

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Variación estacional del reclutamiento larval de corales (Anthozoa:  
Scleractinia) durante un ciclo anual en Bahía de los Ángeles, Golfo de  
California**

Tesis  
para cumplir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:  
**Claudia Lucia Tejada Begazo**

Ensenada, Baja California, México  
2020

Tesis defendida por

**Claudia Lucia Tejada Begazo**

y aprobada por el siguiente Comité

---

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena  
**Director de Tesis**

Miembros del comité

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**

**Dra. Patricia Juárez Camacho**

**Dr. Ramón Andrés López Pérez**



---

**Dr. Jorge Adrián Rosales Casián**  
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

*Claudia Lucia Tejada Begazo © 2020*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Claudia Lucia Tejada Begazo** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

**Variación estacional del reclutamiento larval de corales (*Anthozoa: Scleractinia*) durante un ciclo anual en Bahía de los Ángeles, Golfo de California**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena  
**Director de Tesis**

Los corales escleractínios son los principales constructores de los arrecifes de coral, importantes ecosistemas por la diversidad que contienen y los servicios que prestan. El reclutamiento coralino, resultado de la reproducción sexual de los corales, permite mantener estos ecosistemas, asegurando la variabilidad genética de la población y la conectividad entre comunidades coralinas. El estudio del reclutamiento coralino es indispensable para poder determinar el estado de conservación de la comunidad, en especial en zonas donde las condiciones oceanográficas son subóptimas (alta variabilidad de la TSM, surgencias, bajo pH) para el desarrollo de los corales, como es el caso de Bahía de los Ángeles. Ubicada en el Golfo de California. Bahía de los Ángeles constituye una zona de especial interés por ser el límite de distribución norte para corales hematípicos además es una zona de alta diversidad biológica. El objetivo del presente estudio fue determinar el reclutamiento coralino y su variación temporal durante un ciclo anual, estableciendo, además, el efecto que la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila *a* pudieran tener sobre el reclutamiento coralino. Se colocaron losetas de terracota (21 x 5.7 x 9.4 cm) en cada uno de los sitios de muestreo en grupos de seis, sustituyéndose cada temporada, siendo un total de 54 losetas. Durante el ciclo anual 2018 – 2019, se obtuvieron 146 reclutas de coral en dos sitios de muestreo (Llave y Rasito) pertenecientes a las especies *Porites panamensis* y *Astrangia haimeii*. De estas dos especies, *P. panamensis* fue la especie dominante (92%) en ambos sitios, presentando la mayor tasa de reclutamiento coralino en la temporada de Verano-Otoño (1.84 ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) en el sitio Llave, así mismo *A. haimeii* presentó la mayor tasa de reclutamiento para la temporada Primavera-Verano (0.18 ind m<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>) en Llave. La temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila *a* mostraron una relación directa con la variación del reclutamiento de *P. panamensis* ( $D^2=79.5$ ,  $n=41$ ,  $p<0.001$ ), sin embargo, estos factores no evidenciaron un efecto directo sobre el reclutamiento de *A. haimeii*. En comparación con otros estudios realizados en el Pacífico mexicano, este estudio reporta la tasa de reclutamiento de *P. panamensis* más alta (63.04 ind m<sup>-2</sup>yr<sup>-1</sup>), siendo, además el primer registro de reclutamiento coralino para *A. haimeii* en el Pacífico Oriental.

**Palabras clave:** reclutamiento coralino, condiciones subóptimas, Bahía de los Ángeles, Pacífico mexicano.

Abstract of the tesis presented by **Claudia Lucia Tejada Begazo** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Seasonal variability in coral (*Anthozoa: Scleractinia*) larval recruitment in an annual cycle in Bahía de los Ángeles, Gulf of California**

Abstract approved by:

---

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena  
**Thesis director**

Scleractinian corals are the main builders of coral reefs, important ecosystems for the biodiversity associated with them and the services that they provide. Coral recruitment, the result of sexual reproduction of corals, enables these ecosystems to be maintained, ensuring the genetic variability of the population and connectivity between of the coral communities. The study of coral recruitment is essential to determine conservation status of the community, especially in areas where oceanographic conditions are considered suboptimal (low temperatures, upwelling process, low pH) for the development of corals, as is the case of Bahía de los Ángeles. Located at the Gulf of California, Bahía de los Ángeles is a special interest area, as it is the northern distribution limit for hermatypic corals, as well as a high biological diversity area. The objective of this study was to determine the coral recruitment and its seasonal variation during an annual cycle, establishing, in addition, the effect that sea surface temperature and chlorophyll a concentration has on it. Terracotta tiles (21 x 5.7 x 9.4 cm) were placed in groups of six tiles in each of the sampling sites, replacing them each season, being a total of 54 tiles. During 2018-2019 annual cycle, 146 recruits were obtained in two sampling sites (Llave and Rasito) belonging to the species *Porites panamensis* and *Astrangia haimei*. Of these two species, *P. panamensis* was the dominant species at both sites (92%), having the highest coral recruitment rate in the Summer-Fall season (1.84 ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) in Llave, in addition *A. haimei* presented the highest recruitment rate for the Spring-Summer season (0.18 ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) in Llave. There was a direct effect between the sea surface temperatura and chlorophyll a with the coral recruitment of *P. panamensis* ( $D^2=79.5$ ,  $n=41$ ,  $p<0.001$ ), however, these factors did not show a direct effect on *A. haimei* recruitment. Compared to other studies conducted in the Mexican Pacific, this study reports the highest recruitment rate of *P. panamensis* (63.04 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), this study is, also, the first record of coral recruitment of *A. haimei* in the Eastern Pacific.

**Key words:** coral recruitment, suboptimal conditions, Bahía de los Ángeles, Mexican Pacific.

## Dedicatoria

---

*Para Coquín, porque, sobre todo, yo era su nieta.*

## Agradecimientos

---

Al Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE) por haberme permitido formar parte de la escuela de posgrado en Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por proporcionarme el apoyo financiero necesario para realizar mis estudios de maestría, a través de la beca 942265.

Al personal de la Reserva de la Biosfera Zona Marina de Bahía de los Ángeles, Canal de Ballenas y de Salsipuedes, por las facilidades para realizar esta investigación.

A mi director, Dr. Rafael Andrés Cabral Tena, por su apoyo, guía, consejo y amistad durante estos dos años de estudio y trabajo. Gracias por su confianza y aprecio.

A mis sinodales, por sus consejos y disponibilidad para resolver cualquier duda, además de sus palabras de apoyo en el desarrollo de la tesis.

Al M. en C. Ofir Molina González, por su apoyo en campo y en laboratorio.

A mi familia y Oggy, por creer en mí y apoyarme durante toda esta travesía, a pesar de la distancia y las dificultades, me hicieron llegar su amor incondicional.

A mis compañeros de la generación 2018-2020, por la compañía, viajes y experiencias, las risas y buenas conversaciones nunca faltaron. Los mejores deseos para ustedes chicos.

A Erick, Paty, Fer, Salo, Miriam, Dani, Abdiel, Germán, Mari y Paul, por su amistad en los mejores y peores momentos de este camino. Siempre estarán en mi corazón.

A Nadia, Sebas y Miguel, amigos y compatriotas, porque me hicieron sentir en casa a pesar de estar tan lejos.

A todas aquellas personas maravillosas de la familia CICESE que conocí, compañía entrañable que hicieron de mi estadía en México una experiencia inolvidable.

# Tabla de contenidos

	<b>Página</b>
Resumen en español.....	i
Resumen en inglés.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Lista de figuras.....	v
Lista de tablas.....	vi
<b>Capítulo 1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1 Introducción.....	1
1.1.1 Corales escleractínios .....	1
1.1.2 Bahía de los Ángeles .....	5
1.2 Antecedentes .....	6
1.3 Justificación.....	8
1.4 Hipótesis .....	9
1.5. Objetivos.....	9
1.5.1 Objetivo General .....	9
1.5.2 Objetivos específicos .....	9
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>11</b>
2.1 Área de estudio .....	11
2.1.1 Clima .....	12
2.1.2 Sitios de muestreo.....	12
2.2 Toma y procesamiento de muestras .....	13
2.3 Conteo e identificación taxonómica de reclutas.....	13
2.4 Tasa de reclutamiento larval.....	14
2.5 Factores ambientales .....	14
2.6 Cobertura coralina.....	15
2.7 Comparación entre estudios.....	15

<b>Capítulo 3. Resultados</b> .....	16
3.1 Reclutamiento.....	16
3.2 Reclutamiento coralino versus factores ambientales .....	20
3.3 Cobertura coralina.....	22
3.4 Comparación entre estudios.....	22
<b>Capítulo 4. Discusión</b> .....	24
<b>Capítulo 5. Conclusiones</b> .....	30
<b>Literatura citada</b> .....	31
<b>Anexos</b> .....	37

## Lista de Figuras

---

### Página

- Figura 1.** Fases secuenciales necesarias para el reclutamiento exitoso, esta incluye la disponibilidad larval y la ecología del reclutamiento y postreclutamiento. (Tomado de Ritson-Williams *et al.* 2009).....3
- Figura 2.** Mapa de Bahía de los Ángeles. Se muestra la ubicación de los sitios de muestreo Llave y Rasito.....12
- Figura 3.** Reclutas coralinos de Bahía de Los Ángeles. a) *Porites panamensis*, b) *Astrangia haimei*.....16
- Figura 4.** Densidad de reclutamiento de los corales *Porites panamensis* y *Astrangia haimei* en cada temporada en Bahía de Los Ángeles. Densidad de reclutas de *P. panamensis* por cada sitio versus **A.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **B.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Densidad de reclutas de *A. haimei* por sitio versus **C.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **D.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Las diferencias estadísticas de la densidad de reclutas entre los sitios están señaladas en la Tabla 5. (Temporada VO, Verano-Otoño; OI, Otoño-Invierno; IP, Invierno-Primavera; PV, Primavera-Verano).....18
- Figura 5.** Tasa de reclutamiento de los corales *Porites panamensis* y *Astrangia haimei* en cada temporada en Bahía de Los Ángeles. Tasa de reclutamiento de *P. panamensis* en cada sitio versus **A.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **B.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Tasa de reclutamiento de *A. haimei* por sitio versus **C.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **D.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Las diferencias estadísticas de la densidad de reclutas entre los sitios están señaladas en la Tabla 6. (Temporada VO, Verano-Otoño; OI, Otoño-Invierno; IP, Invierno-Primavera; PV, Primavera-Verano).....20

## Lista de Tablas

---

	<b>Página</b>
<b>Tabla 1.</b> Tasas de reclutamiento reportadas en estudios realizados en el Pacífico Mexicano utilizando sustratos artificiales.....	7
<b>Tabla 2.</b> Temporadas de muestreo. Se muestra los días que estuvieron sumergidas las losetas por cada temporada.....	13
<b>Tabla 3.</b> Densidad de reclutas y Tasa de reclutamiento anual de corales en Bahía de Los Ángeles.....	17
<b>Tabla 4.</b> Densidad de reclutas y Tasa de reclutamiento anual de corales por especie.....	17
<b>Tabla 5.</b> Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA), analizando los efectos del sitio, la especie y temporada en la variación de la densidad de reclutas en Bahía de Los Ángeles.....	18
<b>Tabla 6.</b> Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) de los efectos del sitio, la especie y temporada en la variación de la tasa de reclutamiento en Bahía de Los Ángeles.....	19
<b>Tabla 7.</b> Promedio por temporada de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y Clorofila a (Chl-a).....	21
<b>Tabla 8.</b> Modelo lineal Generalizado (GLM) y ANOVA de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de <i>Porites panamensis</i> en Bahía de los Ángeles.....	21
<b>Tabla 9.</b> Análisis de Redundancia (RDA) de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de <i>Porites panamensis</i> en Bahía de los Ángeles.....	21
<b>Tabla 10.</b> Modelo lineal Generalizado (GLM) y ANOVA de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de <i>Astrangia haimei</i> en Bahía de los Ángeles.....	21
<b>Tabla 11.</b> Análisis de Redundancia (RDA) de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de <i>Astrangia haimei</i> en Bahía de los Ángeles.....	22
<b>Tabla 12.</b> Comparación entre la tasa de reclutamiento coralino ( $\text{ind m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ ) y la cobertura de coral vivo (%) en cada uno de los sitios muestreados.....	22
<b>Tabla 13.</b> Tasa de reclutamiento coralino reportada en estudios realizados en el Pacífico mexicano, se incluyen los resultados incluidos en el presente trabajo.....	23

# Capítulo 1. Introducción

---

## 1.1 Introducción

### 1.1.1 Corales escleractínios

El orden escleractinia pertenece al phylum Cnidaria e incluye a todos los corales de formas coloniales y solitarias con pólipos no especializados que secretan un esqueleto de carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) (Reyes-Bonilla *et al.* 2008). Los corales escleractínios, cuando habitan en condiciones ambientales óptimas de temperatura (25°C a 28°C), baja productividad, pH (8 a 8.5) y profundidades someras (0 a 50m), son capaces de dar origen a estructuras complejas y tridimensionales conocidas como arrecifes de coral (Veron, 2000); por ello, los corales son considerados ingenieros ecosistémicos ya que proveen estructura al hábitat, refugio y varios recursos para otras especies asociadas (Harrison y Booth, 2007; Ritson-Williams *et al.* 2009).

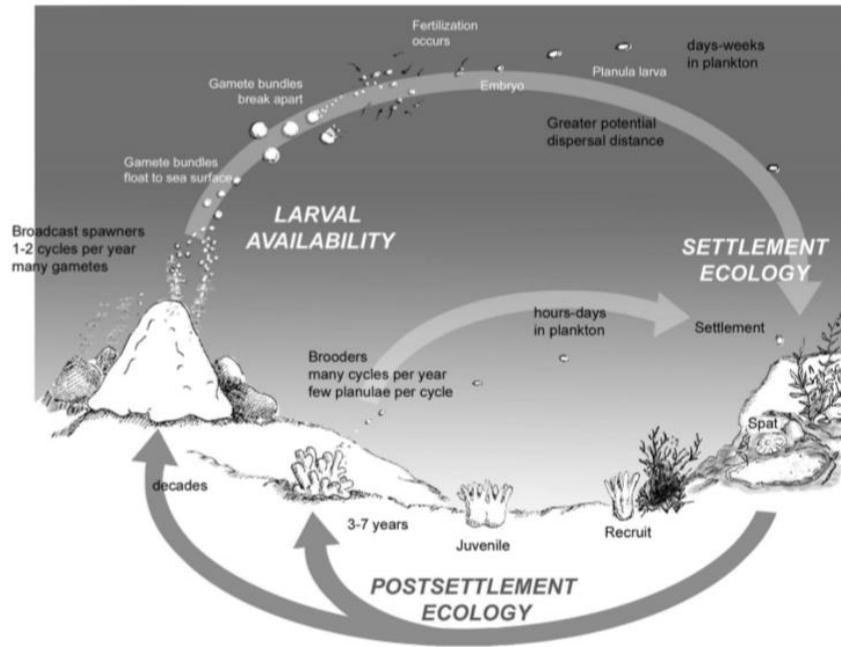
Los corales escleractinios se reproducen de manera asexual y sexual (Fadlallah, 1983; Richmond y Hunter, 1990; Harrison, 2011). Existen diversas formas de generación de nuevos individuos de manera asexual, como, por ejemplo, la generación de pólipos, fraccionamiento del coral por fisión o ruptura de la colonia (Harrison y Wallace, 1990), así como la formación de nuevos nódulos que se desprenden de la colonia parental (Harrison, 2011). Todas estas formas de reproducción se caracterizan por dar como resultado organismos genéticamente idénticos a la colonia original (Szmant, 1986; Richmond y Hunter, 1990; Ritson-Williams *et al.*, 2009). La reproducción asexual permite extender la colonia a zonas adyacentes gracias al potencial de distribución de los fragmentos, además de poder colonizar lugares donde una larva plánula es incapaz de establecerse, como, por ejemplo, áreas arenosas en la periferia de los arrecifes, favoreciendo la recuperación de la población después de un disturbio (e.g. bioerosión, depredación, tormentas y huracanes) (López-Pérez *et al.*, 2007).

La reproducción sexual de los corales escleractínios es un proceso que garantiza la variabilidad y flujo genético entre poblaciones, el mantenimiento de la población, la conservación de los arrecifes de coral, además de la colonización de nuevos ambientes (Glynn *et al.*, 1994). Los corales presentan dos estrategias de reproducción sexual: incubadores, donde el esperma es liberado en la columna de agua y tomado por el coral hembra para una fertilización interna; y, por otro lado, los corales desovadores, donde ambos gametos (masculino y femenino) son liberados en la columna de agua para dar lugar a una fertilización externa (Fadallah, 1983; Szmant, 1986; Richmond y Hunter, 1990). En la ecorregión del Indo-Pacífico, un

82% de las especies de corales escleractínios son desovadores, presentando eventos de desove masivos una o dos veces al año (Wallace, 1985; Richmond y Hunter, 1990; Ritson-Williams *et al.*, 2009). En la zona del Pacífico oriental, los eventos de desove son controlados por las condiciones locales, por lo que presentan una alta variabilidad entre especies (Glynn *et al.*, 2017).

La larva plánula de los corales es planctónica (Fadlallah, 1983; Santiago-Valentín *et al.*, 2018). Dependiendo de la estrategia de reproducción (incubador o desovador) el tiempo de permanencia de la larva en la columna de agua difiere (Ritson-Williams *et al.*, 2009). Los corales desovadores como *Acropora* spp., *Goniastrea* spp., *Platygyra* spp., y *Orbicella* spp. presentan un periodo planctónico mayor a 20 días (Szmant, 1986), mientras que especies incubadoras como *Porites panamensis* forman parte del plancton de 2 a 7 días (Fadlallah, 1983). Lo anterior es debido a que las larvas incubadas son liberadas en un estadio de maduración avanzado, presentando zooxantelas heredadas por parte del coral incubador y vacuolas lipídicas como reserva (Harrison, 2010; Santiago-Valentín *et al.*, 2018), lo que reduce su potencial de dispersión a un reclutamiento local, a diferencia de las larvas desovadas que pueden alcanzar una mayor dispersión (Wallace, 1985; Santiago-Valentín *et al.*, 2018). Las corrientes marinas son las encargadas de dispersar las larvas planctónicas a largas distancias en un espacio corto de tiempo, sin embargo, las condiciones ambientales de un lugar en específico pueden alterar este patrón ya sea temporal o espacialmente (Soria *et al.*, 2014). Del proceso de dispersión de larvas depende el éxito reproductivo al establecer nuevas colonias en lugares cercanos o remotos, nuevos arrecifes y permitiendo el flujo genético entre poblaciones (Ayre y Hughes, 2000).

El reclutamiento larval es el proceso que comprende la fijación de la larva plánula planctónica al sustrato y la metamorfosis posterior hasta el depósito del esqueleto de  $\text{CaCO}_3$  por el coral juvenil sésil bentónico (recluta) (Wallace, 1985; Elmer *et al.*, 2016). Para que el proceso de reclutamiento se lleve a cabo, la larva percibe señales químicas provenientes del sustrato que le ayudan a definir el hábitat apropiado (Ritson-Williams *et al.*, 2009). Estas señales provienen de los denominados facilitadores (bacterias, biofilm y algas coralinas costrosas), que habilitan el sustrato para el reclutamiento (Arnold y Steneck, 2011). Además de la disponibilidad del sustrato, el proceso de reclutamiento larval es controlado por diversos factores, como, por ejemplo, el efecto de competidores tales como algas filamentosas, algas coralinas y organismos sésiles bentónicos (moluscos, crustáceos, etc.) (Arnold *et al.*, 2010) y depredadores que afectan la supervivencia y éxito del recluta, entre los que destacan equinodermos y moluscos ramoneadores (Arnold y Steneck, 2011; Elmer *et al.*, 2016).



**Figura 1.** Fases secuenciales necesarias para el reclutamiento exitoso, esta incluye la disponibilidad larval y la ecología del reclutamiento y postreclutamiento. (Tomado de Ritson-Williams *et al.* 2009)

La formación de gametos (gametogénesis) y el proceso de fecundación coralina dependen tanto de factores exógenos (e.g. la temperatura, la duración del día, el ciclo lunar, los periodos de luz/oscuridad, entre otros) (Glynn *et al.*, 2017; Santiago-Valentín *et al.*, 2018) como de factores endógenos (e.g. la edad y el tamaño del coral) (Leviatan *et al.*, 2004). Los cambios en estas condiciones pueden afectar la reproducción del coral; reduciendo la gametogénesis, limitando la fertilidad o disminuyendo el tamaño de las ovas, y, por consiguiente, afectar los procesos inmediatos de producción de la larva y reclutamiento (Ritson-Williams *et al.*, 2009).

Las condiciones de la columna de agua juegan, también, un papel importante en el reclutamiento coralino (Cowen *et al.*, 2006), la variación en la salinidad, concentración de nutrientes y temperatura pueden reducir el reclutamiento al afectar la supervivencia y viabilidad de la larva (Vermeij *et al.*, 2006). La temperatura y su variación debido a la estacionalidad es considerada como uno de los principales factores que influye en la reproducción coralina (Glynn *et al.*, 2017). Algunos estudios realizados en la zona del Pacífico Oriental Tropical de Centroamérica y sur de México señalan un pico en la actividad reproductiva de los corales durante los meses de altas temperaturas, resaltando el incremento de la gametogénesis y la fertilidad durante esta temporada (Glynn *et al.*, 1994; Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2011; Campos-Vázquez

*et al.*, 2014). Edmunds *et al.* (2001), en un experimento realizado sobre larvas de *Porites asteroides*, encontraron que la variación de temperatura (a un mínimo de 26°C y un máximo de 33°C) incrementa la mortalidad de las larvas, reduciendo la metamorfosis y movilidad. En un estudio posterior, Edmunds *et al.* (2005), señalan que la exposición a temperaturas +/- 3°C del promedio (~27°C), generan cambios en la densidad y tamaño de los simbioses de la larva, lo que posiblemente conlleve a una cascada de efectos que afecten el éxito del reclutamiento.

La clorofila *a* es otro de los factores ambientales importantes en el desarrollo de los arrecifes coralinos, siendo la variación en la concentración utilizada, generalmente, como proxy de la biomasa del fitoplancton y/o indicador de concentración de nutrientes en el océano (D' Angelo y Wiedenmann, 2014), tales factores ayudan a determinar la salud, de manera indirecta, de los arrecifes (Limbu y Kywalyanga, 2015). Estos factores, además, afectan el desarrollo de los corales con impactos negativos sobre el crecimiento, reproducción y calcificación, así como efectos sobre el crecimiento de los simbioses y concentración del pigmento fotosintético del mismo (Brown *et al.*, 1999; Stambler *et al.* 1991). Sin embargo, existen estudios en donde se ha demostrado que altas concentraciones de clorofila *a* ayudan a disminuir la mortalidad de los corales bajo estrés lumínico al incrementar la turbidez, además de la disponibilidad de alimento para corales azooxantelados (Anthony y Connolly, 2007; D' Angelo y Wiedenmann, 2014). Empero, los estudios realizados sobre el efecto de la clorofila *a* en el reclutamiento coralino son muy pocos, resaltando aquellos en los que se ha determinado un efecto negativo de la alta concentración de clorofila *a* sobre los simbioses presentes en las larvas plánulas de corales incubadores, afectando la concentración del pigmento fotosintético y, por consiguiente, la viabilidad de la larva plánula y el éxito reproductivo (Brown *et al.*, 2002; Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006).

La importancia del reclutamiento larval recae en la función de mantenimiento de la población local (Glynn *et al.*, 1994; Harrison, 2010; Ritson-Williams *et al.*, 2009). Cowen *et al.* (2006), propusieron el modelo de núcleo de dispersión, el cual se basa en la distancia a la que se da el reclutamiento con respecto a población reproductora de origen, donde el mayor reclutamiento se dará en las zonas cercanas a los "progenitores" disminuyendo con el aumento de la distancia, siendo la mayor distancia la que representa la conectividad genética con otras poblaciones. Basado en esto, Steneck (2006) menciona que, a pesar del potencial larval para la dispersión a grandes distancias, la combinación de condiciones oceanográficas, comportamiento y mortalidad, han ocasionado que la mayor parte del reclutamiento en organismos como los corales se dé de manera local, reduciendo la conectividad entre arrecifes, como lo reportan Sammarco y Andrews (1988) para el arrecife Helix en Australia.

### 1.1.2 Bahía de los Ángeles

Las condiciones ambientales en el Pacífico mexicano se consideran subóptimas para el desarrollo de los corales escleractínios, características que se acentúan al incrementar la latitud (Glynn *et al.*, 1994). Bahía de los Ángeles (BLA), ubicada en la parte norte del Golfo de California (Soria *et al.*, 2014), es una región de constantes surgencias, influenciadas por fuertes vientos, corrientes continuas y un ambiente somero lo que le confiere condiciones oceánicas particulares, como alta productividad, bajos valores de pH, baja saturación de aragonita ( $\Omega_{\text{arag}}$ ) y un amplio rango de temperaturas que van desde los 16°C en invierno hasta los 30°C en verano (Amador *et al.*, 1991; Hidalgo-González *et al.*, 1997; Álvarez-Borrego, 2010; Norzagaray-López *et al.*, 2015). Considerando las características antes mencionadas, Bahía de los Ángeles presenta condiciones subóptimas para el crecimiento de corales zooxantelados (Halfar *et al.*, 2005; Norzagaray-López *et al.*, 2015). Aun así, la presencia de estos organismos ha sido reportada en esta zona por varios autores (Brusca *et al.*, 2004; Reyes-Bonilla *et al.*, 2008; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 2009; Paz-García *et al.*, 2009)

Reyes-Bonilla *et al.* (2008) presentaron el listado de corales pétreos registrados para Bahía de los Ángeles y áreas adyacentes como parte de la línea base de esta zona. En el trabajo mencionado, los autores reportaron 13 especies de escleractínios: 2 hermatípicos: *Porites panamensis* (reportado como el coral más abundante con aproximadamente el 90% de las colonias de la zona) y *Porites sverdrupi* (coral arrecifal ramificado endémico del Golfo de California), y 10 ahermatípicos: *Astrangia haimeii* (con las mayores poblaciones registradas para esta zona), *Oulangia bradleyi*, *Cariophyllia diomedea*, *Coenocyathus bowersi*, *Desmophyllum dianthus*, *Heterocyathus aequicostatus*, *Paracyathus stearnsii*, *Phyllangia consagensis*, *Balanophyllia cedrosensis* y *Dendrophyllia oldroydae*.

Las condiciones de Bahía de Los Ángeles no solo han restringido la presencia de corales zooxantelados en esta zona (Reyes-Bonilla y Cruz-Piñón, 2000), sino que han determinado las características de la población coralina ahí presente (Reyes-Bonilla *et al.*, 2008). Estudios realizados en *Porites panamensis* reportan bajas tasas de calcificación en comparación con sitios con condiciones ambientales óptimas; encontrando, además, diferencias entre las tasas de calcificación de hembras (menor) y machos (mayor) (Norzagaray *et al.*, 2015; Cabral-Tena *et al.*, 2013), aun así, Cabral-Tena *et al.* (2013), reportan, también, la presencia de gametos en los tejidos de *P. panamensis*, evidenciando el proceso de reproducción sexual para BLA. Por otro lado, la conectividad genética entre poblaciones de *P. panamensis* de la región ha sido estudiada encontrando que existe una conexión de la población presente en BLA con las poblaciones que se ubican en el centro y sur del Golfo de California (Paz-García *et al.*, 2009; Saavedra-Sotello *et al.*, 2013) y que

señalan a BLA como un sumidero de larvas. Bahía de Los Ángeles, entonces, se vuelve un lugar de suma importancia para la comunidad coralina, en especial para *Porites panamensis* ya que, las características especiales presentes en este coral, como, por ejemplo, su tolerancia a bajas temperaturas, fijación de carbonatos y la formación de estructuras en altas latitudes, le permitirían subsistir en un ambiente con condiciones subóptimas (Halfar *et al.*, 2005; Saavedra-Sotello *et al.*, 2013).

Por lo antes mencionado, en el presente trabajo se describe la variación de la densidad de reclutas y tasa de reclutamiento de corales escleractínios en Bahía de los Ángeles a lo largo de cuatro temporadas (Primavera-Verano, Verano-Otoño, Otoño-Invierno e Invierno-Primavera) en dos sitios ubicados dentro de la bahía. Estos resultados fueron relacionados con dos factores ambientales (Temperatura superficial del mar (SST) y Clorofila *a* (Chl-*a*) para determinar el efecto de estos factores sobre el reclutamiento coralino. Además, los resultados obtenidos fueron comparados con los de otros estudios realizados en el Pacífico mexicano. De acuerdo con las características oceanográficas (Temperatura, pH, Chl-*a*) de Bahía de los Ángeles se esperan bajas tasas de reclutamiento en comparación con lugares de condiciones óptimas para el desarrollo coralino, además de una relación entre la SST y el reclutamiento coralino, ocasionada por el efecto directo de este factor sobre la reproducción y desarrollo de los corales en general.

## 1.2 Antecedentes

El reclutamiento larval ha sido ampliamente estudiado en zonas como el Caribe y el Indo-Pacífico (Wallace, 1985; Hughes *et al.*, 1999; Ritson-Williams *et al.*, 2009; Arnold y Steneck, 2011; Elmer *et al.*, 2016; Price *et al.*, 2019). En el Pacífico Oriental Tropical, debido a sus características oceanográficas (baja temperatura, surgencias permanentes, bajo pH y baja saturación de  $\Omega_{\text{arag}}$ ) contrarias a las presentes en el Caribe y el Indo-Pacífico (Glynn *et al.*, 1994), se consideraba que la reproducción de los corales escleractínios se daba principalmente de manera asexual (Glynn *et al.*, 2017). Sin embargo, en las últimas décadas diversos estudios han mostrado evidencia de reproducción exitosa para los corales de esta zona del Pacífico. Glynn *et al.* 2017, nos presentan una revisión completa de los estudios realizados sobre reproducción y reclutamiento coralino para la zona del Pacífico Oriental Tropical, determinando las características reproductivas de 13 especies de corales escleractínios, además de las condiciones ambientales y oceanográficas que intervienen en el proceso reproductivo, siendo la temperatura del océano un factor determinante en la gametogénesis, fecundación y reclutamiento larval. Para la zona del Pacífico Central Tropical, que comprende Costa Rica, Panamá y las Islas Galápagos (Ecuador), Glynn *et al.* (1991; 1994;

1996), evaluaron el proceso reproductivo de corales escleractínios pertenecientes a las familias Pocilloporidae, Poritidae y Agariciidae, evidenciando la producción de gametos a través de estudios histológicos, además de reclutamiento coralino exitoso, en especial en *Porites panamensis*, coral incubador con reproducción continua. En el Pacífico mexicano (PM), el estudio del reclutamiento en corales es relativamente reciente.

Diversos estudios sobre el reclutamiento coralino han sido llevados a cabo en el PM utilizando sustratos artificiales. En su mayoría reportan a *Porites panamensis* como la más abundante, y en ocasiones, única especie reclutada (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; 2019; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Las tasas de reclutamiento reportadas para el PM son muy variadas (Tabla 1) yendo desde los 0.99 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en Bahía de Loreto (Cabral-Tena *et al.*, 2018) hasta los 20 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en Huatulco (López-Pérez *et al.*, 2007).

Un caso particular es el estudio realizado por Fadlallah (1982) sobre la ecología reproductiva de *Astrangia haimeii* (syn. *Astrangia lajollaensis*) en la zona de Pacific Grove – California. En este estudio, Fadlallah (1982) utilizando sustratos artificiales, no reporta reclutamiento de *A. haimeii*, sugiriendo que, a pesar de haber encontrado evidencias del proceso de gametogénesis en el estudio histológico, no se llegaba a un reclutamiento exitoso debido a las características biológicas del coral y condiciones ambientales presentes en la zona de estudio, siendo la reproducción asexual el proceso que mantenía a la población de *A. haimeii* en esta zona.

**Tabla 1.** Tasas de reclutamiento reportadas en estudios realizados en el Pacífico Mexicano utilizando sustratos artificiales.

Autor	Sitio	Tasa de reclutamiento (ind m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	Especie
Medina-Rosas <i>et al.</i> (2005)	Bahía Banderas	2.87	<i>Porites panamensis</i>
López-Pérez <i>et al.</i> (2007)	Huatulco	20.4	<i>Porites panamensis</i> y <i>Pocillopora sp.</i>
Santiago-Valentín <i>et al.</i> (2018)	Bahía Banderas	7.61	<i>Porites panamensis</i>
Cabral-Tena <i>et al.</i> (2018)	Bahía La Paz	6.54	<i>Porites sp.</i>
		0.39	<i>Pocillopora sp.</i>
		0.19	<i>Psammocora sp.</i>
		0.06	<i>Pavona sp.</i>
		0.06	<i>Tubastrea sp.</i>

	Bahía de Loreto	0.77	<i>Porites sp.</i>
		0.19	<i>Psammocora sp.</i>
López-Pérez <i>et al.</i> (2019)	Huatulco	2.63	<i>Porites panamensis</i>

Los trabajos realizados evidencian que la variación en las características oceanográficas de cada lugar influye en la tasa de reclutamiento, siendo la temperatura el factor más importante en relación directa con la tasa de reclutamiento (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Eventos a mesoescala, como las corrientes marinas, eddies y surgencias, determinan a su vez no solo el éxito del reclutamiento coralino, sino también, la distancia de dispersión de la larva y por consiguiente la conectividad entre las diferentes poblaciones del PM (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Saavedra *et al.*, 2013).

Las interacciones ecológicas como, por ejemplo, competencia y colonización afectan, también, la tasa de reclutamiento y supervivencia de los corales (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; Cabral-Tena *et al.*, 2018), que presenta una relación inversa con el tiempo transcurrido del coral desde su asentamiento (López-Pérez *et al.*, 2019). Entonces, tomar en cuenta factores abióticos y bióticos se vuelve crucial al momento de estudiar el reclutamiento coralino, en especial en la zona del Pacífico mexicano, donde los corales, debido a las condiciones del ambiente, se han adaptado para dar lugar a grandes comunidades y complejos ecosistemas (Santiago-Valentín *et al.*, 2019).

### 1.3 Justificación

El reclutamiento larval es un proceso que involucra diversos aspectos importantes para las comunidades coralinas: i) conservar la variabilidad y conectividad genética, ii) permite el crecimiento de la población, iii) recuperación de la población ante disturbios, iv) ayuda a mantener la diversidad del ecosistema. Su estudio, por tanto, se hace necesario para poder conservar los ecosistemas coralinos y desarrollar planes de manejo. En ese sentido, Bahía de Los Ángeles, a pesar de presentar condiciones consideradas subóptimas para el desarrollo coralino exitoso, se presenta como un “refugio” de corales en el límite de su distribución, que permitiría su supervivencia en condiciones de estrés para zonas de bajas latitudes. Además, la evidencia de un reclutamiento activo y propio nos da certeza de que la población coralina de

Bahía de Los Ángeles es capaz de mantenerse y no solo actuar como “sumidero larval”, lo que aseguraría la permanencia de la población coralina en un futuro.

## 1.4 Hipótesis

- Considerando la relación directa entre la temperatura, la reproducción y por consiguiente el reclutamiento larvario, se espera que el reclutamiento de corales escleractínios sea mayor a mayores temperaturas.
- Debido a su abundancia en Bahía de los Ángeles, *Porites panamensis* es el coral escleractinio que presentará la mayor tasa de reclutamiento larval.
- Debido a las condiciones ambientales de Bahía de Los Ángeles, se espera que el reclutamiento larval de corales escleractínios sea menor en comparación con ambientes óptimos.

## 1.5. Objetivos

### 1.5.1 Objetivo General

Determinar la tasa de reclutamiento larval de los corales escleractínios de Bahía de los Ángeles durante un ciclo anual.

### 1.5.2 Objetivos específicos

- Determinar la variación de la densidad de reclutas y la tasa de reclutamiento de los corales escleractínios presentes en Bahía de los Ángeles en cada una de las temporadas muestreadas.
- Evaluar el efecto que la temperatura superficial del mar tiene sobre el reclutamiento larval de corales presentes en Bahía de los Ángeles.

- Evaluar el efecto que la clorofila a tiene sobre el reclutamiento larval de corales presentes en Bahía de los Ángeles.
- Comparar el reclutamiento larval de los corales escleractínios de Bahía de Los Ángeles con respecto a otras zonas consideradas como óptimas para el desarrollo de corales.

## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Área de estudio

El golfo de California, ubicado en la parte noroccidental de México, es un mar semi-cerrado controlado por vientos locales y mareas provenientes del Océano Pacífico. Se divide en tres regiones marinas: norte, central y sur (Soria *et al.*, 2014). Para la región norte, en la zona denominada región de las Grandes Islas, se presenta una circulación estacional muy marcada, con condiciones de alta productividad y bajas temperaturas en invierno ( $\sim 16^{\circ}\text{C}$ ), y baja productividad y temperaturas superficiales cálidas en verano ( $\sim 31^{\circ}\text{C}$ ) (Soto-Mardones *et al.*, 1999; Torres-Delgado *et al.*, 2013).

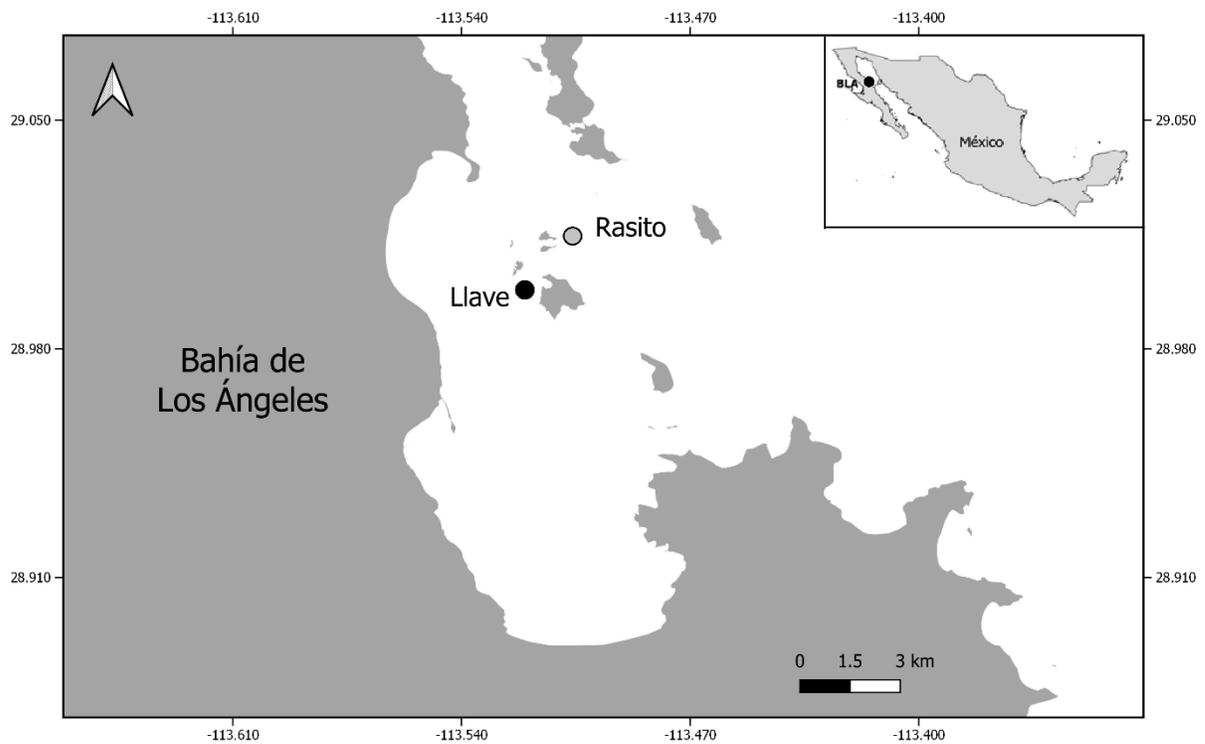
La Reserva de la Biosfera Zona Marina de Bahía de los Ángeles, Canal de Ballenas y de Salsipuedes (BLA) se localiza en el Golfo de California, en la costa oeste de la Península de Baja California. Dentro de la Bahía, el fondo marino presenta pendientes suaves con una máxima profundidad de 50m en la zona de comunicación con el Canal de Ballenas (Amador *et al.*, 1991) en la parte norte, y una profundidad de 35m en la parte sur de la bahía (Álvarez-Borrego, 2008), con mareas de amplitud del orden de un metro, con corrientes residuales de marea de pequeñas magnitudes ( $u < 0.6\text{cm/s}$ ) (Amador *et al.*, 1991). Los vientos en BLA son muy variables: con variaciones estacionales de vientos fuertes de oeste a noreste durante el invierno, vientos del sur y sureste en verano y vientos del oeste para otoño y primavera (Amador *et al.*, 1991). Ambos factores permiten la presencia de surgencias, lo que hace de esta bahía una zona de alta productividad, con carbono inorgánico disuelto (DIC) y baja saturación de aragonita ( $\Omega_{\text{arag}}$ ) (Hidalgo-González *et al.*, 1997; Norzagaray-López *et al.*, 2015). La temperatura superficial del mar (TSM) presenta valores que van desde los  $16^{\circ}\text{C}$  en invierno hasta los  $30^{\circ}\text{C}$  en verano, con una media anual de  $22^{\circ}\text{C}$ . Los valores de pH son los más bajos de todo el Golfo de California, 8.1 para los primeros 100m, mientras que la salinidad permanece constante durante el año (35.2 PSU) (Halfar *et al.*, 2005; Álvarez-Borrego, 2008). La circulación oceanográfica presente en el lugar restringe el transporte de materia y organismos, actuando como barrera biogeográfica entre las zonas norte y centro del Golfo (López *et al.*, 2005; Munguia-Vega *et al.*, 2014; Soria *et al.*, 2014).

### 2.1.1 Clima

El clima en Bahía de los Ángeles es árido, con temperaturas que van desde 1°C en invierno hasta 35°C en verano, siendo la media anual de 22.7°C (Cavazos, 2008). Presenta alta radiación, alta evaporación, fuertes vientos y alta variabilidad en la precipitación (Amador *et al.*, 1991). En el mes de septiembre se da un pico en la precipitación debido a la llegada de tormentas tropicales y huracanes, un segundo pico puede darse en diciembre, donde las lluvias se asocian a fluctuaciones interanuales debido al ENSO y a corrientes de baja presión en el chorro subtropical y frentes fríos (Cavazos, 2008).

### 2.1.2 Sitios de muestreo

El estudio fue realizado en dos sitios dentro de BLA, conocidos como Rasito (29.01456° N, -113.50605° W) y Llave (28.99798° N, -113.52065°W). Ambos lugares fueron seleccionados por albergar estructuras coralinas visibles y su fácil accesibilidad para el estudio.



**Figura 2.** Mapa de Bahía de los Ángeles. Se muestra la ubicación de los sitios de muestreo Llave y Rasito.

## 2.2 Toma y procesamiento de muestras

En cada sitio de muestreo se colocaron seis losetas de terracota (de medidas: 21 x 5.7 x 9.4 cm), las cuales fueron fijadas a las rocas utilizando cuerda alquitranada, con una separación de un metro entre ellas. Las losetas fueron retiradas en cada temporada (Tabla 2), siendo reemplazados en cada ocasión por losetas nuevas. Una vez retiradas, se sumergió cada loseta en una solución de formaldehído al 4% mezclado con agua de mar, para poder ser trasladadas al laboratorio.

**Tabla 2.** Temporadas de muestreo. Se muestra los días que estuvieron sumergidas las losetas por cada temporada.

Temporada	Tiempo sumergido en días (d)
Verano-Otoño (VO)	90
Otoño-Invierno (OI)	111
Invierno-Primavera (IP)	86
Primavera-Verano (PV)	140

En el laboratorio, se realizó la limpieza de la materia orgánica presente en las losetas sumergiéndolas en hipoclorito de sodio al 20% por 24 horas, para conservar únicamente las estructuras de carbonato de calcio; posteriormente las losetas fueron debidamente etiquetadas y almacenadas para su posterior revisión. Cada loseta fue considerada como una unidad de muestreo (n=42). Para el sitio Llave se revisaron en total 24 losetas (seis losetas por temporada), mientras que para el sitio Rasito se revisaron 18 losetas (las losetas de la temporada Verano-Otoño de Rasito no se consideraron para el estudio por pérdida de estas).

## 2.3 conteo e identificación taxonómica de reclutas

La identificación y cuantificación de las larvas de corales se realizó utilizando un estereoscopio marca Wild Heerbrugg. Se revisaron las seis caras expuestas de cada una de las losetas, marcando y fotografiando los lugares en donde se encontraron estructuras coralinas.

Para la identificación de los reclutas coralinos se utilizaron libros y artículos en los que se hacían referencia a especies de corales presentes en el Golfo de California y Bahía de los Ángeles (Durham, 1947; López-Pérez *et al.* 2004; Reyes-Bonilla *et al.*, 2008; Bertsch y Aguilar-Rosas, 2016; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Se realizó, además, consultas directas con especialistas en el tema.

## 2.4 Tasa de reclutamiento larval

La tasa de reclutamiento larval anual y estacional, se determinó con base en la Densidad (1) de los reclutas encontrados:

$$D = \frac{n}{A} \quad (1)$$

Donde D es la densidad de reclutas ( $\text{ind m}^{-2}$ ), n es el número de individuos por especie (ind) y A es el área de la loseta ( $\text{m}^2$ ).

Dividiendo el valor obtenido de la Densidad de reclutas ( $\text{ind m}^{-2}$ ) entre el tiempo (expresado en días y años) durante el que las losetas estuvieron sumergidas, se calculó la Tasa de reclutamiento (2).

$$Tr = \frac{D}{t} \quad (2)$$

Donde Tr es la tasa de reclutamiento ( $\text{ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) y t es el tiempo (d/yr).

Debido a que los datos obtenidos no cumplieron con los supuestos de normalidad ni homocedasticidad, incluso después de haberse aplicado una transformación de raíz cubica, se realizó un análisis de varianza permutacional multivariado (PERMANOVA), de tres factores fijos (Sitio, Temporada y Especie) con base en una matriz de Distancia Euclidiana (Lunneborg, 2014).

## 2.5 Factores ambientales

Los datos de Temperatura Superficial del Mar (TSM) y Clorofila a (Chl-a) fueron obtenidos del satélite MODIS-Aqua de agosto del 2018 a octubre del 2019 (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>), en períodos

de 8 días, con una resolución espacial de 4km, por lo que solo se consideró un solo dato tanto para Llave como para Rasito. Para procesar los datos obtenidos se utilizó el programa SeaDas (versión 7.5.3).

Para medir la relación entre el reclutamiento coralino de cada especie encontrada y los factores ambientales (TSM y Chl-a), se desarrolló un modelo lineal generalizado (GLM), de distribución de Poisson, seguido de un análisis de ANOVA basado en una distribución de Chi-cuadrado para establecer la significancia del modelo encontrado. Posteriormente se desarrolló un análisis de redundancia (RDA) entre la TSM y la Chl-a con los reclutas coralinos reportados por especie.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software R (versión 3.1.5).

## **2.6 Cobertura coralina**

Para medir la cobertura coralina viva en cada uno de los sitios de muestreo se utilizó el método de intersección de puntos, en el que se realizaron transectos de 25m, en los que se marcó, cada 25cm, lo que se encontraba en el fondo. Estos transectos fueron realizados en paralelo a la línea de costa con una separación de dos metros entre ellos. Para cada sitio de muestreo se realizaron un total de cuatro transectos. Los datos obtenidos fueron posteriormente estandarizados a cobertura por  $m^{-2}$ .

## **2.7 Comparación entre estudios**

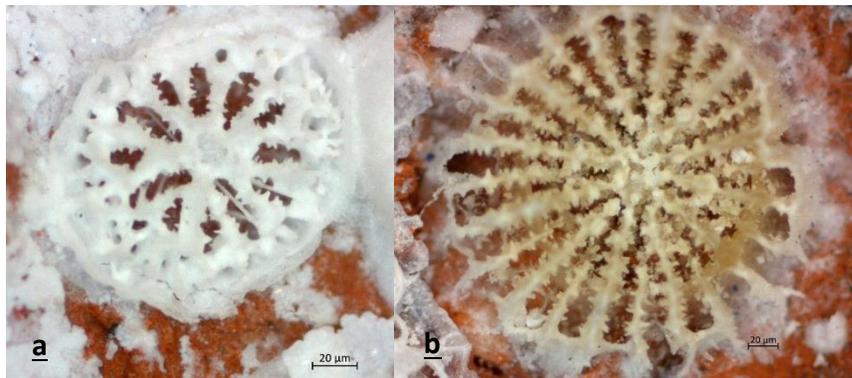
Las tasas de reclutamiento obtenidas de cada uno de los sitios muestreados fueron comparadas numéricamente con respecto a los resultados reportados en estudios anteriores. Para esto se realizó una búsqueda sistemática de artículos publicados entre los años 1980 al 2019. Se seleccionó únicamente aquellos estudios realizados en la zona del Pacífico mexicano en los que se utilizaron sustratos artificiales para medir la tasa de reclutamiento (expresada en  $ind\ m^{-2}\ yr^{-1}$ ). La búsqueda fue realizada en la base de datos de Web of Science, utilizando las siguientes palabras clave: 1) Recruitment AND 2) Coral AND 3) Mexican Pacific.

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Reclutamiento

Se encontraron un total de 146 reclutas coralinos en Bahía de los Ángeles pertenecientes a las especies: *Porites panamensis* y *Astrangia haimeii* (Figura 2). Durante la temporada de Verano-Otoño se registró el mayor reclutamiento (115 corales) en el sitio Llave, mientras que para el sitio Rasito, la temporada de mayor reclutamiento fue Otoño-Invierno (6 corales). No se registraron reclutas en la temporada Invierno-Primavera en ningún sitio.

Al comparar los sitios muestreados, el sitio Llave presentó la mayor densidad de reclutas ( $78.27 \pm 134$  ind  $m^{-2}$ ) y tasa de reclutamiento anual ( $66.89 \pm 114$  ind  $m^{-2} yr^{-1}$ ). De las dos especies encontradas, *Porites panamensis* fue la especie dominante para ambos sitios, en Llave con una densidad de  $73.76 \pm 134$  ind  $m^{-2}$  y una tasa de reclutamiento anual de  $63.04 \pm 114$  ind  $m^{-2} yr^{-1}$ ; y en Rasito con una densidad de  $3.75 \pm 8$  ind  $m^{-2}$  y una tasa de reclutamiento anual de  $3.21 \pm 7$  ind  $m^{-2} yr^{-1}$  (Tabla 3 y Tabla 4).



**Figura 3.** Reclutas coralinos de Bahía de Los Ángeles. a) *Porites panamensis*, b) *Astrangia haimeii*.

**Tabla 3.** Densidad de reclutas y Tasa de reclutamiento anual de corales en Bahía de Los Ángeles.

Sitio	Densidad (ind $m^{-2}$ )	Tasa de reclutamiento anual (ind $m^{-2} yr^{-1}$ )
Llave	$78.27 \pm 134$	$66.89 \pm 114$
Rasito	$5.26 \pm 9$	$4.49 \pm 8$

**Tabla 4.** Densidad de reclutas y Tasa de reclutamiento anual de corales por especie.

<b>Especie</b>	<b>Sitio</b>	<b>Densidad (ind m<sup>-2</sup>)</b>	<b>Tasa de reclutamiento anual (ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>)</b>
<i>Porites panamensis</i>	Llave	73.76 ± 134	63.04 ± 114
	Rasito	3.75 ± 8	3.21 ± 7
<i>Astrangia haimeii</i>	Llave	4.50 ± 10	3.85 ± 8
	Rasito	2.25 ± 7	1.93 ± 6

Al comparar la densidad de reclutas entre los sitios y especies en cada una de las temporadas, se encontraron diferencias entre los sitios (Pseudo- $F_{(1,70)} = 13.16$ ,  $p=0.001$ ) y entre ambas especies (Pseudo- $F_{(1,70)} = 16.65$ ,  $p=0.001$ ), donde el sitio Llave tuvo la mayor densidad, siendo *Porites panamensis* la especie dominante. Entre temporadas también se encontraron diferencias (Pseudo- $F_{(3,70)} = 21.76$ ,  $p=0.001$ ), siendo la temporada Verano-Otoño la que registró la mayor densidad de reclutas coralinos. Las temporadas Otoño-Invierno e Invierno-Primavera no presentaron diferencias entre ellos (Figura 3).

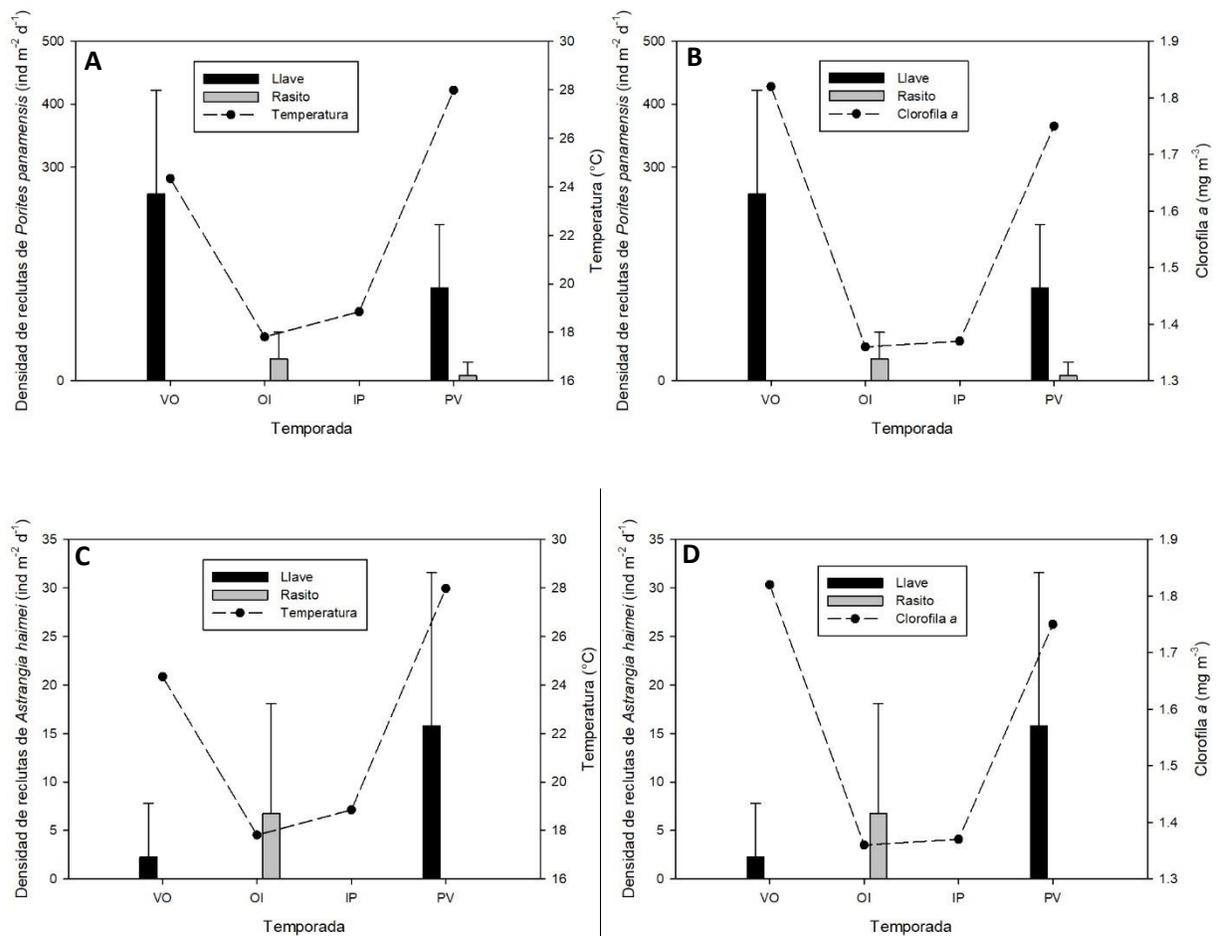
Los resultados del PERMANOVA muestra que la densidad de reclutas de *P. panamensis* y *A. haimeii*, depende del sitio (Pseudo- $F_{(1,70)} = 11.57$ ,  $p=0.001$ ), y de la temporada (Pseudo- $F_{(3,70)} = 22.52$ ,  $p=0.001$ ), independientemente de la interacción de ambos factores (sitio y temporada). En este sentido, de los tres factores estudiados, es la temporada el factor más importante, explicando por si solo el 27% de la varianza de la densidad de reclutas coralinos, así mismo la interacción entre los factores especie x temporada, estaría explicando el 27% de la varianza de la densidad coralina (Tabla 5).

**Tabla 5.** Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA), analizando los efectos del sitio, la especie y temporada en la variación de la densidad de reclutas en Bahía de Los Ángeles.

<b>Fuente</b>	<b>Df</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>p-value</b>
Sitio	1	13.16	0.05	0.001
Temporada	3	21.76	0.27	0.001
Especie	1	16.64	0.07	0.001
Sitio x Temporada	2	0.91	0.007	0.423
Sitio x Especie	1	11.57	0.05	0.001

Temporada x Especie	3	22.51	0.27	0.001
Sitio x Temporada x Especie	2	0.11	0.00	0.887
Residual	70	-	0.28	-
<b>Total</b>	<b>83</b>		<b>1.00</b>	

\**df*, hace referencia a los grados de libertad.  $R^2$ , hace referencia al porcentaje de varianza explicado por factor



**Figura 4.** Densidad de reclutamiento de los corales *Porites panamensis* y *Astrangia haimei* en cada temporada en Bahía de Los Ángeles. Densidad de reclutas de *P. panamensis* por cada sitio versus **A.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **B.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Densidad de reclutas de *A. haimei* por sitio versus **C.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **D.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Las diferencias estadísticas de la densidad de reclutas entre los sitios están señaladas en la Tabla 5. (Temporada VO, Verano-Otoño; OI, Otoño-Invierno; IP, Invierno-Primavera; PV, Primavera-Verano).

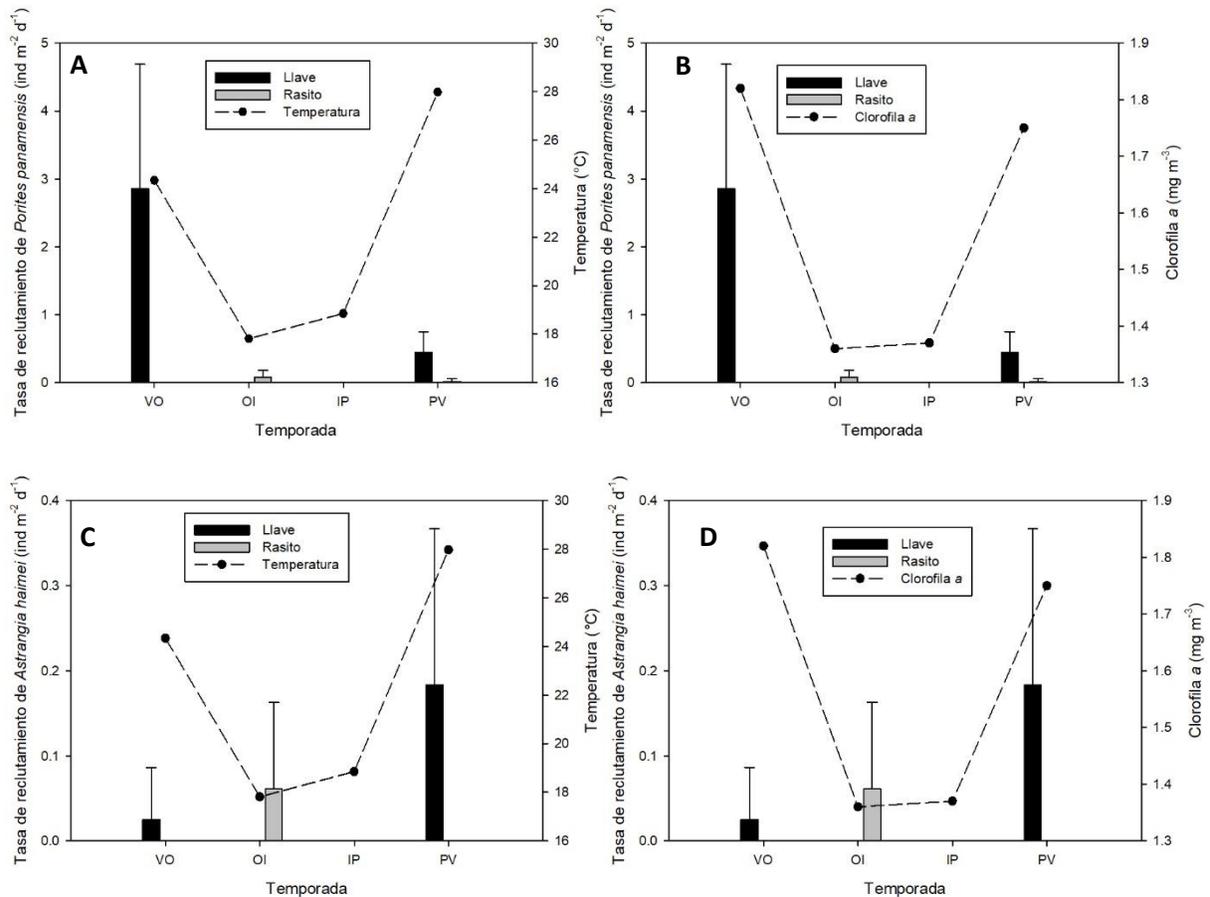
La tasa de reclutamiento coralino se comportó de manera similar a la densidad, es decir, presentó diferencias entre los sitios (Pseudo- $F_{(1,70)} = 13.86$ ,  $p=0.001$ ) y entre las especies (Pseudo- $F_{(1,70)} = 16.63$ ,  $p=0.001$ ). El sitio Llave tuvo la mayor tasa de reclutamiento y la especie *Porites panamensis* fue la que más reclutó durante el estudio. Para las temporadas de muestreo se reportaron, también, diferencias entre la tasa de reclutamiento (Pseudo- $F_{(3,70)} = 21.66$ ,  $p=0.001$ ), siendo la temporada Verano-Otoño la que presentó la mayor tasa de reclutamiento coralino, mientras que para las temporadas de Otoño-Invierno e Invierno-Primavera no se encontraron diferencias entre las tasas de reclutamiento (Figura 4).

La variación de la tasa de reclutamiento coralino depende, conforme al análisis realizado, de los sitios (Pseudo- $F_{(1, 70)} = 11.81$ ,  $p=0.001$ ) y las temporadas (Pseudo- $F_{(3,70)} = 22.47$ ,  $p=0.001$ ), no mostrando significancia la interacción entre estos factores (sitios y temporadas) sobre la tasa de reclutamiento. Al igual que con la densidad de reclutas, la temporada es el factor más importante, explicando un 27% de la variación de la tasa de reclutamiento, como también la interacción de los factores especie x temporada (27 % de varianza) (Tabla 6).

**Tabla 6.** Análisis de Varianza Permutacional (PERMANOVA) de los efectos del sitio, la especie y temporada en la variación de la tasa de reclutamiento en Bahía de Los Ángeles.

Fuente	Df	Pseudo-F	R <sup>2</sup>	p-value
Sitio	1	13.86	0.06	0.001
Temporada	3	21.66	0.26	0.001
Especie	1	16.63	0.07	0.001
Sitio x Temporada	2	0.96	0.008	0.427
Sitio x Especie	1	11.81	0.05	0.001
Temporada x Especie	3	22.47	0.27	0.001
Sitio x Temporada x Especie	2	0.13	0.001	0.889
Residual	70	-	0.28	-
Total	83	-	1.00	-

\*df, hace referencia a los grados de libertad. R<sup>2</sup>, hace referencia al porcentaje de varianza explicado por factor



**Figura 5.** Tasa de reclutamiento de los corales *Porites panamensis* y *Astrangia haimeii* en cada temporada en Bahía de Los Ángeles. Tasa de reclutamiento de *P. panamensis* en cada sitio versus **A.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **B.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Tasa de reclutamiento de *A. haimeii* por sitio versus **C.** La variación de la temperatura superficial del mar (TSM), **D.** La variación de la Clorofila a (Chl-a). Las diferencias estadísticas de la densidad de reclutas entre los sitios están señaladas en la Tabla 6. (Temporada VO, Verano-Otoño; OI, Otoño-Invierno; IP, Invierno-Primavera; PV, Primavera-Verano).

### 3.2 Reclutamiento coralino versus factores ambientales

El reclutamiento coralino de *Porites panamensis* es afectado por el cambio de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) ( $D^2=79.5$ ,  $n=41$ ,  $p<0.001$ ) a lo largo de las temporadas (Tabla 7). Ambos factores poseen un efecto directo ( $p<0.001$ ) sobre la variación del reclutamiento, siendo la Chl-a el factor que explica la mayor parte de la variabilidad del reclutamiento (RDA score constraining variable= 0.639) en comparación con la TSM (RDA score constraining variable= 0.312) (Tabla 8 y Tabla 9).

**Tabla 7.** Promedio por temporada de la Temperatura Superficial del Mar (TSM) y Clorofila a (Chl-a).

Temporada	SST (°C)	Chl-a (mg m <sup>-3</sup> )
Verano-Otoño	24.34 ± 2.5	1.82 ± 0.8
Otoño-Invierno	17.81 ± 1.7	1.36 ± 0.6
Invierno-Primavera	18.85 ± 2.2	1.37 ± 0.2
Primavera-Verano	27.98 ± 2.4	1.75 ± 1.5

**Tabla 8.** Modelo lineal Generalizado (GLM) y ANOVA de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de *Porites panamensis* en Bahía de los Ángeles.

Coeficientes	GLM		ANOVA	
	z-value	p-value	$\chi^2$	p-value
Intercepto	-7.94	< 0.001	--	--
TSM	-7.02	< 0.001	50.33	< 0.001
Chl-a	13.18	< 0.001	302.63	< 0.001

**Tabla 9.** Análisis de Redundancia (RDA) de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de *Porites panamensis* en Bahía de los Ángeles.

	RDA			ANOVA			
	Inertia	Proportion	Eigenvalue	F	p-value		
Constrained	42.13	0.68	RDA 1	42.13	Model	41.05	< 0.001
Unconstrained	20.1	0.32	PCA 1	20.1			

La TSM es el único factor que muestra un efecto directo ( $p < 0.05$ ) sobre el reclutamiento coralino de *Astrangia haimeii* ( $D^2=11.8$ ,  $n=41$ ,  $p < 0.05$ ), explicando, como se observa, ligeramente la variabilidad del reclutamiento. En el caso del efecto de la Chl-a sobre el reclutamiento de *A. haimeii*, los modelos realizados fueron no significativos ( $p > 0.05$ ) (Tabla 10 y Tabla 11).

**Tabla 10.** Modelo lineal Generalizado (GLM) y ANOVA de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de *Astrangia haimeii* en Bahía de los Ángeles.

Coeficientes	GLM		ANOVA	
	z-value	p-value	$\chi^2$	p-value
Intercepto	-2.66	< 0.01	--	--
TSM	-2.09	< 0.05	4.86	< 0.05

**Tabla 11.** Análisis de Redundancia (RDA) de la temperatura superficial del mar (TSM) y la clorofila a (Chl-a) sobre el reclutamiento coralino de *Astrangia haimeia* en Bahía de los Ángeles.

	RDA			ANOVA			
	Inertia	Proportion		Eigenvalue	F	p-value	
Constrained	0.04	0.08	RDA 1	0.04	Model	1.72	0.153
Unconstrained	0.41	0.92	PCA 1	0.41			

### 3.3 Cobertura coralina

En Llave, la cobertura coralina ocupa el 15% del área evaluada, siendo dominada en su totalidad por *Porites panamensis*. En el sitio Rasito, la cobertura coralina fue menor al 1% del área evaluada, siendo *Porites panamensis*, al igual que en Llave, la especie dominante. En el caso de *Astrangia haimeia*, no se encontraron individuos en el área evaluada. Comparando ambos sitios (Tabla 12), Llave presenta una mayor cobertura de coral vivo y, a su vez, una mayor tasa de reclutamiento coralino.

**Tabla 12.** Comparación entre la tasa de reclutamiento coralino ( $\text{ind m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ ) y la cobertura de coral vivo (%) en cada uno de los sitios muestreados.

Sitio	Especie	Tasa ( $\text{ind m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ )	Cobertura (%)
Llave	<i>Porites panamensis</i>	63.04 ± 114	15
Rasito	<i>Porites panamensis</i>	3.21 ± 7	>1
Llave	<i>Astrangia haimeia</i>	3.85 ± 8	0
Rasito	<i>Astrangia haimeia</i>	1.93 ± 6	0

### 3.4 Comparación entre estudios

Siguiendo los criterios de búsqueda mencionados, se seleccionaron los siguientes estudios a comparar con los resultados obtenidos: Medina-Rosas *et al.* (2005), realizado en Bahía Banderas; López-Pérez *et al.* (2007), realizado en Huatulco; Cabral-Tena *et al.* (2018), realizado en Bahía La paz y Bahía Loreto; Santiago-Valentín *et al.* (2018), realizado en Bahía Banderas y López-Pérez *et al.* (2019), realizado en Huatulco.

Como se observa en la Tabla 12, en comparación con los resultados obtenidos en los trabajos antes mencionados, la tasa de reclutamiento de *Porites panamensis* reportada para el sitio Llave (63.04 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) es mayor a la encontrada para esta misma especie en otros sitios del Pacífico mexicano. La tasa de reclutamiento de *P. panamensis* reportada en Rasito (3.21 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), supera a las reportadas por Medina-Rosas *et al.* (2005) en Bahía Banderas (2.87 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), Cabral-Tena *et al.* (2018) en Bahía Loreto (0.77 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) y López-Pérez *et al.* (2019) en Huatulco (2.63 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>). En el caso de *Astrangia haimei*, es la primera vez que se reporta un reclutamiento exitoso para esta especie, por lo que no se tienen estudios anteriores para este coral.

**Tabla 13.** Tasa de reclutamiento coralino reportada en estudios realizados en el Pacífico mexicano, se incluyen los resultados incluidos en el presente trabajo.

Autor	Sitio	Tasa de reclutamiento (ind m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	Especie
Medina-Rosas <i>et al.</i> (2005)	Bahía Banderas	2.87	<i>Porites panamensis</i>
López-Pérez <i>et al.</i> (2007)	Huatulco	20.4	<i>Porites panamensis</i> y <i>Pocillopora</i> sp.
Santiago-Valentín <i>et al.</i> (2018)	Bahía Banderas	7.61	<i>Porites panamensis</i>
Cabral-Tena <i>et al.</i> (2018)	Bahía La Paz	6.54	<i>Porites</i> sp.
		0.39	<i>Pocillopora</i> sp.
		0.19	<i>Psammocora</i> sp.
		0.06	<i>Pavona</i> sp.
		0.06	<i>Tubastrea</i> sp.
		0.77	<i>Porites</i> sp.
		0.19	<i>Psammocora</i> sp.
López-Pérez <i>et al.</i> (2019)	Huatulco	2.63	<i>Porites panamensis</i>
Tejada-Begazo <i>et al.</i> (2020) Presente trabajo	Bahía de los Ángeles	63.04	<i>Porites panamensis</i> (Llave)
		3.21	<i>Porites panamensis</i> (Rasito)
		3.85	<i>Astrangia haimei</i> (Llave)
			<i>Astrangia haimei</i> (Rasito)
		1.93	

## Capítulo 4. Discusión

---

El presente estudio constituye el primer reporte cuantitativo del reclutamiento larval de corales para la zona norte del Golfo de California, siendo, a su vez, el primer estudio sobre reclutamiento realizado en el límite norte de distribución de corales hermatípicos en el Pacífico oriental. De los corales reclutados en BLA, la mayor parte (92%) pertenecieron a la especie *Porites panamensis*, esto coincide con otros estudios realizados en el Pacífico mexicano, donde *P. panamensis* fue la especie con mayor reclutamiento (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007, 2019; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Esto se debe, posiblemente, a las características reproductivas de *P. panamensis*, que al ser un coral incubador gonocórico, produce larvas de mayor tamaño, con presencia de zooxantelas y vacuolas lipídicas, lo que garantizaría una mayor viabilidad y por consiguiente un mayor éxito de reclutamiento local (Ritson-William *et al.*, 2009; Santiago-Valentín *et al.*, 2018). *Porites panamensis* presenta, además, varios ciclos reproductivos durante el año con un pico en verano (Glynn *et al.*, 1994; Rodríguez-Toncoso *et al.*, 2011; López-Pérez *et al.*, 2007), lo que lo constituye como un hábil colonizador, pero débil competidor frente a otros corales, debido a sus bajas tasas de crecimiento y alta tasa de mortalidad (López-Pérez *et al.*, 2019).

En el caso de *Astrangia haimeii*, este estudio constituye el primer registro de reclutamiento coralino para esta especie en el Pacífico oriental. Del total de reclutas encontrados, el 8% pertenecieron a esta especie, siendo, sin embargo, un número de reclutas bajo en comparación con los valores encontrados para *Porites panamensis*. La baja tasa de reclutamiento de *A. haimeii* podría deberse a que al ser un coral desovador, presenta un único ciclo de gametogénesis al año (Szmant, 1986; Ruppert y Fox, 1988), lo que le otorga ciertas características como, por ejemplo, baja tasa de encuentro entre los gametos en la columna de agua (fertilización), larvas pequeñas, lo que reduce la viabilidad de las mismas, además de una alta mortalidad de los reclutas (Fadlallah, 1982). Aunado a lo anterior, su condición de coral solitario le confiere una alta mortalidad al no poder competir por el espacio con organismos como briozoarios, algas u otros corales (Fadlallah, 1982).

El análisis temporal evidenció mayores tasas de reclutamiento ( $2.85 \pm 2 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) durante la temporada VO. Esto se debe a que, como coral incubador, *P. panamensis* presenta una continua producción de gametos a lo largo del año, teniendo, a altas latitudes, un pico de reproducción en condiciones de altas temperaturas (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; 2019; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Por otro lado, la producción de gametos, fecundación, maduración larval y reclutamiento son el resultado del proceso de adaptación o aclimatación del coral a las condiciones

ambientales locales (Harrison, 2011). Lo anterior, conlleva a diferencias intra-específicas que pueden ocasionar variación de los patrones reproductivos generales en diferentes escalas espaciales (Somero, 2005; Santiago-Valentín *et al.*, 2018); tal como se observa en el presente estudio, la temporada PV presentó las temperaturas más altas ( $\sim 28^{\circ}\text{C}$ ) pero con una tasa de reclutamiento considerablemente menor en comparación con la temporada VO (Llave:  $0.45 \pm 0.3 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , Rasito:  $0.02 \pm 0.04 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). Esto podría deberse a las condiciones presentes en BLA, donde en los meses de verano se presentan eventos de surgencia, los cuales disminuyen la temperatura y aumentan la turbidez, interfiriendo en el proceso de reclutamiento larval (Soria *et al.* 2014). Otros estudios señalan que, como se mencionó anteriormente, los simbiositos presentes en la larva plánula de *P. panamensis* podrían presentar una respuesta negativa al estrés térmico producido por las altas temperaturas generándose estrés oxidativo y, en consecuencia, una reducción de la viabilidad de las larvas (Chamberland *et al.*, 2017).

Durante las temporadas OI e IP, la tasa de reclutamiento fue de  $0 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en Llave. La ausencia de reclutamiento durante las temporadas OI e IP podría deberse a los cambios en las condiciones ambientales en BLA, como la disminución de la SST, la cual afecta el proceso reproductivo de manera negativa, llegando, incluso, a inhibirlo (Wills *et al.*, 1985; Szmant y Gassman, 1990). Por otro lado, se debe considerar el efecto que las bajas temperaturas tienen sobre la larva plánula, por ejemplo, disminución de la capacidad de selección de sitio de reclutamiento (alejándola de superficies verticales y con presencia de CCA) y alteración de la densidad inicial de simbiositos de la larva, lo que reduce el éxito del reclutamiento (Winkler *et al.* 2015). Sin embargo, se observó que, para la temporada OI, pese a ser esta, la temporada más fría ( $\sim 17.81^{\circ}\text{C}$ ), en el sitio Rasito hubo reclutamiento de *P. panamensis* ( $0.08 \pm 0.1 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), esto puede deberse a que existe un desfase entre la maduración y liberación de gametos (Carpizo-Ituarte *et al.*, 2011; Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2011), que permitiría que se encuentren reclutas para inicios de la temporada OI. Hay que considerar que la población de *Porites panamensis*, al estar expuesta continuamente a las condiciones subóptimas de BLA, muestra una mayor tolerancia a situaciones estresantes (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; Santiago-Valentín *et al.*, 2018), y como se ha reportado para otros estudios, podría tener un reclutamiento ininterrumpido, incluso después de perturbaciones mayores como son, la llegada de huracanes entre otros (Medina-Rosas *et al.*, 2005).

En el caso de *Astrangia haimeii*, se observó una mayor tasa de reclutamiento en la temporada PV. Sin embargo, de acuerdo con la literatura, el ciclo de reproducción de *A. haimeii* se da en los meses de noviembre a marzo (Fadlallah, 1982), por lo que se esperaba que el pico de reclutamiento fuera durante OI, temporada cuando se registró una tasa de reclutamiento baja en Rasito ( $0.06 \pm 0.1 \text{ ind m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), y nula en Llave. A pesar de que *A. haimeii* y *Astrangia poculata* (coral solitario de la zona del Golfo de México)

poseen un amplio rango de tolerancia a condiciones ambientales variables (Peters *et al.*, 1988), no se habían encontrado reclutas coralinos de estas especies en estudios anteriores, por lo que el reclutamiento larval en *Astrangia* es considerado por los investigadores como un evento raro (Fadlallah, 1982).

La variación de la Chl-*a* a lo largo de las temporadas mostró una relación directa con el reclutamiento coralino de *Porites panamensis*. En estudios realizados en la zona del Indo-Pacífico, se observó que en ambientes eutrofizados y con altas concentraciones de sedimentos, corales como *Porites*, cuyas tasas de reclutamiento y mortalidad son altas, presentaron una mayor tasa de supervivencia en sus estadios juveniles, por lo que se conserva la estructura juvenil en la comunidad adulta; observándose, así mismo, una igualdad de la tasa de mortalidad de estos corales con aquellos de bajo reclutamiento y baja mortalidad (Hunte y Wittenberg, 1992). Hay que tener en cuenta que *P. panamensis* presenta tolerancia a condiciones de baja intensidad de luz, como se observa en estudios realizados para el sur del Pacífico mexicano y en otras especies del género *Porites* en Australia, donde estos corales se desarrollan en zonas de mayor profundidad (>10m) como estrategia frente a la competencia con otros corales como *Pocillopora* (Glynn *et al.*, 1994; De'ath y Fabricius, 2010). Sin embargo, otros estudios señalan una relación inversa entre el reclutamiento coralino y la Chl-*a*, probablemente ligada al efecto de la turbidez, que involucra la presencia de altas concentraciones de Chl-*a* (proxy de fitoplancton y nutrientes) sobre la concentración de los simbiontes y del pigmento fotosintético, señalando la disminución de estos al aumentar la turbidez en el agua y por consiguiente el aumento de la mortalidad de estos corales frente a otros competidores y la susceptibilidad al estrés térmico (Brown *et al.*, 2002; Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006). En el caso de *Astrangia haimei* se observa, también, una relación directa entre el reclutamiento coralino y la concentración de Chl-*a* en el agua, sin embargo, no se encontraron referencias sobre el efecto de la Chl-*a* en corales azooxantelados, como es el caso de *A. haimei*. Aun así, no han sido reportados estudios sobre el efecto directo de la concentración de Chl-*a* en el reclutamiento de corales hermatípicos.

Las tasas de reclutamiento encontradas en el sitio Llave fueron superiores en comparación con las encontradas en el sitio Rasito para ambas especies de coral. Esto pudiera estar relacionado con la abundancia (cobertura) de *P. panamensis* en el sitio Llave en comparación con Rasito (15 veces mayor). Otro punto para considerar es la estrategia reproductiva de *P. panamensis*, que como indican otros autores, le asegura una alta tasa de reclutamiento (Glynn *et al.*, 1994; Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; 2019; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Por otro lado, no fueron registrados individuos adultos de *Astrangia haimei* en ninguno de los sitios, esto se podría deber a que, al ser un coral solitario, *A. haimei* alcanza pequeños tamaños en este estadio, pero cuenta con una reproducción temprana (al alcanzar los 4mm) lo que explicaría la presencia de reclutas de esta especie

(Fadlallah, 1982). Por otro lado, en BLA se han identificado varias islas donde la presencia de agrupamientos de este coral es extensa (Reyes-Bonilla *et al.*, 2008), por lo que se presume que algunas larvas pudieron haber sido traídas de esos lugares por las corrientes marinas a los sitios de muestreo donde reclutaron.

Bahía de los Ángeles presenta corrientes marinas moderadamente fuertes, ocasionadas por el viento, los cambios de marea y la poca profundidad oceánica (Amador *et al.*, 1991). El sitio Llave se ubica en la zona norte de BLA donde las corrientes provenientes del noreste en invierno o del sureste en verano generan un transporte débil de materia (Amador *et al.*, 1991). Esta condición podría contribuir al alto reclutamiento reportado para este sitio, debido a que el comportamiento de las larvas de *Porites panamensis* y *Astrangia haimei* estaría relacionado con las corrientes locales que facilitan la retención de las larvas (López-Pérez *et al.*, 2007). En el caso del sitio Rasito, este se ubica en la zona norte externa de BLA, donde las corrientes alcanzan mayores velocidades en las diferentes temporadas del año (Amador *et al.*, 1991). A diferencia del sitio Llave, los corales presentes en Rasito están expuestos a fuertes corrientes que, probablemente, transportan las larvas producidas en este sitio a otras zonas dentro y fuera de la bahía, reduciendo el reclutamiento.

La tasa de reclutamiento encontrada en el sitio Llave para *Porites panamensis* ( $63.04 \pm 114 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) es superior a las reportadas en otros estudios realizados en sustratos artificiales a lo largo del Pacífico mexicano ( $0.06$  a  $20.4 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018; López-Pérez *et al.*, 2019). En el caso del sitio Rasito, la tasa de reclutamiento de *P. panamensis* ( $3.21 \pm 3.21 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) supera los valores reportados por Medina-Rosas *et al.* (2005) en Bahía Banderas ( $2.87 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ), Cabral-Tena *et al.* (2018) en Bahía Loreto ( $0.77 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) y López-Pérez *et al.* (2019) en Huatulco ( $2.63 \text{ ind m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). En el caso de reclutamiento de *Astrangia haimei*, esta es la primera vez que se registra el reclutamiento de esta especie en sustratos artificiales por lo que no es posible realizar una comparación directa de nuestros resultados. A diferencia de otras zonas del Pacífico mexicano (PM), *Porites panamensis* es la especie de coral hermatípico dominante en BLA, lo que explicaría las altas tasas de reclutamiento en comparación con otras áreas. Esta condición evita la competencia con otras especies de corales que poseen un éxito reproductivo mayor, como es el caso de *Pocillopora* para arrecifes del PM, que al reproducirse de manera asexual y presentar bajas tasas de mortalidad, constituye la especie dominante en el estadio adulto (Medina-Rosas *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2007; 2019; Santiago-Valentín *et al.*, 2018; Cabral-Tena *et al.*, 2018). Por otro lado, las condiciones oceanográficas de BLA comparadas con otras zonas del PM son caracterizadas como subóptimas (Halfar *et al.*, 2005; Norzagaray-López *et al.*, 2015), por lo que, como se menciona en la literatura, se consideraría

a la reproducción sexual como un proceso poco común, siendo la reproducción asexual el medio por el cual se mantendrían las poblaciones coralinas de ambientes severos (Glynn *et al.*, 1994). Los altos valores de reclutamiento en BLA se deberían, por consiguiente, a la estrategia reproductiva y adaptaciones de *P. panamensis* que, como se mencionó anteriormente, presentan actividad reproductiva durante todo el año, asegurando el éxito reproductivo de la especie (Santiago-Valentín *et al.*, 2018).

La tasa de reclutamiento larval depende de la ubicación geográfica de la comunidad coralina (Harrison y Wallace, 1990; Price *et al.*, 2019), debido a que los mecanismos que controlan el reclutamiento varían a una escala espaciotemporal, que afecta la abundancia, producción y reproducción de los corales (López-Pérez *et al.*, 2007; Santiago-Valentín *et al.*, 2018). Históricamente, las mayores tasas de reclutamiento han sido reportadas para las zonas tropicales, al ser considerados lugares con características óptimas para el desarrollo y reproducción sexual de los corales (Glynn *et al.*, 1994; Ritson-William *et al.*, 2010). A partir de 1980 se detectó una tendencia negativa en la tasa de reclutamiento coralino en zonas de bajas latitudes, para el año 2000 la tasa de reclutamiento en los trópicos presentó una disminución del 82% de reclutas (Price *et al.*, 2019). Por otro lado, se ha reportado un incremento en el reclutamiento coralino en zonas de altas latitudes ( $>20^\circ$ ) (Cabral-Tena *et al.*, 2018; Price *et al.*, 2019), tal como se observa en nuestro estudio, donde a los  $\sim 29^\circ\text{N}$  se encontró la mayor tasa de reclutamiento coralino de un coral hermatípico para el PM. La tendencia de disminución del reclutamiento coralino en las zonas tropicales estaría relacionada con la reducción de la cobertura y abundancia coralina, causada por el cambio de las condiciones oceanográficas e impacto antropogénico en estas latitudes durante las últimas décadas, razón por la cual, los corales parecen estar ampliando su distribución hacia zonas polares, o como en el caso de *Porites panamensis*, mostrando adaptaciones a condiciones subóptimas, lo que genera la aparición de reclutas viables a altas latitudes (Medina-Rosas *et al.*, 2005; Price *et al.*, 2019).

Las máximas tasas de reclutamiento coralino encontradas en BLA tanto para *Porites panamensis* como para *Astrangia haimei* en la temporada Verano-Otoño y Primavera-Verano respectivamente, corroboran el efecto que tiene la temperatura del océano en el proceso reproductivo de los corales. Por otro lado, la clorofila *a*, muestra un efecto muy marcado sobre la tasa de reclutamiento coralino para *P. panamensis*, exponiendo que este factor que ha sido poco estudiado en el pasado podría estar afectando el proceso de reclutamiento en favor de los corales, y no al contrario, como la literatura nos sugiere. Hay que considerar, como se mencionó anteriormente, que las características biológicas, adaptaciones y estrategias reproductivas de *P. panamensis*, garantizan su dominancia en ambientes como BLA, donde no existen otros corales masivos; dichas características han permitido que *Porites panamensis* muestre altas tasas de

reclutamiento en comparación a otras zonas del PM donde habita la misma especie a pesar de las condiciones oceanográficas presentes en BLA.

La confirmación de presencia de reclutas de un coral hermatípico como *Porites panamensis* con la más alta tasa de reclutamiento del Pacífico mexicano y, además, evidencia de reproducción sexual en un coral solitario como es *Astrangia haimej*, validan, entonces, la consideración de ambientes de altas latitudes, como Bahía de los Ángeles, como refugio coralino, que permitirá la supervivencia de los corales frente a situaciones de estrés en zonas tropicales y la conservación de la diversidad y del hábitat que está asociada a ellos.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

- Para *Porites panamensis* la tasa de reclutamiento larval en Bahía de los Ángeles es de 63.04 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en el sitio Llave y de 3.21 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en el sitio Rasito; para *Astrangia haimei* la tasa de reclutamiento es de 3.85 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en el sitio Llave y 1.93 ind m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> en el sitio Rasito.
- La mayor densidad y tasa de reclutamiento de *Porites panamensis* se registró en la temporada Verano-Otoño, mientras que, para *Astrangia haimei* los mayores valores fueron en la temporada Primavera-Verano. Para ambas especies la menor densidad y tasa de reclutamiento fue registrada durante la temporada Invierno-Primavera.
- La temperatura superficial del mar presentó un efecto directo sobre el reclutamiento larval, observándose, de manera general, un mayor reclutamiento a mayores temperaturas.
- La clorofila a, al igual que la temperatura superficial del mar, presentó un efecto directo sobre el reclutamiento larval, teniendo un mayor número de reclutas a altas concentraciones de clorofila a.
- Se reporta la mayor tasa de reclutamiento coralino para el Pacífico mexicano, debido a las adaptaciones biológicas de *Porites panamensis* y las características oceanográficas presentes en Bahía de los Ángeles.
- Se muestra el primer reporte de reclutamiento larval para el coral *Astrangia haimei* en el Pacífico oriental.

## Literatura citada

---

- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. The Gulf of California: Biodiversity and Conservation. University of Arizona Press, Tucson, 24-48.
- Amador, A., Serrano, S., y Argote, M. L. 1991. Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de Los Ángeles, BC, México. *Ciencias Marinas*, 17(3), 39-57.
- Anthony, K. R., Connolly, S. R., y Hoegh-Guldberg, O. 2007. Bleaching, energetics, and coral mortality risk: Effects of temperature, light, and sediment regime. *Limnology and oceanography*, 52(2), 716-726.
- Arnold, S. N., Steneck, R. S., y Mumby, P. J. 2010. Running the gauntlet: Inhibitory effects of algal turfs on the process of coral recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 414: 91–105.
- Arnold, S. N., y Steneck, R. S. 2011. Settling into an increasingly hostile world: the rapidly closing “recruitment window” for corals. *PLoS One*, 6(12), e28681.
- Ayre, D. J., y Hughes, T. P. 2000. Genotypic diversity and gene flow in brooding and spawning corals along the Great Barrier Reef, Australia. *Evolution*, 54(5), 1590-1605.
- Bertsch, H., y Aguilar Rosas, L. E. 2016. Invertebrados Marinos del Noroeste de México. UABCS y el Instituto de Investigaciones Oceanológicas.
- Brown, B. E., Dunne, R. P., Ambarsari, I., Le Tissier, M. D. A., y Satapoomin, U. 1999. Seasonal fluctuations in environmental factors and variations in symbiotic algae and chlorophyll pigments in four Indo-Pacific coral species. *Marine Ecology Progress Series*, 191, 53-69.
- Brown, B. E., Downs, C. A., Dunne, R. P., y Gibb, S. W. 2002. Exploring the basis of thermotolerance in the reef coral *Goniastrea aspera*. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 119-129.
- Cabral-Tena, R. A., Paz-García, D. A., Reyes-Bonilla, H., González-Peláez, S. S., y Balart, E. F. 2018. Spatiotemporal Variability in Coral (Anthozoa: Scleractinia) Larval Recruitment in the Southern Gulf of California. *Pacific Science*, 72(4), 435-448.
- Cabral-Tena, R. A., Reyes-Bonilla, H., Lluch-Cota, S., Paz-García, D. A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, O., y Balart, E. F. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 476, 1-8.
- Campos Vázquez, R. A. 2014. Ciclo reproductivo de los corales *Pocillopora verrucosa* (Ellis y Solander, 1786) y *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846) en Isla Gaviota, Bahía de La Paz, México (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Carpizo-Ituarte, E., Vizcaíno-Ochoa, V., Chi-Barragán, G., Tapia-Vázquez, O., Cupul-Magaña, A. L., y Medina-Rosas, P. 2011. Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 37(1), 97-112.
- Cavazos, T. 2008. Clima En: Danemann GD, Ezcurra E (Eds) Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: línea base 2007. Instituto Nacional de Ecología. Línea base, 67-90.

- Chamberlain, V. F., Latijnhouwers, K. R. W., Huisman, J., Hartmann, A. C., y Vermeij, M. J. A. 2017. Costs and benefits of maternally inherited algal symbionts in coral larvae. *Proceedings Royal Society*, 284:20170852.
- Cowen, R. K., Paris, C. B., y Srinivasan, A. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760), 522-527.
- D'Angelo, C., y Wiedenmann, J. 2014. Impacts of nutrient enrichment on coral reefs: new perspectives and implications for coastal management and reef survival. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 82-93.
- De'ath, G., y Fabricius, K. 2010. Water quality as a regional driver of coral biodiversity and macroalgae on the Great Barrier Reef. *Ecological Applications*, 20(3), 840-850.
- Edmunds, P. J., Gates R., Leggat W., Hoegh-Guldberg O., y Allen-Requa L. 2005. The Effect of Temperature on the Size and Population Density of Dinoflagellates in Larvae of the Reef Coral *Porites astreoides*. *Invertebrate Biology*, 124:185–1 93.
- Edmunds, P. J., Gates R., y Gleason D. 2001. The Biology of Larvae from the Reef Coral *Porites astreoides*, and Their Response to Temperature Disturbances. *Marine Biology*, 139:981–9 89
- Elmer, F., Rogers, J. S., Bell, J., y Gardner, J. 2016. Influence of localised currents, benthic community cover and composition on coral recruitment: intergratibg field-based observations and physical oceanographic modelling. *Proceedings of the 13th International Coral Reef Symposium*, Honolulu: 101-142.
- Erisman, B., Mascarenas, I., Paredes, G., de Mitcheson, Y. S., Aburto-Oropeza, O., y Hastings, P. 2010. Seasonal, annual, and long-term trends in commercial fisheries for aggregating reef fishes in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 106(3), 279-288.
- Fadlallah, Y. H. 1982. Reproductive ecology of the coral *Astrangia lajollaensis*: sexual and asexual patterns in a kelp forest habitat. *Oecologia*, 55(3), 379-388.
- Fadlallah, Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. *Coral reefs*, 2(3), 129-150.
- Glynn P. W., Colley S. B., Carpizo-Ituarte E., y Richmond R. H. 2017. Coral Reproduction in the Eastern Pacific. In: Glynn P., Manzello D., Enochs I. (eds) *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. Coral Reefs of the World. Springer*, Dordrech (8).
- Glynn, P. W., Colley, S. B., Gassman, N. J., Black, K., Cortés, J., y Maté, J. L. 1996. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). III. Agariciidae (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*). *Marine Biology*, 125(3), 579-601.
- Glynn, P. W., Gassman, N. J., Eakin, C. M., Cortes, J., Smith, D. B., y Guzman, H. M. 1994. Reef coral reproduction in the eastern pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). *Marine Biology*, 109(3), 355-368.
- Glynn, P. W., Gassman, N. J., Eakin, C. M., Cortes, J., Smith, D. B., y Guzman, H. M. 1991. Reef coral reproduction in the eastern pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). *Marine Biology*, 109(3), 355-368.

- Halfar, J., Godínez-Orta, L., Riegl, B., Valdez-Holguin, J. E., y Borges, J. M. 2005. Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs*, 24(4), 582-592.
- Harrison, P. L. 2011. Sexual reproduction of scleractinian corals. *Coral reefs: an ecosystem in transition* (pp. 59-85).
- Harrison, P. L., y Booth, D. J. 2007. Coral reefs: naturally dynamic and increasingly disturbed ecosystems. *Marine ecology*, 316-377.
- Harrison, P. L., y Wallace, C. C. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world: coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, 133–207.
- Hidalgo-González, R. M., Álvarez-Borrego, S., y Zirino, A. 1997. Mezcla en la región de las grandes islas del Golfo de California: efecto en la pCO<sub>2</sub> superficial. *Ciencias marinas*, 23(3)
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Dinsdale, E. A., Harriott, V. J., Moltschaniwskyj, N. A., Pratchett, M. S., y Willis, B. L. 2002. Detecting regional variation using meta-analysis and large-scale sampling: latitudinal patterns in recruitment. *Ecology*, 83(2), 436-451.
- Hunte, W., y Wittenberg, M. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. *Marine Biology*, 114(4), 625-631.
- Levitán, D. R., Fukami, H., Jara, J., Kline, D., McGovern, T. M., McGhee, K. E., y Knowlton, N. 2004. Mechanisms of reproductive isolation among sympatric broadcast-spawning corals of the *Montastraea annularis* species complex. *Evolution*, 58(2), 308-323.
- Limbu, S. M., y Kyewalyanga, M. S. 2015. Spatial and temporal variations in environmental variables in relation to phytoplankton composition and biomass in coral reef areas around Unguja, Zanzibar, Tanzania. *SpringerPlus*, 4(1), 646.
- López, M., Candela, J., y Argote, M. L. 2005. Origen y circulación del agua profunda en el norte del Golfo de California. *Geos*, 25:136.
- López-Pérez, A., y Solís-García, Y. 2019. Coral settlement and post-settlement mortality on artificial substrata in South Mexican Pacific Reef. *Pacific Science*, 73 (4), 1-9.
- López-Pérez, R. A., Mora-Pérez, M. G., y Leyte-Morales, G. E. 2007. Coral (Anthozoa: Scleractinia) Recruitment at Bahías de Huatulco, Western México: Implications for Coral Community Structure and Dynamics1. *Pacific Science*, 61(3), 355-370.
- López-Pérez, R. A., y L. M. Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western México. *Bulletin of Marine Science*. 75:453– 472.
- Medina-Rosas, P., Carriquiry, J. D., y Cupul-Magaña, A. L. 2005. Reclutamiento de *Porites* (Scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997-98 en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Ciencias marinas*, 31(1a), 103-109.
- Munguía-Vega, A., Jackson, A., Marinone, S. G., Erisman, B., Moreno-Baez, M., Girón-Nava, A., y Torre, J. 2014. Asymmetric connectivity of spawning aggregations of a commercially important marine fish using a multidisciplinary approach. *PeerJ*, 2, e511.

- Norzagaray-López, C. O., Calderon-Aguilera, L. E., Hernández-Ayón, J. M., Reyes-Bonilla, H., Carricart-Ganivet, J. P., Cabral-Tena, R. A., y Balart, E. F. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Marine ecology*, 36(4), 1244-1255.
- Paz-García, D. A., Reyes-Bonilla, H., y Hernández-Cortés, M. P. 2009. Genetic variation in two morphotypes of *Porites panamensis* from the Gulf of California, Mexico. In Proc. 11th Int. Coral Reef Symp., Ft. Lauderdale (pp. 444-448).
- Price NN, Muko S, Legendre L, Steneck R., y others 2019. Global biogeography of coral recruitment: tropical decline and subtropical increase. *Marine Ecology Progress Series*, 621:1-17.
- Quan-Young, L. I., y Espinoza-Avalos, J. 2006. Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography*, 51(2), 1159-1166.
- Reyes, J., Satodomingo, N., y Florez, P. 2010. Corales Escleractinios de Colombia. Instituto de investigaciones Marinas y Costeras. pp. 246.
- Reyes-Bonilla, H., González-Romero, S., Cruz-Piñón, G., y Calderón-Aguilera, L. E. 2008. Corales pétreos En: Danemann GD, Ezcurra E (Eds) Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad: línea base 2007. Instituto Nacional de Ecología. Línea base, 291-317.
- Reyes-Bonilla, H., y Cruz-Piñón+, G. 2000. Biogeografía de los corales ahermatípicos (scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 26(3), 511-531.
- Reyes-Bonilla, H., y López-Pérez, R. A. 2009. Corals and coral reef communities in the Gulf of California. Atlas of coastal ecosystems in the western Gulf of California, A. Johnson y J. Ledezma-Vázquez (eds.). The University of Arizona Press, Tucson, 45-57.
- Richmond, R. H., y Hunter, C. L. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine ecology progress series*. *Oldendorf*, 60(1), 185-203.
- Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., Fogarty, N. D., Steneck, R. S., Vermeij, M. J., y Paul, V. J. 2009. New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 38, 437.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Leyte-Morales, G. E., Chi-Barragán, G., y Tapia-Vázquez, O. 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Marine Biology*, 158(12), 2673-2683.
- Ruppert, E. E., y Fox, R. S. 1988. Seashore animals of the Southeast: a guide to common shallow-water invertebrates of the southeastern Atlantic Coast.
- Saavedra-Sotelo, N. C., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Paz-García, D. A., López-Pérez, R. A., Cupul-Magaña, A., y Rocha-Olivares, A. 2013. Testing the genetic predictions of a biogeographical model in a dominant endemic Eastern Pacific coral (*Porites panamensis*) using a genetic seascape approach. *Ecology and evolution*, 3(12), 4070-4091.

- Sammarco, P. W., y Andrews, J. C. 1988. Localized dispersal and recruitment in Great Barrier Reef corals: the Helix experiment. *Science*, 239(4846), 1422-1424.
- Santiago-Valentín, J. D., Colley, S. B., Glynn, P. W., Cupul-Magaña, A. L., López-Pérez, R. A., Rodríguez-Zaragoza, F. A., y Rodríguez-Troncoso, A. P. 2018. Regional and species specific sexual reproductive patterns of three zooxanthellate scleractinian corals across the Eastern Tropical Pacific. *Marine ecology*, 39(2), e12497.
- Santiago-Valentín, J. D., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., López-Pérez, A., y Cupul-Magaña, A. L. 2019. Successful sexual reproduction of the scleractinian coral *Porites panamensis*: Evidence of planktonic larvae and recruitment. *Invertebrate Biology*, 138(1), 29-39.
- Santiago-Valentín, J. D., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., López-Pérez, A., y Cupul-Magaña, A. L. 2019. Successful sexual reproduction of the scleractinian coral *Porites panamensis*: Evidence of planktonic larvae and recruitment. *Invertebrate biology*, 138(1), 29-39.
- Somero, G. N. 2005. Linking biogeography to physiology: evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in zoology*, 2(1), 1.
- Soria, G., Torre-Cosío, J., Munguía-Vega, A., Marinone, S. G., Lavín, M. F., Cinti, A., y Moreno-Báez, M. 2014. Dynamic connectivity patterns from an insular marine protected area in the Gulf of California. *Journal of Marine Systems*, 129, 248-258.
- Soto-Mardones, L., Marioni, S., y Sierra, A. P. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25(1), 1-30.
- Stambler, N., Popper, N., Dubinsky, Z. V. Y., y Stimson, J. 1991. Effects of nutrient enrichment and water motion on the coral *Pocillopora damicornis*.
- Steneck, R. S. 2006. Staying connected in a turbulent world. *Science*, 311(5760), 480-481.
- Szmant, A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral reefs*, 5(1), 43-53.
- Szmant, A., y Gassman, N. J. 1990. The effects of prolonged "bleaching" on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral reefs*, 8(4), 217-224.
- Torres-Delgado, E. V., Hinojosa, F. D., Camacho-Ibar, V. F., Huerta-Díaz, M. A., Segovia-Zavala, J. A., Hernández-Ayón, J. M., y Galindo-Bect, S. 2013. Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2), 165-182.
- Vermeij, M. J. A. 2006. Early life-history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life-history strategy. *Coral Reefs*, 25(1), 59-71.
- Vermeij, M. J. A., Fogarty, N. D., y Miller, M. W. 2006. Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Marine Ecology Progress Series*, 310, 119-128.
- Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World*, 6(4), 593.
- Wallace, C. C. 1985. Seasonal peaks and annual fluctuations in recruitment of juvenile scleractinian corals. *Marine Ecology Progress Series*, 289-298.

- Willis, B. L., Babcock, R. C., Harrison, P. L., Oliver, J. K., y Wallace, C. C. 1985. Patterns in the mass spawning of corals on the Great Barrier Reef from 1981 to 1984.
- Winkler, N. S., Pandolfi, J. M., y Sampayo, E. M. 2015. Symbiodinium identity alters the temperature-dependent settlement behaviour of *Acropora millepora* coral larvae before the onset of symbiosis. *Proceedings Royal Society*, 282:20142260.

## Anexos

---

Anexo A: Datos satelitales de la Temperatura superficial del Mar (TSM) y la Clorofila a (Chl-a) por temporadas en los sitios de muestreo en Bahía de los Ángeles (los datos fueron tomados cada 8 días).

	Fecha	TSM (°C)	Chl-a (mg m <sup>-3</sup> )
<b>Verano - Otoño</b>	29 ago - 5 sep	29.035	1.94
	6 sep - 13 sep	28.635	2.04
	14 sep - 21 sep	29.235	2.92
	22 sep - 29 sep	28.655	0.82
	30 sep - 7 oct	25.165	0.89
	8 oct - 15 oct	25.93	2.71
	16 oct -23 oct	25.82	2.77
	1 nov - 8 nov	24.435	1.77
	9 nov - 16 nov	24.119	0.99
	17 nov - 24 nov	21.865	1.32
<b>Otoño-Invierno</b>	25 nov - 2 dic	20.265	1.89
	3 dic - 10 dic	19.98	1.98
	11 dic - 18 dic	19.24	2.91
	19 dic - 26 dic		1.26
	27 dic - 31 dic		1.13
	1 ene -8 ene	17.46	1.19
	9 ene- 16 ene	18	1.63
	17 ene - 24 ene	16.765	1.09
	24 ene - 1 feb	18	0.99
	2 feb - 9 feb	16.73	1.49
	10 feb - 17 feb	16.4	0.79
	18 feb - 25 feb	15.73	0.86
	26 feb - 5 mar	19.935	1.26
	6 mar - 13 mar		1.07
14 mar - 21 mar	15.25	0.93	
22 mar - 29 mar			
<b>Invierno-Primavera</b>	30 mar - 6 abr		
	7 abr - 14 abr	16.435	1.39
	15 abr - 22 abr	17.725	
	23 abr - 30 abr	16.37	1.46
	1 may - 8 may	21.253	
	9 may - 16 may	18.945	1.14
	17 may - 24 may	16.199	
25 may - 1 jun	20.41	1.65	
2 jun - 9 jun	20.1		
10 jun - 17 jun	22.03	1.2	

---

<b>Primavera-</b>	18 jun - 25 jun	23.205	0.91
<b>Verano</b>	26 jun - 3 jul	25.586	1.69
	4 jul - 11 jul	29.575	
	12 jul - 19 jul		
	20 jul - 27 jul	28.61	
	28 jul - 4 ago	29.41	0.74
	5 ago - 12 ago	30.35	1.01
	13 ago - 20 ago	28.81	1.72
	21 ago - 28 ago	28.72	
	29 ago-5 sep	30.07	
	6 sep - 13 sep	29.79	
	14 sep - 21 sep	28.62	1.16
	22 sep - 29 sep	28.8	0.71
	30 sep - 7 oct	28.71	3.7
	8 oct - 15 oct	28.04	0.78
	16 oct -23 oct	27.23	5.36
	24 oct - 31 oct	22.14	1.17

---