



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

DISTRIBUCION DE ZOOXANTELAS Y PIGMENTOS
FOTOSINTETICOS EN EL CORAL HERMATIPICO
Montastrea cavernosa (LINNEO, 1767) EN RELACION
CON LA PROFUNDIDAD Y ZONA DE COLECTA
EN EL ARRECIFE LA BLANQUILLA, VER.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

Aurora Arania Beltrán Torres



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*A mi madre Blanca y a la memoria
de mi padre Arturo*

*A mis hermanos Arturo, Blanca,
Xochitl y Felipe*

A Juan Pablo

AGRADECIMIENTOS

A mi madre por su ejemplo y acertadas opiniones que han hecho de mi lo que ahora soy.

Al Biol. Juan Pablo Carricart Ganivet por la dirección y apoyo constantes durante la elaboración del presente estudio.

Al M. en C. Guillermo J. Horta Puga por toda la ayuda otorgada durante la realización de este trabajo.

Al Biol. Guillermo Avila por su ayuda en la estandarización de la técnica de extracción de clorofilas.

Al P. de B. Pedro Padilla Rodríguez por su desinteresada ayuda en la colecta y proceso de las muestras.

A todo el personal de la Estación de Investigación Oceanográfica en Veracruz, en especial al Ing. Quím. Fernando Camargo Segovia por las facilidades prestadas durante la primera fase de este trabajo.

A todas aquellas personas que de alguna u otra forma participaron en la realización de este estudio.

GRACIAS

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	II
INDICE.....	III
INTRODUCCION.....	1
ANTECEDENTES.....	10
DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.....	12
METODOLOGIA.....	16
Trabajo de Campo.....	16
Trabajo de Laboratorio.....	18
Extrusión del Tejido Vivo.....	18
Aislamiento del Contenido Intracelular de Pigmentos Fotosintéticos.....	18
Conteo de Zooxantelas y Determinación del Area Ocupada por Tejido Vivo.....	19
Trabajo de Gabinete.....	19
Determinación de la Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area.....	19
Determinación de la Concentración de Clorofila a y c ₂ por Zooxantela.....	20
Determinación de la Concentración de Clorofila a y c ₂ por Unidad de Area.....	21
Análisis de Datos.....	21
RESULTADOS.....	23
Plataforma.....	23
Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area.....	23
Contenido Intracelular de Pigmentos Fotosintéticos.....	24

Taludes.....	35
Talud Este.....	35
Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area.....	35
Contenido Intracelular de Pigmentos Fotosintéticos.....	39
Talud Oeste.....	54
Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area.....	54
Contenido Intracelular de Pigmentos Fotosintéticos.....	54
DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	70
Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area.....	70
Concentración de Clorofilas por Zooxantela y por Unidad de Area.....	72
LITERATURA CITADA.....	76

INTRODUCCION

Los corales escleractinios son un grupo de organismos, pertenecientes a la Subclase Zoantharia de la Clase Anthozoa del Filo Cnidaria, que se caracterizan por presentar un exoesqueleto calcáreo secretado por la epidermis. Primitivamente los escleractinios fueron con seguridad solitarios, pero la gran mayoría de los géneros actuales son coloniales. Tienen una distribución muy amplia, se presentan en todas las latitudes y escasean a grandes profundidades, sin embargo solo en aguas someras y tropicales son capaces de formar arrecifes coralinos (Wells, 1957; Goreau, 1959a; Goreau y Goreau 1959b; Goreau et al., 1979; Yonge 1973).

Aquellos géneros responsables de la formación de arrecifes no se distinguen de otros por diferencias estructurales básicas, la característica que distingue a los corales formadores de arrecifes o hermatípicos de aquellos que no lo son o ahermatípicos es la presencia de algas endozoicas simbiotes, conocidas generalmente como zooxantelas, en su tejido gastrodérmico (Wells, 1957; Goreau, 1959a; Yonge, 1973; Muscatine, 1973; Schumacher, 1978).

Las zooxantelas son almacenadas en el interior de cavidades individuales, rodeadas por membranas dentro de cada una de las células de la pared gástrica del pólipo coralino. El mecanismo por el cual el coral regula el número de sus células algales no se ha determinado, sin embargo parece que los pólipos coralinos controlan la población de zooxantelas mediante la expulsión de las algas más viejas y metabólicamente menos activas (Goreau et al., 1979). Dado que las zooxantelas de los corales requieren de condiciones especiales, los escleractinios hermatípicos ven afectada su distribución por las exigencias de temperatura,

profundidad, salinidad etc. de la zooxantela simbiote (Smith, 1954; Yonge, 1973; Goreau, 1959a.; Dustan, 1979).

En primer término, la temperatura del agua es un factor que afecta la distribución de los escleractinios hermatípicos, algunos pueden soportar temperaturas tan bajas como 15°C, sin embargo se desarrollan mejor en aguas con temperaturas entre los 25°C y 29°C (Smith, 1954; Carricart, 1985). Dado que los escleractinios ahermatípicos no ven afectada su distribución por este factor, y aunque aún no se ha demostrado plenamente, la restricción de distribución debida a la temperatura, esta puede deberse a la asociación con la zooxantela simbiote (Yonge, 1973).

En cuanto a profundidad, la distribución está claramente relacionada con las necesidades fotosintéticas de la zooxantela simbiote, ya que se encuentran únicamente por arriba de los 90 m, es decir dentro de la zona fótica, en la cual hay una variación considerable tanto en intensidad luminosa como de longitudes de onda, lo que sugiere que las zooxantelas de una misma especie de escleractinio son capaces de fotosintetizar dentro de un rango muy amplio de intensidades luminosas y longitudes de onda (Dustan, 1979). Wells (1957) plantea la posibilidad de que el hecho de que el límite de profundidad mas baja de los escleractinios sea por arriba de la zona fótica, sugiere que la luz es de importancia primaria para el crecimiento y mantenimiento de las colonias de escleractinios.

Por otro lado, y en relación a esto, el crecimiento de los escleractinios hermatípicos está profundamente influenciado por la intensidad luminosa, y aún dentro de una misma especie puede modificar la forma de la colonia (Goreau, 1963; Yonge, 1973; Barnes, 1973), de esta manera, los corales que tengan una distribución vertical muy amplia presentarán en general la tendencia de aplanar el exoesqueleto al incrementarse la profundidad y/o al habitar zonas sombreadas (Goreau, 1959a; Yonge, 1973), mientras que a profundidades someras habrá colonias masivas. Los límites de esta tendencia general son una esfera y un disco aplanado (Barnes, 1970). Este cambio en la morfología esquelética parece ser el resultado de un descenso en la depositación de carbonato de calcio, como una consecuencia directa del decremento de la actividad fotosintética en las zooxantelas (Goreau et al., 1959b), sin embargo también puede ser una estrategia para maximizar la captación de luz (Yonge, 1973).

Los corales hermatípicos son los responsables de la construcción de los arrecifes modernos, proveen la base y la distribución de sedimentos que dan lugar a la estructura resistente y básica conocida como arrecife coralino. La importancia de este papel ecológico jugado por los escleractinios hermatípicos está sostenida por la evolución de la relación simbiótica de estos organismos con las zooxantelas (Lewis y Smith, 1971; Yonge, 1973; Muscatine, 1973; Goreau et al., 1979).

Goreau (1959a) sostiene que la importancia ecológica de esta simbiosis se ha demostrado con el hecho de que existe un aumento significativo en la tasa de calcificación de varias especies de escleractinios al exponerlos a la luz, y que esto se debe a la simbiosis. Goreau y Goreau (1959b) demostraron que el proceso de calcificación y la fotosíntesis de las zooxantelas están relacionados para permitir al coral el depósito de calcio al esqueleto, más rápido que la erosión ambiental.

Esta asociación, de vital importancia para el ecosistema arrecifal, es un caso de endosimbiosis, la más íntima de todas las formas de simbiosis. El pólipo coralino mantiene más o menos constante su contenido en zooxantelas (aproximadamente 1,000,000 por centímetro cuadrado), y expulsa regularmente las algas sobrantes, de hecho, ya los huevos y larvas coralinas están provistos de células algales (Schuhmacher, 1978).

Las zooxantelas y las células del coral se encuentran en un activo intercambio de material alimenticio, que en el estrecho acoplamiento espacial de los socios resulta mucho más económico que en los numerosos escalones de la cadena alimenticia (Schuhmacher, 1978); la presencia de las zooxantelas simbiotas aumenta la eficiencia metabólica actuando como agentes automáticos de excreción, aumentando la proporción de formación del esqueleto, así como ayudando cualitativamente en la nutrición, aunque todos los escleractinios poseen órganos de alimentación altamente eficientes (Yonge, 1973). Los productos de la asimilación de las algas (distintos azúcares, glicerol y aminoácidos) son aprovechados por el pólipo, transformados en parte e incorporados a la estructura corporal propia del mismo (Schuhmacher, 1978).

La glicerina, la glucosa y la alanina son los productos principales excretados por las zooxantelas, las cuales son activos productores primarios (Trench, 1971b; Muscatine, 1973), estos compuestos simples son expulsados por las mismas, y translocados a las células del escleractinio, en donde se incorporan al metabolismo de lípidos, carbohidratos y proteínas del pólipo coralino (Lewis y Smith, 1971; Muscatine, 1973). Por otro lado e inversamente, las zooxantelas viven como en un invernadero de bióxido de carbono, y aprovechan los desechos metabólicos de la célula huésped, los cuales contienen fosfatos y nitrógeno (Schuhmacher, 1978); en este punto precisamente, las zooxantelas juegan un papel importante en el metabolismo del nitrógeno de los corales; estas tienen la habilidad de convertir los compuestos nitrogenados inorgánicos en compuestos orgánicos (Lewis y Smith, 1971). Los desechos nitrogenados excretados por los tejidos del coral son básicamente amoníaco y nitratos (Muscatine, 1973), los cuales son una fuente natural muy importante para las zooxantelas, las cuales los utilizan y transforman en alanina, que excretan y es utilizada por el escleractinio en la síntesis de proteínas (Schuhmacher, 1978; Lewis y Smith, 1971; Muscatine, 1973). De esta manera las

zooxantelas son una parte importante en el proceso de reciclamiento de los desechos nitrogenados excretados por el coral (Muscatine, 1973).

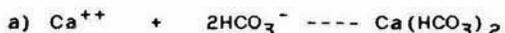
Otro punto importante en la asociación simbiótica es la producción de oxígeno, las zooxantelas son capaces de producir más que el consumido por ellas mismas y el coral (Muscatine, 1973). De esta manera, el ciclo entre el coral y la zooxantela que acostumbra a ocurrir en el mar a través de muchos escalones en la cadena alimenticia, es muy corto, evitando así las pérdidas por dispersión, que de otra forma serían inevitables, y los dos socios se benefician en gran medida de los compuestos que son especialmente valiosos en las aguas marinas tropicales, pobres en sustancias nutritivas (Schuhmacher, 1978).

En los escleractinios el crecimiento se realiza mediante un aumento en la masa del esqueleto calcáreo y el tejido vivo que lo recubre. El esqueleto está compuesto en su integridad por aragonita, una forma cristalina y fibrosa de carbonato de calcio; la calcita, la forma cristalina más común del carbonato de calcio no está presente (Goreau et al., 1979). Aunque los escleractinios hermatípicos crecen en condiciones bastante uniformes de temperatura, iluminación y circulación de agua, existen diferencias muy grandes en la tasa de crecimiento de las distintas especies. Las tasas más elevadas se encuentran invariablemente en los corales ramificados, mientras que las menores se encuentran entre los masivos. En los corales ramificados la mayor parte del crecimiento se lleva a cabo en las puntas de las ramas, y en casi cualquier lugar de las partes más viejas de las colonias se desarrollan ramas nuevas (Goreau y Goreau, 1959b).

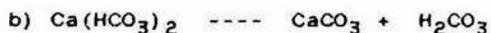
Este aumento de la masa del esqueleto calcáreo se realiza por el proceso de calcificación, el cual se lleva a cabo en las células ectodérmicas de la parte basal del pólipo, en las denominadas capa calicoblástica (Schuhmacher, 1978). El peso de la evidencia histológica indica que el proceso de mineralización ocurre fuera de dicha zona. Las sustancias de partida necesarias para la producción de carbonato de calcio -iones calcio y bióxido de carbono- se hallan en el agua marina a disposición de las células constructoras del esqueleto (Goreau, 1963; Schuhmacher, 1978). El proceso de calcificación se considera como una reacción en la cual los iones calcio (Ca^{++}) y los iones carbonato ($\text{CO}_3^{=}$) son aportados a los centros de calcificación por caminos separados (Goreau, 1963), no obstante solo se unen en carbonato de calcio (CaCO_3) en una medida muy restringida, pues siguiendo la ley de acción de las masas, el producto de la reacción se disuelve de nuevo (Goreau 1959a; Schuhmacher, 1978). Mientras del sistema de reacción pueda retirarse constantemente ácido carbónico (H_2CO_3), el equilibrio se modifica de tal forma que aumenta el carbonato de calcio disponible para la formación del esqueleto, por esta causa, los escleractinios hermatípicos tienen en las zooxantelas una bomba que aspira continuamente bióxido de carbono (CO_2) que

luego utiliza en la fotosíntesis, y con ello aumenta el ritmo de formación de carbonato de calcio (CaCO_3) (Schuhmacher, 1978).

Los pólipos coralinos absorben iones calcio del agua de mar, y los transfieren mediante difusión, gracias a un mecanismo activo de bombeo, al lugar de calcificación. Los iones calcio constituyen un regulador bioquímico de primer orden del metabolismo celular, deben mantenerse a niveles extremadamente bajos para que las células de los tejidos funcionen. Aunque los tejidos de los escleractinios tienen una concentración total de calcio similar a la del agua de mar circundante, la concentración de los iones libres es mucho más reducida, por lo que la mayor parte de los iones calcio se encuentran ligados a membranas o moléculas orgánicas (Goreau et al., 1979). En la capa celular externa del pólipo se encuentran minúsculos cristales de carbonato de calcio incluidos en el interior de vesículas rodeadas por membranas. Los cristales son expulsados a través de la membrana hasta el esqueleto, en donde actúan como centros de crecimiento continuo (Goreau et al., 1979). La epidermis calicoblástica secreta una matriz orgánica, esta actúa como un centro estabilizador, en el cual se lleva a cabo la etapa final de la esquelotogénesis (Goreau, 1963). Esta matriz contiene una sustancia del tipo de un ácido mucopolisacárido. El Ca^{++} tomado del agua de mar y transportado a través de la pared del cuerpo a la superficie externa de la pared de la capa calicoblástica se adsorbe por un intercambio de iones, el cual se lleva a cabo en un espacio ácido y a manera de enrejado provisto por el mucopolisacárido en la matriz orgánica. Aquí el calcio (Ca^{++}) se combina con el ión bicarbonato (HCO_3^-) en la siguiente reacción:



en seguida el producto inestable de esta reacción se descompone:



con la formación de carbonato de calcio y ácido carbónico (Goreau, 1959b).

Las células ectodérmicas de la parte basal del pólipo liberan filamentos quitinosos finísimos (de un diámetro de 10 nm) que rellenan los espacios intermedios entre los pólipos y el esqueleto terminado. En esta microregión los cristallitos de carbonato de calcio van creciendo en una disolución sobresaturada de iones calcio. Los filamentos quitinosos actúan como centros de condensación y como puntos de referencia para una determinada alineación de los cristales, estos a su vez se reordenan en estructuras a partir de las cuales se formarán finalmente los septos, diseptamentos y otras particularidades del esqueleto coralino (Schuhmacher, 1978).

La cantidad de calcio no es un factor limitativo para la formación de carbonato de calcio, la tasa de formación de este

depende de la tasa de conversión de bióxido de carbono respiratorio en ácido carbónico - que a su vez se convierte en iones bicarbonato (HCO_3^-) y carbonato (CO_3^{2-}) -, y de la tasa con la cual este ácido carbónico sea removido del sitio de calcificación (Goreau, 1959b; Goreau et al., 1979). La conversión de bióxido de carbono respiratorio se realiza a través de la fijación del mismo por la zooxantela fotosintetizante, y/o la acción de la anhidrasa carbónica (Goreau, 1959b). Esta enzima es responsable de la adición de agua al bióxido de carbono para formar ácido carbónico, se encuentra en concentraciones adecuadas en los escleractinios. La formación subsiguiente de iones bicarbonato y carbonato es rápida y no requiere ser catalizada por ningún enzima (Goreau et al. 1979).

La tasa de depósito de calcio en los escleractinios hermatípicos es controlada por la fotosíntesis de la zooxantela simbiote (Kawaguti y Sakumoto, 1948; Goreau, 1959; Pearse y Muscatine, 1971; Barnes y Taylor, 1973). Las zooxantelas actúan aumentando la tasa de calcificación, ya que la fijación del bióxido de carbono por parte de estas produce un aumento en las concentraciones de iones carbonato en las células del pólipo coralino a través de una serie de reacciones químicas relacionadas que hacen aumentar el pH del líquido celular, de modo que este es más alcalino. Al precipitar sus iones carbonato en exceso o en forma de carbonato de calcio insoluble, el pólipo puede reestablecer su pH al nivel normal, y al mismo tiempo, construir su esqueleto calcáreo. Las zooxantelas pueden así mismo estimular la calcificación indirectamente, al aumentar la cantidad de energía libre disponible para el transporte activo de iones calcio hasta el lugar de la calcificación; por tanto las algas actúan de manera sinérgica con la anhidrasa carbónica para aumentar la tasa de formación de carbonato de calcio (Goreau op. cit.; Goreau y Goreau, op.cit).

Las propias variaciones diarias en la intensidad luminosa tienen un efecto medible sobre la tasa de calcificación: la absorción de calcio es más rápida al mediodía de un día claro y soleado, se reduce en un 50% en un día nublado y en cerca del 90% en la oscuridad total. La intensidad de la luz ambiente disminuye así mismo con la profundidad: el flujo luminoso a una profundidad de 60 m. es solo el 4% del flujo luminoso en superficie, como resultado, la tasa a la que se deposita calcio en el esqueleto del coral decrece rápidamente con el aumento de profundidad (Goreau et al., 1979).

Se han propuesto 3 mecanismos para explicar como las zooxantelas influyen en la tasa de calcificación de los escleractinios hermatípicos: (1) El transporte del bióxido de carbono en la fotosíntesis, favoreciendo directamente el equilibrio químico necesario para la precipitación de carbonato de calcio (Goreau, 1961); (2) El escleractinio excreta fosfatos entre sus desechos metabólicos, estos pueden actuar como inhibidores de la calcificación. La zooxantela actúa retirando los fosfatos

inmediatamente después de ser excretados, resolviendo de esta manera el problema (Simkiss, 1964a, 1964b, citado en Pearse y Muscatine 1971) y (3) Los productos orgánicos de la fotosíntesis, específicamente materiales requeridos en la esquelotogénesis, o nutrientes y recursos energéticos, son suministrados directamente al escleractinio, permitiendo una calcificación mas rápida, pues no hay desviación de la energía libre para lograr este proceso, y de esta manera, esta energía es utilizada para acelerar la calcificación (Goreau, 1961; Wainwright, 1963, citado en Pearse y Muscatine, 1971).

En cuanto a este último punto, Pearse y Muscatine (1971) proponen que las zooxantelas aumentan la tasa de calcificación por que los productos de la fotosíntesis se translocan, funcionando como substratos específicos en la matriz orgánica, o como fuentes generales de energía. Muscatine y Cernichiarì (1969) demostraron para el escleractinio *Pocillopora damicornis*, que de un 35% a un 50% de los productos totales de la fotosíntesis son excretados por la zooxantela como glicerina, esta es transformada en lípidos de cadenas largas en el interior de los tejidos del coral, los cuales son formadores de la matriz orgánica del esqueleto, constituida principalmente por cetilpalmitato.

En término medio el crecimiento del esqueleto coralino es 14 veces mas rápido en la luz que en la oscuridad, y puede bloquearse por medios que inhiban la fotosíntesis o drogas que inhiban a la enzima anhidrasa carbónica (Goreau y Goreau, 1959b) sin embargo otras pruebas demuestran que corales normales, es decir que no han perdido sus zooxantelas, calcifican de 2 a 3 veces mas rápido que aquellos que las han perdido (Goreau, 1961). Esto sugiere que la presencia de las zooxantelas simbiotes, aunque no fotosinteticen, puede tener un efecto potencial en la tasa de calcificación del escleractinio huésped. Dada esta situación puede considerarse posible que la zooxantela ejerza un efecto estimulante general en el metabolismo del escleractinio, mediante algún factor parecido a una vitamina u hormona (Goreau, 1961; Lewis y Smith, 1971).

El efecto sinérgico de las zooxantelas sobre la tasa de calcificación es un factor decisivo en la evolución de los arrecifes coralinos (Goreau et al., 1979). Se creía que todas las zooxantelas simbiotes de invertebrados marinos pertenecían a la misma especie, *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, 1962 (Taylor, 1969), sin embargo Trench (1971b) demostró que los productos fotosintéticos de las zooxantelas son diferentes dependiendo del huésped del que se han aislado, y por lo tanto que cada organismo tiene un simbiote específico (Trench y Blank, 1987). Evidencias de variabilidad fisiológica con respecto a la fotoadaptación han sido demostradas por Lang (1973), Wethy y Porter (1976), Davies (1977), Blank y Trench (1985), Trench y Blank (1987). Por otro lado se han encontrado diferencias en la solubilidad de proteínas entre las zooxantelas de diferentes especies de escleractinios y otros cnidarios (Schoenberg, 1975).

Lewis y Smith (1971) al trabajar con varias asociaciones diferentes de zooxantelas con cnidarios, plantearon que existen diferencias fisiológicas entre las zooxantelas, basándose en el hecho de que el porcentaje de carbono fijado y transformado por las mismas es diferente en cada asociación. Ya específicamente para escleractinios, tenemos que las zooxantelas de una especie, *Acropora corymbosa*, fueron identificadas como *Gymnodinium microadriaticum* por Kawaguti (1944), posteriormente, basados en la aparente uniformidad morfológica entre los simbiontes gimnodinios, la zooxantela se identificó como *Symbiodinium microadriaticum* (Kevin et al., 1969; Taylor, 1984) o *Zooxantela microadriatica* (Loeblich y Sherley, 1979, citado en Trench y Blank 1987). Actualmente el binomial *Symbiodinium microadriaticum* se refiere solo a los simbiontes de las medusas del Caribe *Cassiopea xamachana* y *C. frondosa*, los huéspedes de la especie tipo *Symbiodinium microadriaticum* de Freudenthal, los otros simbiontes gimnodinios que corresponden a la diagnosis del género *Symbiodinium*, pero que derivan de otros huéspedes, incluyendo a los escleractinios, se considera como distintas especies evolutivas (Trench y Blank, 1987).

Los pigmentos fotosintéticos que poseen las zooxantelas simbiontes de escleractinios son: beta-caroteno, clorofila-a, dinoxantina, peridina y clorofila-c₂. Todos estos son característicos de la Clase Dinophyceae, lo que apoya el carácter taxonómico de las zooxantelas (Gil-Turnes y Corredor, 1981).

Cambios relativos a la densidad de células algales en los tejidos del huésped, provocados por la profundidad, han sido un tema ampliamente discutido ya por varios autores (Dustan, 1979; Gattuso, 1985; Berner et al., 1987). Algunos corales hermatípicos muestran una reducción en la densidad algal por célula al aumentar la profundidad (Dustan op. cit.; Porter, 1986), y se mantiene constante cuando a la misma profundidad disminuye la intensidad luminosa (Porter, 1986). Berner et al. (1987) trabajando con el octocoral *Litophyton alboreum* concluyen que el diámetro celular de las zooxantelas aumenta en zonas con baja intensidad luminosa, lo que representa una ventaja, ya que permite mayor concentración de pigmentos fotosintéticos al disminuir la densidad de células algales. En cuanto a pigmentos fotosintéticos se sabe que las células algales incrementan su concentración de los mismos al haber un decremento en la intensidad luminosa (Dustan, 1979, 1982; Berner et al., 1987).

Dado el papel ecológico y fisiológico que juegan las zooxantelas en la construcción de los arrecifes coralinos, ecosistemas de alta productividad, tanto en el aprovechamiento de nutrientes como en el aumento de la tasa de calcificación de los corales, es necesario conocer las adaptaciones de la zooxantela y su huésped a diferentes ambientes, por lo que la elaboración del presente estudio pretende contribuir al conocimiento de dichas adaptaciones, en particular con el coral escleractinio *Montastrea cavernosa* en el Arrecife La Blanquilla, Veracruz, con los

siguientes objetivos:

1. Determinar la distribución de la densidad de zoxantelas por unidad de área dependiendo de la profundidad y zona de colecta.
2. Determinar la concentración de clorofila-a y clorofila-c₂ por unidad de área y por zoxantela dependiendo de la profundidad y zona de colecta.

ANTECEDENTES

El estudio moderno de la fisiología de esta simbiosis comenzó con una serie de experimentos realizados por Yonge (1930) durante la expedición de 1929 a La Gran Barrera Australiana, a este trabajo le han seguido una serie de publicaciones relacionadas.

Específicamente en cuanto a tasa de calcificación se tienen los trabajos de Goreau (1959, 1961, 1963), Goreau y Goreau (1959b, 1960a, 1960b, 1960c), Pearse y Muscatine (1971), Yonge (1973), Stromgren (1976), Chalker (1981), Jacques y colaboradores (1983), Rinkevich y Loya (1984) y Gatusso (1985). En cuanto al papel de las zooxantelas en la nutrición de los escleractinios tenemos a Muscatine (1973), Yonge (1973), Lewis y Smith (1971), Trench (1971a, 1971b), Muscatine y colaboradores (1981) y Domotor y D'Elia (1984). De la relación de las zooxantelas con otros organismos, incluyendo a otros cnidarios no escleractinios se cuenta con los trabajos de Lewis y Smith (1971), Trench (1971), Tyler y Davies (1980), Fitt (1984), Blank y Trench (1985) y Trench y Blank (1987).

En cuanto a la fotoadaptación de las zooxantelas de acuerdo a la profundidad se encuentran Dustan (1982), Chang y colaboradores (1983), Berner y colaboradores (1987) y Muscatine y colaboradores (1989), entre otros, mientras que como estudios referentes a los pigmentos fotosintéticos de estos simbioses encontramos los trabajos de Leletkin y Zvalinsky (1981) y Gil-Turnes y Corredor (1981).

Ya en específico, para la distribución de zooxantelas y pigmentos fotosintéticos en relación con la profundidad solo se tiene el trabajo de Dustan (1979), quien trabajó con *Montastrea annularis*, una especie de escleractinio hermatípico, en un arrecife de las Indias Occidentales.

Para costas mexicanas, y relacionado con el tema no se ha realizado trabajo alguno; en cuestiones de fisiología se tienen solo dos trabajos: Rannefeld (1972) y Lipstein (1989), los cuales tratan cuestiones de crecimiento de los corales en el Arrecife de Enmedio, situado frente a Antón Lizardo, Veracruz.

En la zona de trabajo se han realizado otros estudios enfocados con la flora y fauna marina, además de aspectos hidrológicos. Heilprin (1890) fue el primero que hizo mención del arrecife y presentó una descripción de las principales especies de corales escleractinios del lugar. La comunidad coralina fue posteriormente estudiada por Villalobos (1971) quien citó 16 especies de escleractinios. Kuhlmann (1975) citó 17 especies de corales para los arrecifes frente a Veracruz, incluyendo a La Blanquilla.

Santiago (1977) fué el primero en realizar estudios ecológicos de la comunidad coralina de La Blanquilla, reportando un total de 26 especies de corales escleractinios, en 1984 se publicó un reporte en el que se revisa la diversidad coralina, situación legal, valor económico y manejo del arrecife (IUCN, 1984).

Posteriormente Petróleos Mexicanos y la Secretaría de Marina (PEMEX-SEC.MAR. 1987a,b) prepararon un informe en torno al sistema arrecifal veracruzano, en el que se incluye una compilación bibliográfica de los estudios realizados en la zona, un marco de referencia ambiental de las condiciones del lugar y una evaluación cualitativa y cuantitativa de los corales escleractinios de la Blanquilla y otros arrecifes.

Bravo y Camacho (1989) realizaron una evaluación ecológica de la comunidad de escleractinios del arrecife, en términos de abundancia, cobertura, distribución y diversidad específica, reportando un total de 27 especies de escleractinios en la zona, Ferriz-Dominguez (1989) realizó un estudio del comportamiento agresivo de algunas especies de corales escleractinios en el arrecife, por último Horta-Puga y Carricart-Ganivet (1990) publican stilasterinos de Veracruz, en el cual se incluye a la Blanquilla.

El arrecife se caracterizó en cuanto a topografía (Emery, 1963), características hidrográficas y fisicoquímicas de las aguas que lo rodean (De la Lanza, 1965a,b), Flora Marina (Díaz, 1966; Lot-Helgueras, 1968), y diversas clases de fauna marina: Plancton (Vegas y Arenas, 1965; Arenas, 1966), Apendicularias (Flores, 1974), Esponjas (Green, 1968, 1977), Equinodermos (Tommasi, 1966) y Peces (Resendez, 1971).

Dada la importancia de los escleractinios como productores y formadores de arrecifes y dada la escasez de trabajos que versen sobre los mismos, y en específico del tema para costas mexicanas, resulta de suma importancia la elaboración del presente estudio.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El Arrecife La Blanquilla forma parte de un conjunto de arrecifes coralinos localizados en la mitad interior de la plataforma continental frente a la costa del Puerto de Veracruz y Antón Lizardo. El arrecife fue declarado zona de refugio para la protección de la flora y fauna marina en 1975 (Diario Oficial de la Federación, julio de 1975). El estudio de las comunidades de la zona es necesario para poder establecer un programa de protección ambiental adecuado (Ferriz-Domínguez, 1989).

El arrecife La Blanquilla se encuentra situado en el Golfo de México en las coordenadas geográficas $19^{\circ}13'35''$ latitud norte y $96^{\circ}5'54''$ longitud oeste, a 1.8 millas náuticas (3.3 Km.) al noreste del rompeolas del Puerto de Veracruz (Vega y Arenas, 1965; Green, 1968) (Fig. 1). Perteneciendo al sistema de islas coralinas situadas frente al Puerto de Veracruz, es un arrecife de tipo Plataforma (Wells, 1957; Schumacher, 1978), presenta una forma ovalada irregular, con su eje mayor orientado en sentido noroeste-sureste y cubre una extensión de aproximadamente $668,680 \text{ m}^2$ considerando sus límites hasta la cresta arrecifal (Villalobos, 1971). Presenta una depresión central cuyas profundidades oscilan entre 0.3m y 1.75m, rodeada casi en su totalidad por una cresta de rocas emergidas que se interrumpe en dos porciones: al Suroeste del arrecife, por un canal de 600m de longitud aprox. y al sureste por otro canal de aprox. 140m de longitud (Green, 1968).

En el extremo sureste se localiza un macizo emergido de aproximadamente 1.5 msnm denominado el Peyote, con una superficie de 2000 m^2 , formado principalmente por material coralígeno en diversos grados de desintegración, esta elevación se encuentra cubierta por una incipiente vegetación, representada por una

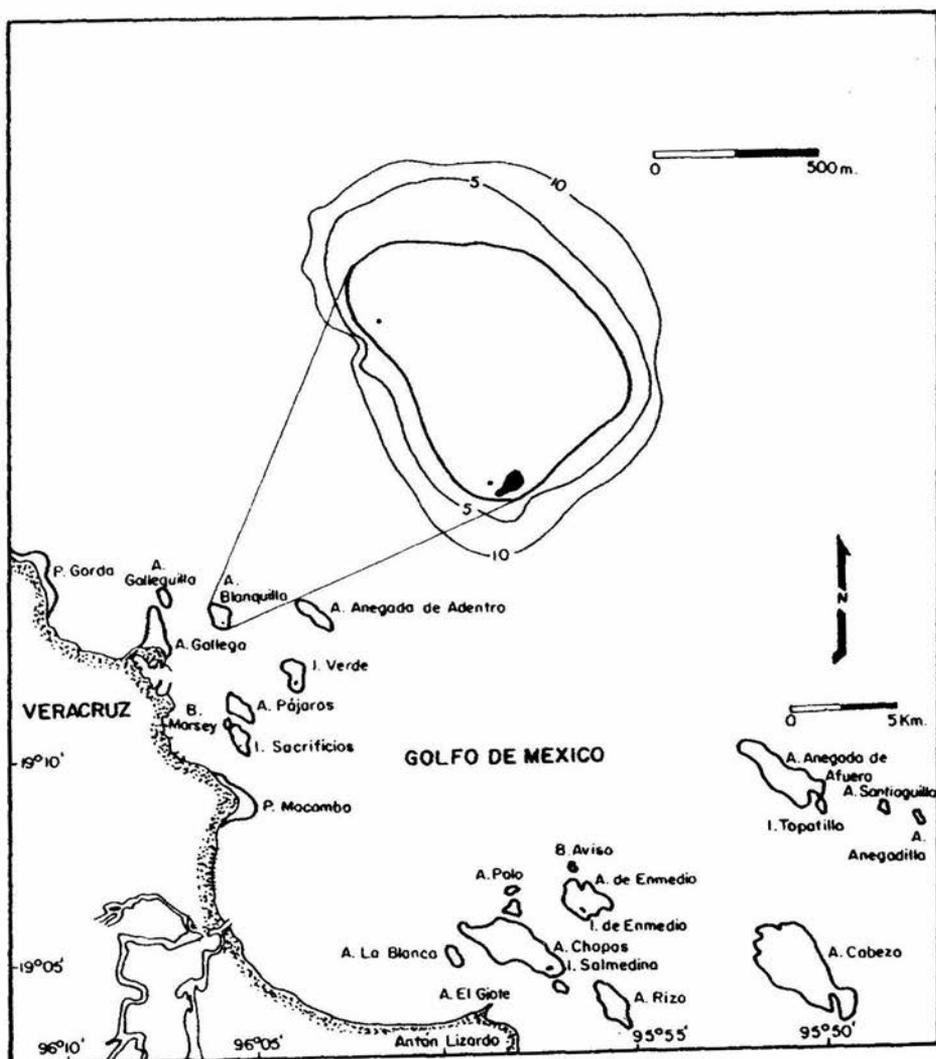


FIGURA I. Localización del Area de Estudio.

Borraginacea *Tournefolia guadaphadoles*, una Convolvulacea *Hipomea litoralis* y una Alzoocea *Sesuvium portulacastrum* (Villalobos, 1971). En cada extremo del arrecife y en su perfil occidental se encuentra un faro, separados entre sí por unos 745m. aproximadamente (Bravo y Camacho, 1989).

La Plataforma Arrecifal y la depresión central se encuentran en su mayoría ocupadas por arena de tipo coralino y restos de moluscos. En estas zonas existen manchones de algas como *Dyctyota bartagresii*, *Padina sp.*, *Caulerpa racemosa* y *Halimeda* spp, así como manchones de pastos marinos representados por *Thalassia testudinum*, por otra parte en la zona norte y noreste se observa gran cantidad del coral de fuego *Millepora alcicornis* (Kuhlman, 1975; Bravo y Camacho, 1989).

Los taludes arrecifales presentan una gama diversa de zonas y se caracterizan por tener una comunidad coralina abundante y diversa (Santiago, 1977). La zona noreste muestra una pendiente muy suave, encontrándose corales vivos hasta los 24 m de profundidad; la zona norte-noreste presenta las paredes abruptas, con pendientes muy pronunciadas y con corales vivos hasta los 15 y 9 metros respectivamente; la zona sur-sureste tiene una gran cantidad de gorgonáceos entre los 4 y 10 metros de profundidad y corales vivos hasta los 9 y 12 metros respectivamente. En esta porción del arrecife la abundancia de escleractinios es insignificante en comparación con la de las algas; con un grado de cobertura total de aproximadamente 7%, están representadas principalmente por *Diploria clivosa*, *D. strigosa*, *Porites astreoides*, *P. porites*, *Siderastrea siderea* y *S. radians* (Kuhlman, 1975; IUCN, 1984; PEMEX-SECRETARIA DE MARINA 1987b; Bravo y Camacho, 1989).

La cresta arrecifal tiene pocos corales hermatípicos, pero abundantes zooantarios (IUCN, 1984). El talud de barlovento (talud este) es el más diverso, e incluye gran cantidad de colonias grandes de *Montastrea annularis* y *M. cavernosa* y colonias de *Acropora palmata*, *Diploria clivosa*, *D. strigosa*, *Siderastrea siderea* y *Colpophyllia natans*. El talud de sotavento es más inclinado y sostiene una comunidad coralina menos diversa (Bravo y Camacho, 1989).

Dada la cercanía del arrecife con el Puerto de Veracruz, este se encuentra sujeto a las variaciones climáticas del mismo, por lo que la zona de estudio presenta, según la clasificación de Köppen modificada por García (1977) un clima tropical subhúmedo con lluvias predominantes en verano y sequía intraestival, con una temperatura media anual mayor a los 18°C.

La temperatura media anual del agua es de 26.1°C, con una máxima de 33°C y una mínima de 16°C (Secretaría de Marina, 1978). Los vientos predominantes desde el mes de septiembre a abril son del norte y pueden llegar a ser de tipo huracanado, durante los meses restantes la predominancia de los vientos es del este y sureste

(Inst.Met.Naut.Ver, 1978). La precipitación pluvial máxima tiene lugar durante los meses de junio y julio (Arenas, 1966).

Las masas de agua que rodean al arrecife se pueden clasificar en tres tipos: Las oceánicas, que penetran al arrecife por las zonas noreste y sureste; las costeras, que entran por el suroeste y por último las de mezcla que se encuentran en las zonas noreste y suroeste del arrecife (Villalobos, 1977).

La salinidad media anual es de 34.5 ‰, con una máxima de 39.3 ‰ y una mínima de 18.2 ‰ (Secretaría de Marina 1978). La concentración de oxígeno disuelto en superficie varía de 4.6 a 5.6 ml/l y en el nivel de los 10 metros de 4.73 a 5.54 ml/l (Green, 1968), la claridad del agua varía estacionalmente, de 1.5m o menos en la temporada de lluvias, hasta 15m de visibilidad en la época de secas (IUCN, 1984).

METODOLOGIA

TRABAJO DE CAMPO

La colecta se realizó el 27 de abril de 1989. Se colocó un transecto imaginario cruzando el arrecife de este a oeste sobre el cual se establecieron tres estaciones de muestreo: 1.- En el talud este, 2.- En el talud oeste y 3.- Sobre la plataforma arrecifal; sobre las dos primeras estaciones se localizaron los puntos de muestreo siguiendo isobatas de 3 metros, es decir a los 3, 6, 9, etc. metros de profundidad, hasta alcanzar la parte inferior de la masa arrecifal donde se encontraron corales vivos, 12 metros para talud oeste y 21 metros para el talud este. Sobre la plataforma arrecifal se establecieron dos puntos mas de muestreo, localizados hacia el este y oeste respectivamente (Figura 2).

En cada punto de muestreo se colectaron tres muestras de *Montastrea cavernosa* provenientes de tres colonias, manualmente con la ayuda de cincel y martillo, en la plataforma arrecifal se utilizó equipo básico de buceo, mientras que en los taludes fue necesario el uso de equipo de buceo autónomo (SCUBA).

Las muestras se trasladaron a la superficie en bolsas de plástico limpias previamente marcadas con la profundidad, estación y fecha de colecta, utilizando la misma bolsa para las tres muestras de cada profundidad. Una vez en la lancha estas se colocaron en cubetas de plástico con agua de mar la cual se mantuvo a una temperatura constante para evitar la expulsión de zooxantelas (Dustan, 1979, 1982; Gil-Turnes y Corredor, 1981).

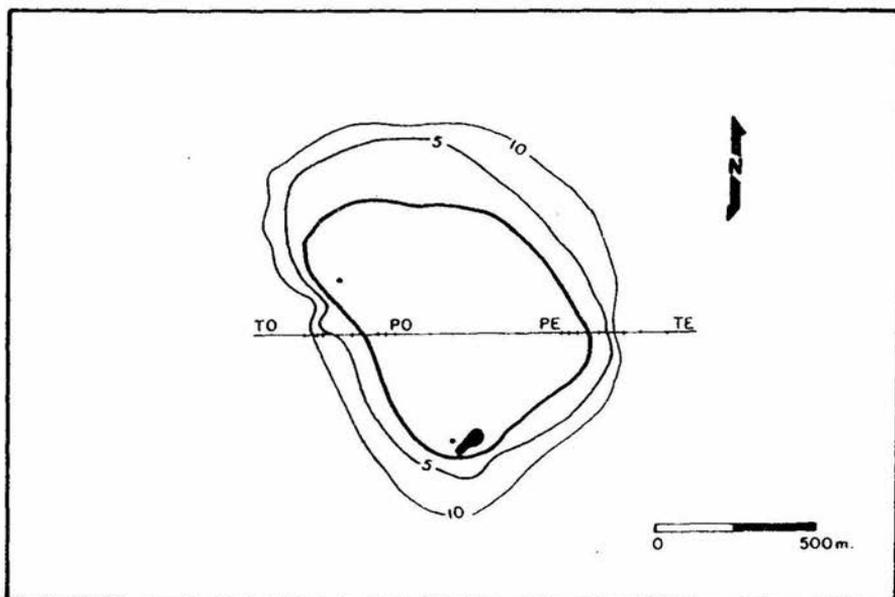


FIGURA 2. Localización de las Estaciones de Muestreo.

Posteriormente las muestras se trasladaron al laboratorio en donde se colocaron en acuarios de agua marina para su procesamiento, el cual se realizó dentro de un período entre 4 y 6 horas posteriores a la colecta.

TRABAJO DE LABORATORIO

A) EXTRUSION DEL TEJIDO VIVO.

Una vez en el laboratorio, las muestras de coral vivo se lavaron con agua de mar filtrada (Millipore 0.45 μ), para retirar cualquier resto de arena o algas en la superficie de las mismas que pudiesen interferir en los resultados finales, el tejido se separo del esqueleto de cada una de las muestras con ayuda de un "water pick" (Teledyne Water Pick), utilizando agua de mar filtrada (Millipore 0.45 μ) para el funcionamiento del mismo, la mezcla de tejido y agua de mar filtrada (blastato) se colectó en bolsas de plástico limpias (Johannes y Wiebe, 1970). Una vez libres de tejido, los esqueletos se lavaron con agua dulce corriente, se etiquetaron y guardaron para posteriormente determinar el área ocupada por tejido vivo. El blastato se homogeneizó utilizando una licuadora de uso casero, en seguida se colocó en una probeta graduada para conocer el volumen total, del cual se tomó una alícuota de 100 ml que se colocó en frascos de vidrio limpios y etiquetados con los datos de colecta de la muestra de coral y el volumen de blastato, a cada frasco se le agregó 0.1 gramos de carbonato de magnesio (MgCO₃) para evitar la desnaturalización de la clorofila a feofitina (Golterman, 1978; Lorenzen y Jeffrey, 1978).

B) AISLAMIENTO DEL CONTENIDO INTRACELULAR DE PIGMENTOS FOTOSINTETICOS.

Una vez completada la extrusión de tejido se tomó una alícuota de 10 mililitros de cada uno de los frascos de vidrio que contenían el blastato homogeneizado, al resto se les agregó 4 mililitros de formol y se conservaron para el posterior conteo de zooxantelas. Esta alícuota se centrifugó durante 5 minutos a 5000 rpm., se retiró el sobrenadante y la pastilla se resuspendió en 10 mililitros de acetona grado reactivo, esto se guardó en tubos de ensayo con tapón de rosca, etiquetados y cubiertos con papel aluminio para evitar la entrada de luz y la activación de la clorofila (Lorenzen y Jeffrey, 1978). Los tubos se mantuvieron en refrigeración durante 36 horas, tiempo necesario para la extracción total de las clorofilas (Jeffrey y Humphrey, 1975; Lorenzen y Jeffrey, 1978).

Una vez completada la extracción de clorofilas cada una de las

muestras se filtró con papel filtro Whatman 40, con el fin de eliminar todos los restos esqueléticos y se realizaron las lecturas espectrofotométricas de absorbancia de cada una de las muestras a 630 y 663 nanómetros, longitudes de onda correspondientes a los coeficientes de extinción de las clorofilas a y c_2 , las cuales son las únicas presentes en las zooxantelas de escleractinios (Jeffrey y Humphrey, 1975; Gill-Turnes y Corredor, 1981; Dustan, 1979, 1982); Las lecturas se realizaron con un espectrofotómetro de doble haz marca Perkin-Elmer (Coleman 124), con estos datos se obtuvieron las concentraciones de clorofilas por mililitro utilizando las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975).

Hasta este punto el trabajo se realizó en los laboratorios de la Estación de Investigación Oceanográfica en Veracruz (DGON-SECHAR).

C) CONTEO DE ZOOXANTELAS Y DETERMINACION DEL AREA OCUPADA POR TEJIDO VIVO.

Una vez en el laboratorio del Museo de Zoología de la E.N.E.P. Iztacala se homogeneizó nuevamente cada una de las muestras de blastato fijadas con formol previo al conteo de zooxantelas, el cual se realizó de la siguiente manera:

De cada muestra se tomaron 10 alícuotas en un hemocitómetro con la ayuda de una pipeta pasteur, el conteo se hizo por observación directa bajo el microscopio óptico (400X), utilizando un contador de mano.

Para determinar el área ocupada por tejido vivo en el esqueleto de las muestras se utilizó la técnica de la hoja de papel aluminio (Marsh, 1970), la cual consiste en colocar papel aluminio cubriendo la zona de esqueleto ocupada anteriormente por tejido vivo, transfiriéndolo a continuación a papel milimétrico para su medición en centímetros cuadrados. Una vez realizada la determinación los esqueletos fueron integrados a la Colección de Corales del Museo de Zoología de la E.N.E.P. Iztacala.

TRABAJO DE GABINETE

A) DETERMINACION DE LA DENSIDAD DE ZOOXANTELAS POR UNIDAD DE AREA

Dado que del conteo se obtuvieron 10 datos por muestra, se obtuvieron 10 valores de esta determinación por muestra, utilizando la siguiente fórmula:

$$\#zoox/cm^2 = [(CONT \times VOL.BLASTATO) / 0.0001] / AREA$$

Donde:

#zoox/cm² = Densidad de zooxantelas por centímetro cuadrado.

CONT = Cantidad de zooxantelas obtenidas en el conteo.

VOL.BLASTATO = Volumen de blastato en mililitros obtenido después de la extrusión de tejido.

0.0001 = Volumen conocido del hemocitómetro (en mililitros).

AREA = Area del esqueleto ocupada por tejido vivo (en centímetros cuadrados).

B) DETERMINACION DE LA CONCENTRACION DE CLOROFILAS A Y C₂ POR ZOOXANTELA.

Para esta determinación fue necesario conocer primero las concentraciones de clorofila a y c₂ en el total de la muestra de blastato para lo que se utilizaron las ecuaciones de Jeffrey y Humphrey (1975).

$$[Cl_a] = [(11.43) (E663)] - [(0.64) (E630)]$$

$$[Cl_{c_2}] = [(27.09) (E630)] - [(3.63) (E663)]$$

Donde:

[Cl_a] = Concentración total de clorofila a (µg/ml).

[Cl_{c₂}] = Concentración total de clorofila c₂ (µg/ml).

E663 = Coeficiente de extinción a 663 nanómetros.

E630 = Coeficiente de extinción a 630 nanómetros.

Estos datos se sustituyen en las siguientes fórmulas con las cuales se obtuvieron las concentraciones de cada uno de los pigmentos por zooxantela:

$$[Cl_a]/zoox = [Cl_a]/(CONT/0.0001)$$

$$[Cl_{c_2}]/zoox = [Cl_{c_2}]/(CONT/0.0001)$$

Donde:

[Cl_a]/zoox = Concentración de clorofila a por zooxantela (µg/zoox).

$[Clc_2]/zoox$ = Concentración de clorofila c_2 por zooxantela ($\mu g/zoox$).

C) DETERMINACION DE LA CONCENTRACION DE CLOROFILA A Y C_2 POR UNIDAD DE AREA.

Los datos obtenidos en la determinación anterior se sustituyen en las siguientes fórmulas:

$$[Cl a]/cm^2 = ([Cl a]/zoox) (\#zoox/cm^2).$$

$$[Clc_2]/cm^2 = ([Clc_2]/zoox) (\#zoox/cm^2).$$

Donde:

$[Cl a]/cm^2$ = Concentración de clorofila a por centímetro cuadrado ($\mu g/cm^2$).

$[Clc_2]/cm^2$ = Concentración de clorofila c_2 por centímetro cuadrado ($\mu g/cm^2$).

D) ANALISIS DE DATOS.

En primer término y con el fin de poder visualizar la totalidad de los datos obtenidos, así como para tener un fácil acceso a ellos y simplificar su proceso, se construyó una matriz de datos dentro del programa de estadísticos para PC y compatibles STATGRAPHICS; con el propósito de explicar el comportamiento de los datos obtenidos en el laboratorio, estos se analizaron a través de métodos gráficos, ya que estos son una de las herramientas más poderosas dentro de la estadística, y permiten visualizar fácilmente el comportamiento de los datos (Curts et al., 1987); a su vez, la representación gráfica de los datos facilitó la elección de métodos numéricos más complejos para completar el análisis de los mismos.

El análisis cuantitativo de datos se realizó de acuerdo a cada uno de los objetivos planteados como a continuación se señala:

Por principio, para observar la distribución de los 10 conteos realizados por muestra y de cada una de las variables en relación con las muestras se construyeron diagramas de cajas en paralelo (Tukey, 1977) con la finalidad de localizar y desechar los puntos aberrantes que pudiesen existir y que afectarían los cálculos realizados a partir de esta variable señalados anteriormente en la metodología, estos casos se desecharon ya que si las variables se obtuvieron de la misma muestra, estos casos son atribuibles a errores metodológicos.

A continuación para obtener la localización de los índices

(mediana y cuartos), sesgo y asimetría, así como para localizar los puntos aberrantes se construyeron diagramas de cajas en paralelo de las muestras en función de los puntos de muestreo (las zonas de la plataforma y profundidades en los taludes). Posteriormente se realizó un análisis de varianza de una vía

(ANDEVA) con la finalidad de contar con un método numérico más complejo para comprobar la existencia de diferencias entre los puntos de muestreo.

Para llevar a cabo el ANDEVA se contempló el siguiente modelo experimental:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_j + \epsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = Valor de la variable de respuesta expresada como densidad de zooxantelas por unidad de área y concentración de pigmentos por zooxantela o por centímetro cuadrado.

μ = Gran media poblacional.

τ_j = Efecto de las zonas con j = oeste y este en la plataforma; j = 3, 6, 9, 12, 15 y 18 m de profundidad en el talud este y j = 3, 6, 9 y 12 en el talud oeste.

ϵ_{ij} = Error experimental con DNI $(0, \sigma^2)$

Los intervalos de confianza alrededor de la media para cada zona fueron del 95% utilizando el criterio de la Diferencia Mínima Significativa Real (DMSR) (Tukey, 1977) y se graficaron los intervalos de confianza de la media de cada variable; las pruebas de homogeneidad de varianzas contempladas fueron las de Bartlett y la de Cochran; en el análisis de rango múltiple se utilizó el criterio de la diferencia mínima significativa real (DMSR) al 95% con la finalidad de encontrar grupos homogéneos.

Una vez concluido el ANDEVA de cada una de las variables en relación con los puntos de muestreo se procedió a realizar un Análisis de Correlación de Rangos de Sperman con la finalidad de correlacionar cada una de las variables descritas.

RESULTADOS

Se colectaron un total de 39 muestras de *Montastrea cavernosa* en las tres estaciones de muestreo, de las cuales se obtuvieron 390 valores de cada uno de los parámetros estudiados.

A continuación se exponen los resultados para cada estación, a su vez estos se presentan por separado para cada variable.

PLATAFORMA

Se colectaron un total de 6 muestras del coral en esta estación, 3 en cada uno de los puntos de muestreo.

La Figura 3 corresponde a la distribución del conteo de zooxantelas realizado a cada muestra en función de las mismas, este diagrama demostró que no existen puntos aberrantes por lo que se tomó la decisión de trabajar con el total de los datos obtenidos para obtener la densidad de zooxantelas/cm² de cada una de las muestras.

A) DENSIDAD DE ZOOXANTELAS POR UNIDAD DE AREA.

Se obtuvieron un total de 60 valores para esta variable en la plataforma, trabajándose con todos ellos ya que el análisis exploratorio de datos (Figura 4) reveló que no existen puntos aberrantes, para comparar ambas zonas en la plataforma se construyó el diagrama de cajas en paralelo de la distribución de

la densidad de zoox/cm² en relación a las zonas de la plataforma (Figura 5), en este diagrama se observa que existe una clara diferencia en la densidad de células algales entre ambas zonas, lo cual se corroboró al realizar el ANDEVA, cuyos resultados se resumen en el Cuadro 1, en el cual se observa que existe una diferencia significativa en la densidad de células algales entre ambas zonas (P=0); para conocer el comportamiento de la cantidad de células algales se construyó el cuadro de medias con intervalos de confianza al 95% (Cuadro 2), en el que se ve que la mayor densidad se localiza en la zona oeste con una media de 3'574,686 zoox/cm², mientras que en la zona este encontramos la menor densidad con una media de 1'922,332.7 zoox/cm².

Las pruebas de Bartlett y Cochran resultaron significativas (P=0), con lo que se prueba la hipótesis de homogeneidad de varianzas.

B) CONTENIDO INTRACELULAR DE PIGMENTOS FOTOSINTETICOS.

I) CONCENTRACION DE CLOROFILA-A POR ZOOXANTELA.

Se obtuvieron un total de 60 valores de esta variable, de los cuales se excluyeron 2 casos señalados como puntos aberrantes por el análisis exploratorio de datos (Figura 6). Una vez concluido este análisis se construyó el diagrama de cajas en paralelo que relaciona la distribución de la concentración de Cl_a/zoox en función de las zonas de la plataforma (Figura 7), en este gráfico se observa que no existe una diferencia apreciable en la concentración del pigmento entre ambas zonas, lo cual se corrobora al analizar los resultados del ANDEVA aplicado (Cuadro 3), en donde se observa que no hay una diferencia significativa (P > 0.05) en la concentración del pigmento entre ambas zonas; se construyó el cuadro de medias (Cuadro 4) con la finalidad de conocer los intervalos de estas, se observa que a pesar de no existir una diferencia significativa en la concentración de pigmentos entre ambas zonas, la concentración más alta se localiza en la zona este con una media de 6.5527 E-6 µg/zoox mientras que la zona oeste tiene una media de 5.76 E-6 µg/zoox del pigmento. Ambas pruebas de homogeneidad de varianzas resultaron significativas (P < 0.05).

II) CONCENTRACION DE CLOROFILA-C₂ POR ZOOXANTELA.

Se obtuvieron un total de 60 valores de este parámetro de los cuales se excluyeron 2 valores considerados como puntos aberrantes (Figura 8).

En la Figura 9 se observa la distribución de la concentración de clorofila c₂ por zooxantela en relación con las zonas sobre la plataforma arrecifal, en este gráfico se observa que existen

diferencias en la concentración de este pigmento entre ambas zonas, los resultados del ANDEVA aplicado se resumen en el cuadro 5, en el cual se observa que en efecto hay una diferencia significativa ($P=0.0001$) en la concentración de clorofila c_2 /zoox entre ambas zonas; con el fin de observar el comportamiento de este pigmento se construyó el cuadro de medias con intervalos de confianza al 95% (Cuadro 6), en este se observa que la concentración mas alta se localiza en la plataforma oeste con una media de $5.4247 \text{ E-6 } \mu\text{g/zoox}$, mientras que en la plataforma este tiene un valor de media de $3.6329 \text{ E-6 } \mu\text{g/zoox}$.

La Prueba de Bartlett ($P=2.2504\text{E-7}$) y la de Cochran ($P=0$) satisfacen la hipótesis de la homogeneidad de varianzas.

III) CONCENTRACION DE CLOROFILA-A POR UNIDAD DE AREA.

Para iniciar el análisis de esta variable se construyó un diagrama de cajas en paralelo para describir la relación entre la concentración de clorofila a por cm^2 y las muestras obtenidas en la plataforma arrecifal, (Figura 10) no se observaron casos aberrantes; como siguiente paso se procedió a construir un diagrama de cajas en paralelo de la distribución de la concentración de este pigmento por zona (Figura 11), en este gráfico se observa que existe una clara diferencia en la concentración de clorofila a por cm^2 entre ambas zonas, lo que se corrobora con el ANDEVA (Cuadro 7), cuyos resultados muestran que existe una diferencia significativa ($P=0$) entre ambas zonas, con el fin de describir esta diferencia se construyó el cuadro de medias (Cuadro 8), en el cual se muestran las variables para cada zona y su intervalo, siendo mayor la concentración del pigmento en la zona oeste.

Las Pruebas de Homogeneidad de varianzas indican que se cumple con la hipótesis ($P=0$).

IV) CONCENTRACION DE CLOROFILA-C₂ POR UNIDAD DE AREA.

Se obtuvieron un total de 60 valores para esta variable en ambas zonas de la plataforma, trabajándose el total de estos ya que como se observa en la Figura 12, correspondiente a la distribución del pigmento en función de las muestras, no existen casos aberrantes, continuando con el análisis se construyó la gráfica de cajas en paralelo de la distribución de la concentración de Clc_2/cm^2 en relación con las zonas muestreadas (Figura 13), en este gráfico se notan diferencias en la concentración del pigmento entre ambas zonas, lo cual se corrobora con el ANDEVA aplicado ($P=0$) a esta variable (Cuadro 9), con el fin de explicar estas diferencias en términos de comparación numérica se construyó la tabla de medias (Cuadro 10), en este se observa la media para la zona oeste con un valor de $18.1606 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ y para la este de $6.875 \mu\text{g}/\text{cm}^2$.

Las pruebas de Homogeneidad de varianza prueban la igualdad de las mismas ($P=0$).

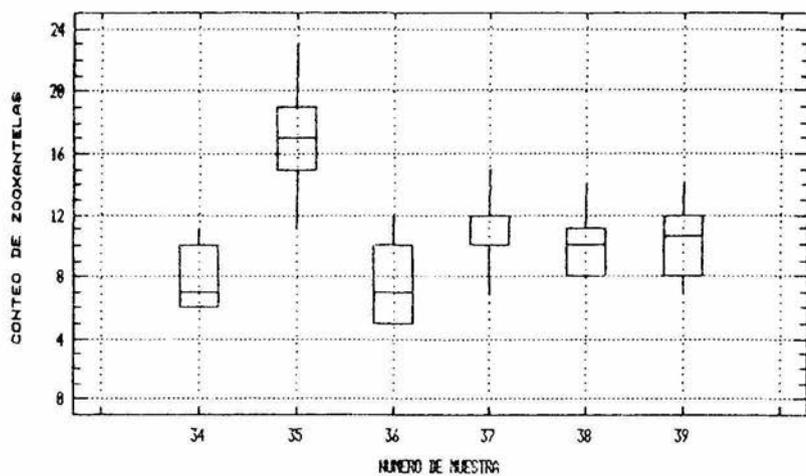


Figura 3. Distribución del Conteo de Zooxantelas de cada una de las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

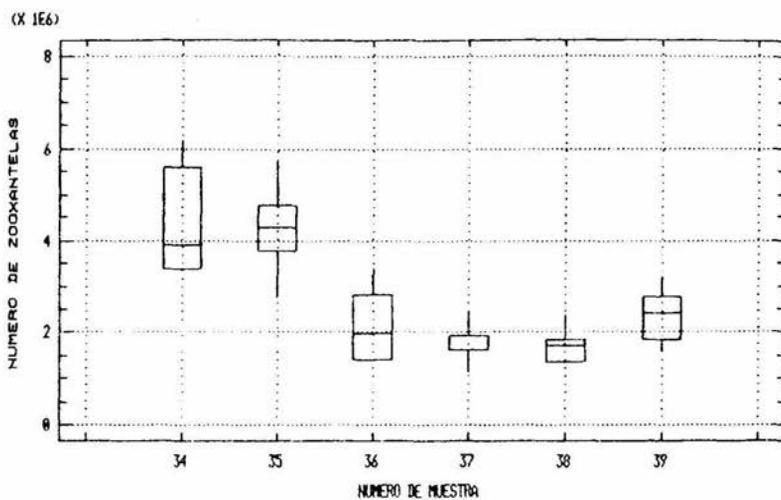


Figura 4. Distribución de la Densidad de Zooxantelas en las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

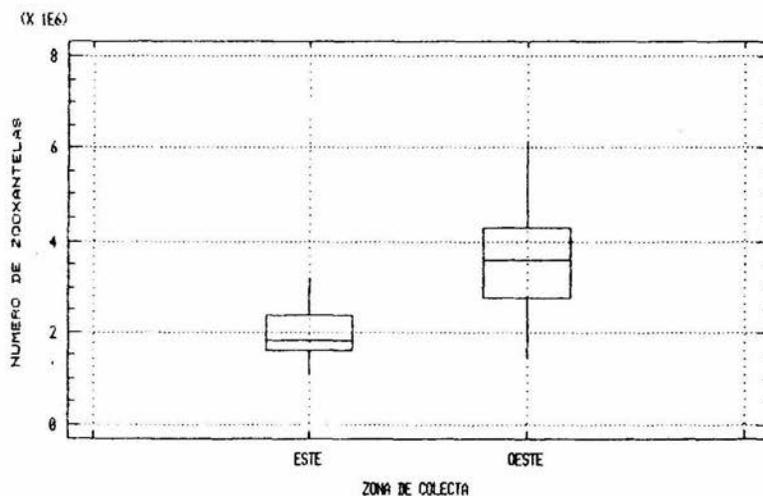


Figura 5. Distribución de la Densidad de Zooxantelas en cada una de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

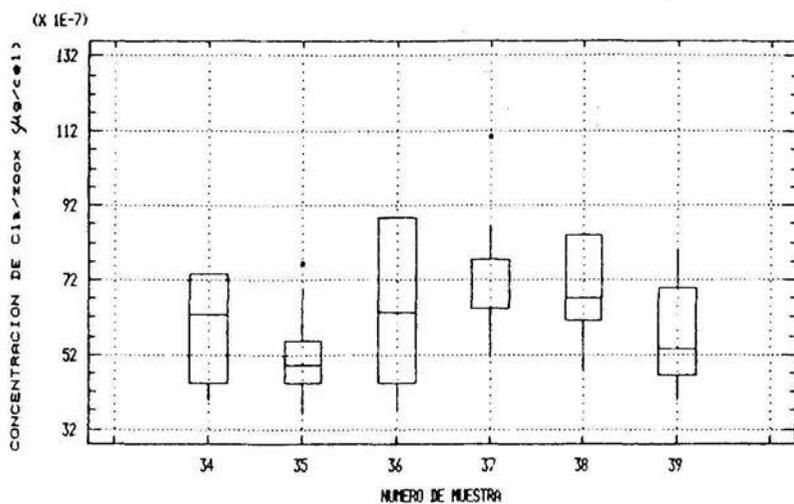


Figura 6. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en cada una de las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

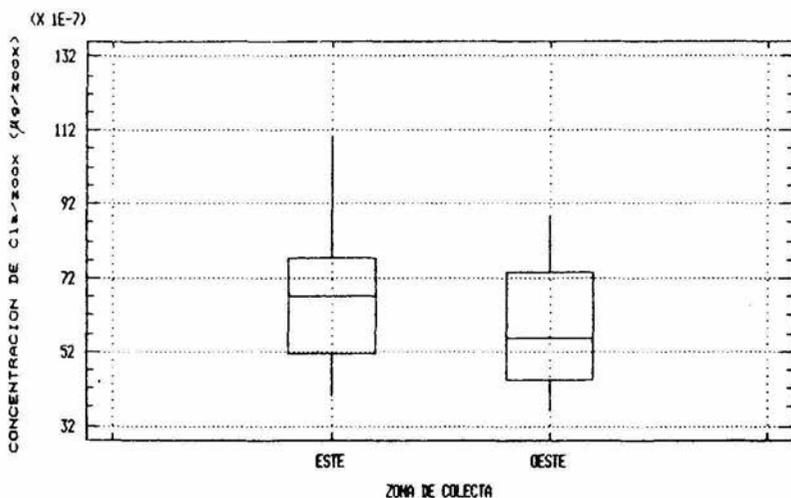


Figura 7. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en cada una de las Zonas de Colecta de la Plataforma Arrecifal.

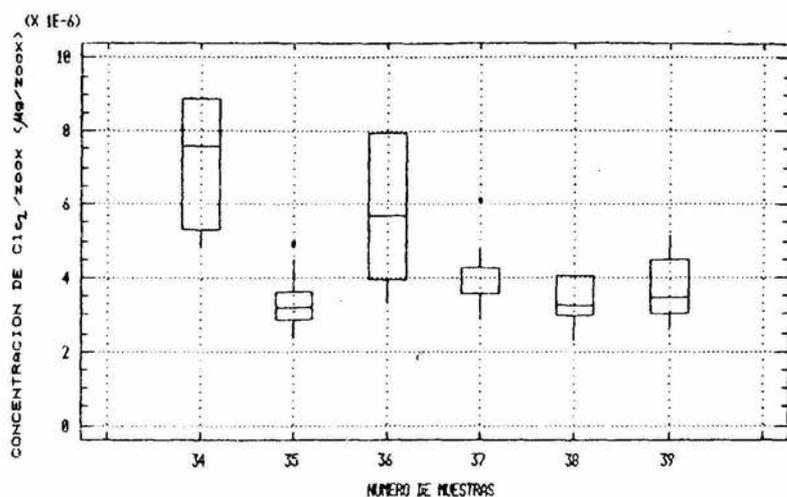


Figura 8. Distribución de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en cada una de las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

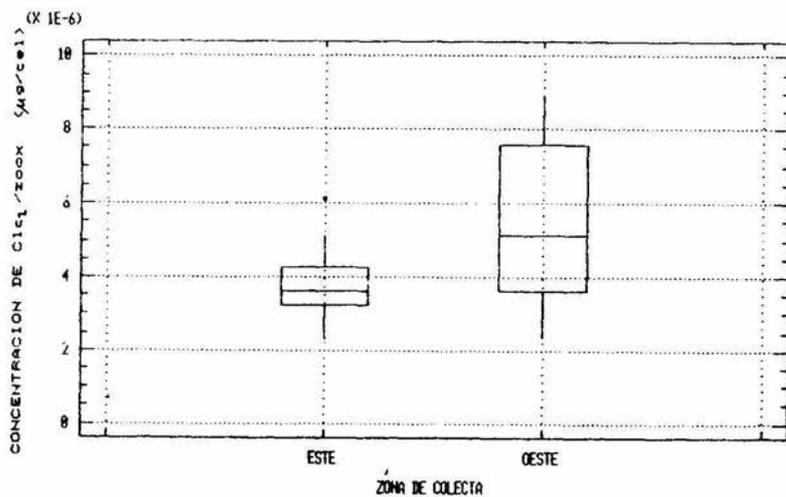


Figura 9. Distribución de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en cada una de las Zonas de Colecta de la Plataforma Arrecifal.

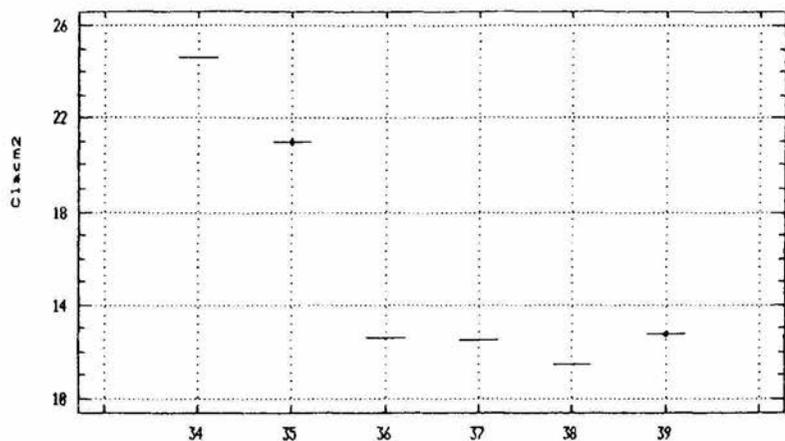


Figura 10. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Area en cada una de las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

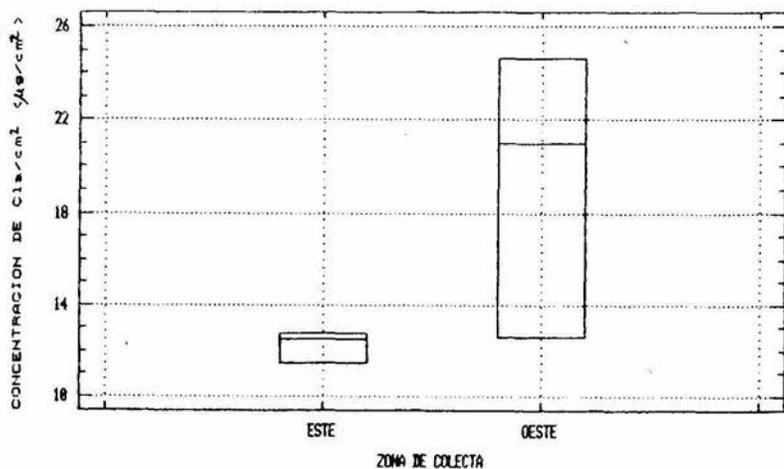


Figura 11. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Area en cada una de las Zonas de Colecta de la Plataforma Arrecifal.

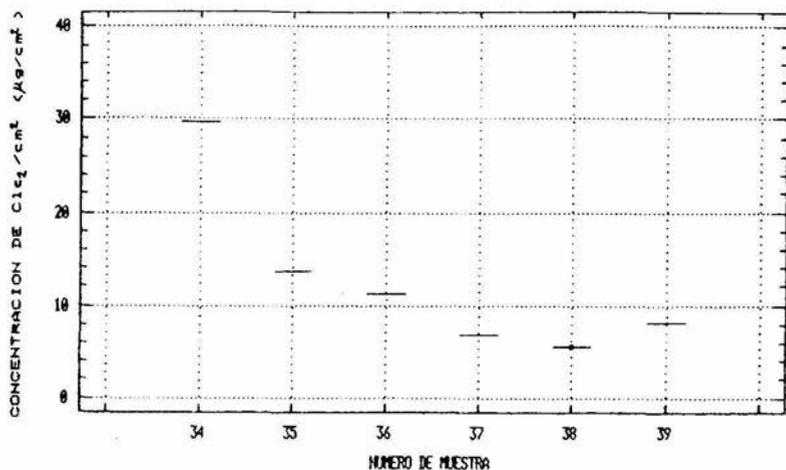


Figura 12. Distribución de la Concentración de Clorofila-_a por Unidad de Area en cada una de las Muestras colectadas en la Plataforma Arrecifal.

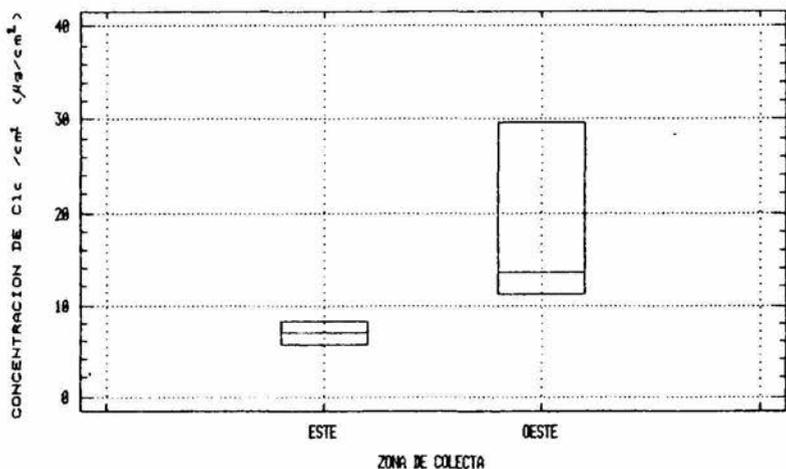


Figura 13. Distribución de la Concentración de Clorofila-_a en cada una de las Zonas Colecta de la Plataforma Arrecifal.

Fuente de Variación	S C	g.l	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Zonas	4.0460E0013	1	4.0460E0013	30.713	0.0000
Dentro de Zonas	6.0617E0013	58	1.0461E0012		
Total (corregido)	1.0108E0014	59			

CUADRO 1. Análisis de Varianza de la Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Zona	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalo de Confianza al 95% (DMSR)	
Oeste	30	3574636.0	246887.48	186646.92	3310440.7	3838931.3
Este	30	1932332.7	93384.79	186646.92	1668087.3	2196578.0
Total	60	2753509.3	131979.30	131979.30	2566659.7	2940359.0

CUADRO 2. Tabla de Medias de la Densidad de Zooxantelas por Unidad de area en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Zonas	3.22003E-012	1	3.22003E-012	3.776	0.0570
Dentro de Zonas	1.21920E-010	56	2.17715E-012		
Total (corregido)	1.30140E-010	57			

CUADRO 3. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal. Nota: se excluyeron 2 valores.

Zona	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalo de Confianza al 95% (DMSR)	
Oeste	29	5.79910E-006	2.92348E-007	2.73996E-007	5.41160E-006	6.18801E-006
Este	29	6.56273E-006	2.54324E-007	2.73996E-007	6.16452E-006	6.94893E-006
Total	58	6.17626E-006	1.93745E-007	1.93745E-007	5.90176E-006	6.45077E-006

CUADRO 4. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Zonas	4.65683E-011	1	4.65683E-011	10.411	0.0001
Dentro de Zonas	1.41608E-010	56	2.52072E-012		
Total (corregido)	1.80195E-010	57			

CUADRO 5. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal. Nota: se excluyeron 2 valores.

Zona	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de Confianza al 95% (DNMR)
Oeste	29	5.42479E-006	3.04968E-007	2.95292E-007	5.00641E-006 5.84316E-006
Este	29	3.63292E-006	1.35628E-007	2.95292E-007	3.21454E-006 4.05130E-006
Total	58	4.52885E-006	2.00803E-007	2.00803E-007	4.23302E-006 4.82469E-006

CUADRO 6. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Zonas	774.50295	1	774.50295	57.447	0.0000
Dentro de Zonas	781.96251	56	13.48211		
Total (corregido)	1556.4646	59			

CUADRO 7. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Zona	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de Confianza al 95% (DNMR)
Oeste	30	19.407203	0.9417812	0.6703750	18.469119 20.356288
Este	30	12.221560	0.1008840	0.6703750	11.272476 13.170644
Total	60	15.814382	0.4740273	0.4740273	15.143278 16.485486

CUADRO 8. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Zonas	1919.4439	1	1919.4439	53.478	0.0000
Dentro de Zonas	2872.0865	58	36.7243		
Total (corrigeo)	3982.4504	59			

CUADRO 9. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

Zona	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de Confianza al 95% (DMSR)	
Oeste	30	13.160036	1.5291612	1.0912417	10.615711	15.705561
Este	30	6.276113	0.2284856	1.0912417	5.330193	8.420043
Total	60	12.517077	0.7716244	0.7716244	11.425460	13.610394

CUADRO 10. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de las Zonas de Colecta en la Plataforma Arrecifal.

TALUDES

Para comprender la relación existente entre las variables ya descritas en la metodología con la profundidad y zona de colecta en primer término se construyó un diagrama de cajas en paralelo que relaciona la distribución de los conteos de zooxantelas en función a las muestras obtenidas (Figura 14), en esta se observan los casos aberrantes señalados como puntos fuera de las colas de distribución, las Figuras 15 a la 19 muestran la distribución de cada una de las variables en relación con la muestra, a partir de estas se localizaron y desecharon los puntos aberrantes existentes.

Prosiguiendo con el análisis de datos, una vez que excluidos los puntos aberrantes se construyeron los gráficos de cajas en paralelo de la distribución de la densidad de zooxantelas por centímetro cuadrado y de la concentración de pigmentos por zooxantelas y por unidad de área en relación con la profundidad para cada uno de los taludes; para simplificar la descripción de los resultados, esta se hace a partir de este momento por talud como a continuación se señala.

TALUD ESTE

A) DENSIDAD DE ZOOXANTELAS POR UNIDAD DE AREA.

La Figura 20 describe la distribución de la densidad de zooxantelas por centímetro cuadrado en relación con la profundidad, en esta se observa que existen diferencias en la densidad de células entre las distintas profundidades, la máxima densidad se encuentra a los 3m, mientras que la mínima se localiza a los 21m, este gráfico muestra que existe una tendencia a la disminución en el número de zooxantela/cm² conforme aumenta la profundidad, los casos aberrantes están señalados como puntos fuera de las colas de distribución.

Una vez que se excluyeron los casos aberrantes se procedió a realizar el ANDEVA, cuyos resultados se sintetizan en el Cuadro 11, en el cual se observa que el total de los grados de libertad es de 191, ya que se excluyeron un total de 18 puntos (Figs. 14, 15 y 20), por otro lado este análisis demuestra que existen diferencias significativas ($P=0$) en la densidad de células entre las diferentes profundidades, con la finalidad de localizar estas diferencias se construyó la tabla de medias (Cuadro 12), al analizar esta, en conjunto con la gráfica de medias y el análisis de rango múltiple (Figura 21) se observa la formación de 6 grupos de profundidades: el primero con la menor media de densidad está

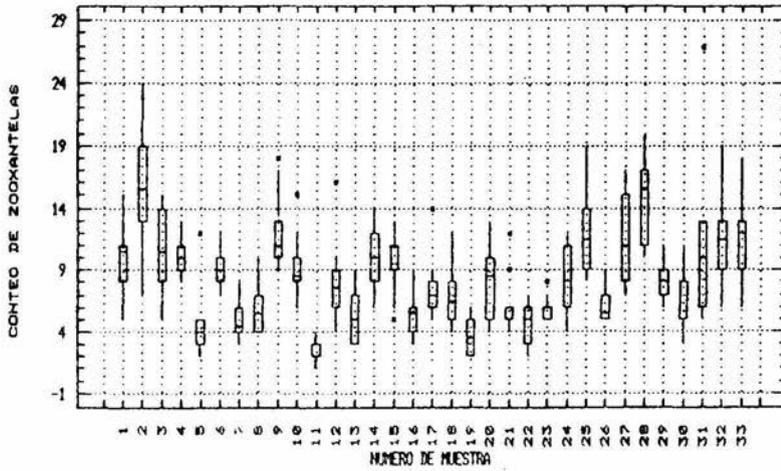


Figura 14. Distribución de los Conteos de Zookantelas de cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

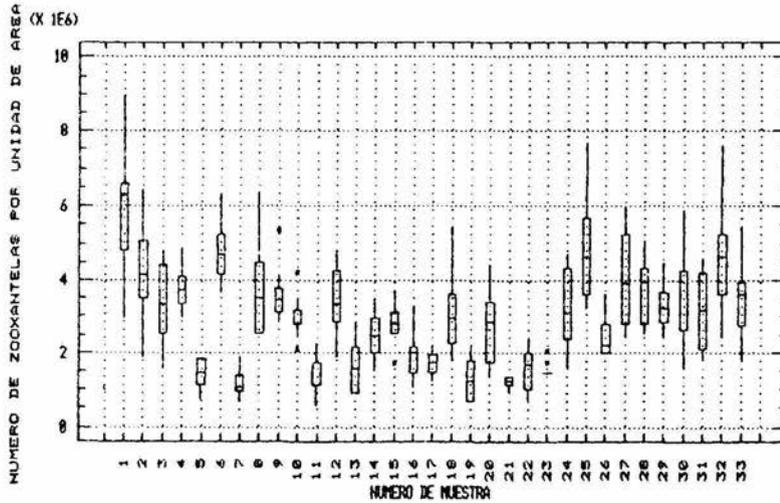


Figura 15. Distribución de la Densidad de Zookantelas en cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

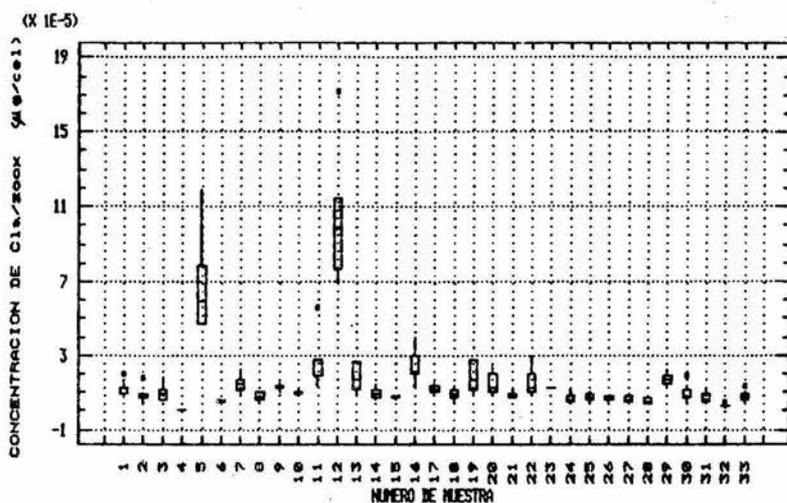


Figura 16. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

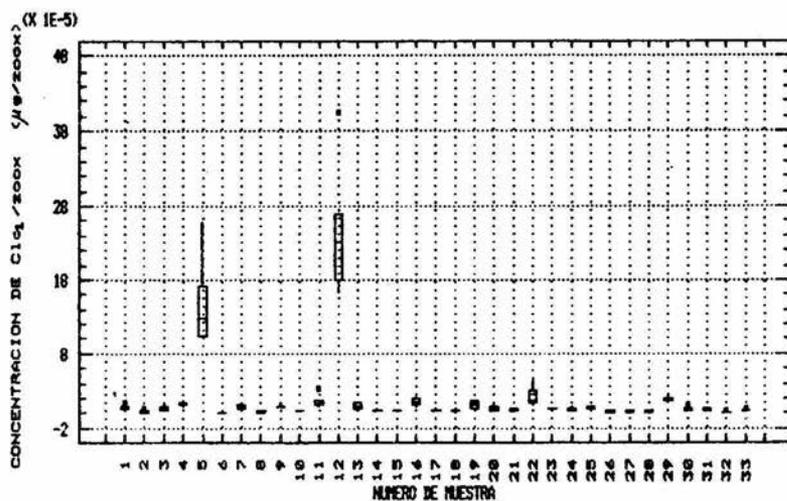


Figura 17. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Zooxantela en cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

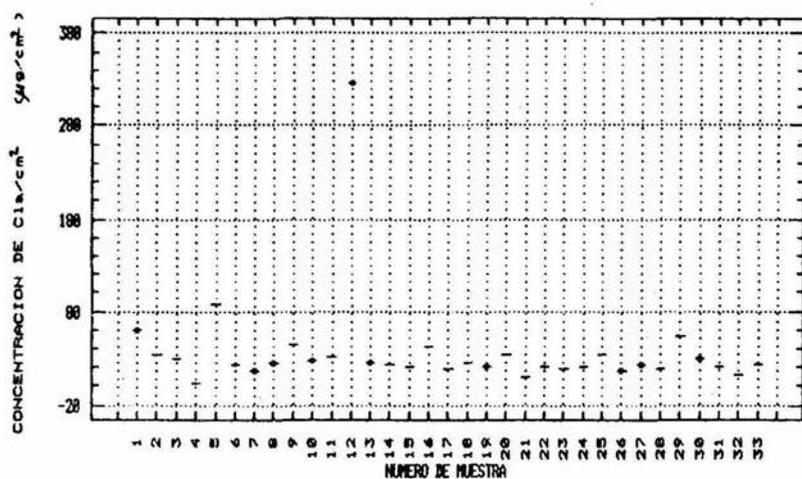


Figura 18. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Area en cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

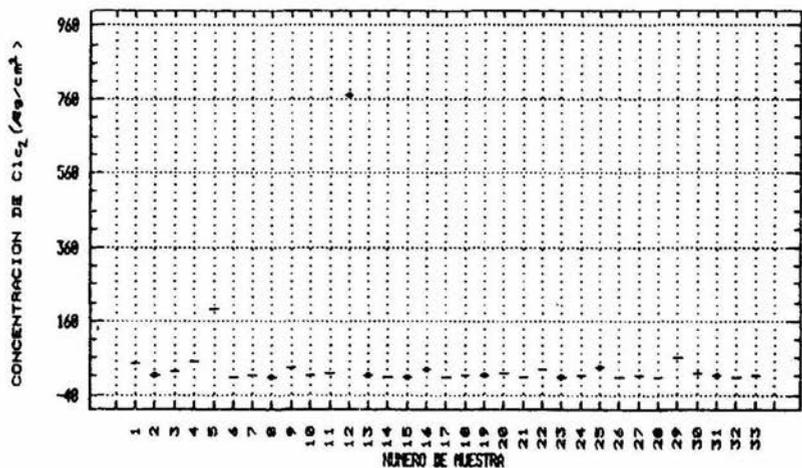


Figura 19. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Unidad de Area en cada una de las Muestras colectadas en los Taludes Arrecifales.

formado por los 21 y 18 m de profundidad, el segundo formado por las profundidades de 18, 15 y 12 metros, el tercero por los 15, 12 y 9 metros de profundidad, el cuarto contiene aislada la profundidad de 6 metros y por último el quinto grupo con la mayor media de densidad contiene a la profundidad de 3m. Por otro lado en la Figura 21 se observa que existe una tendencia a la disminución en la densidad de zoox/cm² al aumentar la profundidad.

Ambas pruebas de Homogeneidad de varianzas resultan significativas (P=0), con lo cual se prueba la homogeneidad de las mismas.

B) CONTENIDO INTRACELULAR DE PIGMENTOS FOTOSINTETICOS.

I) CONCENTRACION DE CLOROFILA-A POR ZOOKANTELA.

La Figura 22 describe la distribución de la concentración de Cl_a por zooxantela en relación con la profundidad, en este gráfico se observan diferencias en la concentración del pigmento a las distintas profundidades, con la concentración máxima a los 12 m. y la mínima a los 6m., los casos aberrantes están señalados como puntos fuera de las colas de distribución.

Las diferencias en concentración detectadas entre las profundidades se corroboran con el ANDEVA (P=0) cuyos resultados se sintetizan en el Cuadro 13, en este se observa que el total de los grados de libertad es de 174, esto se debe a que se excluyeron un total de 35 casos aberrantes (indicados en las Figuras 14, 15, 16 y 22), con la finalidad de localizar estas diferencias se construyó la tabla de medias (Cuadro 14), se graficaron con sus intervalos y se aplicó el análisis de rango múltiple (DMSR), (Figura 24); al analizar conjuntamente estos últimos, se concluye que las diferencias observadas se deben a la formación de 2 grupos de profundidad, el primero de ellos formado por los 3, 15, 9, 18, 21 y 6 m de profundidad y el segundo con la profundidad de 12 m.

En relación al análisis de homogeneidad de varianzas para esta variable, ambas pruebas resultan significativas (P=0) por lo que se acepta la homogeneidad de las mismas.

II) CONCENTRACION DE CLOROFILA-C² POR ZOOKANTELA.

La Figura 23 describe la distribución de la concentración del pigmento por zooxantela en relación con la profundidad, en esta no se observan variaciones notables entre las distintas profundidades, sin embargo en el ANDEVA aplicado a esta variable (Cuadro 15) se revelan diferencias significativas entre las profundidades (P = 0.05), por otro lado se observa que el total

de los grados de libertad es de 175, ya que se excluyeron un total de 34 casos aberrantes (indicados en las figuras 14, 15, 17 y 23).

Con la finalidad de observar la distribución de la concentración de Clc2/zoox en relación con la profundidad se construyó la tabla de medias (Cuadro 16), la gráfica de las mismas con su intervalo y se le aplicó el análisis de rango múltiple (DMSR) (Figura 25), que en conjunto muestran que las diferencias detectadas se deben principalmente a la formación de tres grupos de profundidad, el primero formado por los 15, 3, 21, 9 y 18 metros, el segundo mantiene aislada a la profundidad de 6 metros y el último a los 12 metros.

Ambas pruebas de homogeneidad de varianzas resultan significativas ($P=0$) con lo que se acepta la homogeneidad de las mismas.

III) CONCENTRACION DE CLOROFILA-A POR UNIDAD DE AREA.

La Figura 26 describe la distribución de la concentración de Cl_a por cm² en relación con la profundidad, en esta se observan diferencias entre las profundidades, la máxima concentración se localiza a los 12 metros, mientras que la mínima se localiza a los 21 metros.

Los resultados del ANDEVA aplicado a esta variable (Cuadro 17) muestran que existen diferencias significativas ($P=0$) entre las profundidades, así mismo en este cuadro se ve que el total de los grados de libertad es de 173, ya que se excluyeron 36 casos aberrantes (indicados en las Figuras 14, 15, 19 y 26). Con la finalidad de observar la distribución del pigmento por unidad de área en relación con la profundidad se construyó la tabla de medias (Cuadro 18), la gráfica de las mismas y se realizó el análisis de rango múltiple (Figura 28), al analizar conjuntamente estos se observa que las diferencias detectadas se deben a la formación de 2 grupos de profundidades, el primero formado por los 21, 15, 18, 9, 6 y 3 metros de profundidad y el segundo por la profundidad de 12 metros.

En relación al análisis de homogeneidad de varianzas para esta variable se observó que ambas pruebas son significativas ($P=0$), por lo que se acepta la homogeneidad de varianzas.

IV) CONCENTRACION DE CL-C₂ POR UNIDAD DE AREA.

En la Figura 27 se observa la distribución del pigmento en relación con la profundidad, en esta no se observan diferencias notables entre las profundidades, a excepción de los 12 metros donde se localiza la máxima concentración, mientras que la mínima se encuentra a los 15 metros; sin embargo el ANDEVA (Cuadro 19),

revela la existencia de diferencias significativas ($P=0$) entre las profundidades, con la finalidad de localizar estas diferencias se construyó la tabla de medias (Cuadro 20), la gráfica de la mismas con su intervalo y el análisis de rango múltiple (Figura 29), al analizar todos estos en conjunto se concluye que las diferencias detectadas se deben a la formación de 2 grupos de profundidades, el primero formado por los 15, 21, 18, 9, 3 y 6 metros y el segundo por los 12 metros.

Tanto la Prueba de Bartlett como la de Conchran resultan significativas ($P=0$), por lo que se acepta la homogeneidad de varianzas.

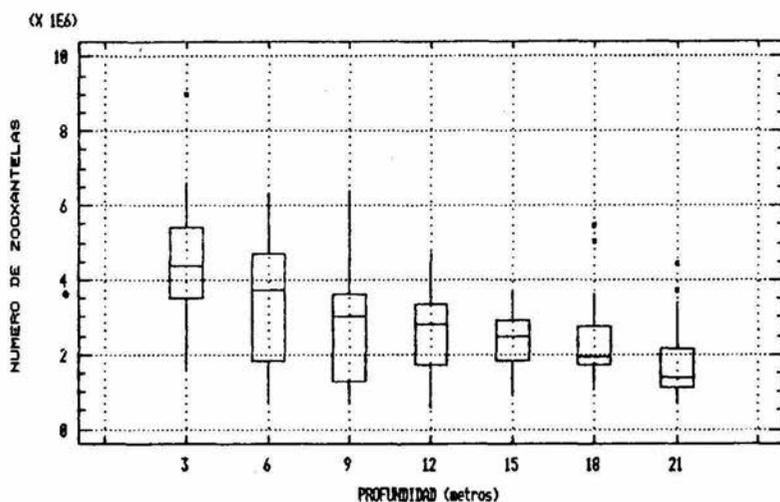


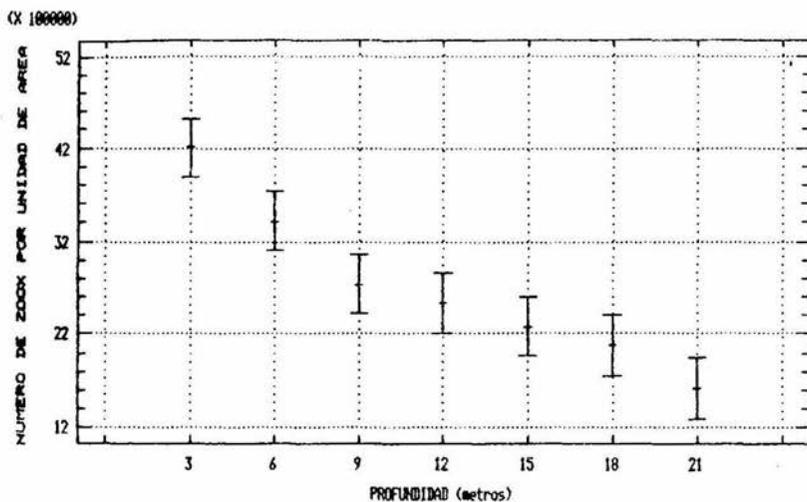
Figura 20. Distribución de la Densidad de Zooxantelas en función de la Profundidad en el Talud Este.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	1.2545E0014	6	2.6900E0013	14.672	0.0000
Dentro profundidades	2.6364E0014	185	1.4251E0012		
Total (corregido)	3.8909E0014	191			

CUADRO 11. Análisis de Varianza de la Densidad de Zoocantelas por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este. Nota: se excluyeron 18 valores.

Prof. (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalo de Confianza al 95% (DMSR)	
3	20	42197.1	274607.70	225601.14	3096006.0	4525587.4
6	29	3416032.1	297160.97	221677.34	3506717.6	3725347.3
9	28	2738192.0	272070.44	225601.14	2423402.7	3052903.1
12	26	2529200.2	222000.20	234117.36	2201624.9	2854071.4
15	28	2285004.4	162549.70	225601.14	1970294.1	2599874.6
18	27	2075877.0	140303.00	229746.06	1756311.1	2396444.6
21	20	1615626.0	162034.00	234117.36	1280952.0	1942299.1
Total	192	2715075.7	86152.00	86152.00	2595463.2	2835000.2

CUADRO 12. Tabla de Medias de la Densidad de Zoocantelas por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este.



Prof.	Tamaño de Muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
21	26	1615625.8	*
18	27	2075877.8	**
15	28	2285084.4	**
12	26	2528298.2	**
9	28	2738192.9	*
6	29	3416032.1	*
3	28	4210797.1	*

Figura 21. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Densidad de Zooxantelas por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este.

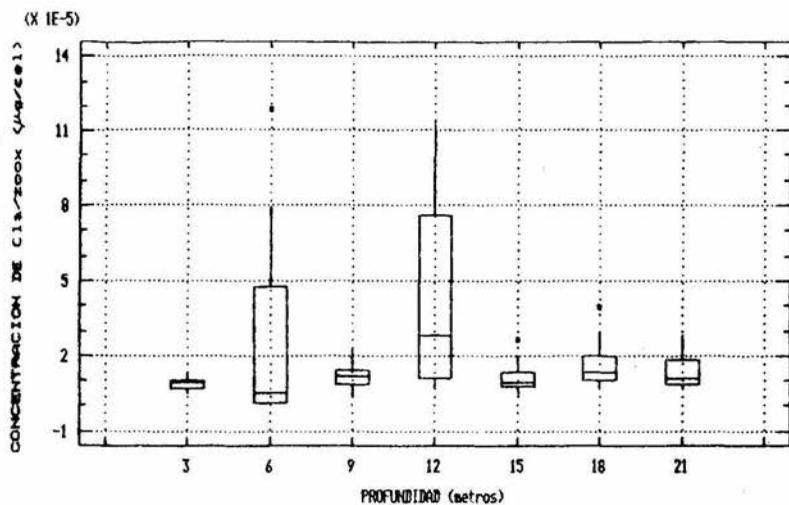


Figura 22. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Este.

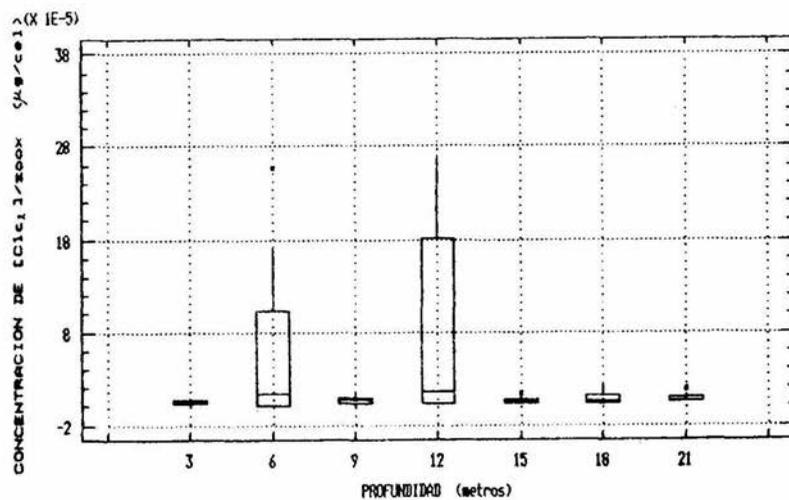


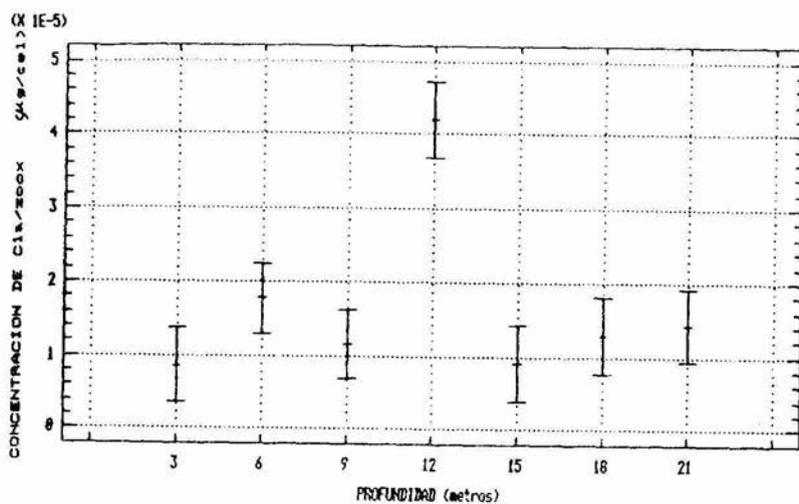
Figura 23. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Este.

Fuente de Variación	S M	g.l.	CM	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	1.95019E-000	6	3.25031E-000	10.253	0.0000
Dentro profundidades	5.32596E-000	160	3.17010E-010		
Total (corregido)	7.27609E-000	174			

CUADRO 13. Analisis de Varianza de la Concentracion de Clorofila a por Zoexantela en Funcion de la Profundidad en el Talud Este.
Nota: se excluyeron 35 valores.

Prof. Yamaño de (m)	Muestra	Promedio	Error Est. (Interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalos de la Media al 95% (DMSR)
3	24	6.67393E-006	4.32347E-007	3.63443E-005	3.59929E-006 1.37466E-005
6	27	1.76726E-005	5.08524E-006	3.42657E-006	1.29982E-005 2.24570E-005
9	20	1.15487E-005	8.69357E-007	3.36483E-006	6.85647E-006 1.92469E-005
12	24	4.29477E-005	7.69884E-006	3.63443E-006	3.69730E-005 4.71223E-005
15	23	9.17414E-006	5.35760E-007	3.71260E-006	3.99036E-006 1.43579E-005
18	23	1.29934E-005	9.35458E-007	3.71260E-006	7.00365E-006 1.61772E-005
21	26	1.42846E-005	1.35902E-006	3.49185E-006	9.46922E-006 1.91603E-005
Total	175	1.65663E-005	1.34593E-006	1.36593E-006	1.46670E-005 1.84456E-005

CUADRO 14. Tabla de Medias de la Concentracion de Clorofila a por Zoexantela en Funcion de la Profundidad en el Talud Este.



Profundidad (m)	Tamaño de la muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
3	24	8.67393E-006	*
15	23	9.17414E-006	*
9	28	1.15487E-005	*
18	23	1.29934E-005	*
21	26	1.42848E-005	*
6	27	1.76726E-005	*
12	24	4.20477E-005	*

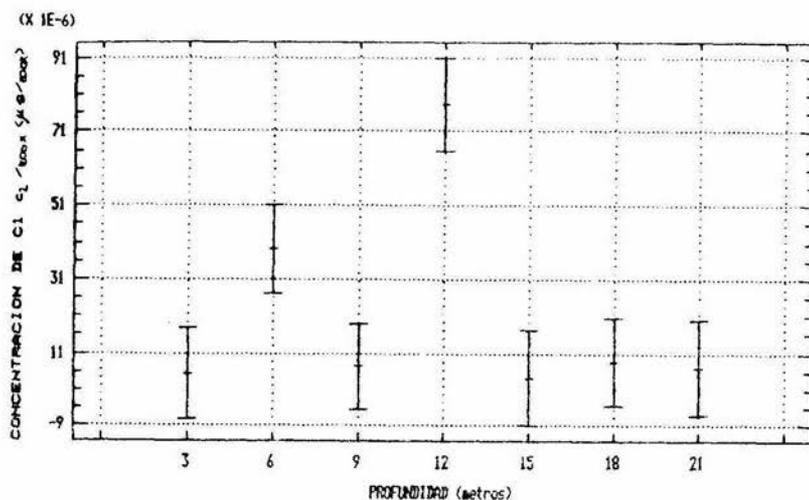
Figura 24. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-a por Zookantela en función de la Profundidad en el Talud Este.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Profundidades	1.13994E-007	6	1.89991E-008	9.788	0.0000
Dentro Profundidades	3.28045E-007	169	1.94169E-009		
Total (corregido)	4.42039E-007	176			

CUADRO 15. Analisis de Varianza de la Concentracion de Cl-c₂ por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Este. Nota: se excluyeron 35 Valores.

Prof. (m)	Tamaño de muestra	Error Est. Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de la Media al 95% (DMSR)
3	24	5.29833E-006	5.29833E-007	8.99327E-006	7.25817E-006 - 1.78548E-005
6	27	3.91368E-005	1.69968E-005	8.47894E-006	2.72877E-005 - 5.89744E-005
9	28	7.36163E-006	7.42566E-007	8.32615E-006	4.32403E-006 - 1.09261E-005
12	24	7.83352E-005	2.89834E-005	8.99327E-006	8.57787E-005 - 9.88917E-005
15	23	4.27927E-006	2.67286E-007	9.18678E-006	8.54736E-006 - 1.71058E-005
18	27	8.57563E-006	1.31252E-006	8.47894E-006	3.26269E-006 - 2.04141E-005
21	23	7.05627E-006	5.46170E-007	9.18678E-006	5.77029E-006 - 1.98828E-005
Total	176	2.13669E-005	3.32899E-006	3.32899E-006	1.67361E-005 - 2.60837E-005

CUADRO 16. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-c₂ por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Este.



Profundidad (m)	Tamaño de la muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
15	23	4.27927E-006	*
3	24	5.29833E-006	*
21	23	7.05627E-006	*
9	28	7.30103E-006	*
18	27	8.57569E-006	*
6	27	3.91360E-005	*
12	24	7.83352E-005	*

Figura 25. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila- a_2 por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Este.

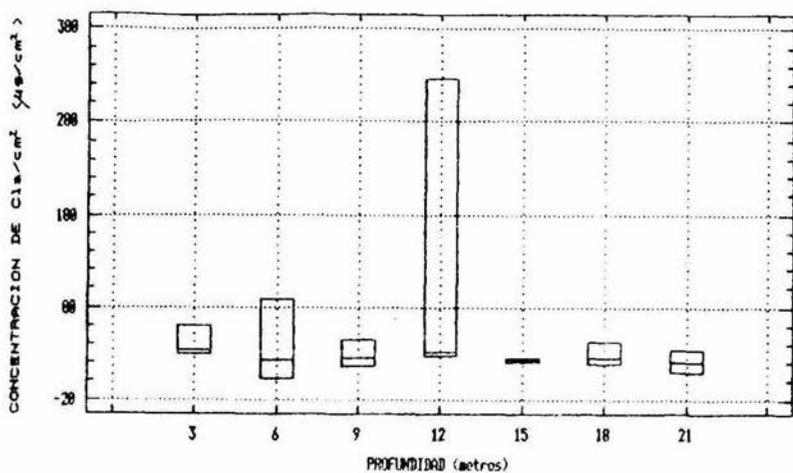


Figura 26. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en función de la Profundidad en el Talud Este.

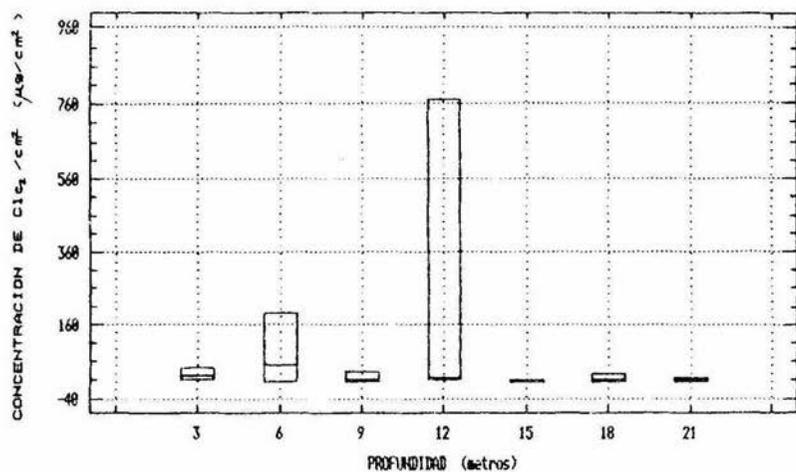


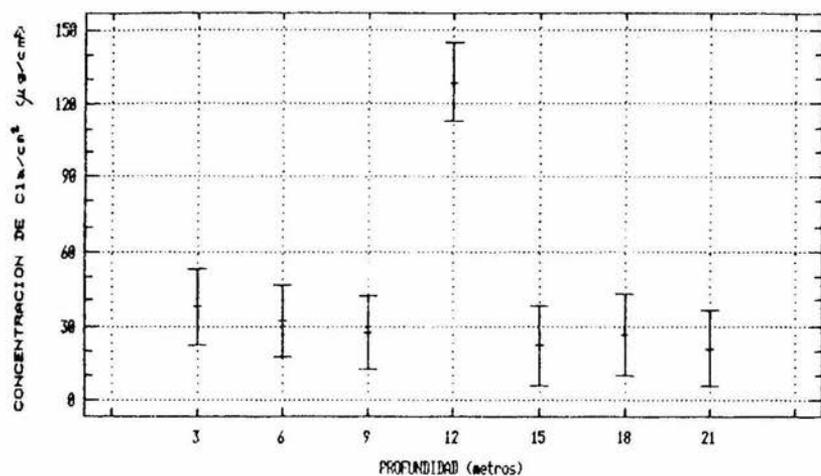
Figura 27. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Unidad de Área en función de la Profundidad en el Talud Este.

Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Profundidades	215358.23	6	35893.038	11.748	.0000
Dentro Profundidades	516228.48	167	3096.266		
Total (corregido)	726587.71	173			

CUADRO 17. Análisis de Varianza de la Concentración de Cla por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este. Nota: se excluyeron 36 Valores.

Prof. (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomnado)	Intervalo de la Media al 95% (DMSR)
3	24	37.89781	2.615462	11.282853	22.14321 53.65240
6	27	32.48849	6.562781	10.637576	17.55492 47.26287
9	28	27.17494	2.184589	10.445892	12.58992 41.76987
12	24	128.81368	28.139181	11.282853	113.05989 144.56828
15	23	22.18395	0.292986	11.525522	6.09050 38.27739
18	22	26.75761	1.923738	11.784556	18.30187 43.21214
21	26	21.15583	1.940569	10.840214	6.01850 36.29155
Total	174	41.87316	4.198346	4.198346	36.02199 47.72421

CUADRO 18. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este.



Profundidad (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
21	26	21.15503	*
15	23	22.18395	*
18	22	26.75701	*
9	28	27.17494	*
6	27	32.40849	*
3	24	37.89781	*
12	24	128.81368	*

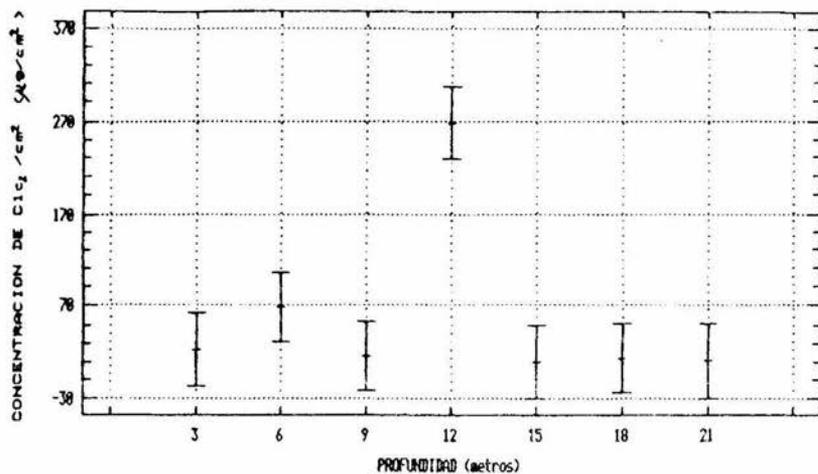
Figura 28. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en función de la Profundidad en el Talud Este.

Fuente de Variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	Nivel de Significancia
Entre Profundidades	1278403.5	6	213067.26	11.263	0.0000
Dentro Profundidades	3197025.6	169	18917.31		
Total (corregido)	4475429.1	176			

CUADRO 19. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este. Nota: se excluyeron 34 Valores.

Prof. (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de la Media al 95% DMSR	
3	24	23.35773	2.806525	28.075279	-15.84126	62.55673
6	27	69.65215	14.316839	26.469627	32.69498	106.60931
9	28	16.48728	1.979210	25.992659	-19.80393	52.77860
12	24	266.82053	74.248285	28.075279	227.60154	306.07953
15	23	18.31389	0.316912	28.679118	-29.72819	50.35597
18	27	15.46249	1.705761	26.469627	-21.50460	52.40965
21	23	11.67360	0.960349	28.679118	-28.36848	51.71567
Total	176	58.13011	18.367484	18.367484	43.65493	72.60620

CUADRO 20. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Este.



Profundidad (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
15	23	10.31389	*
21	23	11.67360	*
18	27	15.45249	*
9	28	16.48728	*
3	24	23.35773	*
6	27	69.65215	*
12	24	266.88053	*

Figura 29. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-c₂ por Unidad de Area en función de la Profundidad en el Talud Este.

TALUD OESTE

A) DENSIDAD DE ZOOXANTELAS POR UNIDAD DE AREA.

La Figura 30 describe la distribución de la variable en función de la profundidad, en esta se observa que existe una distribución casi constante a lo largo de las profundidades, la máxima densidad se localiza a los 12 metros, mientras que la mínima a los 3 metros.

Los resultados del ANDEVA aplicado a esta variable se resumen en el Cuadro 21, en este se observa que el total de los grados de libertad es de 114 ya que se excluyeron 5 casos aberrantes (descritos en las figuras 14, 15 y 30), por otro lado en este mismo cuadro se observa que existen diferencias significativas ($P=0$) entre las profundidades; para localizar estas diferencias se construyó la tabla de medias (Cuadro 22), en el cual se nota que las diferencias detectadas se deben a la densidad de células existentes a los tres metros de profundidad, ya que las otras tres profundidades son estadísticamente iguales, esto se observa con mayor claridad en la gráfica de medias con su intervalo y en el análisis de rango múltiple efectuado (Figura 31), en donde se forman dos grupos de profundidades, el primero formado por los tres metros y el otro que contiene las profundidades de 6, 9 y 12 metros.

Ambas pruebas de homogeneidad de varianzas resultaron significativas ($P=0$), con lo cual se acepta la homogeneidad de las mismas.

B) CONTENIDO INTRACELULAR DE PIGMENTOS FOTOSINTETICOS.

1) CONTENIDO DE CLOROFILA A POR ZOOXANTELA

La Figura 32 describe la distribución del pigmento en relación con la profundidad, al observarla se nota claramente que existen diferencias entre las profundidades en cuanto a la concentración del pigmento, esto se corrobora con los resultados del ANDEVA aplicado ($P=0$) (Cuadro 23), en este se observa que el total de los grados de libertad es de 109, ya que se excluyeron un total de 10 casos (señalados en las Figuras 16, 18 y 32), para localizar estas, se construyó el cuadro de medias (Cuadro 24) y su gráfica con el análisis de rango múltiple (Figura 34), al analizar estos en conjunto se observa la formación de dos grupos de profundidades, el primero formado por los 12 y 6 metros con los mayores valores de media y el segundo formado por las profundidades de 3 y 9 metros.

Las pruebas de Homogeneidad de varianzas de Bartlett y Conchran son significativas ($P=0$) probando la igualdad de las mismas.

II) CONCENTRACION DE CLOROFILA-C₂ POR ZOOKAETA.

La Figura 33 describe la distribución de esta variable en relación con la profundidad, en esta se observa que existen diferencias de concentración entre las profundidades, localizándose la concentración máxima a los 3 metros y la mínima a los 12 m, las diferencias detectadas entre profundidades se confirmaron con la realización del ANDEVA ($P=0$) cuyos resultados se resumen en el Cuadro 25, en este se observa en primer término, que el total de los grados de libertad es de 109 ya que se excluyeron un total de 10 casos aberrantes (descritos en las Figuras 14, 15 y 33). Con la finalidad de localizar las diferencias detectadas se construyó la tabla de medias (Cuadro 26), se graficaron con su intervalo y se realizó el análisis de rango múltiple (Figura 35), al analizarlos se concluye que las diferencias detectadas se deben a la formación de dos grupos de profundidades, el primero con los valores de concentración más altos formado por las profundidades de 5 y 12 metros, y el segundo formado por los 3 y 9 metros.

Ambas pruebas de homogeneidad de varianzas resultaron significativas ($P=0$).

III) CONCENTRACION DE CLOROFILA-A POR UNIDAD DE AREA.

La Figura 36 describe la distribución de la variable en relación con la profundidad, en esta no se aprecian variaciones entre las profundidades, sin embargo, los resultados del ANDEVA aplicado (Cuadro 27), señalan diferencias significativas ($P=0$), por otro lado se observa que el total de los grados de libertad es de 109, ya que se excluyeron 10 casos aberrantes (indicado en las figuras 14, 15 y 35), al analizar conjuntamente la tabla de medias (Cuadro 28) con la gráfica de las mismas y sus intervalos y el análisis de rango múltiple (Figura 38) se concluye que las diferencias detectadas se deben a la formación de tres grupos de profundidad, el primero con los valores de concentración más alto formado por las profundidades de 12 y 3 m, el segundo por los 6 m y el último por los 9 m.

Las pruebas de Homogeneidad de varianzas son significativas ($P=0$), con lo que se prueba la homogeneidad de las mismas.

IV) CONCENTRACION DE CLOROFILA-C₂ POR UNIDAD DE AREA.

La Figura 37 describe la distribución de la variable en relación con la profundidad, en esta no se observan diferencias en respuesta a la diferentes profundidades, sin embargo el ANDEVA, cuyos resultados se resumen en el Cuadro 29, con un total de 109 grados de libertad, pues se excluyeron 10 casos aberrantes (descritos en las figuras 14, 15 y 37), señala diferencias significativas para la variable en función de la profundidad

($P=0$), con el fin de explicar estas en términos de comparación numérica se construyó la tabla de medias (Cuadro 30), se graficaron las mismas con sus intervalos de confianza y se realizó el análisis de rango múltiple (Figura 39), estos en conjunto marcan que las diferencias detectadas se deben a la formación de 2 grupos de profundidad, el primero con las concentraciones más bajas formado por los 12, 6 y 3 metros y el segundo mantiene aislada a la profundidad de 9 metros con la concentración mas alta.

Ambas pruebas de homogeneidad de varianza resultaron significativas ($P=0$).

Los resultados obtenidos a partir del análisis de correlación por rangos de Sperman aplicado se resumen en el Cuadro 31.

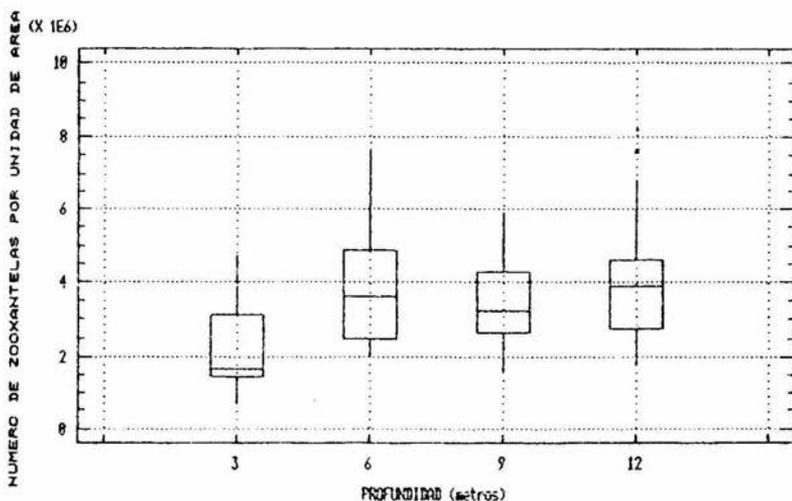


Figura 30. Distribución de la Densidad de Zooxantelas en cada una de las Profundidades de Colecta del Talud Oeste.

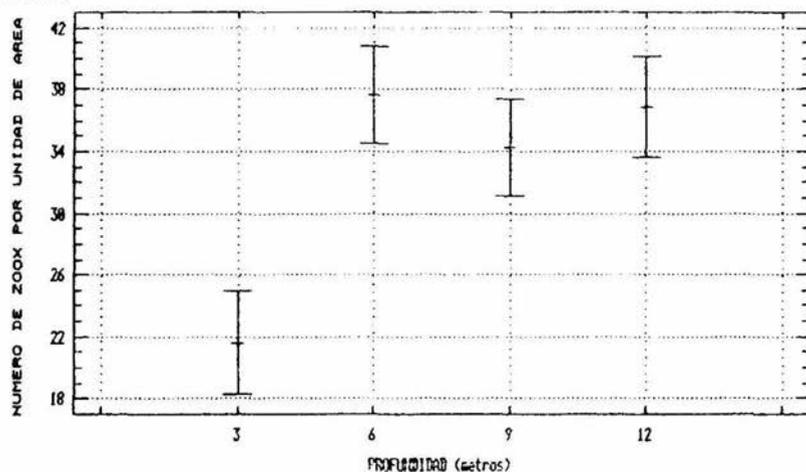
Fuente de Variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre Profundidades	4.6948E0013	3	1.5316E0013	18.129	0.0000
Dentro Profundidades	1.4703E0014	111	1.5120E0012		
Total (corregido)	2.1370E0014	114			

CUADRO 21. Análisis de Varianza de la Densidad de Zoocantelas por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste. Nota: se excluyeron 5 valores.

Prof. (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de la Media al 95% (DMSR)	
3	27	2163550.6	218164.46	236644.48	1831895.1	2495206.1
6	30	3768601.0	274546.43	224580.66	3452964.9	4083237.1
9	30	3422650.0	174263.06	224580.66	3188043.9	3737316.1
12	28	3681807.1	243522.60	232380.26	3356127.9	4007486.4
Total	115	3280290.4	114664.59	114664.59	3119688.8	3441092.0

CUADRO 22. Tabla de Medias de la Densidad de Zoocantelas por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.

(X 100000)



Profundidad (m)	Tamaño de Muestra	Promedio Homogeneos	Grupos
3	27	2163550.6	*
9	30	3422600.0	*
12	28	3681807.1	*
6	30	3768601.0	*

Figura 31. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Densidad de Zooxantelas por Unidad de Area en función de la Profundidad en el Talud Oeste

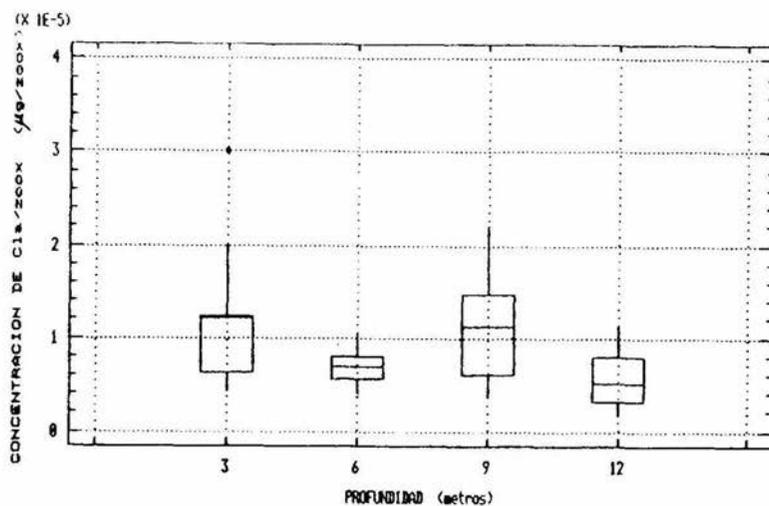


Figura 32. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Oeste.

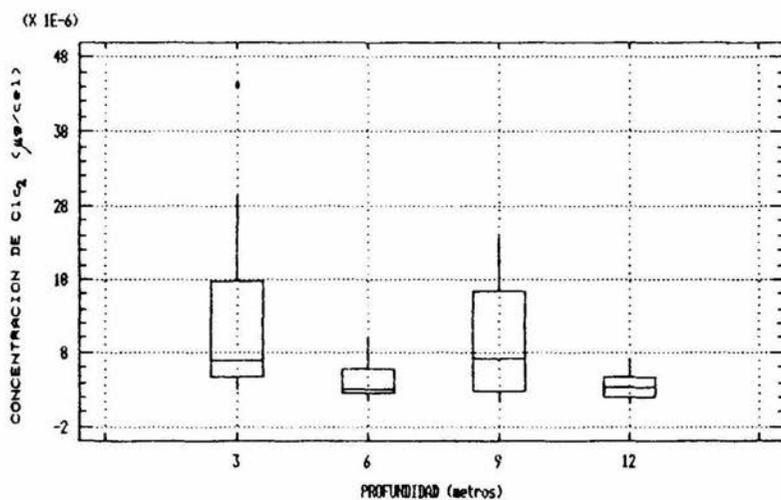


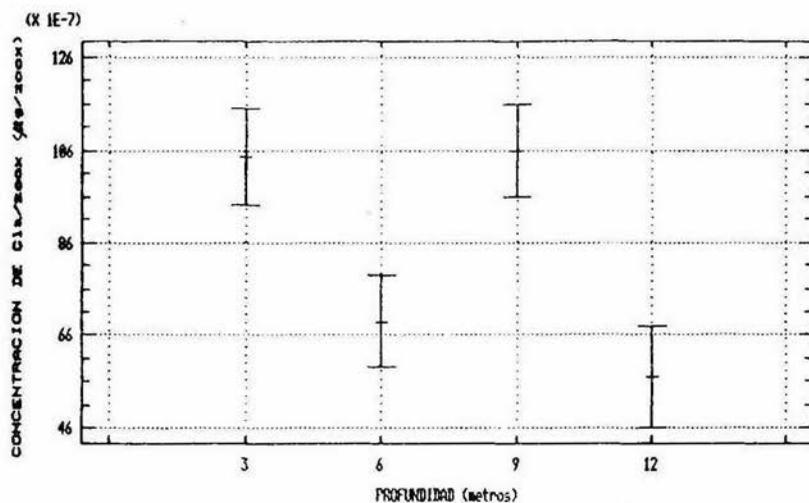
Figura 33. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Zooxantela en cada una de las Profundidades colectadas en el Talud Oeste.

Fuente de variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	4.97440E-010	3	1.65813E-010	11.182	0.0000
Dentro profundidades	1.57179E-009	166	1.49282E-011		
Total (corregido)	2.06923E-009	169			

CUADRO 23. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.
Nota: se excluyeron 16 Valores.

Prof. (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de Confianza al 95% (DMSR)
3	26	1.04577E-005	8.27257E-007	7.65193E-007	9.39871E-006 1.15166E-005
6	38	6.89214E-006	3.49628E-007	7.83847E-007	5.90631E-006 7.87797E-006
9	29	1.05770E-005	1.00811E-006	7.16065E-007	9.57430E-006 1.16797E-005
12	25	5.78295E-006	5.78494E-007	7.78149E-007	4.62303E-006 6.78287E-006
Total	118	8.43689E-006	3.67154E-007	3.67154E-007	7.92125E-006 8.95892E-006

CUADRO 24. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.



Profundidad (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
12	25	5.70295E-006	*
6	30	6.89214E-006	*
3	26	1.04577E-005	*
9	29	1.05770E-005	*

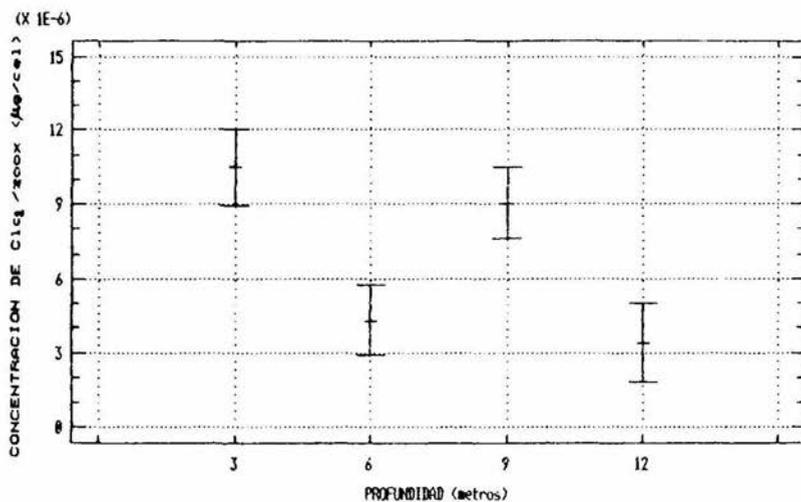
Figura 34. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-a por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Oeste.

Fuente de variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	9.73727E-010	3	3.24576E-010	10.540	0.0000
Dentro Profundidades	3.26147E-009	106	3.07630E-011		
Total (corregido)	4.23520E-009	109			

CUADRO 25. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.
Nota: se excluyeron 16 Valores.

Prof. (m)	Tamaño de muestra	Medio Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalo de confianza al 95% (DMSE)
3	26	1.04793E-005	1.49791E-006	1.02735E-006	3.95394E-006
6	30	4.28719E-006	4.59568E-007	1.01273E-006	2.86712E-006
9	29	9.04729E-006	1.37973E-006	1.03064E-006	7.00294E-006
12	25	3.41244E-006	3.50110E-007	1.10939E-006	1.06283E-006
Total	110	6.80820E-006	5.28889E-007	5.28889E-007	6.06667E-006

CUADRO 26. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila- c_2 por Zooxantela en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.



Profundidad (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
12	25	3.41844E-006	*
6	30	4.28719E-006	*
9	29	3.04729E-006	*
3	26	1.04793E-005	*

Figura 35. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-c₂ por Zooxantela en función de la Profundidad en el Talud Oeste.

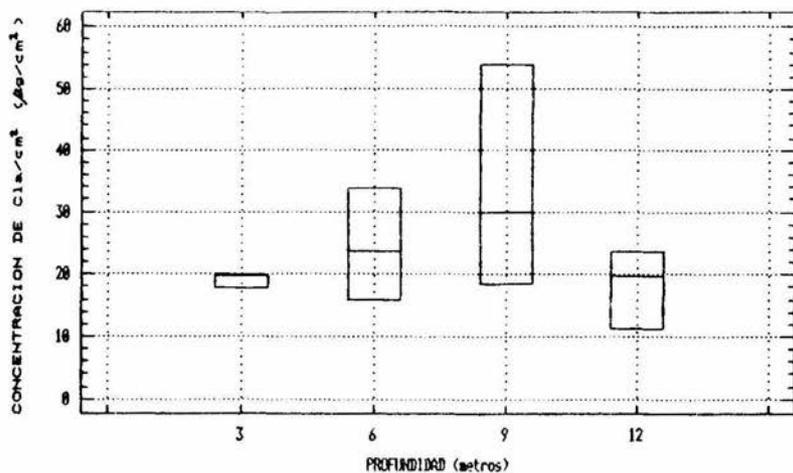


Figura 36. Distribución de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Area en cada una de las Profundidades colectadas en el Talud Oeste.

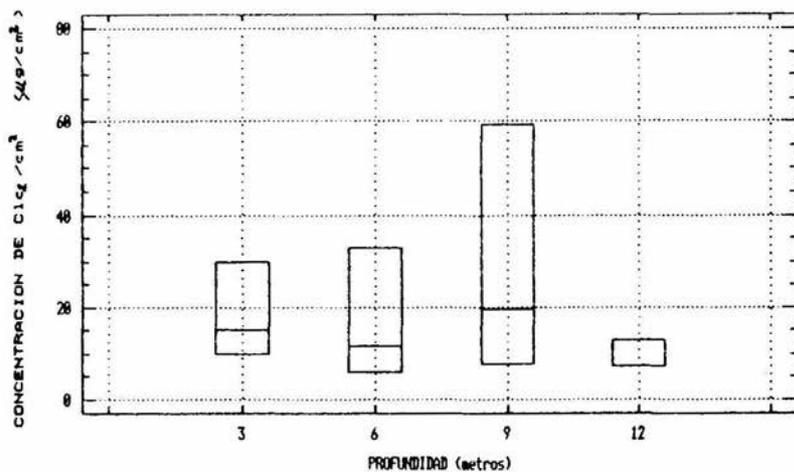


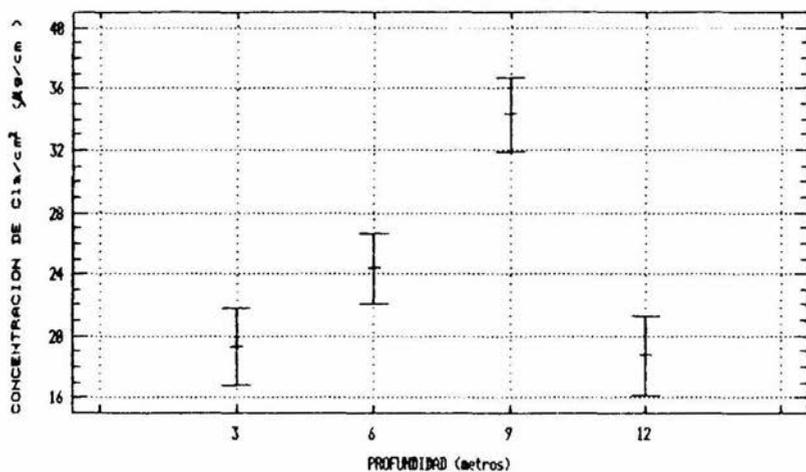
Figura 37. Distribución de la Concentración de Clorofila-c₂ por Unidad de Area en función de la Profundidad en el Talud Oeste.

Fuente de variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	4282.1793	3	1427.3961	17.199	0.0000
Dentro profundidades	8797.1246	166	82.9917		
Total (corregido)	13079.295	169			

CUADRO 27. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste. Nota: se excluyeron 16 valores.

Prof. (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (mancomunado)	Intervalo de Confianza al 95% (BMSR)	
3	26	19.343727	.1978844	1.7866141	16.838498	21.848956
6	30	24.347557	1.3613973	1.6632472	22.015315	26.679798
9	29	34.276650	2.8358928	1.6916889	31.904578	36.648702
12	25	18.778768	1.0237787	1.0219961	16.223925	21.333611
Total	110	24.516888	.8686825	.8686825	23.298987	25.734853

CUADRO 28. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.



Profundidad (m)	Tamaño de muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
12	25	18.778768	*
3	26	19.343727	*
6	30	24.347557	*
9	29	34.276690	*

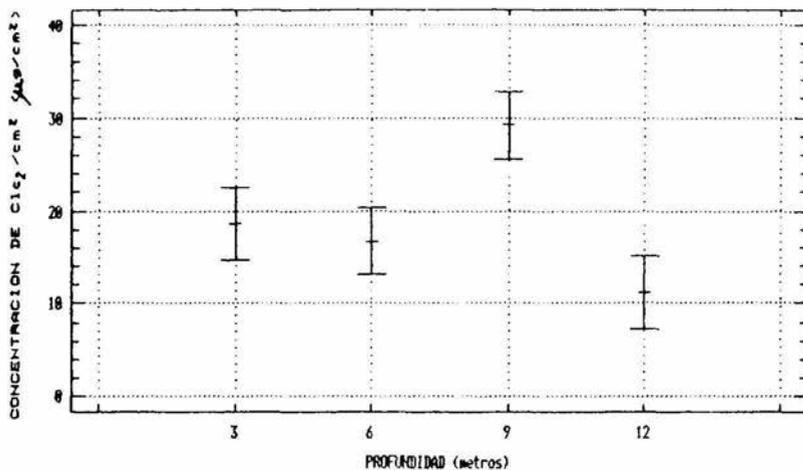
Figura 38. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-a por Unidad de Area en función de la Profundidad en el Talud Oeste.

Fuente de variación	S C	g.l.	C M	F	Nivel de Significancia
Entre profundidades	4068.286	3	1558.9087	7.992	0.0001
Dentro profundidades	26638.613	106	194.7039		
Total (corregido)	25206.819	109			

CUADRO 29. Análisis de Varianza de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste. Nota: se excluyeron 10 valores.

Prof.	Tamaño de muestra	Promedio	Error Est. (interno)	Error Est. (muestreado)	Intervalo de confianza al 95% (DMSR)	
3	26	18.616236	1.6471685	2.7365327	14.779618	22.454062
6	30	16.656752	2.1666344	2.9476733	13.804439	20.229015
9	29	29.146983	4.2458959	2.6911248	25.513571	32.780235
12	25	11.289745	0.5943008	2.7987268	7.296527	15.122963
Total	110	19.174947	1.3264268	1.3384268	17.389393	21.940598

CUADRO 30. Tabla de Medias de la Concentración de Clorofila- c_2 por Unidad de Área en Función de la Profundidad en el Talud Oeste.



Profundidad (m)	Tamaño de Muestra	Promedio	Grupos Homogeneos
12	25	11.209745	*
6	30	16.656752	*
3	26	18.616836	*
9	29	29.146983	*

Figura 39. Intervalos de la Media y Análisis de Rango Múltiple (DMSR al 95%) de la Concentración de Clorofila-c₂ por Unidad de Area en función de la Profundidad en el Talud Oeste. .PN 31

	Cl ₁ /zoox	Cl ₂ /zoox	Cl ₁ /cm ²	Cl ₂ /cm ²	No. Zoox/cm ²
Cl ₁ /zoox	1.0000 (339)	.7122 (339)	.5011 (339)	.3324 (339)	-.5964 (339)
	1.0000	.0000	.0000	.0000	.0000
Cl ₂ /zoox	.7122 (339)	1.0000 (339)	.3479 (339)	.7396 (339)	-.4053 (339)
	.0000	1.0000	.0000	.0000	.0000
Cl ₁ /cm ²	.5011 (339)	.3479 (339)	1.0000 (339)	.6397 (339)	.3039 (339)
	.0000	.0000	1.0000	.0000	.0000
Cl ₂ /cm ²	.3324 (339)	.7396 (339)	.6397 (339)	1.0000 (339)	.2413 (339)
	.0000	.0000	.0000	1.0000	.0000
No. Zoox/cm ²	-.5964 (339)	-.4053 (339)	.3039 (339)	.2413 (339)	1.0000 (339)
	.0000	.0000	.0000	.0000	1.0000

(a)

	Cl ₁ /zoox	Cl ₂ /zoox	Cl ₁ /cm ²	Cl ₂ /cm ²	No. Zoox/cm ²
Profundidad	.2722 (171)	.0209 (171)	-.2477 (171)	-.3387 (171)	-.5552 (171)
	.0004	.7848	.0012	.0000	.0000

(b)

	Cl ₁ /zoox	Cl ₂ /zoox	Cl ₁ /cm ²	Cl ₂ /cm ²	No. Zoox/cm ²
Profundidad	-.2976 (110)	-.3322 (110)	.0502 (110)	-.1302 (110)	.4107 (110)
	.0019	.0005	.5957	.1740	.0000

(c)

Cuadro 31. Análisis de Correlación por Rangos de Spearman

- Las 5 variables de respuesta en las tres estaciones de muestreo.
- Las variables contra profundidad en el talud este.
- Las variables contra profundidad en el talud oeste.

Nota: Coef. de Correlación (Tamaño de la Muestra) Niv. de Sig.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

A) DENSIDAD DE ZOOXANTELAS POR UNIDAD DE AREA.

Los cambios en la densidad poblacional de zooxantelas en los tejidos de varias especies de escleractinios en relación con la profundidad se han discutido en la literatura por varios autores, sin embargo en algunos de estos estudios no se ha discernido entre la influencia de las variaciones en la intensidad luminosa y otros factores relacionados con la profundidad (Drew, 1972; Dustan, 1979; Porter, 1986; Porter et al., 1986, citado en Vareschi y Fricke, 1986).

Se ha reportado que la densidad de zooxantelas se incrementa con la profundidad (Zvalinskii et al., 1980; Titlyanov et al., 1980), que permanece constante (Drew, 1972; Redjale, 1976 citado en Vareschi y Fricke, 1986; Falkowski y Dubinsky, 1981), o que decrece con la misma (Dustan, 1979; Kinsie et al., 1984; McCloskey y Muscatine, 1984; Porter et al., 1984, citado en Fricke et al., 1987; Vareschi y Fricke, 1986).

Al analizar, en primer término, los resultados obtenidos en el talud este (Figura 21), se observa un patrón de comportamiento dependiente de la profundidad, encontrándose una correlación negativa entre ambas variables (Cuadro 31b), esta tendencia había sido ya reportada en la literatura por varios autores para las zooxantelas de escleractinios y otros cnidarios (Dustan, 1979; McCloskey y Muscatine, 1984; Muller-Parker, 1987; Porter et al., 1984, citado en Fricke et al., 1987; Vareschi y Fricke, 1986), se supone que esta variación es una fotoadaptación para obtener mayor captación de luz (Chang et al. 1983; Dustan, 1979, 1982; Falkowski y Dubinsky, 1981; Wethey y Porter 1976).

Los escleractinios han desarrollado varios caminos para incrementar su capacidad de captación de luz a bajas intensidades y/o cambios en la composición espectral de la luz, el aplanamiento del esqueleto incrementa el área de biomasa calcárea expuesta a la luz (Vareschi y Fricke, 1986), así como los requerimientos energéticos se reducen con la profundidad debido a que hay una reducción en la biomasa tisular causada por un decremento en el número de pólipos (Porter et al., 1984).

Por otro lado al analizar los resultados obtenidos en la plataforma arrecifal y el talud oeste (Cuadro 3, Figura 31) se observa que en estas estaciones no existe un patrón de comportamiento como el anteriormente descrito, esto se comprueba al observar la correlación existente entre la densidad de zooxantelas y la profundidad en el talud oeste (Cuadro 32c); mientras que en la plataforma arrecifal se supone lo anterior ya que existe una diferencia significativa entre ambos puntos muestreados, lo cual no es de esperarse pues se supone que esta es una zona homogénea en cuanto a intensidades luminosas, pues la profundidad se mantiene relativamente constante a lo largo de la misma (1.5 a 2 m) y no se aprecian grandes cambios en cuanto a turbiedad del agua, por lo que se asume que existen otros factores que determinan estas diferencias.

En contraste con lo anteriormente expuesto McCloskey y Muscatine (1984) reportan que solo a intensidades luminosas muy atenuadas por la profundidad se observa un decremento en la densidad de células algales, además desde el trabajo inicial de Drew (1972) se ha observado en repetidas ocasiones que la densidad de zooxantelas por unidad de área en los tejidos de escleractinios se mantienen relativamente constantes, entre $1E6$ a $2E6$ células por cm^2 (Muscatine et al., 1985), lo cual sugiere que hay mecanismos de regulación que mantienen la proporción de células simbiotas con la biomasa del huésped (Muscatine y Pool, 1979, citado en Hoegh-Guldberg y Smith, 1989).

Por otro lado la disponibilidad de nutrientes tales como el amonio originado del catabolismo del huésped, pueden limitar el crecimiento de la población de zooxantelas (Cook y D'Elia, 1987), Muscatine (1967) propone que el huésped puede regular esta densidad restringiendo el acceso a los nutrientes esenciales.

Así mismo se ha demostrado la captación y asimilación de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) (Anderson y Burris, 1987, Burris, 1983, 1984, citados en Muscatine et al., 1989; Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Muscatine, 1980b; Muscatine et al., 1989; Summons y Osmond, 1981; Summons et al., 1986; Wilkerson y Trench, 1986) y Fósforo (D'Elia, 1977; Muscatine et al., 1989) por zooxantelas en cnidarios simbióticos incluyendo escleractinios, además se ha comprobado que la disponibilidad de estos nutrientes principalmente el NID son limitantes del crecimiento poblacional zooxantelar (Cook y D'Elia, 1987; Cook et al., 1988; Meyer y Schultz, 1985a, 1985b; Muscatine et al., 1989; Smith y Muscatine,

1986); así mismo se ha comprobado que la adición de amonio y fosfato durante cierto tiempo en pólipos hambrientos produce un incremento transitorio en el índice mitótico de las células algales (Cook y D'Elia, 1987; Cook et al., 1988) y por lo tanto un aumento en la densidad poblacional, por último se sabe que el nitrógeno inorgánico disuelto es el nutriente que más frecuentemente limita la acumulación de biomasa vegetal en los ambientes oligotróficos marinos (Muscatine, et al., 1989).

Por otro lado es probable que la diferencia de comportamiento visualizada entre la estaciones estudiadas se deba básicamente a la posición de las mismas dentro del arrecife, el talud este, correspondiente a la zona de barlovento, es el más expuesto por lo que la mezcla de agua es constante originando un ambiente supuestamente más homogéneo a lo largo de la columna de agua, por lo que se supone que la disponibilidad de nutrientes sea la misma a todas las profundidades, por lo que podría pensarse que esta no es un factor que afecte diferencialmente cada uno de los puntos estudiados, permitiendo que la intensidad luminosa actúe como factor determinante del patrón de comportamiento en esta zona. La plataforma arrecifal y el talud oeste, correspondiente a la zona de sotavento están protegidos de la acción del oleaje y vientos, por lo que se supone que el ambiente sea más heterogéneo, ocasionando que el efecto de la intensidad luminosa no sea un factor determinante de comportamiento en estas zonas, observándose variaciones no lineales e independientes de la profundidad. Por lo que puede ser que los resultados del presente estudio muestren que la distribución de la densidad de zooxantelas por unidad de área en *M. cavernosa* además de estar limitada por la profundidad se vea influenciada por otros factores ambientales que influyen directamente en los procesos fisiológicos de la especie.

B) CONCENTRACION DE CLOROFILAS POR ZOOXANTELA Y POR UNIDAD DE AREA.

Se ha reportado en repetidas ocasiones que las concentraciones de pigmentos clorofílicos se incrementan al decrecer la intensidad luminosa (Berner et al., 1987; Chang et al., 1983; Dustan, 1982; Gatusso y Jaubert, 1984, citado en Gatusso, 1985; Falkowsky y Owens, 1980 y Lee et al., 1982, citados en Berner et al., 1987; McCloskey y Muscatine, 1984; Porter et al., 1984, citado en Vareschi y Fricke, 1986), adaptándose las zooxantelas al decremento en la intensidad luminosa alterando la concentración de clorofilas por célula (Falkowsky et al., 1984); este incremento permite a las colonias más profundas aumentar su capacidad de captación de luz (Gatusso, 1985; Dubinski et al., 1984).

Sin embargo esta tendencia no se observó en los resultados

obtenidos en el presente estudio, ni en los taludes arrecifales (Figuras 24, 25, 28, 29, 34, 35, 38, 39), los cuales presentan una correlación muy baja con la profundidad (Cuadro 31), ni en la plataforma arrecifal, ya que mientras la concentración de Cl_a por zooxantela se mantiene constante en ambos puntos muestreados (Cuadro 3), la concentración de Clc_2 por célula es significativamente diferente en los mismos (Cuadro 5), así mismo, las concentraciones de Cl_a y Clc_2 por unidad de área son significativamente más altas hacia el este de la plataforma arrecifal (Cuadros 7 y 9), dada la heterogeneidad de los resultados obtenidos se puede suponer que son otros los factores, ajenos a la intensidad luminosa, los que están determinando el patrón de distribución de ambos pigmentos.

De acuerdo con Porter (1976, citado en Gatusso, 1985) los corales hermatípicos que poseen pólipos pequeños están adaptados para la captación de luz, y en consecuencia son principalmente autótrofos, mientras que las colonias poseedoras de pólipos grandes están adaptadas para la captura de zooplankton y son esencialmente heterótrofas. Existe una estrecha relación entre la susceptibilidad extrema a la disminución en la intensidad luminosa y el tamaño del pólipo, *M. cavernosa* al poseer pólipos grandes parece ser relativamente independiente a los decrementos en la intensidad luminosa (Rogers 1979, citado en Brown y Howard, 1985).

Por otro lado se ha observado que las concentraciones de pigmentos por célula y por unidad de área están estrechamente relacionadas con la densidad de zooxantelas por centímetro cuadrado, el contenido de clorofila a por célula decrece al aumentar la densidad poblacional, por lo que las zooxantelas que viven a menores densidades poblacionales tendrán los contenidos de Cl_a más altos (Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Muscatine et al., 1989), los resultados obtenidos en el presente concuerdan con lo anteriormente expuesto: se obtuvieron fuertes correlaciones negativas entre la densidad de zooxantelas por unidad de área y la concentración de pigmentos por célula (Cuadro 31). Esta tendencia puede ser indicativa de una disponibilidad reducida de nitrógeno inorgánico disuelto a las células zooxantelares cuando habitan a altas densidades poblacionales (Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Muscatine et al., 1989); en contraparte a la tendencia discutida para el contenido de Clorofilas por célula, se ha observado que la concentración de Cl_a por unidad de área se incrementa al hacerlo la densidad poblacional de células algales (Hoegh-Guldeberg y Smith, 1989); los resultados obtenidos se cifan a este comportamiento, se obtuvieron correlaciones positivas entre la densidad de zooxantelas por unidad de área y la concentración del pigmentos por la misma unidad (Cuadro 31).

El contenido de Clorofilas en algas puede variar debido a dos factores: a) El contenido de Clorofilas se incrementa al decrecer la luz ambiental en analogía a las plantas de luz y sombra en las comunidades vegetales terrestres (Wetthey y Porter, 1976;

Falkowski y Dubinski, 1981; Chang et al., 1983; Porter et al., 1984, citado en Hoegh-Guldberg y Smith, 1989) y b) Por otro lado se ha demostrado que la disponibilidad de nitrógeno inorgánico reduce el contenido de clorofilas en algas marinas (Dawes et al., 1984, Falkowski, 1980 y Granel y Sundback, 1985, citados en Hoegh-Guldberg y Smith, 1989) y zooxantelas de escleractinios (Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Muscatine et al., 1989); dado que los resultados obtenidos muestran que los contenidos mas bajos de clorofila por célula se localizan en la zooxantelas que viven a altas densidades poblacionales, el segundo mecanismo es el que mejor explica la variación de la concentración del pigmento por célula algal con la densidad poblacional.

Por otro lado se sabe que al aumentar la densidad poblacional de zooxantelas, la luz disponible para las células residentes tiende a decrecer en consecuencia al sombreo producido entre las mismas células (Vareschi y Fricke, 1986), sin embargo dado que existe una tendencia al aumento de la concentración por unidad de área al aumentar la densidad poblacional, esta sugiere que el autosombreo en las células residentes no es un factor significativo en la distribución de pigmentos (Muscatine et al., 1979).

El nitrógeno inorgánico disponible para las zooxantelas a las más altas densidades poblacionales es un limitante en la distribución de pigmentos clorofílicos (Cook y D'Elia, 1987). Se ha observado un decremento en el contenido de clorofilas por zooxantela en la anémona marina *Aiptasia pallida* cuando el huésped está hambriento, tal disminución es presumiblemente causada por concentraciones reducidas de nutrientes inorgánicos intracelulares (Smith, 1988; Cook et al., 1988).

Los niveles elevados de amonio incrementan la cantidad de clorofila a por célula en varias especies de escleractinios (Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Muscatine et al., 1989) así como inducen un incremento en la tasa fotosintética (Taylor, 1978, citado en Muscatine et al., 1989) el cual refleja el incremento observado en la concentración de clorofila a por zooxantela.

El decremento observado en el contenido de Cl_a por zooxantela al aumentar la densidad poblacional es análogo a la clorosis que sufren las poblaciones fitoplanctónicas que tienen un suplemento limitado de nitrógeno inorgánico (Falkowski, 1980; Dawes et al., 1984, Graneli y Sundback, 1985 citados en Hoegh-Guldberg y Smith, 1989; Cook et al. 1988).

Por otro lado se sabe que el enriquecimiento de amonio induce un incremento en la tasa fotosintética por unidad de área, el cual refleja el aumento en la concentración de Cl_a por unidad de área y es análogo a la tendencia observada en los cambios de densidad poblacional de las células algales; por otro lado Vareschi y Fricke (1986) observaron una disminución en la concentración de pigmentos por unidad de área al decrecer la profundidad, pero una

correlación parcial reveló que este era causado por un decremento en la densidad de zooxantelas, por lo que se puede inferir que el incremento en la concentración de pigmentos por unidad de área observado en el presente trabajo se debe a la correlación positiva entre la densidad de zoox/cm² y la concentración de pigmentos por unidad de área, de esta manera se tendrá mayor cantidad de pigmentos por unidad de área al aumentar la densidad poblacional.

LITERATURA CITADA

- ARENAS, F.V. 1966. Hidrografía y plancton en el arrecife "La Blanquilla", Veracruz, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- BARNES, D.J. 1970. Coral Skeletons: An explanation of their growth and structure. *Science*. 170: 1305-1308.
- . 1973. Growth in colonial scleractinians. *Bull. Mar. Sci.* 23(2): 280-298.
- and D.L. TAYLOR. 1973. In situ studies of calcification and photosynthetic carbon fixation in the coral *Montastrea annularis*. *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 24: 284-291.
- BERNER, T., Y. ACHITUV, Z. DUBINSKY and Y. BENAHAJU. 1987. Pattern of distribution and adaptation to different irradiance levels of zooxanthellae in the soft coral *Litophiton arboreum* (Octocorallia, Alcyonacea). *Symbiosis*. 3: 23-40.
- BLANK, J.R. and R.K. TRENCH. 1985. *Symbiodinium microadriaticum*, A single species?. *Biol. Sci. and Mar. Sci. Inst.* 6: 113-117.
- BRAVO, R.J. Y R.J. CAMACHO. 1989. Contribución al conocimiento sobre la estructura de la comunidad de corales escleractinios en el arrecife "La Blanquilla", Veracruz, México. Tesis Profesional. E.N.E.P. Iztacala, U.N.A.M. México.

- BROWN, B.E. and L.S. HOWARD. 1985. Assessing the effects of "Stress" on reef corals. *Advances in Marine Biology*. 22: 1-63.
- BURRIS, R.H. 1983. Uptake and assimilation of $^{15}\text{NH}_4$ by a variety of corals. *Mar. Biol.* 75: 151-155.
- BURRIS, R.H. 1984. Nitrogen Metabolism in the coral-algal symbiosis. *Proc. Am. Phil. Soc.* 128: 85-92.
- CARRICART-GANIVET, J.P. 1985. Descripción de las especies de los corales escleractinios de la Isla de Enmedio, Veracruz. Tesis Profesional. E.N.E.P. Iztacala. U.N.A.M., México.
- CHALKER, B.E. 1981. Simulating light saturation curves for photosynthesis and calcification by reef-building corals. *Mar. Biol.* 63: 135-141.
- CHANG, S.S., B.B. PREZELIN and R.K. TRENCH. 1983. Mechanisms of photoadaptation in three strains of the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum*. *Mar. Biol.* 76:219-229.
- COOK, C.B. and C.F. D'ELIA. 1987. Are natural populations of zooxanthellae ever nutrient limited?. *Symbiosis* 4: 199-212.
- and G. MULLER-PARKER. 1988. Host feeding and nutrient sufficiency for zooxanthellae in the sea anemone *Aiptasia pallida*. *Mar. Biol.* 98: 253-262.
- CURTZ, J.B., L.L. ALCANTAR y C.X. CHIAPPA, 1987. Introducción al análisis exploratorio de datos multidimensionales. *Ciencias*, 11: 30-35.
- DAVIES, P.S. 1977. Carbon budgets and vertical zonation of Atlantic reef corals. *Proc. Third. Int. Coral Reef Sym.* (Univ. Miami) 1: 391-396.
- DE LA LANZA, E.G. 1965a. Estudio preliminar de algunos factores físicos y químicos de las aguas costeras de Veracruz, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Química, UNAM México.
- , 1965b. Algunas características hidrográficas del sistema litoral de Veracruz, Ver. *Anales del Instituto de Biología, UNAM.* 36(1-2):47-52.
- D'ELIA, C.F. 1977. The uptake and release of dissolved phosphorus by reef corals. *Limnol. Oceanogr.* 22: 301-315.

- DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACION. Julio, 1975. Acuerdo que establece como zona de Refugio de Flora y Fauna Marinas al Arrecife La Blanquilla, Ver.
- DIÁZ-GARCÉS, J.J. 1966. Estudio Preliminar de la Sistemática y Distribución de la flora marina del Arrecife "La Blanquilla". Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM-México.
- DOMOTOR, S.L. and C.F. D'ELIA. 1984. Nutrient uptake Kinetics and growth of zooxanthellae maintained in laboratory culture. *Mar. Biol.* 80: 93-101.
- DREW, E.A. 1972. The biology and physiology of alga-invertebrate symbiosis: II. The density of symbiotic algal cell in a number of hermatypic hard coral and alcyonaceans from various depths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 8:71-75.
- DUBINSKY, Z., P.G. FALKOWSKI, J.W. PORTER and L. MUSCATINE. 1984. Absorption and utilization of radiant energy by light and shade adapted colonies of the hermatypic coral *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond.* 222: 203-214.
- DUSTAN, P. 1979. Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander, in relation to Depth on a West Indian Coral Reef. *Bull. of Mar. Sci.* 29(1): 79-95.
- DUSTAN, P. 1982. Depth dependent photoadaptation by zooxanthellae of the reef coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 68: 253-264.
- EMERY, K.O. 1963. Estudios regionales. Arrecifes Coralinos en Veracruz, Mex. *Geofísica Internacional*, 3(1):11-17.
- FALKOWSKI, P.G. and Z. DUBINSKY. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. *Nature*, 289: 172-174.
- FALKOWSKI, P.G., Z. DUBINSKY, L. MUSCATINE AND J.W. PORTER. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *Bioscience*. 34:705-709.
- FERRIZ-DOMÍNGUEZ, N.B. 1989. Estudio del comportamiento agresivo de algunas especies de corales escleractinios del arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Tesis Profesional, ENEP Iztacala UNAM.
- FITT, K.W. 1984. The role of chemosensory behavior of *Symbiodinium microadriaticum*, intermediate hosts, and host behavior in the infection of coelenterates and molluscs with zooxanthellae. *Mar. Biol.* 81: 9-17.

- FLORES-COTO, C. 1974. Contribución al conocimiento de las apendicularias del arrecife "La Blanquilla", Veracruz Méx. Anales de Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, 1(1): 41-60.
- FRICKE, H.W., E. VARESCHI and D. SCHLICHTER. 1987. Photoecology of the coral *Leptoseris fragilis* in the Red Sea twilight zone (an experimental study by submersibles). Oecologia, 73: 371-381.
- GATUSO, J.P. 1985. Features of depth effects of *Stylophora pistillata*, an hermatypic coral in the Gulf of Aqaba (Jordan, Red Sea). Procc. Fifth Intnal. Coral Reef Congr. 6: 95-100.
- GIL-TURNES S., and J. CORREDOR. 1981. Studies of photosynthetic pigments of zooxanthellae in caribbean hermatypic corals. Procc. Fourth Intnal. Coral Reef Symposium, Manila. 2: 51-54.
- GOLTERMAN, L.H. 1978. Chlorophyll and phaeophytin, a method for physical and chemical analysis of fresh water. Blackwell Oxford Sci. Publ. 162-167.
- GOREAU, T.F. 1959a. The physiology of skeleton formation in corals: I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. Biol. Bull. 116: 59-75.
- , 1961. Problems of growth and calcium deposition in reef corals. Endeavour. 20: 32-39.
- , 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders. Ann. New York Acad. Sci. 109: 127-167.
- , and N.I. GOREAU. 1959b. The physiology of skeleton formation in corals: II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions on the reef. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 117: 239-250.
- , 1960a. The physiology of skeleton formation in corals: III. Calcification rate as a function of colony weight and total nitrogen content in the reef coral *Manicina areolata*. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole. 118: 419-429.
- , 1960b. The physiology of skeleton formation in corals: IV. On isotopic exchange of calcium between corallium and environment in living and dead reef-building corals. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole 119: 416-427.

- , 1960c. Distribution of labeled carbon in reef-building corals with and without zooxanthellae. *Science*. 131: 668-669.
- and T.J. GOREAU. 1979. Corales y arrecifes coralinos. *Investigacion y Ciencia*. (37): 48-60.
- GREEN, H.G. 1968. Contribución al conocimiento de la sistemática y ecología de las esponjas del arrecife La Blanquilla, Veracruz. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM-México.
- 1977. Sinópsis taxonómica de 13 especies de esponjas del arrecife La Blanquilla, Veracruz, Méx. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 4(1): 78-98.
- HEILPRIN, A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of México. *Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia*, 42: 303-316.
- HOEGH-GULDBERG, O. y G.J. SMITH. 1989. Influence of the population density of zooxanthellae and supply of ammonium on the biomass and metabolic characteristics of the reef corals *Seriatopora hystrix* and *Stylophora pistillata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57: 173-186.
- HORTA-PUGA G. Y CARRICART-GANIVET, J.P. 1990. *Stylaster roseus* (Pallas, 1766): First record of a Stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa) in the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 47(2): 575-576.
- IUCN. 1984. Directory of corals reefs of international importance. Vol. 1. Caribbean and East Pacific. USA.
- JACQUES, T.G., N. MARSHALL, and M.E.Q. PILSON. 1983. Experimental Ecology of temperate scleractinian coral *Astrangia danae*: II. Effect of temperature, light intensity and symbiosis with zooxanthellae on metabolic rate and calcification. *Mar. Biol.* 76: 135-148.
- JEFFREY, S.W. and G.F. HUMPHREY. 1975. New spectrophotometric equations for determining Chlorophyll a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen*. 167: 191-194.
- JOHANNES, R.E. and W.J. WIEBE. 1970. Method for determination of coral tissue biomass and composition. *Limnol Oceanogr.* 15: 822-824.
- KAWAGUTI, S. and D. SAKUMOTO. 1948. The effect of light on the calcium depositin of corals. *Oceanogr. Inst. Taiwan Bull.* 4:65-70.

- KEVIN, J.J., W.T. HALL, J.J.A. MACLAUGHLIN, AND P.A. ZAHL. 1969. *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, a revised taxonomic description, ultrastructure. J. Phycol. 5: 341-350.
- KINSIE, R.A., P.L. JOKIEL and R.YORK. 1984. Effects of light on altered spectral composition on coral zooxanthellae associations and on zooxanthellae in vitro. Mar. Biol. 78:239-248.
- KUHLMAN, D.H. 1975. Charakterisierung der Korallenriffe vor Veracruz/Mexiko (Characterization of the coral reefs of Veracruz, México). Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie, 60(4):495-521.
- LANG, J.C. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. Bull. Mar. Sci., 23(2): 260-279.
- LELETKIN, V.A. y V.I. ZVALINSKY. 1981. Photosynthesis of coral zooxanthellae from different depths. Procc. of the fourth International Coral Reef Symposium, Manila. 2: 33-37.
- LEWIS, D.H. and D.C. SMITH. 1971. The autotrophic nutrition of symbiotic marine coelenterates, with special reference to hermatypic corals: I. Movement of photosynthetic products between the symbionts. Proc. Roy. Soc. Lond. 178: 111-129.
- LIPSTEIN D.A. 1989. Analisis retrospectivo del crecimiento de *Montastrea annularis* (Ellis y Solander, 1786) del Arrecife de Enmedio, Veracruz. Tesis Profesional. ENEP Iztacala, UNAM México.
- LOEBLICH, A.R. III. and J.L.SHERLEY. 1979. observations on the theca of the motile phase of free living and symbiotic isolates of *Zooxanthella microadriatica* (Freudenthal) Comb. Nov. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 59: 195-205.
- LOREZEN, C.J. and S.W. JEFFREY. 1978. Determination of chlorophyll in seawater. UNESCO Technical papers in marine Sciences. 35: 1-20.
- LOT-HELGUERAS, A. 1968. Estudios sobre fanerógamas marinas en las cercanías de Veracruz, Ver. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- MARSH, J.A. 1970. Primary productivity of reef building calcareous red algae. Ecology. 51: 255-263.
- MCCLOSKEY, A.R. AND L. MUSCATINE. 1984. Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata*

- as a function of depth. Proc. R. Soc. Lond. 222: 215-230.
- MEYER, J.L. and E.T. SCHULTZ. 1985a. Migrating haemulid fishes as a source of nutrients and organic matter on coral reefs. Limnol. Oceanogr. 30: 146-156.
- , 1985b. Tissue condition and growth rate of corals associated with schooling fish. Limnol. Oceanogr. 30: 157-166.
- MUSCATINE, L. 1973. Nutrition of corals. In: Endean and Jones (eds.). Biology and Geology of Coral Reefs. Academic Press, Inc. New York. Vol. 1, Biol. I.
- , 1980a. Productivity of zooxanthellae. pp. 381-402. in Primary productivity in the sea. P.G. Falkowski, (ED.) Plenum Press, New York.
- , 1980b. Uptake retention and release of nutrients by marine algae-invertebrate associations. In: Cook, C.B., P.W. Pappas and E.D. Rudolph (Eds.); Cellular interactions in symbiotic and parasitic associations, pp 229-244. Columbus: Ohio State University Press.
- , P.G. FALKOWSKI, P.A. COOK and L.R. MCCLOSKEY. 1989. The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. Proc. R. Soc. Lond. 236: 311-324.
- , L.R. MCCLOSKEY and Y. LOYA. 1985. A comparison of the growth rates of zooxanthellae and animal tissue in the red sea coral *Stylophora pistillata*. In: Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium, Vol 6, pp 119-123.
- and R.E. MARIAN. 1981. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. Limnol. Oceanogr. 26(4): 601-611.
- , J.W. PORTER and I.R. KAPLAN. 1989. Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. Mar. Biol. 100: 185-193.
- PEARSE, V.B. and MUSCATINE, L. 1971. Role of symbiotic algae zooxanthellae in coral calcification. Biol. Bull. 141: 350-363.
- PEMEX-SECRETARIA DE MARINA. 1987a. Evaluación de los corales escleractinios del sistema arrecifal del Puerto de Veracruz. (GPTA-E-01187) México D.F.: Subdirección de planeación y coordinación. Gerencia de coordinación y

control de protección ambiental, Dirección general de Oceanografía.

- 1987b. Informe del estudio de evaluación de corales escleractinios: Arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Subdirección de planeación y coordinación. Gerencia de coordinación y control de protección ambiental, Dirección general de Oceanografía.
- PORTER, J.W. 1986. Photoadaptation to reduced light intensity due to shade versus depth: A comparison in scleractinian corals. 50th Ann. Meet. Amer. Soc. Limn. Ocean. University of Rhode Island.
- RANNEFELD, J.W. 1972. The stony corals of Enmedio Reef of Veracruz Mexico. Master's Thesis. Texas A y M University. 104 pp.
- RESENDEZ, M.A. 1971. Peces colectados en el Arrecife La Blanquilla Veracruz, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 42:7-30.
- RINKEVICH, B. and LOYA, Y. 1984. Does light enhance coral calcification in hermatypic corals?. Mar. Biol. 80: 1-6.
- SANTIAGO, F.V. 1977. Estudios taxónomicos y algunos aspectos ecológicos sobre las medréporas del arrecife "La Blanquilla", Veracruz. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- SECRETARIA DE MARINA. 1978. Temperatura y salinidad en los puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe, México, Dirección General de Oceanografía, México.
- SCHOENBERG, D. 1975. Gel electrophoresis patterns of *Gymnodinium microadriaticum* (Dinophyceae) from benthic marine invertebrates. J. Phycol. 11 (Abstract supplement), p.15.
- SCHUMACHER H. 1978. Arrecifes coralinos, su extensión, mundo animal y ecología. Barcelona, España. OMEGA
- SMITH, G.J. and L. MUSCATINE. 1986. Regulation of zooxanthellae cell division in the sea anemone *Aiptasia pulchella*: the influence of ammonium, phosphate, and host feeding. (Abstract, Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography, University of Rhode Island).
- SMITH, W.F. 1954. Gulf of Mexico Madreporaria. In: Galtsoff, D.S. (ED). Gulf of Mexico it's origin, waters and marine life. Fish. Bull. 291-295.

- SMITH, G.J. 1988. Ontogenetic influences of host ontogeny and nutritional status of zooxanthellae population density and growth rate. *Endocytobiosis Cell. Res.* 5: 125-131.
- STROMGREN, T. 1976. Skeleton growth of the Hydrocoral *Millepora complanata* Lamarck, in relation to light. *Limnol. Oceanogr.* 21(1): 156-160.
- SUMMONS, R.E., T.S. LOAG and C.B. OSMOND. 1986. The effect of ammonium on photosynthesis and the pathway of ammonium assimilation in *Gymnodinium microadriaticum* in vitro and symbiosis with tridacnid clams and corals. *Proc. R. Soc. Lond.* 227: 147-159.
- and C.B. OSMOND. 1981. Nitrogen assimilation in the symbiotic marine alga *Gymnodinium microadriaticum* direct analysis of ¹⁵N incorporation by GC-MS methods. *Phytochemistry*, 20:575-578.
- TAYLOR, D.L. 1969. On the regulation and maintenance of algal numbers in zooxanthellae-coelenterate symbiosis, with a note on the nutritional relationship in *Anemonia sulcata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 49: 1057-1066.
- TITLYANOV, E.A., M.G. SHAPOSHNIKOKA and V.I. ZVALINSKII. 1980. Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance. I. Contents and native state of photosynthetic pigments in symbiotic microalgae. *Photosynthetica*. 14: 413-421.
- TOMMASI, L.R. 1966. Sobre algunos equinodermos da regino do Golfo de México e du mar dos Antillas. *Anales del Instituto de Biología. UNAM*, 37: 155-165.
- TRENCH, R.K. 1971a. The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates I. The assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by two marine coelenterates. *Procc. Roy. Soc. London.* 177: 225-235.
- 1971b. The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates II. Liberation of fixed ¹⁴C by zooxanthellae in vitro. *Procc. Roy. Soc. London.* 177: 237-250.
- , and R.J. BLANK. 1987. *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, *S. goreauii* sp. nov., *S. kawagutii* sp. nov. and *S. pilosum* sp. nov.: Gymnodinoid dinoflagellate symbionts of marine invertebrates. *J. Physiol.* 23: 469-481.
- TUKEY, J.W. 1977. *Exploratory data analysis.* Princeton University, USA: Addison-Wesley.

- TYTLER, E.M., and P.S. DAVIES. 1980. The budget of photosynthetically derived in the *Anemonia sulcata* (Pennant) symbiosis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 99: 257-269.
- VARESCHI, E. and H. FRICKE. 1986. Light response of a scleractinian coral (*Plerogyra sinuosa*). Mar. Biol. 90: 395-402.
- VEGA, R.F. y V. ARENAS. 1965. Resultados preliminares sobre la distribución del plancton y datos hidrográficos del arrecife "La Blanquilla", Veracruz, Ver. Annal. Inst. Biol. U.N.A.M. 36: 53-59.
- VILLALOBOS, A.F. 1971. Estudios ecológicos en un arrecife coralino en Veracruz, México. En: Coloquio sobre investigaciones y recursos del Mar Caribe y regiones adyacentes. UNESCO. 531-545.
- WELLS, J.W. 1957. Coral reefs. In: J.W. Hedgpeth (Ed.), Treatise on marine ecology and paleoecology. Geol. Soc. Amer. Mem. 67, 1: 609-631.
- WHETHEY, D.S. and J.W. PORTER. 1976. Sun and shade differences in productivity of reef corals. Nature, 262:281-282.
- WILKERSON, F.P. and R.K. TRENCH. 1986. Uptake of dissolved inorganic nitrogen by the symbiotic clam *Tridachna gigas* and the coral *Acropora* s.p. Mar. Biol. 93: 237-246.
- YONGE, C.M. 1930. Studies on the physiology of corals. I. Feeding mechanisms and food. Scientific report on the Great Barrier Reef Expedition. 1(2): 13-57.
- , 1973. The nature of reef-building (Hermatypic) corals. Bull. Mar. Sci. 23: 1-16.
- ZVALINSKII, V.I., V.A. LELETKIN, E.A. TITLYANOV and M.G. SHAPOSANKOVA. 1980. Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance. 2. Oxygen exchange. Photosynthetica. 14: 422-430.