



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

“EFECTO DE LA TEMPERATURA Y EL OMEGA DE ARAGONITA EN LA
CALCIFICACIÓN DEL CORAL ESCLERACTÍNEO: *Porites astreoides*.”

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
CLAUDIA TATIANA GALINDO MARTÍNEZ

TUTOR PRINCIPAL:
DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO, ICMyL, UNAM.

COMITÉ TUTOR:
DRA. SUSANA ENRÍQUEZ, ICMyL, UNAM.
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET, ICMyL, UNAM.
DR. HÉCTOR REYES BONILLA,
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. EUGENIO CARPIZO ITUARTE,
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. FEBRERO 2014



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.



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.

Agradecimientos

Primeramente al Posgrado del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

A CONACYT por la beca de maestría otorgada (CVU No. 246185) y a la Fundación CANON por el financiamiento brindado para ayudarme a concluir este proyecto.

A mi director de tesis: Dr. Roberto Iglesias Prieto por toda la orientación que me ha dado desde el primer día que llegué a su laboratorio y a mi comité tutorial: Dra. Susana Enríquez, Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet, Dr. Eugenio Carpizo Ituarte y al Dr. Héctor Reyes Bonilla.

A la estación oceanográfica de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales y en especial al M. en C. Edgar Escalante Mancera por los datos proporcionados.

Agradecimientos a título personal

Antes que nada a Dios, aunque yo te he abandonado muchas veces, te he gritado y te he reclamado tantas cosas, Tú nunca me abandonaste; sin tu amor yo no hubiera podido llegar hasta donde estoy ahora.

A mi familia, en principio a los dos pilares más fuertes que he tenido en mi vida: mamá y papá, gracias: por los valores y principios heredados, por el esfuerzo que han hecho para apoyarme y motivarme a alcanzar mis sueños, por dejarme caminar sola pero estar conmigo en mis caídas y por ayudar a levantarme, gracias por el duro trabajo que hacen al intentar comprenderme y sobre todo por aceptarme y amarme tal como soy. A Mario, tuve la fortuna de tener el mejor hermano del mundo, vivir a tu lado y aprender de ti ha sido una excelente experiencia, gracias por tus palabras, las caminatas juntos y los abrazos que me han regresado la tranquilidad a mi corazón. A Gaby, de ti he aprendido a ser fuerte y salir adelante cuando el mundo se viene abajo, gracias por tu cariño y por acompañarme en cada una de mis aventuras y por último, a la integrante más pequeña de mi familia, gracias Isabel por tu amor incondicional y por enseñarme a disfrutar otra vez las cosas sencillas de la vida, a todos ustedes muchas gracias por ser una parte esencial de mi vida y estar siempre a mi lado.

A los integrantes de mi segundo hogar: a Roberto además de ser mi maestro has sido un amigo y un padre para mí, gracias por aceptarme en tu laboratorio, permitirme ser parte de tu familia, por tus cuidados, tu cariño y por tu apoyo incondicional. A Luis Alejandro (Luisito) por haberme adoptado como tu hermana, soportar mi carácter y compartir todos esos momentos especiales tanto en el laboratorio como en casa, tus risas y tus palabras han hecho de esta experiencia una aventura inolvidable, de ti he aprendido muchísimo porque eres una excelente persona. A Serguei, gracias por toda la confianza que me has dado y enseñarme que siempre hay algo más importante por lo que debo preocuparme y no por simples pequeñeces de la vida. A Luis Lombardo, a pesar de haberme abandonado en el laboratorio te convertiste en un excelente amigo y un gran compañero de aventuras, gracias por escucharme siempre, aguantar todas mis loqueras y ayudarme a seguir adelante. A Tim y a Román, aunque muchas paredes nos separaban siempre me hicieron sentir querida y apoyada, gracias por su reconocimiento y el cariño que siempre, siempre, recibí de ustedes. A Miguel y a Luis Parmenio, no siempre pude expresar mi cariño hacia ustedes, pero les agradezco el preocuparse siempre por mi bienestar y quererme tanto. A Michele gracias por confiar en mí, por enseñarme a luchar por mis sueños y tantas charlas que me han enseñado muchísimo. A Robin y Dixie por haber estado en la parte inicial de este proyecto, sé que sin su ayuda la historia hubiera sido diferente y menos divertida. A Susana, tu orientación y el apoyo que mostraste siempre fue en el momento indicado, gracias por tu cariño y tus enseñanzas. A Darren, aunque pareciste en la etapa final de este proyecto te has convertido en uno de mis mejores amigos, gracias por enseñarme que la vida es difícil pero debo aprender a superar mis miedos. A Sergio David gracias por haber compartido tanto tiempo conmigo, apoyarme en este proyecto del que también fuiste parte y enseñarme a crecer, es momento de tomar otros aires y seguir volando sola. A todos y cada uno de ustedes les agradezco de todo corazón ser parte de mi vida, el tiempo que he pasado en el laboratorio ha sido una etapa difícil, maravillosa e irreplicable. Doy gracias a Dios haber encontrado una familia como ustedes.

Al capitán Amaury Mendoza, un hombre de mar pero con los pies bien puestos sobre la tierra, muchísimas gracias por el apoyo y el cariño que me brindó, sin usted este proyecto no hubiera sido posible, fue un honor haber sido marinera en su embarcación.

A la familia Martínez Banaszak, gracias por abrirme su corazón y las puertas de su casa desde la primera vez que nos conocimos, sé que siempre he contado con su cariño y su apoyo. Los quiero mucho.

A los amigos que descubrí en Puerto Morelos, todos los que me han apoyado incondicionalmente y que me ayudaron a descubrir que conocidos hay muchos pero amigos son los que vienen a cuidarte sin que los llames, gracias: Gaby Pecas, Ceci, Sac Nité, Pepe, Mac, Angie, Antonia, Sandra, Nancy, Carlos, Laura, Raúl, Rogelio, Edgar, Natalia, Ana Lilia y Axa.

A los amigos que me han echado porras a larga distancia, gracias por su apoyo, por todos los mensajes y llamadas que hemos tenido, físicamente no estamos cerca pero siempre están en mi corazón: Edward, Mayra, Tech, Ronald y Mariana.

A todas las personas que trabajan en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Puerto Morelos: Panchito, Gabriel, Sr. Ramos, Lolo, Marcy, Sandra, a los vigilantes, jardineros y a todas las personas que nos ayudaron siempre a mantener limpio nuestro laboratorio. A todos ustedes muchas gracias por darme un lugar donde vivir y mantener tan bonito el lugar donde trabajé tanto tiempo.

Dedicatoria

*Para ti,
mi más grande amor en el mundo.*

*Necesito del mar porque me enseña:
no sé si aprendo música o conciencia:
no sé si es ola sola o ser profundo
o sólo ronca voz o deslumbrante
suposición de peces y navios.
El hecho es que hasta cuando estoy dormido
de algún modo magnético circulo
en la universidad del oleaje.
No son sólo las conchas trituradas
como si algún planeta tembloroso
participara paulatina muerte,
no, del fragmento reconstruyo el día,
de una racha de sal la estalactita
y de una cucharada el dios inmenso.*

*Lo que antes me enseñó lo guardo! Es aire,
incesante viento, agua y arena.*

*Parece poco para el hombre joven
que aquí llegó a vivir con sus incendios,
y sin embargo el pulso que subía
y bajaba a su abismo,
el frío del azul que crepitaba,
el desmoronamiento de la estrella,
el tierno desplegar de la ola
despilfarrando nieve con la espuma,
el poder quieto, allí, determinado
como un trono de piedra en lo profundo,
substituyó el recinto en que crecían
tristeza terca, amontonando olvido,
y cambió bruscamente mi existencia:
di mi adhesión al puro movimiento.*

PABLO NERUDA

Contenido

Resumen.....	1
Abstract.....	2
I. Introducción.....	3
II. Objetivos	6
II.1 General:.....	6
II.2 Específicos	6
III. Material y métodos.....	7
III.1 Área de estudio	7
III.1.1 Determinación de los parámetros físicos.....	8
III.2 Evaluación de relación de la calcificación con la luz y temperatura	9
III.2.1 Determinación de la fotosíntesis y respiración.....	10
III.2.2 Medición de la tasas de calcificación “instantánea”	11
III.3 Trasplantes de coral	12
III.3.1 Peso boyante.....	12
III.3.2 Determinación de las propiedades espectroscópicas del coral	13
III.3.3 Fv/ Fm	13
III.4 Análisis estadísticos	14
IV. Resultados	14
IV. 1 Parámetros ambientales	14
IV.1.1 Luz.....	14
IV.1.2 Alcalinidad y pH del agua.....	15
IV.1.3 Temperatura	16
IV. 2 Determinaciones fisiológicas.....	17
IV.2.1 Relación fotosíntesis irradiancia	17
IV.2.2 Relación calcificación irradiancia	18
IV.2.3 Relación calcificación temperatura	19
IV.2.4 Modelo bio-óptico.....	20
IV.2.5 Trasplantes	21
V. Discusión.....	25
VI. Conclusión	33
VII. Referencias.....	34
ANEXO I	40

Índice de figuras

Fig. 1. Ubicación de los sitios de estudio A) Ojo de Agua “Pargos”. B) Arrecife.	7
Fig. 2. Dinámica de los trasplantes para una colonia de cada sitio. Tanto en el Ojo de agua Pargos como en el Arrecife, para cada colonia de coral se formaron dos grupos: control y tratamiento, en ambos sitios el grupo control permaneció en el sitio original, mientras que el grupo tratamiento fue intercambiado entre sitios.....	12
Fig. 3. Coeficientes de atenuación de luz (media \pm error estándar) obtenidos en el \bigcirc Ojo de Agua “Pargos” y el \bullet Arrecife durante Octubre, Noviembre de 2011 y Mayo de 2012.	15
Fig. 4. Porcentaje de luz incidente calculados a partir de los coeficientes de atenuación de luz obtenidos en cada sitio: \bullet Arrecife \bigcirc Ojo de Agua “Pargos”. ...	15
Fig. 5 Modificación de la alcalinidad \bullet del agua en relación al incremento en la distancia al Ojo de Agua “Pargos” (media \pm error estándar).....	16
Fig. 6 A) Promedios mensuales de temperatura en el \bullet Arrecife de Puerto Morelos y en el \bigcirc Ojo de Agua “Pargos” desde noviembre 2011 hasta mayo 2012. (media \pm error estándar) B) Variación diurna de la temperatura del agua en el $_$ Arrecife y en el $***$ Ojo de Agua “Pargos”.....	17
Fig. 7. Curvas Fotosíntesis- Irradiancia de corales provenientes del \bigcirc Ojo de Agua “Pargos” y del \bullet Arrecife (media \pm error estándar).	17
Fig. 8. Parámetros fotosintéticos de corales del \square Ojo de Agua “Pargos” y del \blacksquare Arrecife.	18
Fig. 9. A) Relación Calcificación vs Irradiancia de corales del \bigcirc Ojo de Agua “Pargos” y del \bullet Arrecife. No se observan diferencias significativas en la tasa de calcificación entre los sitios. B) Promedio de la tasa de calcificación de los corales de ambos sitios a distintas irradiancias a 26°C, (media \pm error estándar).	19
Fig. 10. Relación Calcificación vs temperatura en condiciones de \bigcirc luz saturante y \bullet oscuridad (media \pm error estándar). Se observa una temperatura óptima a la cual las tasas de calcificación “instantánea” son máximas, por encima y por debajo de esta temperatura la calcificación disminuye.....	20
Fig. 11. Respuesta de la máxima eficiencia fotoquímica de la separación de cargas (Fv/Fm) al atardecer en (media \pm error estándar): A) En el Ojo de Agua “Pargos”: \bullet Corales del Ojo de Agua “Pargos” \bigcirc Corales del Arrecife trasplantados al Ojo de Agua “Pargos”; y B) En el Arrecife: \blacktriangledown Corales del Arrecife y \triangledown Corales del Ojo de Agua “Pargos” trasplantados al Arrecife. Cantidad de luz recibida diariamente por los corales en cada sitio ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$).	21

Fig. 12. Absorptancia de los corales  antes del trasplante y  después del trasplante, (media ± error estándar).	22
Fig. 13. Tasas de calcificación “instantánea” de los corales en el Ojo de Agua “Pargos” y en el Arrecife,  antes y  después del trasplante, (media ± error estándar).....	23
Fig. 14. Crecimiento de los corales registrado durante el periodo de trasplante en los corales del Ojo de Agua “Pargos” y del Arrecife, (media ± error estándar).....	23
Fig. 15. Relación entre las tasas de calcificación “instantánea” de <i>P. astreoides</i> y las tasa de fotosíntesis del alga simbiote en condiciones de irradiancia comparables por debajo de la irradiancia de saturación a 26°C.	29
Fig. 16. Imagen en negativo del análisis de PCR-DGGE (polymerase chain reaction- denaturing gradient gel electrophoresis) en <i>Symbiodinium</i> spp. Las colonias 176 a 185 pertenecen al Ojo de Agua “Pargos” mientras que las colonias 186 a 195 provienen del Arrecife.	40

Índice de Tablas

Tabla I. Parámetros utilizados en el modelo bio-óptico propuesto para calcular la tasa de calcificación de los corales al día. ($G_{\text{día}} = H_{\text{Luz sat}} * G_{\text{Luz sat}} + H_{\text{Luz sub sat}} * (G_{\text{Luz sat}} / 2) + H_{\text{osc}} * G_{\text{osc}}$)	24
Tabla II. Parámetros fotosintéticos de especies de corales escleractinios descritos en la literatura.	27

Efecto de la temperatura y el omega de aragonita en la calcificación del coral escleractíneo: *Porites astreoides*.

RESUMEN

La calcificación de los corales escleractíneos es un proceso estrechamente asociado a la actividad fotosintética del dinoflagelado simbiote. La luz es, por tanto, el factor principal que determina su crecimiento y tasa de calcificación. Factores como la temperatura y la química del agua también afectan a la calcificación coralina pero su efecto pudiera ser a través de su impacto sobre la fotosíntesis. En este estudio se evaluó la importancia relativa de la luz y la temperatura del agua sobre la capacidad de calcificar de *Porites astreoides*, a la vez se desarrolló un modelo bio-óptico basado en la fisiología para predecir el crecimiento coralino. Se compararon dos poblaciones creciendo en condiciones óptimas (Arrecife Posterior, R) y bajo un escenario natural de acidificación (surgencia de agua subterránea, Ojo de Agua, OA), que difieren en la disponibilidad de luz y en la oscilación diurna de la temperatura del agua. Se describió en primer lugar la respuesta fisiológica a la luz y la temperatura, así como la asociación entre las tasas instantáneas de fotosíntesis y de calcificación. Posteriormente, se realizó un experimento de trasplantes entre los lugares seleccionados, describiendo a tiempo inicial y 20 días después los cambios en la tasa de calcificación. No se encontraron diferencias entre ambos sitios antes del trasplante, pero se indujeron cambios significativos en la tasa de calcificación a los 20 días: los corales de R trasplantados a OA redujeron significativamente su tasa; mientras que las colonias del OA trasplantadas a R la incrementaron con respecto al control, que mantuvo valores similares a los iniciales. A partir de las descripciones fisiológicas y considerando los cambios ambientales en luz y temperatura registrados durante el desarrollo experimental, se construyó el modelo bio-óptico. La capacidad predictiva de este modelo se muestra en este trabajo comparando las estimas de la tasa de crecimiento tanto de los organismos control como de los organismos trasplantados.

The effect of temperature and aragonite omega in the calcification process of the scleractinian coral: *Porites astreoides*.

A B S T R A C T

Hermatypic coral calcification rates are closely related to the photosynthetic activity of their endosymbiotic dinoflagellates *Symbiodinium*. While light is a primary factor that affects growth and calcification in hermatypic corals. Other factors such as, temperature and variations in seawater chemistry, also affect calcification process but their effect could be through their impact in the photosynthesis. This study analyzed the relative importance of incident light and temperature on calcification in *Porites astreoides*, using physiological data to create a bio-optical model capable of predicting coral growth. Two populations of *P. astreoides* were growing in differing environments: one under optimal conditions (Reef, R) and a second from a natural acidification scenario where water was emerging from an underground spring (Ojo de Agua Pargos, OA). Due to differences in upwelling, the two study sites experience unique light and temperature profiles, with OA having lower light availability and higher thermal oscillation in comparison to R. We first characterized the response of coral calcification to light and temperature. Comparisons between calcification and photosynthesis rates were then analyzed to determine differences in the response of *P. astreoides* at the two sites, OA and R. To further examine the effects of the differing light and temperature regimes on *P. astreoides*, a transplant experiment was conducted where fragments of *P. astreoides* were moved from OA to R and R to OA. Calcification rates for each of the transplanted samples was measured before and 20 days after transplantation. Previous to transplantation, no differences in calcification rates between two sites, OA and R, was observed, but after 20 day transplantation period, calcification rates significantly differed. Calcification rates in Reef corals transplanted to OA were reduced while calcification in corals transplanted from OA to Reef increased with respect to the control fragments. Based on physiological parameters and environmental variability, we create a bio-optical model using light and thermal variations as predictors of hermatypic coral calcification rates. The model was used to generate estimations of growth rates in control and treatment corals with the actual variation measured as the buoyant weight versus sclerochronology.

I. Introducción

A pesar de contribuir poco en la formación de la atmósfera (0.035% aprox.), el dióxido de carbono (CO₂) posee gran importancia en la regulación térmica del planeta, y juega además un papel primordial dentro del sistema de carbonatos del océano. Históricamente (a lo largo de 650 mil años) los niveles de CO₂ en la atmósfera han oscilado en un rango entre 180ppm y 300 ppm (Petit *et al.* 1999). No obstante, a partir de la revolución industrial las actividades humanas, en especial la quema de combustibles fósiles, han provocado un incremento considerable en la concentración de este gas en la atmósfera terrestre (IPCC 2007; WMO Greenhouse Gas Bulletin 2006).

Del total de CO₂ atmosférico liberado en los últimos años, cerca de la mitad permanece en la atmósfera, el 20% fue absorbido por la biosfera terrestre y el 30% por el océano (Sabine *et al.* 2004). Al disolverse en el océano, el CO₂ reacciona con el agua para formar ácido carbónico (H₂CO₃), el cual se disocia perdiendo iones hidrógeno (H⁺) para formar bicarbonato (HCO₃⁻) o carbonato (CO₃²⁻) (Millero *et al.* 2002). Una consecuencia directa del incremento en la presión parcial de CO₂ en la atmósfera es el aumento en la disolución de este gas en el océano y, por lo tanto del CO₂ acuoso, del bicarbonato y de los iones hidrógeno, lo que induce una reducción en el pH del agua de mar y baja la disponibilidad del ion carbonato (CO₃²⁻). Este proceso conocido como acidificación del océano conlleva la disminución de CO₃²⁻, y del estado de saturación del carbonato de calcio (aragonita) ($\Omega_{\text{aragonita}}$) (Caldeira & Wickett, 2003), definido como el producto de las concentraciones de Ca²⁺ y CO₃²⁻ dividido por la solubilidad estequiométrica aparente de la aragonita.

Diversos estudios señalan que la calcificación de los corales está directamente relacionada con el $\Omega_{\text{aragonita}}$ (Gattuso *et al.* 1999; Marubini & Atkinson 1999; Langdon *et al.* 2000, Leclercq *et al.* 2000, 2002, Marubini *et al.* 2001, 2003, 2008; Langdon & Atkinson 2005; Schneider & Erez 2006; Cohen *et al.* 2009). Por lo que se ha postulado que la acidificación del océano puede llegar a tener repercusiones importantes sobre los organismos marinos, especialmente organismos calcáreos como son: moluscos, algas calcáreas y corales (Marubini & Atkinson 1999; Marubini *et al.* 2001, 2003; Reynaud *et al.* 2003; Renegar & Riegl 2005; Schneider & Erez 2006)

Se ha reportado que, como consecuencia directa de la acidificación del océano, tanto en el estado adulto como durante la etapa temprana de crecimiento de los corales, la tasa de calcificación se verá reducida de un 11% a un 78%, dependiendo de la especie (Gattuso *et al.*, 1999; Marubini & Atkinson, 1999; Marubini *et al.*, 2001, 2003, 2008; Marshall & Clode, 2004; Reynaud *et al.*, 2003; Langdon & Atkinson, 2005; Renegar & Riegl, 2005; Schneider & Erez,

2006; Anthony *et al.*, 2008; Jokiel *et al.*, 2008; Albright *et al.*, 2008; Cohen *et al.*, 2009). Todos estos estudios se basan en el impacto de la disminución del ión CO_3^{2-} y en el $\Omega_{\text{aragonita}}$ sobre la calcificación de los corales. Sin embargo la principal fuente de carbono inorgánico utilizado por los corales en el proceso de la biomineralización es el bicarbonato ($\text{Ca}^{2+} + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}^+$) y en menor proporción el carbonato (Erez 1978; Furla *et al.* 2000, Colombo-Pallota *et al.* 2010). La mayor parte de los estudios obvian que es un proceso altamente regulado por el metabolismo del organismo. Atendiendo al carácter biológico del proceso, diversos autores concluyen que las tasas de calcificación de los corales no se verán disminuidas en condiciones de baja disponibilidad de CO_3^{2-} . Por su parte, Atkinson *et al.* (1995) reportaron tasas de calcificación relativamente altas en corales que fueron sometidos a condiciones ácidas pero con alta disponibilidad de HCO_3^- . Mientras que Jury *et al.* (2010) observaron disminución en las tasas de calcificación de los corales cuando las concentraciones de ambos iones (HCO_3^- y CO_3^{2-}) disminuyen, pero no hubo reducción alguna en las tasas de calcificación cuando únicamente disminuyó la concentración de CO_3^{2-} .

A pesar de los diversos estudios realizados hasta la fecha aún no se conocen aspectos celulares fundamentales del proceso de calcificación de los corales y cómo puede resultar afectado por condiciones medioambientales diferentes, la respuesta, además varía entre especies (Erez *et al.* 2011). Por otra parte, la química del agua no es la única fuente de variación que afecta al proceso de calcificación del coral. Al estar muy relacionado este proceso con la relación simbiótica, y específicamente, con la actividad fotosintética de las algas simbiontes, factores como la luz y la temperatura del agua deben jugar un papel primordial en la calcificación de los corales. Al respecto se sabe, por ejemplo, que la calcificación de los corales se encuentra directamente relacionada con la actividad fotosintética de las algas (*Symbiodinium* sp.) (Chalker, 1981) que mantienen una relación simbiótica con él (Goreau 1959; Muscatine 1990; Furla *et al.* 2005). Por lo tanto, la luz incrementa significativamente la tasa de depositación de carbonato de calcio por parte de los corales, fenómeno conocido como “light-enhanced calcification” (LEC por sus siglas en inglés) o calcificación favorecida-incrementada por la luz (Goreau 1959). Por otra parte, la temperatura del agua óptima para la calcificación de los corales varía entre especies e incluso poblaciones de una misma especie distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal (Jokiel & Coles 1977; Reynaud-Vaganay *et al.* 1999; Marshal & Clode 2004). Todas estas fuentes de variación se deben contener en los registros históricos de calcificación, que se pueden interpretar como una respuesta conjunta a las variaciones de la temperatura (De´ath *et al.* 2009), la luz y de la concentración del CO_2 en el océano. Al respecto, Fabricius *et al.* (2011) tomando en cuenta los efectos de la temperatura del agua en la calcificación de corales masivos del género

Porites reportaron una disminución en la tasa de calcificación como posible resultado de la modificación de la presión parcial del CO₂.

Recientemente se ha señalado que la calcificación del coral *Porites astreoides* ubicado en un escenario natural de acidificación del agua de mar en la proximidad a unas surgencias de agua (Ojos de Agua) dentro de la Laguna arrecifal de Puerto Morelos, (Cancún, Quintana Roo), es menor a la calcificación registrada por colonias de la misma especie ubicadas en el arrecife posterior de esta misma laguna, fuera de la influencia de estos Ojos de agua, y aparentemente en las condiciones idóneas para la calcificación. Dado que el agua liberada en los Ojos de Agua es marcadamente más ácida (pH = 6.70 – 7.30) y presentan una menor saturación de aragonita ($\Omega_{\text{aragonita}} = 0.30 - 0.97$) que el agua de la laguna que lo rodea, estos autores aseguran que las variaciones en las tasas de calcificación encontradas entre poblaciones únicamente responden al gradiente natural del $\Omega_{\text{aragonita}}$ y no a otros factores ambientales (Crook *et al.* 2013). No obstante esta atribución es un poco arriesgada, ya que se ha reportado que los Ojos de Agua presentan una gran variabilidad en el pH del agua y en $\Omega_{\text{aragonita}}$ pero durante periodos de tiempo cortos, pulsos (Hofman *et al.* 2011). Por lo tanto no es posible establecer una relación directa todavía entre la calcificación de los corales y el $\Omega_{\text{aragonita}}$ para esta población de *P. astreoides* (Iglesias-Prieto *et al.* 2014)

En la presente investigación se propone realizar un modelo bio-óptico basado en la descripción fisiológica detallada de la respuesta fisiológica de *P. astreoides* a las variaciones en la luz y la temperatura del agua de mar, para poder explicar los posibles cambios en las tasas de calcificación de corales ubicados en condiciones óptimas para la calcificación (Arrecife posterior) y corales ubicados en un escenario de acidificación natural creado por surgencias de agua subterránea (Ojos de Agua) dentro de la Laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo. Las diferencias que no puedan ser explicables por el modelo podrían estar más relacionadas con los cambios en el pH y el $\Omega_{\text{aragonita}}$, por lo que se podrá determinar la validez de la conclusión de Crook *et al.* (2013).

II. Objetivos

II.1 General:

Evaluar el efecto *in situ* de cambios en el pH y la temperatura del agua de mar en la tasa de calcificación del coral escleractíneo *Porites astreoides*, así como crear un modelo bio- óptico que permita describir dicha relación.

II.2 Específicos

Evaluar las diferencias en la luz incidente, alcalinidad y temperatura del agua, en el Ojo de Agua “Pargos” y en el Arrecife posterior a partir del monitoreo de perfiles de atenuación de luz, alcalinidad y temperatura del agua.

Determinar si existe alguna modificación en la fisiología (tasa de calcificación y fotosíntesis) de *P. astreoides* al cambiar las condiciones ambientales mediante el trasplante de fragmentos del coral *P. astreoides* entre sitios con distintas condiciones de pH y temperatura del agua (Ojo de Agua “Pargos” y Arrecife).

Crear un modelo bio-óptico que asocie las respuestas fisiológicas: tasa de calcificación y fotosíntesis, con los parámetros ambientales: luz y temperatura, para poder determinar el grado de implicación de cada una de las variables ambientales en la calcificación de los corales.

III. Material y métodos

III.1 Área de estudio

La laguna arrecifal se encuentra localizada en la parte noreste de la Península de Yucatán, a los 20°50'50.5 latitud norte y 86°52'30.6 longitud oeste, en las cercanías del poblado de Puerto Morelos, ubicado a 32 km al sur de la ciudad de Cancún, Quintana Roo (Fig. 2) (INE 2000, Coronado *et al.* 2007). La laguna, está definida por la línea de costa y por una barrera arrecifal litoral de unos 5.5 km de longitud, situada a una distancia variable de 350 a 1600m de la línea de costa (Jordán-Dahlgren 1993). Esta laguna arrecifal posee una profundidad promedio de 3 a 4m y una máxima de 8m (Coronado *et al.* 2007). A lo largo de la laguna arrecifal existen diversos sitios de liberación de agua subterránea al mar, conocidos como “ojos de agua”, resultado de la compleja red acuífera subterránea de la Península de Yucatán, en el área de Quintana Roo.

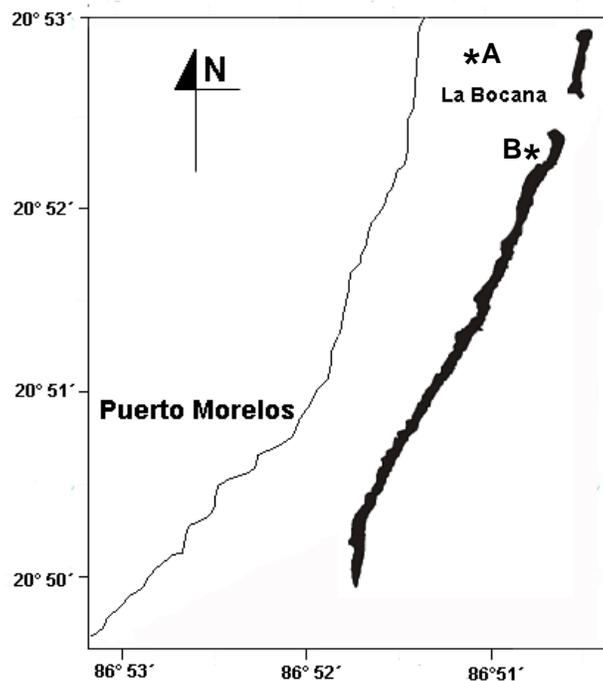


Fig. 1. Ubicación de los sitios de estudio A) Ojo de Agua “Pargos”. B) Arrecife.

El agua dentro de la laguna mantiene una temperatura entre 31°C y 32°C en verano (agosto-septiembre) y en invierno desciende hasta 24°C -25°C (diciembre-enero). La salinidad promedio es de 35.7 (Coronado *et al.* 2007). Por su parte el agua que se libera de los “ojos de agua” mantiene una salinidad de 27.6 ± 0.45 (Crook *et al.* 2012) y es marcadamente más ácida (pH 7.12 -7.90) que el agua oceánica que lo rodea (pH 8.19). Como consecuencia de la liberación de agua más ácida al mar, los “ojos de agua” son escenarios naturales perfectos que permiten evaluar el

efecto de la acidificación del océano en los organismos calcáreos. Por lo tanto, la presente investigación se llevó a cabo en un punto de la barrera arrecifal cerca del sitio conocido como la Bocana y en el Ojo de Agua “Pargos”

III.1.1 Determinación de los parámetros físicos

Con el fin de describir las características físicas de los sitios de estudio, la temperatura en el Arrecife y en el Ojo de Agua “Pargos” fue monitoreada por medio de termógrafos HOBO (Data Logger) desde noviembre del 2011 hasta diciembre 2012.

Con los datos de luz de la estación oceanográfica de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMYL, UNAM y los coeficientes de atenuación estimados para cada sitio de estudio (K_d , m^{-1}), se determinó la luz incidente en los corales a partir de la ecuación:

$$E_z = E_0 \exp^{-k_d z} \quad \text{Eq. 1}$$

En donde E_z es la luz incidente (400- 750 nm) a la profundidad z , E_0 es la luz incidente en la superficie, K_d es el coeficiente de atenuación de luz y z es la profundidad.

El coeficiente de atenuación de luz (K_d for down-welling irradiance) en cada sitio de estudio fue determinado a partir de perfiles verticales de atenuación de luz (PAR) en la columna de agua, por medio de un sensor de luz corregido por coseno conectado a un Diving-PAM (Waltz) y situado en paralelo y hacia la superficie del agua para detectar la irradiación descendente (down-welling). Se registró la variación en la irradiación a diferentes profundidades. Para la obtención del K_d los datos registrados fueron ajustados a una función exponencial.

La alcalinidad del agua se determinó a partir de muestras colectadas en los sitios de estudio utilizando la técnica espectrofotométrica descrita por Yao & Byrne (1998). La cual consiste en agregar bromocresol púrpura (BCP) a la muestra de agua y titular con una solución 0.1M de ácido clorhídrico (HCl) hasta el viraje de color (pH ~4.3-4.2). Una vez concluida la titulación se registró la temperatura con un termómetro digital. Durante toda la titulación se burbujeó N_2 y se midió la absorbancia de la muestra a tres longitudes de onda (589 nm, 432 nm y 750 nm) para monitorear el pH final, el cual se determinó a partir de las siguientes ecuaciones:

$$pH_t = 5.8182 + 0.00129 (35 - S) + \log((R(25) - 0.00381)/(2.8729 - 0.05104 R(25))) \quad \text{Eq. 2}$$

$$R(25) = R(t)\{1 + 0.01869 (25 - t)\} \quad \text{Eq. 3}$$

$$R(t) = A_{589-750}/A_{432-750} \quad \text{Eq. 4}$$

En donde $A_{589-750}$ y $A_{432-750}$ son las absorbancias de luz a 589 nm y 432 nm corregidas con la absorbancia de luz a los 750 nm. Los rangos de temperatura y salinidad en los cuales la técnica mantiene una precisión de $0.3 \mu\text{mol Kg}^{-1}$ son: $29 \leq S \leq 37$ y $13^\circ\text{C} \leq t \leq 32^\circ\text{C}$. El pH ($\text{pH}_T = -\log [\text{H}^+]$) se obtiene en términos de moles por kg de agua de mar (Yao & Byrne 1998).

La alcalinidad total del agua se determinó a partir del pH obtenido al final de la titulación, utilizando las siguientes ecuaciones:

$$A_T M_{SW} = N_A M_A - [\text{H}^+]_{ASW} M_{ASW} - [\text{HI}]_{total} \Delta(\text{HI}) M_{ASW} \dots \dots \text{Eq. 5}$$

En donde la A_T es la alcalinidad total de la muestra de agua, M_{SW} es la masa de la muestra de agua (kg), N_A es la concentración del ácido agregado (mol kg^{-1} (solución)), M_A es la masa del ácido agregado, $[\text{H}^+]_{ASW}$ es el exceso de iones hidrógeno en concentración en el agua de mar (mol kg^{-1} (agua de mar)), M_{ASW} es la masa del agua de mar acidificada calculada como $M_A + M_{SW}$, $[\text{HI}]_{total}$ es la concentración total del indicador en ambas formas, protonadas y no protonadas (mol kg^{-1} (agua de mar acidificada)), y $\Delta(\text{HI})$ es un término que cuenta los moles de H^+ ganados o perdidos por el indicador al final de la acidificación del agua relativa a la solución inicial (Yao & Birne 1998).

III.2 Evaluación de relación de la calcificación con la luz y temperatura

Porites astreoides, es un especie abundante en el arrecife posterior y se ha encontrado que su dominancia ecológica está incrementando en algunas partes del Caribe (Green *et al.* 2008; Edmunds 2010). Es capaz de mantener asociación con tres filotipos de *Symbiodinium*, A4a, A3 y B1, (LaJeunesse 2002). Existen al menos 8 filotipos de *Symbiodinium* capaces de mantener una asociación simbiótica con corales escleractíneos, por lo que se ha registrado en al menos cuatro de ellos (A1, A1.1, B1 y F2) una respuesta distinta en cuanto a las tasas de crecimiento celular, actividad y degradación en el fotosistema II e incluso distintas tasas de transporte de electrones (Cantin *et al.* 2009, Robison & Warner 2006). Así mismo se sabe que corales que alojan *Symbiodinium* D a pesar de ser más resistentes a eventos de blanqueamiento, debido a estrés térmico, también registran menores tasas de crecimiento que corales asociados simbióticamente con otros filotipos (Little *et al.* 2004, Cantin *et al.* 2009, Fisher *et al.* 2012), lo que sugiere que diversas asociaciones de simbioses son capaces de proporcionar distinto grado de beneficio al coral. Por lo tanto, para eliminar el efecto de estas variaciones se escogieron seis colonias de *P. astreoides* que contuvieran el mismo simbionte predominante (A4a).

Con base en la composición simbiótica de los corales (Ver anexo) se seleccionaron tres colonias de cada sitio para la colecta de los fragmentos a trasplantar. Los fragmentos fueron cortados, pegados a bases de PVC por medio de pegamento epóxico y regresados al sitio original de colecta para aclimatación.

Se determinó como respuesta fisiológica la fotosíntesis y calcificación “instantánea” ante distintas irradiancias, así como la calcificación “instantánea” del coral a diferentes temperaturas. Posteriormente se evaluó si las respuestas fisiológicas variaron entre los corales de ambos sitios y se elaboró un modelo bio-óptico que explica la calcificación del coral en función a la luz y la temperatura del agua.

Para determinar la relación entre la fotosíntesis y la irradiancia se realizaron curvas fotosíntesis- Irradiancia (P-I) de tres fragmentos (n=3) de coral provenientes de una colonia de cada sitio de estudio (Ojo de Agua “Pargos” y Arrecife). Durante la realización de las curvas P-I se midió la evolución de oxígeno en oscuridad y posteriormente a nueve irradiancias: 21.5, 33.5, 54.4, 92.3, 149.2, 223.6, 362.3, 575.17 y 892 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para evaluar la relación entre la tasa de calcificación y la irradiancia, los corales fueron incubados por una hora a nueve irradiancias: 51, 87.4, 135.2, 164.9, 221.5, 248.1, 342.0, 560.9 y 752.8 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (manteniendo la temperatura constante a 26°C). Posteriormente se realizó la medición de calcificación de cada una de las incubaciones, se utilizaron tres fragmentos de coral de tres colonias (n=9) por cada sitio de estudio.

Para la determinación de la relación entre la calcificación y la temperatura, ocho corales se incubaron por una hora a luz saturante, cada coral fue incubado a: 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34 y 36°C. Estas mismas mediciones se realizaron en condiciones de oscuridad para determinar la tasa de cambio de la calcificación en oscuridad en función de la temperatura.

III.2.1 Determinación de la fotosíntesis y respiración

Los parámetros fotosintéticos fueron obtenidos a partir de curvas P- E (Iglesias Prieto & Trench 1994). Las curvas P-I se determinaron utilizando un respirómetro, el cual consiste en una cámara de incubación adaptada con electrodos tipo Clark (Hansatech) para poder registrar los cambios de la concentración de oxígeno en el agua de mar. Los electrodos fueron calibrados saturando el agua de mar con aire para registrar el 100% de saturación de oxígeno y posteriormente burbujeando N₂ para eliminar el O₂ disuelto en el agua. Para iniciar las incubaciones la presión del oxígeno se mantuvo entre el 20% y el 50% de saturación burbujeando N₂.

Los datos de evolución de oxígeno fueron registrados por una computadora con un convertidor analógico-digital. A lo largo de las incubaciones el agua se mantuvo en agitación

constante por medio de agitadores magnéticos. La temperatura se mantuvo constante a 26°C por medio de un termocirculador. Las mediciones se iniciaron en completa oscuridad y posteriormente los corales se sometieron a un incremento de intensidad de luz gradual (cada 10 minutos) con lámparas halógenas utilizando diferentes filtros de luz neutros para controlar la intensidad deseada. La intensidad lumínica en el interior de la cámara se determinó por medio de un sensor de luz corregido por coseno miniatura, unido al Diving PAM (Waltz) y calibrado previamente con el sensor corrector coseno unido a un data logger (Li-Cor).

El oxígeno producido se calculó a partir del cálculo de la determinación de la pendiente de cambio de evolución de oxígeno obtenido para cada irradiancia. Mientras que la respiración (R) se estimó promediando los valores determinados antes (en aclimatación a oscuridad) y después (en post-iluminación) de la incubación con luz. La tasa máxima de fotosíntesis (P_{max}) representa el promedio de los valores obtenidos en las máximas irradiancias, mientras que la eficiencia fotosintética (α) se determinó a partir de la pendiente de los valores de fotosíntesis registrados en la fase linear de incremento a luz subsaturante. La irradiancia a la cual se iguala la tasa fotosintética y la tasa de respiración, se define como irradiancia de compensación (E_c) y se obtuvo a partir de la siguiente ecuación $E_c = R / \alpha$, mientras que la irradiancia a la cual se alcanza P_{max} , irradiancia de saturación (E_k) se obtuvo a partir de la ecuación $E_k = P_{max} / \alpha$ (Iglesias-Prieto & Trench, 1994; Rodríguez-Román *et al.* 2006)

III.2.2 Medición de las tasas de calcificación “instantánea”

Para determinar las tasas de calcificación “instantánea”, los fragmentos de *P. astreoides* se incubaron en cámaras de acrílico con 400ml de agua de mar filtrada (0.45 μ m) a temperatura constante durante una hora, manteniendo una agitación por medio de agitadores magnéticos. Durante las incubaciones los fragmentos de coral se iluminaron con lámparas de halógeno. Una vez concluida la incubación, el agua se preservó con 25 μ l de cloroformo para posteriormente medir la alcalinidad del agua.

Las tasas de calcificación “instantánea” de los corales se determinaron bajo la premisa del principio de anomalía alcalina, el cual establece que por cada mol de CaCO_3 precipitado la alcalinidad es reducida en dos unidades (Smith & Kinsey 1978). Por lo tanto la tasa de calcificación se obtuvo a partir de la formula

$$G = 0.5 * (AT_c - AT_m) \quad \text{Eq. 6}$$

En donde AT_c corresponde a la alcalinidad total del agua control preservada antes de la incubación y AT_m es la alcalinidad total de la muestra de agua una vez concluida la incubación. La

tasa de calcificación fue estandarizada por área. La alcalinidad del agua se determinó utilizando la técnica espectrofotométrica descrita por Yao & Byrne (1998)

III.3 Trasplantes de coral

Una vez descrita la respuesta de la calcificación de *P. astreoides* a la temperatura y luz en cada uno de los sitios seleccionados, se procedió a realizar los trasplantes de coral entre ellos. De cada colonia se formaron dos grupos de tres fragmentos cada uno de 5 cm² aproximadamente. La dinámica de los trasplantes consistió en mantener un grupo en el sitio original (control) y mover el segundo grupo al sitio contrario (tratamiento) (Fig. 2).

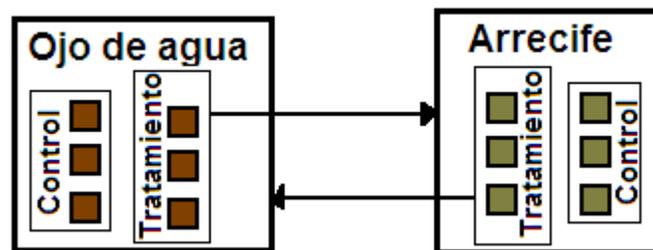


Fig. 2. Dinámica de los trasplantes para una colonia de cada sitio. Tanto en el Ojo de agua Pargos como en el Arrecife, para cada colonia de coral se formaron dos grupos: control y tratamiento, en ambos sitios el grupo control permaneció en el sitio original, mientras que el grupo tratamiento fue intercambiado entre sitios.

Los parámetros fisiológicos calcificación, peso boyante y capacidad de absorción de luz, se realizaron antes y después de trasplantar los fragmentos. Una vez trasplantados los organismos, se midió la eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (F_v/F_m) al atardecer de cada uno de los corales trasplantados para llevar un registro de la aclimatación.

Para las evaluaciones de los parámetros fisiológicos los corales fueron transportados de los sitios de estudio a estanques con agua de mar filtrada con flujo constante en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales del ICMYL. En el caso de los corales provenientes del ojo de agua "Ojo Pargos", estos se mantuvieron en estanques con agua del mismo sitio con un flujo constante. Una vez realizadas las mediciones los corales fueron devueltos a los sitios de estudio.

III.3.1 Peso boyante

El cálculo del crecimiento de los corales entre fechas de muestreo se determinó utilizando la técnica del peso boyante (Jokiel et al. 1978). Esta técnica consiste en comparar el peso inicial de la muestra con el peso registrado cada fecha de muestreo. La tasa de calcificación fue medida usando la siguiente fórmula:

$$G = \sqrt[n]{\frac{P_n}{P_0}} - 1 \quad \text{Eq. 7}$$

En donde G es la tasa de calcificación, n es el número de días entre las fechas de muestreo, P_n es el peso después de n días de trasplante y P_0 es el peso inicial (Reynaud Vaganay *et al.* 2001)

III.3.2 Determinación de las propiedades espectroscópicas del coral

Para poder tener una aproximación del contenido de pigmentos en los corales se realizaron mediciones de reflectancia (R) de los mismos, debido a que R es una medida no destructiva que permite determinar la capacidad de absorción de luz del coral (Absorptancia, A), que es la fracción o porcentaje de luz incidente que es absorbido por el coral.

Para realizar esta determinación, el fragmento de coral se colocó en un recipiente de fondo oscuro con agua de mar filtrada, se iluminó con un set de lámparas halógenas unidas a diodos, que permitían un rango espectral de iluminación casi homogénea entre 400nm a 750nm. La fracción de luz reflejada por el coral se midió con un mini espectrofotómetro (USB4000 Ocean Optics) conectado a una fibra óptica (diámetro de 300 μ m) ubicada a 1cm sobre la superficie del coral, formando un ángulo de 45° (Enríquez *et. al.* 2005). Los datos fueron registrados por medio del software Spectra Suite.

Los valores de reflectancia se expresaron como cociente entre la irradiancia medida de la superficie de coral, en relación a la irradiancia media de una superficie de referencia (Enríquez *et. al.* 2005). Como superficie de referencia para las mediciones de reflectancia de los corales se utilizó un fragmento del esqueleto de coral blanqueado de la misma especie.

A partir de las mediciones de R y tomando en cuenta que la transmitancia de luz en los corales es nula (Shibata 1969), se calculó la fracción de luz incidente absorbida, absorptancia (A)

$$A = 1 - R \quad \text{Eq. 8}$$

III.3.3 Fv/ Fm

Una vez iniciados los trasplantes, durante 20 días se midió en cada uno de los corales trasplantados la máxima eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm). Este valor se puede detectar al atardecer. Las medidas se hicieron en ambos sitios de estudio, utilizando un fluorómetro sumergible de pulso de amplitud modulada (Diving- PAM) (Waltz, Germany). Los valores registrados fueron evaluados diariamente para monitorear el estado fisiológico de los organismos y hacer seguimiento a los procesos de aclimatación de los corales trasplantados.

III.4 Análisis estadísticos

Debido a la alta variabilidad en la temperatura del agua, se comparó la variabilidad estacional y la fluctuación (diurna y mensual). Mientras que los Kd se compararon a partir de los ajustes realizados para su determinación.

La respuesta fisiológica de los organismos fue evaluada por medio de un ANOVA para determinar posibles diferencias significativas en la tasa máxima fotosintética, en la respiración y en la eficiencia fotosintética. Así mismo se evaluó la diferencia en la absorción de luz de los corales entre los sitios así como antes y después del trasplante. Las pruebas estadísticas se elaboraron por medio del software Statistica 7, trabajando con un alfa de 0.05.

IV. Resultados

IV.1 Parámetros ambientales

IV.1.1 Luz

Se realizaron perfiles de extinción de luz en ambos sitios de estudio, durante los meses de octubre y noviembre de 2011 y mayo de 2012, lo que permitió estimar el coeficiente de atenuación (Kd, m^{-1}). Se observaron diferencias significativas entre los sitios (ANOVA 2 vías, $p > 0.05$) y también entre Mayo y Septiembre de 2012 (t-student > 0.05). En el Arrecife posterior, en Octubre 2011 se estimó un Kd de $0.207 \pm 0.014 m^{-1}$ mientras que en el Ojo de Agua el Kd fue de 0.263 ± 0.011 . En Mayo 2012 el Kd aumenta ligeramente en ambos sitios, 0.23 ± 0.007 para el Arrecife y de 0.27 ± 0.006 para el Ojo de Agua “Pargos”, pero no de forma significativa. Únicamente en noviembre del 2011 no se observaron diferencias significativas entre los dos sitios en el grado de transparencia de la columna de agua, para el Arrecife el Kd encontrado fue de 0.220 ± 0.011 mientras que en el Ojo de Agua fue de 0.225 ± 0.004 (Fig 3).

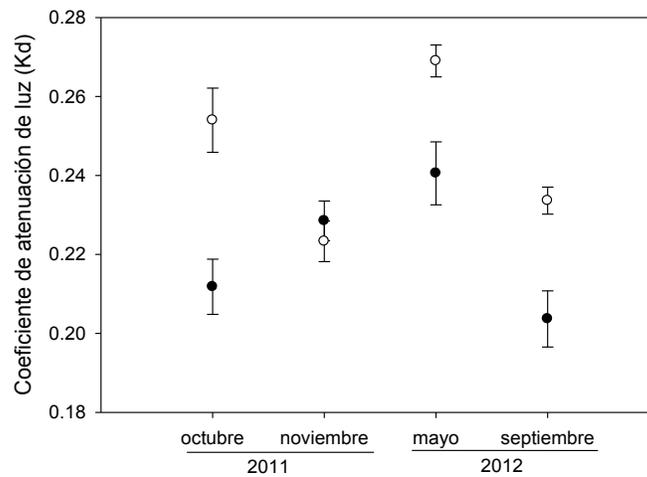


Fig. 3. Coeficientes de atenuación de luz (media \pm error estándar) obtenidos en el \circ Ojo de Agua "Pargos" y el \bullet Arrecife durante Octubre, Noviembre de 2011 y Mayo de 2012.

Con base en los coeficientes mínimos y máximos obtenidos así como la profundidad a la cual se ubican los corales, 5m en el Ojo de Agua y 2.5m en el Arrecife Posterior, se determinó que el porcentaje de luz sub superficial que reciben los mismos en el Arrecife es entre el 40% y 50%, mientras que en el Ojo de Agua "Pargos" reciben cerca del 30% de la luz subsuperficial (Fig. 4).

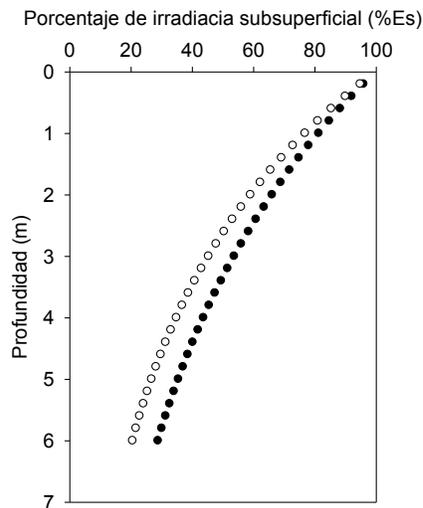


Fig. 4. Porcentaje de luz incidente calculados a partir de los coeficientes de atenuación de luz obtenidos en cada sitio: \bullet Arrecife \circ Ojo de Agua "Pargos".

IV.1.2 Alcalinidad y pH del agua

En el Ojo de Agua "Pargos", se encontró un gradiente en la alcalinidad y pH del agua generado desde el punto de la surgencia de agua subterránea. Los valores más altos de alcalinidad ($2724.07 \pm 2.81 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ kg}^{-1}$) se encontraron en muestras de agua colectadas justo en el Ojo

de Agua, conforme aumenta la distancia al Ojo de Agua la alcalinidad del agua disminuye (Fig.5). Los valores mínimos de alcalinidad fueron determinados en muestras de agua del arrecife ($2227 \pm 5.36 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ kg}^{-1}$). Por su parte el pH del agua en el Ojo de Agua “Pargos” varió de 6.98 en la salida de la surgencia hasta alcanzar un valor de 7.82 a 3.5m de distancia.

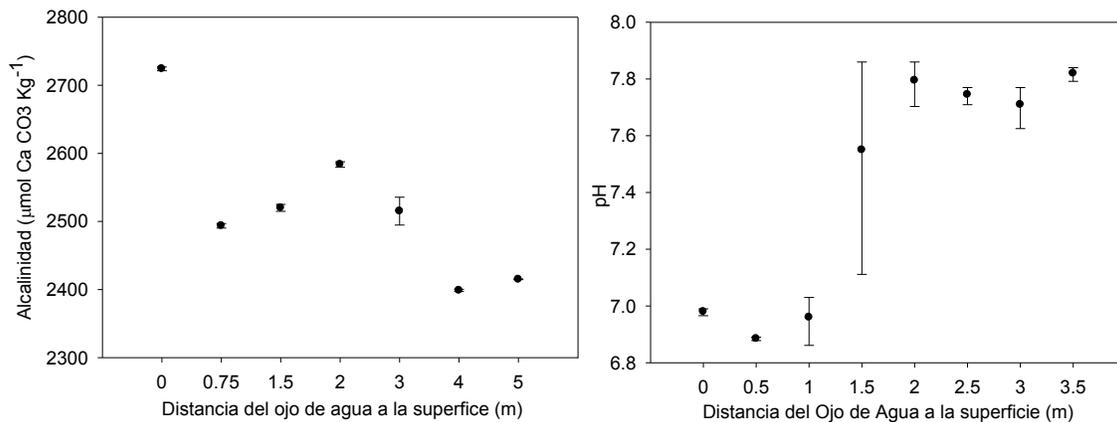


Fig. 5 Modificación de la alcalinidad ● del agua en relación al incremento en la distancia al Ojo de Agua “Pargos” (media \pm error estándar).

IV.1.3 Temperatura

La temperatura del agua fue monitoreada por medio de termógrafos (Hobo Data Loggers) colocados en ambos sitios de estudio. Al comparar la temperatura entre ambos sitios, se encontró que en los meses de noviembre del 2011, Junio, Julio y Octubre del 2012 existe una diferencia significativa (ANOVA $P < 0.05$), en el Arrecife se obtuvo una temperatura mayor que en el Ojo de Agua “Pargos”. Sin embargo en el resto de los meses la temperatura no difiere entre los sitios a pesar que durante enero se registró una temperatura mayor en el Ojo de Agua “Pargos” (Fig.6A). El patrón de variación diurna de la temperatura del agua es similar, en ambos sitios la temperatura alcanza un máximo cerca de medio día y mínimos nocturnos. Las oscilaciones térmicas diurnas son sin embargo diferentes entre ambos lugares, siendo mucho mayores en el Ojo de Agua “Pargos”, 1°C en el Arrecife y 2°C en el Ojo de Agua Pargos. (Fig.6B).

El análisis temporal de la temperatura indicó que a partir de febrero se observa un ligero incremento de la temperatura, sin embargo el incremento en la temperatura más pronunciado se dio a partir de mayo, hasta alcanzar una temperatura máxima en agosto y septiembre, posteriormente la temperatura disminuyó a partir de octubre hasta llegar a un mínimo durante enero ($26.2^\circ\text{C} \pm 0.07^\circ\text{C}$) (Fig.6A).

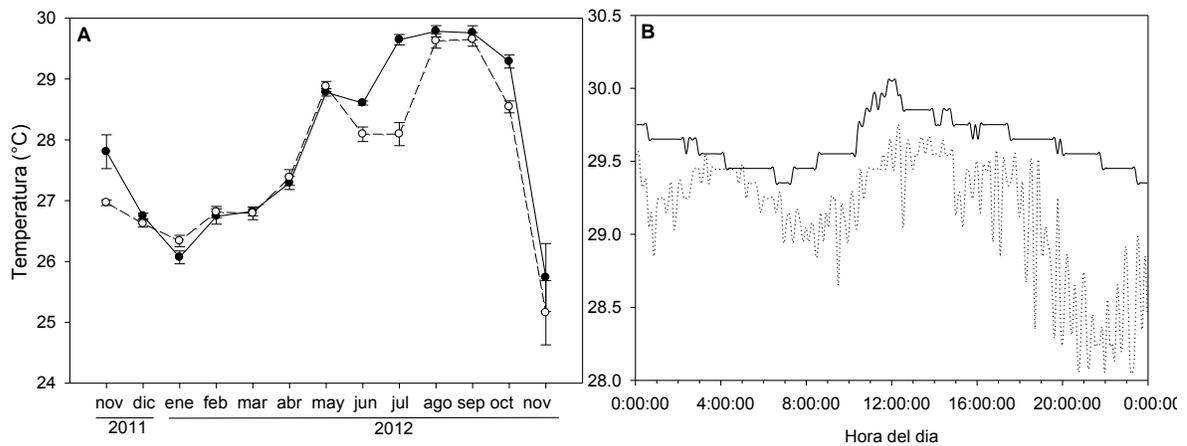


Fig. 6 A) Promedios mensuales de temperatura en el ● Arrecife de Puerto Morelos y en el ○ Ojo de Agua “Pargos” desde noviembre 2011 hasta mayo 2012. (media \pm error estándar) B) Variación diaria de la temperatura del agua en el — Arrecife y en el *** Ojo de Agua “Pargos”.

IV. 2 Determinaciones fisiológicas

IV.2.1 Relación fotosíntesis irradiancia

Al realizar el ajuste hipérbola rectangular (Michaelis-Menten) con los datos de las curvas P-E de corales provenientes del Ojo de Agua “Pargos” y del Arrecife a nueve intensidades de luz se encontró que, los parámetros obtenidos, Pmax e irradiancia de saturación, resultaron similares para ambas regresiones, por lo tanto puede indicarse que la relación que mantienen los corales entre la tasa fotosintética por unidad de área y la irradiancia es similar en ambos grupos (Fig. 7).

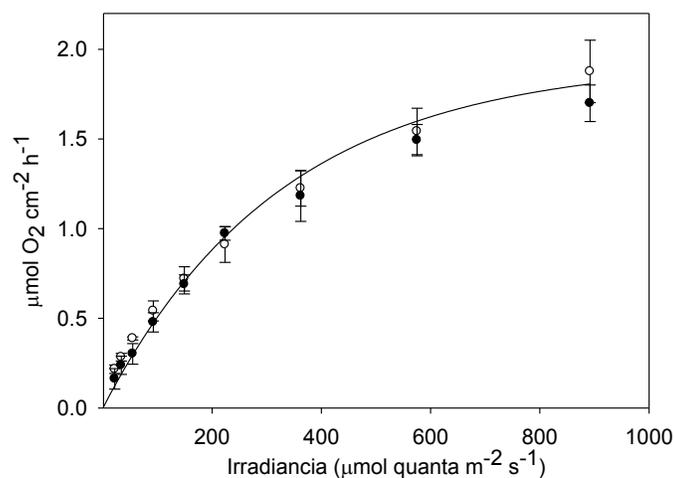


Fig. 7. Curvas Fotosíntesis- Irradiancia de corales provenientes del ○ Ojo de Agua “Pargos” y del ● Arrecife (media \pm error estándar).

Debido a la similitud en respuesta de los corales a distintas irradiancias no se observan diferencias significativas en α , P_{max} ni en la R de los corales por unidad de área (ANOVA $P > 0.05$). La eficiencia fotosintética se mantiene en un rango de $0.0106 \pm 0.001 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1} / \mu\text{mol quanta}$ incidente, lo que indica que se necesitan 94 fotones incidentes para inducir la evolución de una molécula de Oxígeno en fotosíntesis ($1 / 0.0106 \text{ mol quanta} / \text{mol O}_2$). La máxima tasa fotosintética no varió significativamente entre sitios, P_{max} , tiene un valor de $1.88 \pm 0.17 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en el Ojo de Agua “Pargos” mientras que en el Arrecife se mantiene en un rango de $1.70 \pm 0.10 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. La respiración de los corales del Ojo de Agua “Pargos” es de $0.56 \pm 0.07 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ lo cual tampoco difiere de lo estimado para los organismos del Arrecife ($0.52 \pm 0.04 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) (Fig. 8).

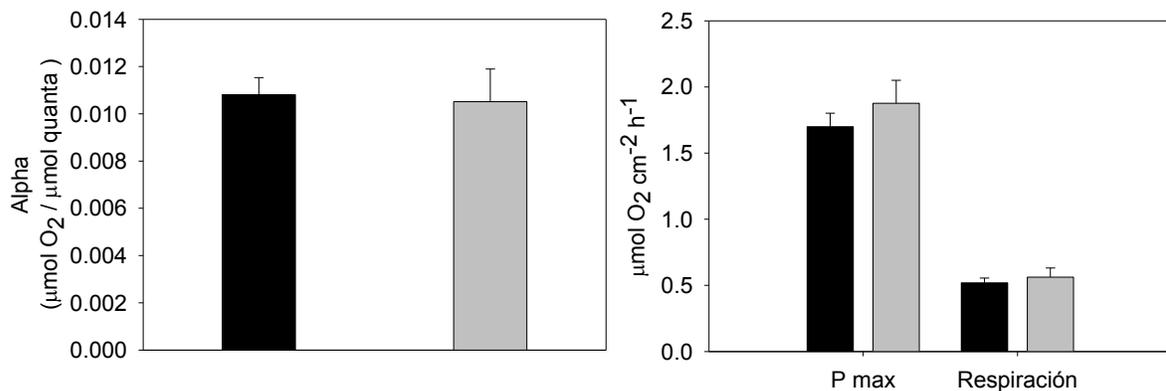


Fig. 8. Parámetros fotosintéticos de corales del  Ojo de Agua “Pargos” y del  Arrecife

IV.2.2 Relación calcificación irradiancia

La respuesta de la tasa de calcificación a la variación de la irradiancia, en incubaciones realizadas a 26°C no mostró diferencias significativas entre los corales de ambos sitios. La tasa de calcificación de los corales incrementa conforme incrementa la intensidad de luz hasta alcanzar una tasa máxima de calcificación igual a $0.43 \pm 0.022 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a $270 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En irradiancias superiores a ésta no se registraron incrementos significativos en la tasa de calcificación. Así mismo se observó que la calcificación en oscuridad fue tres veces menor que la tasa de calcificación a luz saturante (Fig. 9).

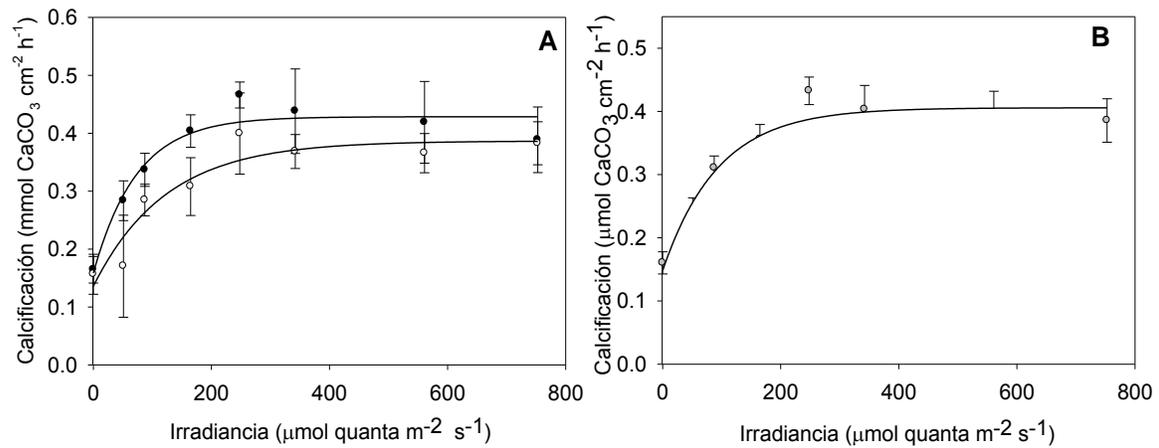


Fig. 9. A) Relación Calcificación vs Irradiancia de corales del \circ Ojo de Agua "Pargos" y del \bullet Arrecife. No se observan diferencias significativas en la tasa de calcificación entre los sitios. B) Promedio de la tasa de calcificación de los corales de ambos sitios a distintas irradiancias a 26°C, (media \pm error estándar).

IV.2.3 Relación calcificación temperatura

Analizando la respuesta de la tasa máxima de calcificación a la temperatura (20°C – 34°C) se observó que en verano por debajo de los 27°C existe una disminución de la tasa de calcificación conforme disminuye la temperatura. Por encima de los 27°C la relación calcificación temperatura fue inversa, ya que la calcificación disminuye al incrementar la temperatura (Fig. 10A). Esta misma respuesta se mantiene al analizar la calcificación en oscuridad, sin embargo la tasa de cambio fue menor (Fig. 10A). Al realizar una comparación entre las tasas de calcificación en presencia de luz y en oscuridad en las temperaturas más altas, 32°C y 34°C, se observó que no existen diferencias significativas, indicando que a dichas temperaturas la calcificación del coral se mantiene gracias a la actividad mitocondrial del coral y de forma independiente de la actividad fotosintética del simbiote.

Contrariamente, durante invierno se observó que, en condiciones de luz saturante la calcificación de los corales mantiene una relación directa con la temperatura del agua. En oscuridad se observó el mismo comportamiento en la calcificación de los corales reportado para verano (Fig. 10B).

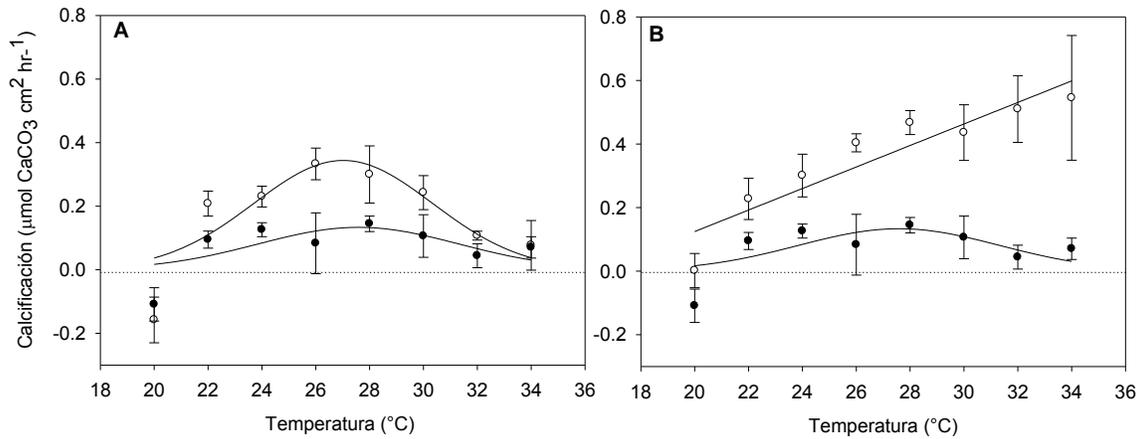


Fig. 10. Relación Calcificación vs temperatura en condiciones de \circ luz saturante y \bullet oscuridad (media \pm error estándar). **A)** En verano se observa una temperatura óptima a la cual las tasas de calcificación “instantánea” son máximas, por encima y por debajo de esta temperatura la calcificación disminuye. **B)** En invierno, la relación entre la calcificación y la temperatura en condiciones de luz saturante es directa, mientras que en oscuridad se mantuvo el mismo comportamiento registrado en verano.

Todas las determinaciones de calcificación para esta sección fueron realizadas a una misma intensidad de luz, por lo tanto las modificaciones en las tasas de calcificación únicamente responden a las variaciones en la temperatura del agua. Es por esto que, para corales en luz saturante la relación calcificación – temperatura durante verano se describe a partir de la ecuación:

$$G_{t_{sat}} = 0.349 e^{-0.5 \cdot (T - 27.09 / 3.20)^2} \quad \text{Eq. 9}$$

Mientras que en invierno, la relación entre la calcificación y la temperatura se describe a partir de la ecuación:

$$G_{t_{sat}} = 0.03x - 0.55 \quad \text{Eq. 10}$$

La calcificación de corales en oscuridad en función de la temperatura se describe por la ecuación

$$G_{t_{osc}} = 0.133 e^{-0.5 \cdot (T - 27.59 / 3.74)^2} \quad \text{Eq. 11}$$

En donde T es la temperatura,

IV.2.4 Modelo bio-óptico

Debido a que la calcificación de los corales del Ojo de Agua “Pargos” y del Arrecife mantiene una respuesta similar ante modificaciones en la irradiancia y la temperatura, al conocer las condiciones de irradiancia y temperatura en ambos sitios un mismo modelo bio-óptico es capaz de predecir la calcificación del coral a lo largo de un día.

$$G_{dia} = H_{sat} * G_{sat} + H_{sub\ sat} * \frac{G_{sat}}{2} + H_{osc} * G_{osc} \quad \text{Eq. 12}$$

En donde H_{sat} es el número de horas que el coral está en condiciones de luz saturante (irradiaciones mayores o iguales a $270 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). G_{sat} corresponde a la tasa de calcificación máxima del coral a la temperatura promedio del día, obtenida a partir de la ecuación $G_t\ sat$. $H_{sub\ sat}$ corresponde al número de horas que el coral experimenta luz subsaturante (irradiaciones menores a $270 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). H_{osc} es el número de horas que el coral vive en oscuridad y G_{osc} es la tasa de calcificación del coral en oscuridad a la temperatura promedio de la noche, obtenida a partir de la ecuación $G_t\ osc$.

IV.2.5 Trasplantes

Los trasplantes iniciaron el 2 de octubre del 2012 para los corales provenientes del Ojo de Agua “Pargos” y dos días después para los corales del Arrecife. Desde el primer día de trasplante se observaron diferencias significativas (ANOVA $p < 0.05$) en Fv/Fm entre el control y tratamiento en ambos grupos de corales. Todos los corales ubicados en el Arrecife recibieron una mayor irradiación durante el día por lo que mostraron un menor Fv/Fm que los corales ubicados en el Ojo de Agua “Pargos”. Sin embargo la diferencia entre los corales originarios y los recién trasplantados disminuyó a partir del segundo día de trasplante (Fig. 11).

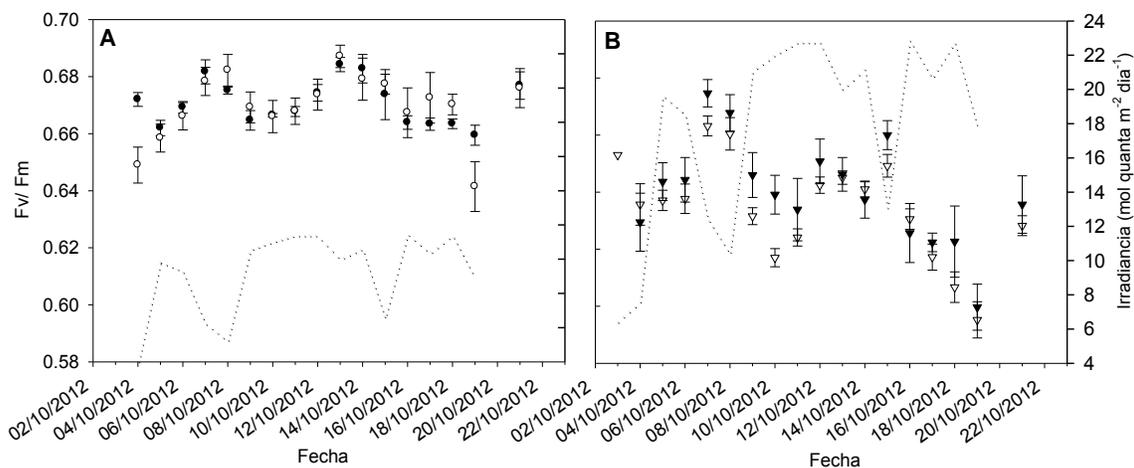


Fig. 11. Respuesta de la máxima eficiencia fotoquímica de la separación de cargas (Fv/Fm) al atardecer en (media \pm error estándar): A) En el Ojo de Agua “Pargos”: ● Corales del Ojo de Agua “Pargos” ○ Corales del Arrecife trasplantados al Ojo de Agua “Pargos”; y B) En el Arrecife: ▼ Corales del Arrecife y ▽ Corales del Ojo de Agua “Pargos” trasplantados al Arrecife. Cantidad de luz recibida diariamente por los corales en cada sitio ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{día}^{-1}$).

Al analizar la respuesta de Fv/Fm medida al atardecer en relación a la cantidad de luz recibida se observó una importante variabilidad dependiente de la luz. Los días en los cuales los corales presentan un Fv/Fm mayor al del día anterior corresponden a días en que recibieron una menor irradiancia que el día previo. Caso inverso ocurrió durante los días más soleados, en donde se observa una caída de Fv/Fm.

De acuerdo a los valores de absorptancia a 675nm (porcentaje de luz incidente que es absorbido por el coral), se determinó que los corales del Ojo de Agua “Pargos” son capaces de absorber un mayor porcentaje de luz incidente respecto a los corales del Arrecife. 20 días después del trasplante no se observaron cambios en la absorptancia de los corales originarios del Ojo de Agua “Pargos”, mientras que en los corales provenientes del Arrecife se observa un incremento en la absorptancia, siendo mayor en los corales del Arrecife trasplantados al Ojo de Agua (Fig. 13).

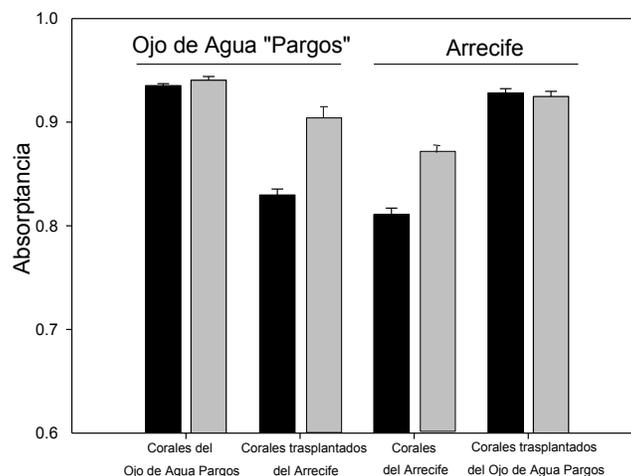


Fig. 12. Absorptancia de los corales  antes del trasplante y  después del trasplante, (media \pm error estándar).

Por otro lado se observaron cambios significativos en la tasa de calcificación “instantánea”, tanto en los corales control del Ojo de Agua “Pargos” donde se observó una disminución significativa de la calcificación (39%) al volver a medir este parámetro 20 días después, como en los corales trasplantados al Arrecife, en donde se observó un significativo incremento del 48%. Es interesante que el valor final de la tasa de calcificación de los corales trasplantados del Ojo de Agua no alcanzó valores similares a los determinados inicialmente en los control y que los corales del Arrecife trasplantados al Ojo de Agua “Pargos”, incrementaron todavía un poco más su tasa de calcificación que los no trasplantados (Fig. 14).

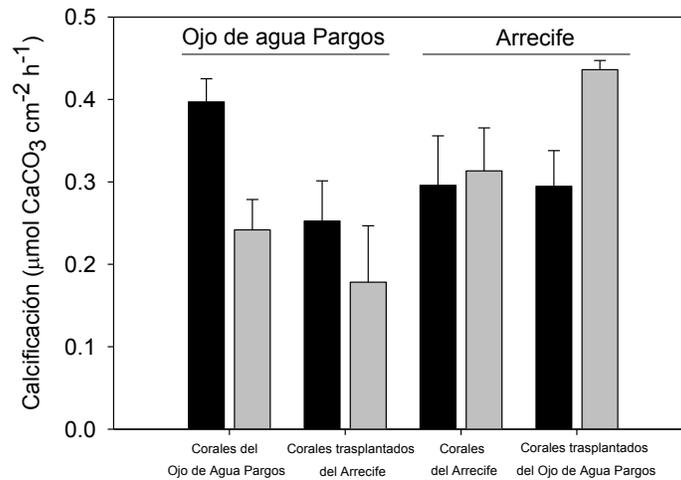


Fig. 13. Tasas de calcificación “instantánea” de los corales en el Ojo de Agua “Pargos” y en el Arrecife, antes y después del trasplante, (media \pm error estándar).

El crecimiento máximo ($\text{mg CaCO}_3 \text{ dia}^{-1}$) registrado durante el periodo de trasplante fue el de los corales que permanecieron en el Arrecife así como los corales del Arrecife que fueron trasplantados al Ojo de Agua. El grupo originario del Arrecife tuvo una producción de $0.816 \pm 0.16 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ mientras que el grupo proveniente del Ojo de Agua “Pargos” que fue trasplantado al Arrecife registró una producción de $0.811 \pm 0.09 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. La mínima producción registrada fue la del grupo control del Ojo de Agua “Pargos”, $0.30 \pm 0.01 \text{ mg CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (Fig. 15).

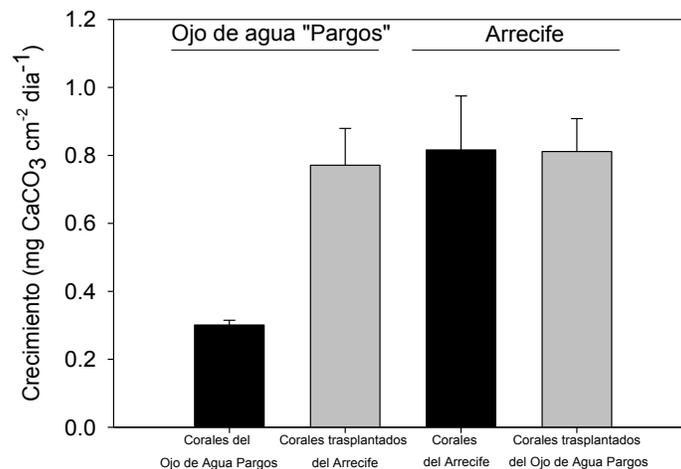


Fig. 14. Crecimiento de los corales registrado durante el periodo de trasplante en los corales del Ojo de Agua “Pargos” y del Arrecife, (media \pm error estándar).

La predicción del modelo bio-óptico se realizó a partir de la descripción de la respuesta de la tasa de calcificación a la temperatura promedio diaria de cada sitio. Se determinó el número de horas que los corales estuvieron bajo luz subsaturante, luz saturante y en oscuridad (diariamente), para los organismo de cada sitio y se calculó la tasa de calcificación promedio, máxima y mínima de cada día de acuerdo a las horas de luz establecidas.

Al comparar el crecimiento registrado a partir del peso boyante con las predicciones del modelo bio-óptico se encontró que, el grupo de corales control (que permanecieron en el mismo sitio) del Ojo de Agua mostraron un crecimiento diario promedio similar al crecimiento mínimo predicho (Cuadro I). Contrariamente los corales que permanecieron en el Arrecife así como los corales del Arrecife que fueron trasplantados al Ojo de Agua mostraron un crecimiento diario mayor al crecimiento máximo predicho por el modelo (Cuadro I)

Cuadro I. Parámetros utilizados en el modelo bio-óptico propuesto para calcular la tasa de calcificación diaria. ($G_{\text{día}} = H_{\text{Luz sat}} * G_{\text{Luz sat}} + H_{\text{Luz sub sat}} * (G_{\text{Luz sat}} / 2) + H_{\text{osc}} * G_{\text{osc}}$)

	Ojo de Agua "Pargos"			Arrecife		
	Promedi o	Mínim o	Máxim o	Promedi o	Mínim o	Máxim o
Temperatura (°C)	28.65	28.09	29.90	29.51	29.10	30.22
Horas oscuridad	12.1	12.0	12.5	12.0	10.5	12.5
Horas luz subsaturante	6.3	4.5	12.0	4.9	3.0	9.0
Horas luz saturante	5.7	0.0	8.5	7.0	3.0	9.0
Tasa de calcificación "instantánea" predicha en función de la temperatura (mmol CaCO ₃ cm ⁻² h ⁻¹)	0.308	0.140	0.394	0.262	0.120	0.366
Crecimiento predicho a partir del modelo (mg CaCO ₃ cm ⁻² día ⁻¹)	0.463	0.319	0.614	0.437	0.304	0.575
Crecimiento predicho a partir del modelo (g CaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)	0.169	0.116	0.224	0.160	0.111	0.210

V. Discusión

Condiciones ambientales

Analizando las muestras de agua tomadas en ambos sitios encontramos que existen diferencias significativas en la alcalinidad total del agua. La muestra de agua colectada en el Arrecife presentó valores de similares a los reportados para el arrecife de Puerto Morelos (Crook *et al.* 2012), sin embargo los valores medidos en el Ojo de Agua “Pargos” ($2724.07 \pm 2.81 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ kg}^{-1}$) resultaron menores a los reportados por Crook *et al.* (2012) para los ojos de agua ubicados a lo largo de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo (. Esta diferencia puede ser debida a que la liberación de agua en dichos sitios es intermitente, el volumen y las propiedades físicas del agua que es liberada varían en función de la cantidad de lluvia, el nivel de marea e incluso de la liberación de aguas residuales. No obstante cuando existe liberación de agua dulce en los Ojos de Agua las condiciones entre los sitios se mantienen significativamente diferentes.

Con respecto a la variación de la temperatura, la variación estacional coincidió en ambos sitios que, durante invierno es el mes de noviembre del 2012, el que registró las temperaturas mínimas, mientras que las temperaturas máximas se observaron en verano, en los meses de agosto y septiembre del 2012. La temperatura del Ojo de Agua “Pargos” reportada por Crook *et al.* (2012) coinciden con las mediciones realizadas en el Ojo de Agua, sin embargo para el mes de noviembre un par de meses únicamente el promedio mensual de noviembre de 2012 es similar al reportado por dichos autores, ya que en noviembre 2011 la temperatura promedio fue mayor.

La comparación de la variabilidad estacional, a escala de promedio mensual, no permitió encontrar diferencias significativas en la temperatura entre los sitios a excepción de los meses de Noviembre del 2011, Junio, Julio y Octubre del 2012. Sin embargo, analizando la fluctuación diurna se observa que en el Ojo de Agua “Pargos” presenta una mayor fluctuación en la temperatura del agua en escalas de tiempo muy cortas, evidenciando que esta zona está fuertemente afectada por la surgencia de agua y su patrón de liberación local. Durante verano el agua liberada en el Ojo de Agua “Pargos” es más fría que el agua de la laguna, y genera a nivel local una disminución de la temperatura. Por el contrario en invierno la temperatura del agua que es liberada es mayor a la temperatura del agua de la laguna, provocando un aumento local en el Ojo de Agua “Pargos” (observaciones personales).

Además de estas diferencias en el régimen térmico, más variable y dependiente de la liberación de agua subterránea en el Ojo de Agua “Pargos”, los dos sitios seleccionados en este estudio también difieren en la disponibilidad de luz. Las diferencias son también dependientes de la liberación de agua subterránea. En este estudio pudimos observar que a pesar de que el

coeficiente de atenuación de luz entre los sitios era similar en algunos momentos, también se detectaron otros en los cuales los coeficientes difieren considerablemente. Estos momentos coincidieron con los cambios en la alcalinidad y la temperatura en dos lugares examinados, debido al flujo ascendente de agua subterránea en el Ojo de Agua “Pargos”. Cambios en la turbidez del agua están asociados a la mezcla de agua con diferente salinidad, además de a la resuspensión de sedimentos por efecto del viento y el oleaje (Enríquez & Pantoja-Reyes 2005). Los coeficientes de atenuación reportados para ambos sitios resultaron menores a los reportados por Elizalde Rendón *et al.* (2010) para Mahahual ($K_d=0.36 \text{ m}^{-1}$) pero similares a los reportados para diversos lugares dentro de la laguna arrecifal ($K_d=0.20 \text{ m}^{-1}$) y para el arrecife posterior ($K_d= 0.24 \text{ m}^{-1}$) en Puerto Morelos (Enríquez & Pantoja-Reyes 2005). No obstante, al ser una laguna somera, esta variación puede ser muy grande a escala temporal, pero se constata que a pesar del deterioro ambiental que ha sufrido esta laguna en los últimos años los momentos de máxima transparencia siguen siendo similares que en los años 1999 y 2000 que fue cuando se realizó el estudio de Enríquez & Pantoja-Reyes (2005). Esta descripción de la variación de la transparencia del agua permitió estimar la variación de la disponibilidad de luz en cada lugar seleccionado. Nuestros datos determinaron que en el Ojo de Agua “Pargos” los corales reciben el 30% de la luz superficial (% Es) mientras que el en Arrecife se incrementa la 40%. Por tanto, los corales del arrecife tienen mayor disponibilidad de luz para su producción fotosintética y de carbonatos.

El nivel medio del mar afecta directamente la salida del agua en el Ojo de Agua, lo cual modifica significativamente las condiciones ambientales en este sitio. Cuando el nivel de marea es alto funciona como un tapón hidráulico en el Ojo de Agua, lo que impide la salida del agua subterránea hacia el mar, caso inverso ocurre cuando el nivel de marea disminuye, al no existir suficiente presión hidráulica sobre el Ojo de Agua la cantidad de agua que se libera es mayor por lo que es en este momento en el que se observaron las diferencias significativas entre la temperatura, alcalinidad y en los coeficientes de atenuación registrados en este sitio. Debido al tipo de marea que se presenta en la Laguna de Puerto Morelos, el Ojo de Agua permanece abierto durante el 75% del tiempo, por lo tanto las condiciones en el Ojo de Agua son significativamente diferentes a las del Arrecife (Iglesias-Prieto *et al.* 2014)

Fisiología de *Porites astreoides*

A pesar de que las condiciones de luz en cada sitio son significativamente diferentes los corales no mostraron diferencias en sus respuestas fotosintéticas. El desempeño fotosintético tanto a luz saturante como a luz subsaturante fue similar entre ambos grupos, Sin embargo, como las

diferencias en pigmentación y en absorptancia fueron significativas (incremento del 9% para el grupo tratamiento del Arrecife y del 7% para corales del grupo Control del Arrecife en la absorptancia, la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (Φ_{\max}) y su inverso, sus requerimientos mínimos cuánticos ($1/\Phi_{\max}$, no fotones necesarios para evolucionar una molécula de oxígeno) difirieron claramente entre localidades. Los corales del Ojo de Agua “Pargos” requieren 8 fotones más para la liberación de una molécula de oxígeno.

Al comparar los valores fotosintéticos obtenidos con valores reportados en la literatura para *Orbicella faveolata* (Cuadro II, Rodríguez-Román *et al.*, 2006) se observa que *P. astreoides* mostraron menores tasas fotosintéticas máximas que las documentadas para *O. faveolata*, pero también menores eficiencias cuánticas y fotosintéticas. Sin embargo coinciden estos valores con la respuesta fotosintética documentada para organismos de *O. faveolata* blanqueados según lo reportado por Rodríguez-Román *et al.* (2006). Los valores son similares a los reportados para *O. faveolata* ubicada a 10m y 18m, pero superiores a las señaladas para *M. carvernsosa* a profundidades similares (Lesser *et al.* 2000) (Cuadro II).

Cuadro II. Parámetros fotosintéticos de especies de corales escleractíneos descritos en la literatura.

AUTOR	Especie	Condición del coral	PMAX ($\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	PMAX ($\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$)	Eficiencia fotosintética (α)	Requerimiento mínimo cuántico ($1/\Phi$)
Rodríguez-Román <i>et al.</i> 2006	<i>Montastraea faveolata</i>	blanqueado	2.5	0.9 ± 0.18	0.0123 ± 0.03	8.1 ± 7.3
		pigmentado	12.16	4.3776 ± 0.378	0.056 ± 0.002	15.4 ± 2.3
Lesser <i>et al.</i> 2000	<i>Montastraea faveolata</i>	10 m		1.923 ± 0.044	0.007 ± 0.0003	
	<i>Montastraea cavernosa</i>	10 m		1.089 ± 0.042	0.032 ± 0.004	19.3(9m)
	<i>Montastraea faveolata</i>	18 m		1.827 ± 0.042	0.006 ± 0.0002	
	<i>Montastraea cavernosa</i>	18 m		0.925 ± 0.035	0.027 ± 0.003	15.50 (15m)
Anthony & Hoegh-Guldberg 2003	<i>Montipora monasteriata</i>	Alta luz		3.92 ± 0.12	0.052 ± 0.0008	
		Luz media		3.24 ± 0.40	0.071 ± 0.004	
		Baja luz		2.74 ± 0.31	0.096 ± 0.005	

La variación en la tasa de calcificación ante incrementos en la irradiancia resultó similar en ambos grupos de corales. Se observó un incremento en la tasa “instantánea” de calcificación al aumentar la irradiancia, como ha sido reportado ya en la literatura (Goreau & Goreau 1959; Marubini *et al.* 2001; Reynaud *et al.* 2004b; Reynaud-Vagany *et al.* 2001). La calcificación bajo condiciones de luz saturante resultó 2.8 veces mayor que en oscuridad. Este incremento es ligeramente mayor al reportado para *Stilophora pistillata*, en donde se ha documentado un incremento reportados de 2.6 veces (Moya *et al.* 2006, Furla *et al.* 2000) pero menor al reportado para *M. faveolata*, en donde la calcificación a luz saturante resultó ser 13.9 veces mayor que en oscuridad (Colombo Pallota *et al.* 2010).

La tasa de calcificación de *P. astreoides* en condiciones de luz saturante se encuentra íntimamente relacionada con la temperatura del agua. La máxima tasa de calcificación se encontró a los 27 °C. Esta temperatura óptima se modifica de acuerdo a la especie y a la latitud a la cual vivan los corales (Marshall & Clode 2004), pero en el caso de *P. astreoides*, estos resultados coinciden con lo señalado por Cooper *et al.* (2008), quienes reportan una temperatura óptima de 26.7°C para la calcificación de corales del género *Porites* ubicados en la gran barrera arrecifal australiana. A temperaturas elevadas, 32°C y 34°C no se observaron diferencias significativas entre la tasa de calcificación a luz saturante y en oscuridad, lo cual indica que a dichas la fotosíntesis de *Symbiodinium* y la calcificación del coral están desacopladas, resultando en un fuerte impacto sobre la calcificación. Estos resultados apoyan interpretación De'ath *et al.* (2009) para la gran barrera australiana.

Para describir la relación entre la fotosíntesis y las tasas de calcificación de *P. astreoides* se compararon las determinaciones realizadas a irradiancias similares, por debajo de la irradiancia de saturación (Fig. 16). Los resultados coinciden con lo reportado anteriormente (Colombo Pallota *et al.* 2010; Goreau & Goreau 1959). Se observa un incremento lineal de la calcificación al incrementar la fotosíntesis en condiciones subsaturantes (Fig. 16C, $R^2=0.979158$, $p<0.05$).

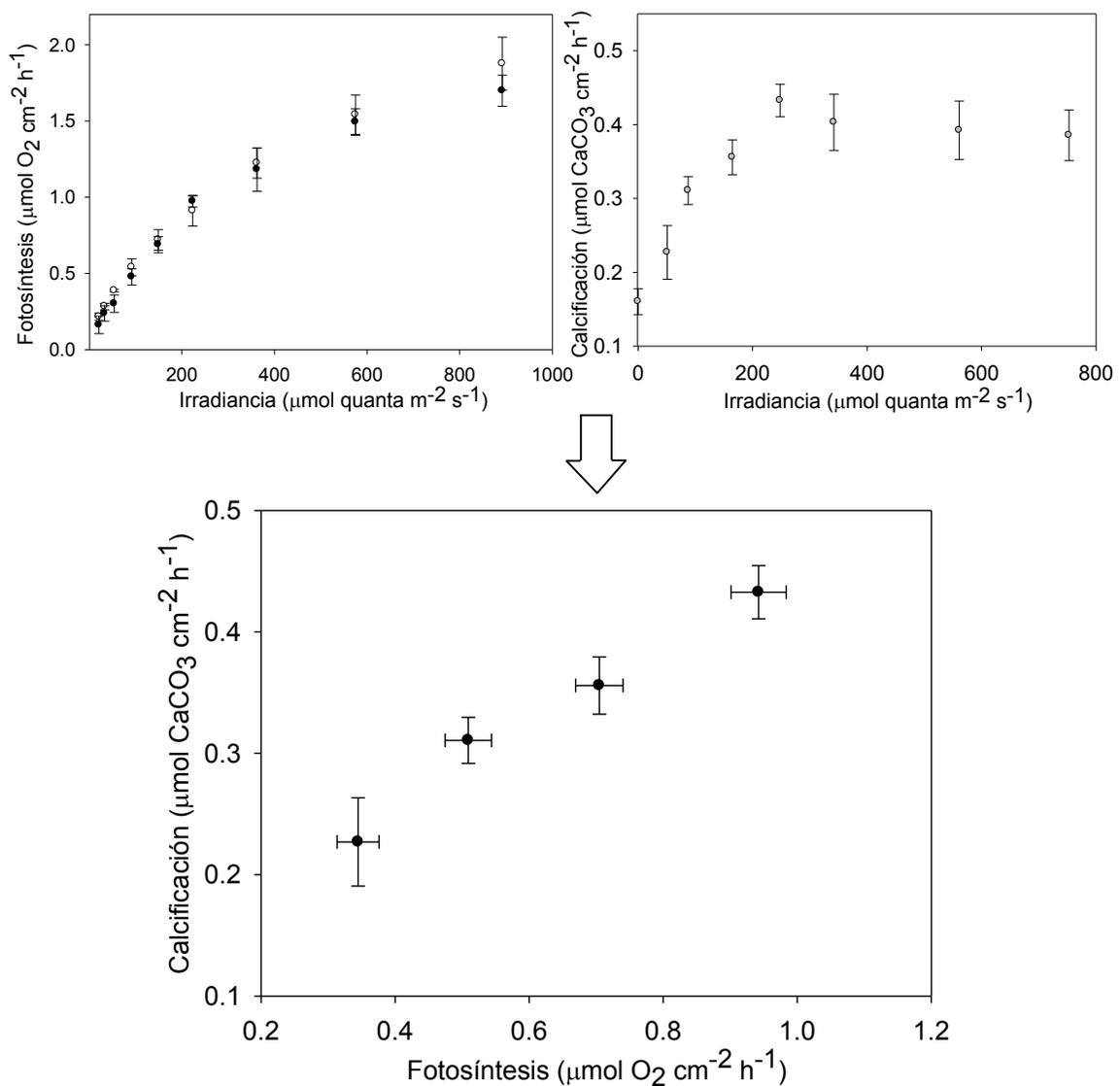


Fig. 15. Relación entre las tasas de calcificación “instantánea” de *P. astreoides* y las tasa de fotosíntesis del alga simbiote en condiciones de irradiancia comparables por debajo de la irradiancia de saturación a 26°C.

Trasplantes

En este sentido los corales ubicados en el Ojo de Agua “Pargos” muestran ciertas características de organismos aclimatados a menor disponibilidad de luz: mantienen un nivel de pigmentación mayor, registrando absorptancias a 675nm cercanas a 0.93 mientras que los corales del Arrecife mantienen absorptancias a 675nm de 0.82 indicando menor grado de pigmentación, lo cual coincide con las características reportadas para organismos aclimatados a alta luz (Falkowski & Dubinsky 1981; Iglesias-Prieto & Trench 1994; Enríquez & San Jensen 2003).

La absorptancia de los corales originarios del Ojo de Agua “Pargos” no mostró diferencias significativas después de los 20 días de trasplante en ninguno de los sitios, estos organismos presentaron máximos valores de absorptancia antes de iniciar los trasplantes, por lo que aunque se hayan producido cambios en el número de células o pigmentos, no es posible detectarlo a través de la absorptancia. Por el contrario los corales ubicados en el Arrecife mostraron diferencias significativas en la absorptancia después de 20 días de trasplante. Estas diferencias son explicadas porque solo se pudieron detectar cambios en los organismo que no tenían maximizada la absorptancia, los del Arrecife posterior. Los cambios detectados en los organismos del Arrecife, se pueden explicar cómo una combinación de dos factores: el cambio de régimen de luz asociado al sitio, y el resultado debido a la estacionalidad. El experimento de trasplante se realizó en octubre y en esta época del año los corales se van progresivamente pigmentando hasta alcanzar una máxima pigmentación en invierno (Fitt *et al.* 2000). Tras 20 días de trasplante los corales control del Arrecife también incrementaron en un 5.98% la absorptancia. Fitt *et al.* (2000) reportaron cambios estacionales para 5 especies de corales (*Orbicella faveolata*, *O. annularis*, *M. franksi*, *Acropora palmata* y *A. crevicornis*), y en todas ellas se observó que durante el verano los corales disminuyen su pigmentación y el número de células simbiotes, mientras que en invierno la cantidad de pigmentos incrementa. En el presente trabajo los trasplantes de coral se iniciaron el 2 de octubre del 2012, este es un periodo del año en el cual cada día es más corto por lo que diariamente se experimenta una menor cantidad de luz y la temperatura del agua va disminuyendo progresivamente. El incremento registrado en la absorptancia de los organismos control fue claramente debido a la estacionalidad. Por su parte los corales de Arrecife que fueron trasplantados al Ojo de Agua “Pargos” incrementaron en un 7.59% la absorptancia. Asumiendo que el incremento en la absorptancia se debió a la estacionalidad se puede inferir que el 1.61% adicional del incremento en la absorptancia registrado en 20 días responde a la modificación del régimen de luz debido al cambio de sitio y a la turbidez presente en el Ojo de Agua “Pargos”.

La tasa de calcificación en los corales ubicados en el Ojo de Agua “Pargos” disminuyó tras 20 días de trasplante. Sin embargo únicamente en los corales originarios del mismo sitio ésta disminución fue significativa. La reducción observada en la calcificación de los organismos procedentes del Arrecife se explica como consecuencia de la reducción de la irradiancia recibida así como la química del agua. Por su parte en el Arrecife, los corales originarios mantuvieron la misma tasa de calcificación mientras que los corales provenientes del Ojo de Agua la incrementaron significativamente. Se sugiere que dado que los corales en el Ojo de Agua “Pargos” se encuentran por debajo de las condiciones idóneas (de luz y temperatura), la producción de fotosintetatos es reducida sin embargo, la aportación que tiene al coral es mayor a

la que presentan los corales del Arrecife que viven en condiciones ideales, por lo que una vez que los corales del Ojo de Agua “Pargos” fueron trasplantados al Arrecife en donde las condiciones son más favorables, se incrementó la aportación de la fotosíntesis del simbionte por lo que los corales aumentaron considerablemente la calcificación.

Validación del modelo bio-óptico.

El modelo propuesto permite estimar la producción de carbonato de calcio del coral en función de las dos variables físicas más importantes para la calcificación: la temperatura del agua y la irradiancia recibida. Por lo tanto, de acuerdo a los cambios ambientales observados en la temperatura promedio de cada sitio y al modelo matemático que describe la variación de las tasas de calcificación en función de la temperatura, se determinó que los corales ubicados en el Ojo de Agua “Pargos”, aunque son capaces de calcificar a tasas ligeramente superiores a las tasas de calcificación de los corales del Arrecife, en el Ojo de Agua los corales calcifican durante menos horas de luz saturante al día. Esto quiere decir que la producción diaria de carbonato predicha para cada sitio resulta similar. Los valores estimados abarcan un rango de 0.319 a 0.614 mg CaCO₃ cm⁻² día⁻¹ para corales del Ojo de Agua y de 0.304 a 0.575 mg CaCO₃ cm⁻² día⁻¹ para corales del Arrecife. Para calibrar el modelo los resultados obtenidos se cotejaron con los cambios en el peso boyante de los organismos. Los cambios observados en los corales que únicamente estuvieron en contacto con el Ojo de Agua (0.3 mg CaCO₃ cm⁻² día⁻¹) se ajusta a la tasa mínima de calcificación predicha por el modelo para este sitio. Sin embargo los cambios observados para los corales pertenecientes a los otros tres grupos (0.79 mg CaCO₃ cm⁻² día⁻¹) estuvieron muy por encima del máximo predicho por el modelo para ambos sitios. Esto nos indica en principio que el modelo propuesto subestima la tasa de calcificación de los corales, puesto que en las condiciones ideales (Arrecife) los corales están calcificando 0.2 mg CaCO₃ cm⁻² día⁻¹ más que lo predicho por el modelo.

Elizalde-Rendón *et al.* (2010) señalaron que durante el periodo de 1995 al 2006 colonias de *P. astreoides* ubicadas entre 2m y 5m en Mahahual tuvieron tasas de calcificación promedio de 0.71 g CaCO₃ cm⁻² año⁻¹. Al extrapolar el crecimiento de los corales registrado para comparar con las tasas anuales de calcificación se encontró que los cuatro grupos de corales registran un menor crecimiento al reportado por dichos autores. Incluso la tasa mínima de calcificación de corales provenientes del arrecife Veracruzano, en donde existen coeficientes de atenuación mayores (Kd= 0.5) a los reportados por la presente investigación para ambos sitios y los corales están adaptados a crecer en sitios con una menor temperatura (Elizalde-Rendón *et al.* 2010), resultaron por encima de las tasas de calcificación aquí reportadas. Lo que puede sugerir la existencia de alguna

condición ambiental en el sistema arrecifal que está provocando una disminución en la tasa de calcificación de los corales.

A pesar de subestimar la tasa de calcificación diaria, el modelo matemático fue desarrollado con base en las relaciones fisiológicas de *P. astreoides*, de cada uno de los sitios, ante modificaciones en la temperatura y la irradiancia recibida, por lo tanto analizando el efecto de las variaciones de cada uno de estos parámetros podemos entender las variaciones que se presentan en a tasa de calcificación de *P. astreoides* presentes en ambos sitios.

Crook *et al.* (2013) han reportado una disminución del 35% en la tasa de calcificación de *P. astreoides* ubicado en los Ojos de Agua respecto a la tasa de calcificación de los corales de la misma especie que no se encuentran afectados por las condiciones ambientales predominantes en estos sitios. Dichos autores afirman que, esta disminución en la tasa de calcificación de los corales, es consecuencia directa únicamente del gradiente natural de $\Omega_{\text{aragonita}}$, sin tomar en cuenta ningún otro factor ambiental. Sin embargo, como se ha señalado, la liberación del agua subterránea en el Ojo de Agua “Pargos” no es constante, por lo tanto las condiciones ambientales: temperatura, pH y $\Omega_{\text{aragonita}}$, son altamente dinámicas, esto impide que dichos ambientes sean catalogados como sitios subsaturados, medianamente saturados o sobresaturados de aragonita, como lo reportaron Crook *et al.* (2013).

El Ojo de Agua permanece abierto el 75% del tiempo, al aplicar el modelo matemático propuesto basado en las condiciones ambientales de temperatura del agua e irradiancia, se predice una disminución del 30% de la calcificación de los corales *P. astreoides* ubicados en el Ojo de Agua respecto a los corales ubicados fuera de este sitio. Por lo tanto este trabajo contradice lo reportado por Crook *et al.* (2013), ya que tomando en cuenta únicamente el efecto de la temperatura del agua así como la irradiancia en la calcificación de *P. astreoides* se explica el 30% de la reducción de la calcificación de los corales, por lo que, el 5% faltante en la disminución señalada por Crook *et al.* (2013), se atribuye al efecto de algún otro factor ambiental no considerado en este modelo matemático: salinidad, nutrientes, acidificación del océano, etc.

Una variable que no se ha considerado en la presente investigación fue el contenido de pigmentos (Chl a) y el número de células simbiotes en los corales, se ha encontrado que estas variables tienen una relación significativa con la tasa de calcificación de los corales. La variación en la cantidad de células simbiotes o en el contenido de pigmentos por célula produce modificaciones en la tasa de calcificación de los corales (Enríquez *et al.* En preparación) Esto puede ser considerado como un factor más que explica la reducción en la tasa de calcificación de los corales que únicamente han vivido en el Ojo de Agua “Pargos”.

VI. Conclusión

El modelo matemático fue desarrollado con base en las relaciones fisiológicas de *Porites astreoides*, de cada uno de los sitios, ante modificaciones en la temperatura y la irradiancia recibida. Una vez consideradas las diferencias de las variables físicas, temperatura e irradiancia, entre el Ojo de Agua “Pargos” y el Arrecife se explica únicamente el 30% en la reducción de la calcificación de los corales del Ojo de Agua “Pargos”. Lo que nos hace concluir que corales del Ojo de Agua “Pargos” son afectados por otra variable que no fue considerada en este modelo matemático. Posiblemente el contenido de pigmentos, la densidad de células simbiotes, la acidificación del agua, exceso de nutrientes, etc., está disminuyendo la tasa de calcificación de los corales.

VII. Referencias

- Álvarez- Cadena J. N., A. R. Almaral-Mendivil, U. Ordóñez- López & A. Uicab-Sabido. 2008. Composición, abundancia y distribución de las especies de quetognatos del litoral norte del Caribe de México. *Hidrobiológica* 18 (1 Suplemento): 37-48.
- Anthony, K.N.R., D. I. Kline, G. Diaz-Pulido, S. Dove, & O. Hoegh-Guldberg. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105 (45), 17442–17446.
- Atkinson. M. J. , B. Carlson & G. L. Crow. 1995. Coral growth in high-nutrient, low-pH seawater: a case study of corals cultured at the Waikiki Aquarium, Honolulu, Hawaii. *Coral Reefs*. 14: 215- 223
- Cayabyab N. M. & S. Enríquez. 2007. Leaf photoacclimatory response of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling- up study. *New Phytologist*. 176: 108-123
- Caldeira, K. & M. E. Wickett. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425, 365–365
- Cantin N.E., M. J. H. van Oppen, B. L. Willis, J. C. Mieog & A.P. Negri. 2009. Juvenile corals can acquire more carbon from high-performance algal symbionts. *Coral Reefs* 28:405–414
- Cohen A.L., D. C. McCorkle, S. De Putron, G. A Gaetani & K. A. Rose KA. 2009. Morphological and compositional changes in the skeletons of new coral recruits reared in acidified seawater: insights into the biomineralization response to ocean acidification. *Geochem Geophys Geosyst* 10:1–12
- Colombo-Pallota, M.F., A. Rodríguez-Román y R. Iglesias-Prieto. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*.
- Cooper T. F., G. De'ath, K. Fabricius & J. M. Lough. 2008. Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Glob. Chan Biol*. 14: 529- 538
- Coronado C., J. Candela, R. Iglesias-Prieto, J. Sheinbaum, M. López & F. J. Ocampo-Torres. 2007. On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*. 26:149-163
- Crook, E. D., D. Potts, M. Rebolledo-Vieyra, L. Hernández & A. Paytan. 2012. Calcifying coral abundance near low-pH springs: implications for future ocean acidification. *Coral Reefs*. 31: 239- 245

- Crook, E. D., A. L. Cohen, M. Rebolledo-Vieyra, L. Hernández & A. Paytan. 2013. Reduced calcification and lack of acclimatization by coral colonies growing in areas of persistent natural acidification. PNAS.
- De'ath G., J. M. Lough & K. E. Fabricius. 2009. Declining coral calcification on the Great Barrier Reef. *Science*. 323: 116- 119
- Edmunds, P. J. 2010. Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Mar Ecol Prog Ser* 418:87–104
- Enrriquez, S., E. R. Méndez & R. Iglesias-Prieto. 2005. Multiple scattering on coral skeleton enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol. Oceanogr.* 50(4):1025-1032
- Enrriquez, S. & N. I. Pantoja- Reyes. 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*. 145: 235- 243
- Enrriquez S. & K. Sand-Jensen. 2003. Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as function of leaf form: implications for plant growth. *International Journal of Plant Science*. 164: 125- 136
- Elizalde- Rendón.E. M., G. Horta- Puga, P. González- Díaz & J. P. Carricart- Ganivet. 2010. Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic. *Coral Reefs*. 29: 607- 614
- Erez J, S. Reynaud, J. Silverman, K. Schneider, & D. Allemand. 2011. Coral calcification under ocean acidification and global change. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds) *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Berlin, pp 151–176
- Erez, J., 1978. Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Nature* 273, 199–202.
- Fabricius K. E, C. Langdon, S. Uthicke, C. Humphrey, S. Noonan, G. De'ath, R. Okazaki, N. Muehllehner, M. S. Glas & J. M. Lough. 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. *Nat Clim Change* 1:165–169
- Falkowski P.G. & Z. Dubinsky. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. *Nature* 289:172–174
- Fisher P. L., M. K. Malme & S. Dove. 2012. The effect of temperature stress on coral-*Symbiodinium* associations containing distinct symbiont types. *Coral Reefs*. 31: 473- 485
- Fitt, W. K., F. K. McFarland, M. E. Warner, & G. C. Chilcoat. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol. Oceanogr.* 45: 677-485.
-

- Frost-Christensen H & K. Sand-Jensen. 1992. The quantum efficiency of photosynthesis in macroalgae and submerged angiosperms. *Oecologia*. 91: 377-384
- Furla, P., I. Galgani, I. Durand & D. Allemand. 2000. Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *J. Exp. Biol.* 203, 3445-3457
- Furla P, D. Allemand, J. M. Shick, C. Ferrier-Page's, S. Richier, A. Plantivaux, P. L. Merle & S. Tambutte. 2005. The symbiotic anthozoan: A physiological chimera between alga and animal. *Integr Comp Biol* 45:595–604
- Gattuso, J.-P., D. Allemand & M. Frankignoulle. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am. Zool.* 39, 160–183
- Goreau, T. F. & N. I. Goreau. 1959. The physiology of skeleton formation in corals. II. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. *Biol. Bull.* 117: 239-250
- Green, D. H., P. J. Edmunds & R. C. Carpenter. 2008. Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Mar Ecol Prog Ser* 359:1–10
- Hofmann G.E., J.E. Smith, K.S. Johnson, U. Send, L. A. Levin, F. Micheli, A. Paytan, N. N. Price, B. Peterson, Y. Takeshita, P. G. Matson, E. D. Crook, K. J. Kroeker, M. C. Gambi, E. B. Rivest, C. A. Frieder, P. C. Yu1 & T. R. Martz. 2011. High-frequency dynamics of ocean pH: A multi-ecosystem comparison. *PLoS ONE* 6(12):e28983, 10.1371/journal.pone.0028983.
- Iglesias-Prieto R., C. T. Galindo-Martínez, S. Enríquez & J. P. Carricart-Ganivet. 2014. Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111 (3)
- Iglesias-Prieto, R. & R. K. Trench. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113:163-175.
- Instituto Nacional de Ecología. 2000. Programa de manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. México. 225 pp.
- IPCC Climate Change 2007: Synthesis Report (eds Pachauri, R.K. & Reisinger, A.) (Cambridge Univ. Press, 2007)
- Jokiel P. L., K. S. Rodgers, I. B. Kuffner, A. J. Andersson, E. F. Cox & F. T. 2008. Mackenzie. Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs* 27:473–483
-

- Jokiel P. L., J. E. Maragos & L. Franzisket. 1978. Coral growth: buoyant weight technique. In: Stoddart D. R. & R. E. Johannes (eds) Coral reefs: research methods. UNESCO monographs on oceanographic methodology, Paris, pp 529–542
- Jokiel P.L. & S. L. Coles. 1977. Effects of temperature on the mortality and growth of Hawaiian reef corals. *Mar Biol* 43:201–208
- Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico Mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. XLIV:157-175.
- Jury C, R. F. Whitehead & A. Szmant. 2010. Effects of variations in carbonate chemistry on the calcification rates of *Madracis auretenra* (= *Madracis mirabilis* sensu Wells, 1973): bicarbonate concentrations best predict calcification rates. *Global Change Biol* 16:1632–1644
- LaJeunesse, T.C. 2002. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellates from Caribbean coral reefs. *Mar Biol*. 141:387-400
- Langdon, C., T. Takahashi, C. Sweeney, D. Chipman & J. Goddard. 2000. Effect of calcium carbonate saturation on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles*, 14: 639–654.
- Langdon, C. & M. J. Atkinson . 2005. Effect of elevated pCO₂ on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/ irradiance and nutrient enrichment. *J. Geophys. Res.*, 110, C09S07, doi: 10.1029/2004JC002576.
- Leclercq, N., J.P. Gattuso & J. Jaubert. 2000. CO₂ partial pressure controls the calcification rate of a coral community. *Global Change Biol* 6:329–334.
- Leclercq N, J. P. Gattuso & J. Jaubert .2002. Primary production, respiration, and calcification of a coral reef mesocosm under increased CO₂ partial pressure. *Limnol Oceanogr* 47:558–564
- Lesser M. P., C. Mazel, D. Phinney & C. S. Yentsch. 2000. Light absorption and utilization by colonies of the congeneric hermatypic corals *Montastraea faveolata* and *Montastraea cavernosa*. *Limnology and Oceanography*. 45(1): 76-86
- Little A.F., M. J. H van Oppen & B. L. Willis. 2004. Flexibility in algal endosymbioses shapes growth in reef corals. *Science* 304:1492– 1494.
- Marshall A.T. & P. Clode. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. *Coral Reefs*. 23: 218- 224.
- Marubini F & M. J. Atkinson. 1999. Effects of lowered pH and elevated nitrate on coral calcification. *Mar Ecol Prog Ser* 188:117–121
-

- Marubini F., H. Barnett, C. Langdon & M. J. Atkinson. 2001. Dependence of calcification on light and carbonate ion concentration for the hermatypic coral *Porites compressa*. *Mar Ecol Prog Ser.* 220: 153- 162
- Marubini F, C. Ferrier-Pages & J. P. Cuif. 2003. Suppression of growth in scleractinian corals by decreasing ambient carbonate ion concentration: a cross-family comparison. *Proc Roy Soc Lond B* 270:179–184
- Marubini F, C. Ferrier-Pagès, P. Furla & D. Allemand. 2008. Coral calcification responds to seawater acidification: a working hypothesis towards a physiological mechanism. *Coral Reefs* 27:491–499
- Millero F.J., D. Pierrot, K. Lee, R. Wanninkhof, R. Feely R. 2002. Dissociation constants for carbonic acid determined from field measurements. *Deep Sea Res. I Oceanogr. Res. Papers* 49:1705–23
- Moya, A., S. Tambutte., E. Tambutte, D. Zoccola, N. Caminiti & D. Allemand. 2006. Study of calcification during a daily cycle of the coral *Stylophora pistillata*: implications for “light-enhanced calcification”. *J. Exp. Biol.* 209: 3413–3419
- Muscantine, L. 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Ecosystems of the World. Coral Reefs*, Elsevier, Amsterdam. Vol. 25 (ed. Z. Dubinsky). pp. 75-87
- Petit J. R. , J. Jouzel, D. Raynaud, N. I Barkov, J. M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davisk, G. Delaygue, M. Delmotte, V. M. Kotlyakov, M. Legrand, V. Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pépin, C. Ritz, E. Saltzmank & M. Stievenard. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399: 429–436.
- Renegar DA & B. M. Riegl. 2005. Effect of nutrient enrichment and elevated CO₂ partial pressure on growth rate of Atlantic scleractinian coral *Acropora cervicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* 293:69–76
- Raynaud S., C. Ferrier-Pagés, F. Boisson, D. Alleman & R. Fairbanks. 2004. Effect of light and temperature on calcification and strontium uptake in the scleractinian coral *Acropora verweyi*. *Mar Ecol ProgSer.* 279: 105-112
- Raynaud S, N. Leclercq, S. Romaine-Lioud, C. Ferrier-Pagès, J. Jaubert & J. P. Gattuso. 2003. Interacting effects of CO₂ partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Glob Change Biol* 9:1660–1668
- Raynaud-Vaganay, S., A. Juillet-Leclerc, J. Jaubert & J-P Gattuso. 2001. Effect of light on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$, and interaction with photosynthesis, respiration and calcification
-

- in two zooxanthellate scleractinian corals. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 175, 393–404.
- Reynaud-Vaganay S, J. P. Gattuso, J. P. Cuif, J. Jaubert & A. Juillet-Leclerc. 1999. A novel culture technique for scleractinian corals: application to investigate changes in skeletal $\delta^{18}\text{O}$ as a function of temperature. *Mar Ecol Progr Ser* 180:121–130
- Robinson J. D. & M. E. Warner. 2006. Differential impacts of photoacclimation and thermal stress on the photobiology of four different phylotypes of *Symbiodinium* (Pyrrophyta). *J Phycol.* 42: 568-579
- Rodríguez-Román A., X. Hernández-Pech, P. E. Thomé, S. Enríquez & R. Iglesias-Prieto. 2006. Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *51(6):2702-2710.*
- Sabine C.L, R. A. Feely, N. Gruber, R. M. Key, Lee K, et al. 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science* 305:367–71
- Seutin, G., White, B. N. & Boag, P. T. 1991 Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Can. J. of Zool* 69, 82–90
- Schneider, K & J. Erez. 2006. The effect of carbonate chemistry on calcification and photosynthesis in the hermatypic coral *Acropora eurystoma*. *Limnology and Oceanography*, 51, 1284–1293.
- Shibata, K. 1969. Pigments and a UV-absorbing substance in corals and a blue-green alga living in the Great Barrier Reef. *Plant Cell Physiol.* 10: 325–335.
- Smith, S & D. W. Kinsey. 1978. Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide. In: Stoddart DR, Johannes RE (eds) *Coral reefs: research methods*. UNESCO, Paris
- WMO Greenhouse Gas Bulletin. 2006. The state of greenhouse gases in the atmosphere using global observations through 2005. www.wmo.ch/web/arep/gaw/ghg/ghgbull06.html
- Yao, W & H. R. Birne. 1998. Simplified seawater alkalinity analysis: Use of linear array spectrometers. *Deep-Sea Res.* 45:1383-1392.

ANEXO I

Se realizó la tipificación de los simbioses en diez colonias de *Porites astreoides* provenientes del Ojo de Agua “Pargos” y 10 del Arrecife, en el Ojo de Agua “Pargos”, se muestrearon colonias que se encuentran en contacto directo con el agua que emana del ojo de agua. De cada colonia se colectó una muestra de 2cm². El tejido de coral fue removido por medio de agua y aire a presión, posteriormente fue homogenizado, centrifugado y la pastilla resultante se preservó en una solución de 20% DMSO, 0.25 M EDTA y agua saturada de NaCl (Seutin et al. 1991). Para la extracción y tipificación de los simbioses las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Ecología y evolución en la Universidad del Estado de Pensilvania. La tipificación se realizó por medio del análisis de geles de electroforesis PCR gradiente de desnaturalización, PCR- DGGE por sus siglas en inglés (PCR- denaturing gradient gel electrophoresis).

Se determinó que las 10 colonias seleccionadas en ambos sitios poseen *Symbiodinium* sp. ITS2 tipo A4a (LaJeunesse 2002). A4 es la banda dominante superior que aparece en las últimas 7 muestras del primer gel y en todas las muestras del segundo gel, sin embargo es menos brillante y casi no es visible en la tercera columna del segundo gel. A4a es designada por una de las dos bandas codominantes que aparecen en la parte inferior de A4 y es visible en todas las muestras (Fig.7).

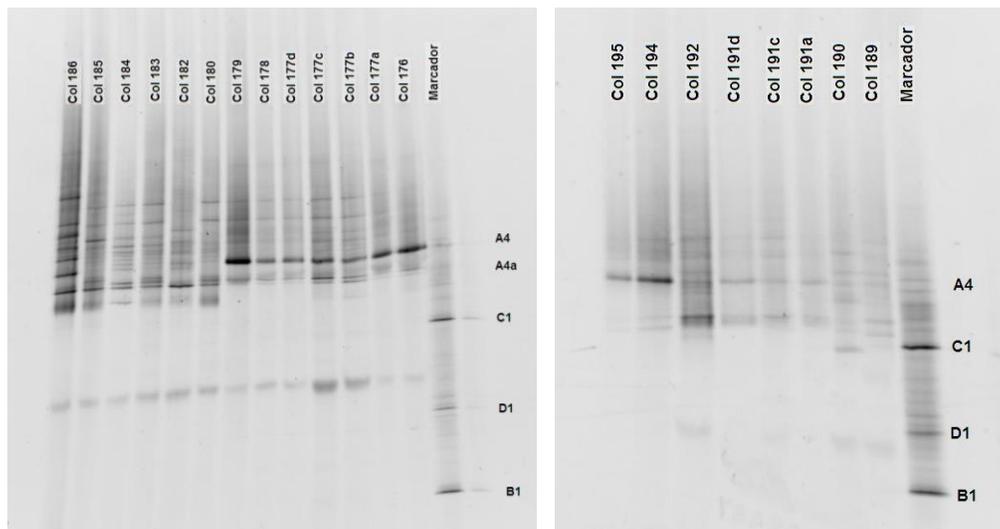


Fig. 16. Imagen en negativo del análisis de PCR-DGGE (polymerase chain reaction- denaturing gradient gel electrophoresis) en *Symbiodinium* spp. Las colonias 176 a 185 pertenecen al Ojo de Agua “Pargos” mientras que las colonias 186 a 195 provienen del Arrecife.