



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)

**“PATRÓN DE VARIACIÓN DEL CRECIMIENTO DE LAS ALGAS
ENDOLÍTICAS EN EL ESQUELETO DEL CORAL HERMATÍPICO
Orbicella faveolata”**

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

PRESENTA:
BLANCA ALICIA QUIROGA GARCÍA

TUTOR:
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS

COMITÉ TUTOR:
Dra. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS
Dr. PAUL A. BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO MORELOS
Dr. HÉCTOR REYES BONILLA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Dr. GUILLERMO JAVIER HORTA PUGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, D. F. MARZO 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.

Agradecimientos

Primeramente a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por darme la oportunidad de pertenecer a su programa de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca para realizar mis estudios de maestría. Así también este estudio fue financiado con fondos otorgados a Juan P. Carricart-Ganivet por la Unión Europea (P7/2007-2013, 244161) bajo el proyecto Future of Reefs in a Changing Environment (FORCE).

A mi director de tesis el Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet por brindarme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo y haberme dado su apoyo y orientación para la realización del proyecto.

A los miembros del comité tutor: Dra. Susana Enríquez, Dr. Paul Blanchon, Dr. Héctor Reyes, Dr. Guillermo Horta-Puga por sus revisiones, comentarios y tiempo dedicado durante el periodo de la tesis.

A los técnicos: Fernando Negrete por su instrucción en el buceo, Rosa Rodríguez y Edgar Escalante que me proporcionaron su asistencia y me brindaron herramientas necesarias que contribuyeron para el desarrollo del proyecto. Y para Gabriel Rosado por su gran apoyo en la construcción de un mecanismo de medición.

Al M. C. Román y a la Dra. Nadine que con su paciencia me apoyaron para el procesamiento de mis muestras.

A todos los que pasaron a formar parte del laboratorio de esclerocronología de la UASA: Dra. Nancy Cabanillas y M. C. Israel (Mac) Cruz especialmente por su apoyo durante el trabajo en campo y sus comentarios enriquecedores; Gaby (Pecas), Gaby Ang, Carlos, Sara Melo, Lemuel por su entrañable compañía, y al Dr. Lorenzo Álvarez por sus observaciones y acertados consejos. Gracias a todos por su apoyo, su amistad y su confianza a lo largo de este proyecto.

A mis amigos y compañeros de la UASA: mis roommates Esmeralda, Ana, y Laura, también a Miguel, Pepe, Inti, Mario, Rosy, Raul, Luis Fer, Tati, Hazel, Luis, Alí, Parmenio (esperando que no me falte ninguno); por su amistad y los valiosos momentos compartidos.

A mi gran amiga Ana García por su amistad incondicional, y a Jose Hernández por su apoyo, comprensión y por soportarme durante todo este tiempo.

Y un agradecimiento muy especial a mi familia; mi mama Alicia García, mi papa Arturo, mis hermanas Mirsa, Nancy y Mónica, por haberme dado la educación necesaria, haberme comprendido y haber hecho de mi lo que soy.

Dedicatoria

A mi mamá Alicia

A mis hermanas Mirsa, Nancy y Mónica

A mis sobrinos Edgar, Melanie y Ximena

Son la inspiración para seguir luchando y superándome día con día

Índice	
Resumen	1
Introducción.....	2
Objetivos	8
Objetivo general.....	8
Objetivos específicos	8
Hipótesis	8
Metodología	9
Obtención de muestras	9
Medición y análisis de fluorescencia basal (F_0).....	10
Cronología densitométrica y tasas de calcificación esquelética	12
Relación entre los florecimientos de algas y las tasas de calcificación	14
Medición del cáliz del esqueleto	15
Resultados	15
Fluorescencia basal	15
Análisis esclerocronológico de las bandas de densidad y tasas de calcificación anual del esqueleto de <i>Orbicella faveolata</i>	20
Relación entre florecimientos de algas endolíticas y calcificación esquelética	21
Discusión	22
Conclusiones.....	26
Referencias	27
Anexo 1 Medición de fluorescencia basal (F_0) de cada núcleo de <i>Orbicella faveolata</i>	32

Índice de figuras

Figura 1 Localización de la banda de <i>Ostreobium</i> spp. en el esqueleto coralino (Modificado de Ralph et al 7).....	5
Figura 2 Corte del esqueleto de un coral mostrando las bandas verdes continuas.....	6
Figura 3 Localización del sitio de muestreo “Jardines” dentro del polígono del Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos.....	9
Figura 4 Medición de fluorescencia. (A) Fluorómetro Diving-PAM. (B) Fibra óptica acoplada a un escáner.....	10
Figura 5 Serie de medición de F_0 seleccionada con base en el registro fotográfico.....	11
Figura 6 Densitometría esquelética en función de la distancia	12
Figura 7 Serie de temperatura durante el periodo 1992-2011.....	13
Figura 8 Serie de densidad vs distancia de una laja de <i>Orbicella faveolata</i> (línea continua) con la media de temperatura superficial del mar por año desde 1993 al 2010 (línea punteada).....	14
Figura 9 Espectros correspondientes a las muestras 1= a), 2= b), 3= c), 9= d) y 10=e). Segmentos de los espectros utilizados para el análisis indicado de color negro y serie original de fluorescencia en color gris (der). Diversificación de frecuencias, teniendo un nivel de confianza del 95% y el porcentaje explicado con el punto de mayor amplitud es superior al 85% (izq.).....	16
Figura 10 Correlación cruzada mostrando el desfase de 8 meses entre la serie densitométrica y de F_0 de la muestra 10.....	18
Figura 11 Modelo representativo de la variabilidad anual de densidades de <i>Symbiodinium</i> spp. (Véase Fitt et al. 2000, Fig. 1), <i>Ostreobium</i> spp. y la densidad esquelética. a) Variación sin ajuste b) Variación con ajuste.....	19
Figura 12 Fotografía de un corte de <i>Orbicella faveolata</i> mostrando la profundidad del cáliz (flecha).....	23

Índice de tablas

Tabla 1. Resultados del análisis espectral simple de la señal de fluorescencia en relación a la extensión coralina.....**17**

Tabla 2. Valores de densidad, extensión y calcificación de la especie para cada año y su desviación estándar.....**20**

Tabla 3. Presencia de florecimientos de algas endolíticas en el periodo 1993-2011..... **21**

Resumen

Las algas endolíticas del género *Ostreobium* colonizan el esqueleto de los corales escleractinios y habitan por debajo del tejido coralino vivo. Su crecimiento responde principalmente a la variación en la cantidad de luz que puede penetrar dicho esqueleto y que es necesaria para que realicen la fotosíntesis. La pigmentación del coral y, en concreto, la densidad de algas endosimbiontes (*Symbiodinium* spp.) en el tejido coralino, que absorben entre el 90 y 96% de la luz fotosintéticamente activa disponible, es el principal factor que altera la cantidad y calidad de la radiación que llega a *Ostreobium* spp. En el presente estudio se analizó, mediante técnicas de fluorescencia y densitometría óptica, la variación en la concentración de *Ostreobium* spp. en el esqueleto del coral hermatípico *Orbicella faveolata*. También se comparó la variabilidad en el crecimiento de *Ostreobium* spp. con el patrón estacional de variación de la densidad poblacional de *Symbiodinium* spp. (mayor en invierno y menor en verano). Así mismo también se examinó la relación entre los florecimientos de *Ostreobium* spp. con los cambios observados en las tasas de calcificación coralina. Los resultados confirman que el crecimiento de *Ostreobium* spp. tiene un patrón cíclico anual, con un desfase aparente de 8 meses respecto al crecimiento vertical del pólipo (crecimiento del esqueleto) descrito por el patrón de densidad esquelética del coral. Estos ocho meses corresponden a una extensión esquelética equivalente al tamaño del pólipo coralino (grosor del tejido vivo), lo que indica que el tiempo requerido para el florecimiento de *Ostreobium* spp. depende de la formación de un nuevo nivel de esqueleto del coral y del desplazamiento del tejido vivo. *Ostreobium* spp. crece sobre el nuevo nivel de esqueleto formado, manteniendo siempre su posición por debajo del tejido vivo coralino. Una vez determinado este desfase aparente, el análisis de la variación estacional del crecimiento de algas endolíticas, concluyó que su densidad poblacional se incrementa durante el verano, con un pico en agosto, el cual coincide con la menor presencia de endosimbiontes en el tejido coralino. Por contraste, durante el invierno *Ostreobium* spp. disminuye fuertemente su densidad, lo que también coincide con el periodo en el cual *Symbiodinium* spp. alcanza su máxima densidad poblacional. Los resultados demuestran que existe un patrón de crecimiento opuesto entre *Ostreobium* y *Symbiodinium*, lo cual es explicado por la competición que tiene por luz, y por el efecto de la estacionalidad y los cambios en la pigmentación del tejido de coral sobre el crecimiento de *Ostreobium* spp. Por otro lado, no se observó ninguna relación entre los florecimientos temporales que presentó *Ostreobium* spp. con la variación en las tasas de calcificación de *O. faveolata*. Este resultado es importante pues no apoya la conclusión de que la presencia de *Ostreobium* spp. es un indicador de estrés térmico del coral y/o de episodios de blanqueamiento. *Ostreobium* spp. crece estacionalmente en el esqueleto de *O. faveolata*, por lo que su presencia forma parte del holobionte. Se requiere de un análisis más detallado de los cambios interanuales en la presencia de *Ostreobium* spp. (cambios en la densidad de la pigmentación, y/o grosor de la banda) para poder identificar posibles indicadores de episodios de estrés térmico y/o blanqueamiento.

Introducción

Los corales escleractinios mantienen una simbiosis mutualista obligada con algas dinoflageladas del género *Symbiodinium*. Estas algas viven dentro de las células del tejido coralino, e influyen en muchos aspectos de la fisiología del coral tal como en el proceso de calcificación (Goreau 1959; Muscatine 1990). El esqueleto formado mediante este proceso proporciona un hábitat único para muchos otros organismos que viven en su interior, especialmente para algas clorofitas filamentosas del género *Ostreobium* (Jeffrey 1968; Lukas 1974). Estas algas endolíticas crecen continuamente justo detrás de la zona donde se forma el esqueleto del coral y en la misma dirección de crecimiento del coral. A pesar de que estas algas viven en un ambiente protegido por la capa de tejido coralino, las condiciones extremas dentro del esqueleto inducen a requerir adaptaciones específicas por su parte (Shashar & Stambler 1992). Entre las condiciones extremas se incluyen: a) fluctuaciones diurnas de pH y concentraciones de oxígeno, dominadas principalmente por los procesos de fotosíntesis y respiración de *Symbiodinium* spp. b) intercambio limitado de solutos y de materia particulada con el ambiente marino, ocurriendo solamente a través del tejido vivo del coral y c) baja radiación fotosintéticamente activa (PAR= 400-700 nm), que llega al esqueleto después de atravesar el tejido vivo del coral y ser mayormente absorbida por las algas simbiotes. La disminución del PAR es muy importante incluso a baja pigmentación del tejido coralino, y esto es consecuencia de que los corales escleractinios son unos de los colectores de luz más eficientes de la naturaleza (Enríquez et al. 2005). Gracias al esqueleto de carbonato de calcio, formado por cristales de aragonita, y a un proceso conocido como esparcimiento múltiple que ocurre al interaccionar la luz con las distintas estructuras que forman el esqueleto, las algas simbiotes son mucho más eficientes para coleccionar la luz que en vida libre, en suspensión en la columna de agua. Este incremento de la eficiencia de absorción se ha estimado que puede ser entre 2 y 5 veces dependiendo de la pigmentación del coral (Enríquez et al. 2005). Gracias a estas propiedades ópticas, los corales consiguen coleccionar hasta el 93-95% de la luz incidente, con contenidos de pigmentos hasta 10 veces menores a los de una hoja de una planta terrestre

(Enríquez et al. 2005). Es por esto que *Ostreobium* recibe solo entre el 0.1% y el 2% del PAR incidente (Halldal 1968; Schlichter et al. 1997; Magnusson et al. 2007), lo que limita fuertemente su crecimiento (Kanwisher & Wainwright 1967). No obstante la pigmentación del coral y el contenido de simbioses en el tejido coralino es muy variable y depende de las condiciones ambientales (Fitt et al. 2000). Durante la fotoaclimatación a diferentes condiciones de luz en algunas especies de corales la densidad de pigmentos pueden incrementar hasta 5 veces (Falkowski & Dubinsky 1981; Dubinsky et al. 1990). Estos cambios resultan principalmente de variaciones del contenido de pigmentos por células sin mayor modificación en la densidad de células, según estudios que describen la respuesta de *Stylophora pistillata*. Por el contrario, al aumentar la disponibilidad de nutrientes los corales experimentan similares incrementos en densidades de clorofila *a*, pero a consecuencia de la proliferación de los simbioses (Muscatine 1989; Dubinsky et al. 1990). Además de estas variaciones dependientes de la luz y la disponibilidad de nutrientes, hay variaciones de la pigmentación del coral asociadas a la estacionalidad, siendo durante el verano cuando usualmente se presentan las más bajas densidades y contenido de pigmento y por otro lado durante la temporada mas fría del año es cuando presentan las densidades más altas. La estacionalidad está determinada por las variaciones de la luz y la temperatura del agua de mar (Fitt et al. 2000). Al disminuir la pigmentación del coral, una cantidad mayor de luz puede penetrar en el esqueleto y alcanzar la zona en la que vive *Ostreobium* spp.

No obstante, la mayor variación en la totalidad de luz que llega a *Ostreobium* spp. es debido a una reducción dramática de densidades de células de *Symbiodinium* spp. ocasionada por el blanqueamiento coralino (Iglesias–Prieto et al. 1992, Hoegh-Guldberg 1999, Colombo-Pallota et al. 2010). El blanqueamiento es un fenómeno que se ha descrito como la disrupción de la relación simbiótica entre las algas simbioses y su hospedero (Iglesias-Prieto et al. 1992; Hoegh-Guldberg 1999), el cual es una respuesta generalizada del estrés derivado de diferentes factores ambientales, pero hay una clara asociación con anomalías térmicas por encima del promedio de temperatura máxima del verano (Hoegh-Guldberg 1999). Aunque la

radiación solar tiene una influencia significativa en la severidad del blanqueamiento (Lesser 2011), el aumento de la temperatura del agua se ha reconocido como su principal causa en océanos tropicales (Hoegh-Guldberg 1999). El blanqueamiento, por lo tanto, representa los efectos negativos del incremento de la temperatura del agua por encima de la máxima de verano regional, tal como la disminución en la tasa de calcificación coralina (Goreau & Macfarlane 1990; Rodríguez-Román et al. 2006; Wórum et al. 2007; Colombo-Palotta et al. 2010) lo cual es consistente con el decremento en la capacidad fotosintética de los endosimbiontes durante el fenómeno, como fue reportado por Rodríguez-Román et al. (2006) en corales de la especie *Orbicella faveolata* (= *Montastraea faveolata*, *sensu* Budd et al. 2012). Dependiendo en la severidad del estrés térmico, el blanqueamiento puede ser un fenómeno reversible ó puede conducir a la muerte.

No obstante, *Ostreobium* spp. es capaz de sobrevivir a una exposición de radiación prolongada (Schlichter et al. 1997) y, además, durante un aumento de irradiancia en el esqueleto del coral, es capaz de fotoaclimatarse y ajustar su actividad fotosintética mediante la optimización de su pigmentación (Fork & Larkum 1989). El incremento de la disponibilidad de luz da lugar a un incremento considerable de la biomasa de *Ostreobium* spp. cerca de la superficie del coral, llegando a formar una banda verde visible desde el exterior (Schlichter et al. 1997; Fine & Loya 2002). Este florecimiento de *Ostreobium* spp. durante un evento de blanqueamiento permite reducir la reflectividad del esqueleto de coral, y el fenómeno del esparcimiento múltiple (multiple scattering), por lo que reduce el exceso de radiación en el tejido blanco y permite unas condiciones más favorables para la recolonización del tejido por los simbiontes sobrevivientes (Rodríguez-Román et al. 2006).

La banda verde de *Ostreobium* spp. que llega a ser visible desde el exterior, se dispone paralelamente a la superficie del coral extendiéndose desde 1 hasta 5 mm por debajo de la zona del tejido vivo en la que se encuentran los pólipos, como lo demostraron Le Campion-Alsumard y colaboradores (1995; fig. 1), quienes también sugirieron que estas proliferaciones suceden en periodos de crecimiento coralino lento. Anteriormente, Highsmith (1981) había planteado que tales aumentos algales dependían del mejoramiento de las condiciones de crecimiento.

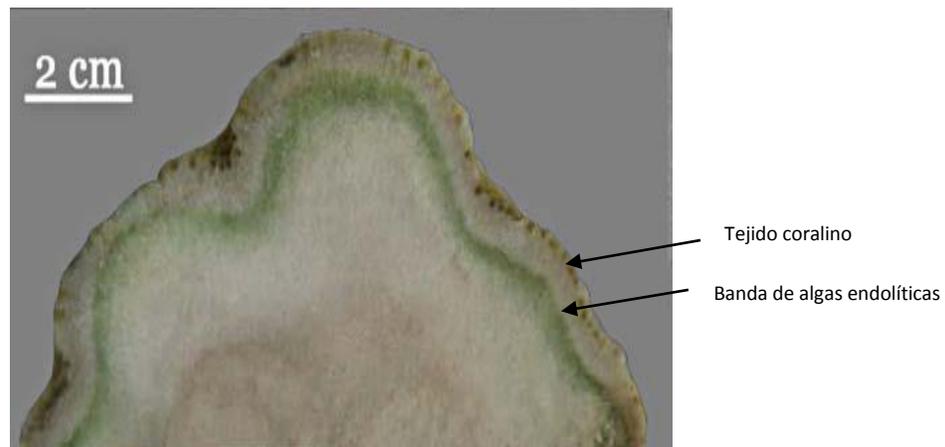


Figura 1. Localización de la banda de *Ostreobium* spp. en el esqueleto coralino (Modificado de Ralph et al 2007)

El esqueleto de coral tiene un gran potencial de conservación, según Ingalls y colaboradores (2003), pudiera contribuir a la preservación de materia orgánica tal como la clorofila *a*. Debido a la restringida difusión y anoxia del esqueleto, así como a la precipitación de CaCO_3 en filamentos de algas, se pudiera proteger al pigmento de la degradación. Es por esto, que cada banda formada de *Ostreobium* spp. en el esqueleto deja su huella a lo largo del crecimiento del coral, y al no tener contacto con el exterior, se mantiene pigmentada sin degradarse (fig. 2). Sin embargo, solo la más superficial refleja el crecimiento vivo de *Ostreobium* spp., las otras bandas contienen clorofila todavía no degradada de dichas algas en el momento de su crecimiento (Kanwisher & Wainwright 1967; Lukas 1974).



Figura 2. Corte del esqueleto de *Orbicella faveolata* mostrando las bandas verdes continuas.

La presencia de clorofila *a* como pigmento fotosintético en *Ostreobium* spp. es lo que les da el color (Jeffrey 1968), por lo que su distribución a lo largo del esqueleto, así como su densidad, se han podido deducir mediante técnicas de fluorescencia (Maxwell & Johnson 2000). La fluorescencia entrega información para entender cómo se está usando la energía absorbida por la clorofila. Durante la absorción de luz en el proceso de fotosíntesis, la energía absorbida es utilizada mayormente para el trabajo químico, otra parte se disipa como calor y en menor grado re-emitida como energía luminosa de menor energía (fluorescencia). Esta distribución de la energía ocurre simultáneamente, de tal forma que la disminución en la eficiencia de uno de ellos, resultará en el incremento de los otros dos (Maxwell & Johnson 2000). La fluorescencia basal (F_0) es la que emite la clorofila sin excitación por la luz. Así, la distribución y cantidad de pigmentos fotosintéticos puede ser inferido con la medición de F_0 (Ralph 2007).

Se sabe que el 98% de los corales hermatípicos contienen algas *Ostreobium* spp., (Le Campion-Alsumard et al. 1995), tal es el caso del coral masivo *Orbicella faveolata*, uno de los principales constructores arrecifales del Atlántico Oeste (Goreau 1959; Knowlton et al. 1992). Las características de crecimiento de este género se han utilizado para estudiar cambios ambientales tanto locales como globales (Dodge & Lang 1983), además de ser comúnmente usadas en estudios esclerocronológicos (Carricart-Ganivet & Gonzales-Díaz 2009). Se ha demostrado que la calcificación se incrementa durante los meses más cálidos del año en las especies de este género (Carricart-Ganivet 2007), dando como resultado estructuras más gruesas y esqueletos más densos que los construidos durante los meses más fríos (Dávalos-Dehullu et al. 2008).

Justificación

Al igual que en otros ecosistemas, la respuesta de los organismos en los arrecifes de coral a los cambios del medio ambiente ha sido el foco de atención de una amplia gama de investigaciones, ya que estos cambios se reflejan y son registrados en los patrones y ritmos de crecimiento de los organismos, por lo que pueden ser de gran interés para el conocimiento científico.

La luz es uno de los recursos más importantes para el ecosistema arrecifal (Muscatine 1990). Así, la radiación solar es la fuente de energía clave que regula directamente la capacidad de crecer de los organismos fotosintéticos. Sin embargo, muchas veces estos viven en condiciones de poca iluminación o que pueden obstaculizar su captación por competición con otras especies.

Por otro lado, los esqueletos de los corales escleractínios son los colectores de luz más eficientes en la naturaleza (Enríquez et al. 2005), debido a que su estructura permite aumentar la probabilidad de que un fotón sea absorbido por los simbioses al aumentar su paso óptico dentro del tejido. Sin embargo, la variación en la pigmentación y en la micro estructura del esqueleto afecta también a la transmisión de la luz hacia el interior.

Lo anterior sugiere que la variación en el crecimiento de *Ostreobium* spp. se verá muy afectada por los cambios de la pigmentación del tejido del coral, por lo que pudiera ser un buen indicador de estos cambios a escala interanual. Variaciones en el contenido de clorofila *a*, pueden seguir presentes en el esqueleto incluso después de transcurrir cientos de años (LeCampion-Alsumard et al. 1995). Sin embargo poco se sabe todavía acerca de estos cambios interanuales de *Ostreobium* spp, y de si pueden reflejar sus patrones de crecimiento estacional eventos climáticos relacionados con el estrés térmico y el blanqueamiento de coral.

Objetivos

Objetivo general

Describir el patrón de concentración de algas endolíticas del género *Ostreobium* en el esqueleto del coral hermatípico *Orbicella faveolata*.

Objetivos específicos

- Desarrollar una técnica de detección de la concentración de *Ostreobium* spp. a partir de la fluorescencia de la clorofila *a* de las algas, en esqueletos del coral hermatípico *Orbicella faveolata*
- Identificar patrones estacionales y anuales en la concentración de *Ostreobium* spp. en el esqueleto de *O. faveolata*
- Identificar la relación entre los florecimientos temporales de *Ostreobium* spp. con periodos de estrés térmico coralino, utilizando las tasas de calcificación esquelética coralina.

Hipótesis

El crecimiento de algas del género *Ostreobium* está favorecido por el incremento de radiación solar que penetra en el interior del esqueleto del coral *Orbicella faveolata* como consecuencia de la disminución de las densidades de endosimbiontes en el tejido durante el verano o por estrés térmico.

Metodología

Obtención de muestras

Se seleccionaron 10 colonias del coral *O. faveolata* del Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos, ubicado frente al poblado de Puerto Morelos en el Estado de Quintana Roo, entre los 20°50' y 20°49' latitud norte y 86°53' y 86°52' longitud oeste (fig. 3). Mediante buceo autónomo, de cada colonia se obtuvo un núcleo de 3 cm de diámetro y ~20 cm de longitud, cortado a lo largo del eje principal de crecimiento, usando un taladro neumático de mano integrado a un barril con filo diamantado. Al hueco producido en el coral se le insertó una bola de polietileno para prevenir la bioerosión por organismos y para la recuperación de las colonias coralinas (Wórum et al. 2007). Una vez obtenidos los núcleos se colocaron instantáneamente en bolsas de plástico negras, para evitar la degradación de la clorofila *a* por causa de la radiación solar, posteriormente se trasladaron directamente al laboratorio para ser analizados.

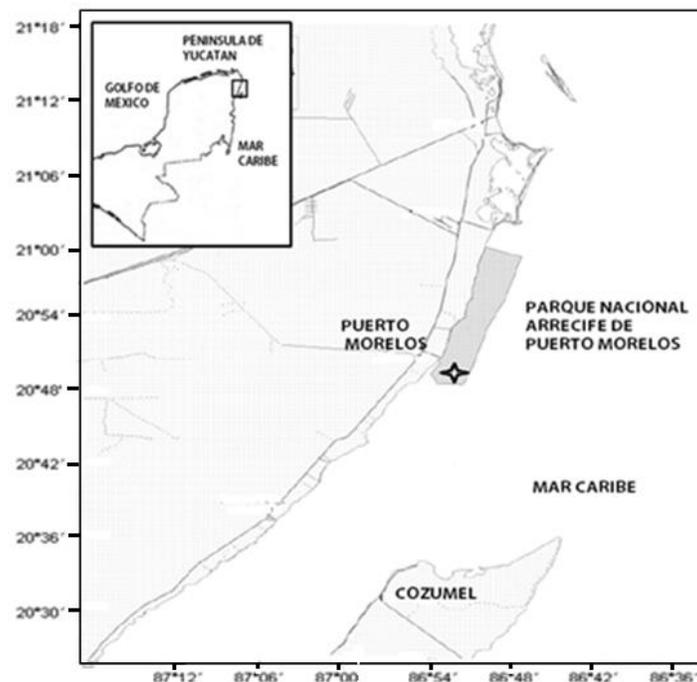


Figura 3. Localización del sitio de muestreo "Jardines" dentro del polígono del Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos.

Medición y análisis de fluorescencia basal (F_0)

Una vez en el laboratorio se estandarizó la técnica de fluorescencia de clorofila a por medio de un fluorómetro sumergible (Diving-PAM, Heinz Walz, Efferlrich, Alemania) para detectar la magnitud de concentración de *Ostreobium* spp., según la variación de los cambios en la señal de fluorescencia del esqueleto coralino. Primeramente se calibró la señal utilizando como base una hoja vegetal. Una vez calibrada, se midió la fluorescencia basal a lo largo de cada núcleo desde el exterior (tejido vivo) hasta la zona más profunda del esqueleto. Para la medición se utilizó una fibra óptica de 1 mm de diámetro, acoplada a un escáner y colocada a una distancia constante sobre el núcleo (fig. 4). La fibra óptica se deslizó a una velocidad constante de 25 cm min^{-1} para estimar la posición en el esqueleto de la variabilidad de la fluorescencia basal (F_0). Las mayores intensidades de la señal de fluorescencia reflejaron las zonas de mayor concentración-crecimiento algal. Al iniciar cada medición se ajustó la señal manteniéndola unos segundos justo en el tejido vivo coralino para la identificación del mismo y de la variación debido a la sensibilidad de la fibra. Este procedimiento se repitió en 8 puntos diferentes de cada núcleo a lo largo de su perímetro para obtener una mayor resolución de la variabilidad de la banda de *Ostreobium* spp en tres dimensiones. De las 8 mediciones resultantes se seleccionó la que ofreció mayor congruencia con el registro fotográfico respectivo de cada sitio de medición en cada núcleo (fig. 5). A las mediciones seleccionadas de cada núcleo se les realizó un suavizado de los datos con una media móvil de 1 milímetro de distancia para eliminar ruido provocado por la sensibilidad de la fibra.

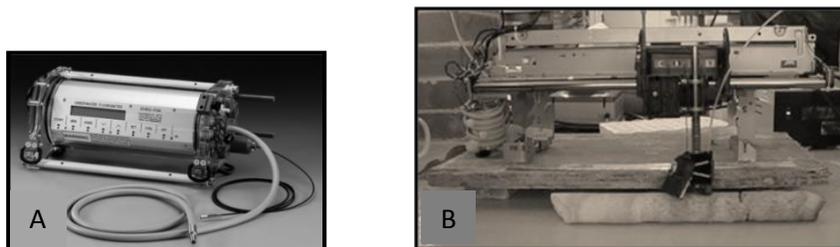


Figura 4. Medición de fluorescencia. (A) Fluorómetro Diving-PAM. (B) Fibra óptica acoplada a un escáner.

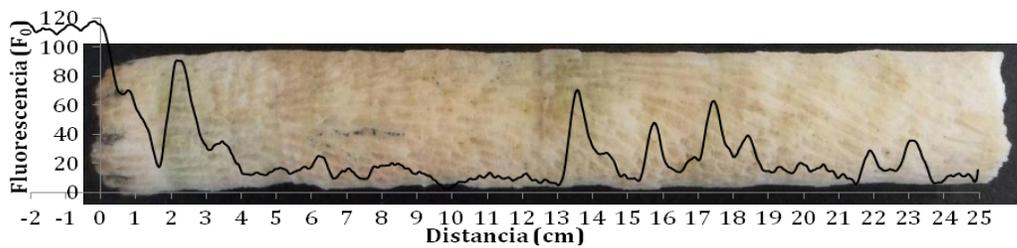


Figura 5. Serie de medición de F_0 seleccionada con base en el registro fotográfico.

De cada serie suavizada de medición de F_0 se seleccionó un segmento que tuviera una extensión mínima de 4 cm para aplicar una descomposición de modo empírico mediante el software MATLAB 7.3.0, con la técnica descrita por Huang y colaboradores (1998), técnica empleada para descomponer un espectro dado en un conjunto de señales denominadas “funciones de modo intrínseco” mediante la aplicación de la transformada de Hilbert, que en su conjunto representan el 100% del espectro original. Los segmentos se seleccionaron con base en la eliminación de los aumentos considerables de la señal que pertenecen a florecimientos algales, que fueron comparados y observados claramente en el registro fotográfico correspondiente, esto se realizó para eliminar el posible ruido que generarían dichos florecimientos en el crecimiento estándar de las algas al considerarse como esporádicos. Este procedimiento se realizó utilizando la distancia entre la superficie del núcleo y el inicio y final de cada segmento a utilizar.

De las funciones de modo intrínseco resultantes, se sumó la cantidad de dichas funciones que representaron más del 85% del espectro original para eliminar la mayor cantidad de señal provocada por ruido. Al espectro resultante de la suma de las funciones se le realizó un Análisis Espectral Simple por medio del software kSpectra Lite 3.4, el cual proporciona información sobre la distribución de las frecuencias que componen cada espectro y sus respectivas amplitudes.

Cronología densitométrica y tasas de calcificación esquelética

De cada núcleo de *O. faveolata*, se obtuvo una laja de ~7 mm de grueso con una sierra de filo diamantado para cortar roca, lubricada con agua. Cada laja fue lavada con agua dulce y secada al aire. Una vez secas, a cada una se le tomó una radiografía para estimar la variación de la densidad de las bandas anuales de crecimiento (Knutson et al. 1972), usando un equipo radiográfico convencional (GE Hungay Rt. Medical Systems). En cada radiografía se incluyeron: (1) una barra de aluminio para corregir el efecto tacón, que es una variación de intensidad de los rayos X a lo largo del eje cátodo-ánodo; y (2) una cuña de aragonita como estándar, para obtener los valores de densidad absoluta en las lajas coralinas (Carricart-Ganivet y Barnes 2007). Las radiografías fueron digitalizadas a 75 dpi mediante un digitalizador Kodak DirectView Classic CR System y en ellas fueron identificadas las bandas de crecimiento anuales con la técnica empleada por Carricart-Ganivet y Barnes (2007) para revelar el patrón densitométrico en función de la distancia a la superficie de la colonia. Cada pico máximo correspondió a la época del año de temperaturas más altas del agua (fig. 6).

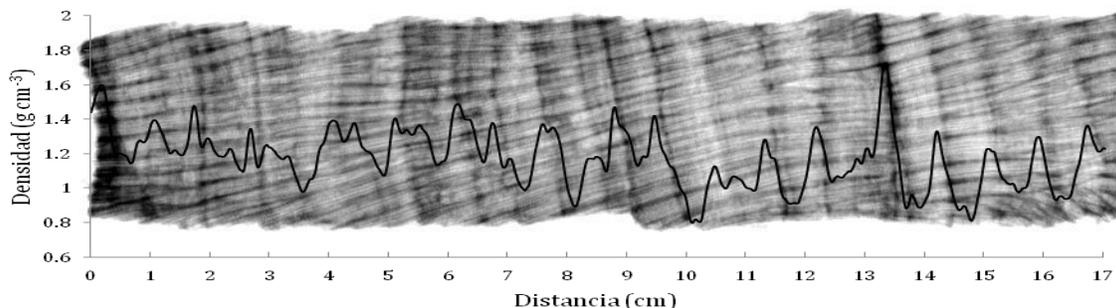


Figura 6. Densitometría esquelética en función de la distancia.

Siguiendo el protocolo Nivel I de CARICOMP (Rodríguez-Martínez et al. 2010) y midiendo temperaturas diariamente a una profundidad de ~ 2.5 m en la laguna arrecifal del Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos, el Servicio de Oceanografía y Meteorología de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, ICMYL, UNAM, generó una base de datos de medias mensuales y anuales de la temperatura superficial del mar de septiembre de 1992 a mayo de 2011 (fig. 7).

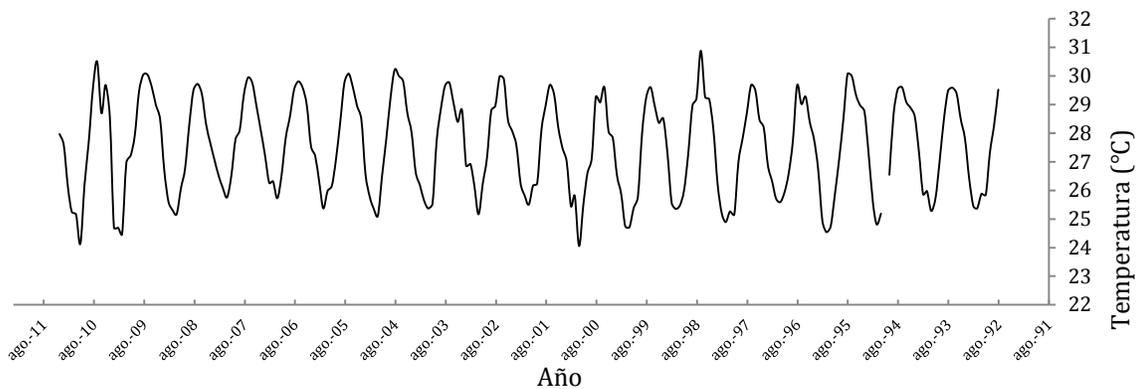


Figura 7 Serie de temperatura durante el periodo 1992-2011

Se realizó un cotejo para cada serie de variación de la densimetría comparándola con la variación de la temperatura superficial del agua para realizar el fechado correspondiente a cada pico de densidad. Esto asumiendo que las temperaturas más altas son el principal factor que determina el desarrollo de las bandas de alta densidad (Carricart-Ganivet 2011). Este método permite corregir los errores y obtener una cronología más precisa con base en el fechado de la temperatura.

Para la determinación de la tasa de extensión anual, se estimó la distancia entre dos disepimentos contiguos. Los disepimentos son microplacas delgadas horizontales que se construyen periódicamente como base de cada pólipo; (Dodge et al. 1992). La formación de cada disepimento en el género *Orbicella* está ligada al ciclo lunar anual (Dávalos-Dehullu et al. 2008; Winter & Sammarco 2010), por lo tanto, conociendo la extensión del crecimiento vertical del pólipo en un año (elongación) o en un periodo conocido y dividiéndolo entre la suma de las lunas llenas que se presentaron durante ese periodo se obtiene una medida de la extensión vertical del pólipo (crecimiento) para cada año, que corresponde con lo reportado por Cruz-Piñón y colaboradores (2003). Estos autores indicaron que en especies de este género la tasa de extensión no cambia sobre el tiempo para un ciclo anual (fig. 8).

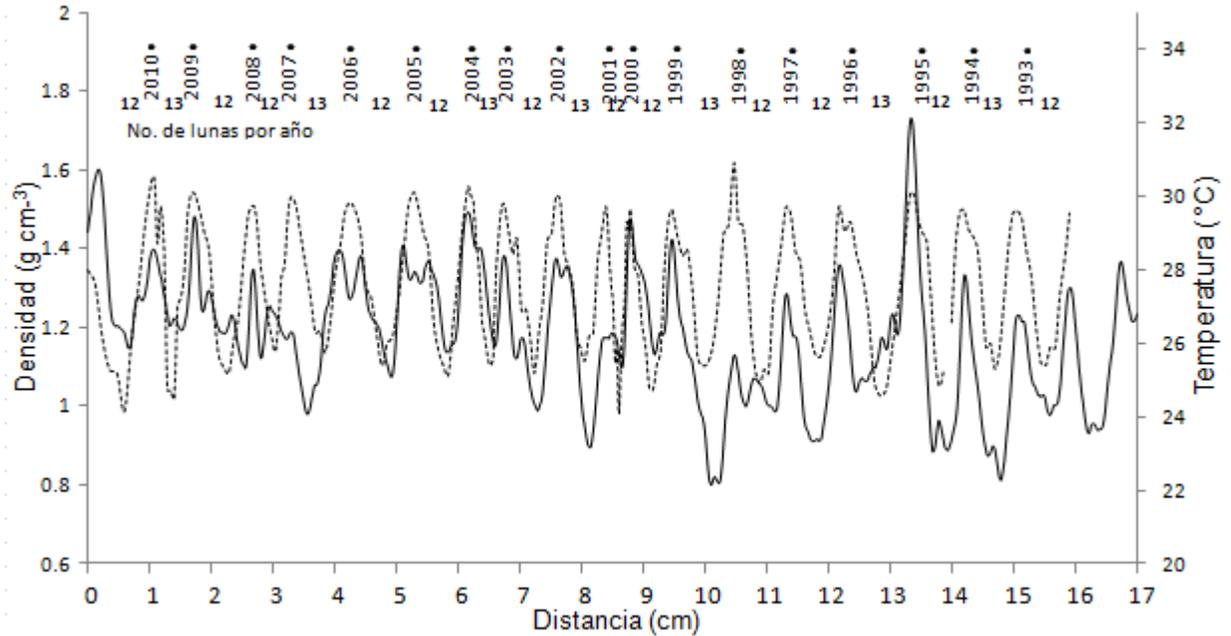


Figura 8. Serie de densidad vs distancia de una laja de *Orbicella faveolata* (línea continua) con la media de temperatura superficial del mar por año desde 1993 al 2010 (línea punteada).

Se calculó la tasa de calcificación anual (tasa de depósito de carbonato de calcio: $\text{gCaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$) que es el producto de la densidad media anual del esqueleto depositado y la tasa de extensión anual correspondiente (Dodge & Brass 1984):

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

Relación entre los florecimientos de algas y las tasas de calcificación

A los datos de las series de F_0 que solamente se les había aplicado un suavizado, se les realizó una amplificación, elevando cada dato a la segunda potencia (n^2) para enfatizar los valores máximos. Este método permitió detectar con mayor facilidad los picos correspondientes a las floraciones algales. Se realizó a continuación un cotejo entre estas series y las series densitométricas en función de la distancia para localizar el año de aparición de cada florecimiento, y así verificar su correlación con las tasas de calcificación.

Medición del cáliz del esqueleto

De la laja del núcleo No.10 de *O. faveolata* se midió la profundidad de varios cálices en el esqueleto mediante un microscopio estereoscópico, para obtener una medida promedio de cáliz.

Resultados

Fluorescencia basal

Se analizaron de forma individual los 10 núcleos colectados de *O. faveolata*. Durante el análisis de las señales de F_0 de clorofila *a* se observó que 9 de las 10 lajas contenían por lo menos un pico de incremento evidente en la señal con los datos amplificados (n^2) en ~16 cm de distancia a partir del tejido y que todos ellos correspondían a bandas verdes visibles a simple vista en cada núcleo, correspondiendo a concentraciones significativas de algas endolíticas, en momentos concretos del crecimiento de la colonia (Anexo I). En la muestra No. 5 se observó la mayor cantidad de estos picos con un total de 7 y solo la laja No.10 no mostro ningún aumento considerable de la señal de F_0 .

Por lo anterior, solo 5 perfiles con la variación de F_0 fueron rescatables para realizar el Análisis Espectral Simple (Muestras No. 1, 2, 3, 9, 10), ya que la extensión de los segmentos de los perfiles que no presentaron incrementos considerables en la señal, fue la adecuada para efectuar el análisis. Dicho análisis reveló que cada espectro está compuesto de una variedad de frecuencias, cada una de diferente intensidad, siendo en todas las ocasiones la frecuencia más baja (~0.005) la que posee la mayor amplitud (fig. 9). Comparando el periodo de cada una de estas frecuencias mínimas con la extensión esquelética correspondiente para cada muestra, se observa que existe un patrón periódico de la concentración de *Ostreobium* spp. que se repite aproximadamente cada ciclo anual de crecimiento coralino (Tabla 1).

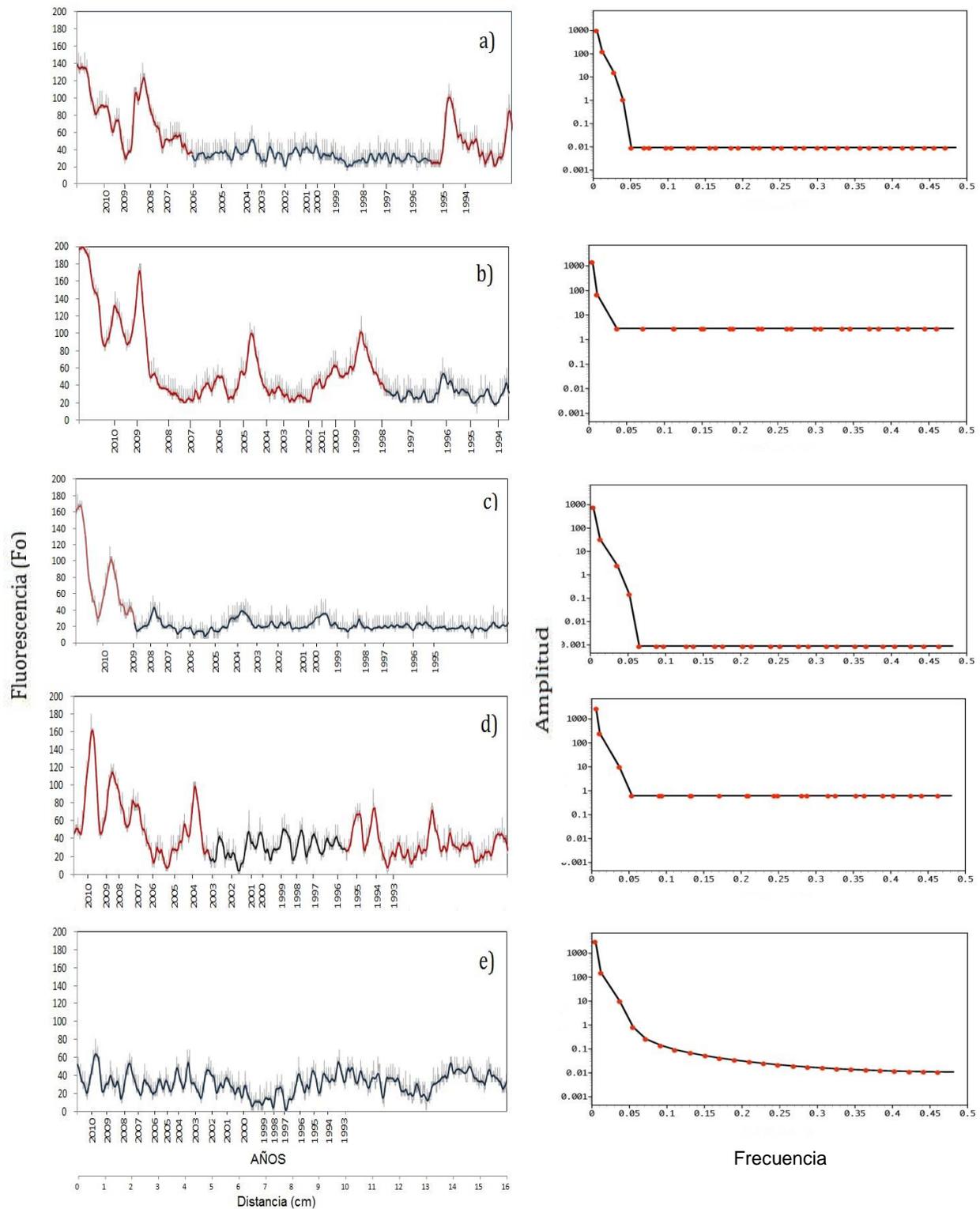


Figura 9. Espectros correspondientes a las muestras 1= a), 2= b), 3= c), 9= d) y 10=e). Segmentos de los espectros utilizados para el análisis indicado de color negro y serie original de fluorescencia en color gris (der). Diversificación de frecuencias, teniendo un nivel de confianza del 95% y el porcentaje explicado con el punto de mayor amplitud es superior al 85% (izq.).

Tabla 1. Resultados del análisis espectral simple de la señal de fluorescencia en relación a la extensión coralina.

No. de Muestra	Extensión (mm año ⁻¹)	Frecuencia	Periodo (mm año ⁻¹)
1	8.2	0.005	7.8
2	8.8	0.005	7.8
3	8.1	0.004	9.9
9	6.6	0.009	4.4
10	6.0	0.005	7.8
Media	7.54		7.54

Para determinar algún desfase entre el crecimiento de *Ostreobium* spp., y el crecimiento de coral, se eligió el espectro completo de la laja número 10, puesto que no presentó ningún aumento considerable de la señal de F_0 . De las series tanto de densitometría como de F_0 se fecharon los picos máximos y mínimos anuales en relación a la cronología de temperatura, en función de la distancia, considerando que los picos máximos de densidad corresponden a los picos máximos de temperatura. Una vez que se obtuvo dicho fechado, se relativizaron los picos máximos al valor máximo y los picos mínimos al valor al mínimo de la respectiva serie. Se realizó una interpolación entre máximos y mínimos para posteriormente efectuar una correlación cruzada entre las dos series de tiempo. De las correlaciones obtenidas resultó que existe un desfase entre la densidad y la F_0 correspondiente a 8 meses de crecimiento (fig. 10). Considerando que 12 meses representan un crecimiento de 5.6 mm en la muestra analizada, los 8 meses del desfase representan una extensión esquelética de 3.7 mm.

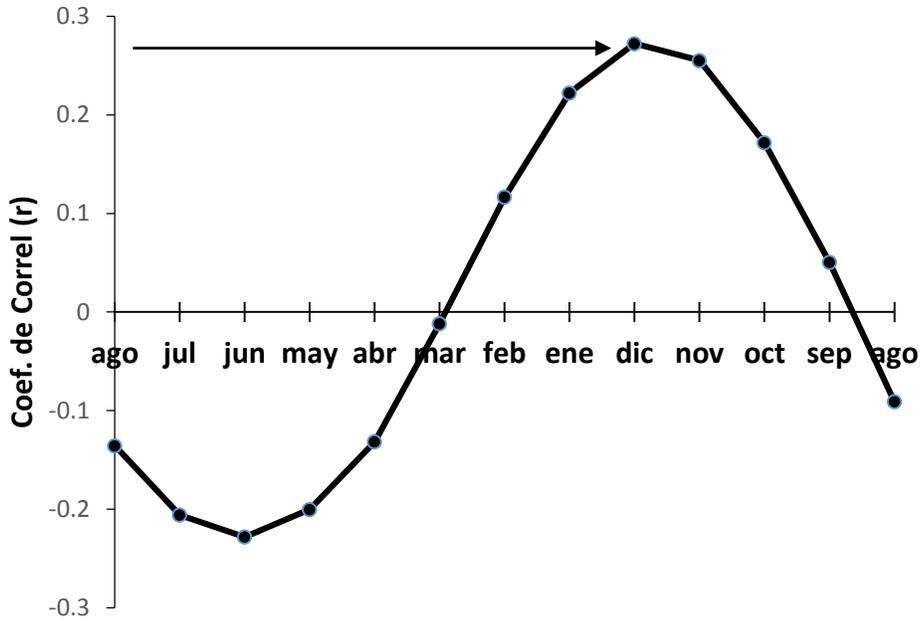


Figura 10. Correlación cruzada mostrando el desfase de 8 meses entre la serie densitométrica y de F_0 de la muestra 10.

Teniendo en cuenta este desfase, se estimó una media por mes tanto de densidad esquelética como de F_0 para la misma muestra corrigiendo los 8 meses del desfase. Se determinó también, a partir de los datos de Fitt y colaboradores (2000), la densidad de *Symbiodinium* en *O. faveolata* para cada mes, con una media de las 3 profundidades reportadas por estos autores. Con todos los datos se generó un modelo de crecimiento anual. El mes que muestra la máxima concentración de endolíticas fue agosto, justo el mes de mayor densidad esquelética y menor densidad de endosimbiontes en el tejido de *O. faveolata*. Ambos descriptores, concentración de algas endolíticas y la densidad esquelética disminuyen al incrementarse en invierno la densidad de endosimbiontes (fig. 11).

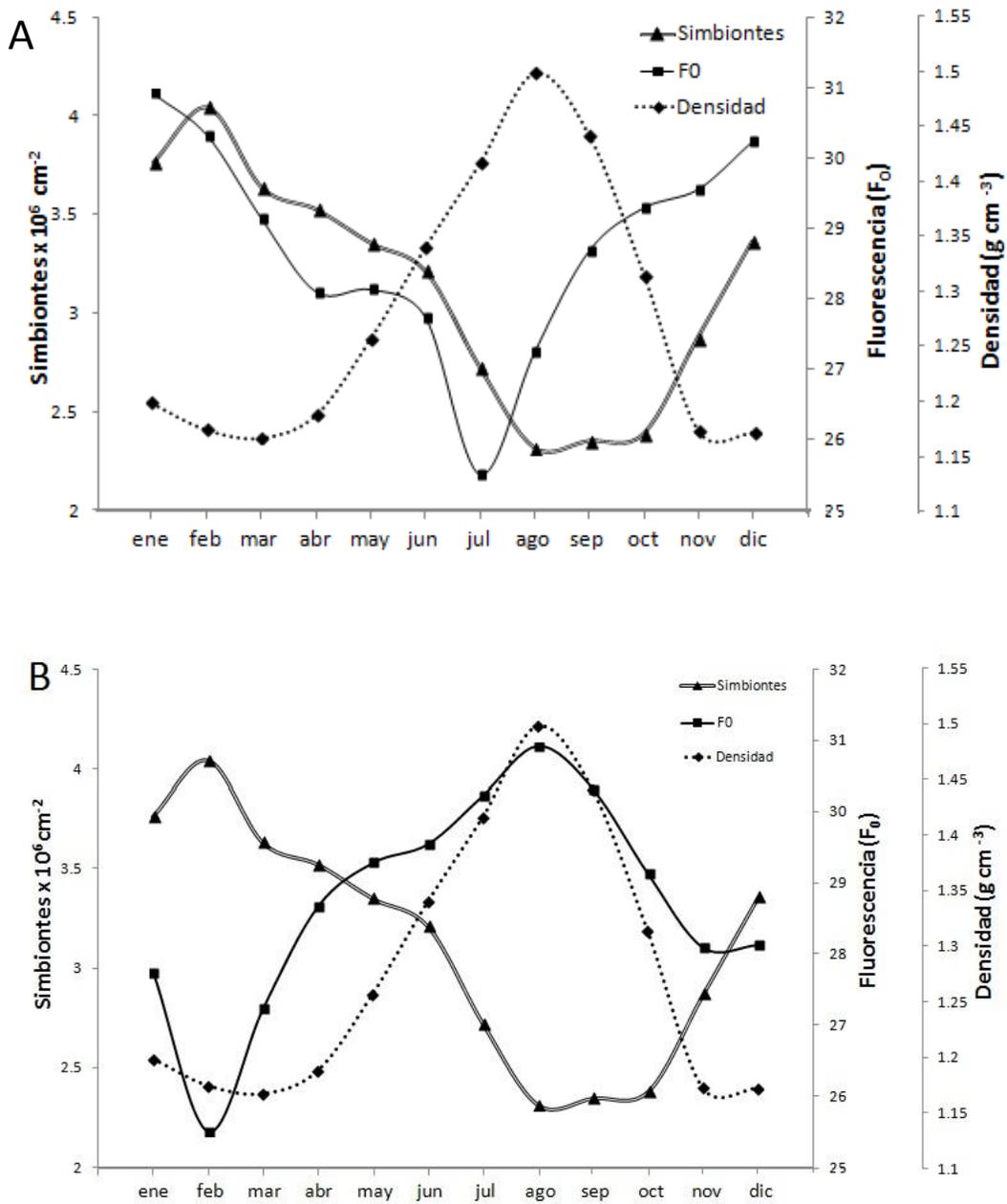


Figura 11. Modelo representativo de la variabilidad anual de densidades de *Symbiodinium* spp. (Véase Fitt et al. 2000, Fig. 1), *Ostreobium* spp. y la densidad esquelética. a) Variación sin ajuste b) Variación con ajuste.

*Análisis esclerocronológico de las bandas de densidad y tasas de calcificación anual del esqueleto de *Orbicella faveolata**

Se realizó el fechado retrospectivo de las bandas de densidad coralina de cada laja abarcando un periodo de 18 años (2010-1993), aunque las lajas no. 1, 3, y 4 contenían un registro para solo un periodo de 17, 16 y 11 años respectivamente.

La tasa media de calcificación obtenida fue de $1.00 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ con una desviación estándar de 0.06, teniendo el valor máximo y un mínimo de 1.15 y $0.88 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de densidad, extensión y calcificación de la especie para cada año y su desviación estándar.

Año	Densidad esquelética (g cm^{-3})	Tasa de Extensión esquelética (mm año^{-1})	Tasa de Calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$)
2010	1.50 ± 0.41	7.8 ± 1.5	1.15 ± 0.31
2009	1.44 ± 0.32	7.2 ± 1.4	1.03 ± 0.25
2008	1.41 ± 0.33	7.2 ± 1.4	1.00 ± 0.25
2007	1.36 ± 0.27	7.8 ± 1.5	1.04 ± 0.19
2006	1.40 ± 0.35	7.2 ± 1.4	0.98 ± 0.21
2005	1.47 ± 0.29	7.2 ± 1.4	1.04 ± 0.20
2004	1.41 ± 0.38	7.8 ± 1.5	1.08 ± 0.27
2003	1.38 ± 0.36	7.2 ± 1.4	0.98 ± 0.28
2002	1.37 ± 0.36	7.8 ± 1.5	1.06 ± 0.30
2001	1.36 ± 0.35	7.2 ± 1.4	0.97 ± 0.26
2000	1.38 ± 0.33	7.2 ± 1.4	0.97 ± 0.21
1999	1.39 ± 0.23	7.6 ± 1.4	1.04 ± 0.19
1998	1.38 ± 0.32	7.2 ± 1.4	0.95 ± 0.21
1997	1.31 ± 0.24	7.0 ± 1.3	0.91 ± 0.23
1996	1.33 ± 0.25	7.6 ± 1.4	1.01 ± 0.22
1995	1.25 ± 0.28	7.0 ± 1.3	0.88 ± 0.26
1994	1.37 ± 0.30	7.5 ± 1.4	1.02 ± 0.28
1993	1.42 ± 0.25	6.7 ± 1.3	0.95 ± 0.24
Media	1.39 ± 0.06	7.3 ± 0.3	1.00 ± 0.06

Relación entre florecimientos de algas endolíticas y calcificación esquelética

Tomando en cuenta el desfase encontrado entre el crecimiento de las algas endolíticas y el del coral, se adaptó la cronología de las medidas de fluorescencia con la densitometría y las tasas de calcificación de cada muestra. Se observó entonces que los florecimientos algales de las 9 muestras que los presentaron, ocurrieron durante todos los años del periodo analizado (1993-2011) sumando una cantidad de 36 picos máximos (Tabla 3; Anexo I). La mayor frecuencia de estos florecimientos se observaron en el año 2010 ya que se encontraron en 5 de las muestras. Del total de picos máximos un 52.78% se encontraron en los años que obtuvieron una tasa de calcificación por debajo de la media para cada muestra.

Tabla 3. Presencia de florecimientos de algas endolíticas en el periodo 1993-2011.

Año	Muestras									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2011				x						
2010		x	x	x				x	x	
2009		x			x		x			
2008	x					X				x
2007								x	x	
2006					x					
2005		x				X				
2004					x			x	x	
2003							x			
2002					x					
2001						X				
2000								x		
1999		x					x			
1998					x			x		
1997						X				
1996					x					
1995	x					X				x
1994					x					x
1993								x		

Asimismo, después de analizar a detalle cada pico de florecimiento, en un esfuerzo por definir algún patrón de aparición asociados a las bandas de alta o baja densidad coralina, lo cual pudiera indicar una preferencia estacional en el crecimiento de las algas endolíticas, se concluyó que no existe ninguna preferencia, ya que un 52.78% correspondieron a las bandas de baja densidad.

Discusión

En primer término, la técnica empleada de medición de la señal de fluorescencia basal (F_0) de clorofila *a* resultó muy útil para describir los cambios en la concentración de *Ostreobium* spp. a lo largo del núcleo coralino. Esta aseveración está apoyada por Ralph y colaboradores (2007) quienes muestran que las propiedades espectrales y densidad de pigmentos de algas endolíticas están fuertemente correlacionados con los índices fotosintéticos evaluados por fluorometría. Así, en el presente estudio, los picos máximos de la señal de fluorescencia, detectan las bandas de florecimientos de *Ostreobium* spp., y corresponden justo con las zonas verdes visibles, de acuerdo a lo descrito por Le Campion-Alsumard y colaboradores (1995), quienes sugirieron que las bandas verdes están formadas por altas concentraciones de algas endolíticas.

Los datos obtenidos de calcificación se encuentran entre los descritos para el Caribe mexicano, ya que concuerdan con los encontrados en Mahahual ($0.96 \text{ g cm}^{-2} \text{ year}^{-1}$) y en Banco Chinchorro ($0.97 \text{ g cm}^{-2} \text{ year}^{-1}$) para la misma especie (Carricart-Ganivet et al. 2012), obteniendo en el presente estudio una media de $1.00 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

Por otro lado, los resultados de este estudio indican un claro patrón anual en el crecimiento de *Ostreobium* spp., sobre el crecimiento coralino. El hecho de que se haya estimado un desfase de ocho meses con el crecimiento coralino (3.7 mm de extensión esqueletal), que coincide con el tamaño del cáliz del pólipo (3.7 mm), demuestra que existe un desfase aparente en el tiempo del florecimiento dado por

la localización de las algas en el esqueleto, que es justo debajo del cáliz (Le Campion-Alsumard et al. 1995; fig. 12).

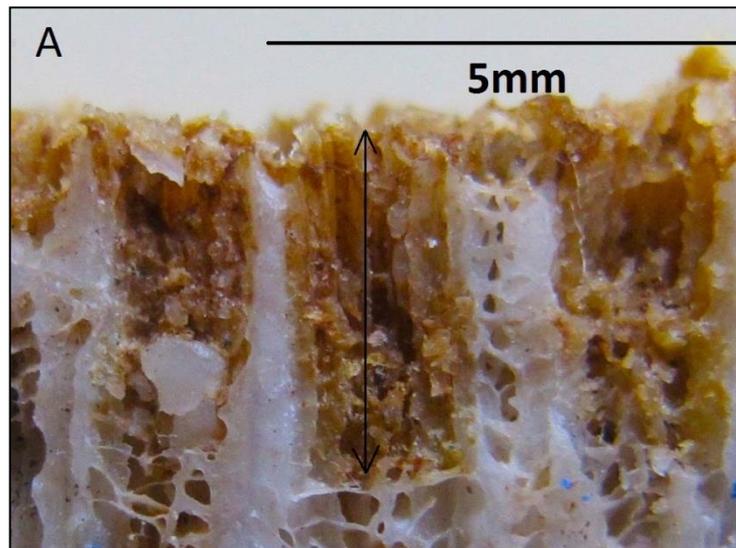


Figura 12. Fotografía de un corte de *Orbicella faveolata* mostrando la profundidad del cáliz (flecha).

El patrón anual se explica por los cambios en la pigmentación del tejido del coral que permiten un incremento de la penetración de la radiación en el esqueleto coralino en verano, preferentemente durante el mes de agosto (fig. 11B). Esta variación estacional se ha relacionado con los cambios de la irradiancia y de la temperatura del mar (Fitt et al. 2000). El aumento de radiación estimula la actividad de la fotosíntesis de *Ostreobium* spp. y su crecimiento. Sin embargo en otoño se va recuperando la pigmentación del coral, y la competencia por la luz incidente entre las algas endolíticas y *Symbiodinium* spp. permite que *Ostreobium* spp. se encuentre poblacionalmente controlada. La densidad de algas endosimbióticas llegan a un máximo en el mes de febrero, que coincide con la menor densidad de *Ostreobium* spp. debido a la limitación de la radiación solar (fig. 11B). El patrón estacional expresado concuerda con los resultados expuestos por Risk y colaboradores (1987) los cuales indican que coincide el máximo de densidad de algas endolíticas con el aumento de luz solar durante la estación seca en la Isla Lizard, Gran Barrera Arrecifal de Australia.

Así mismo, el género *Orbicella* produce esqueletos más densos durante los meses de verano que los construidos durante los meses de invierno (Carricart-Ganivet 2007; Dávalos-Dehullu et al. 2008), por lo que se corrobora el patrón estacional al coincidir los valores más altos de densidad esquelética con los de endolíticos durante la misma temporada en el modelo propuesto (Fig. 9). De este modo, se esperaría que se observara menor crecimiento de endolíticas durante la temporada de verano, pero sobre la banda de esqueleto que se formó el verano anterior. No obstante las estructuras endotECALES del esqueleto en *O. faveolata* no varían en la densidad a lo largo del tiempo (Dávalos-Dehullu et al. 2008), lo que sugiere que *Ostreobium* spp. está delimitada a esta zona por lo que no puede extenderse más arriba de la base del pólipo tal como lo menciona Le Campion-Alsumard y colaboradores (1995) los cuales observaron que en el género *Porites* las algas endolíticas se encuentran a no más de 5 mm debajo de la capa de tejido y en *Montipora monasteriata* se observó una similar profundidad (Magnusson et al. 2007). Haciendo una comparación con *O. annularis* que ha registrado mayor concentración de algas endolíticas en su esqueleto, la cual puede ser explicada por la baja densidad de pigmentos en el tejido y con base en los descriptores morfológicos del esqueleto, dado que esta especie posee tanto el cáliz, como la columnela y los septos más delgados por lo que puede haber mayor transmitancia de luz en el esqueleto permitiendo el desarrollo efectivo de dichas algas (Galindo-Martínez 2010).

Por otro lado, no se encontró relación entre los periodos de los florecimientos temporales de *Ostreobium* spp. y la calcificación esquelética. No se observó tampoco ninguna tendencia entre la presencia de *Ostreobium* spp. y las bandas de alta o de baja densidad del esqueleto. La proliferación de endolíticas se observó en todo el desarrollo del coral, por lo que no se pudo demostrar alguna preferencia por las bandas de alta o baja densidad coralina tal como lo reporta Le Campion-Alsumard y colaboradores (1995) en experimentos con *Porites lobata*. Sin embargo otros autores han logrado coincidir los periodos de dichas proliferaciones con alguna porción en específico en la densitometría coralina (Risk et al. 1987; Carilli 2010).

Aun así, nuestros resultados requieren de mejores análisis para la interpretación exacta de los florecimientos algales. La erosión por la densidad de algas en las bandas verdes y la relación entre la disminución en la tasa de calcificación y el aumento considerable de radiación dado por eventos de blanqueamiento, podría significar un claro patrón inverso entre la concentración de *Ostreobium* spp. y las tasas de calcificación. Las algas reducen el 9% del promedio de la densidad esquelética anual del esqueleto coralino (Le-Campion et al. 1995), y durante los eventos de blanqueamiento se presentan disminuciones del 30-50% de la calcificación (Colombo-Pallota et al. 2010) debido al estrés provocado por la pérdida de dinoflagelados simbiotes (Rodríguez-Román et al. 2006), lo cual reduce la clorofila a' cm^{-2} hasta 20 veces (Colombo- Pallota et al 2010) y por lo tanto limita la transferencia de metabolitos de las algas al coral (Iglesias -Prieto et al. 1992). Con esto último se deduce de que se requiere de una conexión de la actividad de las algas endolíticas durante su floración con las endosimbiontes presentes, ya que las bajas de calcificación derivan de la disminución en la capacidad fotosintética de *Symbiodinium* spp. (Rodríguez-Román et al. 2006).

Nuestros resultados confirman la interpretación de Carilli y colaboradores (2010) que sugieren que *Ostreobium* spp. puede ser un indicador de palidez coralina. Sin embargo, a pesar de que no se encontraron relaciones significativas entre la presencia de las bandas de *Ostreobium* spp. y eventos de blanqueamiento y/o estrés térmico, no se puede descartar que existan aunque la forma de reconocerlos requiere de un análisis más complejo que no se ha podido desarrollar en este proyecto.

Conclusiones

La técnica empleada de medición de la señal de fluorescencia basal (F_0) mediante una fibra óptica acoplada a un escáner, se ha mostrado muy útil para determinar cambios en la concentración de clorofila *a* de algas del género *Ostreobium* a lo largo del esqueleto del coral *Orbicella faveolata*.

La concentración de *Ostreobium* spp. tiene un patrón de crecimiento que corresponde a un año de crecimiento coralino.

Dentro del esqueleto de *Orbicella faveolata*, *Ostreobium* spp. se encuentra localizada justo debajo del cáliz, lo cual genera un tiempo supuesto de aparición de dichas algas con la técnica usada de F_0 , que corresponde a un desfase de 8 meses respecto a la densidad coralina.

El patrón anual de crecimiento de *Ostreobium* spp. responde a la variación estacional de *Symbiodinium* spp. en el tejido coralino, ya que los cambios en las densidades de endosimbiontes controlan el paso de la radiación solar hacia el esqueleto a lo largo del tiempo.

Los florecimientos temporales de *Ostreobium* spp., en el presente estudio, no muestra relación alguna con los periodos de estrés térmico representados por las bajas tasas de calificación, sin embargo la tendencia hacia una relación positiva no permite extraer ninguna conclusión todavía dejando este objetivo abierto para clarificarse en posteriores trabajos.

Referencias

- Budd A.F., H. Fukami, N.D. Smith & N. Knowlton. 2012. Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 166:465-529
- Carricart-Ganivet J.P. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Mar. Biol.* 153:1-5.
- Carricart-Ganivet J.P. 2011. Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies?. *J. Exp Mar. Biol. Ecol.* 405: 73-79
- Carricart-Ganivet J.P. & Barnes J.D. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344: 67-72.
- Carricart-Ganivet J.P. & González-Díaz P. 2009. Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) from the northwest coast of Cuba. *Ciencias Marinas* 35: 237–243.
- Carricart-Ganivet JP, Cabanillas-Terán N, Cruz-Ortega I & Blanchon P. 2012. Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PlosONE* 7(3): e32859. doi:10.1371/journal.pone.0032859
- Carilli J., Godfrey J., Norris R. D., Sandin S. & Smith J. 2010. Periodic endolithic algal blooms in *Montastraea faveolata* corals may represent periods of low-level stress. *Bull. Mar. Sci.* 86(3): 709–718.
- Colombo-Pallota M., Rodríguez-Roman A. & Iglesias-Prieto R. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glicerol. *Coral Reefs*. doi:10.1007/S00338-010-0638-X
- Cruz-Piñón G., Carricart-Ganivet J.P. & Espinoza-Avalos J. 2003. Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Mar. Biol.* 143: 491-500.

- Dávalos-Dehullu E., Hernández-Arana H. & Carricart-Ganivet J.P. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 365: 142–147.
- Dodge R.E. & Brass G.W. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral *Montastraea annularis*: St. Croix, US Virgin Islands. Bull. Mar. Sci. 34: 288–307
- Dodge R.E. & Lang J.C. 1983. Environmental correlates of hermatypic coral (*Montastrea annularis*) growth on the East Flower Gardens Bank, northwest Gulf of Mexico. Limnol. Oceanogr. 28:228–240.
- Dodge RE, Szmant AM, García R, Swart PK, Forester A & Leder JJ (1992) Skeletal structural basis of density banding in the reef coral *Montastrea annularis*, vol 1. In: Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium, 186–195.
- Dubinsky, N. Stambler, M. Ben-Zion, L.R. McClauskey, L. Muscatine & P.G. Falkowski. 1990. The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *Stylophora pistillata*. Proc. R. Soc. Lond. B 239:231-246.
- Enríquez S., Mendez E. R. & Iglesias-Prieto R. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. Limnol. Oceanogr. 50:1025-1032.
- Falkowski, P.G., & Z. Dubinsky. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eliat. Nature 289: 172-174.
- Fine M. & Loya 2002. Endolithic algae: an alternative source of photoassimilates during coral bleaching. Proc. R. Soc. Lond. B 269: 1205-1210.
- Fitt W., Mcfarland F. & Warner M. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. Limnology 45:677-685.
- Fork D. & Larkum A. 1989. Light harvesting in the green algae *Ostreobium* sp., a coral symbiont adapted to extreme shade. Mar Biol 103:381–385.
- Galindo-Martínez C.T. 2010. El papel del esqueleto de coral en la variación de la capacidad y eficiencia de absorción de luz de dos especies del género

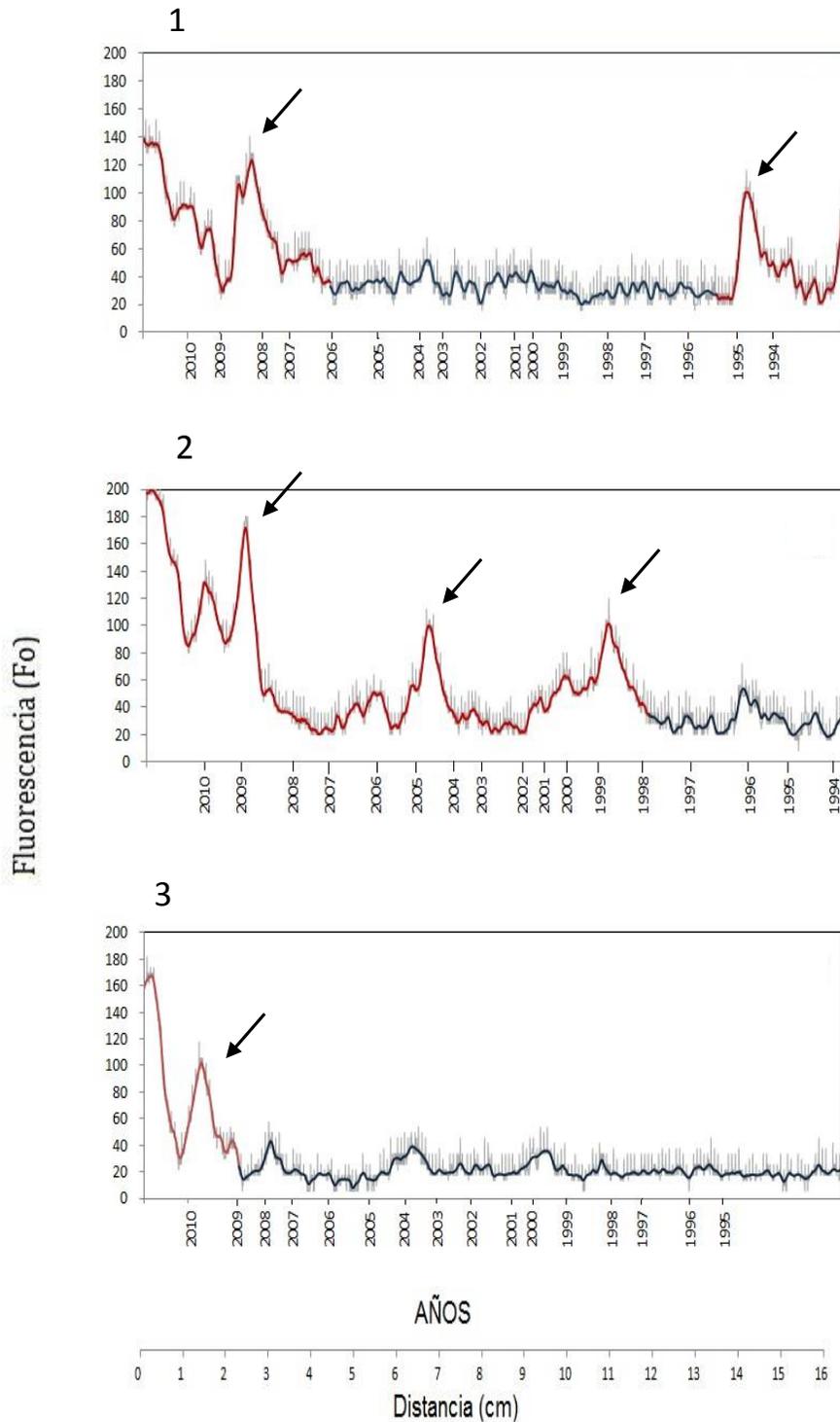
- Montastraea* (Scleractinia:Faviidae). Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel.
- Goreau T.F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology* 40:67–89.
- Goreau T.F & Macfarlane A.H. 1990. Reduced growth rate of *Montastrea annularis* following the 1987–88 coral-bleaching event. *Coral Reefs* 8: 211–215
- Halldal P. 1968. Photosynthetic capacities and photosynthetic action spectra of endozoic algae of the massive coral *Favia*. *Biol Bull (Woods Hole)* 134:411–424.
- Highsmith R.C. 1981. Lime-boring algae in coral skeletons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 55: 267–281.
- Hoegh-Guldberg O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 50: 839–866.
- Huang N.E., Shen Z., Long S.R., Wu M.L., Shih H.H., Zheng Q., Yen N.C., Tung C.C. & Liu H.H. 1998. The empirical mode decomposition and Hilbert spectrum for nonlinear and nonstationary time series analysis. *Proc. Roy. Soc. London A* 454:9034995.
- Iglesias-Prieto R, Matta J.L., Robins W.A. & Trench R.K. 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc Nat Acad Sci USA* 89:10302–10305.
- Ingalls A. E., Lee C. & Druffel E.R.M., 2003: Preservation of organic matter in mound-forming coral skeletons. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67(15): 2827-2841.
- Jeffrey S. 1968. Pigment composition of *Siphonales* algae in the brain coral *Favia*. *Biol Bull (Woods Hole)* 135: 141–148.
- Kanwisher J. W. & Wainwright S. A. 1967. Oxygen balance in some reef corals. *Biol. Bull.* 133: 378–390.

- Knowlton N., Weil E., Weigh L.A. & Guzman H.M. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255: 330– 333.
- Knutson D.W., Buddemeier R.W. & Smith S.V. 1972. Coral Chronometers: Seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177, 270-272.
- Le Campion-Alsumard T., Golubic S. & Hutchings P. 1995. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals, *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 117: 149–157.
- Lesser M. P. 2011. Coral Bleaching: Causes and mechanisms. In Dubinsky Z. & Stambler N. (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in transition*. Springer Science. Part 5, 405-419.
- Lukas K.J. 1974. Two species of the chlorophyte genus *Ostreobium* from skeletons of Atlantic and Caribbean reef corals. *J. Phycol.* 10: 331–335.
- Magnusson S.H., Fine M. & Kuhl M. 2007. Light microclimate of endolithic phototrophs in the scleractinian corals *Montipora monasteriata* and *Porites cylindrical*. *Mar Ecol Prog Ser.* 332:119-128.
- Maxwell K & Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescent-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.
- Muscatine L 1989. Adventure in Symbiosis. *Amer Zool.* 29:1203-1208
- Muscatine L. 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Ecosystems of the World. Coral Reefs*, Elsevier, Amsterdam. 25:75-87 (ed. Z. Dubinsky).
- Ralph P.J., Larkum A.W. & Kühl M. 2007. Photobiology of endolithic microorganisms in living coral skeletons: 1. Pigmentation, spectral reflectance and variable chlorophyll fluorescence analysis of endoliths in the massive corals *Cyphastrea serailia*, *Porites lutea* and *Goniastrea australensis*. *Mar Biol* 152:395–404.
- Risk M.J, Pagani S.E. & Ehas R.J. 1987. Another internal clock preliminary estimates of growth rates based on cycles of algal boring activity. *Palaios* 2: 323-331
- Rodríguez -Roman A., Hernandez-Pech X., Thome P.E., Enríquez S. & Iglesias-Prieto R. 2006. Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral

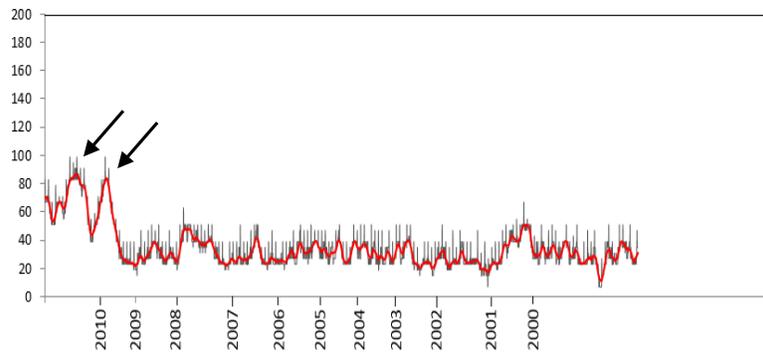
- Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *Limnol. Oceanogr.* 51:2702–2710.
- Schlichter D., Kampmann H. & Conrady S. 1997. Trophic potential and photoecology of endolithic algae living within coral skeletons. *PSZN Mar. Ecol.* 18: 299–317.
- Shashar N. & Stambler N. 1992. Endolithic algae within corals live in an extreme environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163: 277–286.
- Winter A. & Sammarco P.W. 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature. *Journal Geophys. Res.* 115.
- Wórum F.P., Carricart-Ganivet J.P., Benson L. & Golicher D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnol. Oceanogr.* 52: 2317–2323.

Anexo 1 Medición de fluorescencia basal (F_0) de cada núcleo de *Orbicella faveolata*

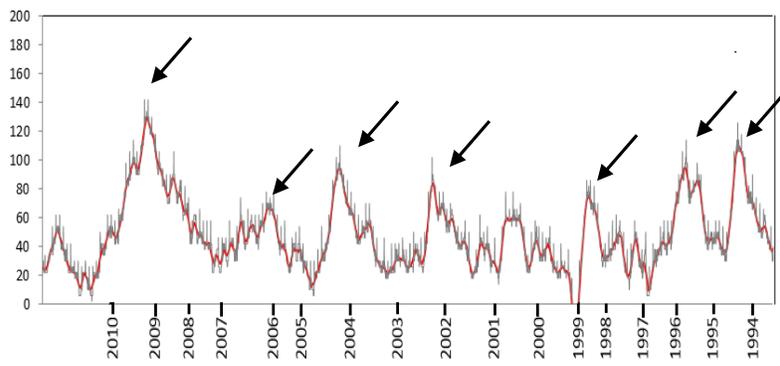
Segmentos de los espectros utilizados para el Análisis Espectral Simple indicado de color negro y serie original de fluorescencia en color gris. Picos de fluorescencia=bandas verdes de algas indicados por una flecha (↙).



4

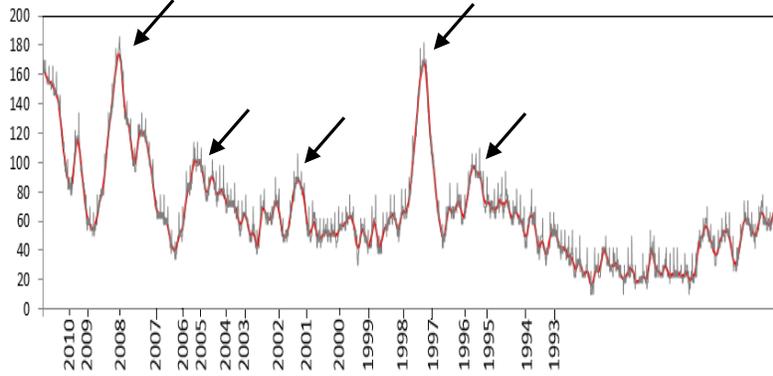


5



Fluorescencia (Fo)

6

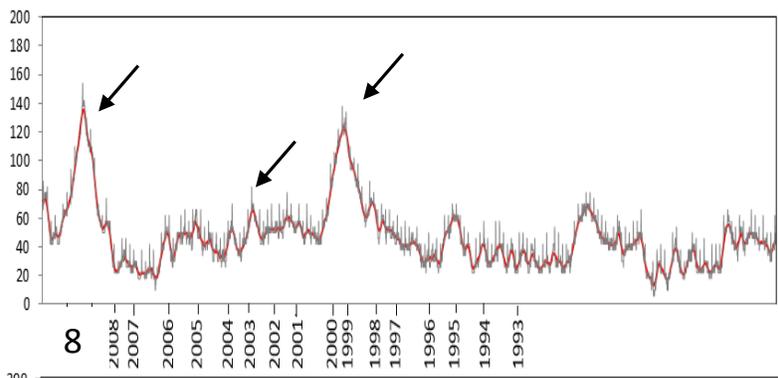


AÑOS

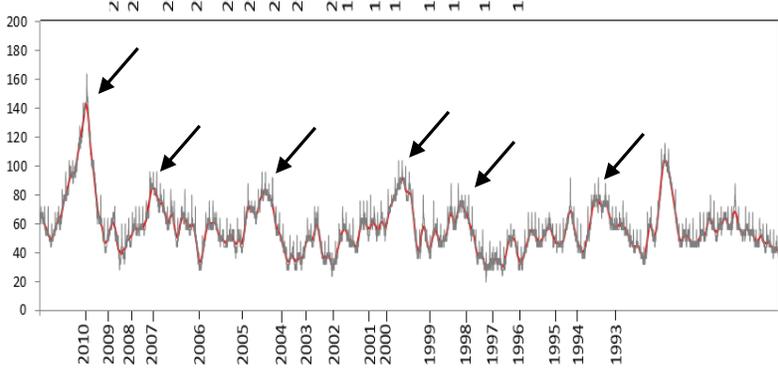
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16

Distancia (cm)

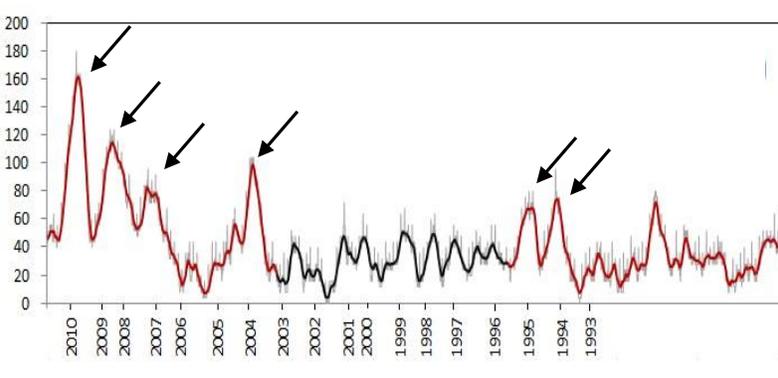
7



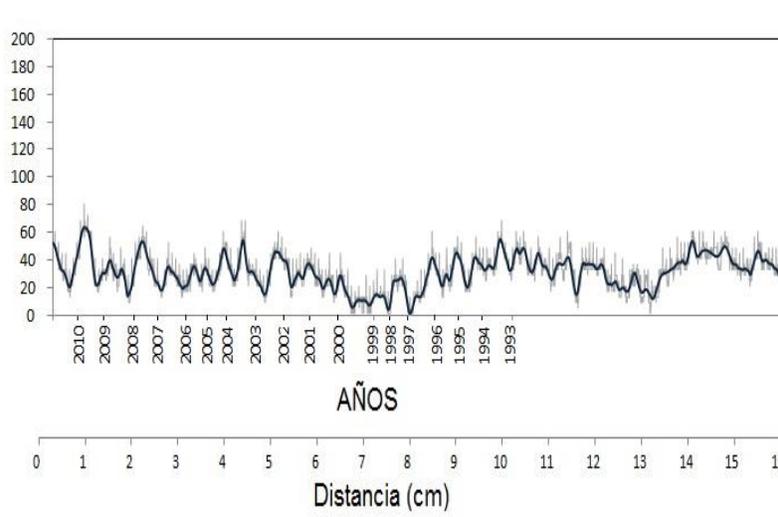
8



9



10



Fluorescencia (Fo)