

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANÁLISIS RETROSPECTIVO DEL
CRECIMIENTO DEL CORAL HERMATÍPICO
MONTASTRAEA ANNULARIS (ELLIS Y
SOLANDER, 1786) EN ARRECIFES DEL
ATLÁNTICO MEXICANO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

M. EN C. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARTÍN MERINO IBARRA

MÉXICO, D.F.

2000

778314



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 Aurora, Juan Pablo y Daniela,

mi vida entera

AGRADECIMIENTOS

El apoyo institucional para la realización de esta tesis provino en un principio del Instituto de Investigación Oceanográfica del Golfo y Mar Caribe de México (Secretaría de Marina) y después de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, así como del presupuesto institucional del Dr. Martín Merino en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. Parte del trabajo de campo se realizó durante el crucero oceanográfico CIRCAM-II, a bordo del B/O “Justo Sierra” de la UNAM, y fue apoyado por los proyectos DGON-05/93-EEFCP (Secretaría de Marina) y D112-903578 y 4120P-N9607 (CONACyT). En cada uno de los manuscritos generados se pormenorizan otros agradecimientos. El apoyo, sugerencias y comentarios de los miembros de mi Comité Tutelar, doctores Martín Merino (Director de la Tesis), Eric Jordán, Roberto Iglesias y Enrique Martínez, así como de los otros miembros del sínodo, doctores Margarita Gallegos, Xavier Chiappa y Adolfo Molina, fueron esenciales para poder llevar a buen término el trabajo. La ayuda brindada por Javier Aldeco y Cuahutémoc León para realizar los “n” trámites de pesadilla en la Facultad de Ciencias fue invaluable. Asimismo, la ayuda de Sergio Castillo en la determinación del fósforo en las bandas de crecimiento, con todas las horas de desvelo y “pleito” con el autoanalizador, fue clave para los resultados obtenidos.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
II. OBJETIVOS	8
Objetivo general	8
Objetivos particulares	8
III. ANTECEDENTES	9
Factores limitativos del desarrollo arrecifal coralino	9
Arrecifes coralinos en el Atlántico mexicano	15
La calcificación y el crecimiento de los corales	22
Bandas de crecimiento en los esqueletos de corales escleractinios	25
Los esqueletos coralinos como indicadores de la química del agua y la reconstrucción de ambientes pasados	28
IV. RESULTADOS	30
Manuscrito 1. Carricart-Ganivet, J.P., G. Horta-Puga, M.A. Ruiz-Zárate & E. Ruiz-Zárate. 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico <i>Montastrea annularis</i> (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. Rev. Biol. Trop. 42(3): 515-521	33
Manuscrito 2. Carricart-Ganivet, J.P., A.U. Beltrán-Torres, M. Merino & M.A. Ruiz-Zárate. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral <i>Montastraea Annularis</i> (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. Bull. Mar. Sci. 66(1): 215-224	41

Manuscrito 3. Carricart-Ganivet, J.P. & M. Merino. Growth responses of the reef-building coral <i>Montastraea annularis</i> along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. en prensa	52
Manuscrito 4. Evaluación de las concentraciones de fósforo inorgánico en las bandas de crecimiento de <i>Montastraea annularis</i>	70
V. DISCUSIÓN GENERAL	80
Formación de las bandas de crecimiento	80
Determinación de la densidad esquelética	80
Variaciones intra-arrecife	84
Variaciones temporales	85
Relaciones entre los parámetros de crecimiento	86
El concepto de “estiramiento”	87
VI. CONCLUSIONES	94
VII. LITERATURA CITADA	96

RESUMEN

En este estudio se hizo un análisis retrospectivo de la extensión esquelética, la densidad y la tasa de calcificación en el coral hermatípico de mayor importancia ecológica en la región del Gran Caribe: *Montastraea annularis*, utilizando las bandas de crecimiento anual, en arrecifes que se desarrollan bajo distintas condiciones ambientales. Los valores obtenidos en los tres parámetros de crecimiento estudiados probablemente representan el ámbito completo de variabilidad en el crecimiento de la especie. Se describe y discute el método de congelamiento, una alternativa a los procedimientos más costosos para medir densidad, basado en la diferencia de peso de fragmentos esqueléticos después de haber sido invadidos por agua y congelados. Se estudiaron las tendencias temporales y espaciales generales en el crecimiento. Ninguno de los tres parámetros de crecimiento reflejó cambios en las condiciones ambientales durante el lapso de tiempo representado por los corales en todos los arrecifes estudiados. Este es el primer trabajo en donde los cambios en los tres parámetros de crecimiento en esqueletos de *M. annularis* se analizan de manera simultánea a lo largo de un gradiente de influencia continental. La densidad esquelética y la tasa de calcificación se incrementaron conforme la influencia continental sobre los arrecifes disminuye, mientras que la tasa de extensión esquelética presentó un patrón inverso. Se analizaron las relaciones entre los parámetros de crecimiento y se propone una interpretación funcional de éstas, introduciendo el concepto de estiramiento, indicador sencillo de la forma en que la calcificación se convierte en extensión esquelética en función de las condiciones ambientales a las cuales se encuentran expuestos los corales. Después de haber analizado los contenidos de fósforo inorgánico por banda anual de crecimiento en corales recolectados en todos los arrecifes estudiados, se hizo evidente que para poder obtener resultados confiables, que permitan la correlación con el ambiente, es necesario mejorar la técnica de recuperación de fósforo.

ABSTRACT

A retrospective analysis of skeletal extension, density and calcification rate of the mayor reef-building coral of the wider Caribbean: *Montastraea annularis* was performed, using the annual growth bands, in reefs developed under several environmental conditions. The three growth parameter data probably represent the full range of variability in this species skeletal growth. The freezing method, an alternative to the more expensive density measurement procedures, based on the weight change of skeleton fragments after water invasion and freezing, is described and discussed. Temporal and spatial general tendencies were studied. None of the growth variables reflected environmental changes for the period of time represented by the corals in all reefs studied. This is the first research where the changes in the three growth variables in skeletons of *M. annularis*, along a continental influence gradient, are analyzed simultaneously. Skeletal density and calcification rate increased with continental influence decrease, while extension followed an inverse trend. Relations between the growth variables were analyzed and a functional interpretation of these relations is proposed, introducing the stretching concept, a simple indicator of how calcification is converted into skeletal extension as a function of the environmental conditions to which corals are exposed. After analyzing the contents of inorganic phosphorus per annual growth band in specimens collected in all the reefs studied, it was evident the necessity of improvement of the phosphorus recovery method from the skeleton, in order to obtain confident results that allow correlation with the environment.

I. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son estructuras biogénicas de carbonato de calcio que se elevan desde el fondo hasta la superficie del agua en los mares tropicales; tienen una gran resistencia al oleaje y están compuestos por los esqueletos de los organismos hermatípicos o constructores arrecifales (Wells 1957). Se consideran entre las estructuras geológicas más conspicuas de la superficie terrestre, cubren alrededor del 15% del suelo marino entre los 0 y 30 m de profundidad y forman alrededor del 0.2% del área oceánica mundial (Smith 1978). Ecológicamente, dada la cuidadosa repartición de los recursos del arrecife por parte de sus habitantes, son considerados, junto con los bosques tropicales lluviosos, dentro de los ecosistemas más diversos del planeta.

Se presentan principalmente entre el trópico de Cáncer y el de Capricornio (Fig. 1), confinados a las aguas someras tropicales, en donde los organismos constructores pueden precipitar carbonato de calcio de manera más rápida que la dispersión del mismo. De tal forma, los arrecifes coralinos son el resultado de la combinación de las capacidades constructoras de algunos organismos y de fuerzas destructoras, en donde son partícipes agentes físicos, químicos o biológicos (Barnes y Chalker 1990). La alta diversidad en estos ecosistemas se debe a que los esqueletos de los organismos constructores conforman una multiplicidad de hábitats que pueden albergar a gran cantidad de organismos (Yonge 1963, Connell 1978).

En las costas orientales de México existen formaciones arrecifales desde el sur del Caribe mexicano hasta la altura de la laguna de Tamiahua, en el Golfo de México (Fig. 2). Estos arrecifes forman parte de la provincia biogeográfica del Mar Caribe (Milliman 1973) y son muy similares en cuanto a su biota a cualquier otro ecosistema arrecifal de dicha provincia, lo cual puede ser explicado por la relativamente pequeña extensión del sistema caribeño así como por su patrón de circulación, lo que permite la, relativamente fácil, dispersión de larvas dentro de la zona (Jordán 1993). Por ejemplo, Jordán (1992) puntualizó que el proceso de recolonización de *Acropora palmata* en los arrecifes frente al Puerto de Veracruz, después de una mortalidad masiva, puede estarse llevando al cabo con larvas provenientes desde los arrecifes del Banco de Campeche o incluso desde el Caribe.

A pesar de la similitud en cuanto a biota entre las zonas y los arrecifes de la región, existen diferencias principalmente de desarrollo relativo y estructura comunitaria, que forman

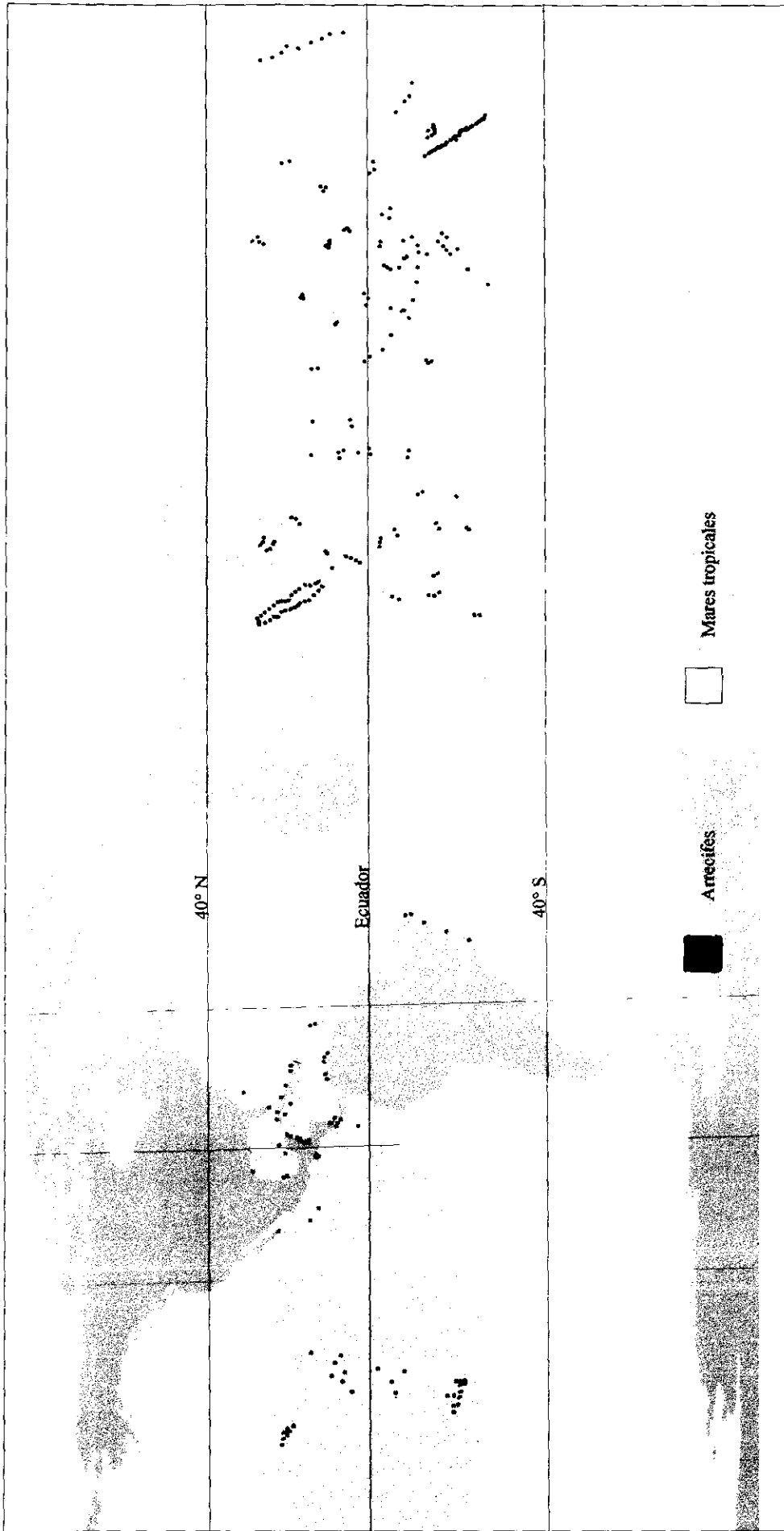


Fig. 1. Distribución mundial de los arrecifes coralinos

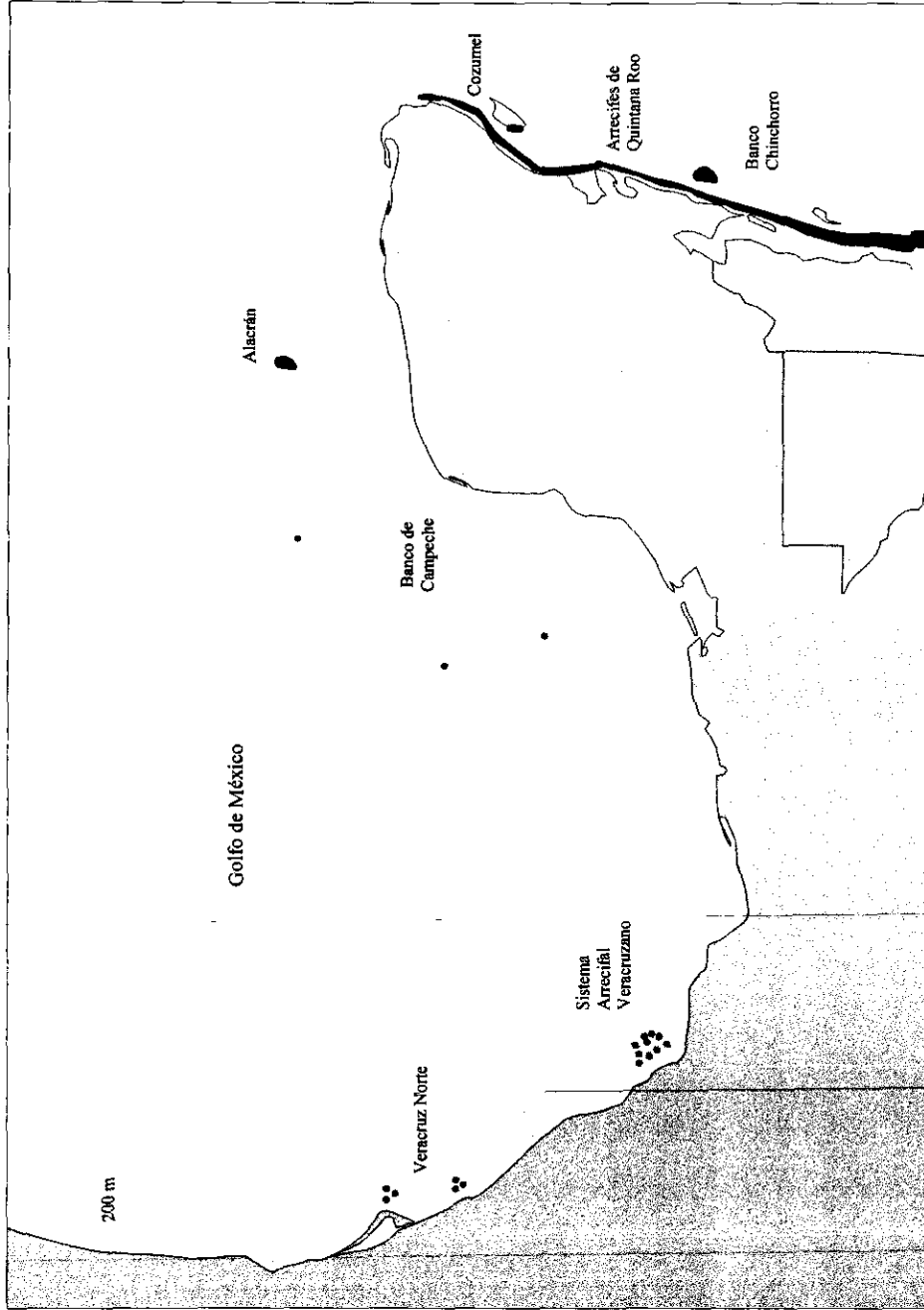


Fig. 2. Arrecifes de coral en el Atlántico mexicano

un gradiente que va del Caribe mexicano hacia el Golfo de México y, dentro de este, del Banco de Campeche hacia Veracruz. Estas diferencias probablemente reflejan las variaciones en las condiciones fisiográficas, geomorfológicas e hidrológicas, asociadas a la ubicación geográfica de los distintos arrecifes.

Para entender la distribución de los arrecifes coralinos hay que tomar en cuenta que los principales responsables de formar la estructura básica de los mismos son los corales. Sin embargo, no todos los corales pueden formar arrecifes. El término coral agrupa a una gran variedad de organismos del Phylum Cnidaria, de forma polipoide, que presenta esqueleto y son de hábitos sésiles bénticos; estrictamente marinos, se distribuyen desde las zonas costeras hasta las grandes profundidades, principalmente en sustratos duros (Cuadro 1). Entre los corales destacan aquellos del Orden Scleractinia, caracterizados por presentar un exoesqueleto de carbonato de calcio (CaCO₃, aragonita) secretado por la epidermis de la base del pólipo, en la denominada capa calicoblástica. Ahora bien, aquellas especies capaces de formar arrecifes o hermatípicos no se distinguen de otras por diferencias estructurales básicas, lo que las separa de aquellas que no lo son es la presencia de algas unicelulares endozóicas simbiotes, conocidas generalmente como zooxantelas, en su tejido gastrodérmico (Wells 1957, Goreau 1959a).

Cuadro 1. Grupos taxonómicos de corales y nombres comunes (* grupos en donde existen formas hermatípicos)

Clase	Subclase	Orden	Nombre común
Hydrozoa		Milleporina*	Corales de fuego
		Stylasterina	Corales violeta
Anthozoa	Alcyonaria	Alcyonacea	Corales blandos
		Gorgonacea	Corales córneos
		Helioporacea*	Corales azules
		Stolonifera	Coral órgano (<i>Tubipora</i>)
	Zoantharia	Scleractinia*	Corales verdaderos o madreporicos
	Cerianthipataria	Anthipataria	Corales negros

Se ha propuesto que la relación simbiótica alga-coral, además de conferirle características autótrofas al coral, le otorga varias ventajas fisiológicas, como la eliminación de desechos metabólicos, entre los que destacan el bióxido de carbono y

compuestos de fósforo y nitrógeno (Yonge 1963), la contribución directa de compuestos orgánicos (Porter 1974), la concentración y reciclaje de nutrientes limitativos como el fósforo y el nitrógeno (Muscatine *et al.* 1989) y el acrecentamiento de la calcificación (Goreau 1959a, Chalker 1981). Esta última ventaja les permite a los corales hermatípicos depositar el carbonato de calcio de sus esqueletos a una tasa más rápida que los corales ahermatípicos y, aunque esto ha sido cuestionado recientemente (Marshall 1996), Fang *et al.* (1989) demostraron que la tasa de calcificación es sostenida por la disponibilidad de ATP, derivada de la actividad celular, con lo que las zooxantelas promueven la mayor tasa de calcificación. Así, los esqueletos de los corales formadores de arrecifes son los “ladrillos” en la construcción de la estructura del ecosistema. En otras palabras, la habilidad que tienen los corales para usar la energía del sol y acrecentar su calcificación, es la clave de la existencia de todos los arrecifes modernos.

A principios de la década de los setenta, Knutson *et al.* (1972) descubrieron que los esqueletos de algunos corales escleractinios contienen un registro anual de crecimiento por bandas de distinta densidad, que se revela cuando son radiografiados. Desde su descubrimiento, las bandas anuales de crecimiento han demostrado que contienen información valiosa tanto del propio crecimiento, como de las condiciones bajo las cuales este crecimiento se llevó al cabo, con lo que se abrió el camino para la reconstrucción ambiental de largos períodos de tiempo en las zonas tropicales (Barnes y Lough 1993, 1996). Sin embargo, el desarrollo de la dendrocronología como ciencia de los estudios de los anillos de los árboles, se fundó bajo el entendimiento de los mecanismos implicados en la formación de dichos anillos. Lejos de eso, en los estudios de la formación de las bandas anuales coralinas se ha prestado poca atención a la manera en que los esqueletos crecen y registran información (Barnes *et al.* 1995). Afortunadamente se empieza a reconocer que dicho entendimiento es fundamental para una correcta interpretación de los registros y que la reconstrucción de registros reales y útiles requiere de un mejor conocimiento y entendimiento de como los esqueletos coralinos crecen (Dunbar y Cole 1993, Barnes *et al.* 1995).

Montastraea annularis (Ellis y Solander, 1786) *sensu lato* es el coral hermatípico más abundante, con mayor distribución y el más estudiado del Gran Caribe (Goreau 1959b). Sus características esqueléticas se han utilizado para estudiar cambios locales y globales en el ambiente (Hudson 1981, Tomascik y Sander 1985, Knowlton *et al.* 1992).

Para arrecifes mexicanos no existen publicaciones sobre crecimiento de corales hermatípicos; se cuenta sólo con los trabajos al nivel de tesis de Rannefeld (1972), quien registró la tasa de crecimiento de *Acropora palmata* usando la técnica de tinción con rojo de alizarina y el de Lipstein-Dawson (1989), quien registró la extensión esqueletal, por técnica radiográfica, en *Montastraea annularis*. Ambos estudios fueron realizados en el Arrecife de Isla de Enmedio, en el SAV.

II. OBJETIVOS

Objetivo general

Dada la importancia de estudiar el crecimiento coralino y la escasez de trabajos sobre este tópico en México, el presente trabajo tiene como objetivo general hacer un análisis retrospectivo del crecimiento del coral hermatípico *M. annularis sensu* Weil y Knowlton (1994), en diversos arrecifes del Atlántico mexicano, sujetos a diferentes condiciones ambientales, para ampliar nuestro conocimiento y entendimiento sobre el crecimiento coralino. Los arrecifes que se seleccionaron para este estudio reflejan el gradiente ambiental Caribe—Banco de Campeche—Veracruz, así como gradientes de influencia continental dentro de cada una de las zonas. Estos arrecifes son: Xahuayxol y Puerto Morelos (al sur y norte del Caribe mexicano, respectivamente), Alacrán, Cayo Arenas, Triángulo Oeste y Cayo Arcas (de nordeste a sudoeste en el Banco de Campeche), y Anegada de Adentro e Isla Verde (de norte a sur en el SAV— grupo norte).

Objetivos particulares

1. Añadir información sobre la extensión esqueletal, la densidad y la tasa de calcificación al banco de datos de crecimiento coralino de *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano.
2. Desarrollar un nuevo método, simple y barato, para la determinación de la densidad al nivel de las bandas de crecimiento de corales escleractinios
3. Estudiar tendencias generales, temporales y espaciales en el crecimiento de *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano, comparándolas con las de otros arrecifes del Caribe.
4. Analizar las relaciones entre la extensión esqueletal, la densidad y la tasa de calcificación en *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano.

Para arrecifes mexicanos no existen publicaciones sobre crecimiento de corales hermatípicos; se cuenta sólo con los trabajos al nivel de tesis de Rannefeld (1972), quien registró la tasa de crecimiento de *Acropora palmata* usando la técnica de tinción con rojo de alizarina y el de Lipstein-Dawson (1989), quien registró la extensión esquelética, por técnica radiográfica, en *Montastraea annularis*. Ambos estudios fueron realizados en el Arrecife de Isla de Enmedio, en el SAV.

II. OBJETIVOS

Objetivo general

Dada la importancia de estudiar el crecimiento coralino y la escasez de trabajos sobre este tópico en México, el presente trabajo tiene como objetivo general hacer un análisis retrospectivo del crecimiento del coral hermatípico *M. annularis sensu* Weil y Knowlton (1994), en diversos arrecifes del Atlántico mexicano, sujetos a diferentes condiciones ambientales, para ampliar nuestro conocimiento y entendimiento sobre el crecimiento coralino. Los arrecifes que se seleccionaron para este estudio reflejan el gradiente ambiental Caribe—Banco de Campeche—Veracruz, así como gradientes de influencia continental dentro de cada una de las zonas. Estos arrecifes son: Xahuayxol y Puerto Morelos (al sur y norte del Caribe mexicano, respectivamente), Alacrán, Cayo Arenas, Triángulo Oeste y Cayo Arcas (de nordeste a sudoeste en el Banco de Campeche), y Anegada de Adentro e Isla Verde (de norte a sur en el SAV— grupo norte).

Objetivos particulares

1. Añadir información sobre la extensión esquelética, la densidad y la tasa de calcificación al banco de datos de crecimiento coralino de *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano.
2. Desarrollar un nuevo método, simple y barato, para la determinación de la densidad al nivel de las bandas de crecimiento de corales escleractinios
3. Estudiar tendencias generales, temporales y espaciales en el crecimiento de *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano, comparándolas con las de otros arrecifes del Caribe.
4. Analizar las relaciones entre la extensión esquelética, la densidad y la tasa de calcificación en *M. annularis* en arrecifes del Atlántico mexicano.

5. Utilizar la información generada para discutir el proceso de crecimiento coralino en general y las posibles respuestas de crecimiento de *M. annularis* a distintas condiciones ambientales.
6. Evaluar las concentraciones de fósforo inorgánico en las bandas de crecimiento de algunos de los esqueletos estudiados, para aportar nueva información sobre la hipótesis de que la composición química de los esqueletos coralinos refleja la química del agua en el momento de su formación.

III. ANTECEDENTES

Factores limitativos del desarrollo arrecifal coralino

Cabría esperar que en cualquier lugar donde existieran corales hermatípicos se formaran arrecifes, pero esto no sucede así y se debe a que existen una serie de factores ambientales, principalmente de luz, temperatura, profundidad, tasa de sedimentación, oleaje, salinidad, circulación de las aguas (corrientes marinas) y sustrato, que actúan sobre estos organismos y sus simbiontes, limitando la formación y distribución de los arrecifes coralinos (Wells 1956). Asimismo, se ha observado que el estado de saturación de la aragonita (Ω -aragonita) en el agua de mar juega un papel importante en la distribución de los arrecifes de coral. De tal forma que los mares con aguas bien mezcladas y Ω -aragonita muy alto desarrollan arrecifes con cementos carbonatados internos abundantes, mientras que aquellos en aguas con baja saturación, como los del Pacífico oriental no los tienen (Kleypas *et al.* 1999). Para realizar estudios de ecología o ecofisiología de los corales, en donde se involucren uno o varios de estos parámetros, debe de tomarse en cuenta que los distintos factores covarían entre ellos en el ambiente natural, lo cual hace difícil separar la importancia de cualquiera de ellos.

Luz.— Dado que el componente algal de la simbiosis coralina requiere de luz para realizar su fotosíntesis, este factor es, como un costo evolutivo de la simbiosis y a escala ecológica, el limitativo más importante, entre los parámetros ambientales físicos, que influye tanto en la distribución vertical de los corales hermatípicos, como en el desarrollo de los arrecifes mismos, restringiéndolos, predominantemente, a la zona eufótica (Veron 1995). A pesar de esto, la luz es la variable más difícil de cuantificar, especialmente en relación con los

5. Utilizar la información generada para discutir el proceso de crecimiento coralino en general y las posibles respuestas de crecimiento de *M. annularis* a distintas condiciones ambientales.
6. Evaluar las concentraciones de fósforo inorgánico en las bandas de crecimiento de algunos de los esqueletos estudiados, para aportar nueva información sobre la hipótesis de que la composición química de los esqueletos coralinos refleja la química del agua en el momento de su formación.

III. ANTECEDENTES

Factores limitativos del desarrollo arrecifal coralino

Cabría esperar que en cualquier lugar donde existieran corales hermatípicos se formaran arrecifes, pero esto no sucede así y se debe a que existen una serie de factores ambientales, principalmente de luz, temperatura, profundidad, tasa de sedimentación, oleaje, salinidad, circulación de las aguas (corrientes marinas) y sustrato, que actúan sobre estos organismos y sus simbioses, limitando la formación y distribución de los arrecifes coralinos (Wells 1956). Asimismo, se ha observado que el estado de saturación de la aragonita (Ω -aragonita) en el agua de mar juega un papel importante en la distribución de los arrecifes de coral. De tal forma que los mares con aguas bien mezcladas y Ω -aragonita muy alto desarrollan arrecifes con cementos carbonatados internos abundantes, mientras que aquellos en aguas con baja saturación, como los del Pacífico oriental no los tienen (Kleypas *et al.* 1999). Para realizar estudios de ecología o ecofisiología de los corales, en donde se involucren uno o varios de estos parámetros, debe tomarse en cuenta que los distintos factores covarían entre ellos en el ambiente natural, lo cual hace difícil separar la importancia de cualquiera de ellos.

Luz.— Dado que el componente algal de la simbiosis coralina requiere de luz para realizar su fotosíntesis, este factor es, como un costo evolutivo de la simbiosis y a escala ecológica, el limitativo más importante, entre los parámetros ambientales físicos, que influye tanto en la distribución vertical de los corales hermatípicos, como en el desarrollo de los arrecifes mismos, restringiéndolos, predominantemente, a la zona eufótica (Veron 1995). A pesar de esto, la luz es la variable más difícil de cuantificar, especialmente en relación con los

corales, y se ha señalado que al menos dos factores deben de tomarse en cuenta cuando se mide: la cantidad y la calidad espectral (Falkowski *et al.* 1990).

Se ha señalado que la comunidad arrecifal presenta un obvio decremento con la profundidad, el cual se refleja en la reducción de: el número de especies de corales, de la amplitud de área total ocupada y de las tasas de crecimiento. Wells (1957) atribuyó este fenómeno al muy similar decremento exponencial que sufre la luz con el aumento de la profundidad, ya que otros factores críticos, como la temperatura y la concentración de oxígeno, permanecen relativamente constantes en las profundidades en donde se encuentran corales. De hecho, aunque los corales hermatípicos viven hasta profundidades cercanas a los 90 m, la mayoría de las especies se encuentran por arriba de los 50 m y un mejor desarrollo se da en profundidades menores a los 20 m (Wells 1956).

Los efectos de la luz sobre los corales están íntimamente ligados al papel que juega la fotobiología de las zooxantelas en los requerimientos metabólicos de estos organismos. Por tal motivo, la mayoría de los estudios en este campo se centran en la fotosíntesis de las algas simbioses (Falkowski *et al.* 1990).

Como ya se ha mencionado, los corales hermatípicos presentan un incremento en su tasa de calcificación como resultado de la fotosíntesis algal. Además, se ha observado que la tasa de calcificación disminuye con el aumento de la profundidad, lo que ha sido ligado a la disminución de la irradiación, lo que trae consigo tasas de crecimiento más bajas y esqueletos coralinos más densos (Baker y Weber 1975, Graus y Macintyre 1982, Bosscher 1993). Así mismo, los corales que habitan aguas más profundas tienden a tener, predominantemente, formas masivas y de plato, mejor adaptadas para captar más luz (Dustan 1975, Baker y Weber 1975, Graus y Macintyre 1982, Jackson 1991).

Temperatura.— Los efectos de la temperatura sobre la distribución de los corales y de los arrecifes coralinos son menos claros que aquellos dados por la intensidad luminosa (Achituv y Dubinsky 1990). De manera general se sabe que los corales hermatípicos se desarrollan mejor entre los 25° y 29°C, que pocos pueden vivir en temperaturas tan bajas como 15°C y que la máxima que soportan es de alrededor de 36°C (Wells 1956). Aún así, se reconoce que, mientras la irradiación tiene un profundo efecto sobre la distribución

vertical de los corales y los arrecifes coralinos, la temperatura es la que determina las fronteras horizontales (latitudinales y longitudinales) de estos ecosistemas (Veron 1995).

Por un lado, es generalmente aceptado que no existen formaciones arrecifales en áreas en donde la temperatura anual mínima es menor a los 18°C (Wells 1956, Stoddart 1969, Veron 1995). Sin embargo, recientemente se ha encontrado que *Lophelia pertusa*, especie que carece de zooxantelas, ha formado un arrecife de coral en aguas profundas y frías del Mar Noruego (Freiwald *et al.* 1999), aunque se requiere de más estudios para corroborar la naturaleza del mismo. Por otro lado, las bajas temperaturas han servido para explicar los patrones latitudinalmente asimétricos en la distribución de los arrecifes coralinos, observados al comparar las relativamente más frías costas orientales de los océanos Atlántico y Pacífico, con sus más cálidas costas occidentales (Fig. 1).

Al parecer, las bajas temperaturas tienen su mayor efecto sobre la reproducción y la alimentación de los corales (Marcus y Thorhaug 1981, Achituv y Dubinsky 1990). Según Goreau y Goreau (1959) esto se ve reflejado en la ausencia de las familias Acroporidae, Meandrinidae y Poritidae en las Bermudas, en donde las temperaturas superficiales del agua en algunas ocasiones bajan hasta 16°C.

No existen en los océanos temperaturas tan altas como para evitar el desarrollo de arrecifes coralinos (Achituv y Dubinsky 1990). Sin embargo, pueden ocurrir fenómenos anómalos que causen estrés en los corales por calentamiento del agua. Este estrés, como efecto principal, produce un trastorno en la simbiosis alga-coral (Iglesias-Prieto 1997), con la consecuente pérdida de zooxantelas y el llamado blanqueamiento coralino, el cual puede o no causar la muerte de los corales (Guzmán *et al.* 1987). Este fenómeno generalmente se correlaciona con mareas bajas anormales en zonas someras, sobre todo a escala local en áreas ecuatoriales pequeñas (Veron 1995), o con fluctuaciones climáticas interanuales, que pueden ser también a escala local (Brown *et al.* 1996) o biogeográfica, de las cuales la más importante es el fenómeno de El Niño (Glynn *et al.* 1988, Guzmán *et al.* 1987, Guzmán y Cortés 1992). El Niño es la mayor fuente conocida de variabilidad climática en el corto tiempo (Barnes y Lough 1996), que ha causado la muerte y blanqueamiento de corales en varios arrecifes del mundo (Guzmán *et al.* 1987, Brown y Suharsono 1990, Guzmán y Cortés 1992, entre otros).

La morfología de la colonia puede ser indirectamente modificada por efecto de las temperaturas bajas. Por ejemplo, se ha observado que varias especies del género *Acropora*, en sus extremos latitudinales en Japón, forman hileras irregulares de placas fusionadas creciendo sobre hileras de placas muertas, lo que parece deberse a ciclos de mortalidad parcial y recuperación inducidos por oscilaciones en la temperatura (Veron 1995).

Profundidad.— A pesar de la capacidad de varias especies de corales para crecer y sobrevivir en un amplio ámbito de profundidad (Goreau y Wells 1967), se ha observado que los arrecifes de coral presentan una zonación en la profundidad y que esta se debe principalmente a la dominancia de algunas zonas del ecosistema por una o varias especies (Goreau 1959b). Se ha reconocido que, además de tener una relación muy estrecha con la irradiación y la temperatura, esta zonación se correlaciona con la energía del oleaje, la sedimentación y la nutrición de los corales (Achituv y Dubinsky 1990, Jackson 1991, Massel y Done 1993). En este sentido, Jackson (1991) puntualizó que la mayor abundancia y la menor diversidad de corales se encuentran en las aguas más someras, en donde los disturbios por sedimentación y energía del oleaje son mayores y que el efecto de dichos disturbios disminuye con la profundidad.

La sedimentación sobre los tejidos coralinos vivos ha demostrado tener efectos negativos tales como tasas de crecimiento bajas, disminución en el asentamiento de larvas, la expulsión de zooxantelas, el daño celular y, después del enterramiento total, la muerte del coral (Rogers 1983, Cortés y Risk 1985, Babcock y Davies 1991). Además, el desarrollo arrecifal puede ser limitado por la sedimentación en algunos arrecifes. Por ejemplo, Jordán *et al.* (1981) señalaron que los arrecifes al norte del Caribe mexicano presentan una estructura arrecifal pobremente desarrollada, principalmente hacia el arrecife frontal, ya que la comunidad coralina en esta zona está físicamente controlada por efecto combinado de una pendiente suave del fondo, acumulación de arena y resuspensión de sedimentos por acción del oleaje.

El hecho de que los disturbios por oleaje se den con mayor fuerza en la superficie es muy aparente después de un huracán, en donde la más alta mortalidad se da cerca de la superficie, aunque otros factores, como el derrumbamiento de escombros causa un

incremento en la mortalidad a grandes profundidades (Rogers 1992, Woodley 1989, 1992, 1993, Massel y Done 1993).

Existen tres formas coralinas básicas: la ramificada, la foliacea y la masiva, y los cambios en la abundancia relativa y distribución de éstas reflejan adaptaciones a gradientes de disponibilidad de luz, tasas de crecimiento y patrones de disturbio (Jackson 1991). Así, las zonas en donde la sedimentación y el oleaje son mayores son habitadas por corales preferentemente ramificados, pues éstos tienen adaptaciones para soportar dichos disturbios.

Por ejemplo, se ha observado que la sedimentación tiene efectos diferenciales sobre el asentamiento de larvas de *Acropora millepora*. Es decir, las larvas de esta especie pueden seleccionar para asentarse los sitios en donde las tasas de sedimentación son menores y, por tanto, el peligro de ser enterradas por los sedimentos disminuye (Babcock y Davies 1991).

Acropora palmata, el gran coral cuerno de alce, presenta tres características básicas que le permiten dominar las crestas arrecifales expuestas a la acción del oleaje, en todos los arrecifes del Caribe: 1) rápido crecimiento y, a pesar de tener una baja producción de larvas, propagación por fragmentación, lo que le permite crecer en densas poblaciones (Bak y Engel 1979, Bak y Crieens, 1981), 2) su esqueleto es altamente resistente a la fuerza del oleaje, por lo que las densas poblaciones sobreviven a casi todas las tormentas más severas (Jackson 1991) y 3) la forma de su colonia, alta y con amplias ramas, le permite crecer por arriba y crear sombra sobre otros corales (Falkowski *et al.* 1990). Características similares favorecen la dominancia del más frágil coral cuerno de ciervo, *Acropora cervicornis*, a profundidades en donde las fuerzas del oleaje son menos severas (Jackson 1991).

Salinidad.— En general, y de acuerdo a Wells (1956), aunque la tolerancia a la salinidad en los corales hermatípicos fluctúa entre 27 y 40 partes por mil (ppm), el desarrollo óptimo de estos organismos se da entre las 34 y 36 ppm.

Dado que bajas estacionales en la salinidad, provocadas por lluvias torrenciales, escurrimientos desde la tierra y descargas de los ríos, impiden el desarrollo de arrecifes coralinos a escala local y regional, especialmente en las inmediaciones de las desembocaduras de los ríos (Milliman 1973), los pocos estudios realizados sobre los efectos de la salinidad en los corales arrecifales han sido enfocados básicamente a la

reacción de estos organismos a concentraciones bajas de salinidad. Entre los pocos trabajos que toman en cuenta concentraciones de salinidad bajas y altas está el de Marcus y Thorhaug (1981). Estos autores, trabajando con especies del género *Porites*, del Pacífico y del Atlántico, observaron que a 20 y 40 ppm, y después de cinco días, los corales presentaron producción de mucus y expulsión de zooxantelas, mientras que a 15 y 45 ppm, pasado el mismo período de tiempo, los corales se mostraron “moribundos”.

Goreau (1964) observó que los corales de aguas someras, en arrecifes jamaquinos, expulsaron sus zooxantelas después de lluvias torrenciales ocasionadas por el paso del huracán Flora a 250 km de Jamaica y explicó que el fenómeno se debió al contacto que tuvieron estos organismos con agua con presiones osmóticas más bajas.

Corrientes.— Las corrientes marinas tienen una gran influencia sobre el desarrollo y distribución de los arrecifes corales (Achtuv y Dubinsky 1990). Por un lado, los patrones de circulación oceánica y los regímenes de mezclado vertical determinan la distribución de nutrientes, especialmente aquellos como el fósforo y el nitrógeno; muchos autores consideran que la simbiosis zooxantela-coral es una adaptación a las aguas bien iluminadas y cálidas, pero pobres en nutrientes (Muscatine y Porter 1977).

Por otro lado, al observar los patrones generales de circulación oceánica es evidente que, a diferencia de las costas occidentales, las costas orientales de los continentes son bañadas por aguas cálidas provenientes del ecuador, lo que explica en gran medida, como ya se dijo antes, un mayor desarrollo arrecifal en ellas (Wells 1956, Stoddart 1969, Veron 1995).

Estudios recientes apoyan la hipótesis de dispersión de las larvas plánulas coralinas a grandes distancias por las corrientes marinas (Harrison y Wallace 1990). Además, se ha considerado que los arrecifes no pueden considerarse más como sitios de “auto-siembra” y que la dispersión de las larvas por las corrientes marinas juega un papel muy importante en el flujo genético de los corales y en la recolonización de zonas (Harrison 1993, Sammarco 1996).

Por ejemplo, Richmond (1981) señaló que, si se consideran los consumos energéticos de las zooxantelas y las reservas de energía de la plánula del coral, la dispersión

de larvas de *Pocillopora damicornis* puede ser un fenómeno que explique que esta especie se encuentre a lo largo de miles de kilómetros en el Pacífico tropical.

Por último, a escala local, las corrientes transportan continuamente zooplancton del cual pueden alimentarse los corales, facilitan la remoción de los desechos y el sedimento, y tienen influencia sobre el equilibrio de la temperatura. Así mismo, la dirección predominante de la corriente juega un papel determinante en la alineación de las formas coloniales individuales y en la morfología arrecifal (Achituv y Dubinsky 1990).

Sustrato.— Wells (1956) señaló que las larvas plánulas coralinas se pueden asentar sólo sobre sustrato duro, tal como rocas, otros corales, conchas o partes esqueléticas de otros organismos sedentarios. Las larvas de los corales como *Manicina areolata* o los “cantos rodantes” de *Siderastrea radians*, que tienen un modo de “vida libre” en la etapa adulta (que no están fijos a un sustrato inmueble y habitan sobre sustrato arenoso), se fijan a algas calcáreas o pequeñas conchas, de las cuales se desligan al llegar a tallas mayores (Goreau y Goreau 1960, Ruiz-Zárte *et al.* en prensa).

Además, la existencia de sustrato duro resulta indispensable para la formación de un arrecife coralino (Schuhmacher 1978). Según este autor, en los estadios iniciales de la formación de un arrecife las primeras larvas se fijan a pequeñas rocas y conchas, desarrollándose después en los primeros corales. Estos corales forman núcleos de condensación que dan protección y son sitios potenciales de colonización para otros corales y otros habitantes del arrecife, representando ya un microcosmos de organismos arrecifales típicos.

Arrecifes coralinos en el Atlántico mexicano

Clima y condiciones hidrológicas generales del Atlántico mexicano.— De manera general, el clima del Atlántico mexicano es subtropical a tropical, con una temperatura media anual que varía entre 26° y 28°C. Para las costas de Veracruz, el sur del Golfo de México y las costas sudoeste y este de la península de Yucatán, la precipitación anual varía entre 1100 y 2000 mm, mientras que en la costa norte de dicha península no excede los 700 mm (Secretaría de Marina 1983a). La mayor parte del año los vientos dominantes son del nordeste y el este, aunque pueden ser del sudeste durante el verano; de octubre a marzo se presentan de 15 a 20

invasiones de aire polar conocidas como “nortes”, con una duración de 2 a 9 días cada una y velocidades de entre 12 y 45 km/h, con rachas hasta de 110–120 km/h (Comisión Nacional del Agua 1998). De junio a noviembre el Atlántico sufre un promedio de nueve tormentas tropicales (a veces de nivel huracán) que proveen la mayoría de las lluvias en el Caribe durante ese período (Luna Bauza 1994, Merino y Otero 1991).

Las temperaturas superficiales medias mínimas del agua son más bajas en enero (Tuxpan, Veracruz: 15.6 °C; Veracruz, Veracruz: 19.8 °C; Ciudad del Carmen, Campeche: 22.2 °C; Progreso, Yucatán: 23.7 °C) y febrero (Cozumel, Q. Roo: 23.8 °C) y son más altas en julio (Tuxpan: 31.1 °C), agosto (Veracruz: 31.0 °C; Ciudad del Carmen: 29.4 °C) y septiembre (Progreso: 28.5 °C; Cozumel: 29.9 °C). La salinidad media anual es de 20.6, 34.5, 30.0, 37.0 y 35.4 ‰, respectivamente en las localidades antes citadas (Grivel-Piña 1979).

En cuanto a la hidrología general del Atlántico mexicano, una parte de la corriente Ecuatorial Norte fluye por las Antillas menores y al través del Caribe, corriendo de sur a norte por la costa este de la Península de Yucatán (Corriente de Yucatán). Después de pasar por el Canal de Yucatán, la corriente se ensancha y ramifica a medida que entra en el Golfo de México (Secretaría de Marina 1974). Así, mientras en el Caribe los arrecifes se ubican en el paso de una corriente oceánica de gran intensidad (Merino 1986), los arrecifes del Golfo de México están expuestos a flujos de menor magnitud.

Desarrollo arrecifal.— En el Caribe mexicano, la margen oriental de la Península de Yucatán se encuentra bordeada por un arrecife discontinuo, que corre desde el extremo norte de la península, al sur de Isla Contoy, hasta la Bahía de Chetumal en el sur, y se prolonga más allá de nuestras costas. Aquí, se han registrado un total de 56 especies de corales zooxantelados (Fig. 3) (Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999) y, de manera general, se puede dividir a este sistema en tres grandes sectores con base en la constitución, estructura comunitaria y grado relativo de desarrollo de los arrecifes que lo constituyen (Jordán 1993): Caribe Sur, Caribe Norte y Cozumel.

En el Caribe Sur, el arrecife se encuentra mejor desarrollado y es más profundo que en el norte. En este sector, el arrecife puede ser dividido de manera general en cinco zonas principales: laguna arrecifal, arrecife posterior, zona de rompientes, arrecife frontal y una zona de macizos y canales bien desarrollada que alcanza los 40 m de profundidad y que

probablemente hoy en día están en pleno proceso de acreción (Jordán 1993, Ruiz-Zárata *et al.* en prensa). Además, frente a la Bahía de Chetumal, a 27.2 km de la costa, se localiza Banco Chinchorro, el atolón más grande del Caribe, el cual forma parte del sistema arrecifal beliceño (Jordán y Martín 1987).

En el Caribe Norte, desde Punta Nizuc hasta Tulum, el arrecife alcanza una profundidad aproximada de 25 m. En esta zona, Jordán (1979) estudió la estructura general y la composición de especies y dividió al arrecife en cuatro zonas principales basándose en los rasgos fisiográficos y bióticos más conspicuos: laguna arrecifal, arrecife posterior, zona de rompientes y arrecife frontal. En esta última zona del arrecife, como ya se señaló, la comunidad arrecifal está pobremente desarrollada. Finalmente, los arrecifes profundos de Cozumel forman un parapeto a lo largo del borde de la plataforma sudoeste de la isla Cozumel y presentan un alto grado de desarrollo relativo entre 10 y 50 m de profundidad (Fenner 1988, Jordán 1988).

Por su parte, las aguas del Golfo de México, al igual que las del Mar Caribe, son claras y oligotróficas, sin embargo, la gran cantidad de ríos que descargan en él, principalmente en su margen occidental, cambian localmente estas condiciones e impiden el desarrollo de arrecifes coralinos a lo largo de la mayor parte de esta costa (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993). Al igual que en el Caribe mexicano, con base en la constitución, estructura comunitaria y grado relativo de desarrollo, las formaciones arrecifales del Golfo de México pueden ser diferenciadas en tres zonas principales (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993): Banco de Campeche, Veracruz Sur (Sistema Arrecifal Veracruzano — SAV) y Veracruz Norte. Los arrecifes coralinos y la estructura comunitaria tienen un mayor grado relativo de desarrollo en el Banco de Campeche que en el SAV y mucho más que en Veracruz Norte, lo cual parece estar relacionado con el gradiente de las temperaturas mínimas medias anuales del agua y con los distintos grados de influencia continental causada por las descargas de los ríos. En el Golfo de México se tienen registradas un total de 45 especies de corales zooxantelados (Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999) y este gradiente ambiental se ve reflejado en términos del número especies de estos organismos (Fig. 3) y otros grupos de invertebrados, con una reducción de los arrecifes del Banco de Campeche al SAV y de aquí, a Veracruz Norte (Jordán 1993, Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999). Además, de manera general puede decirse que el número de especies de corales zooxantelados abundantes o comunes sigue el mismo

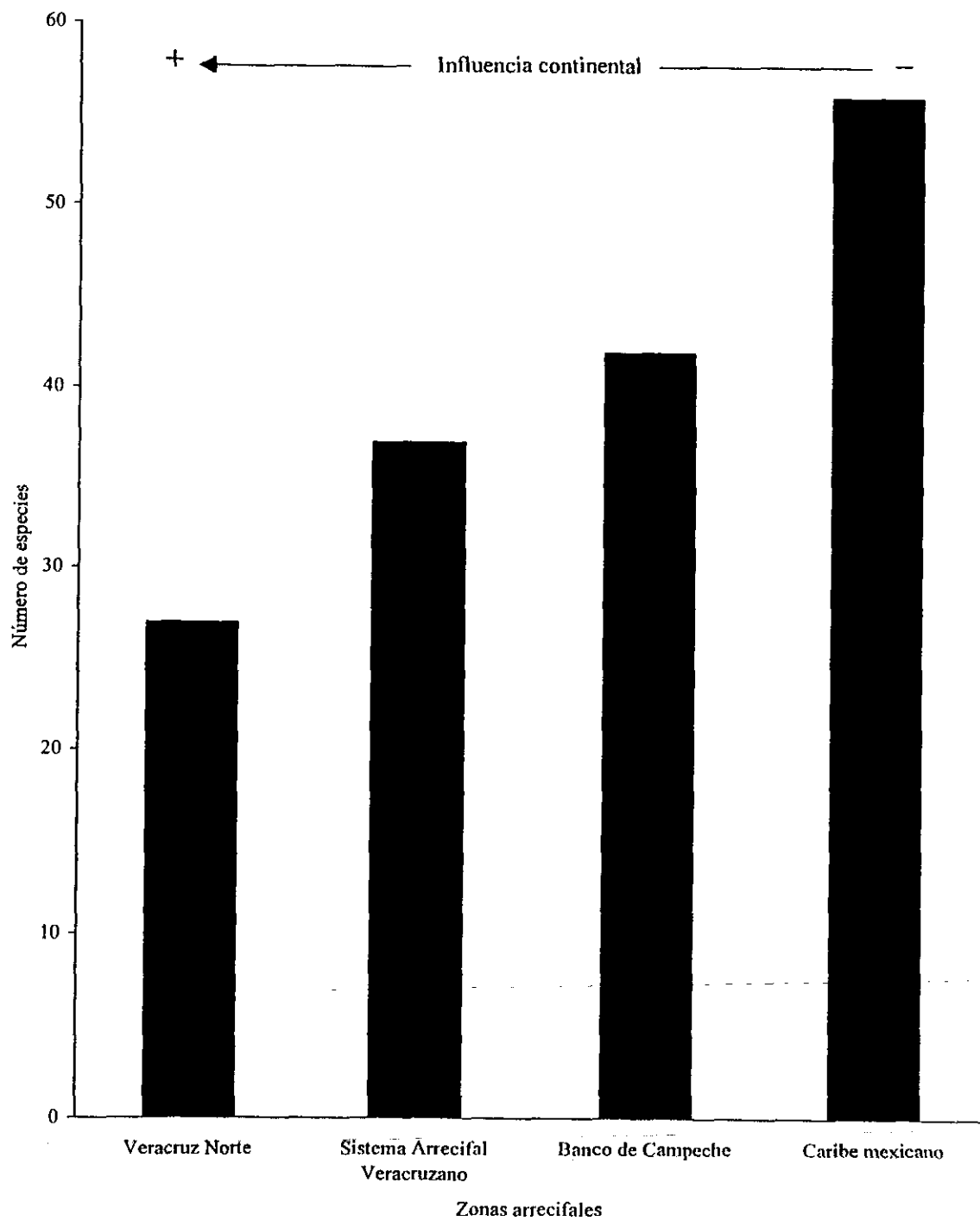


Fig. 3. Número de especies de corales zooxantelados por zona arrecifal en el Atlántico mexicano (datos tomados de Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999).

patrón y las especies comunes a las tres zonas, presentan una distribución batimétrica más amplia en el Banco de Campeche que en los arrecifes de Veracruz (Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999).

El Banco de Campeche se puede considerar una extensión sumergida de 200 km hacia el oeste y norte de la Península de Yucatán. Dado que la península es de naturaleza cárstica, compuesta de roca caliza del Mioceno Medio al Plioceno, con una capa delgada de material del Plioceno al Holoceno (Bonet 1967) y que no existen ríos que descarguen sus aguas alrededor de ella (Merino *et al.* 1990) la influencia continental es menor en el Banco de Campeche que en el resto del Golfo de México.

Sin embargo, el desarrollo de arrecifes coralinos en la mitad oriental del banco se ve impedido por la presencia de una surgencia al noreste de la plataforma de Yucatán, que trae consigo agua fría y rica en nutrientes (Furnas y Smayda 1987, Merino 1997). Por otro lado, en la mitad oeste del Banco de Campeche, entre los más importantes y localizados de nordeste a sudoeste, se encuentran los arrecifes de Alacrán, Cayo Arenas, Triángulo (Oeste, Este y Sur) y Cayo Arcas (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993, Jordán 1993). La influencia continental sobre el Banco de Campeche se debe principalmente a la descarga de los ríos Grijalva y Usumacinta. Como consecuencia de los patrones prevalecientes de corrientes, esta influencia disminuye de sudoeste a nordeste debido principalmente a la distribución de los sedimentos en suspensión y nutrientes, provenientes de la desembocadura de éstos ríos (Carranza-Edwards *et al.* 1993). Probablemente, esta situación determina diferentes condiciones ambientales entre los arrecifes, particularmente entre Alacrán y los otros tres.

Alacrán es considerado por algunos autores como atolón (aunque no lo es desde el punto de vista estrictamente darwiniano), mientras que los arrecifes de Cayo Arenas, Triángulos y Cayo Arcas son de tipo plataforma. Estos arrecifes tienden a presentar una forma de media luna, con los extremos curvados hacia el interior y en términos generales carecen de una laguna interna bien desarrollada (Jordán 1993), área que corresponde a una plataforma somera con sedimentos preferentemente carbonatados (Folk 1967, Logan *et al.* 1969). Los arrecifes en el Banco de Campeche tienen una estructura sólida, parecida a los arrecifes del Caribe y, debido a un régimen oceánico muy diverso, no presentan una marcada diferenciación entre barlovento y sotavento (Jordán 1993). Estos arrecifes se

proyectan desde profundidades de entre 40 y 60 m y, al parecer, están formados por uno o varios arrecifes que se fusionaron (Bonet 1967, Chávez *et al.* 1985, Jordán 1993).

De manera general, los arrecifes de Veracruz Sur y Veracruz Norte presentan una forma alargada en dirección sudeste–noroeste, de manera paralela a la costa, condición debida a la interacción de vientos prevaecientes y corrientes locales (Heilprin 1890, Emery 1963), y al igual que los arrecifes de Banco de Campeche, carecen de una laguna interior bien desarrollada, pero a diferencia de aquellos, los sedimentos de la plataforma somera son tanto carbonatados, como de origen terrígeno (Moore 1958, Rigby y McIntire 1966). Estos arrecifes, a diferencia de los del Banco de Campeche y el Caribe mexicano, tienen una constitución porosa debido a que la matriz de deposición, constituida por los esqueletos de corales escleractinios, queda expuesta (Jordán 1992).

El Sistema Arrecifal Veracruzano está representada por un complejo de 20 arrecifes, en su mayoría de tipo plataforma y se encuentra dividido en dos grupos por la desembocadura de los ríos Jamapa-Atoyac (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993): 1) el grupo sur, frente al poblado de Antón Lizardo, donde están los arrecifes Anegada de Afuera, Topatillo, Santiaguillo, Anegadilla, Polo, Isla de Enmedio, Blanca, Chopas, El Rizo y Cabezo y 2) el grupo norte, frente al Puerto de Veracruz, en donde se localizan los arrecifes de Punta Gorda y Punta Majagua, Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, La Gallega, Pájaros, Isla Verde, Hornos, Isla de Sacrificios y Punta Mocambo.

Los arrecifes en esta zona tienen un origen postglacial (Külmann 1975) y están desarrollados sobre fondos de material bioclástico a unos 35 m de profundidad (Emery 1963), presentando una marcada diferenciación entre los taludes de barlovento y sotavento (Jordán 1992). El crecimiento de los corales y arrecifes del SAV se ve controlado y afectado por diversos factores ambientales que crean condiciones subóptimas de desarrollo dado que: 1) se localiza frente a la Ciudad y Puerto de Veracruz, lo que implica, debido a que las aguas residuales prácticamente son vertidas de manera directa al mar, un enriquecimiento de nutrientes en la zona, 2) está influenciado por gran cantidad de descargas fluviales, principalmente de los ríos Jamapa-Atoyac y Papaloapan, con la consecuente baja en salinidad y gran cantidad de sedimentos y materia orgánica, lo que aumenta la turbiedad y disminuye notablemente la penetración de la luz en la época de lluvias (Tunnell 1988, Horta-Puga y Carricart-Ganivet 1990, Jordán 1993), y 3) las bajas temperaturas invernales del agua, que han

llegado a ser hasta de 16°C (Secretaría de Marina 1978). Poco se conoce sobre la hidrología de las aguas que circundan a estos arrecifes, aunque se considera que el patrón de corrientes entre ellos es extremadamente complejo (Secretaría de Marina 1983b).

Se ha observado que el depósito de sedimentos y materia orgánica provenientes de los ríos Jamapa-Atoyac, así como registros más bajos en la salinidad, son preferentemente hacia el norte de su desembocadura, con una disminución importante de esta influencia de sur a norte (Hernández-Rosario y Tinoco-Blanco 1988). Además, es probable que por esta razón el desarrollo arrecifal es mayor en el grupo sur, con arrecifes más grandes y vigorosos, que en el norte (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993). Por otro lado, en el grupo sur, las plataformas de los arrecifes Anegada de Afuera, Topatillo y Santiaguillo están compuestas principalmente por restos esqueléticos de *Acropora cervicornis*, la fauna y flora típica de las plataformas de los arrecifes de la zona prácticamente están ausentes (observación personal). Este fenómeno puede deberse a que, después de lluvias torrenciales, la pluma del río Papaloapan alcanza a estos tres arrecifes causando que la salinidad de las aguas superficiales sea cercana a cero (Secretaría de Marina, datos no publicados). Jordán (1992) señaló que el efecto que tienen las plumas de los ríos sobre el asentamiento y/o sobrevivencia de las larvas coralinas ha sido un factor decisivo en la recolonización de *Acropora palmata* en el SAV.

Finalmente, los arrecifes de Veracruz Norte son los más septentrionales en la costa oeste del Golfo de México (Moore 1958, Chamberlain 1966). En esta zona, frente a Tuxpan, al nordeste de la desembocadura del río Tuxpan, se encuentran los arrecifes Tuxpan, Enmedio y Tangüillo, y al sudeste de Cabo Rojo, frente a la Laguna de Tamiahua, los arrecifes Lobos, Medio y Blanquilla (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993). Estos arrecifes se localizan entre dos provincias faunísticas: la tropical hacia el sur, con influencia de biota caribeña, y la subtropical o templada hacia el norte, con influencia de biota carolineana (Moore 1958, Jordán 1993). Es probable que, gracias a la influencia de corrientes cálidas provenientes del Caribe, en esta zona se alcancen los requerimientos mínimos para el desarrollo de arrecifes coralinos. Sin embargo, su ubicación tan septentrional, con las consecuentes temperaturas extremas bajas, y la gran influencia de los ríos Tuxpan y Pánuco, lo que provoca que en la zona se forme una franja de limos arenosos terrígenos cercana a la costa (Rigby y McIntire 1967, Carranza-Edwards *et al.* 1975), causa que la biodiversidad de estos sistemas y, probablemente,

su estabilidad y capacidad de recuperación, sea menor a la de los arrecifes localizados en el SAV.

La calcificación y el crecimiento de los corales

A fines de la década de los 50's se reconoció que la fotosíntesis algal acrecienta la calcificación (Goreau 1959a, Goreau y Goreau 1959). Según la hipótesis de Goreau (Fig. 4a), el proceso de calcificación se lleva al cabo en la capa calicoblástica, y los iones calcio (Ca^{++}), necesarios para la producción de carbonato de calcio (CaCO_3), se encuentran en el agua marina a disposición de las células constructoras del esqueleto.

Durante este proceso, los iones calcio y los iones carbonato (CO_3^{--}) son aportados a los centros de calcificación por caminos diferentes, no obstante sólo se unen en carbonato de calcio en una medida muy restringida, pues siguiendo la ley de acción de masas, el producto de la reacción se disuelve de nuevo (Goreau y Goreau 1959). 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 (Fig. 4a), por esta causa los corales hermatípicos tienen en las zooxantelas una bomba que aspira continuamente bióxido de carbono que luego utilizan en la fotosíntesis, con lo que aumenta el ritmo de formación de carbonato de calcio.

Los pólipos coralinos absorben iones calcio del agua de mar y los transfieren al lugar de calcificación mediante un mecanismo activo de bombeo. 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 corales tienen una concentración total de calcio similar a la del agua de mar, la concentración de los iones libres es mucho más reducida, por lo que la mayor parte de estos se encuentran ligados a membranas o moléculas orgánicas (Goreau *et al.* 1979). En el pólipo coralino se encuentran minúsculos cristales de carbonato de calcio incluidos en el interior de vesículas rodeadas por membranas. Los cristales son expulsados al través de la membrana hasta el esqueleto, en donde actúan como centros de crecimiento continuo (Goreau *et al.* 1979). La epidermis calicoblástica (epidermis basal del pólipo) secreta una matriz orgánica que contiene un ácido mucopolisacárido y que actúa como un

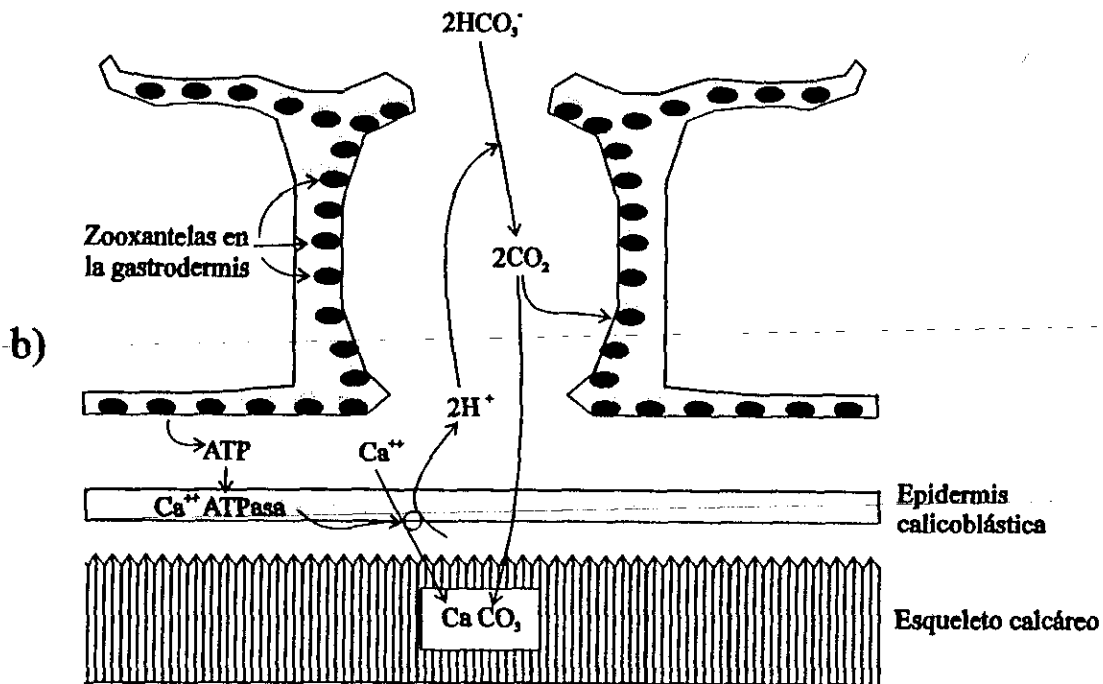
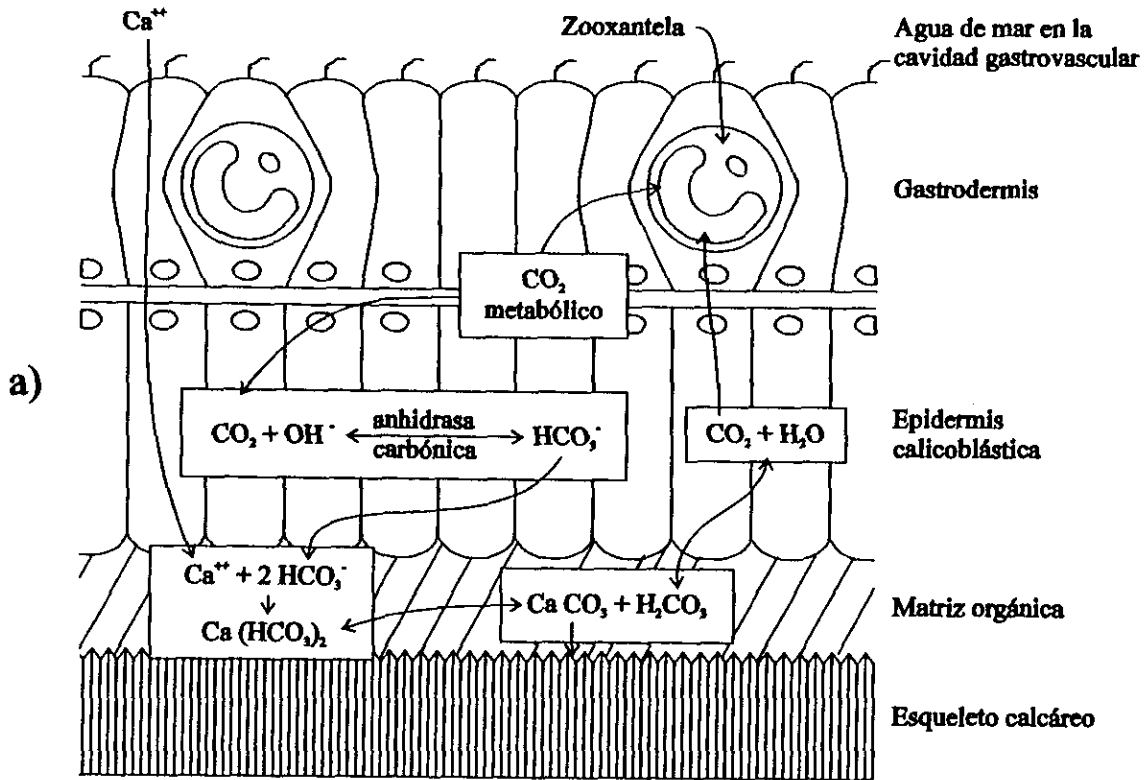


Fig. 4. Diagramas que muestran el proceso de calcificación en los corales:
 a) Modificado de Goreau 1959a
 b) Modificado de McCnnaughey 1993b.

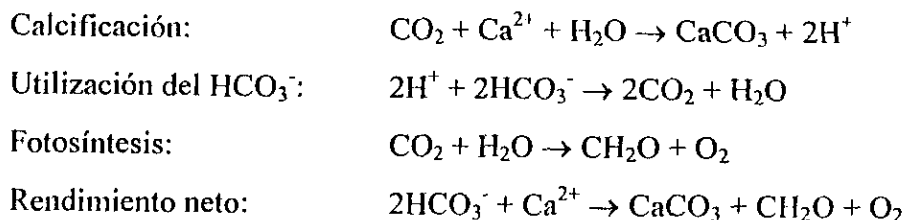
centro estabilizador, en ella se lleva al cabo la etapa final de la esquelotogénesis (Goreau 1963).

Los iones calcio tomados del agua de mar y transportados al través de la pared del cuerpo del pólipo a la superficie externa de la capa calicoblástica se absorben por un intercambio de iones, el cual se lleva al cabo en un espacio ácido y a manera de enrejado, provisto por el mucopolisacárido en la matriz orgánica. Aquí los iones calcio se combinan con iones bicarbonato (HCO_3^-), el producto inestable de esta reacción, $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, se descompone en carbonato de calcio y ácido carbónico (H_2CO_3). Ya que el calcio no es un factor limitativo, la tasa de formación de carbonato de calcio depende de la tasa en la cual el ácido carbónico es removido del sitio de calcificación, lo cual se puede llevar al cabo mediante la fijación de CO_2 por las zooxantelas (Goreau 1959a), ya que el ácido carbónico se descompone en bióxido de carbono y agua. Otro aspecto clave en la esquelotogénesis es la hidratación (adición de agua) e hidroxilación (adición de radicales OH^-) del bióxido de carbono para formar los iones bicarbonato, de las cuales la primera se ve favorecida por la anhidrasa carbónica, enzima presente en altas concentraciones en los corales (Goreau 1959a, Goreau *et al.* 1979).

McConnaughey (1989) al observar que la partición de los isótopos estables ^{18}O y ^{13}C no se encuentra en equilibrio en los esqueletos coralinos, es decir se trata de una partición no termodinámica, sugirió que el bióxido de carbono utilizado para la construcción de los mismos es principalmente de origen molecular. Este mismo autor ha propuesto un modelo para la calcificación basado en CO_2 molecular (McConnaughey 1993a, b). Este modelo se basa en el descubrimiento de que la enzima ATPasa carbónica (separada de membranas de células sanguíneas humanas) bombea Ca^{2+} desde el citoplasma en el cambio por 2H^+ , este cambio de $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$ crea una solución alcalina extracitoplasmática rica en calcio, la cual absorbe CO_2 de las células, gracias a la alta permeabilidad de las membranas biológicas al CO_2 y precipita carbonato de calcio (Fig. 4b).

Dado que en los corales la calcificación se da en la capa calicoblástica, mientras la absorción de CO_2 en las partes libres y fotosintetizadoras del pólipo coralino, este modelo postula movimiento transcelular de Ca^{2+} , H^+ y CO_2 , por lo que ha sido denominado modelo de “trans” calcificación, para diferenciarlo de los modelos “cis” de otros organismos, en los

que ambos procesos se dan en la misma superficie celular. El hecho de que la zooxantela tenga que perder CO₂ para que el coral pueda calcificar puede parecer desventajoso para ella, pero el 2H⁺ generado con la precipitación del bióxido de carbono le permite convertir el 2HCO₃⁻ en 2CO₂, de tal manera que todo el ciclo rinde una molécula de bióxido de carbono para la fotosíntesis, por cada CO₂ precipitado en forma de carbonato de calcio (McConnaughey 1993a, b):



El esqueleto de los corales es poroso y está formado por paquetes de fibras calcáreas que radian de un centro de materia orgánica. El tejido coralino descansa sobre los disepimentos, placas horizontales que seccionan las partes viejas y bajas del esqueleto. Según Barnes y Lough (1993), en la formación del esqueleto coralino intervienen tres procesos de crecimiento: 1) adición por calcificación de esqueleto nuevo en la superficie externa de la colonia, 2) engrosamiento por calcificación de los disepimentos existentes y 3) levantamientos periódicos y abruptos de la parte baja de la capa de tejido, asociados a la formación de nuevos disepimentos. De esta forma, el crecimiento del esqueleto se debe a la combinación de los procesos de precipitación de carbonato de calcio con los desplazamientos verticales de tejido sobre la estructura que se va formando.

Bandas de crecimiento en los esqueletos de corales escleractinios

Desde principios de la década de los sesenta ya algunos autores habían reconocido la existencia de bandas en esqueletos de corales fósiles y actuales que, presumiblemente, tenían periodicidad anual, mensual y diaria (Wells 1963, Runcorn 1966). Knutson *et al.* (1972) demostraron la naturaleza anual de las bandas reveladas en radiografías utilizando lajas de cinco especies de corales recolectadas en el atolón Eniwetok, islas Marshall, en el Pacífico occidental, en donde se llevaron al cabo varias pruebas nucleares entre 1948 y 1958. Como control, analizaron otras dos especies recolectadas en sitios en donde no se habían realizado

este tipo de pruebas (la isla Fanning, en el Pacífico central, y Fort Lauderdale, en Florida). Las lajas fueron autorradiografiadas y radiografiadas con rayos X. Las autorradiografías de las lajas de los corales de Eniwetok mostraron bandas radioactivas que concordaban en el tiempo, desde la fecha de recolecta hasta los años en los que se habían llevado al cabo las pruebas nucleares, al contar por pares las bandas alternas de alta densidad y de baja densidad, que se revelaron en las radiografías. Es decir, cada par de bandas alternas en densidad correspondía a un año de crecimiento del coral. Dos años después, Buddemeier *et al.* (1974) obtuvieron, con la misma técnica, resultados similares para quince especies recolectadas también en Eniwetok.

Así, cada banda anual de crecimiento está formada por dos bandas subanuales alternas con mayor y menor densidad. Las de mayor o alta densidad son aquellas que atenúan más los rayos X y que, por tanto, corresponden a las bandas más claras en la imagen fotográfica registrada por la película de rayos X (Weber y White 1974, Barnes y Lough 1996), o a las más oscuras cuando se obtiene un positivo en papel fotográfico blanco y negro de dicha imagen, mientras que las bandas de baja densidad tienen un comportamiento inverso.

Después de su descubrimiento y en un tiempo muy breve, durante la segunda mitad de la década de los 70's, la naturaleza anual de este par de bandas, de alta y baja densidad, fue ampliamente confirmada mediante la concordancia general que se daba al comparar las tasas de crecimiento obtenidas en las radiografías, con aquellas obtenidas mediante fechado radiométrico (Dodge y Thomson 1974) o con mediciones en tiempo real realizadas *in situ* (Buddemeier y Kinzie III 1976). El marcaje por tinción con rojo de Alizarina S, otra técnica que sirve para medir crecimiento en corales (Barnes 1970, Lamberts 1978, Guzmán y Cortés 1989), ha sido utilizado también por algunos autores para corroborar la naturaleza anual de las bandas de crecimiento (Stearns *et al.* 1977, Guillaume 1994).

Usando otro método, Hudson *et al.* (1976) corroboraron la naturaleza anual de las bandas de crecimiento de *Montastraea annularis*, en los cayos de Florida. Estos autores obtuvieron, de un mismo coral, una serie de núcleos en diferentes tiempos durante un año. A estos núcleos les aplicaron la técnica radiográfica de Knutson *et al.* (1972) y observaron que la banda de alta densidad se formaba entre julio y septiembre, lo que coincidía con las temperaturas más altas del agua.

Sin embargo, hasta el momento la regulación intra-anual para la formación de las bandas subanuales no ha sido plenamente esclarecida. Entre los factores que han sido

sugeridos como reguladores encontramos: la temperatura del agua (Highsmith 1979, Hudson 1981), luz solar disponible (intensidad luminosa y/o nubosidad) (Buddemeier 1974), una combinación de ambas variables (Schneider y Smith 1982, Heiss *et al.* 1993), precipitación pluvial (Buddemeier 1974, Buddemeier *et al.* 1974), materia en suspensión (Dodge *et al.* 1974, Cortés y Risk 1985, Tomascik y Sanders 1985), tasa de sedimentación (Brown *et al.* 1986) y una combinación de la salinidad, luz disponible y época de reproducción de las especies (Guzmán y Cortés 1989).

A este respecto, Barnes y Lough (1996) señalaron que existe un gran conflicto entre los resultados de los diversos autores. Estos autores ponen como ejemplo los trabajos que asocian las bandas subanuales con las estaciones del año, dividiéndolos de manera general en aquellos que registran que las bandas de alta densidad se forman en el verano, o en el período de aguas más calientes, y en aquellos que informan lo contrario. Este aparente conflicto podría deberse a la sensibilidad y forma de respuesta de las diferentes especies de corales, o incluso de organismos de la misma especie, creciendo en distintas localidades bajo diversas condiciones ambientales.

En el ámbito de las bandas anuales, el crecimiento esqueletal coralino puede ser descrito con tres parámetros: 1) la extensión esqueletal (tasa de crecimiento linear, expresada en $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), que tradicionalmente ha sido medido por la técnica radiométrica, 2) la densidad del esqueleto depositado (crecimiento en masa por unidad de volumen, expresado en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), que ha sido medido por varias técnicas (fotodensitometría, desplazamiento en agua y en mercurio, gamadensitometría y tomografía computarizada) y en donde las más precisas y aceptadas, gamadensitometría y tomografía computarizada, son poco accesibles y de costos muy elevados, y 3) la calcificación (tasa de precipitación de carbonato de calcio por unidad de área, expresado en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$), que generalmente es calculada utilizando los otros dos parámetros:

$$\text{calcificación} = \text{extensión} \cdot \text{densidad} (\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1} = \text{cm}\cdot\text{año}^{-1} \cdot \text{g}\cdot\text{cm}^{-3})$$

Los tres parámetros han sido utilizados por diversos investigadores, aisladamente o en conjunto, para explicar diferencias en el crecimiento entre especies coralinas (Guzmán y Cortés 1989), morfotipos (Knowlton *et al.* 1992, Van Veghel y Bosscher 1995), arrecifes (Risk y Sammarco 1991), ambientes (Baker y Weber 1975, Scoffin *et al.* 1992, Bosscher 1993) y tendencias temporales (Hudson 1981, Tomascik y Sander 1985). Por otro lado, las

relaciones entre los tres parámetros han sido descritas por Buddemeier *et al.* (1974), Dodge y Thomson (1974), Dodge y Brass (1984), Scoffin *et al.* (1992) y por Bosscher (1993), con lo que han probado no ser redundantes y contener información complementaria. De hecho, el conocimiento de uno sólo de los parámetros no es suficiente para describir completamente el crecimiento coralino; para esto se necesita al menos conocer dos de ellos, a partir de los cuales el tercero puede ser calculado (Dodge y Brass 1984).

Los esqueletos coralinos como indicadores de la química del agua y la reconstrucción de ambientes pasados

La naturaleza anual de las bandas de crecimiento fue demostrada bajo la hipótesis de que la composición química de los esqueletos coralinos refleja la química del agua en el momento de su formación (Dodge y Thomson 1974). Knutson *et al.* (1972) identificaron que las bandas radioactivas que observaron en las autorradiografías de las lajas de los corales del atolón de Eniwetok se debían a la presencia de ^{90}Sr y ^{90}Y en el esqueleto, lo que les permitió correlacionarlas con los años en los cuales se llevaron al cabo las pruebas nucleares en dicho arrecife.

Dodge y Thomson (1974), en el estudio en que hicieron fechado radiométrico en corales con ^{228}Ra y ^{210}Pb , además de corroborar la naturaleza anual de las bandas como se indicó antes, confirmaron que las actividades específicas de éstos elementos, incorporados por los corales, permanecían constantes en el tiempo al momento de deposición del esqueleto y que el CaCO_3 resulta un sistema químico cerrado con respecto a estos isótopos, lo que apoya dicha hipótesis.

Se ha observado que el cociente de la concentración de algunos elementos (X) con respecto a la del calcio (C_X/C_{Ca}) es el mismo en el esqueleto, o cuando menos muestra una proporción constante al encontrado en el agua de mar (Flor y Moore 1977, Buddemeier *et al.* 1981, Dodge *et al.* 1984, Dodge y Gilbert 1984). Para comparar y relacionar dichos cocientes Flor y Moore (1977) señalaron que se puede calcular el factor de distribución (F.D.) entre ellos:

$$\text{F.D.} = ((C_X / C_{Ca})_{\text{esqueleto}}) / ((C_X / C_{Ca})_{\text{agua de mar}})$$

Por otro lado, se ha demostrado que la incorporación del elemento (X) al esqueleto coralino es proporcional a sus niveles ambientales (Flor y Moore 1977). De esta forma los

esqueletos de los corales contienen una señal química que provee un índice de la concentración de este elemento en el agua circundante al momento de su incorporación. Además, si se conoce el cociente de concentración del elemento con respecto a la del calcio en el agua de mar, o el factor de distribución de dicho elemento, es posible hacer reconstrucciones de las concentraciones de éste sobre tiempos largos y precisos, vía el muestreo con base a las bandas anuales de crecimiento (Dodge *et al.* 1984).

En trabajos más recientes, se ha revelado información sobre cambios en la química y calidad del agua utilizando las bandas anuales de crecimiento de los esqueletos coralinos. Con estos estudios se ha corroborado la potencialidad de las bandas como indicadores de la química del agua en el momento de su formación (Boto e Isdale 1985, Cortés y Risk 1985, Fang y Chou 1992, Dodge *et al.* 1995, Readman *et al.* 1996, entre otros).

El registro químico dentro de los esqueletos de los corales puede incorporarse como elementos que reemplazan directamente al calcio (o al carbonato) dentro del armazón de aragonita (Flor y Moore 1977, Buddemeier *et al.* 1981), material detrítico introducido dentro de los poros esqueléticos (Budd *et al.* 1993), material orgánico del tejido coralino, de la matriz esquelética orgánica o proveniente de una fuente externa de detritus (Dodge *et al.* 1984), o bien como partículas ingeridas que, de la cavidad gástrica, atraviesan los tejidos y son incorporadas al esqueleto (Cortés y Risk 1985). Por otro lado, los esqueletos coralinos son perforados por una gran variedad de organismos, primariamente por algas endolíticas, con lo que puede verse alterada su química (Shashar y Stambler 1992).

Como se mencionó antes, con el descubrimiento de las bandas anuales de crecimiento se abrió el camino para la reconstrucción ambiental en las zonas tropicales. Por ejemplo, la reconstrucción de las condiciones ambientales de temperatura superficial del agua y salinidad durante el fenómeno de Oscilación Sureña de El Niño, ha sido posible vía el fraccionamiento isotópico del oxígeno de las moléculas de CO_3^{2-} que conforman el esqueleto coralino (Cole *et al.* 1993, Carriquiry *et al.* 1994, Gagan *et al.* 1994, Wellington y Dunbar 1995, Charles *et al.* 1997). Ciertos elementos traza, cuya distribución oceánica refleja procesos de interés climático y que sustituyen fácilmente al calcio en los esqueletos coralinos, también han sido utilizados para la reconstrucción de ambientes pasados. Entre ellos, los cocientes estroncio/calcio y magnesio/calcio se han utilizado para la reconstrucción de la temperatura superficial del agua (Goreau 1977, Smith *et al.* 1979,

Schneider y Smith 1982, Beck *et al.* 1992, Mitsuguchi *et al.* 1996, 1997, Alibert y McCulloch 1997, Beck *et al.* 1997, Heiss *et al.* 1997) y los cocientes de cadmio/calcio y bario/calcio se han correlacionado con las concentraciones de nutrientes en el agua (Shen *et al.* 1992, Hart *et al.* 1997, Tudhope *et al.* 1997, Anderegg *et al.* 1997).

De la misma manera, el cociente fósforo/calcio, elemento que ha demostrado ser buen indicador de enriquecimiento de nutrientes por contaminación de aguas de desecho, ha sido utilizado para comparar arrecifes bajo distintas condiciones de impacto antrópico (Dodge *et al.* 1984, Kumarsingh *et al.* 1998). Por lo que, la concentración de fósforo en los esqueletos de coral puede ser un buen indicador de la influencia continental y humana sobre los arrecifes.

Los trabajos publicados sugieren que gran cantidad de información esta almacenada a manera de inclusiones dentro de los esqueletos coralinos y, en la mayoría de los casos, se implica que la recuperación de registros más aproximados, a partir de dichas inclusiones, requiere sólo de la aplicación adecuada de técnicas analíticas (por ejemplo, Beck *et al.* 1992).

IV. RESULTADOS

Los resultados de esta tesis dieron origen a cuatro manuscritos. Cada manuscrito se presenta más adelante siguiendo una secuencia lógica en función de los objetivos planteados y al final se hace una discusión general y se presentan conclusiones con base a los resultados. La metodología utilizada se pormenoriza en cada uno de ellos, razón por la cual no se incluyó una sección como tal en el trabajo. En el primer manuscrito (Carricart-Ganivet *et al.* 1994. Rev. Biol. Trop., 42(3): 515-521) se presentan 496 medidas de extensión esquelética correspondientes a 53 contactos fotográficos de especímenes de *Montastraea annularis* recolectados en los arrecifes del golfo de México. Estas medidas fluctuaron de 0.40 a 1.41 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$, con un promedio general de 0.86 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$. Este promedio es muy similar al crecimiento registrado por otros autores, para la misma especie a la profundidad de 10 m, o muy cercanas, en otras localidades del Atlántico. Con esto se concluye que *M. annularis* crece, en extensión esquelética ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), tan vigorosamente como en otras regiones del Caribe. Este trabajo, aunque de carácter esencialmente descriptivo, aporta información valiosa al banco de datos de crecimiento de esta especie en el Atlántico.

Schneider y Smith 1982, Beck *et al.* 1992, Mitsuguchi *et al.* 1996, 1997, Alibert y McCulloch 1997, Beck *et al.* 1997, Heiss *et al.* 1997) y los cocientes de cadmio/calcio y bario/calcio se han correlacionado con las concentraciones de nutrientes en el agua (Shen *et al.* 1992, Hart *et al.* 1997, Tudhope *et al.* 1997, Anderegg *et al.* 1997).

De la misma manera, el cociente fósforo/calcio, elemento que ha demostrado ser buen indicador de enriquecimiento de nutrientes por contaminación de aguas de desecho, ha sido utilizado para comparar arrecifes bajo distintas condiciones de impacto antrópico (Dodge *et al.* 1984, Kumarsingh *et al.* 1998). Por lo que, la concentración de fósforo en los esqueletos de coral puede ser un buen indicador de la influencia continental y humana sobre los arrecifes.

Los trabajos publicados sugieren que gran cantidad de información esta almacenada a manera de inclusiones dentro de los esqueletos coralinos y, en la mayoría de los casos, se implica que la recuperación de registros más aproximados, a partir de dichas inclusiones, requiere sólo de la aplicación adecuada de técnicas analíticas (por ejemplo, Beck *et al.* 1992).

IV. RESULTADOS

Los resultados de esta tesis dieron origen a cuatro manuscritos. Cada manuscrito se presenta más adelante siguiendo una secuencia lógica en función de los objetivos planteados y al final se hace una discusión general y se presentan conclusiones con base a los resultados. La metodología utilizada se pormenoriza en cada uno de ellos, razón por la cual no se incluyó una sección como tal en el trabajo. En el primer manuscrito (Carricart-Ganivet *et al.* 1994. *Rev. Biol. Trop.*, 42(3): 515-521) se presentan 496 medidas de extensión esquelética correspondientes a 53 contactos fotográficos de especímenes de *Montastraea annularis* recolectados en los arrecifes del golfo de México. Estas medidas fluctuaron de 0.40 a 1.41 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$, con un promedio general de 0.86 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$. Este promedio es muy similar al crecimiento registrado por otros autores, para la misma especie a la profundidad de 10 m, o muy cercanas, en otras localidades del Atlántico. Con esto se concluye que *M. annularis* crece, en extensión esquelética ($\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$), tan vigorosamente como en otras regiones del Caribe. Este trabajo, aunque de carácter esencialmente descriptivo, aporta información valiosa al banco de datos de crecimiento de esta especie en el Atlántico.

En el segundo manuscrito (Carricart-Ganivet *et al.* 2000. Bull. Mar. Sci. 66(1): 215-224), se describe una nueva técnica para medir densidad en esqueletos coralinos y se presentan 125 medidas de 12 contactos fotográficos estudiados para cada uno de los tres parámetros de crecimiento en los arrecifes de Puerto Morelos y Xahuayxol. Las medidas obtenidas se encuentran dentro del ámbito de variación en el crecimiento de la especie y también son muy similares a las registradas por otros autores para otras localidades del Atlántico. En Puerto Morelos la extensión esquelética fluctuó entre 0.44 y 1.20 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$, con un promedio de 0.81 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$; en Xahuayxol el promedio fue de 0.91 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$, fluctuando entre 0.60 y 1.54 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$. Para el caso de la densidad, ésta varió entre 1.32 y 2.10 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$, con 1.79 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ de promedio en Puerto Morelos, y entre 1.30 y 2.08 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$, con 1.69 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ de media en Xahuayxol. La calcificación promedió 1.45 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, variando entre 0.77 y 2.34 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, y 1.05 g/cm^2 con variación entre 1.05 y 2.80 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, para cada arrecife respectivamente.

En el tercer manuscrito (Carricart-Ganivet y Merino. Bull. Mar. Sci. en prensa), los resultados sobre extensión, densidad y calcificación de los corales del golfo de México mostraron que los tres parámetros de crecimiento son significativamente diferentes entre los arrecifes y están en relación con el gradiente ambiental de influencia continental en que se encuentran éstos; de hecho, el intervalo de valores para los tres parámetros representa probablemente todo el ámbito de variación en el crecimiento de la especie a 10 m de profundidad. En este manuscrito se analizaron las relaciones entre los parámetros de crecimiento y se observó que la calcificación y la extensión esquelética presentaban una correlación positiva y significativa, la cual se incrementó considerablemente al analizar cada arrecife por separado. Se propone que la pendiente de esta relación es un nuevo parámetro de utilidad para estudiar el crecimiento de los corales: el estiramiento, el cual cambia significativamente entre los arrecifes y aparentemente guarda relación con las condiciones ambientales a las cuales están expuestos éstos dentro del gradiente ambiental.

Finalmente, el cuarto manuscrito corresponde a los análisis de fósforo inorgánico por banda anual de crecimiento en corales recolectados en todos los arrecifes estudiados. Desgraciadamente, los resultados obtenidos presentaron una elevada variabilidad, por lo que no permitieron detectar diferencias ni entre los arrecifes, ni a lo largo del período de tiempo representado por los esqueletos estudiados. Esta variabilidad podría deberse a que el

fósforo no se deposita de manera homogénea anualmente, y por lo tanto la hipótesis de que la química del agua se refleja en el esqueleto de los corales no es correcta para el caso de este elemento, o bien a deficiencias en la técnica utilizada para la determinación del fósforo contenido en el esqueleto. Por tal motivo, se decidió no publicar esta parte del trabajo de tesis, pero si incluirla como un capítulo de la misma.

Manuscrito 1

Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México

Juan P. Carricart-Ganivet¹, Guillermo Horta-Puga², Miguel A. Ruiz-Zárte¹ y Ernesto Ruiz-Zárte¹

¹ Departamento de Biología Marina, Instituto de Investigación Oceanográfica del Golfo y Mar Caribe, Dirección General de Oceanografía Naval, Secretaría de Marina, A.P. 979-B, Col. Zaragoza, Veracruz, Ver. 91911, México.

² Museo de Zoología, UNAM Campus Iztacala, A.P. 314, Tlalnepanitla, Estado de México, 54000, México.

(Rec. 31-I-1994, Acep. 12-VII-1994)

Abstract: Colonies of *Montastrea annularis* were collected from 10 m depth at Triángulo Oeste, Alacrán, Cayo Arcas, Cayo Arenas, Isla Verde and Anegada de Adentro coral reefs, in the south of the Gulf of Mexico. Growth rates were determined retrospectively, using the conventional radiographic technique (sclerochronology). Contact prints with good definition of the growth bands were obtained from 53 colonies. The general averages per year showed the lowest growth rate for 1972 (0.72 cm/yr) and the highest for 1991 (1.02 cm/yr), with an average of 0.86 cm/yr for the 53 colonies. This growth rate is similar to those reported for the same species and depth in other Atlantic sites.

Key words: Coral reefs, Gulf of Mexico, growth rates, sclerochronology.

En la porción mexicana del Golfo de México existen formaciones arrecifales que se pueden diferenciar en tres zonas (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993): Veracruz norte, Veracruz sur y Banco de Campeche.

La zona de Veracruz sur está representada por un complejo de 20 arrecifes, en su mayoría de tipo plataforma, conocido como Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993). En el SAV las condiciones ambientales son poco propicias para el desarrollo arrecifal dado que: 1) se localiza frente al Puerto de Veracruz (uno de los más importantes en México), 2) está influenciado por las descargas fluviales de los ríos La Antigua, Jamapa-Atoyac y Papaloapan, presentando en la época de lluvias gran cantidad de sólidos en suspensión, lo que disminuye notablemente la penetración de la luz (Horta-Puga y Carricart-Ganivet 1990) y 3) las bajas temperaturas invernales del agua, que llegan a ser de 16°C (Anónimo 1978).

El Banco de Campeche se puede considerar una extensión sumergida de la Península de Yucatán de 200 km hacia el oeste y norte. En esta zona se localizan los arrecifes Alacrán, Cayo Arenas, Cayo Arcas, Triángulo Oeste, Este y Sur, Bancos Ingleses y Obispo (Ferre-D'Amaré 1985, Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993).

Para arrecifes mexicanos no existen trabajos publicados sobre crecimiento (extensión esquelética) de corales hermatípicos; se cuenta sólo con los trabajos a nivel de tesis de Rannefeld (1972), quien registró la tasa de crecimiento de *Acropora palmata* usando la técnica de tinción con rojo de alizarina y el de Lipstein-Dawson (1989), quien registró la tasa de crecimiento por técnica radiográfica en *Montastrea annularis*. Ambos estudios fueron realizados en el Arrecife de Isla de Enmedio, en el SAV.

Observando esta panorámica, el presente trabajo se realizó para determinar las tasas de extensión esquelética, de manera retrospectiva

(utilizando la técnica radiográfica), del coral *M. annularis* (Ellis y Solander, 1786), en los arrecifes de Triángulo Oeste, Alacrán, Cayo Arcas y Cayo Arenas (Banco de Campeche) y en Isla Verde y Anegada de Adentro (SAV).

MATERIAL Y METODOS

Numerosos ejemplares del coral hermatípico *M. annularis* fueron recolectados a 10 m de profundidad en seis arrecifes al sur del Golfo de México (Fig. 1). Todos los ejemplares correspondían al Morfotipo 1 (Knowlton *et al.* 1992) y medían por lo menos 10 cm de largo. La recolección se realizó a principios de agosto de 1991 en los arrecifes del Banco de Campeche, y entre mayo y julio de 1991, y junio y agosto de 1992, en los pertenecientes al SAV.

En cada ejemplar se siguió la técnica radiográfica convencional para evaluar el crecimiento de manera retrospectiva, midiendo las

bandas anuales (Knutson *et al.* 1972, Baker y Weber 1975, Hudson 1981). Siguiendo el eje mayor de crecimiento y para obtener lajas de 5 ± 1 mm de espesor, los ejemplares fueron cortados con una sierra de filo diamantado y lubricada con agua, a excepción de los recolectados entre junio y agosto de 1992 en Isla Verde y Anegada de Adentro, en los que se utilizó una sierra para cortar roca.

De cada laja se obtuvo una radiografía utilizando Rayos-X; las de los especímenes recolectados en los arrecifes de Isla Verde y Anegada de Adentro entre mayo y julio de 1991 se radiografiaron utilizando un Mastógrafo CGR con las siguientes condiciones de exposición: 30 KVP, 25 MA, 1 ± 0.3 s y 36 cm de distancia focal; las demás lajas se radiografiaron usando un equipo convencional CGR con las siguientes condiciones de exposición: 41 KV, 7 MAS, 50 MA, 0.15 s y 96 cm de distancia focal; en todos los casos se utilizó Casset Kodak 8x10 In, Lanex Fast X-Omatic. De las radiografías se

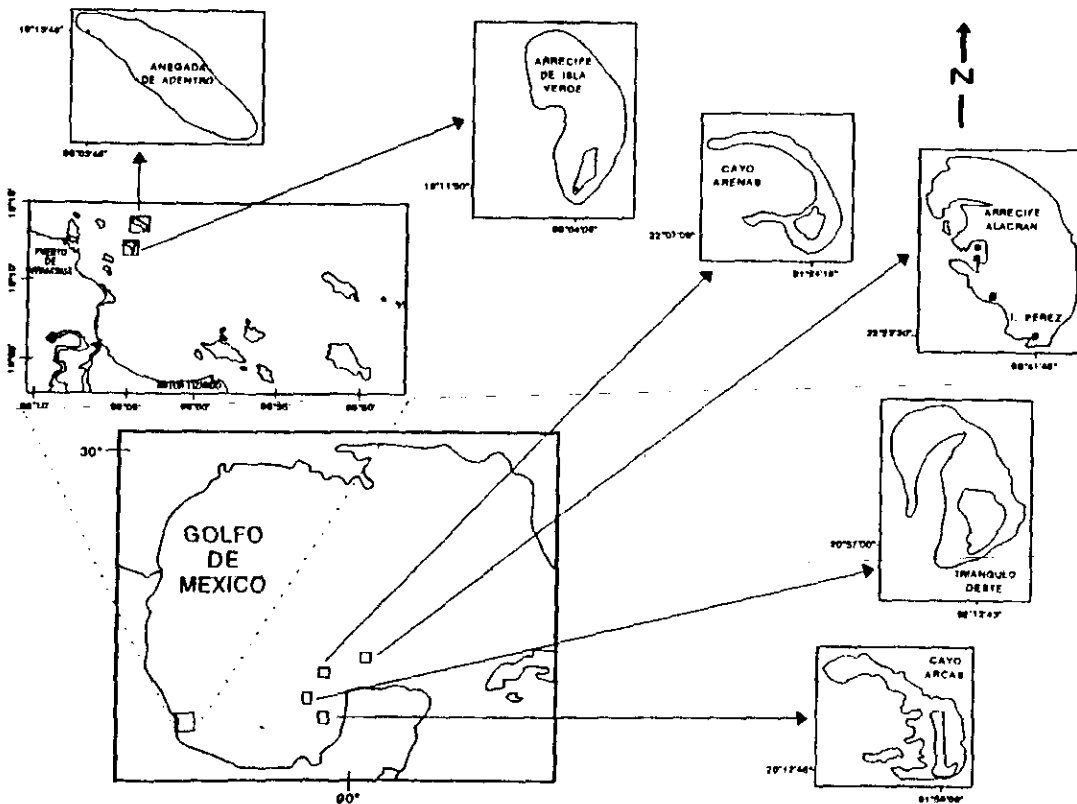


Fig. 1. Localización de los arrecifes de Triángulo Oeste, Alacrán, Cayo Arcas, Cayo Arenas, Isla Verde y Anegadas de Adentro.

elaboraron contactos en papel fotográfico blanco y negro para poder apreciar las bandas alternadas claras y oscuras (de baja y alta densidad, respectivamente), representando cada par un año de crecimiento (Knutson *et al.* 1972); éstas se midieron con una precisión de 0.1 mm, utilizando un Vernier, bajo el microscopio estereoscópico.

RESULTADOS

De 53 colonias se obtuvieron contactos fotográficos que mostraron buena definición de las bandas de crecimiento: seis en Triángulo Oeste (talud oeste), cuatro en Alacrán (dos en el talud sureste de Isla Pájaros y dos en el talud suroeste de Isla Pérez), siete en Cayo Arcas (dos en el talud oeste y cinco en el talud este), quince en Cayo Arenas (doce en el talud noroeste y tres en el talud sureste), nueve en Isla Verde (ocho en el talud oeste y una en el talud este) y doce en la Anegada de Adentro (ocho en el talud oeste y cuatro en el talud este). En la Fig. 2 se ejemplifica el contacto fotográfico de un ejemplar recolectado el 22 de mayo de 1991 en el talud de sotavento del Arrecife Anegada de Adentro, dicho contacto muestra la banda de baja densidad en su extremo terminal.

El número promedio de bandas anuales de crecimiento entre los especímenes fue de 9.4, variando de 4 a 23 años. En el Cuadro 1 se presentan las 496 medidas de crecimiento anual, que fluctuaron desde 0.40 hasta 1.41 cm/año. En el mismo cuadro se encuentran los valores promedio por año para cada arrecife y para los seis arrecifes en conjunto (con mínimos y máximos resaltados en negrillas), así como las tasas promedio para cada arrecife y la tasa promedio general para los seis arrecifes.

DISCUSION

Hudson *et al.* (1976) registraron que en Florida *M. annularis* forma su banda anual de alta densidad de julio a septiembre. En el presente estudio, los especímenes recolectados antes del mes de julio mostraron la banda de baja densidad en su extremo terminal (Fig. 2) y aquellos que se recolectaron después de este mes, mostraron el inicio de la banda oscura, por lo que es posible que lo mismo suceda en el sur del



Fig. 2. Contacto fotográfico de un ejemplar de *Montastrea annularis* recolectado en el talud de sotavento del Arrecife Anegada de Adentro.

Golfo de México, así el "año-coral" inicia a fines de septiembre.

M. annularis presenta diferentes tasas y formas de crecimiento dependiendo de la profundidad (debido principalmente a la disminución de la intensidad luminosa) y de la posición latitudinal (Baker y Weber 1975, Grauss y Macintyre 1982, Huston 1985). En el Cuadro 2 se muestran las tasas de crecimiento registradas para *M. annularis*, por otros autores, para varias localidades del Atlántico a 10 m de profundidad o profundidades cercanas. Como se puede apreciar la tasa de crecimiento promedio obtenida en el presente estudio es muy similar, a excepción de Florida (Hudson 1981, Leder *et al.* 1991) en donde se presentan tasas inferiores, lo que es debido, probablemente, a su posición latitudinal más alta, como fue señalado por Huston (1985). La tasa inferior registrada en corales normales por Goreau y Macfarlane (1990) para Jamaica, durante el evento de blanqueamiento coralino 1987-1988, puede deberse a la poca profundidad en que obtuvieron sus ejemplares.

Para el caso de la alta tasa registrada en Islas Vírgenes por Baker y Weber (1975), ésta se considera un caso aleatorio de crecimiento

CUADRO 1

Tasas retrospectivas de crecimiento de *Montastrea annularis* en el sur del Golfo de México

Loc.	A ñ o s																							
	87	88	89	90	91	85	84	83	82	81	80	79	78	77	76	75	74	73	72	71	70	69	68	
TW	0.95	0.92	0.80	0.80	0.80	0.90	0.86	0.76	0.64	0.92														
TW	1.11	0.97	0.97	0.97	0.92	0.92	0.90	0.88	0.89	0.81														
TW	0.97	0.91	0.70	0.60	0.88	0.92	0.770	0.85																
TW	1.09	0.54	0.69	0.94	0.94	0.90																		
TW	1.10	0.90	0.77	0.72	0.92	0.90	0.77																	
TW	0.81	0.96	0.67	0.63	0.66	0.71																		
Prom./año	0.98	0.96	0.74	0.73	0.87	0.87	0.80	0.81	0.86															
Tasa promedio de crecimiento en el arrecife=0.85																								
PA	0.96	0.92	0.87	0.76	0.90	0.90	0.69	1.20	0.80	0.71	0.99	0.91	0.60	0.82										
PA	0.94	0.55	0.68	0.71	0.71																			
PE	0.80	0.53	0.50	1.01	0.62	0.61	0.69	0.72	1.03	0.88	0.80	0.79	0.79											
PE	0.92	0.64	0.50	0.73	0.61																			
Prom./año	0.90	0.66	0.64	0.80	0.71	0.75	0.69	0.96	0.91	0.79	0.90	0.85	0.69											
Tasa promedio de crecimiento en el arrecife = 0.78																								
AcW	0.82	1.08	0.89	0.99	0.90	1.22	0.85	0.94	1.01															
AcW	0.77	0.72	1.12	0.92	0.92	0.92	0.85	0.72	1.04	0.92	0.77	0.81	0.84	0.83	0.99	0.98	0.86	1.20	0.52	0.91	0.97	0.82	0.85	
AcE	1.05	1.01	0.93	1.02	0.91	0.83	0.85	0.85	0.73	0.81	0.81	0.73	0.82	0.94	0.73									
AcE	0.75	0.73	0.77	0.84	0.78	0.68	0.64	0.73	0.81	0.81	0.73	0.82	0.94	0.73										
AcE	0.97	0.82	0.92	0.96	0.80	1.02	0.92	1.07	1.14	0.95	0.88	0.86												
AcE	0.68	0.81	0.92	0.70	0.64	0.71	0.52	0.75	0.61	0.66	0.65	0.48												
AcE	0.89	0.95	0.90	0.69	0.80																			
Prom./año	0.85	0.87	0.92	0.87	0.82	0.90	0.76	0.84	0.92	0.84	0.76	0.74	0.88	0.78										
Tasa promedio de crecimiento en el arrecife=0.85																								
ArNW	0.92	0.91	0.76	0.88	0.82	0.81	0.90	0.92	1.00	0.93	0.44													
ArNW	0.78	1.29	0.64	0.85	0.88	0.91	0.65	0.68	0.98	1.12														
ArNW	0.92	0.87	0.90	1.00	0.79	0.74	0.79	1.00	0.62															
ArNW	0.65	0.92	0.94	0.92	0.92	0.81	1.10	0.95	0.64															
ArNW	0.44	0.62	0.83	0.91	0.64	0.86	0.94	0.87																
ArNW	1.28	1.12	1.01	1.22	1.18	1.20	0.90	1.19																
ArNW	0.75	0.53	0.80	0.82	0.86	0.80	0.95																	
ArNW	1.38	0.88	0.90	0.85	0.98	1.01	0.95																	
ArNW	0.86	0.64	0.94	0.84	0.77	0.62	1.15																	
ArNW	1.07	0.84	1.05	0.62	0.82	0.71																		

Continúa

Cuadro 2

Tasas de crecimiento, en cm/año, obtenidas para *Montastrea annularis* en varias localidades del Atlántico

Autor	Localidad	n	Prof.	Tasa crecimiento		
				m	Prom.	Mín.
Baker & Weber 1975	St. Croix, V.I.	12	9	1.04		
Dustan 1975 +	Discovery Bay, Jam.	3	10	0.68		
Bak 1976 *	Piscadera Bay, Cur.	14	10	0.70	0.68	0.73
Gladfelter <i>et al.</i> 1978 +	St. Croix, V.I.	20	10	0.76		
Hudson 1981	Key Largo, Fla. USA	10	7-11	0.63		
Grauss & Macintyre 1982 @	Carric Bow Cay, Bel.		10	0.78		
Hubbard & Scaturro 1985	St. Croix, V.I.	12	9	0.82		
Huston 1985	Discovery Bay, Jam.	5	10	0.86	0.59	1.13
Tomascik & Sander 1985	Barbados	10	5-7	0.82	0.58	1.23
Lipstein-Dawson 1989	Veracruz, Méx.	30	10	0.87	0.82	0.91
Goreau & Macfarlane 1990*	Discovery Bay, Jam.	25	2-5	0.57		
Leder <i>et al.</i> 1991	Carysfort, Fla. USA	6	10-15	0.57	0.44	0.68
Presente estudio	Sur Golfo de México	53	10	0.86	0.40	1.41

Datos obtenidos; * utilizando colonias marcadas; + utilizando tinción con rojo de alizarina; @ cálculos matemáticos.

máximo ya que Gladfelter *et al.* (1978) y Hubbard & Scaturro (1985) señalaron tasas inferiores para esa misma región.

Por otro lado, en el presente estudio se observó que, en el promedio para los seis arrecifes, la tasa de crecimiento más alta corresponde a 1991 con 1.02 cm/año, y la más baja a 1972 con 0.72 cm/año. Al parecer no existe ninguna explicación para este hecho y seguramente se trata de algo aleatorio.

Tomando en consideración lo anterior, se puede concluir que *M. annularis* crece tan vigorosamente al sur del Golfo de México, como en otras regiones del Atlántico, aun cuando en esa zona las condiciones ambientales son poco propicias para el desarrollo arrecifal.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a A.U. Beltrán-Torres y a E. Partida por la ayuda en la recolección de los especímenes y en los cortes de los mismos; a G. Barba, R. Ramírez y J.L. Tello por la ayuda en el trabajo de laboratorio; a J. Sánchez-Juárez, a M. Román, M. Rodríguez, N. Ferriz y R. Pérez por la ayuda en la recolección de los especímenes; a J.I. Malo por las facilidades otorgadas para utilizar el equipo radiográfico del Hospital Naval de Veracruz (SECMAR) y a A.J. Perdomo, a J. Barriola y a B.S. Gaytán por el trabajo

radiográfico; a C. Herrera por la elaboración de los contactos fotográficos; a J. Rivera por la Fig. 1. El manuscrito original fue notablemente mejorado con los comentarios de dos revisores anónimos. Este estudio fue financiado por el proyecto DGON-05/93-EEFCP y por el apoyo otorgado por CONACYT (México), Proyectos D112-903578 y CIRCAM-I.

RESUMEN

En los arrecifes de Triángulo Oeste, Alacrán, Cayo Arcas, Cayo Arenas, Isla Verde y Anegada de Adentro, localizados al sur del Golfo de México, se recolectaron colonias del coral hermatípico *Montastrea annularis* a 10 m de profundidad. A cada colonia recolectada se le determinaron las tasas de crecimiento de manera retrospectiva, utilizando la técnica radiográfica convencional (esclerocronología). De 53 colonias se obtuvieron contactos fotográficos que mostraron buena definición de las bandas de crecimiento. Los promedios generales por año mostraron la tasa de crecimiento más baja para 1972 (0.72 cm/año) y la más alta para 1991 (1.02 cm/año), con un promedio de 0.86 cm/año para las 53 colonias. Esta tasa de crecimiento es similar a las registradas en la misma especie a la misma profundidad para otras localidades del Atlántico.

REFERENCIAS

- Anónimo. 1978. Temperatura y salinidad en los Puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe. Dirección General de Oceanografía Naval, Secretaría de Marina, México, D.F. 34 p.
- Bak, R.P.M. 1976. The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherlands J. Sea Res.* 10: 285-337.
- Baker, P.A. & J.N. Weber. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Planet. Sci. Lett.* 27: 57-61.
- Carricart-Ganivet, J.P. & G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de coral en México, p. 80-90. *In*: S.J. Salazar-Vallejo & N.E. González (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Com. Nal. Biodiversidad y CIOFO, México, D.F.
- Dustan, P. 1975. Growth and form in the reef building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 33: 101-107.
- Ferre-D'Amaré, A.R. 1985. Coral reefs of the Mexican Atlantic: A review. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp., Tahiti* 6: 349-354.
- Gladfelter, E.H., R.K. Monahan & W.B. Gladfelter. 1978. Growth rates of five reef-building corals in the North-eastern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 28: 728-734.
- Goreau, T.J. & A.H. Macfarlane. 1990. Reduced growth rate of *Montastrea annularis* following the 1987-1988 coral-bleaching event. *Coral Reefs* 8: 211-215.
- Grauss, R.R. & I.G. Macintyre. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. *Smith. Contr. Mar. Sci.* 12: 441-464.
- Horta-Puga, G. & J.P. Carricart-Ganivet. 1990. *Stylaster roseus* (Pallas, 1766): First record of a Stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa) in the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 47: 575-576.
- Hubbard, D.K. & D. Scaturro. 1985. Growth rates of seven species of scleractinian corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI. *Bull. Mar. Sci.* 36: 325-338.
- Hudson, J.H. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: A record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 31: 444-459.
- Hudson, J.H., E.A. Shinn, R.B. Halley & B. Lidz. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geol.* 4: 361-364.
- Huston, M. 1985. Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 4: 19-25.
- Knowlton, N., E. Weil, L.A. Weigt & H.M. Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastrea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255: 330-333.
- Knutson, D.W., R.W. Buddemeier & S.V. Smith. 1972. Coral chronometers: Seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177: 270-272.
- Leder, J.L., A.M. Szman & P.K. Swart. 1991. The effect of prolonged "bleaching" on skeletal banding and stable isotopic composition in *Montastrea annularis*. Preliminary observations. *Coral Reefs* 10: 19-27.
- Lipstein-Dawson, A.P. 1989. Análisis retrospectivo del crecimiento de *Montastrea annularis* (Ellis y Solander, 1786) del Arrecife De Enmedio, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México. 155 p.
- Rannefeld J.W. 1972. The stony corals of Enmedio Reef. Master Thesis, Texas A&M University, Galveston, Texas. 104 p.
- Tomascik, T. & F. Sander. 1985. Effects of eutrophication on reef building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 87: 143-155.

SKELETAL EXTENSION, DENSITY AND CALCIFICATION RATE OF THE REEF BUILDING CORAL *MONTASTRAEA ANNULARIS* (ELLIS AND SOLANDER) IN THE MEXICAN CARIBBEAN

Juan P. Carricart-Ganivet, Aurora U. Beltrán-Torres,
Martín Merino and Miguel A. Ruiz-Zárate

ABSTRACT

Growth parameters (skeletal extension, density, and calcification rate) were determined using annual growth bands along 12 slabs of skeletons of the reef building coral *Montastraea annularis*, collected at 1.5 m depth in Puerto Morelos and at 10 m depth in Xahuayxol, in the Mexican Caribbean. X-radiography contact prints revealed that the high-density annual growth band is formed during summer, possibly between July and September, when the sea water temperatures are highest in the Mexican Caribbean. Skeletal extension, density and calcification rates obtained were within the range of values presented by other authors for *M. annularis* in different reefs distributed throughout the Atlantic Ocean. Only slight trends could be identified for the time span represented by the slabs (1980-1995) for the three parameters, suggesting that the environmental conditions have been quite similar for the past 1.5 decades. Using the available environmental data, it seems that, at least, water temperatures have been similar for the period of time studied in the two reef zones. In addition, the observed relationships among the growth parameters were similar to those previously described by other authors. An alternative to the more expensive density measurement procedures is described and discussed.

Since the discovery of the annual density banding of massive coral skeletons by Knutson et al. (1972), the bands have proved to hold useful information about coral growth and coral growth histories (Hudson, 1981; Dodge and Brass, 1984; Guzmán and Cortés, 1989; Carricart-Ganivet et al., 1994), and also about the environmental conditions under which the growth took place (Dodge and Vaisnys, 1975; Flor and Moore, 1977; Dodge et al., 1984; Tomascik and Sander, 1985). At the annual scale, coral skeletal growth can be described by three different variables: extension, density, and calcification of the deposited skeleton. Previous work (Dodge and Brass, 1984) has shown that these variables are not redundant and contain complementary information. Statistical relationships between them have also been found and discussed (Dodge and Brass, 1984; Scoffin et al., 1992).

Along the east coast of the Yucatán Peninsula, in the Mexican Caribbean, there is an extensive reef formation. Jordán (1979) and Jordán et al. (1981) have described these inshore reefs, but there has been no research on coral growth for this zone of the Caribbean. The aim of this paper is to add information regarding skeletal extension, density and calcification rate to the data bank on coral growth of the dominant Caribbean reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) *sensu* Weil and Knowlton (1994), in two zones of the Mexican Caribbean, to widen our range of observations of this kind and to increase our understanding of coral growth.

MATERIAL AND METHODS

Several specimens, each at least 10 cm high, of the hermatypic coral *M. annularis* were collected in two reef zones of the Mexican Caribbean (Fig. 1). The specimens from Puerto Morelos were

Manuscrito 2

SKELETAL EXTENSION, DENSITY AND CALCIFICATION RATE OF THE REEF BUILDING CORAL *MONTASTRAEA ANNULARIS* (ELLIS AND SOLANDER) IN THE MEXICAN CARIBBEAN

Juan P. Carricart-Ganivet, Aurora U. Beltrán-Torres,
Martín Merino and Miguel A. Ruiz-Zárate

ABSTRACT

Growth parameters (skeletal extension, density, and calcification rate) were determined using annual growth bands along 12 slabs of skeletons of the reef building coral *Montastraea annularis*, collected at 1.5 m depth in Puerto Morelos and at 10 m depth in Xahuayxol, in the Mexican Caribbean. X-radiography contact prints revealed that the high-density annual growth band is formed during summer, possibly between July and September, when the sea water temperatures are highest in the Mexican Caribbean. Skeletal extension, density and calcification rates obtained were within the range of values presented by other authors for *M. annularis* in different reefs distributed throughout the Atlantic Ocean. Only slight trends could be identified for the time span represented by the slabs (1980-1995) for the three parameters, suggesting that the environmental conditions have been quite similar for the past 1.5 decades. Using the available environmental data, it seems that, at least, water temperatures have been similar for the period of time studied in the two reef zones. In addition, the observed relationships among the growth parameters were similar to those previously described by other authors. An alternative to the more expensive density measurement procedures is described and discussed.

Since the discovery of the annual density banding of massive coral skeletons by Knutson et al. (1972), the bands have proved to hold useful information about coral growth and coral growth histories (Hudson, 1981; Dodge and Brass, 1984; Guzmán and Cortés, 1989; Carricart-Ganivet et al., 1994), and also about the environmental conditions under which the growth took place (Dodge and Vaisnys, 1975; Flor and Moore, 1977; Dodge et al., 1984; Tomascik and Sander, 1985). At the annual scale, coral skeletal growth can be described by three different variables: extension, density, and calcification of the deposited skeleton. Previous work (Dodge and Brass, 1984) has shown that these variables are not redundant and contain complementary information. Statistical relationships between them have also been found and discussed (Dodge and Brass, 1984; Scoffin et al., 1992).

Along the east coast of the Yucatán Peninsula, in the Mexican Caribbean, there is an extensive reef formation. Jordán (1979) and Jordán et al. (1981) have described these in-shore reefs, but there has been no research on coral growth for this zone of the Caribbean. The aim of this paper is to add information regarding skeletal extension, density and calcification rate to the data bank on coral growth of the dominant Caribbean reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) *sensu* Weil and Knowlton (1994), in two zones of the Mexican Caribbean, to widen our range of observations of this kind and to increase our understanding of coral growth.

MATERIAL AND METHODS

Several specimens, each at least 10 cm high, of the hermatypic coral *M. annularis* were collected in two reef zones of the Mexican Caribbean (Fig. 1). The specimens from Puerto Morelos were

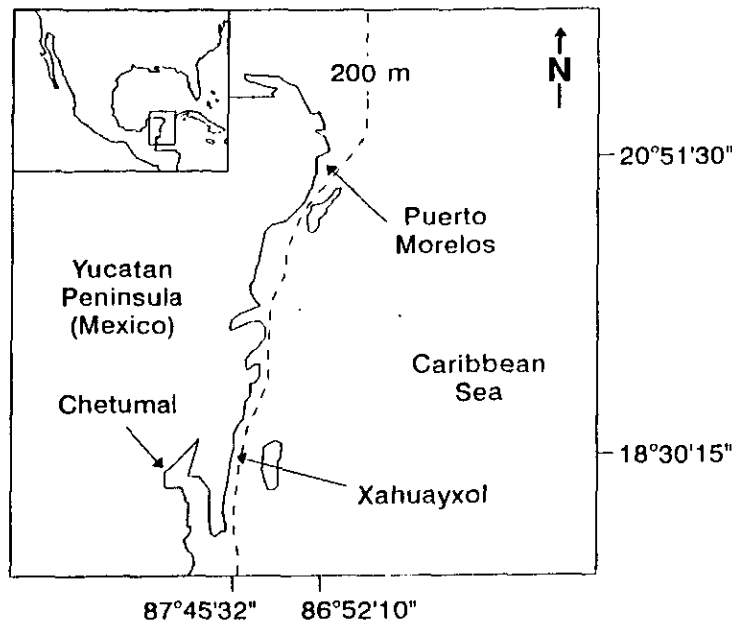


Figure 1. Location of the sampled reef sites in the Mexican Caribbean.

collected on May 1995, in the reef lagoon at 1.5 m depth, and those from Xahuayxol were collected on October 1996, from the fore-reef at 10 m depth.

Skeletal extension (cm) was measured by conventional X-radiograph technique (Knutson et al., 1972; Baker and Weber, 1975; Hudson, 1981). Following the main growth axis, slabs were cut to a width of 0.5 ± 0.1 cm with a rock saw (4 mm kerf). Slabs were then exposed to X-rays from CGR equipment (Trendix 525) with the following conditions of exposure: 43 kv, 5 MAS, 50 MA, 0.10 s, and 100 cm of focal distance; in all cases a Cassette Kodak 14×17 in, Lanex Fast X-Omatic was used. As suggested by Guillaume (1994), X-radiographs were selected that showed the highest contrast and the most exact reproduction of internal variations in density. Annual bands were identified from mid-summer to next mid-summer (Hudson et al., 1976), and measurements were made along the main axis of skeleton growth with a caliper and a stereoscopic microscope (0.1 mm precision) using the b/w contact prints of the X-radiographs (Carricart-Ganivet et al., 1994).

To measure density (g cm^{-3}), each annual growth band (0.44–1.54 cm wide) was cut off from the slab along the mid-summer edge of the high-density annual growth band (Hudson et al., 1976). To ensure exact cutting of the annual band, the mid-summer-line was traced from the b/w contact prints of the X-radiograph onto the slab using translucent drawing paper. To cut the band, we used a low-speed motor and a disk saw with a kerf of only 0.6 mm (Dentorium Item # 223) to minimize material loss. Density was measured on growth-band fragments of variable width (0.3–0.7 cm) and weight (0.2–0.5 g). To make triplicate determinations of density, three of these fragments were taken from the same section of each band where skeletal extension was measured. Each fragment was submerged in distilled water for 24 h, to ensure complete water infiltration of all skeletal interstices, then frozen while still submerged. Excess exterior ice was removed with a scalpel, with excision of part of the skeleton fragment when needed to ensure complete removal of exterior ice. Before it thawed, each fragment was weighed on a 0.001 g precision balance (Mettler, AE163). Each fragment was then dried for 48 h in an oven at 80°C before being weighed again. Density of each annual growth band was calculated using the following formula:

$$d_b = W_d / ((W_d / d_a) + ((W_f - W_d) / d_{ice}))$$

where d_b is the density of the annual growth band (g cm^{-3}); W_d is the dry weight of fragment (g); d_a is the density of aragonite, 2.93 g cm^{-3} (Liley and Gambill, 1986); W_f is the frozen weight of fragment (g) and d_{ice} is the density of ice, 0.915 g cm^{-3} (Liley and Gambill, 1986).

To verify the precision of this method, ten replicate measurements of density were made on 20 coral fragments of different densities (1.17 – 2.17 g cm^{-3}). The variation coefficient for each set of measurements ranged between 0.18 and 0.56%, and averaged 0.3%.

The annual calcification rates ($\text{g cm}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) were calculated by multiplying the density value of each annual growth band by its corresponding skeletal extension. For each reef, and for the two reefs together, temporal variations in the three growth parameters were analyzed by one-way ANOVA with Tukey's HSD (Zar, 1984). Relationships among the three variables were assessed by correlation analysis, and index values and index master chronologies were computed (Tomascik, 1990) for the three variables.

RESULTS AND DISCUSSION

Contact prints with clear, unambiguous banding, of 12 specimens were obtained: five from Puerto Morelos, and seven from Xahuayxol. The contact prints of the specimens collected in Puerto Morelos (May) showed their low-density annual growth band in their apex (Fig. 2A), while those collected in Xahuayxol (October) showed their high-density annual growth band in their apex (Fig. 2B). From this observation, we conclude that *M. annularis* develops its high-density annual growth band some time between May and October in the Mexican Caribbean.

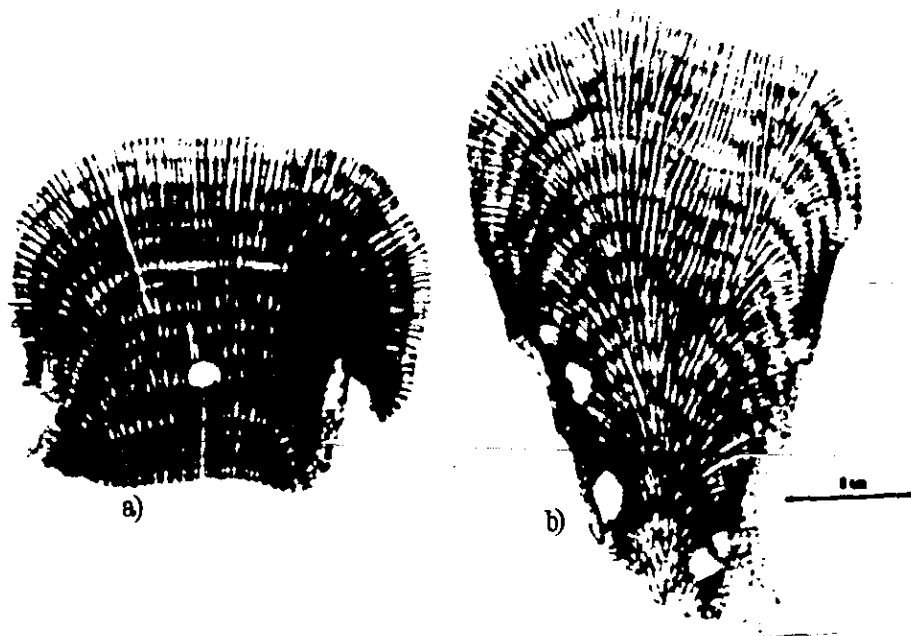


Figure 2. X-radiograph positives of *Montastraea annularis* from a) Puerto Morelos and b) Xahuayxol.

Table 1. Skeletal extension (cm) of *Montastraea annularis* in the Mexican Caribbean.

Reef	Years															
	95	94	93	92	91	90	89	88	87	86	85	84	83	82	81	80
PM		0.91	0.84	0.75	0.84	0.70	0.62	0.98	0.78	0.98	0.94	0.55	0.64	0.62	0.58	0.73
PM		0.99	0.86	0.77	0.75	0.75	0.87	0.71	0.81	0.86	0.67	0.82	0.75	0.81	1.00	0.90
PM		0.80	0.93	0.71	1.02	0.48	0.85	0.67	0.88	0.75						
PM		0.90	1.01	0.97	0.82	0.71	0.73	0.76	0.83							
PM		0.91	1.20	0.92	0.99	1.01	0.68	0.77	0.85							
Mean		0.90	0.97	0.82	0.88	0.73	0.75	0.78	0.83	0.86	0.81	0.69	0.70	0.72	0.79	0.82
Mean skeletal extension in Puerto Morelos = 0.82																
XH	0.92	1.09	1.54	1.07	0.96	1.25	1.07	1.11	0.99	1.33	0.99	1.19	1.00	0.91	0.90	
XH	0.95	0.87	0.93	0.97	1.06	0.75	1.05	1.08	0.84	1.00	0.89	0.84				
XH	0.70	0.88	1.02	0.85	0.85	0.75	0.87	0.73	0.83	0.70						
XH	0.99	0.76	0.82	0.87	0.72	0.82	0.65	0.60	0.66	0.70						
XH	1.05	1.14	0.84	0.92	0.90	0.80	0.73	0.83	1.00	0.84						
XH	0.89	0.89	1.04	0.95	0.94	0.73	1.01	1.08								
XH	0.80	0.95	0.73	0.70	0.75											
Mean	0.90	0.94	0.99	0.90	0.88	0.85	0.90	0.91	0.86	0.91	0.94	1.02				
Mean skeletal extension in Xahuayxol = 0.91																
Mean skeletal extension per year for the two reefs																
	0.90	0.92	0.98	0.87	0.88	0.80	0.83	0.85	0.85	0.90	0.87	0.85	0.80	0.78	0.83	
Mean skeletal extension for the two reefs = 0.87																

PM = Puerto Morelos; XH = Xahuayxol; minimal and maximal values in bold

Hudson et al. (1976) reported that *M. annularis* forms its high-density annual growth band between July and September in Florida correlated with higher temperatures. Carricart-Ganivet et al. (1994) found that this species also forms this sub-annual band between these months in reefs of the southern Gulf of Mexico, when the sea water temperatures are higher (Hernández-Téllez et al., 1993; Sánchez-Juárez and Aldeco, 1995). Seawater temperatures at the reef lagoon of Puerto Morelos also are higher between July and September (unpubl. data: from 1982 to 1983, M.M; from 1992 to 1997, F.G. Ruiz-Rentería). So, it is possible that the "coral-year" of *M. annularis* also begins in July in the Mexican Caribbean, in agreement with Hudson et al.'s (1976) report.

The intra-annual regulation for the formation of the sub-annuals bands is not clear at this moment. Suggested factors are: sea water temperature (Highsmith, 1979; Hudson et al., 1976), available sunlight level (sunshine or cloud cover) (Buddemeier, 1974), a combination of both water temperature and light level (Schneider and Smith, 1982; Heiss et al., 1993), rainfall (Buddemeier, 1974; Buddemeier et al., 1974), suspended particulate matter (Dodge et al., 1974; Cortés and Risk, 1985; Tomascik and Sanders, 1985), sedimentation rate (Brown et al., 1986), and a combination of salinity (precipitation), available light (cloud cover, turbidity) and time of reproduction (Guzmán and Cortés, 1989).

Values of skeletal extension, density and calcification rate were obtained from 125 annual growth bands (Tables 1,2,3, respectively). The number of annual growth bands averaged 10.4 per specimen, and ranged from 5 to 15 yrs in the 12 specimens. In Puerto Morelos the average was 11 annual growth bands per specimen, ranging from 8 to 15 yrs, and in Xahuayxol it was 10 annual growth bands per specimen, ranging from 5 to 15 yrs.

Table 2. Density (gcm^{-3}) of *Montastraea annularis* in the Mexican Caribbean.

Reef	Years															
	95	94	93	92	91	90	89	88	87	86	85	84	83	82	81	80
PM		1.72	1.87	2.07	2.03	1.94	1.47	1.66	1.59	1.36	1.32	2.10	1.84	2.03	1.92	1.76
PM		1.55	1.77	1.57	1.66	1.47	1.67	1.72	1.63	1.71	1.56	1.59	1.72	1.67	1.83	2.01
PM		1.84	2.00	2.04	2.06	1.99	2.00	2.03	2.07	1.79						
PM		1.85	1.89	1.72	1.59	2.00	2.05	1.82	1.89							
PM		1.66	1.95	1.92	1.59	1.70	1.89	1.47	1.82							
Mean		1.72	1.90	1.86	1.79	1.82	1.82	1.74	1.80	1.62	1.44	1.85	1.78	1.85	1.88	1.89
Mean density in Puerto Morelos = 1.79																
XH	1.56	1.58	1.82	1.58	1.88	1.68	1.60	1.72	1.44	1.55	1.58	1.54	1.52	1.56	1.77	
XH	1.48	1.41	1.59	1.56	1.53	1.40	1.60	1.44	1.46	1.53	1.58	1.50				
XH	1.80	1.57	1.78	1.84	2.00	1.95	1.57	1.81	1.86	2.08						
XH	2.05	1.75	1.97	2.04	1.96	1.93	1.94	1.95	1.79	1.71						
XH	1.78	1.75	1.76	1.85	1.67	1.86	1.79	1.86	1.87	1.84						
XH	1.66	1.59	1.34	1.69	1.65	1.55	1.38	1.30								
XH	1.87	1.64	1.74	1.73	1.57											
Mean	1.74	1.61	1.71	1.76	1.75	1.73	1.65	1.68	1.68	1.74	1.58	1.52				
Mean density in Xahuayxol = 1.69																
Mean density per year for the two reefs																
	1.74	1.66	1.79	1.80	1.77	1.77	1.72	1.71	1.74	1.70	1.51	1.68	1.69	1.75	1.84	1.89
Mean density for the two reefs = 1.74																
PM = Puerto Morelos; XH = Xahuayxol; minimal and maximal values in bold																

Table 3. Calcification rate (gcm^{-2}yr) of *Montastraea annularis* in the Mexican Caribbean. PM = Puerto Morelos; XH = Xahuayxol; minimal and maximal values in bold.

Reef	Years															
	95	94	93	92	91	90	89	88	87	86	85	84	83	82	81	80
PM		1.56	1.57	1.56	1.71	1.36	0.91	1.62	1.24	1.32	1.24	1.15	1.18	1.26	1.11	1.28
PM		1.54	1.52	1.21	1.25	1.10	1.45	1.22	1.32	1.47	1.05	1.30	1.29	1.35	1.83	1.81
PM		1.47	1.86	1.45	2.10	0.95	1.70	1.36	1.82	1.35						
PM		1.66	1.91	1.67	1.31	1.42	1.50	1.38	1.57							
PM		1.51	2.34	1.77	1.57	1.72	1.28	1.13	1.54							
Mean		1.55	1.84	1.53	1.59	1.31	1.37	1.34	1.50	1.38	1.15	1.23	1.24	1.31	1.47	1.55
Mean calcification rate in Puerto Morelos = 1.46																
XH	1.43	1.72	2.80	1.69	1.81	2.10	1.71	1.91	1.43	2.07	1.56	1.83	1.52	1.42	1.59	
XH	1.40	1.22	1.48	1.51	1.62	1.05	1.68	1.56	1.23	1.53	1.41	1.26				
XH	1.26	1.38	1.81	1.56	1.70	1.46	1.36	1.32	1.54	1.45						
XH	2.03	1.33	1.62	1.77	1.41	1.58	1.26	1.17	1.18	1.20						
XH	1.87	1.99	1.47	1.70	1.51	1.49	1.31	1.55	1.87	1.54						
XH	1.47	1.41	1.40	1.60	1.55	1.13	1.40	1.41								
XH	1.49	1.56	1.27	1.21	1.18											
Mean	1.56	1.52	1.69	1.58	1.54	1.47	1.45	1.49	1.45	1.56	1.49	1.55				
Mean calcification rate in Xahuayxol = 1.53																
Mean density per year for the two reefs																
	1.56	1.53	1.75	1.56	1.56	1.40	1.41	1.42	1.47	1.49	1.32	1.39	1.33	1.34	1.51	1.55
Mean calcification rate for the two reefs = 1.50																
PM = Puerto Morelos; XH = Xahuayxol; minimal and maximal values in bold																

Table 4. Skeletal extension (cm), density (gcm^{-3}) and calcification rate (gcm^{-2}yr) of *Montastraea annularis* in several localities of the Atlantic. Minimum and maximum values for the variables are included in parenthesis. * = calculated values with skeletal extension and density means.

Author	Location	Depth (m)	n	Extension	Density	Calcification rate
Baker & Weber, 1975	St. Croix, Virgin Islands	4.5-18	60	0.91 (0.65-1.04)	1.73 (1.60-1.82)	1.57 (1.18-1.76)
Dustan, 1975	Discovery Bay, Jamaica	8-24	-	0.38 (0.17-0.67)	1.71 (1.39-1.94)	0.65*
Graus & Macintyre, 1982	Carrie Bow Cay, Belize	1-25	-	0.76 (0.63-0.93)	1.80 (1.55-1.99)	1.35*
Dodge & Brass, 1984	Buck Island, St. Croix, Virgin Islands	3-8	607	0.98 (0.61-1.44)	1.28 (0.78-1.63)	1.23 (0.77-1.58)
Here in	Mexican Caribbean	1.5-10	125	0.87 (0.55-1.54)	1.74 (1.30-2.10)	1.50 (0.91-2.80)

The values of skeletal extension, density and calcification rate reported here are within the range of values presented by other authors for *M. annularis* in reefs distributed throughout the Atlantic Ocean (Table 4). The range of values observed could be explained mostly in terms of the different environmental conditions involved, which represent most of the tolerance range of the species. Earlier reports on coral growth of *M. annularis* did not consider that this species has more recently been determined to be a complex of sibling species

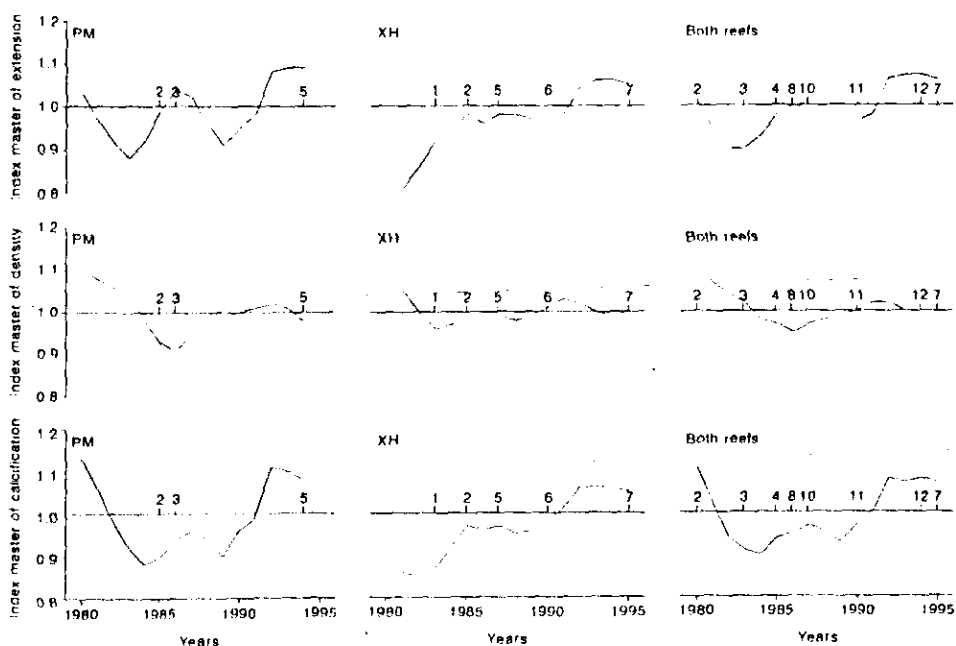


Figure 3. Three-year moving average of index master chronologies of extension, density and calcification rate of *Montastraea annularis* at each study site and at both reefs together. PM = Puerto Morelos, XII = Xahuayxol. The numbers along the horizontal axis indicate the number of corals used in the chronology in the specified year.

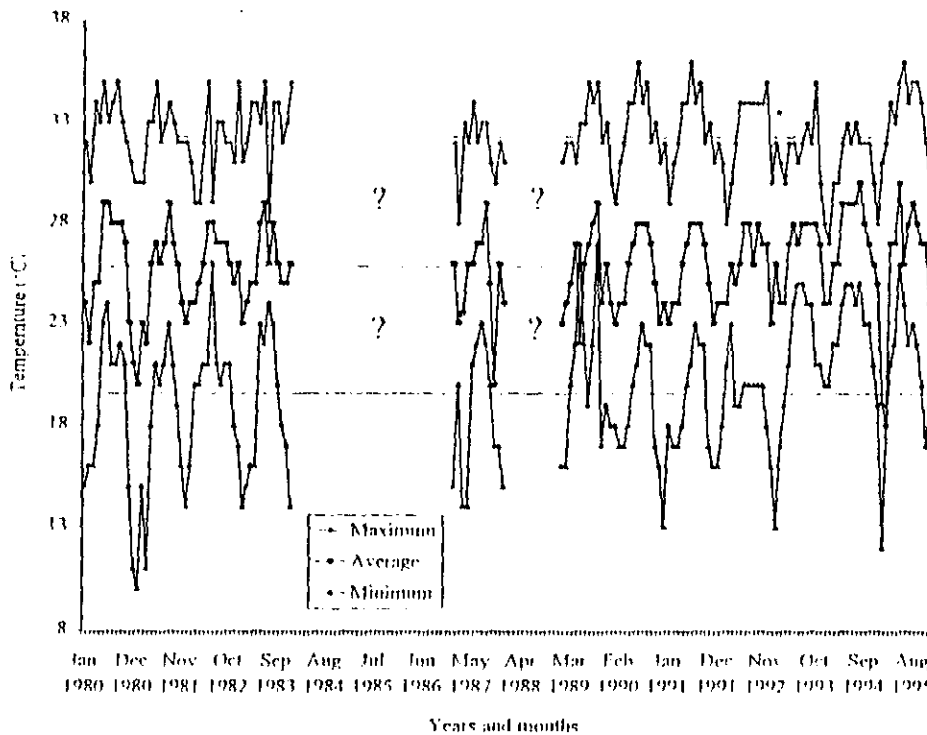


Figure 4. Maximum, average and minimum air temperatures from January 1980 to December 1995 from Chetumal. ? = Not available data.

(Knowlton et al., 1992; Weil and Knowlton, 1994). Since it is not clear which of the currently recognized species pertains to each earlier report attributed to *M. annularis*, only reports on "columnar" and "hemispheroidal" growth forms are considered in this table.

The one-way ANOVA's showed that extension, density and calcification rate did not differ significantly over time at Puerto Morelos ($P = 0.20$, $P = 0.60$ and $P = 0.09$, respectively) at Xahmayxol ($P = 1.00$, $P = 0.89$ and $P = 1.00$, respectively) and for the data of the two reefs together ($P = 0.62$, $P = 0.62$ and $P = 0.19$, respectively). Nevertheless, slight trends were observed for some growth parameters at the two reefs zones and for the two reefs together (Fig. 3). The fact that no significant differences and only slight trends were observed for the three growth parameters for the period of time represented by the slabs (1980–1995) suggests that environmental conditions have been quite similar for the past one and a half decades. The only available environmental data for the two study sites are those of water temperature from Puerto Morelos. On the other hand, air temperature data are available for Chetumal, located 300 km south-southwest far from Puerto Morelos (Fig. 1). These data have similar trends and do not show any overall tendency for the period of time represented by the slabs (Fig. 4). A correlation analysis between the water temperature data from Puerto Morelos with their corresponding year and month air temperature data from Chetumal was significant ($r = 0.93$, $P < 0.0001$). Thus, it can be inferred that, at least, water temperatures have been similar for the period of time studied at the two reef zones.

Table 5. Coefficients of correlation (r) between the three growth parameters for each of the reefs. The asterisks indicate significant correlations ($P < 0.05$, NS = no significant). PM = Puerto Morelos; XH = Xahuayxol.

Reef	Density vs Extension	Density vs Calcification	Extension vs Calcification
All data (n = 125)	-0.33*	0.28*	0.81*
PM (n = 55)	-0.18NS	0.43*	0.81*
XH (n = 70)	-0.35*	0.25*	0.82*

Table 5 shows the coefficients of correlation and their significances between the three growth parameters for the whole data set and for each reef sampled. Correlations of skeletal extension vs calcification rate are highly significant, with a high percentage of the variability explained, for all data (66%), as well as for the data from each reef sampled (66% in Puerto Morelos and 67% in Xahuayxol). The relationships among the growth parameters are similar to those described by other authors, particularly by Dodge and Brass (1984) in their detailed analysis.

Driven by resource limitations, we have developed the simple and inexpensive new method for the determination of density in coral skeletons as described above. Measurement repetition showed that better than 1% precision can be obtained using this method. Therefore, our freezing method can be used as a valid alternative when other techniques for measuring coral skeleton density are not available or when cost is a limiting factor. As demonstrated by the lack of observed differences between our results and those of previous authors, the new freezing method described herein can be used with confidence when more sophisticated and costly techniques are not necessary to measure density of coral skeletons.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank R. Iglesias-Prieto and H. Bahena-Basave for their assistance with field collections, H. Jiménez del Angel for the facilities to use the radiographic equipment of the ISSSTE-Chetumal, E. González-Ortiz and J. C. Herrera-Jiménez for their assistance with radiographic work, and H. Bahena-Basave for the contact prints. F. G. Ruiz-Rentería of the Estación Puerto Morelos of the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM kindly provided the 1992-1997 temperature data. The manuscript was notably improved by the comments of J.H. Hudson, S. Monks and two anonymous reviewers. Research was supported by the Arrecifes Coralinos project of ECOSUR and by funds of CONACyT to the project number 4120P-N9607.

LITERATURE CITED

- Baker, P. A. and J. N. Weber. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Planet. Sci. Lett.* 27: 57-61.
- Brown, B. E., M. Lee Tissier, L. S. Howard, M. Charuchinda and J. A. Jackson. 1986. Asynchronous deposition of dense skeletal bands in *Porites lutea*. *Mar. Biol.* 93: 83-89.
- Buddemeier, R. W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proc. 2nd Int'l. Coral Reef Symp.* 2: 259-267.
- _____, J. E. Maragos and D. W. Knutson. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: Rates and patterns of coral growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 14: 179-200.

- Carricart-Ganivet, J. P., G. Horta-Puga, M. A. Ruiz-Zárate and E. Ruiz-Zárate. 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 42: 517-523.
- Cortés, J. and M. J. Risk. 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 36: 339-356.
- Dodge, R. E., R. C. Aller and J. Thomson. 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature* 247: 574-577.
- _____ and G. W. Brass. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral *Montastrea annularis*: St. Croix US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34: 288-307.
- _____, T. D. Jickells, A. H. Knap, S. Boyd and R. P. M. Bak. 1984. Reef-building coral skeletons as chemical (phosphorous) indicators. *Mar. Poll. Bull.* 15: 178-187.
- _____ and J. R. Vaisnys. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature* 258: 706-708.
- Dustan, P. 1975. Growth and form in the reef building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 33: 101-107.
- Flor, T. H. and W. S. Moore. 1977. Radium/calcium and uranium/calcium determinations for western Atlantic reef corals. *Proc. 3rd Int'l. Coral Reef Symp.* 2: 555-561.
- Graus, R. R. and I. G. Macintyre. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. Pages 441-464 in K. Rützler and I. G. Macintyre, eds. *The Atlantic barrier reef ecosystem at Carri Bow Cay, Belize. Scientific Reports 1, Smithsonian Contrib. Mar. Sci.* no. 12, Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- Guillaume, M. 1994. La croissance du squelette de *Porites lutea*, Scléactinaire hermatypique, sur le récif frangeant de la Saline, île de la Réunion, océan Indien. *Bull. Soc. zool. Fr.* 119(1): 75-83.
- Guzmán, H. M. and J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 44: 1186-1194.
- Heiss, G. A., W.-Chr. Dullo and J. J. G. Reijmer. 1993. Short- and long-term growth history of massive *Porites* sp. from Aqaba (Red Sea). *Senckenbergiana maritima* 23: 135-141.
- Hernández-Téllez, J., J. M. Sánchez-Juárez A. and J. Aldeco. 1993. Masas de agua costera de la Ciudad de Veracruz. Ver. Informe Técnico. Inst. Inv. Ocean. Golfo y Mar Caribe, D.G.O.N., SECMAR, México. 134 p + anexos 32 p.
- Highsmith, R. C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 105-125.
- Hudson, J. H. 1981. Growth rates in *Montastraea annularis*: a record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 31: 444-459.
- _____, E. A. Shinn, R. B. Halley and B. Lidz. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geol.* 4: 361-364.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noroeste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nat. Autón. México* 6(1): 69-86.
- _____, M. Merino, O. Moreno and E. Martín. 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Proc. 4th Int'l. Coral Reef Symp.* 2: 303-308.
- Knowlton, N., E. Weil, L. A. Weigt and H. M. Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching and the coral climate record. *Science* 255: 330-333.
- Knutson, D. W., R. W. Buddemeier and S. V. Smith. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177: 270-272.
- Liley P. E. and W. R. Gambill. 1986. Sección 3. Datos de Física y Química. In R. H. Perry and C. H. Chilton, eds. *Manual del Ingeniero Químico. Volumen 1. Quinta edición (segunda edición en español)*. McGraw-Hill, México, D.F.
- Sánchez-Juárez A., J. M. and J. Aldeco. 1995. Masas de agua en la costa de la Ciudad de Veracruz. Ver. (MACCV). Enero a diciembre de 1994. Informe Técnico. Depto. Ocean. Física, Inst. Inv. Ocean. Golfo y Mar Caribe, D.G.O.N., SECMAR, México. 54 p + anexos 37 p.

- Schneider, R. C. and S. V. Smith, 1982. Skeletal Sr content and density in *Porites* spp. in relation to environmental factors. *Mar. Biol.* 66: 121-131.
- Scoffin, T. P., A. W. Tudhope, B. E. Brown, H. Chansang and R. F. Cheeney, 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. *Coral Reefs* 11: 1-11.
- Tomascik, T. 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Mar. Poll. Bull.* 21: 376-381.
- _____ and F. Sander, 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 87: 143-155.
- Weil, E. and N. Knowlton, 1994. Multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.* 55: 151-175.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2nd ed. Prentice-Hall Inc., New Jersey.

DATE SUBMITTED: October 1, 1998. DATE ACCEPTED: February 16, 1999.

ADDRESSES: (J.P.C.G., A.U.B.T. and M.A.R.Z.) *Departamento de Ecología Acuática, ECOSUR, Apdo. Postal 424, Chetumal, Quintana Roo 77000, Mexico. E-mail: <jpcarri@ecosur-qroo.mx> <abeltran@ecosur-qroo.mx> <mruiz@ecosur-qroo.mx>*. (M.M.) *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, México D.F. 04510, Mexico. E-mail: <mmerino@mar.icmyl.unam.mx>*. (J.P.C.G. Corresponding Author, Tel: (983) 2-16-66, Fax: (983) 2-04-47).

Manuscrito 3

GROWTH RESPONSES OF THE REEF-BUILDING CORAL *MONTASTRAEA ANNULARIS* ALONG A GRADIENT OF CONTINENTAL INFLUENCE IN THE SOUTHERN GULF OF MEXICO

Juan P. Carricart-Ganivet and Martín Merino

ABSTRACT

Skeletal growth variables [density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), extension rate ($\text{cm}\cdot\text{yr}^{-1}$), and calcification rate ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$)] were determined for annual density bands in skeletal slabs of the reef building coral *Montastraea annularis*. Colonies growing at the same depth (10 m) were collected from six coral reefs distributed along an environmental gradient of continental influence within the southern Gulf of Mexico. No significant differences in growth variables were evident within each reef for the period of time represented by the slabs. Variations in calcification rate are more closely linked with variations in extension rate than with variations in density. Differences among reefs were significant for the three growth variables and appeared to relate to the environmental gradient dominated by turbidity and sediment load. Density and calcification rate increased from high to low turbidity and sediment load, while extension rate followed an inverse trend. The data suggest that, as corals experience a harsher environment, they respond by extending their skeleton more with the same or less calcium carbonate, with a concomitant reduction of skeletal density. This "stretching" modulation of skeletal growth may be a widespread phenomenon.

Coral skeletons contain useful information, both on coral growth itself (e.g. Hudson, 1981) and on the conditions under which the growth took place (Dodge and Vaisnys, 1975; Tomascik and Sander, 1985). Seasonal variations in skeletal density permit the quantification of annual growth (Knutson et al., 1972). Data obtained from these bands have proved useful to assess growth differences among coral species (Guzmán and Cortés, 1989), morphotypes (Van Veghel and Bosscher, 1995), reefs (Risk and Sammarco, 1991; Lough and Barnes, 1992), environments (Scoffin et al., 1992), and depth (Baker and Weber, 1975).

At the annual scale, density, extension rate, and calcification rate of the deposited coral skeleton can describe its growth. Previous study of the statistical relationships among these variables (Dodge and Brass 1984; Scoffin et al. 1992) has shown that they are not redundant and contain complementary information, but the possible implications and meaning of these relationships and their variability have not been discussed. To explain density-banding formation, Barnes and Lough (1993) proposed that coral skeleton growth is based on the alternation of calcification processes with tissue uplifting events. Consistently with this, coral skeleton growth and its variations can be thought in general to have two main components: 1) the energy available for the active deposition of calcareous material (i.e. calcification rate) (Fang et al., 1989), and 2) the way this material is used by the coral to extend its skeleton.

In this paper we examine growth in skeletons of the dominant Atlantic-Caribbean reef builder *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) *sensu* Weil and Knowlton (1994) from reefs located along an environmental gradient of continental influence within the Gulf of Mexico. The variability we found widens significantly the available range of the species growth observations, and the pattern found along the gradient suggests that corals can modulate their skeletal growth independently of the amount of calcium carbonate available to build their skeleton.

STUDY SITES

The central Gulf of Mexico, like most of the Caribbean Sea, has clear oligotrophic waters suitable for coral reef development. However, discharge from numerous rivers changes these conditions locally and precludes the development of coral reefs along most of the Gulf coastline (Ferre-D'Amaré, 1985). Within the southern Gulf of Mexico, the Grijalva-Usumacinta rivers discharge into the southern corner; whereas along the western coast of the Gulf the most important discharges are due to the Pánuco, Papaloapan, and Coatzacoalcos rivers (Fig. 1). Continental influence within the southern Gulf of Mexico is least at the Campeche Bank (CB), since the Yucatan Peninsula is karstic and there is no surface runoff to the waters around it (Merino et al., 1990). Coral reef development is prevented on the eastern section of the CB by upwelling along the shelf slope (Merino, 1997). This drives cold, nutrient-rich water over this half of the bank (Furnas and Smayda, 1987), but important coral reef formations are found on the western half of the CB (Ferre-D'Amaré, 1985; Carricart-Ganivet and Horta-Puga, 1993).

On the western coast of the southern gulf, despite the presence of numerous small rivers, coral reef formations are found in two groups between the Pánuco and Papaloapan rivers: some reefs are located off Tuxpan Port, but most formations are located further south, off Veracruz Port (Fig 1.). This second group, the Veracruz Reef System (VRS), includes the most developed reefs of the area (Carricart-Ganivet and Horta-Puga, 1993). River run-off, mainly due to the discharge from the Jamapa-Atoyac rivers, anthropogenic influence and extreme sea surface temperatures, less as 16 °C in winter (Secretaría de Marina, 1978), create suboptimal conditions for hermatypic corals in this group (Horta-Puga and Carricart-Ganivet, 1990). Within the VRS, continental influence, measured in terms of the distribution of bottom terrigenous sediments and salinity, is higher in the reefs located near the Jamapa-Atoyac mouth, rapidly decreasing toward the north due to prevailing water circulation (Hernández-Rosario and Tinoco-Blanco, 1988).

Coral reefs in the southern Gulf of Mexico are exposed to a variable degree of continental influence. Because this gradient is caused mainly by river discharge, the influence is higher inshore, decreasing with distance from the coastline. Within the western half of the CB, due to the discharge from the Grijalva-Usumacinta rivers and prevailing water circulation, continental influence, measured in terms of the distribution of suspended terrigenous sediments, decreases toward the northeast of the mouths of these rivers (Carranza-Edwards et al., 1993).

Corals for this study were collected at six reefs (Fig. 1): Isla Verde (IV), Anegada (AN), Cayo Arcas (CA), Triángulo Oeste (TO), Cayo Arenas (CR) and Alacrán (AA). These reefs are distributed along the gradient of continental influence (i.e. turbidity and sediment load). The intensity of continental influence to which the reefs are exposed is highest at IV and decreases in the same order as the reefs were mentioned (IV, AN, CA, TO, CR, AA).

MATERIALS AND METHODS

In a previous sclerochronological study (Carricart-Ganivet et al., 1994), in which only extension rate was reported (range 0.40 - 1.41 cm·yr⁻¹, average 0.86 cm·yr⁻¹), 53 coral skeletal slabs of *Montastraea annularis* were collected at 10 m depth. Twenty of those slabs were selected for the present study because of 1) their clear unambiguous annual density-banding, and 2) their higher number of annual growth bands.

Growth variables determination. — Skeletal extension rate (cm·yr⁻¹) was measured by conventional X-radiograph technique as described by Baker and Weber (1975) and Hudson (1981). Slabs were first cut to a thickness of 0.5 ± 0.1 cm following the main growth axis and, as suggested by Guillaume (1994), X-radiographs were made using the highest possible contrast, so that density variations were better revealed. After verifying that

Montastraea annularis in the southern Gulf of Mexico, as Hudson et al. (1976) found in Florida, forms a summer high-density band (see Carricart-Ganivet et al., 1994), annual extension rate was measured as the distance between consecutive high-density bands. This was done along the main axis of skeletal growth on black and white contact prints of the radiographs. Measurement precision was 0.1 mm using a caliper under a stereoscopic microscope (cf. Carricart-Ganivet et al., 1994 for details). To measure density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), each annual growth band was cut from the slab along the younger edge of the high-density annual growth band. Then, triplicate density determinations were performed for each annual growth band following the freezing method proposed by Carricart-Ganivet et al. (2000). Annual calcification rate ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) was calculated by multiplying the density average of each annual growth band by its corresponding extension rate.

Statistical analysis. — Our experimental design was unbalanced because the number of corals collected from each reef (2 to 6) and the number of years recorded by each coral (5 to 23) varied (see Table 1). Therefore, empty cells (not just missing values) precluded the use of a multifactorial ANOVA and the calculation of interactions between factors. Hence, we used one-way ANOVA to assess the effects on growth variability of the two factors included in our experimental design: years and reefs. To compare yearly and reef means Tukey's Honestly Significant Difference (HSD) Test was used (Zar, 1984).

RESULTS

Coral growth variables. — Values of density, extension rate, and calcification rate were obtained from 237 annual growth bands (Table 1). Extension rate averaged $0.87\text{ cm}\cdot\text{yr}^{-1}$ and ranged from 0.44 to $1.37\text{ cm}\cdot\text{yr}^{-1}$. These values do not differ significantly (one-way ANOVA, $P = 0.68$) from those of Carricart-Ganivet et al. (1994), indicating that the corals we selected were representative of the larger sample. Mean density was $1.61\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ and ranged from 1.17 to $2.29\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$. Calcification rate averaged $1.39\text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$ and ranged from 0.73 to $2.32\text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$.

The one-way ANOVA for yearly means indicated that density, extension rate and calcification rate were not significantly different among the years represented by the slabs ($P = 0.87$, 0.59 and 0.97 , respectively). Correlation coefficients between years and the three growth variables for each of the reefs were very low (< 0.5) in all cases and not significant in most (Table 2).

Patterns along the gradient. — The one-way ANOVA indicated that the three growth variables were significantly different between reefs ($P < 0.01$). Density increased with distance of the reef from the coast (Fig 2a). The means comparison test (Table 3) showed that density differences between the reefs were highly significant ($P < 0.001$) except among CA, TO and CR. The pattern of extension rate was similar, but inverted, decreasing with distance from the coast (Fig 2b). Because of higher within reef variability, extension rate differences were significant only between the reefs located on the two extremes of the gradient: IV and AN, and AA (Table 3). Calcification rate, like density, increased along the gradient (Fig 2c). Differences in calcification rate were significant between the two coastal reefs, and the four offshore reefs (Table 3).

Relationships between growth variables. — Correlation coefficients were significant between the three variables for the whole data set (Table 4). However, the low coefficients and the respective scatter plots (Fig. 3) show that density variations are only slightly related to extension rate (less than 8 % is explained) and calcification rate (approximately 21 % is explained, Table 4). In contrast, the scatter plot of extension rate versus calcification rate (Fig. 3c) shows a stronger and positive relationship between these two growth measurements. The correlation coefficient was higher ($r = 0.71$, $P < 0.001$), and more than half of the variability is explained (Table 4).

These patterns were quite similar to those found when the same relationships were analyzed for each of the reefs. Correlation coefficients between density and the other two variables were non-significant and, in most cases, lower than for the whole data set. In contrast, correlation

coefficients between extension rate and calcification rate were markedly higher (from 0.71 to between 0.83 and 0.95) and were significant despite the concomitant reduction in sample size (Table 4). Scatter plots for each of the reefs (Fig. 4) show a strong linear relationship between calcification rate and extension rate at each reef site. This indicates that variations in calcification rate are more closely linked with variations in extension rate than with variations in density.

DISCUSSION

Mean density ($1.61 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$), extension rate ($0.87 \text{ cm}\cdot\text{yr}^{-1}$) and calcification rate ($1.39 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) reported here are consistent with those previously found for *M. annularis sensu lato* collected from 10 m depths throughout the Atlantic Ocean, (Table 5). However, the range presented here for the three growth variables (1.26 to $1.92 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, 0.64 to $1.16 \text{ cm}\cdot\text{yr}^{-1}$, and 1.29 to $1.76 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$, respectively) is wider than those reported previously, suggesting that our data set represents better the full range of variability in *M. annularis* skeletal growth, and that it probably covers the full tolerance range of the species at this depth.

The fact that years were not a significant source of variability within the data set for any of the sampled reefs, might be because the time frame studied is quite short, there is not enough background growth data and the effects of the unbalanced design (Table 1) on the statistical results. On the other hand, Carricart-Ganivet et al. (2000) for reefs of the Mexican Caribbean observed that the differences in environmental conditions, at least in temperature, have remained similar during the past two decades.

The means of the three growth variables at the six reefs were significantly different along an environmental gradient dominated by turbidity and sediment load. Density and calcification rate increased with distance from the coast, while extension rate followed an inverse trend. A similar significant decrease in extension rate was observed for this species by Hudson (1981) between coastal (inshore, midshore and back-reef) and fore-reef corals sampled at Key Largo, Florida, although his sampling only covered a cross-shelf stretch of 7 km. Our study is the first report where the changes in density, extension rate and calcification rate of *M. annularis* along a geographically broad cross-shelf gradient, but growing at the same depth, are analyzed simultaneously.

Similar inshore-offshore patterns were found for density (Risk and Sammarco, 1991), and for extension rate and density (Lough and Barnes, 1992) when analyzing cross-shelf trends in *Porites* from the central Great Barrier Reef, although these authors concluded that calcification rate was lowest furthest offshore. The existence of the same density and extension rate trends in two dominant species from the two main world regions of coral reefs suggests that this is a general coral growth pattern.

The relationships that we found between the growth variables are similar to those previously described by Dodge and Brass (1984). These authors concluded that neither of these variables is alone a perfect predictor of the other, and that at least two of them, from which the third can be calculated, are required for a complete description of coral growth. Figures 3c and 4 show a strong positive relationship between extension rate and calcification rate based on the regression of annual growth values, for all the reefs and for each reef studied (years of high extension are years of high calcification and years of low extension are years of low calcification). This correlation may arise from the way calcification rate was calculated (as the product of extension rate and density), but it is also consistent with the way a coral skeleton is built: in general, higher calcification rate is needed to extend the skeleton a greater distance.

However, figure 2 suggests that corals with higher extension rates (e.g. those collected at IV and AN reefs) have lower calcification rates and, conversely, that corals with lower extension rates tend to have higher calcification rates (e.g. those collected at AA reef). This apparent paradox can be explained by the concomitant variation of mean skeletal density at the reefs along the environmental gradient of continental influence (see Fig. 2a and the slopes of figure 4: density = calcification rate / extension rate). It seems that, as corals experience a harsher environment (in this case in terms of suspended sediment and, perhaps, light availability) they respond by extending their skeletons more using the same or less amount of calcium carbonate, with a concomitant reduction on skeletal density. The fact that density exhibits the most significant differences among diverse sites and reefs (Dodge and Brass 1984; Lough and Barnes 1992; Scoffin et al. 1992; this paper) suggests that this "stretching" modulation of skeletal growth may be a widespread phenomenon.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank J.M. S.Zárate, P. Hernández and S. Castillo for their help with laboratory work. J.I. Malo provided facilities and use of the radiographic equipment of the Naval Hospital of Veracruz (Sec. Mar.), A.J. Perdono and J. Barriola assisted us with radiographic work. Our good friend Carlos Herrera made the contact prints, unfortunately, he passed away before he could receive recognition for his fine work. E. Sosa-Cordero and M. Alvarez-Rubio assisted with the statistical analysis. The manuscript was notably improved by the comments of D.J. Barnes, A.U. Beltrán-Torres, R.E. Dodge, H. Guzmán, J.H. Hudson, R. Iglesias-Prieto, E. Jordán, S. Monks and three anonymous reviewers.

LITERATURE CITED

- Bak, R.P.M. 1976. The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherlands J. Sea Res.* 10: 285-337.
- Baker, P.A. and J.N. Weber. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Planet. Sci. Lett.* 27: 57-61.
- Barnes, D.J. and J.M. Lough. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167: 91-108.
- Carranza-Edwards, A., L. Rosales-Hoz and A. Monreal-Gomez. 1993. Suspended sediments in the southeastern Gulf of Mexico. *Mar. Geol.* 112: 257-269.
- Carricart-Ganivet, J.P., A.U. Beltrán-Torres, M. Merino and M.A. Ruiz-Zárate. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 66: 215-224.
- and G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de coral en México. In: Salazar-Vallejo, S.I. and N.E. González (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México, D.F.: 80-90.
- , —————, M.A. Ruiz-Zárate and E. Ruiz-Zárate. 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. *Rev. Biol. Trop.* 42: 517-523.
- Dodge, R.E. and G.W. Brass. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral *Montastrea annularis*: St. Croix US Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34: 288-307.
- and J.R. Vaisnys. 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature* 258:706-708.

- Dustan, P. 1975. Growth and form in the reef building coral *Montastrea annularis*. Mar. Biol. 33: 101-107.
- Fang, L.S., Y.W.J. Chen and C.S. Chen. 1989. Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? Mar. Biol. 103: 359-363.
- Ferre-D'Amaré, A.R. 1985. Coral reefs of the Mexican Atlantic: A review. Proc. 5th Int. Coral Reef Symp. 6: 349-354.
- Furnas, M.J. and T.J. Smayda. 1987. Inputs of subthermocline waters and nitrate onto the Campeche Bank. Cont. Shelf Res. 7: 161-175.
- Gladfelter, E.H., R.K. Monahan and W.B. Gladfelter. 1978. Growth rates of five reef-building corals in the Northeastern Caribbean. Bull. Mar. Sci. 28: 728-734.
- Graus, R.R. and I.G. Macintyre. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. In: Rützler, K. and I.G. Macintyre (eds.). The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. Smithson. Contr. Mar. Sci. 12: 441-464.
- Guillaume, M. 1994. La croissance du squelette de *Porites lutea*, Scléactinaire hermatypique, sur le récif frangeant de la Saline, île de la Réunion, océan Indien. Bull. Soc. zool. Fr. 119: 75-83.
- Guzmán, H.M. and J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). Bull. Mar. Sci. 44: 1186-1194.
- Hernández-Rosario, C. and D. Tinoco-Blanco. 1988. Sedimentos del Sistema Arrecifal Veracruzano (Primera parte: Caracterización). Sec. Mar., Dir. Gral. Ocean., Est. Inv. Oceanogr. Veracruz. 33 pp.
- Horta-Puga, G. and J.P. Carricart-Ganivet. 1990. *Stylaster roseus* (Pallas, 1766): First record of a Stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa) in the Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. 47: 575-576.
- Hubbard, D.K. and D. Scaturro. 1985. Growth rates of seven species of scleractinian corals from Cane Bay and Salt Reiver, St. Croix, USVI. Bull. Mar. Sci. 36: 325-338.
- Hudson, J.H. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. Bull. Mar. Sci. 31: 444-459.
- , E.A. Shiin, R.B. Halley and B. Lidz. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. Geol. 4: 361-364.
- Huston, M. 1985. Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. Coral Reefs 4: 19-25.
- Knutson, D.W., R.W. Buddemeir and S.V. Smith. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science 177: 270-272.
- Leder, J.L., A.M. Szmant and P.K. Swart. 1991. The effect of prolonged "bleaching" on skeletal banding and stable isotopic composition in *Montastrea annularis*. Preliminary observations. Coral Reefs 10: 19-27.
- Lough, J.M. and D.J. Barnes. 1992. Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the central Great Barrier Reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155: 1-25.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. J. Mar. Res. 13: 101-121.
- , S. Czitrom, E. Jordán, E. Martín, P. Thomé and O. Moreno. 1990. Hidrology and rain flushing of the Nichupté Lagoon System, Cancún, México. Estua. Coast. Shelf Sci. 30: 223-237.
- Risk, M.J. and P.W. Sammarco. 1991. Cross-shelf trends in skeletal density of the massive coral *Porites lobata* from the Great Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69: 195-200.

- Scoffin, T.P., A.W. Tudhope, B.E. Brown, H. Chansang and R.F. Cheney. 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. *Coral Reefs* 11: 1-11.
- Secretaría de Marina. 1978. Temperatura y salinidad en los Puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe. Dirección General de Oceanografía Naval. México, D.F., 654 pp.
- Tomascik, T. and F. Sander. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 87: 143-155.
- Van Veghel, M.L.J. and H. Bosscher. 1995. Variations in linear growth and skeletal density within the polymorphic reef building coral *Montastrea annularis*. *Bull. Mar. Sci.* 56: 902-908.
- Weil, E. and N. Knowlton. 1994. Multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.* 55: 151-175.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second edition. Prentice-Hall Inc, New Jersey, USA., 718 pp.

DATE SUBMITTED: July 26, 1999.

DATE ACCEPTED: April 24, 2000.

ADDRESSES: (J.P.C.G) *Departamento de Ecología Acuática, ECOSUR, Apdo. Postal 424, Chetumal, Quintana Roo. 77000. MEXICO. E-mail: <jpcarri@ecosur-qroo.mx>*. (M.M.) *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, México D.F. 04510. MEXICO. E-mail: <mmerino@mar.icmyl.unam.mx>*.

Table 1. Data summary for each of the coral specimens of *Montastraea annularis* studied: reef site, period of time covered, number of annual bands found in the slabs and density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), extension rate ($\text{cm}\cdot\text{yr}^{-1}$) and calcification rate ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) averages (standard deviation of each mean in parenthesis; reef site acronyms as in Figure 1).

Reef	Specimen	Period of time covered	Number of annual bands	Density	Extension rate	Calcification rate
IV	IV1	1982-1991	10	1.38 (0.06)	0.97 (0.20)	1.34 (0.30)
	IV2	1977-1991	15	1.37(0.10)	0.89 (0.17)	1.22 (0.25)
	IV3	1987-1991	5	1.32 (0.09)	0.86 (0.06)	1.12 (0.07)
	IV4	1980-1991	12	1.34 (0.09)	0.94 (0.21)	1.25 (0.27)
AN	AN1	1980-1991	10	1.45 (0.12)	0.96 (0.17)	1.38 (0.18)
	AN2	1982-1991	10	1.31 (0.07)	0.83 (0.16)	1.08 (0.19)
	AN4	1972-1991	20	1.61 (0.10)	0.85 (0.11)	1.37 (0.16)
	AN5	1972-1991	20	1.44 (0.08)	0.81 (0.13)	1.17 (0.22)
	AN6	1981-1991	11	1.35 (0.08)	0.98 (0.18)	1.31 (0.24)
	AN8	1983-1991	9	1.58 (0.11)	1.03 (0.18)	1.64 (0.35)
CA	CA2	1977-1990	14	1.79 (0.07)	0.77 (0.07)	1.38 (0.14)
	CA5	1968-1990	23	1.73 (0.11)	0.90 (0.14)	1.55 (0.24)
TO	TO2	1982-1990	9	1.71 (0.13)	0.94 (0.08)	1.60 (0.18)
	TO3	1983-1990	8	1.80 (0.08)	0.81 (0.13)	1.45 (0.20)
	TO4	1982-1990	9	1.82 (0.16)	0.84 (0.10)	1.52 (0.21)
CR	CR2	1980-1989	10	1.63 (0.06)	0.84 (0.16)	1.36 (0.24)
	CR3	1981-1990	10	1.82 (0.08)	0.88 (0.21)	1.60 (0.36)
AA	AA2	1977-1990	14	1.75 (0.20)	0.86 (0.15)	1.50 (0.30)
	AA3	1978-1990	13	2.08 (0.10)	0.75 (0.16)	1.56 (0.33)
	AA4	1986-1990	5	2.12 (0.12)	0.68 (0.16)	1.45 (0.35)
			237	1.61 (0.24)	0.87 (0.16)	1.39 (0.28)

Table 2. Correlation coefficients for density, extension rate and calcification rate of *Montastraea annularis* with time for each of the reefs (asterisks indicate significant correlations ($P < 0.05$); reef site acronyms as in Figure 1).

Growth variable	Reef sites						
	IV <i>n</i> = 42	AN <i>n</i> = 80	CA <i>n</i> = 37	TO <i>n</i> = 26	CR <i>n</i> = 20	AA <i>n</i> = 32	All <i>n</i> = 237
Density	-0.15	-0.25*	0.26	-0.19	0.28	0.35*	-0.06
Extension rate	0.04	0.47*	-0.06	0.40*	0.09	-0.15	0.19*
Calcification rate	-0.01	0.32*	0.03	0.26	0.19	0.02	0.11

Table 3. Average and standard deviation of density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), skeletal extension rate ($\text{cm}\cdot\text{yr}^{-1}$) and calcification rate ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) of *Montastraea annularis* at each of the reefs sampled, and results of Tukey's HSD test between the reef sites (asterisks indicate significant differences ($P < 0.001$), and the horizontal bars link reefs in which each growth variable was not significantly different; reef site acronyms as in Figure 1).

Reef sites	Reef sites and mean differences							
	Mean	SD	IV <i>n</i> = 42	AN <i>n</i> = 80	CA <i>n</i> = 37	TO <i>n</i> = 26	CR <i>n</i> = 20	AA <i>n</i> = 32
Density								
IV	1.36	0.09		0.11*	0.39*	0.41*	0.37*	0.58*
AN	1.47	0.14			0.28*	0.30*	0.26*	0.47*
CA	1.75	0.10				0.02	0.02	0.19*
TO	1.77	0.13					0.04	0.17*
CR	1.73	0.12						0.21*
AA	1.94	0.23						
Extension rate								
IV	0.92	0.18		0.03	0.07	0.06	0.06	0.13*
AN	0.89	0.16			0.04	0.03	0.03	0.10*
CA	0.85	0.13				0.01	0.01	0.06
TO	0.86	0.11					0.00	0.07
CR	0.86	0.18						0.07
AA	0.79	0.17						
Calcification rate								
IV	1.25	0.25		0.06	0.23*	0.28*	0.23*	0.27*
AN	1.31	0.27			0.17*	0.22*	0.17*	0.21*
CA	1.48	0.22				0.05	0.00	0.04
TO	1.53	0.20					0.05	0.01
CR	1.48	0.32						0.04
AA	1.52	0.31						

Table 4. Correlation coefficients between the density, extension rate and calcification rate of *Montastraea annularis* for each of the reefs (asterisks indicate significant correlations ($P < 0.001$); reef site acronyms as in Figure 1).

Relationship	Reef sites						
	All Together <i>n</i> = 237	IV <i>n</i> = 42	AN <i>n</i> = 80	CA <i>n</i> = 37	TO <i>n</i> = 26	CR <i>n</i> = 20	AA <i>n</i> = 32
Density vs. Extension rate	-0.28*	-0.03	-0.05	-0.23	-0.31	-0.14	-0.36
Density vs. Calcification rate	0.46*	0.28	0.44*	0.15	0.27	0.19	0.21
Extension rate vs. Calcification rate	0.71*	0.95*	0.87*	0.93*	0.83*	0.94*	0.83*

Table 5. Average density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), skeletal extension rate ($\text{cm}\cdot\text{yr}^{-1}$), and calcification rate ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) of *Monastrea annularis sensu lato* in several localities of the Atlantic, at 10 m depth or near to (minimum and maximum values for the variables, when available, are included in parenthesis).

Depth (m)	n	Density	Extension rate	Calcification rate	Author	Location
9	12	1.69	1.04	1.76	Baker and Weber, 1975	St. Croix, Virgin Islands
10	3	1.92	0.67	1.29	Dustan, 1975	Discovery Bay, Jamaica
10	14	—	0.70 (0.68-0.73)	—	Bak, 1976	Piscadera Bay, Curaçao
10	20	—	0.76	—	Gladfelter et al., 1978	St. Croix, Virgin Islands
8-12	20	—	0.63	—	Hudson, 1981	Key Largo, Florida
10	—	1.72	0.93	1.60	Graus and Macintyre, 1982	Carrie Bow Cay, Belize
8	9	1.26 (1.12-1.35)	1.16 (0.98-1.26)	1.44 (1.30-1.55)	Dodge and Brass, 1984	Buck Island, St. Croix, Virgin Islands
10	5	—	0.86 (0.59-1.15)	—	Huston, 1985	Discovery Bay, Jamaica
10	20	—	0.76	—	Hubbard and Scaturro, 1985	St. Croix, Virgin Islands
5-7	136	—	0.82 (0.58-1.23)	—	Tomascik and Sander, 1985	Barbados
9.8	3	—	0.64 (0.52-0.72)	—	Leder et al., 1991	Carysfort, Florida
10	70	1.69 (1.30-2.08)	0.91 (0.60-1.54)	1.53 (1.05-2.80)	Carricart-Garnivet et al., 2000	Mexican Caribbean
10	237	1.61 (1.17-2.29)	0.87 (0.44-1.37)	1.39 (0.73-2.32)	This study	Gulf of Mexico

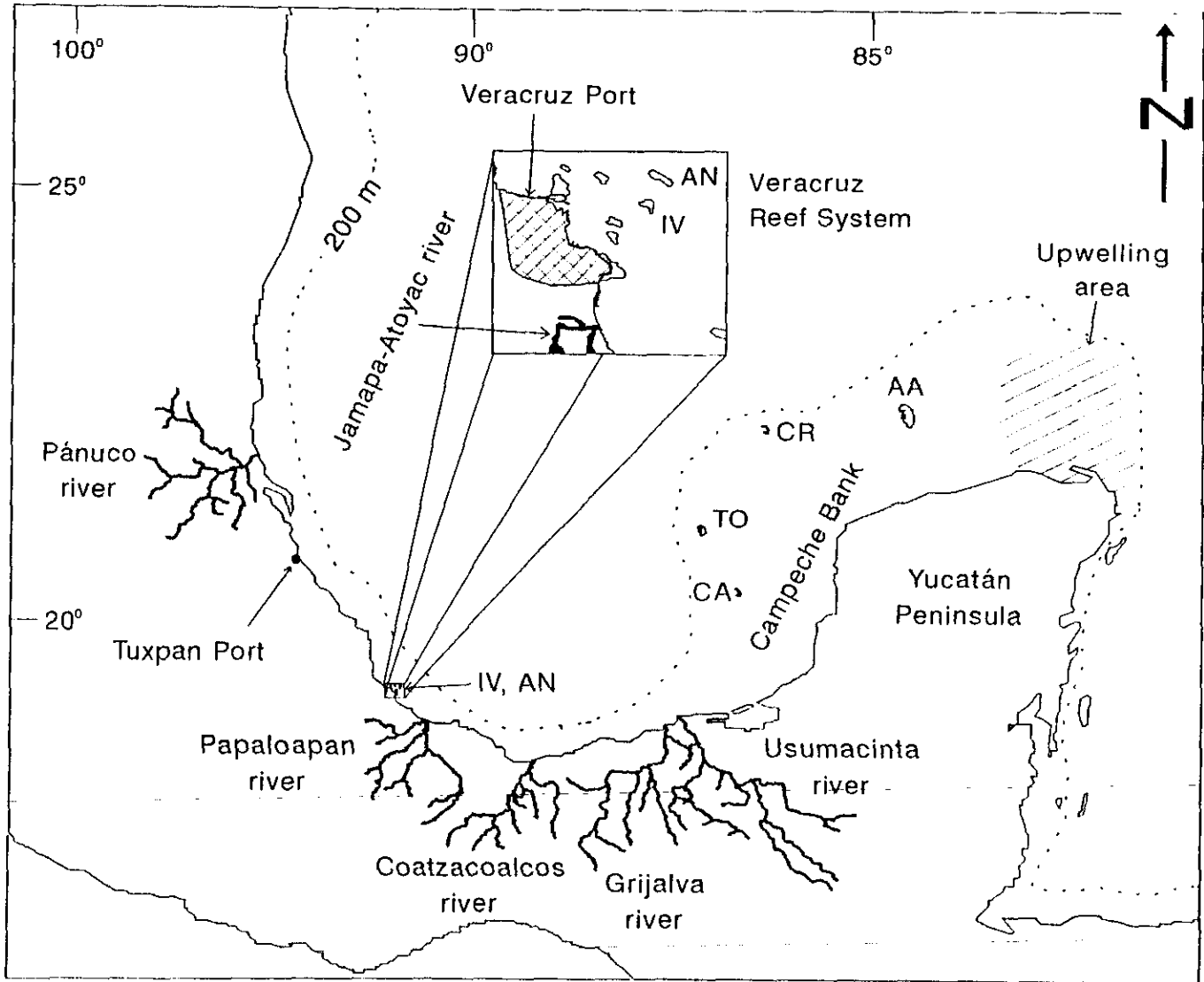
Figure captions

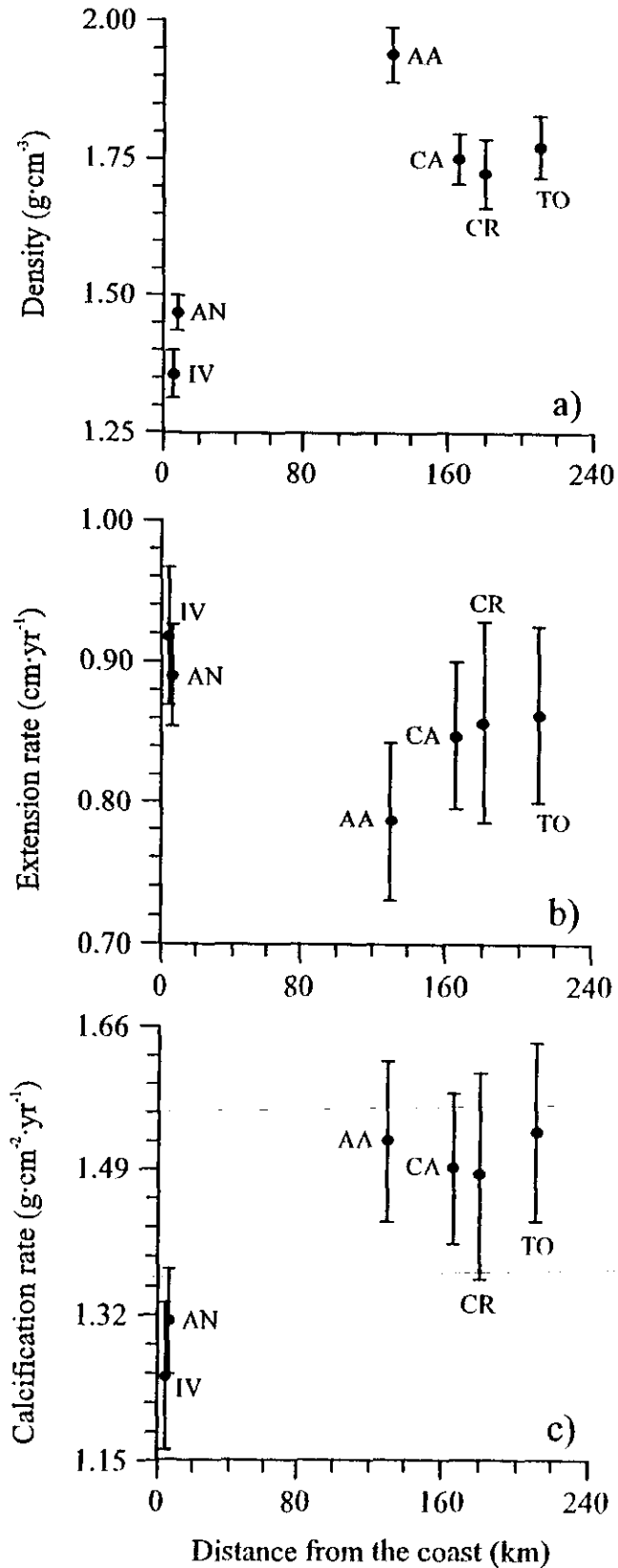
Figure 1. Locations where corals were collected and the main rivers (discharge $> 5 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$) along the margins of the southern Gulf of Mexico. Discharges of main rivers: Pánuco ($18.9 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$), Papaloapan ($41.1 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$), Coatzacoalcos ($22.4 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$), Grijalva ($46.3 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$), and Usumacinta ($58.9 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{yr}^{-1}$). The dotted line indicates the continental shelf edge at a depth of 200 m. Reef site acronyms: IV = Isla Verde, AN = Anegada, CA = Cayo Areas, TO = Triángulo Oeste, CR = Cayo Arenas, AA = Alacrán.

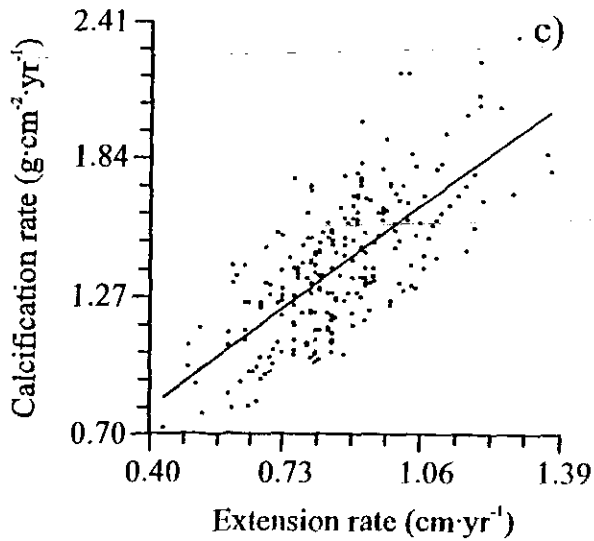
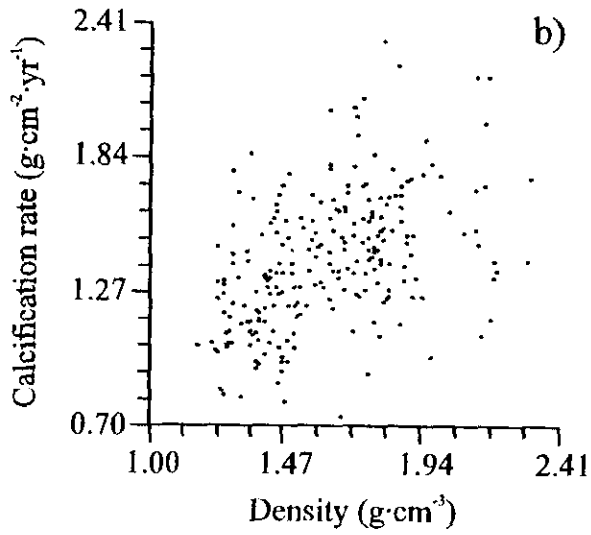
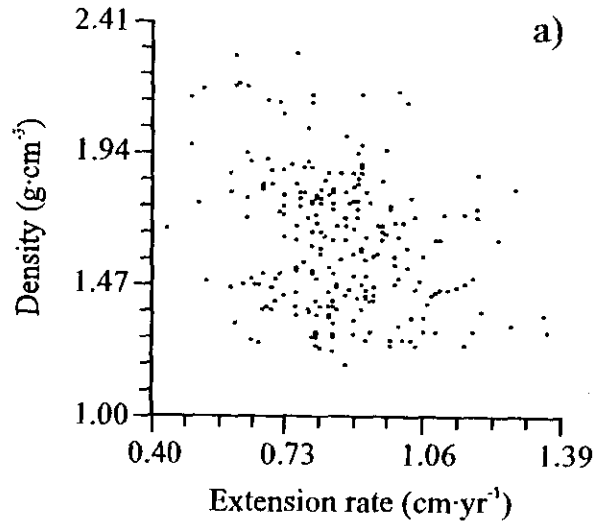
Figure 2. Mean density (a), skeletal extension rate (b), and calcification rate (c) for each of the sampled reefs plotted against the location of the reefs in terms of distance from the coastline. Vertical bars indicate the standard errors of the means. Reef site acronyms as in Figure 1.

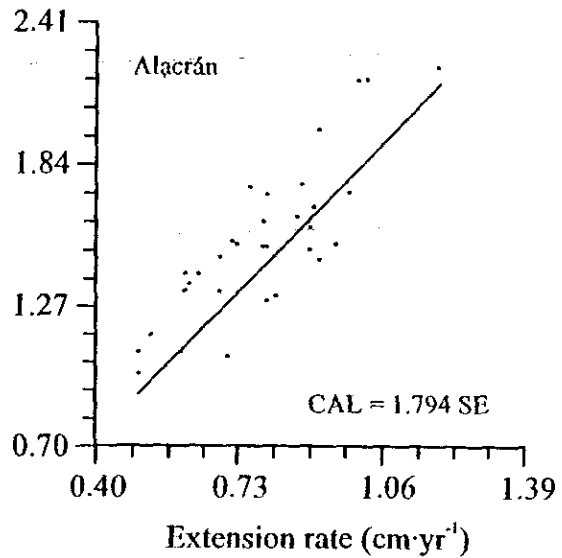
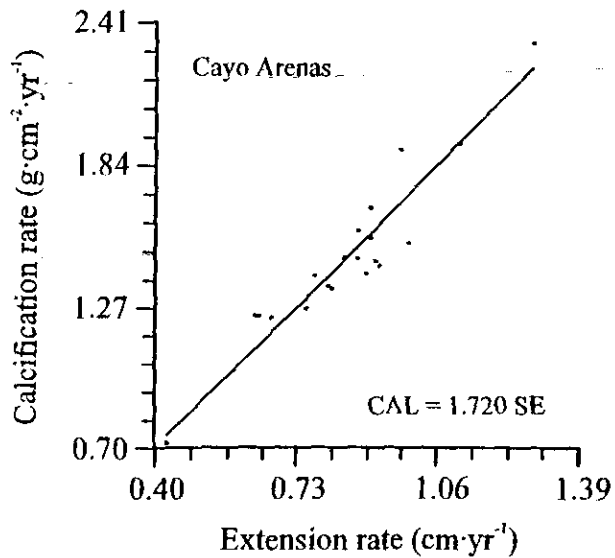
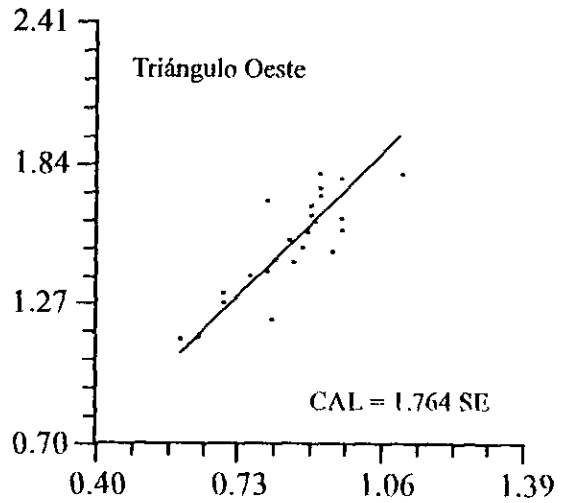
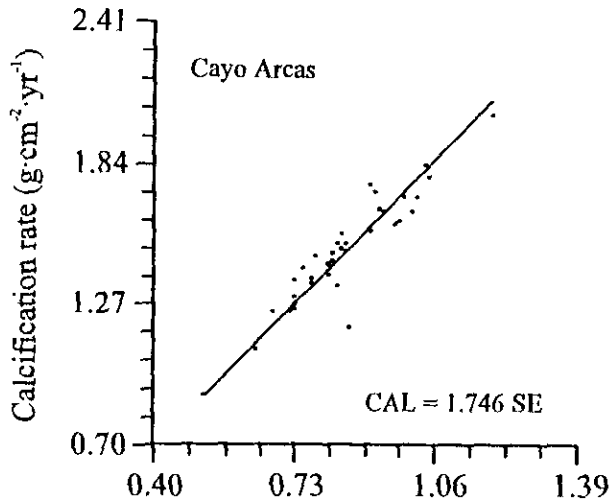
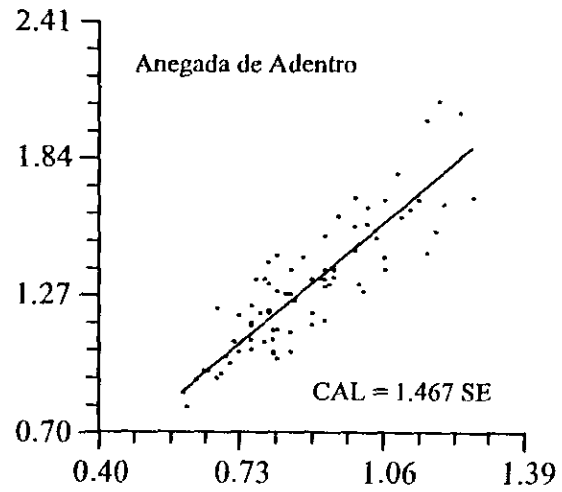
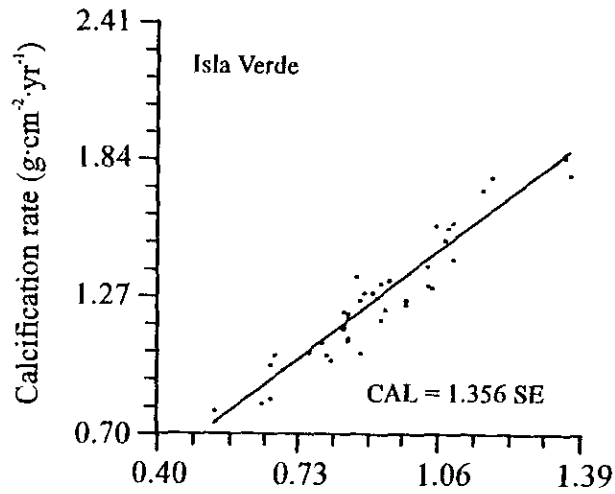
Figure 3. The relationships among the three growth variables for all the data plotted together ($n = 237$). a) Density vs. skeletal extension rate, b) density vs. calcification rate and c) skeletal extension rate vs. calcification rate. Regression line is $y = 1.25X + 0.31$ ($r = 0.71$, $P < 0.001$).

Figure 4. The relationship between calcification rate and skeletal extension rate for each of the sampled reefs. Regression analysis were done assuming a zero origin ordinate.









Manuscrito 4

EVALUACIÓN DE LAS CONCENTRACIONES DE FÓSFORO INORGÁNICO EN LAS BANDAS DE CRECIMIENTO DE *MONTASTRAEA ANNULARIS*

Introducción

El enriquecimiento de nutrientes provoca impactos negativos en los ecosistemas arrecifales y en los corales hermatípicos (Bell 1992, Tomascik y Sander 1985, 1987). Además de estimular el crecimiento algal, lo que conlleva a una competencia por el espacio libre y por la luz, este enriquecimiento causa serios problemas en el proceso fotosintético de las zooxantelas simbiotas a raíz del autosombreo que se da entre las mismas (Dubinsky *et al.* 1990). A este respecto, Bosscher (1993) señaló que las variaciones en las tasas fotosintéticas de las zooxantelas, están relacionadas con cambios en la extensión esquelética y la densidad de los corales.

Los arrecifes localizados frente al Puerto de Veracruz, por años han sufrido el impacto ambiental causado por las descargas de aguas negras de la ciudad, provocando un enriquecimiento antrópico de nutrientes en las aguas circundantes a ellos (Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres 1994). Esto ha llevado a un deterioro notable en las comunidades arrecifales del SAV, así como a la pérdida o disminución de varios recursos económicos, base importante para el desarrollo integral del Puerto y Ciudad de Veracruz. A diferencia del SAV, la zona de Banco de Campeche y el Caribe mexicano no tienen la influencia de las descargas de aguas negras de una ciudad tan grande como Veracruz.

Como ya se señaló, los esqueletos de los corales hermatípicos son indicadores potenciales de la química del agua donde han sido formados (Broecker 1963, Flor y Moore 1977) y, asumiendo que la incorporación de material exótico al esqueleto es proporcional a los niveles del ambiente, contienen una señal química que provee un índice de la concentración del material en el agua circundante al tiempo de incorporación (Dodge *et al.* 1984), dado que los corales presentan un registro anual de crecimiento por bandas en su esqueleto que se revela cuando este es radiografiado (Knutson *et al.* 1972, Macintyre y Smith 1974).

Por tal motivo, en este trabajo los análisis de la fracción inorgánica de fósforo en algunos de los esqueletos recolectados se realizaron bajo las siguientes suposiciones: 1) que habría diferencias en contenido de fósforo inorgánico entre las tres zonas arrecifales

estudiadas, principalmente entre el SAV y las otras dos, 2) que el contenido de fósforo inorgánico variaría en el tiempo, principalmente en los corales recolectados en el SAV, pudiendo correlacionar dichas variaciones con eventos de crecimiento de la ciudad de Veracruz y 3) que las diferencias en contenido de fósforo inorgánico, tanto entre zonas arrecifales, como en tiempo, tendrían una repercusión sobre el crecimiento esquelético de los corales.

Metodología

La determinación de la fracción inorgánica de fósforo se llevó al cabo en las bandas anuales de los esqueletos utilizados en Carricart-Ganivet *et al.* (2000) y en Carricart-Ganivet y Merino (sometido) siguiendo, de manera general, la metodología propuesta por Dodge *et al.* (1984) para este fin. Se colocaron tres réplicas de aproximadamente 0.1g de cada banda anual de cada coral en tubos de reacción y se les agregaron 5ml de HCl al 4.5% a cada uno. Posteriormente, las muestras se mantuvieron a 160°C durante una hora en un digestor marca Skalar modelo 5620/40. Este proceso llevó las muestras a total sequedad, por lo que, al alcanzar nuevamente la temperatura ambiente del laboratorio, se agregaron 25ml de agua desionizada (18.1MΩ de resistividad) a cada uno de los tubos.

Posteriormente, se analizó el contenido de fosfatos en una alícuota de la solución resultante. Dicho análisis se llevó al cabo utilizando un autoanalizador de flujo segmentado marca Skalar, modelo San Plus, siguiendo el método de Murphy y Riley (1962) que, mediante la reacción de los fosfatos con molibdato de amonio, tartrato atimonil potásico y ácido ascórbico en medio ácido, lleva a la formación de un complejo con un intenso color azul, que se determina espectrofotométricamente a 880nm. Con esta técnica, utilizando estándares de concentración conocida de fósforo, se obtuvo una precisión de ± 0.005 ppm.

Resultados y discusión

Sólo existen dos trabajos publicados en los que se haya utilizado el fósforo atrapado en el esqueleto de los corales como indicador de contaminación química, aquel de Dodge *et al.* (1984) y, más recientemente, el de Kumarsingh *et al.* (1998). En ambos trabajos, el primero

realizado en St. Croix US, Islas Vírgenes y Curazao, y el otro en Tobago, se utilizaron especímenes de *Montastraea annularis sensu lato*.

Dodge *et al.* (1984) señalaron que con la técnica utilizada lograron una precisión mayor al $\pm 10\%$, con una recuperación esencialmente completa en estándares de concentración conocida de fósforo. Así mismo, estos autores señalaron que el fósforo se deposita de manera homogénea en la banda anual de crecimiento ya que, de manera previa a sus análisis, realizaron pruebas de repetición encontrando que las variaciones intra-*anuales* en las concentraciones del elemento eran menores al $\pm 10\%$. Es probable que por esta razón no realizaron repeticiones al analizar cada banda anual. Kumarsingh *et al.* (1998) , también sin realizar repeticiones por banda anual, asumieron esta homogeneidad y utilizaron la misma técnica de Dodge *et al.* (1984).

En contraste, en este estudio se encontraron importantes diferencias en la determinación del contenido de fósforo entre distintos fragmentos de la misma banda de crecimiento anual. Estas variaciones se presentaron durante las pruebas iniciales para el montaje del método de análisis, lo que llevó a una revisión exhaustiva de cada uno de los pasos del procedimiento y a múltiples repeticiones de los análisis para asegurarse de que no se debieran a errores en la metodología. Una vez que se corroboró que la variabilidad remanente no se debía al procedimiento analítico se procedió a analizar, como se describió arriba, todos los corales seleccionados por triplicado.

En el Cuadro 2 se presentan las medias y desviaciones estándar de las concentraciones de fósforo inorgánico obtenidas en las 361 bandas anuales de crecimiento analizadas, así como las medias y desviaciones estándar anuales por arrecife y para todos los arrecifes. Como puede notarse las desviaciones estándar son muy grandes en casi todos los casos, lo cual queda gráficamente ejemplificado en la figura 5.

Desgraciadamente, la gran variabilidad de estos datos no permite detectar diferencias ni entre los arrecifes estudiados, ni a lo largo del período de tiempo (1968-1995) representado por los esqueletos analizados. Dado que los diversos aspectos discutidos respaldan la existencia de diferencias ambientales entre los arrecifes, estos datos indicaría que o bien estas diferencias no se han presentado en la concentración de fosfatos en agua durante el amplio período estudiado, o bien, que para el caso del fósforo, la hipótesis de que

Cuadro 2. Concentraciones de fósforo (ppm) en las bandas de crecimiento anuales de *Nomiasiraia omniaiana* en arrecifes del Atlántico mexicano. IV = Isla Verde, AN = Anegada de Adentro, CA = Cayo Áreas, TO = Traingulo Oeste, CR = Cayo Arenas, AA = Alacran, PAI = Puerto Morelos, NH = Nahuyvol. Desviaciones estándar en itálicas.

CORAL	Años																												
	1995	1994	1993	1992	1991	1990	1989	1988	1987	1986	1985	1984	1983	1982	1981	1980	1970	1978	1977	1976	1975	1974	1973	1972	1971	1970	1969	1968	
IV1					23.59	3.89	5.89	6.51	1.42	5.27	3.18	2.82	4.17	5.55															
IV2					20.90	0.83	1.41	1.87	0.96	2.43	0.65	0.25	1.41	0.88															
IV3					5.43	2.84	9.49	5.54	4.98	8.08	5.58	4.56	7.12	7.85	6.37	7.71	5.58	5.32	4.68										
IV4					0.98	0.50	7.48	0.94	1.94	5.02	2.98	2.11	0.80	3.28	0.98	2.03	1.19	1.46	1.99										
					5.71	4.02	3.93	4.55	6.08																				
					0.42	1.62	0.63	0.92	1.04																				
					7.09	3.08	6.07	4.22	6.18	4.65	5.28	4.48	6.49	4.85	5.81	7.02													
					0.45	0.13	0.74	0.30	0.70	0.87	0.56	0.53	2.52	0.68	0.63	0.95													
Medias por año					10.45	3.46	6.54	5.16	4.66	6.00	4.68	3.95	5.92	6.08	5.09	7.36													
					8.78	0.58	2.31	0.95	2.23	1.83	1.31	0.98	1.56	1.58	1.82	0.49													
Medio en el arrecife = 5.73 (3.24)																													
AN1					3.42	1.60	1.65	4.10	4.94	2.52	3.17	4.28	3.41	1.88	4.96														
					2.84	0.25	0.94	3.72	3.00	1.02	0.92	3.56	1.47	1.20	5.55														
AN2					45.05	4.43	3.99	4.52	3.94	5.96	2.01	1.47	4.41	3.31															
					26.71	2.53	1.22	0.28	1.04	2.26	0.16	0.35	2.02	0.05															
AN4					8.93	3.16	2.39	2.67	6.11	4.99	3.80	9.11	5.05	3.65	5.28	3.38	4.11	7.29	4.86	7.84	10.98	6.83	6.07	6.24					
					3.09	0.40	1.60	0.81	3.32	3.07	0.62	10.26	3.22	1.39	0.94	1.33	1.47	1.97	0.74	0.33	6.88	5.38	2.02	2.74					
AN5					5.00	9.51	2.07	3.21	5.16	6.66	4.10	1.82	2.79	5.53	5.63	7.78	9.95	6.79	2.29	0.25	3.57	2.40	4.33	5.59					
					1.40	4.77	3.56	0.61	2.61	0.42	1.85	0.55	2.00	1.96	0.29	3.47	3.68	1.36	1.93	0.79	0.70	0.74	0.37	0.39					
					5.99	6.22	2.04	8.07	6.49	2.65	2.99	16.24	6.48	7.63															
AN6					0.21	1.09	0.19	1.77	1.00	0.69	0.73	0.98	3.80	0.49															
					10.23	5.09	2.62	5.06	3.07	5.90	4.71	4.19	4.04																
AN8					1.24	0.13	0.55	0.56	0.18	0.13	0.16	0.98	1.73																
Medias por año					17.30	5.26	3.15	3.19	5.07	5.82	3.30	3.79	6.13	4.47	5.11	5.54	5.53	7.04	3.58	4.05	7.28	4.61	5.20	5.91					
					18.63	2.33	1.71	1.36	1.81	0.73	1.06	2.78	5.01	1.44	2.39	2.91	2.01	0.36	1.82	5.37	5.23	3.13	1.23	0.46					
Medio en el arrecife = 5.37 (3.15)																													
CA2					3.67	0.55	6.79	6.39	4.29	6.97	3.60	3.16	3.86	3.84	3.38	4.44	5.38	5.49											
					0.02	1.80	0.30	0.47	0.64	0.49	0.21	0.32	0.87	0.69	0.05	0.64	0.17	1.38											
CA5					11.90	3.90	4.19	4.29	7.15	4.76	5.79	3.99	3.79	2.93	3.38	5.53	4.67	6.63	4.91	5.06	5.72	4.53	7.66	6.62	5.60	5.70	3.37		
					8.27	2.10	0.49	0.89	1.94	0.44	0.86	1.11	0.42	1.27	1.53	2.90	2.59	1.92	0.31	1.53	1.75	1.64	2.86	2.03	2.29	3.16	5.54		
Medias por año					7.78	5.22	5.49	5.34	5.72	5.86	4.69	3.57	3.82	3.38	3.08	4.99	5.02	6.06											
					5.82	1.37	1.83	1.48	2.03	1.56	1.55	0.59	0.64	0.49	0.77	0.50	0.81												
Medio en el arrecife = 5.25 (3.79)																													

Cuadro 2. Continuación

	Años																																						
	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	CORAL										
TO2																																							
TO3																																							
TO4																																							
Medias por año																																							
Media en el arceite = 5.03 (1.43)																																							
CR2																																							
CR3																																							
Medias por año																																							
Media en el arceite = 5.59 (1.99)																																							
AA2																																							
AA3																																							
AA4																																							
Medias por año																																							
Media en el arceite = 7.03 (2.61)																																							
PM1																																							
PM2																																							
PM3																																							
PM4																																							
PM5																																							
Medias por año																																							
Media en el arceite = 6.12 (4.89)																																							

Cuadro 2. Continuación

CORAL	Años																																
	1994	1993	1992	1991	1990	1989	1988	1987	1986	1985	1984	1983	1982	1981	1980	1979	1978	1977	1976	1975	1974	1973	1972	1971	1970	1969	1968						
XH1	4.31	3.78	3.21	3.18	2.93	4.57	7.61	3.85																									
XH2	0.04	0.10	1.84	0.56	0.22	0.90	4.13	0.59																									
XH3	0.08	1.73	0.56	0.38	0.35																												
XH4	5.50	4.60	5.40	5.22	5.80	2.80	2.97	2.36	3.41	2.85	4.31	7.56																					
XH5	0.33	1.20	0.86	0.54	0.82	0.44	0.52	0.58	0.41	0.47	0.62	0.74																					
XH6	3.61	1.89	2.55	2.44	2.64	3.25	2.26	2.51	1.79	2.07																							
XH7	0.68	0.65	0.85	0.49	0.50	1.37	0.88	0.21	0.67	1.56																							
Medias por año	1.55	2.05	3.09	3.17	3.67	1.37	6.65	2.28	6.04	9.02																							
	0.96	0.36	0.59	0.97	4.79	0.27	4.78	0.64	2.65	3.25																							
	4.27	2.31	1.51	2.44	1.40	4.86	2.06	0.88	1.78	2.71																							
	2.17	2.17	0.19	1.59	0.62	5.50	0.31	0.57	0.49	0.85																							
	1.83	0.95	2.04	2.58	4.22	3.36	1.67	4.00	17.23	2.26	3.97	3.89	0.94	2.99	9.07																		
	0.16	0.84	0.77	0.90	2.17	1.89	1.04	1.23	16.06	1.51	0.80	3.01	0.35	2.31	1.17																		
Medias por año	3.55	2.53	2.96	3.49	3.51	3.37	3.87	2.65	6.05	3.78	4.14	5.73																					
Media en el arrecife = 3.62 (2.42)	1.41	1.24	1.24	1.28	1.38	1.26	2.58	1.15	6.49	2.94	0.24	2.59																					
Medias para todos los arrecifes = 5.30 (3.73)																																	

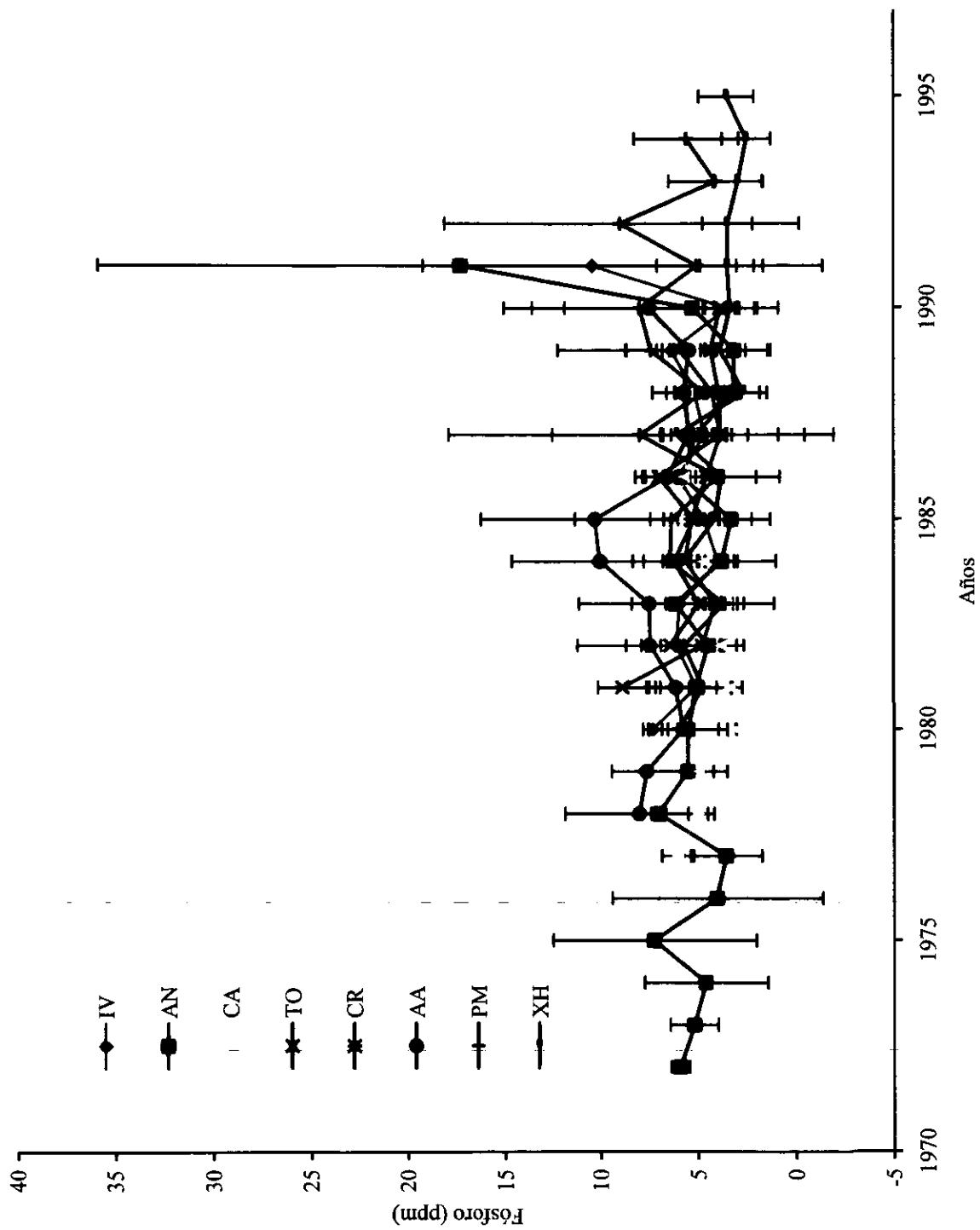


Fig. 5. Medias y desviaciones estándar de la media de las concentraciones de fósforo inorgánico por año en cada uno de los arrecifes. Nótese las desviaciones estándar tan grandes.

la química del agua se refleja en el esqueleto de los corales no es correcta. La variabilidad misma de los análisis de réplicas de la misma banda anual indicaría que el fósforo no se deposita de manera homogénea anualmente, así como entre los especímenes de una misma localidad, tal como fue afirmado por Dodge *et al.* (1984) y presupone la citada hipótesis, pues en la literatura se ha discutido ampliamente que el depósito de “elementos exóticos” en los esqueletos de corales escleractinios es homogéneo en las bandas anuales, lo que les da el valor como indicadores potenciales de la química del agua en donde fueron formadas (e.g. Knutson *et al.* 1972, Dodge y Thomson 1974, Flor y Moore 1977, Buddemeier *et al.* 1981, Dodge y Gilbert 1984).

Por lo anterior, se consideró también la posibilidad de que la técnica utilizada fuese responsable de la variabilidad entre réplicas de una misma banda y entre bandas del mismo año y arrecife. En este caso, la hipótesis fue que la variabilidad pudiera deberse a una digestión parcial e incontrolada del fósforo orgánico contenido en el esqueleto durante la disolución del mismo. Mientras que la concentración de fósforo inorgánico, de acuerdo a la hipótesis de que los esqueletos de los corales tienen una señal química del agua en el momento de su formación, debe de ser homogénea en una misma banda anual, la concentración de fósforo orgánico puede variar significativamente dado que su presencia puede deberse a factores que no respondan a la química del agua de forma directa, como por ejemplo a la presencia de algas endolíticas (Shashar y Stambler 1992) o partículas ingeridas que son incorporadas al esqueleto (Cortés y Risk 1985).

Para verificar esta posibilidad, se realizaron pruebas de recuperación de un compuesto orgánico de concentración conocida de fósforo (fructuosa 1,6 difosfato de bario) en dos modalidades: la primera añadiendo ácido y calentando hasta sequedad la muestra en el digestor, como en el método original de Dodge *et al.* (1984), y la segunda solamente disolviendo el coral con ácido para poder proceder al análisis de fosfatos. Los resultados de estas pruebas (Cuadro 3) mostraron que existe una digestión apreciable de fósforo orgánico en ambos casos, pero significativamente mayor (en promedio 1.7 veces más alta) con el calentamiento en el digestor. Este fósforo orgánico podría corresponder a fósforo orgánico lábil al ácido, presente en la fracción inorgánica de la metodología de Dodge *et al.* (1984), lo cual fue también señalado por Kumarsingh *et al.* (1998). Además, en ambos casos, la

recuperación de fósforo orgánico fue muy variable. Esto parece indicar que el fósforo orgánico lábil al ácido no se recupera en una proporción constante, sino de manera descontrolada, y podría ser la causa de que las desviaciones estándar resultaran tan altas en los análisis de fósforo inorgánico de este trabajo.

Lo anterior, cuestiona también la validez de los análisis realizados siguiendo esta metodología en otros trabajos, así como las conclusiones derivadas de los mismos. Por lo tanto, es necesario desarrollar un método que garantice que no haya interferencias de fósforo orgánico en la determinación de fósforo inorgánico para poder someter a prueba si la hipótesis de los esqueletos coralinos guardan una señal química del agua circundante en el momento de su formación se cumple para el caso del fosfato disuelto en el agua y el fósforo inorgánico incorporado a los esqueletos de los corales.

Cuadro 3. Pruebas de recuperación de estándar (fructuosa 1, 6 difosfato de bario) con paso de digestor (C/D) y sin él (S/D).
Para mayor información ver texto

Réplica	C/D	S/D
1	29.1	51.1
2	103.2	31.8
3	41.4	28.5
4	50.0	27.7
5	23.7	26.9
6	96.5	
Media	57.3	33.2
D.S.	34.3	10.2

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

V. DISCUSIÓN GENERAL

Formación de las bandas de crecimiento

La evidencia aquí presentada indica que, en los arrecifes del Atlántico mexicano, el “año-coral” de *M. annularis* inicia en septiembre, lo que coincide con lo informado por Hudson *et al.* (1976) para esta especie en los Cayos de Florida. Estos autores indicaron que la formación de la banda de alta densidad en la especie, que se da entre julio y septiembre, coincide, para aquellos arrecifes, con las temperaturas superficiales del agua más altas en el año. Estas mismas condiciones se dan en el SAV (Fig. 6) y en Puerto Morelos (Fig. 7), que son los arrecifes de este estudio para los cuales se cuenta con datos de temperaturas superficiales del agua.

Asimismo, en el SAV, entre julio y septiembre, la precipitación pluvial es mayor (Fig. 8) lo que seguramente aumenta las descargas de los ríos aledaños y a su vez provoca, entre otros factores, bajas en la salinidad (Fig. 9) y aumento en la cantidad de sedimentos terrígenos en los arrecifes, lo que disminuye la penetración de luz e incrementa la tasa de sedimentación. En este sentido, se ha observado que *Porites lutea*, en la Gran Barrera Australiana, forma su banda de alta densidad cuando la tasa de sedimentación es mayor (Brown *et al.* 1986). Desgraciadamente, no se cuenta con mediciones estacionales de sedimentación para los arrecifes estudiados en este trabajo, o al menos datos con los cuales se pueda inferir este factor para arrecifes del Banco de Campeche y el Caribe mexicano, por lo que la formación de la banda de alta densidad no puede ser certeramente correlacionada con él.

Determinación de la densidad esquelética

La densidad en los esqueletos coralinos es una variable que solamente puede presentar valores dentro de un intervalo acotado, con un límite máximo de $2.93 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, que corresponde al valor de densidad del CaCO_3 en la forma cristalina de aragonita (Liley y Gambill 1986). Los poros esqueléticos reducen la densidad a partir de dicho valor máximo y, presumiblemente, también debe de existir un valor de densidad mínimo, causado por limitaciones mecánicas como la fuerza compresiva y de tensión, así como la dureza mínima que requiere el esqueleto (Hughes 1987).

Las diferencias observadas entre los valores de densidad registrados en los diferentes arrecifes estudiados en este trabajo, y con aquellos dados por otros autores para otros arrecifes

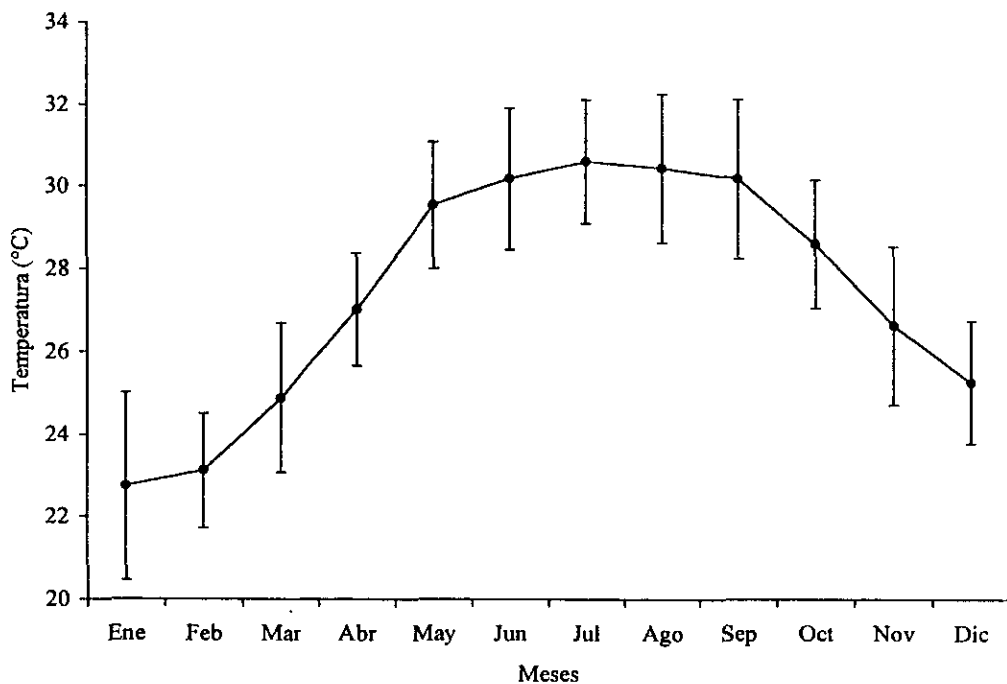


Fig. 6. Variación temporal de la temperatura superficial del agua frente al Puerto de Veracruz. Las medias y desviaciones estándar de cada mes fueron calculadas con datos de 1991 a 1994 tomados de Henández-Tellez *et al.* (1993) y Sánchez-Juárez y Aldeco (1995).

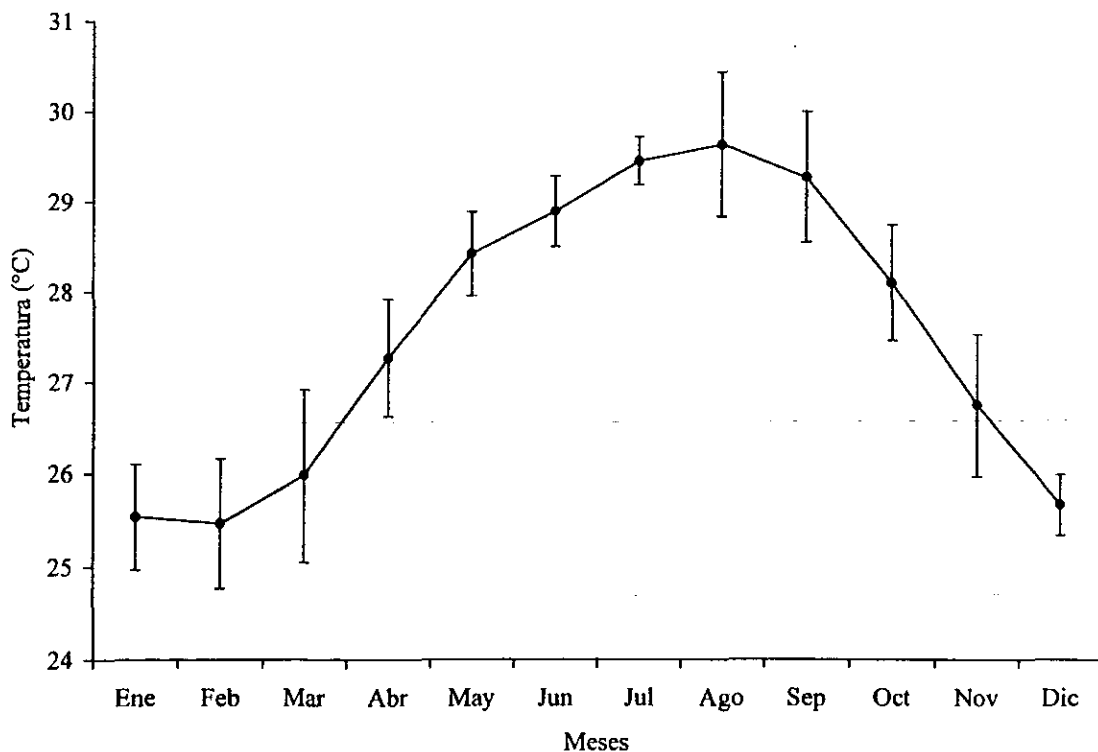


Fig. 7. Variación temporal de la temperatura superficial del agua en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Las medias y desviaciones estándar de cada mes fueron calculadas con datos no publicados de 1982 a 1983 de Martín Merino y de 1992 a 1997 de Francisco Ruiz-Rentería.

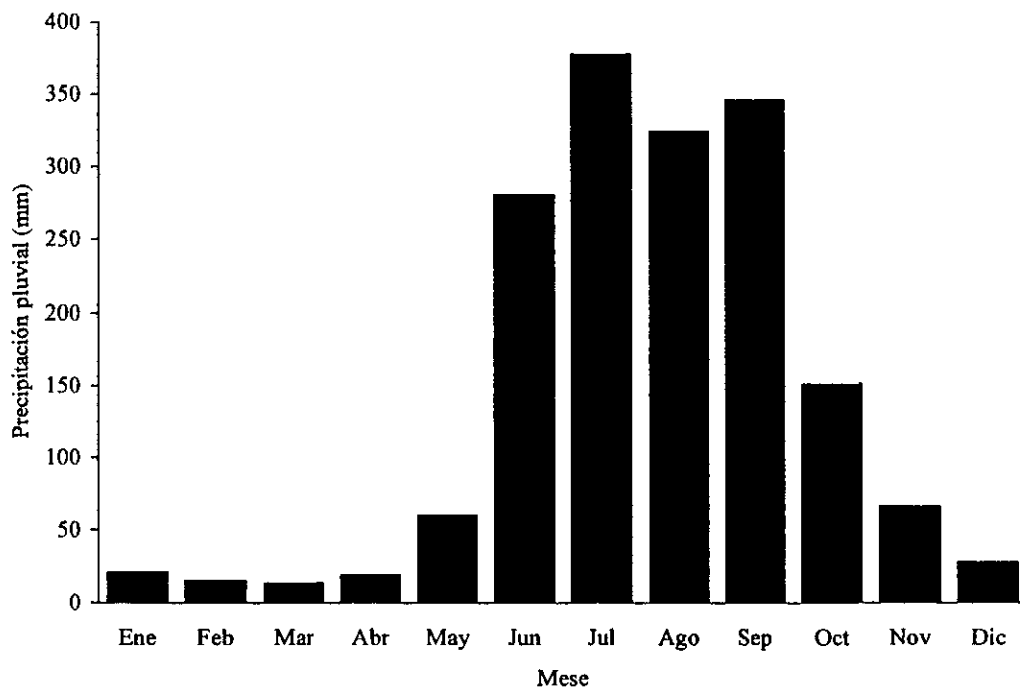


Fig. 8. Variación temporal de la precipitación pluvial en el Puerto de Veracruz. Las medias de cada mes fueron calculadas con datos de 1917 a 1998 tomados de Comisión Nacional del Agua (1998).

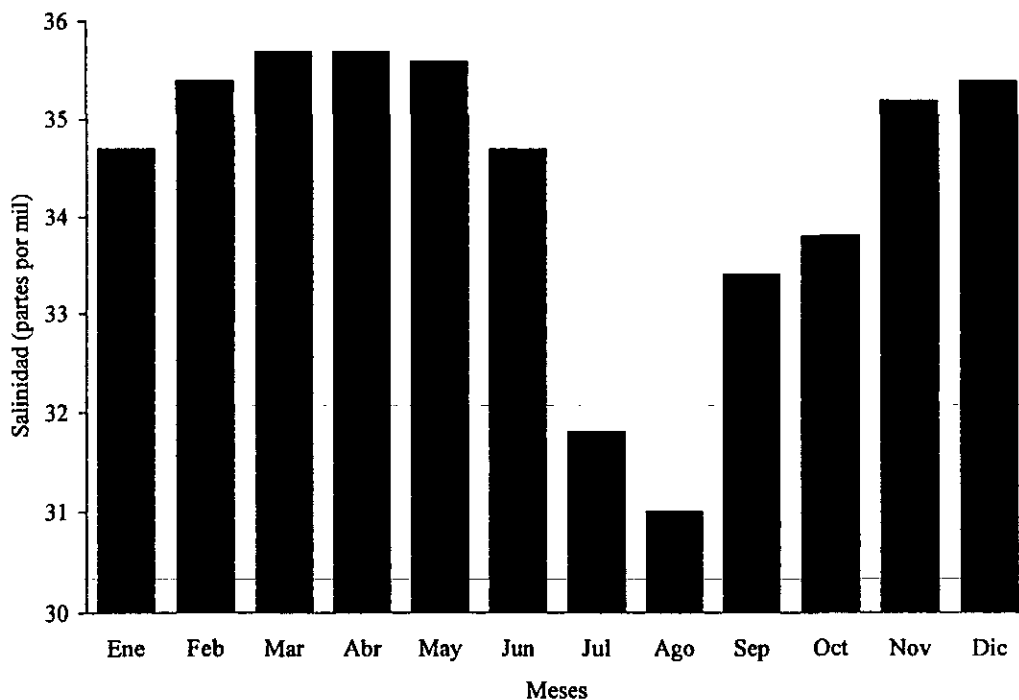


Fig. 9. Variación temporal de la salinidad en el Puerto de Veracruz. Las medias de cada mes fueron calculadas con datos de 1917 a 1998 tomados de Comisión Nacional del Agua (1998).

distribuidos a lo largo del Océano Atlántico, pueden ser explicadas en términos de las diferentes condiciones ambientales involucradas en cada localidad y que tienen efectos sobre el crecimiento coralino. Así mismo, como ya se señaló (ver Carricart-Ganivet *et al.* 2000), los trabajos previos con *Montastraea annularis* no tomaron en cuenta que esta especie ha sido determinada recientemente como un complejo de especies hermanas (Knowlton *et al.* 1992, Weil y Knowlton 1994) y que existen diferencias en la densidad entre las tres especies ahora reconocidas han sido ya señaladas por Van Veghel y Bosscher (1995).

Otro factor que puede estar causando estas diferencias, aunque no de manera tan importante, es la variedad de métodos utilizados para medir esta variable en *M. annularis*, por lo que es conveniente una discusión de ellos. En el Cuadro 4 se muestran los valores de densidad esquelética de *M. annularis sensu lato* obtenidos por distintos métodos en varios arrecifes del Caribe a distintas profundidades.

El método de desplazamiento de agua utilizado por Grauss y Macintyre (1982) y Hughes (1987) consiste en pesar bloques del coral sumergidos en agua y suspendidos brevemente de una balanza analítica. Este método es bastante burdo y resulta casi imposible sumergir esqueletos de coral, altamente porosos, sin que al menos se infiltre algo de agua (Scoffin *et al.* 1992), lo que causaría que los valores de densidad se sobrestimarán.

Cuadro 4. Densidades esqueléticas de *Montastraea annularis sensu lato* obtenidas bajo diversos métodos, en varios arrecifes del Caribe.

Loc.	Prof. (m)	Densidad (g·cm ⁻³)	Método	Observaciones	Referencia
St. Croix	0-13	1.57-2.17	Fotodensitometría	hemisférico/plato	Baker & Weber 1975
		1.57-1.79		hemisférico/columnar	
Jamaica	8-24	1.66-1.94	Desplazamiento de mercurio	hemisférico	Dustan 1975
Belize	0-30	1.58-2.20	Desplazamiento de agua	hemisférico/plato	Graus & Macintyre 1982
St. Croix	2-8	0.78-1.63	Fotodensitometría	columnar	Dodge & Brass 1984
Jamaica	10-30	1.78-2.05	Desplazamiento de agua	plato	Hughes 1987
Curazao	3-31	0.91-2.24	Tomografía computarizada	hemisférico	Bosscher 1993
Q. Roo	2-10	1.30-2.10	Congelamiento	columnar	Carricart <i>et al</i> 2000
Golfo de México	10	1.17-2.29	Congelamiento	columnar	Carricart & Merino en prensa

Por otro lado, la magnitud del error asociado a este método seguramente decrece conforme la muestra es menos porosa (Bosscher 1993). Dustan (1975) utilizó mercurio en lugar de agua con la misma técnica, lo que tal vez podría reflejarse en una mejor precisión del método. Por otro lado, las diferencias entre los datos proporcionados por Baker y Weber (1975) y Dodge y Brass (1984), quienes utilizaron el mismo método en la misma localidad, indica que quizá no se puedan hacer comparaciones de valores absolutos de densidad mediante fotodensitometría en radiografías. A este respecto, Chalker *et al.* (1985) señalaron que una calibración más precisa de la fotodensitometría puede mejorar las comparaciones entre resultados utilizando este método. Al parecer el método de tomografía computarizada, propuesto por Bosscher (1993), en donde las medidas de densidad se basan en atenuación de rayos X, ha probado ser bastante preciso, su único inconveniente es que resulta demasiado costoso. Finalmente, el método de congelamiento propuesto en este trabajo (Carricart-Ganivet *et al.* 2000) está basado en el cambio de peso de fragmentos esqueléticos después de ser invadidos por agua y congelados. Este método aprovecha la porosidad del coral y además de ser simple y barato, probó que presenta una alta precisión (Cuadro 5), por lo que puede ser utilizado de manera confiable cuando otras técnicas más sofisticadas para medir densidad no son necesarias o no están disponibles por sus altos costos. Sin embargo, al igual que con el método de desplazamiento de agua, con esta técnica existe el riesgo de sobrestimar la densidad, ya que no es posible asegurar la total invasión de la muestra con agua antes de la congelación. A este respecto, se hicieron pruebas manteniendo las muestras sumergidas en agua distintos tiempos y no se registró un aumento significativo en el valor de densidad para cada muestra después de 20 h (las muestras se dejaron 24 h sumergidas en agua antes del congelamiento, ver Carricart-Ganivet *et al.* 2000). De la misma manera, es lógico pensar que el error asociado a este método también disminuiría al decrecer la porosidad de la muestra.

Variaciones intra-arrecife

Con el fin de valorar los posibles efectos de las variaciones de los tres parámetros de crecimiento estudiados entre los especímenes de un mismo arrecife, se realizaron Análisis de Varianza de una vía para cada uno de ellos. El ANOVA de una vía no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$) para las tres variables entre los especímenes de Isla Verde y Triángulo Oeste; para la densidad entre aquellos de Cayo Arcas, y para la extensión entre los de Cayo Arenas, Alacrán y Puerto Morelos. Sólo se observaron diferencias

Cuadro 5. Resultados de la prueba para verificar la precisión del método de congelamiento. Los valores de densidad ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) son las medias de las diez repeticiones (n) realizadas en cada fragmento. D.E. = desviación estándar, C.V. = coeficiente de variación expresado en porcentaje.

Fragmento	N	Densidad	D.E.	C.V.
1	10	1.18	6.16×10^{-3}	0.52
2	10	1.64	9.29×10^{-3}	0.57
3	10	1.72	5.34×10^{-3}	0.31
4	10	2.09	8.41×10^{-3}	0.40
5	10	1.63	2.17×10^{-3}	0.13
6	10	1.72	4.71×10^{-3}	0.27
7	10	1.61	6.30×10^{-3}	0.39
8	10	1.65	6.90×10^{-3}	0.42
9	10	1.80	3.25×10^{-3}	0.18
10	10	1.97	6.01×10^{-3}	0.30
11	10	1.87	5.70×10^{-3}	0.30
12	10	2.17	6.94×10^{-3}	0.32
13	10	1.82	5.89×10^{-3}	0.32
14	10	1.78	5.40×10^{-3}	0.30
15	10	1.70	7.13×10^{-3}	0.42
16	10	1.74	7.82×10^{-3}	0.45
17	10	1.82	9.59×10^{-3}	0.53
18	10	1.73	3.92×10^{-3}	0.23
19	10	1.51	6.03×10^{-3}	0.40
20	10	1.57	5.19×10^{-3}	0.33
Promedio		1.74	6.11×10^{-3}	0.36

significativas ($P < 0.05$) para las tres variables en algunos especímenes de la Anegada de Adentro y Xahuayxol, y en ninguno de estos dos arrecifes fueron los mismos especímenes (prueba HSD de Tukey). Por tal motivo, para los análisis subsecuentes, se consideró que los valores obtenidos para las tres variables estudiadas en cada espécimen eran representativos de cada arrecife, sin importar que los especímenes hubieran sido recolectados en distintas zonas del arrecife (ver Cuadro 1 de Carricart-Ganivet *et al.* 1994).

Variaciones temporales

En ninguno de los arrecifes estudiados se detectaron cambios temporales significativos en alguno de los tres parámetros de crecimiento contemplados en este trabajo (Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet y Merino en prensa). Como se menciona, esto puede ser

indicativo de que, en el lapso de tiempo representado por los esqueletos estudiados, las condiciones ambientales tampoco sufrieron cambios de la magnitud necesaria para que pudiesen verse reflejados en el crecimiento de los corales. Al menos en el Caribe mexicano, la temperatura, factor señalado por varios autores como primario para el crecimiento coralino (Highsmith 1979, Hudson 1981, Barnes y Lough 1996), no parece haber sufrido cambios en el período de tiempo representado por las lajas de los corales estudiados (Carricart-Ganivet *et al.* 2000).

Relaciones entre los parámetros de crecimiento

A pesar de que el SAV ha sido señalado como una zona en donde las condiciones ambientales son poco propicias para el desarrollo arrecifal, en términos de la extensión esqueletal, en los arrecifes de esta zona el crecimiento de *Montastraea annularis* resultó tan vigoroso como, e incluso mayor que, en los del Banco de Campeche, del Caribe mexicano y de otras zonas arrecifales del Atlántico (Carricart-Ganivet *et al.* 1994). Pero, ¿qué sucede cuando el crecimiento es visto como un todo, en donde se ven implicadas, no sólo la extensión esqueletal, sino también la densidad y la calcificación, así como las condiciones ambientales bajo las cuales éste se da?

Como se mencionó antes, Dodge y Brass (1984) concluyeron que al menos dos de estos parámetros, con los cuales el tercero puede ser calculado, se requieren para tener una completa descripción de dicho crecimiento. Adicionalmente, el análisis de las relaciones entre los tres parámetros pudiera proveer mayor comprensión de su significado biológico. El hecho de que la extensión esqueletal y la tasa de calcificación estén fuertemente correlacionadas de manera positiva, mientras que la densidad no correlaciona bien con ambas (Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet y Merino en prensa), es lógico si se examina la interacción funcional entre estos parámetros.

Barnes y Lough (1993) estudiaron la formación de las bandas de distinta densidad en corales del género *Porites* y propusieron un mecanismo de crecimiento esqueletal en el que se alternan etapas de calcificación con eventos de elevación de tejidos. De esta forma, la densidad media anual es el resultado de la combinación del proceso de calcificación con el desplazamiento de tejido necesario para el crecimiento del esqueleto. La calcificación es claramente el proceso básico por el cual el crecimiento coralino se produce, mientras que la

extensión es la expresión final de dicho crecimiento. En contraste, la densidad es más probablemente el resultado de cómo se utiliza el carbonato de calcio disponible para crecer (Lough y Barnes 1992), por lo que difícilmente se puede esperar que correlacione, tanto con la calcificación anual, como con la extensión esquelética lograda en el año. Por lo tanto, no es de sorprender que entre el 66% y el 90% (Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet y Merino en prensa) de la variabilidad de la extensión esquelética pueda ser explicada sólo con cambios en la calcificación en cada uno de los arrecifes estudiados.

El concepto de “estiramiento”

De acuerdo con lo anterior, las variaciones en el crecimiento coralino dependen de: 1) la energía disponible para la deposición activa del material calcáreo (tasa de calcificación) (Fang *et al.* 1989), y 2) la manera en que este material es usado para extender el esqueleto. Este segundo proceso puede ser descrito cuantitativamente como la eficiencia con la que la calcificación es convertida a extensión esquelética (*i.e.* extensión / calcificación): es decir el “uso” que el coral hace del carbonato disponible. Dicho de otra manera, ¿cuántos centímetros cúbicos de esqueleto se fabrican con un gramo de carbonato? He propuesto medir de manera sencilla este uso del carbonato mediante el “estiramiento” del esqueleto (Carricart-Ganivet y Merino en prensa), que numéricamente equivale al inverso del valor de densidad, ya que $1/d = \text{extensión} / \text{calcificación}$. La importancia de este concepto reside en que el estiramiento cambia de un arrecife a otro, presumiblemente como una respuesta del coral a las condiciones ambientales diferenciales y propias en cada sitio. Basándonos en el modelo de crecimiento propuesto por Barnes y Lough (1993), es muy probable que, aquellos corales creciendo en condiciones ambientales adversas, en lugar de utilizar el carbonato de calcio para engrosar las partes esqueléticas previamente formadas, lo utilicen para formar más esqueleto, teniendo como resultado un mayor estiramiento del mismo.

De manera generalizada, se acepta que existe una dependencia directa y estrecha del proceso de calcificación con la temperatura y la luz disponible (*i.e.* Goreau and Goreau 1959, Chalker 1981). Fang *et al.* (1989) confirmaron que la tasa de calcificación es sostenida por la disponibilidad de ATP derivado de la fotosíntesis o de la respiración. Por otro lado, como ya se mencionó, la simbiosis zooxantela-coral es una adaptación a las aguas pobres en nutrientes (Muscatine y Porter 1977) y se ha comprobado en varias especies de corales hermatípicos que

aumentos en las concentraciones de nutrientes en el medio se ven acompañados de un incremento en la densidad de zooxantelas, con concomitante aumento de la fotosíntesis y con efectos negativos sobre el crecimiento esquelético (Muscatine *et al.* 1989, Tomascik y Sander 1985, Marubini y Davies 1996). Al parecer, existe una competencia por CO₂ entre las zooxantelas y el coral, las primeras para fotosintetizar y el segundo para realizar la esquelétogénesis, lo que explicaría por que cuando la fotosíntesis es acrecentada, la calcificación se ve disminuida (Marubini y Davies 1996). A este respecto, cabe señalar que Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres (1993) encontraron una densidad promedio de 2.3×10^6 zooxantelas $\cdot \text{cm}^{-2}$ en *Montastraea cavernosa* en el arrecife de Triángulo Oeste, Banco de Campeche, mientras que estos mismos autores (Carricart-Ganivet y Beltrán-Torres 1994) registraron densidades de hasta 7.2×10^6 zooxantelas $\cdot \text{cm}^{-2}$, para la misma especie en el arrecife de Isla Verde, en el SAV.

Tomando en cuenta lo anterior, la tasa de calcificación puede ser considerada, entre los parámetros de crecimiento, como el principal limitativo del crecimiento esquelético y también como un buen indicador de cómo los corales “ven” su ambiente. Por esta razón, la calcificación se utiliza en la abscisa de la figura 10, en donde el estiramiento se representa gráficamente en función del promedio de ésta en cada uno de los arrecifes estudiados en el Golfo de México. La evidente relación inversa ($r = -0.97$, $P < 0.001$) entre estos dos parámetros respalda la propuesta de que el estiramiento puede ser una respuesta del coral frente al ambiente. Si esto es correcto, los corales estarían estirando más su esqueleto conforme las condiciones ambientales empeoraran, a pesar de contar para ello con una cantidad menor de carbonato de calcio.

Para evaluar la generalidad de este patrón, a la figura 10 se le agregaron valores de estiramiento pertenecientes a la misma especie para otros arrecifes del Caribe (Fig. 11). Estos valores fueron calculados con los datos de extensión y calcificación de Carricart-Ganivet *et al.* (2000) para los arrecifes de Puerto Morelos y Xahuayxol, en el Caribe mexicano, y con aquellos de Dodge y Brass (1984), para arrecifes de St. Croix, U.S. Islas Vírgenes. Dado que Dodge y Brass (1984) dieron una descripción detallada de los ejemplares que colectaron, fue posible seleccionar aquellas localidades en donde las características de dicha descripción correspondían a *M. annularis sensu* Weil y Knowlton (1994), evitando así, para motivos de

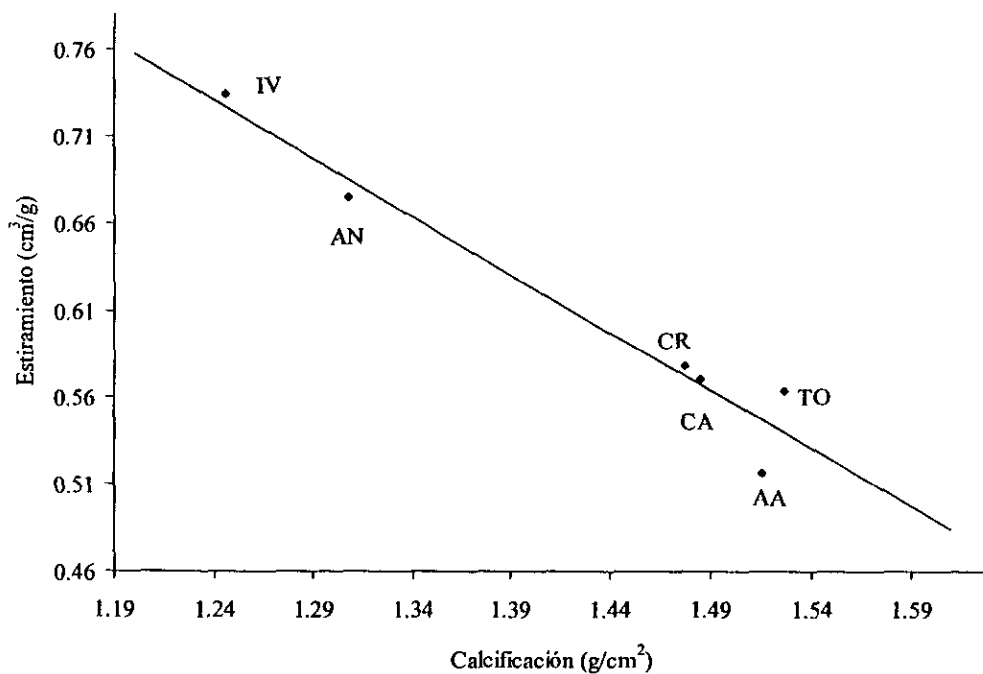


Fig. 10. Estiramiento en función de la media de la calcificación de *Montastraea annularis* en cada arrecife estudiado. Línea de regresión: $y = -0.66X + 1.55$ ($r = -0.97$, $P < 0.001$). Arrecifes: IV= Isla Verde, AN= Anegada de Adentro, CA= Cayo Arcas, TO= Triángulo Oeste, CR= Cayo Arenas, AA= Alacrán.

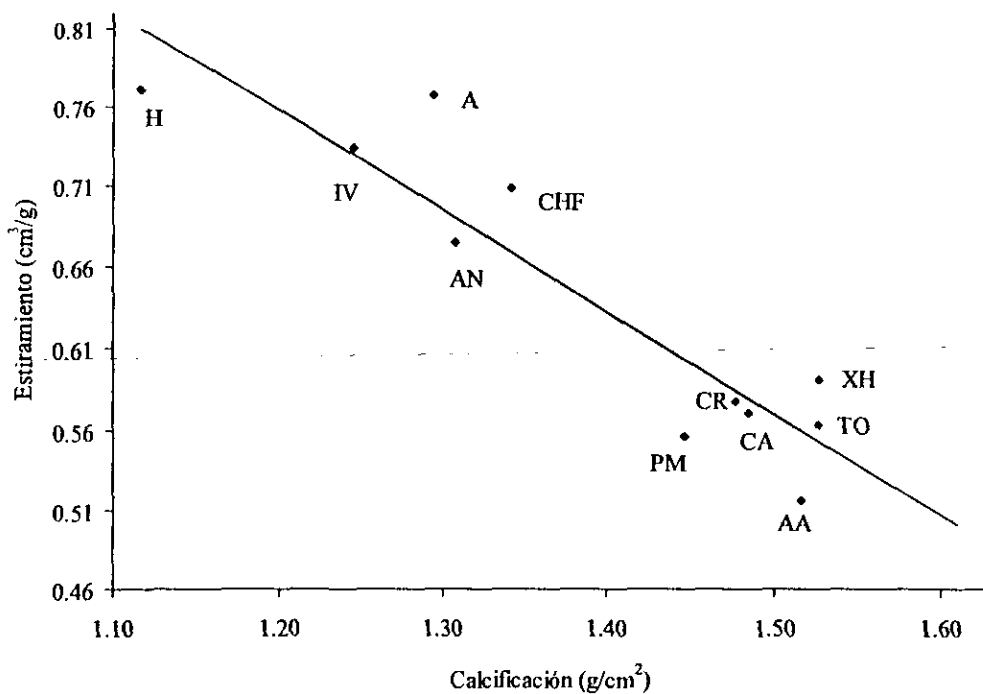


Fig. 11. Estiramiento en función de la media de la calcificación de *Montastraea annularis* en varios arrecifes del Caribe. Línea de regresión: $y = -0.63X + 1.51$ ($r = -0.92$, $P < 0.001$). Simbología igual a la fig. 1, más arrecifes: PM= Puerto Morelos y XH= Xahuayxol (Caribe mexicano), y H= Hess, A= junto al aeropuerto y CHF= Christiansted Harbor (St. Croix, U.S., Islas Vírgenes).

comparación, la problemática del complejo de especies hermanas (ver Carricart-Ganivet *et al.* 2000).

En esta figura se puede apreciar que los corales de los arrecifes de St. Croix, U.S., Islas Vírgenes (H, A y CHF) presentan valores de estiramiento similares o más altos que aquellos de Isla Verde y Anegada de Adentro, en Veracruz. La mayoría de los arrecifes en St. Croix, U.S., Islas Vírgenes tienen gran impacto causado por actividades humanas (descargas de aguas negras, contaminación por metales pesados, dragado, etc.) dada su cercanía a la costa (entre 250 m y 5 km) (Dodge y Brass 1984, Benninger y Dodge 1986, Rogers *et al.* 1988, Chadwick-Furman, 1997). Además, si asumimos que el número de especies de corales zooxantelados en una localidad es reflejo de que tan rigurosas son las condiciones ambientales para el desarrollo de la comunidad arrecifal, en St. Croix sólo se tienen registradas un total de 27 especies (Rogers *et al.* 1983, Rogers *et al.* 1984), número menor al registrado para el Sistema Arrecifal Veracruzano (Beltrán-Torres y Carricart-Ganivet 1999). Por otro lado, los valores de estiramiento calculados para los corales del Caribe mexicano son similares a aquellos del Banco de Campeche, lo cual es consistente con las similitudes entre los arrecifes de estas dos zonas, explicadas por Jordán (1993).

Para explorar si existe un comportamiento similar del estiramiento en otras especies de corales escleractinios, a partir de datos de crecimiento proporcionados por otros autores, se calcularon los valores para tres de ellas en distintas localidades (*Porites lobata* en la Gran Barrera Australiana, *P. lutea* en Tailandia y *Siderastrea siderea* en Costa Rica) y se representaron gráficamente en función de la energía del oleaje (Figs. 12, 13 y 14), que es el principal parámetro ambiental considerado en los estudios consultados (Risk y Sammarco 1991, Scoffin *et al.* 1992, Jiménez y Cortés 1993).

Es notorio que estas tres especies mostraron una variación en el estiramiento muy similar a la encontrada en *M. annularis*. En todos los casos se observa que el estiramiento se incrementa conforme aumenta la energía del oleaje, lo que es consistente con el planteamiento de que sea una respuesta a un mayor disturbio, ya que es bien conocido que tanto el movimiento del agua (oleaje), como la sedimentación crean patrones de disturbio diferenciales en los arrecifes coralinos, lo que conlleva a procesos de competencia por espacio y luz principalmente, reflejándose en la composición de especies y abundancia de las mismas (Jackson 1991). Así mismo, la intensidad en la energía del oleaje se ve reflejada en el

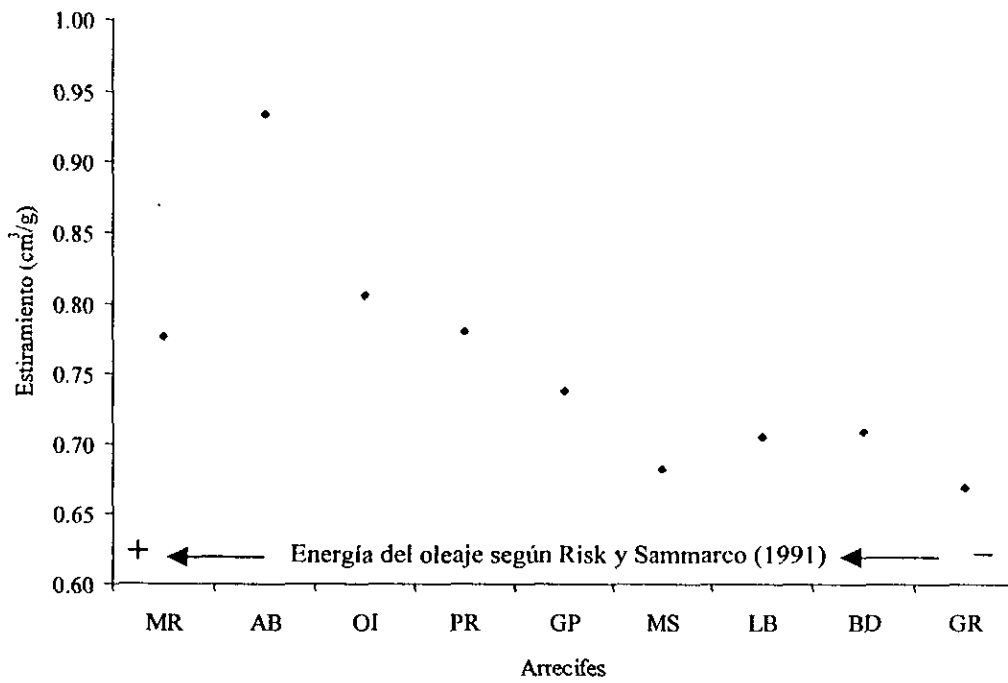


Fig. 12. Estiramiento en función de la energía del oleaje en *Porites lobata* en varios arrecifes de la Gran Barrera Australiana: MR= Middle Reef, AB= Alma Bay Magnetic Is., OI= Orpheus Is., PR= Pandora Reef, GP= Great Palm Is., MS= Morinda Shoals, LB= Little Broadhurst, BD= Bowden Reef, GB= Grub Reef.

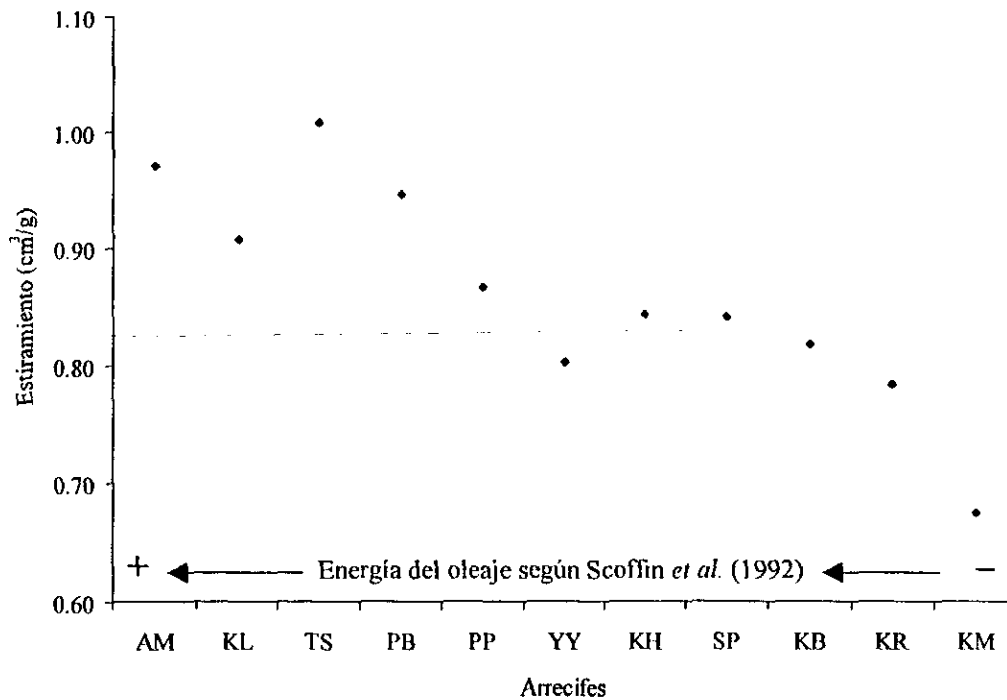


Fig. 13. Estiramiento en función de la energía del oleaje en *Porites lutea* en varios arrecifes al sur de Tailandia: AM= Ao Man, KL= Ko Lon, TS= Tin Smelter, PB= Porites Bay, PP= Ko Phi Phi, YY= Yam Yen, KH= Ko Hi, SP= Shark Point, KB= Ko Bon, KR= Ko Racha, KM= Ko Miang.

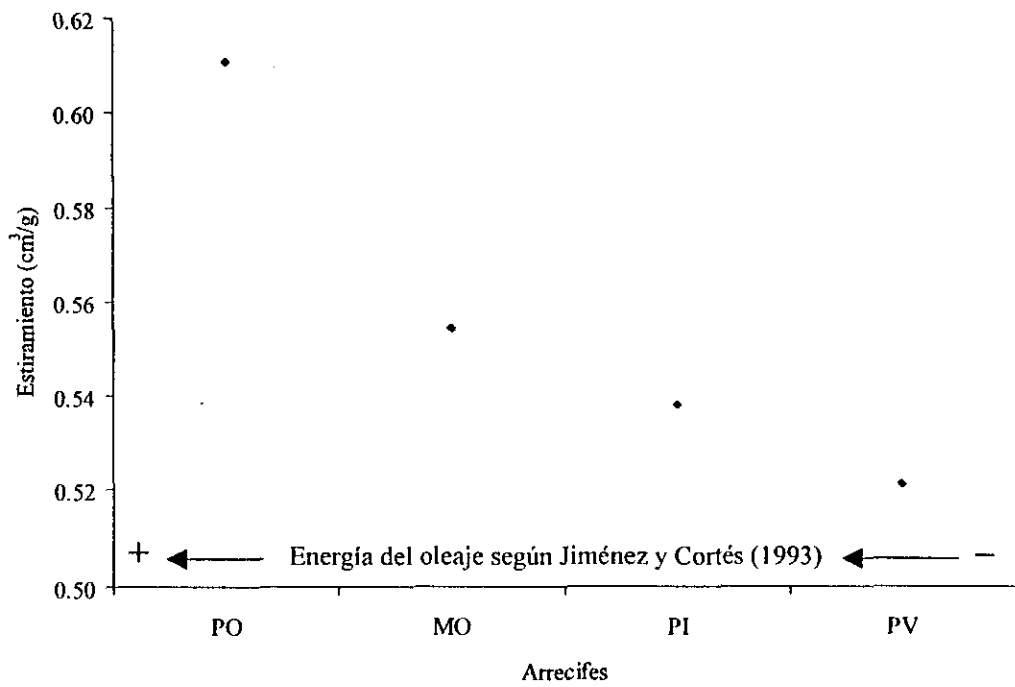


Fig. 14. Estiramiento en función de la energía del oleaje en *Siderastrea siderea* en varios arrecifes en el Caribe de Costa Rica: PO= Portete, MO= Moin, PI= Piuta, PV= Puerto Vargas.

crecimiento coralino, generando un decremento de la densidad y un aumento de la extensión esquelética al incrementarse esta (Lough y Barnes 1992).

Por otro lado, en el ámbito de las bandas subanuales de crecimiento, se puede considerar que la banda de baja densidad presenta un mayor estiramiento que la de alta densidad (más centímetros cúbicos de esqueleto fabricados con un gramo de carbonato). Esto puede ser explicado ya que, durante el período de su formación, la tasa de calcificación es menor (ie. Dodge y Brass 1984), lo cual estaría relacionado con la competencia por CO₂ entre las zooxantelas y el coral (Marubini y Davies 1996), pues se ha observado que durante los meses del año en donde las temperaturas del agua son más bajas, el número de simbioses por centímetro cuadrado aumenta (Fagoonee *et al.* (1999).

En resumen, el proceso de crecimiento visto desde este enfoque, en lugar de aquel meramente paramétrico que hasta ahora había sido utilizado, permite vislumbrar que existe cierta capacidad de respuesta diferencial de crecimiento en los corales en función de las condiciones ambientales. En el sentido en que ya ha sido discutido, el estiramiento presumiblemente es una adaptación que le permite al coral tener un crecimiento más rápido, aunque cuente con menos carbonato de calcio para hacerlo, cuando las condiciones ambientales son adversas. Para corroborar esto, sería muy conveniente la realización de pruebas experimentales, en las que se incluyan diversas especies de corales, sujetas a diferentes condiciones ambientales.

VI. CONCLUSIONES

1. Con este estudio se añadió información al banco de datos de crecimiento (densidad, extensión esquelética y calcificación) en colonias del coral hermatípico *Montastraea annularis* (Ellis y Solander, 1786) *sensu* Weil y Knowlton (1994) recolectadas en ocho arrecifes distribuidos a lo largo del Atlántico mexicano: Xahuayxol y Puerto Morelos (Caribe mexicano), Alacrán, Cayo Arenas, Triángulo Oeste, Cayo Arcas (Banco de Campeche) e Isla Verde y Anegada de Adentro (Sistema Arrecifal Veracruzano — SAV).
2. El método de congelamiento, desarrollado en este trabajo para medir la densidad esquelética de corales escleractinios, constituye una nueva alternativa para medir la densidad que, además de ser simple y barato, puede ser utilizado de manera confiable, ya que probó ser de alta precisión y repetibilidad.
3. Los valores de densidad, extensión esquelética y calcificación obtenidos en este trabajo se distribuyen en un intervalo más amplio a cualquiera de los registrados hasta ahora, por lo que probablemente representan el ámbito completo de variabilidad en el crecimiento de *M. annularis*, así como presumiblemente todo el intervalo de tolerancia de esta especie a los factores que afectan su crecimiento a los 10 m de profundidad.
4. Las condiciones ambientales no sufrieron cambios de la magnitud suficiente para generar patrones de variación claros y significativos en el crecimiento de la especie durante el lapso de tiempo representado por los corales.
5. Este es el primer trabajo en donde los cambios en densidad, extensión y calcificación en esqueletos de colonias de *M. annularis*, creciendo a la misma profundidad, se analizan de manera simultánea a lo largo de un gradiente de influencia continental.
6. La densidad esquelética y la tasa de calcificación se incrementaron conforme disminuye la influencia continental sobre los arrecifes, mientras que la extensión esquelética presentó un patrón inverso.
7. La alta y significativa correlación obtenida entre la extensión y la tasa de calcificación en todos los arrecifes estudiados es consistente con el modo en que un esqueleto coralino es construido. Por otro lado, dado que la densidad es el resultado de cómo es utilizado el carbonato de calcio para crecer, no se obtuvo ninguna correlación entre ésta y alguna de las otras dos variables.

8. En este trabajo se propone el concepto de estiramiento, que es un indicador sencillo de la forma en que los corales utilizan el carbonato disponible para crecer, en función de las condiciones ambientales a las que están expuestos.
9. El estiramiento aumentó en los esqueletos coralinos estudiados conforme el ambiente era más severo. Al parecer, este patrón está generalizado, tanto para la misma *M. annularis* en otras localidades del Caribe, como para otras especies de escleractinios, creciendo en otros arrecifes del mundo.
10. La gran variabilidad que presentaron los datos en la determinación del contenido de fósforo entre distintos fragmentos de la misma banda de crecimiento anual podría deberse a que: a) el fósforo no se deposita de manera homogénea entre un punto y otro del coral, así como entre los especímenes de una misma localidad, como ha sido afirmado con anterioridad en trabajos previos, o a que b) la técnica propuesta en la literatura y utilizada en este estudio no es la adecuada. Para valorar lo primero se hace necesario mejorar la técnica de recuperación del fósforo.

VII. LITERATURA CITADA

- Achituv, Y. y Z. Dubinsky. 1990. Evolution and zoogeography of coral reefs, p. 1-9. In Z. Dubinsky (ed.). Ecosystems of the world 25, Coral reefs. Elsevier., Sci. Pub., Amsterdam.
- Alibert, C. y M.T. McCulloch. 1997. Strontium/calcium ratios in modern *Porites* corals from the Great Barrier Reef as a proxy for sea surface temperature: calibration of the thermometer and monitoring of ENSO. *Paleoceanography* 12: 345-363.
- Anderegg, D., R.E. Dodge, P.K. Swart y L. Fisher. 1997. Barium chronologies from South Florida reef corals - environmental implications. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1725-1730.
- Babcock, R. y P. Davies. 1991. Effects of sedimentation on settlement of *Acropora millepora*. *Coral Reefs* 9: 205-208.
- Bak, R.P.M. y S.R. Criens. 1981. Survival after fragmentation of colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *A. cervicornis* (Scleractinia) and the subsequent impact of a coral disease. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 221-227.
- Bak, R.P.M. y M.S. Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community *Mar. Biol.* 54: 341-352.
- Baker, P.A. y J.N. Weber. 1975. Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Plan. Sci. Lett.* 27: 57-61.
- Barnes, D.J. 1970. Coral skeletons: An explanation of their growth and structure. *Science* 170: 1305-1308.
- Barnes, D.J. y B.E. Chalker. 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae, p. 109-131. In Z. Dubinsky (ed.). Ecosystems of the world 25, Coral reefs. Elsevier., Sci. Pub., Amsterdam.
- Barnes, D.J. y J.M. Lough. 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167: 91-108.
- Barnes, D.J. y J.M. Lough. 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biology* 2: 569-582.

- Barnes, D.J., R.B. Taylor y J.M. Lough. 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part II: distortions in skeletal records of annual climate due to growth processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 251-275.
- Beck, J.W., R. L. Edwards, E. Ito, F.W. Taylor, J. Recy, F. Rougerie, P. Joannot y C. Henin. 1992. Sea surface temperature from coral skeletal strontium/calcium ratios. *Science* 257: 644-647.
- Bell, P.R.F. 1992. Eutrophication and coral reefs — some examples in the Great Barrier Reef Lagoon. *Wat. Res.* 26(5): 553-568.
- Beltrán-Torres, A.U. y J.P. Carricart-Ganivet. 1999. Lista revisada y clave de determinación de los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 47(4): en prensa.
- Benninger, L.K. y R. Dodge. 1986. Fallout plutonium and natural radionuclides in annual bands of the coral *Montastrea annularis*, St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 50(12): 2785-2797.
- Berner, T., Y. Achituv, Z. Dubinsky y Y. Benayahu. 1987. Pattern of distribution and adaptation to different irradiance levels of zooxanthellae in the soft coral *Litophyton arboreum*. *Symbiosis* 3: 23-40.
- Bonet, F. 1967. Biogeología superficial del arrecife Alacranes, Yucatán. *Bol. Inst. Geol. UNAM* 80: 1-192.
- Bosscher, H. 1993. Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs* 12: 97-103.
- Boto, K. y P. Isdale. 1985. Fluorescent bands in massive corals result from terrestrial fulvic acid inputs to nearshore zone. *Nature* 315: 396-397.
- Broecker, W.S. 1963. A preliminary evaluation of uranium series in equilibrium as a tool for absolute age measurements on marine carbonate. *J. Geophys. Res.* 68: 2817-2834.
- Brown, B.E., R.P. Dunne y H. Chansang. 1996. Coral bleaching relative to elevated seawater temperature in the Andaman Sea (Indian Ocean) over the last 50 years. *Coral Reefs* 15: 151-152.
- Brown, B.E., M. Lee Tissier, L.S. Howard, M. Charuchinda y J.A. Jackson. 1986. Asynchronous deposition of dense skeletal bands in *Porites lutea*. *Mar. Biol.* 93: 83-89.

- Brown, B.E. y Suharsono. 1990. Damage and recovery of coral reefs affected by El Niño related seawater warming in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs* 8: 163-170.
- Budd, A.F., K.O. Mann y H.M. Guzmán. 1993. Environmental interpretation using soluble residues within reef coral skeletons: Problems, pitfalls, and preliminary results. *Coral Reefs* 12: 31-42.
- Buddemeier, R.W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp.* 2: 259-267.
- Buddemeier, R.W. y R.A. Kinzie III. 1976. Coral Growth. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 14: 183-225.
- Buddemeier, R.W., J.E. Maragos y D.W. Knutson. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: Rates and patterns of coral growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 14: 179-200.
- Buddemeier, R.W., R.C. Schneider y S.V. Smith. 1981. The alkaline earth chemistry of corals. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 81-85.
- Carranza-Edwards, E., E.M. Gutiérrez y T.R. Rodríguez. 1975. Unidades morfotectónicas continentales de las costas mexicanas. *Anal. Centr. Cien. Mar Limnol. UNAM*, 2(1):
- Carranza-Edwards, A., L. Rosales-Hoz y A. Monreal-Gomez. 1993. Suspended sediments in the southeastern Gulf of Mexico. *Mar. Geol.* 112: 257-269.
- Carricart-Ganivet, J.P. y A.U. Beltrán-Torres. 1993. Zooxanthellae and chlorophyll *a* responses in the scleractinian coral *Montastrea cavernosa* at Triángulos-W Reef, Campeche Bank, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 41(3): 491-494.
- Carricart-Ganivet, J.P. y A.U. Beltrán-Torres. 1994. Relación entre la clorofila *a* y la densidad de zooxantelas en *Montastrea cavernosa* en el arrecife de Isla Verde, Veracruz, México. *Rev. Inv. Mar.* 15(3): 191-196.
- Carricart-Ganivet, J.P., A.U. Beltrán-Torres, M. Merino y M.A. Ruiz-Zárate. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea Annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 66(1): 215-224. (Segundo manuscrito de esta tesis, pág. 41).

- Carricart-Ganivet, J.P. y G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de Coral en México, p. 81-92. In S.I Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México.
- Carricart-Ganivet, J.P., G. Horta-Puga, M.A. Ruiz-Zárate y E. Ruiz-Zárate. 1994. Tasas retrospectivas de crecimiento del coral hermatípico *Montastrea annularis* (Scleractinia: Faviidae) en arrecifes al sur del Golfo de México. Rev. Biol. Trop. 42(3): 515-521. (Primer manuscrito de esta tesis, pág. 33).
- Carricart-Ganivet, J.P. y M. Merino. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. en prensa (Tercer manuscrito de esta tesis, pág. 52).
- Carriquiry, J.D., M.J. Risk y H.P. Schwarcz. 1994. Stable isotopes geochemistry of corals from Costa Rica as proxy indicator of the El Niño/Southern Oscillation (ENSO). Geochim. Cosmochim. Acta 58: 335-351.
- Chadwick-Furman, N.E. 1997. Effects of SCUBA diving on coral reef invertebrates in the U.S. Virgin Islands: implications for the management of diving tourism. Proc. 6th Int. Conference on Coelenterate Biology, 1995: 91-100.
- Chalker, B.E. 1981. Simulating light-saturation curves for photosynthesis and calcification by reef-building corals. Mar. Biol. 63: 135-141.
- Chalker, B.E. y W.C. Dunlap. 1983. Bathymetric adaptation of reef-building corals at Davies reef, great barrier reef, Australia. II. Light saturation curves for photosynthesis and respiration. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 73: 37-55.
- Chalker, B.E., W.C. Dunlap y P.L. Jokiel. 1985. Light and Corals.
- Chamberlain, C.K. 1966. Some Octocorallia of Isla Lobos, Veracruz, Mexico. Brigham Young Univ. Geol. Stud. 13: 47-54.
- Charles, C.D., D.E. Hunter y R.G. Fairbanks. 1997. Interaction between the ENSO and the Asian Monsoon in a coral record of tropical climate. Science 277: 925-928.
- Chávez, E.A., E. Hidalgo y M.A. Izaguirre. 1985. A comparative analysis of Yucatan reefs. 5th Int. Coral Reef Symp., 6: 355-361.
- Cole, J.E., R.G. Fairbanks y G.T. Shen. 1993. Recent variability in the Southern Oscillation: isotopic results from a Tarawa Atoll Coral. Science 260: 1790-1793.

- Comisión Nacional del Agua. 1998. Datos Climáticos en Veracruz, Ver., México. Gerencia Estatal en Veracruz, Centro de Previsión del Golfo de México. Veracruz, Ver. 29 p.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1309.
- Cortés, J. y M.J. Risk. 1985. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 36: 339-356.
- Dodge, R.E., R.C. Aller y J. Thomson. 1974. Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature* 247: 574-577.
- Dodge, R.E., B.J. Baca, A.H. Knap, S.C. Snedaker y T.D. Sletter. 1995. The effects of oil and chemically dispersed oil in tropical ecosystems: 10 years of monitoring experimental sites. MSRC Technical report series 95-014, Marine Spill Response Corporation, Washington, D.C. 82 p.
- Dodge, R.E. y G.W. Brass. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34: 288-307.
- Dodge, R.E. y T.R. Gilbert. 1984. Chronology of lead pollution contained in banded coral skeletons. *Mar. Biol.* 82: 9-13.
- Dodge, R.E., T.D. Jickells, A.H. Knap, S. Boyd y R.P.M. Bak. 1984. Reef building coral skeletons as chemical pollution (Phosphorus) indicators. *Mar. Poll. Bull.* 15: 178-187.
- Dodge, R.E. y J. Thomson. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth Plan. Sci. Lett.* 23: 313-322.
- Dubinsky, Z., N. Stambler, M. Ben-Zion, L.R. McCloskey, L. Muscatine y P.G. Falkowsky. 1990. The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *Stylopora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond.* B239: 231-246.
- Dunbar, R.B. y J.E. Cole. 1993. Coral records of ocean-atmosphere variability. NOAA Climate and Global Change Program, Special Report No. 10, 38 p.
- Dustan, P. 1975. Growth and form in the reef building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 33: 101-107.

- 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. Mar. Sci.* 29: 79-91.
- 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, México. *Geof. Intern.* 3(1): 11-17.
- Fagoonee, I., H.B. Wilson, M.P. Hassell y J.R. Turner. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: a long-term study in the field. *Science* 283: 843-845.
- Falkowski, P.G., P.L. Jokiel y Kinzie III. 1990. Irradiance and corals, p. 89-107. In Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the world 25, Coral reefs*. Elsevier Sci. Pub. Co. Inc., New York.
- Fang, L.S., Y.W.J. Chen y C.S. Chen. 1989. Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? *Mar. Biol.* 103: 359-363.
- Fang, L.S. y Y.C. Chou. 1992. Concentration of fulvic acid in the growth bands of hermatypic corals in relation to local precipitation. *Coral Reefs* 11: 187-191.
- Fenner, D.P. 1988. Some leewards reefs and corals of Cozumel, Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 42(1): 133-144.
- Flor, T.H. y W.S. Moore. 1977. Radium/Calcium and Uranium/Calcium determinations for western Atlantic reef corals. *Proc. 3th Int. Coral Reef Symp.* 555-561.
- Folk, R.L. 1967. Sand cays of Alacrán Reef, Yucatán, México. *J. Geol.*, 75: 412-437.
- Freiwald, A., J.B. Wilson y R. Henrich. 1999. Grounding Pleistocene icebergs shape recent deep-water coral reefs. *Sed. Geol.* 125: 1-8.
- Furnas, M.J, y T.J. Smayda. 1987. Inputs of subthermocline waters and nitrate onto the Campeche Bank. *Cont. Shelf Res.* 7(2): 161-175.
- Gagan, M.K., A.R. Chivas y P.J. Isdale. 1994. High-resolution isotopic records from corals using ocean temperature and mass-spawning chronometers. *Earth Plan. Sci. Lett.* 121: 549-558.
- Gattuso, J.-P. 1985. Features of depth effects on *Stylophora pistillata*, an hermatypic coral in the Gulf of Aqaba. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp.* 6: 95-100.

- Gil-Turnes, S. y J. Corredor. 1981. Studies of photosynthetic pigments of zooxanthellae in Caribbean hermatypic corals. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. 2: 51-54.
- Glynn, P.W., J. Cortés, H.M. Guzmán y R.H. Richmond. 1988. El Niño (1982-83) associated coral mortality and relationship to sea surface temperature deviations in the tropical Eastern Pacific. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. 3: 237-243.
- 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., Woods Hole 116: 59-75.
- Goreau, T.F. 1959b. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. Ecology 40: 67-89.
- Goreau, T.F. 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders. Ann. N.Y. Acad. Sci. 109: 127-167.
- Goreau, T.F. 1964. Mass Expulsion of Zooxanthellae from Jamaican Reef Communities After Hurricane Flora. Science 145: 383-386.
- Goreau, T.F. y N.I. Goreau. 1959. 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.
- Goreau, T.F. y N.I. Goreau. 1960. 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* (Linneaus). Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole 118:419-429.
- Goreau, T.F, N.I. Goreau y T.J. Goreau. 1979. Corales y Arrecifes Coralinos. Invest. Cienc. 37: 48-60.
- Goreau, T.F. y J.W. Wells. 1967. The shallow-water Scleractinia of Jamaica: Revised list of species and their vertical distribution. Bull. Mar. Sci. 17: 442-453.
- Goreau, T.J. 1977. Coral skeletal chemistry: physiological and environmental regulation of stable isotopes and trace metals in *Montastrea annularis*. Proc. R. Soc. Lond. B. 196: 291-315.
- Graus, R.R. y I. Macintyre. 1982. Variation in growth forms of the reef coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation, p. 441-464. In Rutzler, K. y I.G. Macintyre

- (eds.). The Atlantic Barrier Reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. Scientific reports I, Smithsonian contributions to the marine science, No. 12, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA.
- Grivel-Piña, F. 1979. Variaciones del nivel medio del mar. Puertos del Golfo de México y Mar Caribe. Datos geofísicos Serie A. Oceanografía 5. UANM.
- Guillaume, M. 1994. La croissance du squelette de *Porites lutea*, Scleractinaire hermatypique. sur le récif frangeant de la saline, ile de la reunion, ocean indien. Bull. Soc. Zool. Fr. 119: 75-83.
- Guzmán, H.M. y J. Cortés. 1989. Growth rates of eight species of scleractinian corals in the eastern Pacific (Costa Rica). Bull. Mar. Sci. 44: 1186-1194.
- Guzmán, H.M. y J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. Rev. Biol. Trop. 40: 309-324.
- Guzmán, H.M., J. Cortés, R.H. Richmond y P.W. Glynn. 1987. Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 35: 325-332.
- Harrison, P.L. 1993. Coral spawning on the Great Barrier Reef. Search 24: 45-48.
- Harrison, P.L. y C.C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In Z. Dubinsky (ed.). Ecosystems of the world 25. Coral reefs. Elsevier., Sci. Pub., Amsterdam.
- Hart, S.R., A.L. Cohen y T. Ramsay. 1997. Microscale analysis of Sr/Ca and Ba/Ca in *Porites*. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. 2: 1707-1712.
- Heilprin, A. 1890. The corals and coral reefs of the western waters of the Gulf of Mexico. Proc. Acad. Nat. Sci. of Phil. 42: 303-316.
- Heiss, G.A., W.-Chr. Dullo y J.J.G. Reijmer. 1993. Short- and long-term growth history of massive *Porites* sp. from Aqaba (Red Sea). Senckenbergiana maritima 23: 135-141.
- Hernández-Rosario, C. y D. Tinoco-Blanco. 1988. Sedimentos del Sistema Arrecifal Veracruzano (Primera parte: Caracterización). Sec. Mar., Dir. Gral. Ocean., Est. Inv. Oceanogr. Veracruz.
- Hernández-Tellez, J., J.M. Sánchez-Juárez y J. Aldeco. 1993. Masas de agua costera de la Ciudad de Veracruz, Ver. Informe Técnico. Inst. Inv. Ocean. Golfo y Mar Caribe, DGON, SECMAR, México. 134 p. + anexos (32 p.).

- Highsmith, R.C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 105-125.
- Horta-Puga, G. y J.P. Carricart-Ganivet. 1990. *Stylaster roseus* (Pallas, 1766): First record of a Stylasterid (Cnidaria: Hydrozoa) in the Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 47: 575-576.
- Hudson, J.H. 1981. Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of environmental change in Key Largo Coral Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull. Mar. Sci.* 31: 444-459.
- Hudson, J.H., E.A. Shinn, R.B. Halley, y B. Lidz. 1976. Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology* 4: 361-364.
- Hughes, T.P. 1987. Skeletal density and growth form of corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 259-266.
- Iglesias-Prieto, R. 1997. Temperature-dependent inactivation of photosystem II in symbiotic dinoflagellates. *Proc. 8th Int. Coral Reefs Symp.* 2: 1313-1318.
- Jackson, J.B.C. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. *Bioscience* 41: 475-482.
- Jiménez, C. y J. Cortés. 1993. Density and compressive strength of the coral *Siderastrea siderea* (Scleractinia: Siderastreidae): Intraspecific variability. *Rev. Biol. Trop.*, Suplemento 41(1): 39-43.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de los arrecifes coralinos, en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centr. Cienc. Mar y Limnol. UNAM*, 6(1): 68-86.
- Jordán, E. 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM*, 15(2): 195-208.
- Jordán, E. 1992. Recolonization patterns of *Acropora palmata* in a marginal environment. *Bull. Mar. Sci.* 51: 104-117.
- Jordán, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat Vol. Esp.* 46: 157-175.
- Jordán, E. y E. Martín. 1987. Chinchorro: Morphology and composition of a Caribbean Atoll. *Atoll Res. Bull.* 310: 1-27.
- Jordán, E., M. Merino, O. Moreno y E. Martín. 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Proc. 4th Int. Coral Reefs Symp.* 2: 303-308.

- Kirk, J.T.O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 401 p.
- Kleypas, J.A., R.W. Buddemeier, D. Archer, J.-P. Gattuso, C. Langdon y B.N. Opdyke. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* 284: 118-120.
- Knowlton, N., E. Weil, L.A. Weigh y H.M. Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255: 330-333.
- Knutson D.W., R. W. Buddemeier y S.V. Smith. 1972. Coral Chronometers: Seasonal Growth Bands in Reef Corals. *Science* 20: 270-272.
- Kühlmann, D.H.H. 1975. Charakterisierung der Korallenriffe vor Veracruz/Mexiko. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 60(4): 495-521.
- Kumarsingh, K, R. Laydoo, J.K. Chen y A.M. Siung-Chang. 1998. Historic records of phosphorus levels in the reef-building coral *Montastrea annularis* from Tobago, West Indies. *Mar. Poll. Bull.*, 36(12): 1012-1018.
- Lamberts, A.E. 1978. Coral growth: alizarin method, p. 523-527. In D.R. Stoddart y R.E. Johannes (eds.). *Coral reefs: research methods*. UNESCO. United Kingdom.
- Liley P.E. y W.R. Gambill . 1986. Sección 3. Datos de Física y Química. In: Perry RH, Chilton CH (eds) *Manual del Ingeniero Químico. Volumen 1. Quinta edición (segunda edición en español)*. McGraw-Hill. México, D.F.
- Lipstein-Dawson, A.P. 1989. Análisis retrospectivo del crecimiento de *Montastrea annularis* (Ellis y Solander, 1786) del Arrecife De Enmedio, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 155 p.
- Logan, B.W., J.L. Jarding, W.M. Ahr, J.D. Williams y R.G. Snead. 1969. Carbonate reefs and sediments, Yucatán Shelf, México. *Asoc. Am. Petrol. Geol. Mem.*, 11: 11-98.
- Lough, J.M. y D.J. Barnes. 1992. Comparisons of skeletal density variations in *Porites* from the central Great Barrier Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155: 1-25.
- Luna-Bauza, C. 1994. Crónica de los huracanes en el estado de Veracruz. Testimonios 6. Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. 132 p.
- Macintyre, I.G. y S.V. Smith. 1974. X-radiographs studies of skeletal developments in coral colonies. *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp.* 2: 277-287.

- Marcus, J. y A. Thorhaug. 1981. Pacific versus Atlantic responses of the subtropical hermatypic coral *Porites* spp. to temperature and salinity effects. Proc. 4th Int. Coral Reefs Symp. 2: 15-20.
- Marshall, A.T. 1996. Calcification in hermatypic and ahermatypic corals. Science 271: 637-639.
- Marubini, F. y P.S. Davies. 1996. Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. Mar. Biol. 127: 319-328.
- Massel, S.R. y T.J. Done. 1993. Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. Coral Reefs 12: 153-166.
- McConnaughey, T. 1989. ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. Geochim. Cosmochim. Acta 53: 151-162.
- McConnaughey, T. 1993a. Ion Transport and the generation of biomineral supersaturation. In: Allemand, D. and J.-P. Cuif (eds.), Biomineralization 93. Proc. 7th Biom. Symp. Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, n^o spécial 13, 28 p.
- McConnaughey, T. 1993b. Calcification, photosynthesis, and global carbon cycles. In: Doumenge, F. and A. Toulemon (eds.), Biomineralization 93. IUCN Workshop. Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, n^o spécial 13, 42 p.
- Merino, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas a la deriva. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM 13(2): 31-46.
- Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. J. Mar. Res. 13: 101-121.
- Merino, M., S. Czitrom, E. Jordán, E. Martín, P. Thomé y O. Moreno. 1990. Hidrology and rain flushing of the Nichupté Lagoon System, Cancún, México. Estuarine, Coastal and Shelf Science 30: 223-237.
- Merino, M. y L. Otero. 1991. Atlas ambiental costero, Puerto Morelos – Quintana Roo. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, Q. Roo. 80 p.
- Milliman, J.D. 1973. Caribbean Coral Reefs, p. 1-50. In Jones, O.A. y R. Endean (eds.). Biology and geology of coral reefs, I: Geol. 1. Academic Press. New York.

- Mitsuguchi, T., E. Matsumoto, O. Abe, T. Uchida y P.J. Isdale. 1996. Mg/Ca thermometry in coral skeletons. *Science* 274: 961-963.
- Mitsuguchi, T., E. Matsumoto, O. Abe, T. Uchida y P.J. Isdale. 1997. Magnesium/calcium ratio of coral skeletons as a palaeothermometer. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1701-1706.
- Moore, D.R. 1958. Notes on Blanquilla Reef, the most northerly coral formation in the western Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas.* 5: 151-155.
- Murphy, J. y J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chi. Acta* 27: 31-36.
- Muscatine, L., P.G. Falkowski, Z. Dubinsky, P.A. Cook y 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.
- Muscatine, L. y J.W. Porter. 1977. Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Bioscience* 27: 454-460.
- Porter, J.W. 1974. Community Structure of Coral Reefs on Opposite Sides of the Isthmus of Panama. *Science* 186: 543-545.
- Rannefeld J.W. 1972. The stony corals of Enmedio Reef. Master Thesis, Texas A&M University. Galveston, Texas. 104 p.
- Readman, J.W., I. Tolosa, A.T. Law, J. Bartocci, S. Azemard, T. Hamilton, L.D. Mee, A. Wagener, M. Le Tissier, C. Roberts, N. Downing y R.G. Price. 1996. Discrete bands of petroleum hydrocarbons and molecular organic markers identified within massive coral skeletons. *Mar. Poll. Bull.* 32: 437-443.
- Richmond, R. 1981. Energetic considerations in the dispersal of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) planulae. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 153-156.
- Rigby, J.K. y W.G. McIntire. 1967. Isla Lobos and associated reefs, Veracruz, Mexico. *Brigham Young Univ. Geol. Stud.* 13: 1-46.
- Risk, M.J. y P.W. Sammarco. 1991. Cross-shelf trends in skeletal density of the massive coral *Porites lobata* from the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 195-200.
- Rogers, C.S. 1983. Sublethal and lethal effects of sediments applied to common Caribbean reef corals in field. *Mar. Poll. Bull.* 14: 378-382.

- Rogers, C.S. 1992. A matter of scale: damage from hurricane Hugo (1989) to U.S. Virgin Islands reefs at the colony, community, and whole reef level. Proc. 7th. Int. Coral Reef Symp. 1: 127-133.
- Ruiz-Zárata, M.A., J. Espinoza-Avalos, J.P. Carricart-Ganivet, D. Fragoso. 2000. Relationships between *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia), *Thalassia testudinum* (Anthophyta) and *Goniolithon* sp. (Rhodophyta). Mar. Ecol. Prog. Ser. en prensa.
- Runcorn, S.K. 1966. Corals as Paleontological Clocks. Scientific American 215: 1-9.
- Sammarco, P.W. 1996. Comments on coral reef regeneration, bioerosion, biogeography, and chemical ecology: future directions. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 200: 135-168.
- Sánchez-Juárez, J.M. y J. Aldeco. 1995. Masas de agua en la costa de la Ciudad de Veracruz, Ver. (MACCV). Enero a diciembre de 1994. Informe Técnico. Depto. Ocean. Fís. Inst. Inv. Ocean. Golfo y Mar Caribe, DGON, SECMAR. 54 p. + anexos (37 p.).
- Schneider, R.C. y S.V. Smith, 1982. Skeletal Sr content and density in *Porites* spp. in relation to environmental factors. Mar. Biol. 66: 121-131.
- Schuhmacher, H. 1978. Arrecifes coralinos, su extensión, mundo animal y ecología. Omega, Barcelona. 288 p.
- Scoffin, T.P., A.W. Tudhope, B.E. Brown, H. Chansang y R.F. Cheeney. 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. Coral Reefs 11: 1-11.
- Secretaría de Marina. 1974. Atlas Oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Sección I Mareas y Corrientes. Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo. México, D.F. 39 p.
- Secretaría de Marina. 1978. Temperatura y salinidad en los Puertos de México en el Golfo de México y Mar Caribe. Dirección general de Oceanografía Naval. México, D.F. 34 p.
- Secretaría de Marina. 1983a. Calendario gráfico de mareas. Dirección general de Oceanografía Naval. México, D.F. 28 p.
- Secretaría de Marina. 1983b. Corrientes marinas en las cercanías del Puerto de Veracruz en febrero de 1980. Dirección general de Oceanografía Naval. México, D.F. 20 p.

- Shashar, N. y N. Stambler. 1992. Endolithic algae within corals-life in an extreme environment. *J. Exp. Mar. Ecol.* 163: 227-286.
- Shen, G.T., J.E. Cole, D.W. Lea, L.J. Linn, T.A. McConnaughey y R.G. Fairbanks. 1992. Surface ocean variability at Galapagos from 1936-1982: calibration of geochemical tracers in corals. *Paleoceanography* 7: 563-588.
- Smith, S.V. 1978 Coral-reef area and the contributions of reefs to process and resources of the world's oceans. *Nature* 273:225-226.
- Smith, S.V., R.W. Buddemeier, R.C. Redalje y J.E. Houck. 1979. Strontium-calcium thermometry in coral skeletons. *Science* 204: 404-406.
- Stearn, C.W., T.P. Scoffin y W. Martindale. 1977. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. Part I-Zonation and Productivity. *Bull. Mar. Sci.* 27: 479-510.
- Stoddart, D.R. 1969. Ecology and Morphology of Recent Coral Reefs. *Biol. Rev.* 44: 433-498.
- Tomascik, T. y F. Sander. 1985. Effects of eutrophication on reef-building corals. I. Growth rate of the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Mar. Biol.* 87: 143-155.
- Tomascik, T. y F. Sander. 1987. Effects of eutrophication on reef-building corals. II. Structure of escleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados, West Indies. *Mar. Biol.* 94: 53-75.
- Tudhope, A.W., D.W. Lea, G.B. Shimmiel, C.P. Chilcott, T.P. Scoffin, A.E. Fallick y M. Jebb. 1997. Climatic records from massive *Porites* corals in Papua New Guinea: A comparison of skeletal Ba/Ca, skeletal $\delta^{18}\text{O}$ and coastal rainfall. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* 2: 1719-1724.
- Tunnell, J.W. 1988. Regional comparison of southwestern Gulf of Mexico to Caribbean sea coral reefs. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.*, 3: 303-308.
- Van Veghel, M.L.J. y H. Bosscher. 1995. Variation in linear growth and skeletal density within the polymorphic reef building coral *Montastrea annularis*. *Bull. Mar. Sci.* 56: 902-908.
- Veron, J.E.N. 1995. *Corals in Space and Time. The Biogeography and Evolution of the Scleractinia.* Cornell, Australia. 321p.

- Weber, J.N. y E.W. White. 1974. Activation energy for skeletal aragonite deposit by the hermatypic coral *Platygyra* spp. *Mar. Biol.* 26: 353-359.
- Weil, E. y N. Knowlton. 1994. A multi-character analysis of the caribbean coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.*, 55(1): 151-175.
- Wellington, G.M. y R.B. Dunbar. 1995. Stable isotopic signature of El Niño-Southern Oscillation events in eastern tropical Pacific reef corals. *Coral Reefs* 14: 5-25.
- Wells, J.W. 1956. Scleractinia, p. F328-F443. In R.C. Moore (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology*. University of Kansas Press. Kansas.
- Wells, J.W. 1957. Coral reefs. *Geol. Soc. Amer. Mem.* 67 1: 609-631.
- Wells, J.W. 1963. Coral growth and chronometry. *Nature* 197: 948-950.
- Woodley, J.D. 1989. The effects of hurricane Gilberte on coral reefs at Discovery Bay. In UNEP (ed.). *Assessment of the economic impacts of Hurricane Gilbert on coastal and marine resources in Jamaica*. UNEP Regional Seas Reports and Studies, No. 110.
- Woodley, J.D. 1992. The incidence of hurricanes on the North coast of Jamaica since 1870: are the classic reef descriptions atypical?. *Hydrobiol.* 247: 133-138.
- Woodley, J.D. 1993. Hurricane damage in Jamaica. *Coral Reefs* 12: 138.
- Yonge, C.M. 1963. The biology of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 1: 209-260.