamente que existen diferencias en la energía utilizada en los diferentes procesos del coral de acuerdo al sexo.

La teoría indica que a mayor grosor del tejido vivo, mayor será la tasa de calcificación y viceversa (Marubini y Davies 1996). Dicha relación se cumple al comparar entre sexos, ya que los machos presentan un tejido más grueso y una mayor tasa de calcificación y de manera contraria, las hembras tuvieron en promedio una menor tasa de calcificación y un grosor de tejido más delgado.

Ahora bien, existen registros esclerocronológicos de muchas especies de scleractinios (e.g.: *O. annularis*, *O. faveolara*, *A. cervicornis*), que son utilizados para conocer las características del crecimiento de la especie, tales como la edad, tasa de calcificación y densidad (Barnes y Lough 1993; Gill *et al.* 2006), así como su respuesta ante cambios ambientales (Barnes y Lough 1999). También son utilizados para conocer las variaciones ambientales ya sean recientes o del pasado (paleoambientes), de manera que pueden ser reconstruidas gracias a los registros guardados en el esqueleto de los corales (Helmle y Dodge 2011).

El potencial para registrar información ambiental se complementa con aproximaciones químicas, utilizando elementos trazas e isótopos estables (Gill *et al.* 2006). Los resultados encontrados en esta tesis (Tabla 5, Anexo III), sugieren que en el esqueleto de *M. cavernosa* en Puerto Morelos se puede presentar cristalización, y el calcio (Ca) puede ser sustituido por otros elementos como magnesio (Mg), azufre (S), estroncio (Sr), hierro (Fe) y manganeso (Mn). De los cuales, únicamente los elementos traza (Fe y Mn) presentaron diferencias significativas entre sexos (Tabla 5 y 6). Se sabe que los elementos pueden variar entre bandas de acuerdo a las condiciones ambientales que se presentan durante la formación de los cristales. Sin embargo, se ha sugerido que las variaciones de algunos elementos traza en los corales puede estar controlado por factores biológicos, lo que puede enmascarar las señales ambientales (Hart y Cohen 1996). Los machos son los que contienen menor porcentaje de calcio y mayor contenido de

Fe y Mn, lo que podría ser el reflejo de que ciertamente están controlados por factores biológicos y el proceso de cristalización de los sexos es diferente.

Los elementos de la microarquitectura esquelética, pueden indicar alteraciones en la cristalización, que modifica la estructura del esqueleto (Gill *et al.* 2006). Dado que, existen diferencias entre machos y hembras de *M. cavernosa*, el record químico puede que, no sea confiable para caracterizar cambios ambientales. Eso hace a *M. cavernosa* por sí solo un mal indicador paleoambiental.

Se ha probado que *Porites panamensis* (Cabral-Tena *et al.* 2013), *Siderastrea siderea* (Carricart-Ganivet *et al.* 2013), y ahora *Montastraea cavernosa*, son especies que presentan diferencias entre sexos, en al menos una de las medidas del crecimiento. Dichas diferencias, pueden ser comunes en especies gonocóricas, y es probable que la información obtenida para la reconstrucción ambiental mediante registros fósiles, no sea tan precisa, dado que hasta ahora no se conoce un método de identificación de sexos en organismos fosilizados.

Con el método de densitometría, al obtener valores de densidad y bajas tasas de calcificación, se puede inferir que la formación del esqueleto ocurrió en un ambiente con “bajas temperaturas”. Sin embargo, existe una alta probabilidad, de que simplemente sea una colonia hembra. Si resultan valores elevados de densidad y calcificación, no necesariamente implica una precipitación de CaCO_3 en condiciones térmicas favorables, pues puede ser que sea un macho. Si no se cuenta con muestras suficientes y previo conocimiento del sexo, asumir acerca del ambiente con base en las medidas de crecimiento (al menos con corales gonocóricos), puede generar malas interpretaciones.

Capítulo 5.

5.1 Conclusiones

- Es el primer registro de densidad esquelética ($1.75 \pm 0.34 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) y tasa de calcificación ($0.25 \pm 0.04 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) para *Montastraea cavernosa*.
- *Montastraea cavernosa* presenta diferencias de densidad entre sexos. Las hembras tienen una densidad esquelética 23% menor que los machos.
- La tasa de calcificación en las hembras de *Montastraea cavernosa* es 23% menor que en los machos de la misma especie.
- El grosor del tejido vivo de *M. cavernosa* en las hembras es 48% menor que en los machos.
- El diámetro de la coralita es 13% menor en las hembras que en los machos. Existen diferencias, pero no se recomienda para la identificación de sexos en campo.
- Los elementos traza (Mn y Fe) son los únicos que presentan diferencias entre sexos. Los machos contienen 65 veces más (98%) de Mn y 6 veces más (83%) de Fe que las hembras.
- El uso de *Montastraea cavernosa* como indicador ambiental debe tomarse con reservas, ya que la calcificación diferencial entre sexos puede llevar a interpretaciones incorrectas.

5.2 Recomendaciones

- Realizar estudios comparativos de diferentes especies gonocóricas y localidades a diferentes profundidades.
- Probar con mediciones en campo y colectas de fragmentos para histología, si las diferencias en el diámetro de la coralita son fiables para la identificación de sexos.
- Tomar en cuenta los factores biológicos de los organismos cuando se trabaja con fósiles y paleoambientes.
- Hacer difracción de rayos X para saber que estructuras minerales existen en el esqueleto coralino.

Lista de referencias

- Allemand, D., C. Ferrier-Pagès, P. Furla, F. Houlbrèque, S. Puvarel, S. Reynaud, É. Tambutté, S. Tambutté, y D. Zoccola. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol* 3(6–7):453-467.
- Allemand, D., É. Tambutté, D. Zoccola, y S. Tambutté. (2011). Coral calcification, cells to reefs. *Coral reefs: an ecosystem in transition*:119-150.
- Aronson, R., A. Bruckner, J. Moore, B. Precht, y E. Weil. (2008). *Montastraea cavernosa*. IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.
- Aronson, R. B. (2007). *Geological approaches to coral reef ecology*. Springer.
- Baker, P. A. y J. N. Weber. (1975). Coral growth rate: variation with depth. *Physics of the Earth and Planetary Interiors* 10(2):135-139.
- Barnes, D. y J. Lough. (1993). On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167(1):91-108.
- Barnes, D. y J. Lough. (1999). Porites growth characteristics in a changed environment: Misima Island, Papua New Guinea. *Coral Reefs* 18(3):213-218.
- Bastidas, C., A. Cróquer, A. L. Zubillaga, R. Ramos, V. Kortnik, C. Weinberger, y L. M. Márquez. (2005). Coral mass- and split-spawning at a coastal and an offshore Venezuelan reefs, southern Caribbean. *Hydrobiologia* 541(1):101-106.
- Budd, A., F. D. Nunes, E. Weil, y J. Pandolfi. (2012a). Polymorphism in a common Atlantic reef coral (*Montastraea cavernosa*) and its long-term evolutionary implications. *Evolutionary Ecology* 26(2):265-290.
- Budd, A. F., H. Fukami, N. D. Smith, y N. Knowlton. (2012b). Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 166(3):465-529.
- Cabral-Tena, R., H. Reyes-Bonilla, S. Lluch-Cota, D. Paz-García, L. Calderón-Aguilera, O. Norzagaray-López, y E. Balart. (2013). Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser* 476(1-8).
- Carricart-Ganivet, J. (2007). Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Marine Biology* 153(1):1-5.

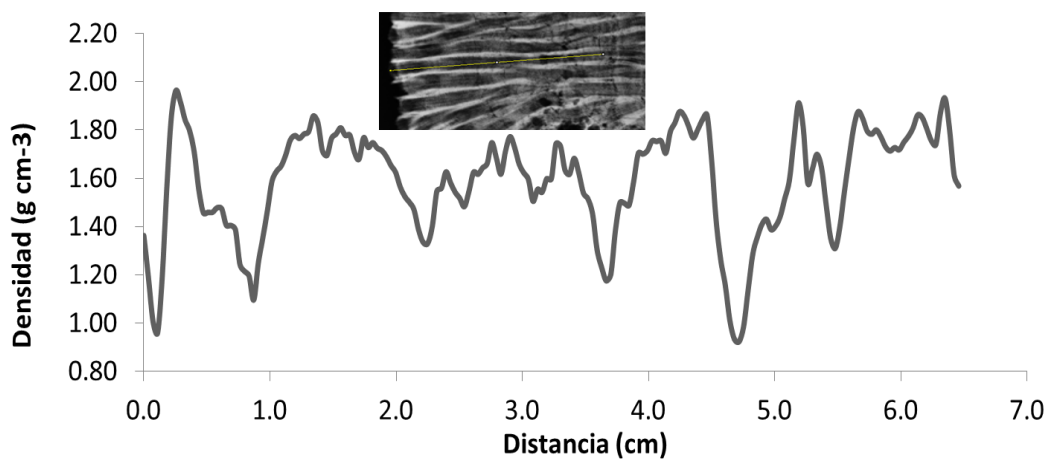
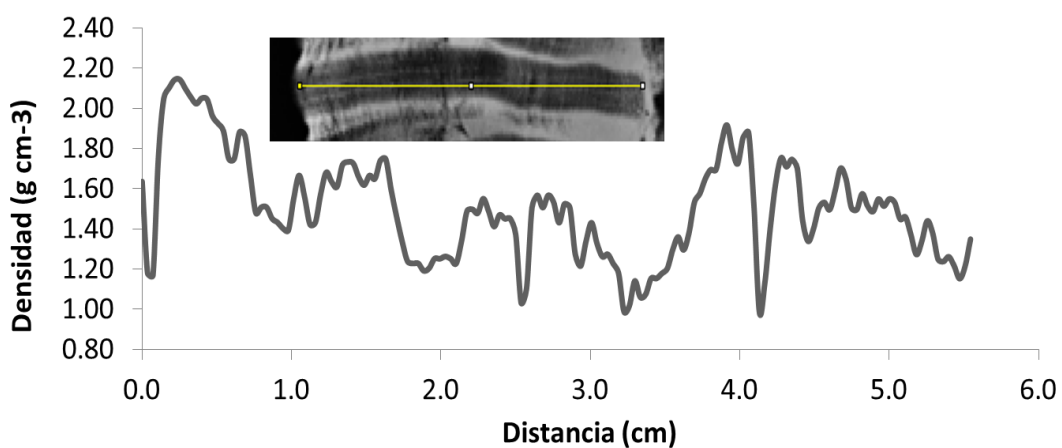
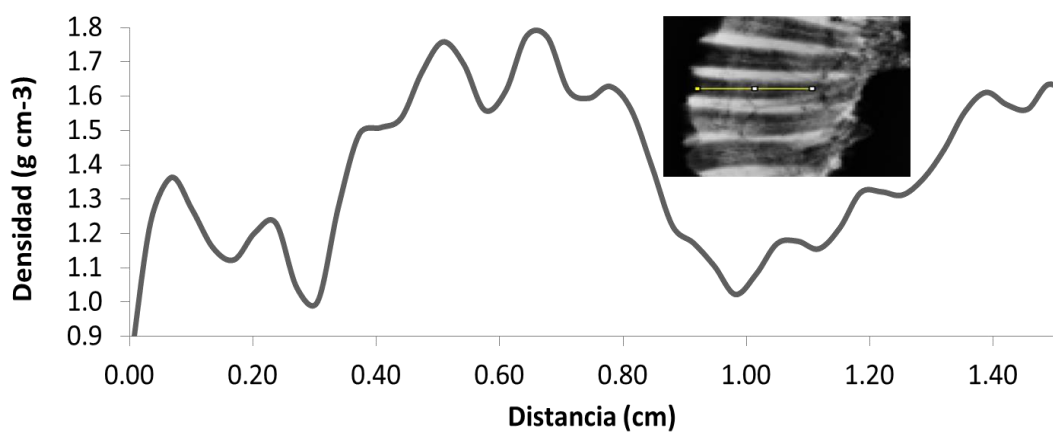
- Carricart-Ganivet, J. P. (2004). Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302(2):249-260.
- Carricart-Ganivet, J. P. (2011). Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 405(1):73-79.
- Carricart-Ganivet, J. P. y D. J. Barnes. (2007). Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344(1):67-72.
- Carricart-Ganivet, J. P., A. U. Beltrán-Torres, M. Merino, y M. A. Ruiz-Zarate. (2000). Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bulletin of marine science* 66(1):215-224.
- Carricart-Ganivet, J. P. y M. Merino. (2001). Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of marine science* 68(1):133-146.
- Carricart-Ganivet, J. P., L. F. Vásquez-Bedoya, N. Cabanillas-Terán, y P. Blanchon. (2013). Gender-related differences in the apparent timing of skeletal density bands in the reef-building coral *Siderastrea siderea*. *Coral Reefs*:1-9.
- Castañares, L. y L. Soto. (1982). Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México. Parte I: Sinopsis taxonómica de 38 especies (Cnidaria. Anthozoa, Scleractinia). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM* 9(295-344).
- Chalker, B. y D. Barnes. (1990). Gamma densitometry for the measurement of skeletal density. *Coral Reefs* 9(1):11-23.
- Chalker, B., D. Barnes, y P. Isdale. (1985). Calibration of X-ray densitometry for the measurement of coral skeletal density. *Coral Reefs* 4(2):95-100.
- Cruz-Piñón, G., J. Carricart-Ganivet, y J. Espinoza-Avalos. (2003). Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Marine Biology* 143(3):491-500.
- Dávalos-Dehullu, E., H. Hernández-Arana, y J. P. Carricart-Ganivet. (2008). On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 365(2):142-147.
- Deer, W.A., Howie, R.A. and Zussman, J., 1993, *An introduction to the rock-forming minerals*, Second Edition, John Wiley & Sons, Inc., New York, 696 pp.
- Dodge, R. E. y G. W. Brass. (1984). Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, US Virgin Islands. *Bulletin of marine science* 34(2):288-307.

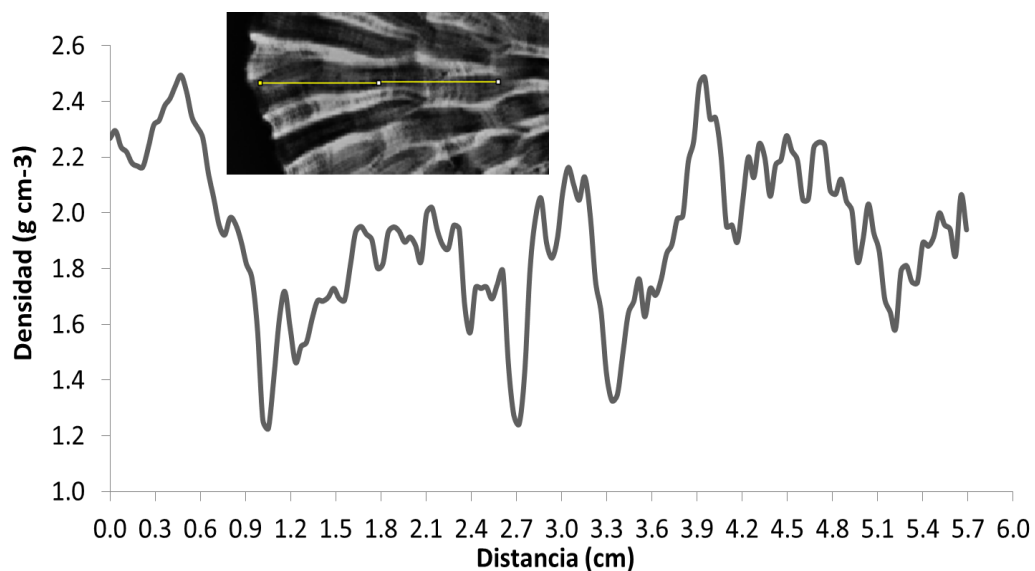
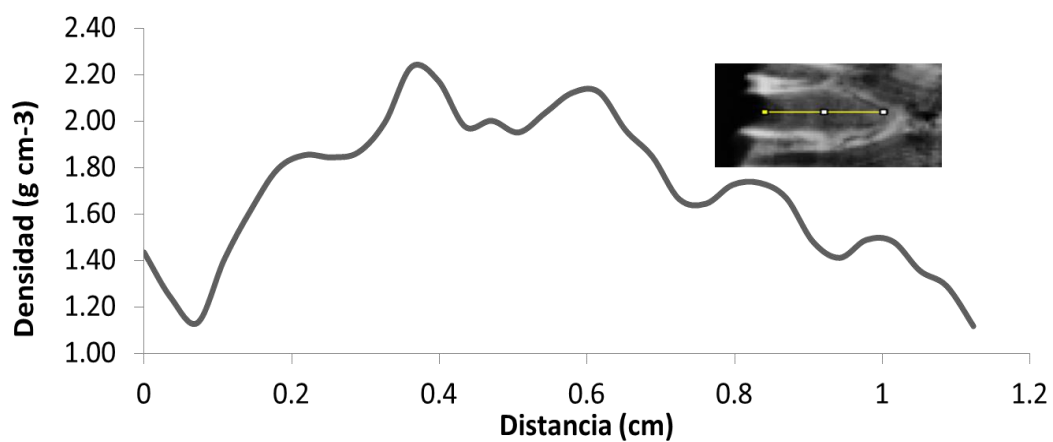
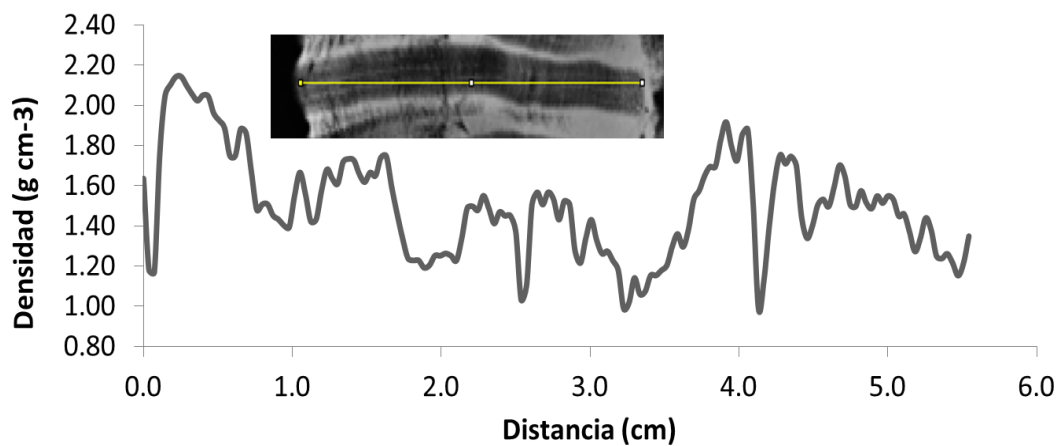
- DOF. (1998). Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región denominada Arrecife de Puerto Morelos, en el Estado de Quintana Roo, con una superficie total de 9,066-63-11 hectáreas. México.
- Dullo, W.-C. (2005). Coral growth and reef growth: a brief review. *Facies* 51(1-4):33-48.
- Dustan, P. (1975). Growth and form in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Biology* 33(2):101-107.
- Ghiold, J. y P. Enos. (1982). Carbonate production of the coral *Diploria labyrinthiformis* in south Florida patch reefs. *Marine Geology* 45(3):281-296.
- Gill, I. P., J. Dickson, y D. K. Hubbard. (2006). Daily banding in corals: implications for paleoclimatic reconstruction and skeletonization. *Journal of Sedimentary Research* 76(4):683-688.
- Goreau, T. F. (1959). The Ecology of Jamaican Coral Reefs I. Species Composition and Zonation. *Ecology* 40(1):67-90.
- Hall, V. R. y T. P. Hughes. (1996). Reproductive Strategies of Modular Organisms: Comparative Studies of Reef- Building Corals. *Ecology* 77(3):950-963.
- Hart, S. R. y A. L. Cohen. (1996). An ion probe study of annual cycles of Sr/Ca and other trace elements in corals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60(16):3075-3084.
- Helmle, K. y R. Dodge. (2011). Sclerochronology. Pages 958-966 *In* D. Hopley, editor. *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*. Springer Netherlands.
- Highsmith, R. C. (1979). Coral growth rates and environmental control of density banding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37(2):105-125.
- Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, y M. E. Hatzioios. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science* 318(5857):1737-1742.
- Holcomb, M., A. L. Cohen, y D. C. McCorkle. (2012). An investigation of the calcification response of the scleractinian coral *Astrangia poculata* to elevated pCO₂ and the effects of nutrients, zooxanthellae and gender. *Biogeosciences* 9(29-39).
- Horta-Puga, G. y J. Carriquiry. (2008). Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Ciencias Marinas* 34(1):107-112.
- Hughes, T. P. (1987). Skeletal density and growth form of corals. *Marine Ecology Progress Series* 35(259-266).
- Huston, M. (1985). Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 4(1):19-25.

- Kleypas, J. A., J. W. McManus, y L. A. B. Meñez. (1999). Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? *American Zoologist* 39(1):146-159.
- Knutson, D. W., R. W. Buddemeier, y S. V. Smith. (1972). Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177(4045):270-272.
- Leuzinger, S., K. R. Anthony, y B. L. Willis. (2003). Reproductive energy investment in corals: scaling with module size. *Oecologia* 136(4):524-531.
- Lough, J. M. (2008). Coral calcification from skeletal records revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser* 373(257-264).
- Marubini, F. y P. Davies. (1996). Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. *Marine Biology* 127(2):319-328.
- McField, M. y P. Kramer. (2007). Arrecifes Saludables para Gente Saludable: Guía de indicadores de salud de los arrecifes y bienestar social en la región del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Con las contribuciones de M. Gorrez y M. McPherson. The Smithsonian Institution.
- Reed, S. J. B. (2005). Electron microprobe analysis and scanning electron microscopy in geology. Cambridge University Press Cambridge.
- Reibeeck, H. (2005). Paleoclimatology: Climate Close-up. Recuperado de: <http://earthobservatory.nasa.gov/Features/Paleoclimatology/>.
- Ries, J. B., S. M. Stanley, y L. A. Hardie. (2006a). Scleractinian corals produce calcite, and grow more slowly, in artificial Cretaceous seawater. *Geology* 34(7):525-528.
- Ries, J. B., S. M. Stanley, y L. A. Hardie. (2006b). Scleractinian corals produce calcite, and grow more slowly, in artificial Cretaceous seawater. *Geology* 34(7):525.
- Rinkevich, B. (1996). Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? *Marine ecology progress series. Oldendorf* 143(1):297-302.
- Rodríguez-Martínez, R. E., F. Ruíz-Rentería, B. v. Tussenbroek, G. Barba-Santos, E. Escalante-Mancera, G. Jordán-Garza, y E. Jordán-Dahlgren. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 58(23-43).
- Rodríguez-Troncoso, A. (2006). Ciclo reproductivo de tres especies de corales formadoras de arrecife en Bahía La Entrega, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Ruíz-Rentería, F., B. I. van Tussenbroek, y E. Jordán-Dahlgren. (1998). Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Caribbean Coastal Marine Productivity (Caricomp): Coral reef, seagrass, and mangrove site characteristics. B. Kjerfve (ed.). UNESCO, Paris.

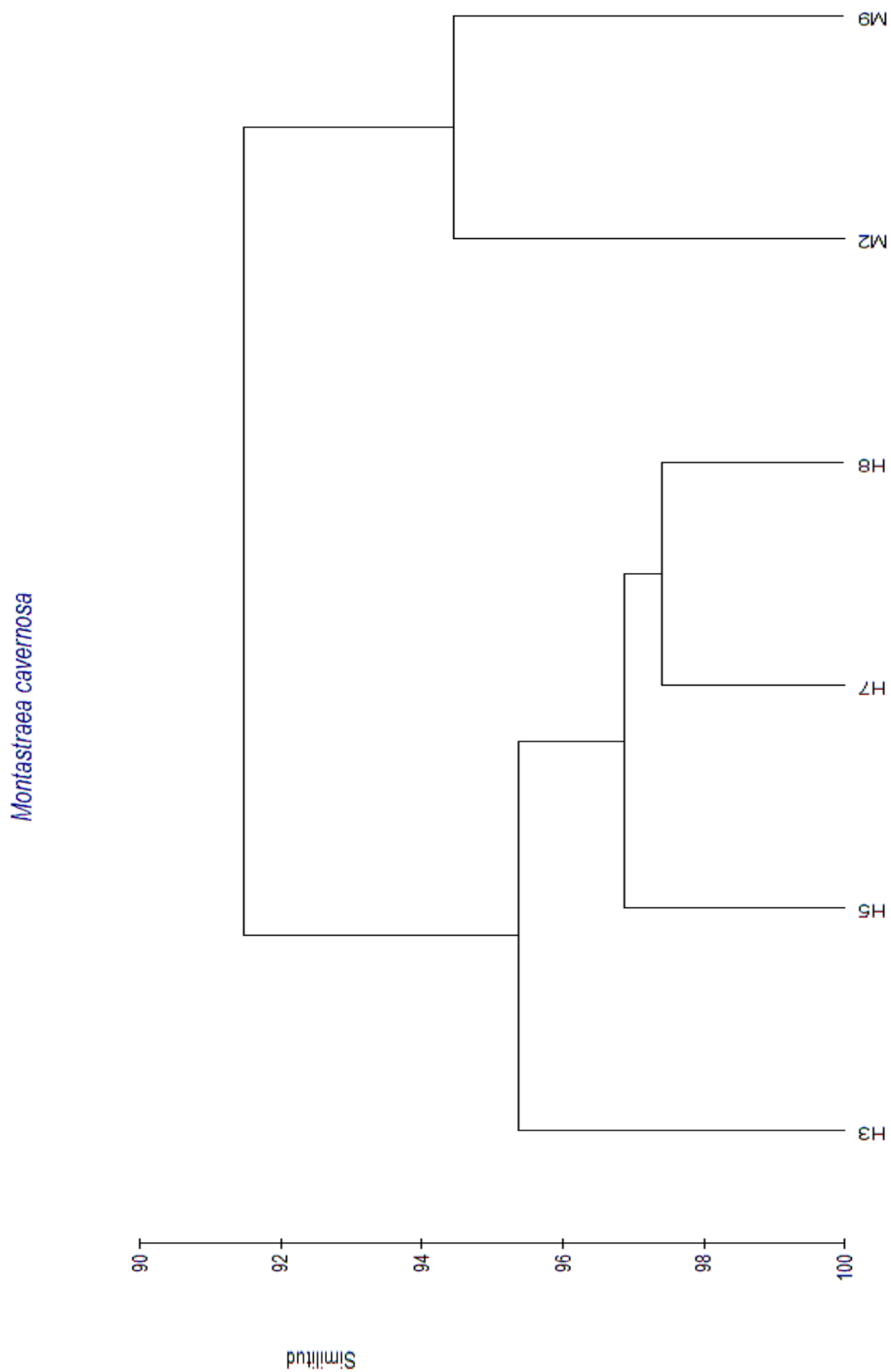
- Spalding, M., C. Ravilious, y E. P. Green. (2001). World atlas of coral reefs. Univ of California Pr.
- Szmant, A. M. (1991). Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser 74(13-25).
- Veron, J. E. N. y M. Stafford-Smith. (2000). Corals of the World, Australian Institute of Marine Science & CRR Qld Pty Ltd, Australia.
- Vize, P. D. (2006). Deepwater broadcast spawning by *Montastraea cavernosa*, *Montastraea franksi*, and *Diploria strigosa* at the Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. Coral Reefs 25(1):169-171.
- Weber, J. N. y E. W. White. (1977). Caribbean Reef Corals *Montastrea annularis* and *Montastrea cavernosa* Long Term Growth Data as Determined by Skeletal X-radiography: Reef Biota. Studies in Geology 4(171-179).
- Weiner, S. y P. M. Dove. (2003). An overview of biomineralization processes and the problem of the vital effect. Reviews in Mineralogy and Geochemistry 54(1):1-29.
- Wellington, G. M. y P. W. Glynn. (1983). Environmental influences on skeletal banding in eastern Pacific (Panama) corals. Coral Reefs 1(4):215-222.
- Wells, J. W. (1963). Coral growth and geochronometry. Nature 197(948-950).

Anexo I





Anexo II



Anexo III

ID	Colonia	Replica	Sexo	Moda (Porcentaje del elemento en la muestra)							
				Ca	Mg	S	Mn	Fe	Sr	Ba	
9A	9	A	Macho	96.64	0.00	0.48	1.20	0.01	1.67	0	
9B	9	B	Macho	96.70	0.00	0.52	0.51	0.40	1.86	0	
2A	2	A	Macho	97.88	0.00	0.69	0.00	0.13	1.31	0	
2B	2	B	Macho	96.27	0.45	1.81	0.06	0.05	1.37	0	
3A	3	A	Hembra	98.22	0.00	0.56	0.00	0.00	1.21	0	
3B	3	B	Hembra	94.44	0.00	4.30	0.00	0.00	1.25	0	
5A	5	A	Hembra	96.95	0.00	0.89	0.00	0.14	2.01	0	
5B	5	B	Hembra	97.40	0.00	0.73	0.00	0.00	1.87	0	
7A	7	A	Hembra	97.78	0.00	0.62	0.05	0.00	1.55	0	
7B	7	B	Hembra	98.01	0.04	0.59	0.00	0.00	1.35	0	
8A	8	A	Hembra	97.89	0.00	0.54	0.00	0.06	1.51	0	
8B	8	B	Hembra	97.75	0.13	0.77	0.00	0.00	1.35	0	
			Macho	96.87	0.11	0.88	0.44	0.15	1.55	0.00	
			Hembra	97.31	0.02	1.13	0.01	0.03	1.51	0.00	

ID	Colonia	Réplica	Sexo	% Atómico							
				Ca	Mg	S	Mn	Fe	Sr	Ba	
9A	9	A	Macho	97.73	0.00	0.60	0.88	0.01	0.77	0	
9B	9	B	Macho	97.81	0.00	0.66	0.38	0.29	0.86	0	
2A	2	A	Macho	98.44	0.00	0.86	0.00	0.09	0.60	0	
2B	2	B	Macho	96.29	0.75	2.26	0.04	0.03	0.62	0	
3A	3	A	Hembra	98.73	0.00	0.71	0.00	0.00	0.56	0	
3B	3	B	Hembra	94.07	0.00	5.36	0.00	0.00	0.57	0	
5A	5	A	Hembra	97.84	0.00	1.13	0.00	0.10	0.93	0	
5B	5	B	Hembra	98.22	0.00	0.92	0.00	0.00	0.86	0	
7A	7	A	Hembra	98.47	0.00	0.78	0.04	0.00	0.71	0	
7B	7	B	Hembra	98.57	0.07	0.74	0.00	0.00	0.62	0	
8A	8	A	Hembra	98.58	0.00	0.69	0.00	0.04	0.69	0	
8B	8	B	Hembra	98.20	0.21	0.97	0.00	0.00	0.62	0	
			Macho	97.57	0.19	1.10	0.33	0.11	0.71	0.00	
			Hembra	97.84	0.04	1.41	0.01	0.02	0.70	0.00	

Anexo IV

# Colonia	Sexo	Longitud total de la colonia (cm)	Edad
2	Macho	9.52	68
3	Hembra	8.39	60
5	Hembra	8.13	58
7	Hembra	12.68	91
8	Hembra	10.36	74
9	Macho	9.39	67

Glosario

Bioerosión. Erosión causada por organismos vivos perforadores y ramoneadores como moluscos, poliquetos, esponjas, equinodermos y peces.

Corales hermatípicos. Son aquellos considerados “constructores de arrecifes” y cuentan con la presencia de zooxantelas (algas simbióticas), de las que dependen para la obtención de nutrientes.

Homoscedasticidad. Homogeneidad de varianzas (término estadístico).

Lajas. Cortes de las colonias de coral en el sentido del eje de máximo crecimiento.

Microsonda electrónica. Técnica de análisis no destructiva que combinada con la espectroscopía de energía dispersa sirve para medir la energía y longitud de onda de los rayos X emitidos por la muestra.

Microtomo. (Del griego *mikros*, que significa "pequeño", y *tomo*, que significa "parte" o "división") es un instrumento de corte que permite obtener rebanadas muy finas de material, conocidas como secciones. Los microtomos son un instrumento importante de la microscopía porque permiten la preparación de muestras para su observación en microscopios de luz.