



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

CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO DE *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides*
(Cnidaria: Scleractinia) EN TRES ARRECIFES DE BELICE

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

ALEXIS ENRIQUE MEDINA VALMASEDA

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. JUAN PABLO CARRICART- GANIVET

UNIDAD ACADÉMICA SISTEMAS ARRECIFALES

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTORAL:

Dr. GUILLERMO HORTA PUGA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Dr. ROBERTO IGLESIAS PRIETO

UNIDAD ACADÉMICA SISTEMAS ARRECIFALES. IC MyL

Dr. PAUL ANDREW BLANCHON

UNIDAD ACADÉMICA SISTEMAS ARRECIFALES. IC MyL

Dr. LORENZO ALVAREZ FILIP

UNIDAD ACADÉMICA SISTEMAS ARRECIFALES. IC MyL

CIUDAD DE MÉXICO. ENERO 2017



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.



**Características del crecimiento de *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides*
(Cnidaria: Scleractinia) en tres arrecifes de Belice**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

P R E S E N T A

Biól. Alexis E. Medina Valmaseda

Director de Tesis: Dr. Juan Pablo Carricart-Ganivet

Comité Tutorial: Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dr. Guillermo Horta Puga

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

Dr. Paul Blanchon

Ciudad Universitaria, CD. MX. enero 2017

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, en particular, a la MC Diana Juárez por su orientación y apoyo en cada trámite hasta llegar a este momento.

A CONACYT y la Oficina Regional para Centroamérica, México y El Caribe de la Fundación Heinrich Böll, por la beca de maestría otorgada (CVU 666383) y el financiamiento para la instalación en México.

A mi director de tesis, Doctor Juan Pablo Carricart Ganivet por la orientación dada y permitirme explorar la ciencia de la esclerocronología de corales y a mi comité tutorial: Dr. Roberto Iglesias Prieto, Dr. Guillermo Horta Puga, Dr. Lorenzo Álvarez Filip y Dr. Paul Blanchon por sus enseñanzas para ser un mejor profesional y persona.

A los Doctores Maoz Fine y Ofer Ben- Tzvi (Bar Ilan University Interuniversity Institute for Marine Science) por la colecta y aporte de las muestras utilizadas en este estudio.

A todos los investigadores de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales por haberme compartido sus conocimientos y visión de la ciencia y la vida.

A la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales por aceptarme en su comunidad con toda la honestidad y alegría de vida que la hacen parte del Gran Caribe.

A México por ser un país maravilloso y entrañable para Cuba y los cubanos.

A todos, muchas gracias.

Agradecimientos a título personal

A mi familia, esposa e hijas por resistir a pie firme en casa y darme su comprensión y apoyo incondicionales.

Al doctor Ernesto Ortiz Suri, del IBT UNAM por despertar en mí la inconformidad con el destino incierto de los vencidos por la cotidianeidad.

A la doctora Patricia González Díaz y el doctor Alain Caravaca en Cuba por su ejemplo profesional e inspiración de trabajo a favor de la biología marina en Cuba.

A todos los familiares, colegas y amigos en Cuba y otros confines del mundo, y a los nuev@s amig@s que he conocido en México y, que de una forma u otra se vieron envueltos en apoyar este capítulo de mi vida, a todos, muchas gracias.

Dedicatoria:

"A wilbur", esta se la dedico a mis dos bellas hijas, nunca es tarde...

Y no hay que perder las esperanzas, mucho menos la confianza en si mismo.

The use of coral skeletal characteristics for environmental hindcasting and ecological analysis is a challenging field with substantial promise but elusive answers, many of which may have to wait for an improved understanding of calcification mechanisms and their external control.

R. W. Buddemeier (1976).

Fundamental to coral growth history analysis (sclerochronology) is the premise that coral growth rates are influenced by changes in the environment. Growth rate increases to an optimum level when conditions are most favorable and conversely declines when conditions are poor.

Hudson et al. (1982).

Contenido

<i>Índice de figuras</i>	vi
<i>Índice de Tablas</i>	vii
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
Introducción.....	3
<i>Crecimiento de corales y variables de entorno</i>	4
<i>Peculiaridades del bandeo en corales hermatípicos</i>	6
<i>Influencia del tipo de hábitat en el crecimiento de corales hermatípicos</i>	10
<i>Justificación</i>	13
<i>Objetivos</i>	14
<i>Objetivo General</i>	14
<i>Objetivos específicos</i>	14
<i>Materiales y Métodos</i>	15
<i>Área de Estudio</i>	15
<i>Colecta de muestras de corales</i>	16
<i>Metodología de densitometría óptica Carricart & Barnes (2007)</i>	16
<i>La extensión esquelética en Orbicella faveolata</i>	17
<i>Análisis estadístico de los datos</i>	19
<i>Índices maestros cronológicos</i>	20
<i>Resultados</i>	20
<i>Análisis de la extensión esquelética para la especie O. faveolata</i>	20
<i>Tendencias en los parámetros de crecimiento de O. faveolata y P. astreoides</i>	21
<i>Relación entre las variables de crecimiento de las especies</i>	29
<i>Relaciones entre las variables de crecimiento y temperatura</i>	32
<i>Discusión</i>	34
<i>Bibliografía</i>	41
<i>Anexo I. Valores de SST promedio mensual y anual de temperaturas (°C)</i>	45
<i>Anexo II. Variables de crecimiento para Orbicella faveolata según metodología aplicada</i>	49
<i>Anexo V Permiso 2564 CITES Respaldo legal de las muestras</i>	51

Índice de figuras.

Fig.1 Patrones de exposición a las ondas a escala logarítmica para un sector del Complejo Arrecifal de Barrera de Belice. Exposición a ondas_ $\ln (J / m^3)$. Modificado de http://www.forceproject.eu/es/node/247	5
Fig.2 Localización de los sitios de toma de las muestras. Plataforma carbonatada Glover; Cayo Blackbird, plataforma carbonatada Turneffe; Cayo Moho, Placencia. El color violáceo muestra la presencia de formaciones arrecifales. (http://webgis.forceproject.eu/forcewebgis.html).....	15
Fig. 3 Índice maestro cronológico (IMC) para tendencias en la tasa de extensión anual en el período desde 1985 hasta 2010 para <i>Orbicella faveolata</i> . Línea azul: Glover, línea roja: Turneffe.....	24
Fig. 4. Índice maestro cronológico (IMC) para tendencias para la densidad (izquierda) y para la tasa de calcificación anual en el período desde 1985 hasta 2010 para <i>Orbicella faveolata</i> . Línea azul: Glover (n=2), línea roja: Turneffe (n=3).....	25
Fig.5 Índice maestro cronológico (IMC) para calcificación anual en el período desde 1985 hasta 2010 para <i>Porites astreoides</i> (B). Línea azul: Glover (n= 1), línea roja: Turneffe (n=1) y línea verde: Placencia (n=3).....	28
Fig.6 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de calcificación con la densidad esquelética para <i>Orbicella faveolata</i> durante el período estudiado (todos los datos del análisis).....	29
Fig. 7 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo entre la densidad esquelética y las tasas de extensión para <i>Orbicella faveolata</i> durante el período estudiado (todos los datos del análisis) y el gráfico de dispersión de valores dominante en la relación calcificación / extensión para esta especie.....	30
Fig.8 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de extensión con la densidad esquelética para <i>Porites astreoides</i> durante el período estudiado (todos los datos del análisis).....	30
Fig.9 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de calcificación con la densidad esquelética para <i>Porites astreoides</i> durante el período estudiado (todos los datos del análisis).....	31
Fig.10 Gráfico representativo de la dispersión de datos dominante en la relación entre la densidad esquelética y las tasas de extensión para <i>Porites astreoides</i> durante el período estudiado (todos los datos del análisis).....	31
Fig. 11. Comportamiento de la temperatura del agua superficial del mar (SST) en el período del análisis. Los datos son tomados de la base de datos desarrollada por la Oficina Meteorológica Hadley (Centre para la Predicción e Investigación del Clima HadISST1).....	32
Fig.12 Gráfico de dispersión de las tasas de calcificación en función del incremento de temperatura (°C, SST) para <i>Orbicella faveolata</i> (A) por sitio y para <i>Porites astreoides</i> (B) por sitio (Glover (azul) Turneffe (rojo) y Placencia (verde)).....	33

Índice de Tablas

Tabla 1. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart & Barnes (2007), por sitio para <i>Orbicella faveolata</i> en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.....	22
Tabla 2. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart-Ganivet (2011), por sitio para <i>Orbicella faveolata</i> en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.....	23
Tabla 3. Extensión lineal promedio (cm año ⁻¹), densidad esquelética (g cm ⁻³) y tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹) por sitio para <i>Orbicella faveolata</i> en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar de los datos.....	24
Tabla 4. Extensión lineal promedio (cm año ⁻¹), densidad esquelética (g cm ⁻³) y tasa de calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹) por sitio para <i>Porites astreoides</i> en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y el arrecife costero en Placencia. Se muestra la desviación estándar de los datos.....	27
Tabla 5. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart (2007), por sitio para <i>Porites astreoides</i> en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.....	28
Tabla 6. Valores promedio de la temperatura superficial del agua de mar (SST) y su desviación estándar para los tres sitios durante el período analizado. Se muestran los intervalos de variación entre los valores mínimos y máximos para el período y los valores de la pendiente e intercepto del modelo estadístico utilizado para el análisis comparativo.....	32

Características del crecimiento de *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides* (Cnidaria: Scleractinia) en tres arrecifes de Belice

RESUMEN

El crecimiento de los corales está controlado por complejas relaciones de competencia por el sustrato que ocupan. Por otra parte, el crecimiento se ve modulado por conductores ambientales como iluminación y temperatura entre otros. Tanto la composición de la comunidad coralina como el control ambiental sobre esta tienen carácter local y cada especie responde diferente a las interacciones. Los efectos de estas interacciones pueden ser medidos a diferentes escalas de tiempo. Para estudiar el comportamiento del crecimiento (tasas de extensión esquelética y de calcificación) de especies de corales en el tiempo, apliqué las técnicas de densitometría óptica utilizadas en esclerocronología a dos especies de corales de importancia para el Arrecife Mesoamericano (*O. faveolata* y *P. astreoides*). Utilicé los métodos alternativos propuestos por Carricart-Ganivet y Barnes (2007) y por Carricart-Ganivet (2011), el segundo incluye el análisis de los coeficientes de variación de los parámetros de crecimiento, teniendo en cuenta los avances alcanzados en la comprensión de la estrategia del crecimiento de estas especies. Se describen las relaciones y tendencias identificadas en el crecimiento de esas especies a escala local en arrecifes de Belice durante el período utilizando métodos alternativos. Para *O. faveolata*, resultó más preciso el método propuesto en 2011 que elimina la alta variación de en la extensión esquelética que contradecía resultados de estudios recientes sobre la estrategia de crecimiento de la especie. Encontré tendencias decrecientes en las tasas de calcificación en muestras de *P. astreoides* durante este mismo período creciendo en Glover y Turneffe, dos plataformas carbonatadas aisladas. Sin embargo, la misma especie presenta tendencia de incrementos en las tasas anuales de calcificación en un arrecife costero en Placencia. *O. faveolata* en tanto, manifestó tendencias al incremento de las tasas de calcificación en las plataformas carbonatadas. No encontré relación entre el aumento de la temperatura y el crecimiento de las especies estudiadas a escala local. Se aportan elementos a la comprensión de las características de crecimiento y las estrategias de ambas especies en la zona.

Growth characteristics of *Porites astreoides* and *Orbicella faveolata* (Cnidaria: Scleractinia) in three coral reefs in Belize

ABSTRACT

Coral growth is controlled by a complex network of relationships with other corals in their competition for substrate. Additionally, coral growth is modulated by a set of conductors as environmental lighting, temperature, nutrient availability among others. Both, the composition of the coral community, and the way the community is controlled by environmental drivers have local character and every single species within it responds in a peculiar way to those interactions. The effects of these interactions can be measured at different time scales. To study the behavior of the variables of growth (skeletal extension rates and calcification) of coral species in time, we apply the approaches used in optical densitometry in sclerochronology on two coral species of importance for the Mesoamerican Reef. Thereafter, two alternative methods proposed by Carricart-Ganivet & Barnes (2007) and Carricart-Ganivet (2011) that includes calculating the coefficients of variation of the parameters studied were used to evaluate the performance of growth variables in *O. faveolata* and *P. astreoides* species, taking into account the progress made in understanding the growth strategy of these species in recent years. This study describes the correlations and trends identified in the coral growth of these species at the local level in three reefs of Belize during the period 1986-2010 using the aforementioned alternative methods. We found that for the species *O. faveolata*, was more accurate the method proposed in 2011, which eliminates the high variation of coral growth parameters, particularly extensions rates, which contradicted other studies on the growth strategy of the *Orbicella* genre. We find tendencies toward a decline in annual rates of calcification in samples of *P. astreoides* using the methodology of 2007 during this period growing in Glover and Turneffe, two carbonate platforms considered outer reefs. However, the same species presents increases in the annual rates of calcification in a coastal reef in Placencia. *O. faveolata*, meanwhile, showed a slight tendency to increase calcification rates in carbonate platforms using 2001 methodology. In search of an explanation for the dual nature of growth trends in *P. astreoides*, this study included an approach to the subject of the influence of temperature on the growth of species locally. We found that an increase of up to 0.41 ° C during this period, caused no effect in calcification for *O. faveolata* nor *P. astreoides*. The sensitivity of calcification rates, however, seem to respond to a gradient of distance from the coast. In conclusion, this study provides elements to understanding the growth characteristics and strategies of both species. This knowledge about the growth of these key species (hermatypic corals) could be useful for future studies and emphasizes the local character of the trends found in growth.

Introducción.

Los corales escleractínios son organismos complejos que crecen en una estrecha relación con sus pares y en cierta estabilidad del ambiente físico. El crecimiento de esos organismos se ve modulado por un conjunto de conductores ambientales (Grigg 1997, Lough & Barnes 2000, Carricart- Ganivet 2004). Tanto la composición de la comunidad coralina como la forma en que esta es controlada por los conductores ambientales tienen carácter local y cada especie en particular dentro de ella, responde de una manera específica a las interacciones con las variables físicas del entorno (Carricart-Ganivet 2007). La forma en que crecen esos organismos complejos es depositando una matriz esqueletal de carbonato de calcio lo largo de la vida del organismo. Knutson et al. (1972) descubrieron la presencia de un patrón de crecimiento anual en forma de pares de bandas de alta y baja densidad del mineral, observadas en radiografías de lajas de esqueletos coralinos. La información contenida en esas bandas de crecimiento anual de algunos corales puede ser utilizada a manera de “proxy” ambiental aportando información acerca de las condiciones ambientales en las cuales se depositó la matriz calcárea del esqueleto (Barnes & Lough 1996; Carricart- Ganivet & Merino 2001; Wórum et al. 2007). La aseveración sobre la utilidad del estudio de estas bandas ha sido desde entonces probada eficientemente por múltiples trabajos (Hudson 1981; Barnes & Lough 1996; Carricart-Ganivet et al. 1994, 2000). A la vez, la técnica de densitometría óptica desarrollada para el estudio de las bandas de crecimiento, ha sido mejorada y corregida (Carricart-Ganivet & Barnes 2007; Duprey et al. 2012) y se incorpora el conocimiento más reciente sobre las estrategias de crecimiento de algunas especies (Carricart- Ganivet 2011). Los avances en el campo de la esclerocronología y otros estudios, han permitido acotar inexactitudes en la medición de parámetros de crecimiento obtenidos mediante esclerocronología a partir del esclarecimiento de las estrategias adoptadas por una u otra especie. Para algunas especies, estudios complementarios sobre la forma en que invierten los recursos de calcificación y otros vinculados a detalles de su sistemática y fisiología como número constante de diseipmentos y distancia entre estos, han permitido establecer métodos más exactos de cálculo de los parámetros de crecimiento conduciendo a una mejor comprensión de los mecanismos que controlan el crecimiento de las especies y las

relaciones que existen entre las variables de crecimiento de una u otra especie (Lough & Barnes 2000; Dávalos-Dehullu et al. 2008).

Crecimiento de corales y variables de entorno.

Los principales conductores ambientales con efecto comprobado sobre el crecimiento de los corales son la luz y la temperatura (Dubinsky & Stambler 2011). El efecto visible de las variaciones en estas dos variables de entorno se identifica con afectaciones al crecimiento de las complejas estructuras esqueléticas (proceso de calcificación, biomineralización) de los corales hermatípicos. Algunas investigaciones han sugerido que la temperatura del mar es el principal control ambiental sobre el crecimiento en lugar de la radiación solar (Lough & Barnes 2000). Estudios anteriores, sin embargo, no fueron capaces de distinguir entre los efectos individuales de las variables luz y temperatura ambiental (Barnes & Crossland 1980; Yap & Gómez 1984). Estos criterios sobre diferente importancia atribuida a uno u otro conductor ambiental, podrían tener su explicación en la compleja relación entre los procesos fisiológicos que intervienen en la calcificación y la variedad de condiciones ambientales que enfrentan los corales hermatípicos en diferentes ambientes ecológicos (Cruz-Piñón et al. 2003).

La complejidad ecológica del entorno en el cual se desarrollan los corales tiende a ser simplificada y en términos de relación entre variables de crecimiento y variables físicas, en muchos estudios se analiza solo la temperatura superficial del agua del mar. Sin embargo, existen zonas con una complejidad elevada en términos de su ambiente físico químico, como la zona de Belice, dentro del Sistema Arrecifal Mesoamericano, donde esta complejidad de ambientes físico químicos es elevada y no debe ser desestimada.

Un proyecto integrado de investigación científica ejecutado en el área del Caribe (*"Future Of Reefs in Changing Environment"*- FORCE), con la participación de un amplio grupo de investigadores, estudió la caracterización de los diferentes ambientes y parámetros físicos como parte de sus resultados (Chollett et al. 2012; Mumby et al. 2014). Realizado en plataforma SIG (web), algunas de las salidas disponibles, representaron un primer intento de referenciar y representar datos de caracterización de los conductores ambientales para toda la cuenca del Caribe y en particular para el área del complejo arrecifal de Belice. El resultado permitió, en alguna medida, contextualizar variables de entorno de los hábitats donde crecen los arrecifes coralinos en la actualidad. En tal sentido, variables como la temperatura del mar y la transparencia del agua fueron puestas

en contexto junto a otras variables como disturbios mecánicos por el efecto crónico de acción de la energía de las olas y el efecto agudo del impacto de los huracanes. La inclusión de estas otras variables de entorno evidenció la presencia de patrones complejos en las variables físico químicas de entorno que modifican y modulan la respuesta fisiológica de los organismos sometidos a esas variables de entorno en dependencia de la distancia a la costa y de la latitud. En particular, resulta interesante el complejo patrón de exposición al oleaje presente en el área de los arrecifes de Belice producto de la presencia de plataformas carbonatadas aisladas en un gradiente latitudinal y de lejanía a la costa de un sector del arrecife (fig. 1).

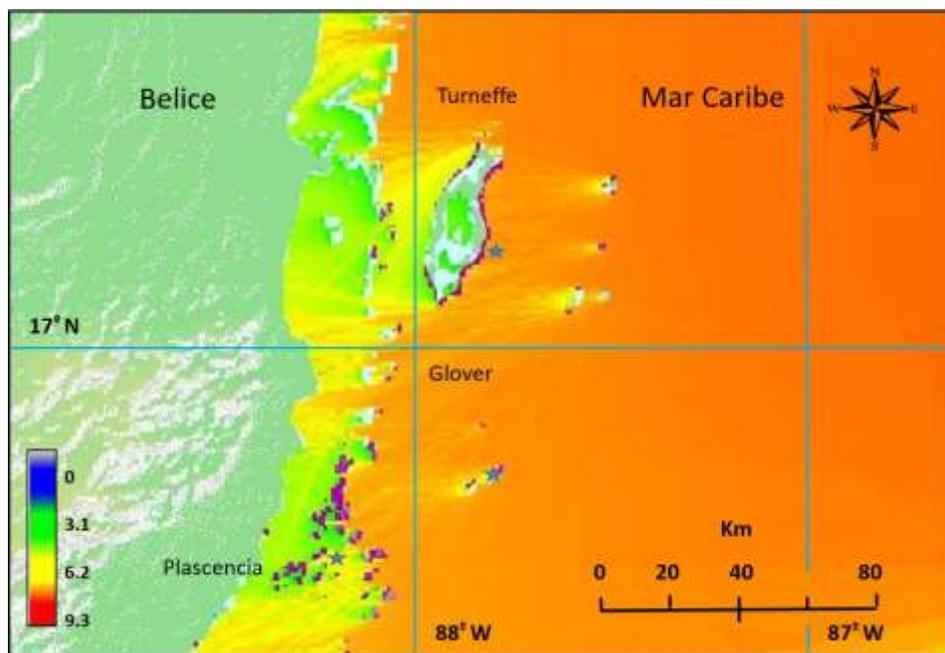


Fig.1 Patrones de exposición a las olas a escala logarítmica para un sector del Complejo Arrecifal de Barrera de Belice. Exposición a ondas_ $\ln (J / m^3)$. Modificado de <http://www.forceproject.eu/es/node/247>

La estabilidad ambiental de las formaciones arrecifales está cambiando drásticamente como resultado de un incremento de la variabilidad climática a escala global (aumento de la temperatura y de la concentración de CO_2 atmosférico) de las aguas de los océanos.

Entre las especies de corales es posible la existencia de diferentes estrategias y comportamientos locales adaptativos, vinculados a la epigenética de estos complejos organismos modulares como respuesta a ese incremento de la variabilidad climática (van

Oppen et al. 2015), por lo que no todas las especies sufren igualmente las variaciones ambientales, particularmente, en términos del incremento de la temperatura (Pandolfi et al. 2011; van Oppen et al. 2015). Algunas de las especies de mayor importancia en la región del Caribe por su amplia distribución y rol ecológico, entre ellas, *O. faveolata*, y *P. astreoides* ya rebasaron su óptimo de tolerancia térmica, evidenciado por una relación negativa entre sus tasas de calcificación y la temperatura superficial del mar (Wórum et al. 2007; Carricart- Ganivet et al. 2012). La especie *O. faveolata* es una especie de coral hermatípico utilizada como indicador del cambio global en el ambiente. Esta especie junto a otras de su género se considera entre las especies constructoras de arrecife más importantes la región del Caribe y el Atlántico tropical (Weil & Knowlton 1994) se encuentra que ocupan un mayor rango de distribución y ha pasado a los niveles de ocupación más elevados en la actualidad (Alvarez-Filip et al. 2013). *P. astreoides* es una especie que ha demostrado éxito en la colonización de los sistemas arrecifales del Caribe y presenta amplia distribución en el área (Green et al, 2008). Debido a que actualmente esas especies juegan un rol decisivo en la conformación estructural del arrecife, esto tendrá repercusión en los ecosistemas arrecifales. Varios modelos basados en información colectada en condiciones de campo, considerando abundancias relativas de especies, sugieren un cambio de estado en la composición de las formaciones coralinas en cuanto a dominancia de especies en el arrecife. Algunas especies “oportunistas” inducidas por el incremento de la temperatura (y otros factores), pasan a dominar el ecosistema marino, modificando la complejidad de este, es el caso de *P. astreoides* en el Atlántico y el Caribe en particular (Alvarez-Filip et al. 2013). Esta situación ha conducido a una disminución de la complejidad total de los arrecifes en los últimos 30 años.

Peculiaridades del bandeo en corales hermatípicos.

Los ecosistemas arrecifales están condicionados para su crecimiento y la complejidad de los organismos que los conforman por límites relativamente estrechos de conductores ambientales de su entorno físico químico en términos de luz, temperatura, salinidad, nutrientes y batimetría (Done 2011). La forma en que se desarrollan los arrecifes y crecen los corales es mediante la deposición de cristales de carbonato de calcio en una matriz de estructura esquelética mediante el proceso de calcificación (Wooldridge 2012). Este proceso de crecimiento es, como en todos los organismos vivos, un proceso

fisiológico sujeto a la disponibilidad de recursos y energía. En el caso de los corales, organismos complejos donde se desarrolla una simbiosis entre el animal (coral) y un alga (*Symbiodinium*), procesos colaterales como la fotosíntesis del alga participan de manera directa aportando los nutrientes y energía necesarios para la calcificación. En la aproximación más aceptada, este proceso de calcificación, tiene un control totalmente biológico regulado por controles ambientales como la iluminación y la temperatura (Colombo-Pallotta et al. 2010). El carácter cíclico y local del comportamiento de la temperatura en un ciclo anual, por tanto, se ve reflejado en la forma en que se deposita la matriz de carbonato en forma de bandas de alta y baja densidad de carbonatos de calcio. La disponibilidad de energía para la fisiología del coral, a partir de los productos aportados por la fotosíntesis, es un proceso limitado y de elecciones alternativas en términos de cómo se usa esa energía disponible, sea reproducción o crecimiento visto este último como la calcificación (Dávalos-Dehullu et al. 2008).

Existen, sin embargo, peculiaridades morfológicas de las especies de coral respecto al tamaño, la distancia entre los cálices y las características del coenosarco que repercuten en la forma en que crece cada especie.

En *Porites astreoides*, los pólipos son de alrededor de 1 mm de diámetro y viven en pequeños cálices blandos. Sus tecas están perforadas, de manera tal, que los pólipos adyacentes están conectados entre sí por una capa de tejido vivo, que penetra la parte superior del esqueleto y que se corresponde aproximadamente con la extensión de crecimiento de la colonia en unos 6 meses. El proceso de crecimiento de esta especie, en términos de formación de las bandas de densidad del esqueleto, está conformado por tres procesos de los cuales depende, (1) el incremento por adición de tejido nuevo a la extensión de la capa superficial del esqueleto de la colonia, (2) el engrosamiento de la capa del esqueleto adyacente a la capa más externa donde interactúa y penetra el tejido vivo en el esqueleto y (3), la extensión de la banda relativamente estrecha de tejido alrededor de la superficie interior de la colonia a causa de la elevación periódica y abrupta de su margen inferior (Taylor et al. 1993). El tiempo de contacto del tejido vivo con el esqueleto está integrado a una periodicidad anual controlada por factores ambientales, como los ciclos anuales de la luz y la temperatura que responden usualmente a una función sinodal. Siendo ciclos reiterativos a lo largo de un período, esto influye en la formación de las bandas que resultan entonces de las variaciones en grosor de los

elementos del esqueleto cubiertos por el tejido vivo durante los diferentes períodos del ciclo. Las bandas son el resultado de variaciones en el engrosamiento de los elementos esqueléticos en toda la profundidad de esta capa de tejido en contacto con el esqueleto (Barnes & Lough 1993).

Los corales masivos del género *Orbicella* son considerados como los corales hermatípicos más importantes del Atlántico (Goreau et al. 1959). *Orbicella faveolata* (Ellis & Solander 1786) difiere en su forma de crecimiento de *P. astreoides* pues, sus pólipos, además de poseer un tamaño mayor, se encuentran separados, aislados dentro de una teca sólida, solo conectados por una capa externa de tejido que no penetra en el esqueleto, las bandas de densidad en *O. faveolata* resultan de las variaciones en el grosor de los disepimientos debajo de esta fina capa de tejido por lo que las bandas de densidad se forman instantáneamente cerca de la superficie, debajo de la fina capa de tejido y su espesor resulta de las variaciones de grosor de los disepimientos formados entre ese fino tejido y el resto del esqueleto. Como el tejido vivo no penetra en el esqueleto o matriz depositada, el sitio de calcificación se encuentra más cercano al medio circundante y la deposición de las nuevas capas coincide con el tiempo aparente de formación de las bandas. La información contenida en las bandas, por tanto, suele ser de menor complejidad de interpretación respecto a las variaciones de densidad y los cambios en la química del esqueleto (Dávalos-Dehullu et al. 2008).

De manera general, y posiblemente vinculadas a las diferencias en la forma de crecimiento de las colonias de *P. astreoides* y *O. faveolata*, existen dos estrategias diferentes de crecimiento a partir de este proceso de biomineralización: (1) los recursos de energía necesarios para crecer son invertidos en un incremento de la extensión lineal y una calcificación más rápida durante el verano como el caso de *P. astreoides* quien tiende a ocupar amplios espacios rápidamente, o bien (2), el incremento de calcificación en la época de mayor temperatura es invertido en un incremento de la densidad esquelética, conservando una tasa de crecimiento estable durante el año, estrategia seguida por *O. faveolata* (Carricart-Ganivet 2004; Carricart-Ganivet 2007; Dávalos-Dehullu et al. 2008).

Adicionalmente, para *O. faveolata* se ha asociado la formación de bandas de alta densidad con la época de mayor temperatura del verano debido a un incremento de la calcificación devenido en la formación de estructuras más gruesas y esqueletos más

densos (Carricart-Ganivet 2007; Dávalos-Dehullu et al. 2008). El uso de los recursos energéticos para fines fisiológicos concurrentes como reproducción y crecimiento en esta especie ha sido utilizado para explicar las causas de la formación de las bandas de baja densidad en *O. faveolata*. Como resultado de desviar los recursos en la época previa a reproducirse, según los autores del trabajo, en el mes de septiembre se obtienen bandas de densidad significativamente menores para esa especie. Carricart-Ganivet (2004) reportó el uso de los mismos recursos de calcificación para un incremento en la densidad de los esqueletos en el verano mientras que Wórum et al. (2007) demuestra que ese incremento de los máximos locales de temperatura se refleja a su vez en un incremento de las tasas de calcificación. Mientras la densidad varía a lo largo del tiempo, la tasa de extensión anual para esta especie suele ser una variable conservadora.

Relación entre las variables de crecimiento y ambiente físico.

Los estudios previos orientados a la descripción de las características del crecimiento de especies de corales hermatípicos en el Atlántico se han encaminado a describir la relación entre los tres parámetros que caracterizan este proceso de crecimiento (Elizalde-Rendón et al. 2010; Carricart-Ganivet & González-Díaz 2009). Para *O. faveolata* las variaciones en las tasas de calcificación presentaron una relación más directa con la variación de las tasas de extensión que con la densidad (Carricart-Ganivet et al. 2000) aunque en ese trabajo no se consideraron las limitaciones de la metodología aplicada para el cálculo de los valores de extensión esquelética los cuales presentaron altos coeficientes de variación. Para *P. astreoides* creciendo en el Atlántico Oeste, Elizalde-Rendón et al. (2010) encontraron una relación entre parámetros de crecimiento similar a la que muestran especies masivas de *Porites* en el Indo Pacífico, sugiriendo una misma estrategia de crecimiento para el género, independiente de la zona geográfica, con una estrategia de crecimiento donde los recursos de calcificación son invertidos en tasas de extensión. En ese trabajo se documentó un comportamiento más conservador de la densidad con menores coeficientes de variación.

Usualmente, además, se contextualiza ese comportamiento de las variables de crecimiento con variables ambientales de entorno (Carricart-Ganivet & Merino 2001; Lough & Cooper 2011). Los análisis retrospectivos de las condiciones ambientales puntuales en que se desarrollaron las colonias han demostrado vínculos con variables como temperatura, profundidad, turbidez, tasa de sedimentación, nutrientes y exposición

al oleaje (Carricart-Ganivet 2007). En particular, varios trabajos han sido encaminados a establecer relaciones entre las variables de crecimiento (extensión, calcificación) obtenidas mediante la técnica de densitometría óptica utilizada en estudios de esclerocronología de corales contra series de tiempo de la temperatura. Para ello se utilizaron diferentes bases de datos de temperatura del agua superficial de los océanos (SST).

Los corales escleractínidos son organismos estenotérmicos pero presentan cierta adaptación local a altas temperaturas de acuerdo con su historia de exposición térmica (Coles & Jokiel 1977), lo que les permite enfrentar variaciones térmicas del ambiente en un determinado rango y frecuencia (Wórum et al. 2007). No existe una temperatura ideal para todos los corales, sino que cada especie tiene un umbral de adaptación a regímenes locales de temperatura (Carricart-Ganivet 2004). Las tasas de calcificación del género *Orbicella* son más sensibles que las tasas de calcificación de *Porites* a incrementos de temperatura (Lough and Barnes 2000) pero de forma general, existe una respuesta en la relación (Wórum et al. 2007; Lough and Cooper 2011; Carricart-Ganivet et al. 2012). Como resultado de esos estudios sobre el comportamiento de las tasas de calcificación se ha podido establecer que los máximos de calcificación se corresponden con los máximos de temperatura promedio a escala local. El papel de otras variables ambientales como la presencia de un gradiente latitudinal ha sido aclarado y vinculado a los efectos de la temperatura sobre las tasas de extensión y calcificación de los corales hermatípicos (Elizalde-Rendón et al. 2010). Otros factores ambientales como el tipo de sustrato sobre el que se desarrolló el arrecife, la presencia de nutrientes y las tasas de sedimentación, así como la ubicación relativa en un gradiente persistente de oleaje y la distancia de la costa repercuten sobre la complejidad del ecosistema y la respuesta “*stretching modulation*” de las variables de crecimiento (Carricart-Ganivet & Merino 2001; Cruz-Piñón et al. 2003). También se ha evaluado la influencia de la temperatura sobre las variables de crecimiento en corales según el tipo de hábitat donde estos se desarrollan, sea en arrecifes exteriores o arrecifes costeros (Castillo et al. 2011).

Influencia del tipo de hábitat en el crecimiento de corales hermatípicos.

Estudios recientes han desarrollado análisis más complejos que incorporan gradientes de profundidad y gradientes de lejanía de la costa. Esos estudios consideran el tipo de hábitat arrecifal y el grado de protección natural diferenciando entre arrecifes “*in*

shore” donde habitan organismos euritérmicos y arrecifes “*off shore*” donde habitan organismos estenotérmicos. En general, dependiendo del ambiente arrecifal donde se encuentran, los corales de zonas poco profundas, de menos de 10 metros, ubicados a barlovento, en el lado oceánico de la cresta del arrecife están expuestos a una alta actividad de onda, y residen en un ambiente más fresco y térmicamente estable. En contraste, los ambientes arrecifales de sotavento con aguas menos profundas tienen una circulación más restringida y una mayor variabilidad térmica (Castillo et al. 2011). Para un sector de arrecife de Belice, analizando una especie de coral escleractinio - *Siderastrea siderea*, Castillo et al (2011) encontraron una mayor disminución en las tasas de extensión esquelética de las colonias presentes en la zona del arrecife frontal respecto a las tasas de extensión de las colonias ubicadas en el arrecife posterior en un ambiente costero. Los autores lo atribuyen a una mayor adaptación y a la resiliencia de aquellas colonias sometidas a períodos continuados de estrés térmico. La excesiva susceptibilidad de las colonias dentro de un ambiente más estable como el arrecife frontal puede, según el autor, ser indicativo de una incapacidad de tolerar el estrés térmico provocado por el incremento de la temperatura.

Al menos otros dos estudios han encontrado que los arrecifes interiores se caracterizan por una alta tasa de extensión esquelética mientras que los arrecifes exteriores presentan una menor tasa de extensión esquelética (Cruz-Piñón et al. 2003; Manzello et al. 2015). Los autores citados señalan como causa probable la existencia de condiciones sub óptimas de luz como resultado de la presencia de nutrientes y otras sustancias disueltas en la columna de agua. La presencia de nutrientes actúa modificando el patrón de luz que reciben las colonias en zonas cercanas a fuentes de emisión de esos nutrientes y otras sustancias disueltas en la columna de agua, como taninos. La ubicación define, por tanto, una diferenciación en el grado de vulnerabilidad de estos organismos ante las variables ambientales en las que se desarrollan localmente los arrecifes.

Castillo et. al.(2012) evaluó el comportamiento de las variables de crecimiento en *Siderastrea siderea*, analizando la relación entre extensión esquelética y temperatura en las diferentes zonas del arrecife (“*fore reef*”, “*back reef*” y “*nearshore reef*”). El estudio aborda un conjunto de causas potenciales de carácter abiótico que pueden influir en el crecimiento de los corales además del aumento de la temperatura o sus variaciones:

diferencias en la atenuación de la luz, cambios de régimen hidráulico, incrementos de la sedimentación, eutrofización, aumento de la contaminación y sus efectos combinados.

Otros conductores ambientales como un gradiente de energía hidráulica (corrientes y oleaje), además de la temperatura, han sido sugeridos como causas de un determinado comportamiento en las variables de crecimiento de varias especies de corales hermatípicos. (Lough & Barnes, 2000; Carricart-Ganivet, 2007) plantean que incrementos en la tasa de extensión de los corales pueden atribuirse a incrementos en la claridad del agua con la distancia desde la plataforma. Carricart Ganivet & Merino (2001), sin embargo, sostienen al respecto que como respuesta a ambientes desfavorables (sedimentos suspendidos y disponibilidad de luz), los corales responden extendiendo más sus esqueletos, mientras utilizan iguales o menores cantidades de carbonato de calcio, con la consecuente reducción de la densidad del esqueleto. Los autores acuñaron el término de “*stretch modulation*” para referirse al proceso descrito, mediante el cual, al menos algunas especies en un ambiente “sub óptimo” en términos de disponibilidad de luz ,respondieron con una disminución de la densidad esquelética acompañada de un incremento de la extensión esquelética, hipotéticamente provocada por un exceso de nutrientes, sedimentación y disminución de la luz disponible las condiciones inapropiadas del ambiente.

Justificación.

En el contexto actual de amenaza que representa el cambio climático que enfrentan los ecosistemas arrecifales, resulta de importancia evaluar el comportamiento de las variables de crecimiento de especies hermatípicas como *O.faveolata* (y *P.astroides*) y su relación con los conductores ambientales debido al rol importante de esos organismos como responsables de la complejidad estructural del arrecife.

Este estudio, respecto a la relación entre crecimiento de corales y los conductores ambientales, asume la hipótesis planteada en investigaciones previas similares, de que las variables de crecimiento de las especies en la zona, presentarían un comportamiento directa y claramente influenciado por la temperatura del mar.

El estudio abarca muestras de dos tipos de arrecife localizados en la zona de Belice y analiza variables de crecimiento en un ambiente arrecifal de sotavento en la zona posterior del arrecife de barrera y en dos arrecifes de borde localizados en la región de barlovento de las plataformas carbonatadas aisladas de Glover y Turneffe. Estas plataformas carbonatadas aisladas de la costa actúan como corredores biológicos entre las áreas de biodiversidad de la región y ofrecen numerosos servicios ecosistémicos. Presentan la mayor cobertura de coral de todo Belice, por encima de 16 % (Kramer et al. 2015), por lo que el estudio de la tendencia de las tasas de calcificación y crecimiento de corales en las mismas reviste particular interés para futuros pronósticos y análisis.

Adicionalmente, el estudio realiza un análisis de las variables de crecimiento mediante variantes de la técnica de densitometría óptica descritas por Carricart-Ganivet & Barnes (2007) y Carricart-Ganivet (2011) para la especie *O. faveolata*. El análisis comparativo resulta necesario debido a recientes avances en el conocimiento de la base fisiológica de los mecanismos de crecimiento de esa especie.

Objetivos.

Objetivo General.

- ☞ Analizar retrospectivamente los patrones de crecimiento de los corales *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides* en diferentes tipos de arrecifes y ambientes arrecifales dentro del Complejo Arrecifal de Barrera de Belice

Objetivos específicos.

1. Analizar mediante densitometría óptica (aplicando la corrección propuesta por Duprey et al. 2012) los parámetros de crecimiento (tasas de extensión esquelética y tasas de calcificación) de muestras de los corales hermatípicos *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides*, creciendo a 10 m de profundidad en el arrecife de Belice (Glover, Cayo Moho en Placencia y Cayo Blackbird en Turneffe, Belice).
2. Evaluar las tasas de extensión esquelética, densidad y tasas de calcificación de la especie *O. faveolata* considerando los coeficientes de variación de esas variables obtenidas mediante los métodos propuestos por Carricart-Ganivet & Barnes (2007) y Carricart-Ganivet (2011).
3. Analizar las relaciones entre parámetros de crecimiento para las dos especies en los sitios estudiados.
4. Analizar las tendencias presentes en tasas de calcificación durante el período estudiado para las especies objeto de estudio en los ambientes arrecifales que ocupan.
5. Evaluar la relación entre las tasas de calcificación de los corales hermatípicos *Orbicella faveolata* y *Porites astreoides* y la temperatura del agua superficial del océano (SST) en los sitios de Glover, Cayo Moho (Placencia) y Cayo Blackbird (Turneffe) en el complejo arrecifal de Belice.

Materiales y Métodos.

Área de Estudio.

El complejo Arrecifal de la Barrera de Belice incluye el arrecife de barrera mejor estructurado en el Caribe y tres plataformas carbonatadas aisladas rodeadas por arrecifes de borde y con numerosos arrecifes de parche en sus lagunas centrales y la zona de sotavento (Gischler & Hudson 2004; Blanchon (com.pers). Se desarrolla desde la costa con una amplitud que varía en un rango entre 10 y 32 km de ancho, extendiéndose por una distancia de 220 km paralelos a la costa continental. Cubre un área de 22 800 Km².

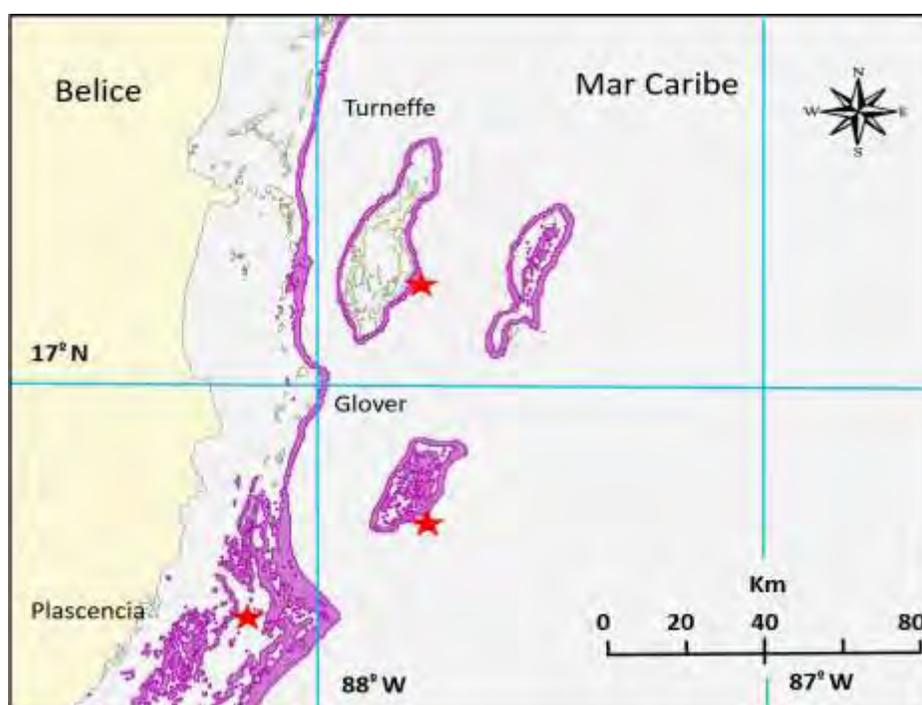


Fig. 2. Localización de los sitios de toma de las muestras. Plataforma carbonatada Glover; Cayo Blackbird, plataforma carbonatada Turneffe; Cayo Moho, Placencia. El color violáceo muestra la presencia de formaciones arrecifales. (<http://webgis.force-project.eu/forcewebgis.html>)

Dentro del arrecife de Belice, el arrecife de borde discontinuo que rodea la plataforma carbonatada aislada de Glover (16°45'13.42"N 87°47'14.03"W) posee el crecimiento arrecifal más desarrollado y el de mayor variedad de todos los tipos de arrecifes en el Caribe (Dahl et al. 1974). La formación está situada a 45 Km de la costa con una superficie de 212 km². Similar formación acoge el Cayo Blackbird (17°18'20.7"N

87°48'00.95"W) en Turneffe (Fig. 2). Cayo Moho (16°29'04.1"N 88°09'59.39"W) cerca de la península de Placencia se caracteriza por la presencia de arrecifes de parche.

La elección de los sitios de muestreo permite analizar crecimiento de corales en ambiente de barlovento expuesto a alta energía de oleaje, huracanes y corrientes marinas con temperaturas ms estables en el caso de las plataformas carbonatadas aisladas y ambiente de sotavento con una circulación menor y controlada con menor exposición al oleaje y los huracanes y una temperatura variable.

Colecta de muestras de corales.

Las muestras utilizadas en este trabajo fueron colectadas por el doctor Maoz Fine de la Facultad de Ciencias de la Vida de la Universidad Bar-Ilan de Israel dentro del marco del proyecto FORCE, en mayo de 2011, siguiendo los procedimientos de colecta y con equipamiento suministrado por el laboratorio de Esclerocronología del ICMYL.

El procedimiento de extracción y obtención de las muestras incluye el uso de un taladro neumático de mano con barril de filo diamantado operado por el buzo. Se extrajeron tres núcleos de diámetro 3 cm y aproximadamente 20 cm de longitud para cada especie en cada sitio a 10 metros de profundidad. A esta profundidad ha sido documentado que ocurren las tasas de crecimiento máximas (Lough & Cooper 2011). La perforación de las colonias se realizó en la dirección del eje máximo de crecimiento. En este eje se obtienen los patrones de bandeo más claros (Wórum et al. 2007; Carilli et al. 2010).

Metodología de densitometría óptica Carricart & Barnes (2007)

De cada muestra se obtuvo una laja de grosor variable entre 0.35 y 0.48 mm por medio de una sierra de filo diamantado para cortar roca. Para obtener el grosor real en milímetros de cada segmento de la laja se utilizó un micrómetro Digimatic Mitutoyo. Posteriormente, las lajas obtenidas se radiografiaron con un equipo de rayos X (GE HungayRt Medical Systems). Para establecer patrones conocidos de densidad en cada radiografía se incluyó una cuña testigo de concha de almeja gigante *Tridacna máxima* como estándar por poseer una densidad de aragonita conocida (2.82 g cm^{-3}), lo que permite obtener patrones de densidad absoluta de las lajas coralinas (Carricart-Ganivet & Barnes 2007).

Las radiografías se digitalizaron a 75 dpi (Kodak Direct View Classic Cr System) y las imágenes digitales obtenidas por este método fueron procesadas con la ayuda del software libre GIMP2 para convertirlas a verdadera escala de grises con lo que se conserva la resolución de la imagen sin modificar los tonos. Posteriormente, a las imágenes se les realizó la corrección de dos errores asociados a la heterogeneidad en la irradiancia recibida por la placa de rayos X usando la técnica propuesta por Duprey et al. (2012). Esos errores son conocidos como efecto tacón y efecto del inverso de la distancia al cuadrado respecto a la fuente emisora de radiación. El primer error está asociado a un gradiente de atenuación que se genera de ánodo a cátodo, resultado de lo cual, la irradiancia es mayor del lado del ánodo y va disminuyendo conforme se acerca al cátodo. El segundo efecto se genera por recibir la placa mayor irradiancia en el centro al encontrarse este lugar de la placa relativamente más cerca de la fuente emisora que las áreas periféricas. (Carricart-Ganivet & Barnes 2007).

Las bandas de densidad anuales fueron determinadas midiendo la densidad óptica a lo largo de una pista de 4 mm de ancho. La densidad óptica varía en función de la densidad esquelética, por lo que lo obtenido fue un gráfico con el perfil de densidad promediando los datos de densidad óptica de los píxeles dentro de la pista, localizados a la misma distancia del margen superior de la laja. La tasa de extensión esquelética se determinó midiendo la distancia lineal entre valores máximos consecutivos de densidad en *O. faveolata* y mínimos de densidad en *P. astreoides*. Consecutivamente, los valores de cada máximo (*O. faveolata*) o mínimo (*P. astreoides*) fueron cotejados contra la imagen *.jpg de la pista para correlacionar efectivamente su correspondencia a una banda de alta o baja densidad de la laja. Una vez completado este paso, se procedió al fechado correspondiente y las secuencias utilizadas en los análisis de tendencias de crecimiento (tasas de extensión y tasas de calcificación). La tasa de calcificación anual de cada banda ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) se obtuvo a partir del valor de extensión esquelética (cm año^{-1}) y el promedio de los valores de densidad esquelética ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) calculados según se explicó anteriormente.

La extensión esquelética en *Orbicella faveolata*.

Los avances recientes respecto a la forma en que *O. faveolata* utiliza los recursos disponibles para calcificación, bajo condiciones similares de ambiente físico (profundidad,

luz) manteniendo una tasa de extensión esquelética más o menos constante y variando la densidad esquelética a lo largo de un período de tiempo de un año (Dávalos-Dehullu et al. 2008), permiten realizar un análisis exhaustivo de la variabilidad en el comportamiento de las tasas de extensión esquelética para *O. faveolata*.

Con el objetivo de analizar la variabilidad de este parámetro de crecimiento obtenido mediante densitometría óptica para las muestras de *O. faveolata*, siguiendo a Carricart-Ganivet (2011), se correlacionaron la mayor cantidad de picos máximos de la serie de promedios mensuales de temperatura local (SST) obtenidos de la base de datos de temperatura HadISST (*Hadley Centre Sea Ice and Sea Surface Temperature data set*) con la mayor cantidad de picos de densidad de la serie de densidad obtenida mediante la densitometría óptica y se identificó la distancia correspondiente al mes conocido en la serie de densidad. Este procedimiento se basa en el supuesto teórico avalado por múltiples estudios previos de que el máximo de temperatura (SST) provoca los valores máximos de densidad para esta especie en particular (Wórum et al. 2007). Una vez ubicados los valores de extensión correspondientes a los meses conocidos de cada año, se calcularon la tasa de extensión del período conocido y el promedio de densidad correspondiente a ese período para la serie de datos. Para ejecutar este procedimiento resulta necesario poder identificar un período de tiempo exacto en la serie y teniendo en cuenta que el mayor número de máximos de temperatura para los sitios durante el período analizado fue en septiembre, se realizaron los cálculos promediando los valores de las variables de crecimiento de septiembre a septiembre. El producto de esos dos parámetros resultó la tasa de calcificación anual real de cada banda de crecimiento.

Posteriormente se calculó el coeficiente de variación de cada parámetro de crecimiento. Este coeficiente ha sido utilizado en varios estudios para describir la variabilidad de los parámetros de crecimiento respecto a un valor promedio en un período de tiempo determinado (Cooper et al. 2008; Horta-Puga & Carriquily 2008; Carricart-Ganivet 2011).

El coeficiente de variación para cada parámetro se calculó mediante la fórmula:

$$\text{CVA (\%)} = (\text{DESVEST}_{(VC)} / \text{PROMEDIO}_{(VC)}) * 100$$

Dónde:

CVA (%) es Coeficiente de variación del parámetro de crecimiento (extensión, densidad y calcificación)

DESVEST- desviación estándar de la muestra durante el período

PROMEDIO – promedio de los valores de la variable de crecimiento analizada durante el período

VC: variable de crecimiento (extensión, densidad, calcificación)

Los coeficientes de variación de cada parámetro fueron calculados para los valores obtenidos por ambas técnicas. El objetivo de esta comparación fue definir con cual método existía una mejor afinidad con los preceptos teóricos y experimentales conocidos para esta especie en términos de su estrategia de crecimiento con una tasa más o menos constante de extensión esquelética en el tiempo.

Temperatura Superficial del agua de los océanos (SST).

Tres hojas de datos de temperatura del agua superficial del mar (SST) asociados a los sitios de extracción de las muestras (Plascencia, Glover y Turneffe), obtenidas de la base de datos de temperatura del *Hadley Centre Sea Ice and Sea Surface Temperature* (HadISST) fueron utilizadas para evaluar las tendencias locales de temperatura del mar. Los datos son el valor promediado de los valores de temperatura en una cuadrícula de un grado de latitud por un grado de longitud. Los datos fueron tomados de la Oficina Meteorológica del Reino Unido. Para el estudio se utilizaron series de promedios corridos de tres meses correspondientes a las cuadrículas 17°5'N 87°5W y 16°5'N 87°5W en el período 1985 hasta 2010 (15 años).

Análisis estadístico de los datos.

Los análisis estadísticos se realizaron mediante el uso del software de análisis estadístico STATGRAPHICS Centurion XV Versión 15.2.05. Para cada relación entre dos variables se crecimiento se efectuó un análisis de regresión simple entre variables de crecimiento por sitio y especie. Similar análisis se efectuó para comparar los datos de temperatura de las series de tiempo obtenidos de HadISST para el período 1985 al 2010. Para comparar las temperaturas de los tres sitios entre sí, el análisis ejecutado consistió en un ANOVA de una vía para determinar diferencias significativas de las medias de temperatura y posteriormente una comparación de líneas de regresión (Análisis de regresión Múltiple) de la temperatura para el período analizado en búsqueda de

diferencias en la sensibilidad local en términos de la variabilidad de la temperatura a través de diferencias entre los coeficientes de la pendiente de regresión lineal de los tres sitios (Glover, Turneffe, Placencia).

Índices maestros cronológicos

Esta técnica fue utilizada en este trabajo de manera similar a otros estudios previos de esclerocronología para eliminar el error producido por diferencias en el tamaño de las muestras y permitió obtener tendencias de valores estandarizados del comportamiento de las tasas de calcificación de ambas especies a lo largo del período analizado. Para ello se obtuvieron promedios corridos de 3 años para cada caso y variable. Utilizando esta técnica se construyeron los gráficos de índices cronológicos maestros, “index master chronology” siguiendo a (Dodge & Lang, 1983; Tomascik, 1990).

Resultados.

Análisis de la extensión esquelética para la especie *O. faveolata*.

La tabla 1 muestra los valores promedio de las tasas de extensión, densidad esquelética calculada y tasas de calcificación anuales obtenidos para *O. faveolata* siguiendo la técnica descrita por Carricart-Ganivet (2007). Para Glover, la tasa de extensión anual varió entre 0.51 cm año⁻¹ en el 2002 y 1.10 cm año⁻¹ en el 2000 con un promedio para período 1986 – 2010 de 0.73 ± 0.15 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación relativamente alto (CVA% = 20.15%). Para Turneffe, la tasa de extensión anual varió entre 0.40 cm año⁻¹ en el 1988 y 0.79 cm año⁻¹ en 1996 y 2001 con un promedio para período 1981 – 2010 de 0.55 ± 0.12 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación también relativamente alto (CVA% = 21.48 %).

La tabla 2 muestra los valores promedio de las tasas de extensión, densidad esquelética calculada y tasas de calcificación anuales obtenidos para *O. faveolata* siguiendo la técnica descrita por Carricart-Ganivet (2011). Para Glover, la tasa de extensión anual varió entre 0.72 cm año⁻¹ en el año 1990 y 0.80 cm año⁻¹ en el 2008 con un promedio para período 1987 – 2010 de 0.76 ± 0.02 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación bajo (CVA% = 2.67 %). Para Turneffe, la tasa de extensión anual varió entre 0.60 cm año⁻¹ en 1981 y 0.65 cm año⁻¹ en 2010 con un promedio para período

1981 – 2010 de 0.63 ± 0.02 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación también bajo (CVA% = 3.05 %).

Tendencias en los parámetros de crecimiento de *O. faveolata* y *P. astreoides*.

Los valores promedio de las variables de crecimiento obtenidos mediante la técnica propuesta por Carricart – Ganivet (2011) para *O. faveolata* en las plataformas carbonatadas aisladas durante el período 1985 – 2010 se muestran en la tabla 3. Para esta especie no se logró realizar el análisis de las muestras correspondientes al otro sitio (Plascencia) debido a que las mismas no cumplían con los requerimientos para aplicar la técnica de esclerocronología. Algunas de las lajas de este otro sitio no presentaron claridad definida para la banda de densidad correspondiente al año de colecta de las muestras. Otras lajas no tenían definido un eje de crecimiento que coincidiese con el núcleo colectado y/o presentaron ruptura física de la muestra imposibles de corregir mediante métodos digitales como la suma de pistas complementarias. El número total de muestras analizadas fue de $n = 5$.

CARRICART & BARNES 2007

AÑO	Glover 2			Glover 3			GLOVER PROMEDIOS			Turneffe 1			Turneffe 2			Turneffe 3			TURNEFFE PROMEDIOS		
	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIF. (g cm ² año ⁻¹)
2010	0.92	1.26	1.16	0.69	1.04	0.72	0.80	1.15	0.94	0.72	2.16	1.56	0.32	1.87	0.59	0.32	1.87	0.59	0.45	1.96	0.91
2009	0.92	1.21	1.11	0.47	1.23	0.58	0.70	1.22	0.84	0.59	2.09	1.23	0.44	1.65	0.72	0.44	1.65	0.72	0.49	1.80	0.89
2008	0.77	1.23	0.95	0.82	1.01	0.83	0.80	1.12	0.89	0.47	1.94	0.91	0.89	1.49	1.32	0.89	1.49	1.32	0.75	1.64	1.18
2007	0.70	1.23	0.87	0.70	0.98	0.69	0.70	1.11	0.78	0.52	1.96	1.02	0.59	1.67	0.98	0.59	1.67	0.98	0.56	1.77	0.99
2006	0.92	1.24	1.14	0.84	1.01	0.84	0.88	1.12	0.99	0.59	1.79	1.05	0.64	1.40	0.89	0.64	1.40	0.89	0.62	1.53	0.94
2005	0.55	1.29	0.72	0.50	0.92	0.46	0.53	1.11	0.59	0.92	1.70	1.57	0.34	1.21	0.41	0.34	1.21	0.41	0.53	1.38	0.79
2004	0.96	1.15	1.09	0.59	0.91	0.53	0.77	1.03	0.81	0.74	1.78	1.31	0.28	1.28	0.36	0.28	1.28	0.36	0.44	1.44	0.68
2003	0.92	1.11	1.02	0.79	1.06	0.84	0.85	1.09	0.93	0.62	1.67	1.04	0.47	1.30	0.61	0.47	1.30	0.61	0.52	1.42	0.75
2002	0.55	1.03	0.57	0.47	1.02	0.48	0.51	1.02	0.52	0.35	1.72	0.61	0.82	1.30	1.07	0.82	1.30	1.07	0.66	1.44	0.91
2001	0.82	1.11	0.92	0.57	0.82	0.47	0.70	0.97	0.69	0.87	1.89	1.64	0.75	1.54	1.16	0.75	1.54	1.16	0.79	1.65	1.32
2000	1.01	1.18	1.19	1.19	0.48	0.58	1.10	0.83	0.88	0.84	1.96	1.64	0.49	1.49	0.73	0.49	1.49	0.73	0.60	1.65	1.03
1999	0.70	1.11	0.78	0.70	1.06	0.75	0.70	1.08	0.76	0.72	2.03	1.46	0.39	1.58	0.61	0.39	1.58	0.61	0.50	1.73	0.89
1998	0.30	0.93	0.28	0.82	0.81	0.66	0.56	0.87	0.47	0.54	2.10	1.12	0.37	1.43	0.53	0.37	1.43	0.53	0.42	1.66	0.73
1997	0.79	1.16	0.92	0.54	0.68	0.36	0.66	0.92	0.64	0.80	1.82	1.46	0.65	1.26	0.83	0.65	1.26	0.83	0.70	1.45	1.04
1996	0.79	1.37	1.08	0.72	0.57	0.41	0.75	0.97	0.74	0.87	1.71	1.49	0.75	1.14	0.86	0.75	1.14	0.86	0.79	1.33	1.07
1995	0.69	1.32	0.91	0.55	0.44	0.24	0.62	0.88	0.58	0.57	2.03	1.16	0.52	1.53	0.79	0.52	1.53	0.79	0.54	1.69	0.91
1994	0.82	1.25	1.03	0.29	0.66	0.19	0.55	0.96	0.61	0.59	1.87	1.10	0.25	1.28	0.32	0.25	1.28	0.32	0.36	1.48	0.58
1993	0.80	1.26	1.01	0.82	0.84	0.69	0.81	1.05	0.85	0.37	1.65	0.61	0.40	1.21	0.49	0.40	1.21	0.49	0.39	1.35	0.53
1992	0.80	1.21	0.97	0.37	0.90	0.33	0.59	1.05	0.65	0.35	1.89	0.67	0.52	1.03	0.53	0.52	1.03	0.53	0.46	1.31	0.58
1991	1.04	1.10	1.15	0.87	1.26	1.10	0.96	1.18	1.12	0.45	1.83	0.83	0.74	1.06	0.78	0.74	1.06	0.78	0.64	1.32	0.80
1990	0.60	1.05	0.63	0.57	1.11	0.63	0.59	1.08	0.63	0.82	1.72	1.41	0.25	1.32	0.33	0.25	1.32	0.33	0.44	1.45	0.69
1989	0.86	0.98	0.84	0.96	0.84	0.80	0.91	0.91	0.82	0.30	1.64	0.50	0.77	1.01	0.78	0.77	1.01	0.78	0.61	1.22	0.68
1988	0.70	0.94	0.66	0.59	1.04	0.61	0.65	0.99	0.64	0.50	1.63	0.82	0.30	1.10	0.33				0.40	1.37	0.58
1987	0.84	1.07	0.90	0.59	1.00	0.59	0.71	1.04	0.74	0.54	1.48	0.80	0.85	1.06	0.91				0.70	1.27	0.85
1986	0.64	1.11	0.71							0.49	1.37	0.67	0.62	1.14	0.71				0.55	1.26	0.69
1985										0.45	1.69	0.76	0.75	1.15	0.87				0.60	1.42	0.82
1984										0.80	1.68	1.35	0.49	0.92	0.45				0.65	1.30	0.90
1983										0.50	1.76	0.88	0.39	0.97	0.38				0.44	1.37	0.63
1982										0.62	1.78	1.10	0.39	1.11	0.43				0.50	1.44	0.77
1981													0.50	1.22	0.61				0.50	1.22	0.61
PROMEDIO	0.78	1.16	0.91	0.67	0.90	0.60	0.73	1.03	0.76	0.60	1.80	1.09	0.53	1.29	0.68	0.53	1.37	0.71	0.55	1.48	0.83
DESVEST	0.16	0.12	0.22	0.20	0.21	0.21	0.15	0.10	0.16	0.18	0.18	0.35	0.19	0.23	0.26	0.20	0.22	0.27	0.12	0.19	0.19
CVA(%)	21.22	9.98	24.10	30.12	23.72	35.34	20.15	9.92	21.19	29.06	10.11	31.51	36.38	17.98	38.34	37.39	16.28	37.70	21.48	12.86	23.16

Tabla 1. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart & Barnes (2007), por sitio para *Orbicella faveolata* en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.

CARRICART 2011

Año	Glover 2			Glover 3			GLOVER PROMEDIOS			Turneffe 1			Turneffe 2			Turneffe 3			TURNEFFE PROMEDIOS		
	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)	EXTENSIÓN (cm año ⁻¹)	DENSIDAD (g cm ³)	CALCIFICACIÓN (g cm ² año ⁻¹)
2010	0.75	1.22	0.92	0.70	1.05	0.74	0.73	1.14	0.83	0.75	2.23	1.68	0.59	1.69	0.99	0.64	1.85	1.18	0.66	1.93	0.92
2009	0.77	1.21	0.93	0.70	1.31	0.92	0.74	1.26	0.93	0.67	2.16	1.45	0.57	1.32	0.75	0.60	1.77	1.07	0.61	1.75	0.80
2008	0.80	1.23	0.99	0.79	0.83	0.65	0.80	1.03	0.82	0.67	1.93	1.29	0.55	1.48	0.82	0.62	1.72	1.07	0.61	1.71	0.81
2007	0.74	1.22	0.90	0.74	1.14	0.84	0.74	1.18	0.87	0.70	1.98	1.40	0.59	1.77	1.04	0.62	1.64	1.02	0.64	1.80	0.88
2006	0.79	1.26	0.99	0.74	0.89	0.65	0.76	1.07	0.82	0.65	1.82	1.19	0.60	1.16	0.70	0.64	1.44	0.92	0.63	1.47	0.74
2005	0.79	1.26	0.99	0.75	0.88	0.66	0.77	1.07	0.83	0.70	1.63	1.15	0.57	1.29	0.74	0.62	1.59	0.99	0.63	1.51	0.76
2004	0.79	1.15	0.91	0.72	1.01	0.73	0.75	1.08	0.82	0.69	1.78	1.23	0.60	1.34	0.81	0.59	1.53	0.90	0.63	1.55	0.77
2003	0.77	1.18	0.91	0.75	1.03	0.78	0.76	1.11	0.85	0.70	1.70	1.20	0.55	1.24	0.68	0.62	1.33	0.82	0.63	1.42	0.69
2002	0.75	0.98	0.74	0.72	0.81	0.58	0.74	0.89	0.66	0.65	1.84	1.20	0.57	1.46	0.83	0.60	1.25	0.76	0.61	1.52	0.72
2001	0.79	1.13	0.89	0.77	0.31	0.24	0.78	0.72	0.57	0.70	1.91	1.35	0.60	1.58	0.95	0.64	1.09	0.69	0.65	1.53	0.75
2000	0.79	1.13	0.89	0.70	0.96	0.68	0.75	1.04	0.78	0.69	1.95	1.34	0.60	1.53	0.93	0.62	1.25	0.78	0.64	1.58	0.77
1999	0.77	1.23	0.95	0.79	0.94	0.74	0.78	1.09	0.85	0.70	2.03	1.43	0.57	1.30	0.74	0.60	1.09	0.66	0.63	1.47	0.66
1998	0.79	0.98	0.77	0.72	0.63	0.46	0.75	0.80	0.61	0.65	2.09	1.37	0.55	1.21	0.67	0.62	1.30	0.80	0.61	1.53	0.68
1997	0.75	1.23	0.93	0.70	0.60	0.42	0.73	0.91	0.67	0.70	1.76	1.24	0.60	1.22	0.73	0.62	1.12	0.70	0.64	1.37	0.68
1996	0.80	1.35	1.09	0.77	0.50	0.38	0.79	0.92	0.74	0.69	1.64	1.13	0.57	1.42	0.81	0.64	1.22	0.78	0.63	1.43	0.72
1995	0.77	1.29	0.99	0.74	0.72	0.53	0.75	1.01	0.76	0.65	2.00	1.31	0.60	1.21	0.73	0.60	1.38	0.83	0.62	1.53	0.72
1994	0.77	1.29	0.99	0.70	1.17	0.82	0.74	1.23	0.91	0.70	1.87	1.32	0.59	1.01	0.59	0.62	1.03	0.64	0.64	1.30	0.60
1993	0.79	1.22	0.96	0.75	0.68	0.51	0.77	0.95	0.74	0.70	1.78	1.26	0.55	1.04	0.57	0.62	1.14	0.71	0.63	1.32	0.61
1992	0.77	1.21	0.93	0.75	1.18	0.89	0.76	1.20	0.91	0.65	1.82	1.19	0.57	1.21	0.69	0.60	1.40	0.85	0.61	1.47	0.70
1991	0.80	1.05	0.85	0.75	1.22	0.92	0.78	1.14	0.88	0.70	1.66	1.17	0.59	0.96	0.56	0.62	1.23	0.77	0.64	1.29	0.64
1990	0.74	1.08	0.80	0.70	0.75	0.53	0.72	0.92	0.66	0.69	1.63	1.12	0.60	1.04	0.63	0.62	1.36	0.85	0.64	1.35	0.69
1989	0.77	0.97	0.75	0.75	1.04	0.78	0.76	1.01	0.77	0.69	1.39	0.95	0.59	1.06	0.62	0.60	1.48	0.89	0.63	1.31	0.70
1988	0.80	0.96	0.77	0.74	0.99	0.73	0.77	0.98	0.75	0.67	1.59	1.07	0.55	1.29	0.71	0.62	1.59	0.99	0.61	1.49	0.75
1987	0.77	1.06	0.82				0.77	1.06	0.82	0.67	1.63	1.10	0.60	1.06	0.64				0.64	1.35	0.62
1986							0.70	1.76	1.24	0.55	0.93	0.52							0.63	1.35	0.53
1985							0.70	1.79	1.26	0.60	1.05	0.63							0.65	1.42	0.62
1984							0.69	1.50	1.03	0.59	1.10	0.65							0.64	1.30	0.62
1983							0.65	1.76	1.15	0.55	1.39	0.77							0.60	1.57	0.66
1982							0.70	1.86	1.31	0.60	1.06	0.64							0.65	1.46	0.62
1981							0.65	1.91	1.25	0.55	1.15	0.64							0.60	1.53	0.60
PROMEDIO	0.78	1.16	0.90	0.74	0.90	0.66	0.76	1.03	0.79	0.69	1.81	1.24	0.58	1.25	0.73	0.62	1.38	0.85	0.63	1.48	0.70
DESVEST	0.02	0.11	0.09	0.03	0.25	0.18	0.02	0.13	0.10	0.02	0.19	0.14	0.02	0.21	0.13	0.01	0.23	0.14	0.02	0.21	0.09
CVA(%)	2.52	9.72	10.09	3.72	27.61	27.24	2.67	12.67	12.24	3.51	10.45	11.45	3.53	17.13	17.54	2.11	16.81	16.90	3.05	14.80	12.24

Tabla 2. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart-Ganivet (2011), por sitio para *Orbicella faveolata* en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.

Sitio	Años	Extensión Lineal Promedio (± D. Estándar)	Densidad Esqueletal Promedio (± D. Estándar)	Calcificación Promedio (± D. Estándar)
Glover	1985 - 2010	0.76 (0.02)	1.03 (0.13)	0.79 (0.10)
Turneffe	1985 - 2010	0.63 (0.02)	1.48 (0.21)	0.70 (0.09)

Tabla 3. Extensión lineal promedio (cm año^{-1}), densidad esquelética (g cm^{-3}) y tasa de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) por sitio para *Orbicella faveolata* en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar de los datos.

El comportamiento de tendencias en los parámetros generales (extensión, densidad y calcificación) para *O. faveolata* durante el período analizado, 1985 - 2010 se muestra gráficamente mediante las fig. 3 y 4 en gráficos de Índices maestros.

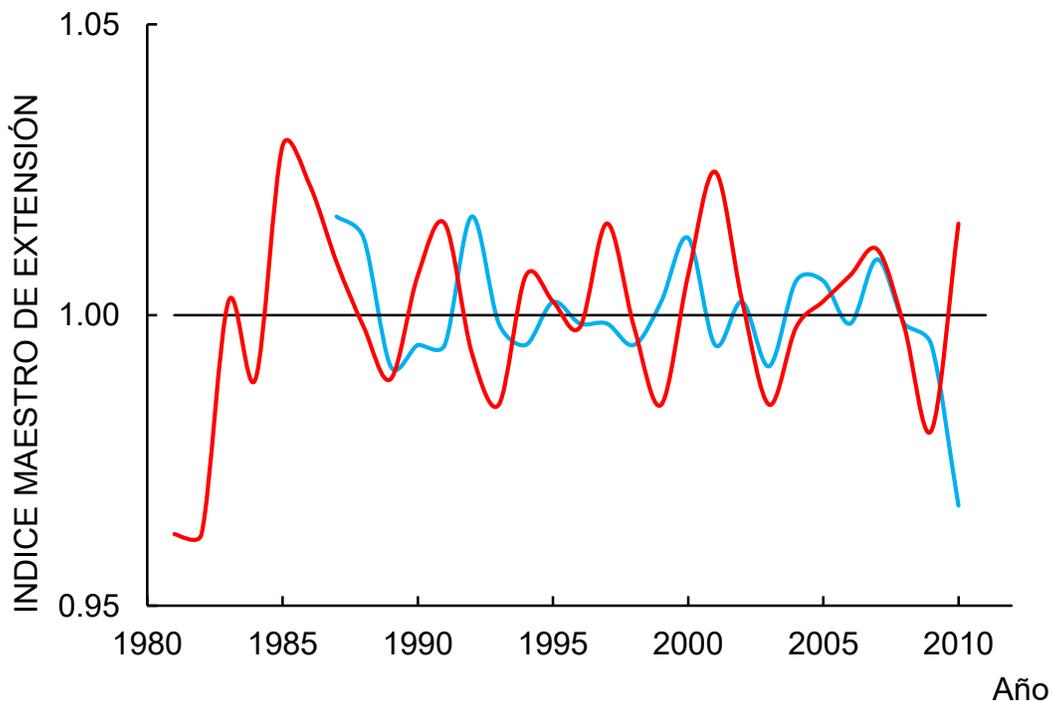


Fig. 3. Índice maestro cronológico (IMC) para tendencias en la tasa de extensión anual en el período desde 1985 hasta 2010 para *Orbicella faveolata*. Línea azul: Glover (n, número de muestras=2), línea roja: Turneffe (n=3).

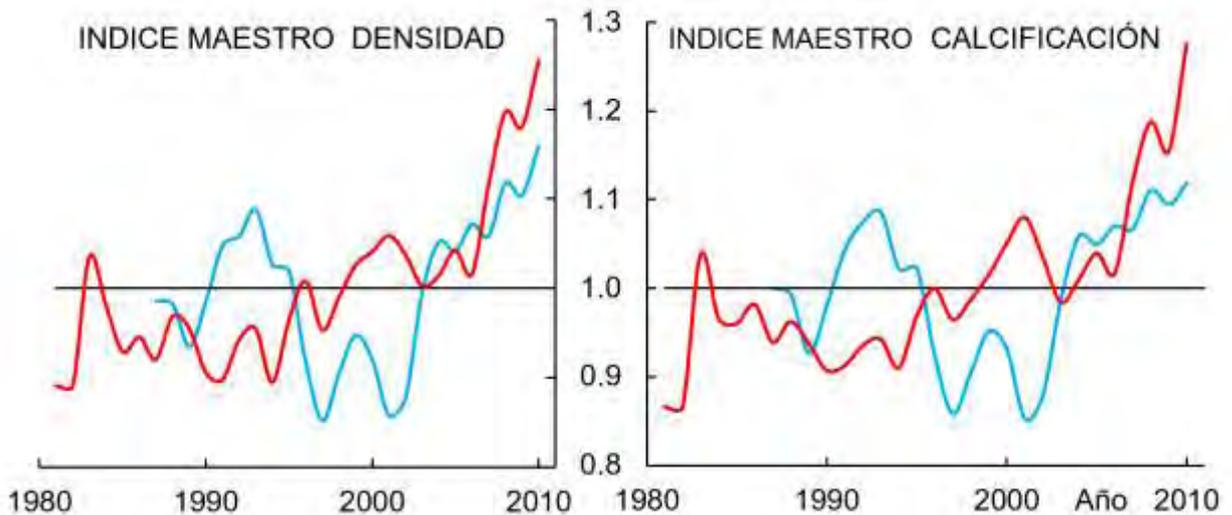


Fig. 4. Índice maestro cronológico (IMC) para tendencias para la densidad (izquierda) y para la tasa de calcificación anual en el período desde 1985 hasta 2010 para *Orbicella faveolata*. Línea azul: Glover (n=2), línea roja: Turneffe (n=3).

Durante este período, no se observó una variación en las tasas de extensión, estas permanecieron prácticamente invariables durante todo el período analizado. No se apreció una tendencia general del comportamiento de la densidad esquelética para todo el período (fig. 4), aunque a partir de 1998, las muestras del sitio Glover evidencian una tendencia al incremento de la densidad. Similar tendencia al incremento de este parámetro se hace evidente para las muestras de la otra plataforma carbonatada, Turneffe, a partir de 2003. Una tendencia menos clara pero también con tendencia general al incremento en las tasas de calcificación anual se puede observar en ambas plataformas.

La técnica de los índices maestros cronológicos aplicada a las muestras de esta especie (fig. 4) permitió identificar con mayor resolución las tendencias en las tasas anuales de calcificación de esta especie en los arrecifes en el período de tiempo analizado.

La tabla 4 muestra los valores promedio de las tasas de extensión, densidad esquelética calculada y tasas de calcificación anuales obtenidos para *P. astreoides* siguiendo la técnica descrita por Carricart-Ganivet (2007). Para Glover, la tasa de extensión anual varió entre 0.15 cm año⁻¹ en el 1989 y 0.45 cm año⁻¹ en el 1996 con un promedio para período 1988 – 2010 de 0.32 ± 0.08 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación relativamente alto (CVA% = 24.93 %). Para Turneffe, la tasa de extensión anual varió entre 0.27 cm año⁻¹ en el 2001 y 0.77 cm año⁻¹ en el 2004 con un promedio para período 1996 – 2010 de 0.48 ± 0.14 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de

variación alto (CVA% = 30.09 %). Para Plascencia, la tasa de extensión anual vario entre 0.36 cm año⁻¹ en el 2006 y 0.60 cm año⁻¹ en el 2004 con un promedio para período 1990 – 2010 de 0.46 ± 0.07 cm año⁻¹ (DESVEST) y un coeficiente de variación relativamente alto (CVA% = 25.6 %).

Laboratorio de Esclerocronología UASA. ICMyL

Año	GLOVER 3			TURNEFE 2			PLACENCIA 1			PLACENCIA 2			PLACENCIA 3		
	EXT. (cm año-1)	DENS. (g cm-3)	CALCIF. (g cm-2 año-1)	EXT. (cm año-1)	DENS. (g cm-3)	CALCIF. (g cm-2 año-1)	EXT. (cm año-1)	DENS. (g cm-3)	CALCIF. (g cm-2 año-1)	EXT. (cm año-1)	DENS. (g cm-3)	CALCIF. (g cm-2 año-1)	EXT. (cm año-1)	DENS. (g cm-3)	CALCIF. (g cm-2 año-1)
2009	0.23	1.07	0.25	0.57	0.87	0.50	0.59	1.10	0.64	0.17	0.66	0.11	0.57	1.41	0.80
2008	0.17	1.09	0.18	0.52	0.89	0.46	0.74	1.09	0.80	0.50	0.68	0.34	0.44	1.24	0.54
2007	0.35	0.91	0.32	0.54	0.89	0.48	0.47	0.90	0.42	0.45	0.58	0.26	0.45	1.47	0.66
2006	0.27	0.93	0.25	0.30	0.72	0.22	0.32	0.83	0.26	0.42	0.79	0.33	0.35	1.06	0.37
2005	0.37	0.94	0.35	0.34	0.83	0.28	0.39	0.59	0.23	0.70	0.94	0.66	0.50	1.25	0.63
2004	0.28	0.47	0.13	0.77	0.86	0.66	0.42	0.58	0.24	0.70	0.85	0.60	0.69	1.59	1.09
2003	0.32	0.60	0.19	0.62	0.91	0.57	0.44	1.03	0.45	0.70	1.33	0.94	0.52	1.14	0.59
2002	0.34	0.84	0.28	0.57	0.93	0.53	0.55	1.10	0.61	0.32	1.15	0.37	0.42	1.11	0.47
2001	0.40	0.53	0.21	0.27	0.91	0.24	0.59	0.93	0.55	0.27	0.93	0.25	0.57	1.01	0.57
2000	0.32	0.70	0.22	0.59	1.10	0.64	0.54	0.87	0.46	0.32	1.09	0.35	0.35	0.88	0.31
1999	0.37	0.75	0.28	0.42	1.31	0.55	0.54	0.90	0.48	0.60	1.25	0.76	0.55	0.86	0.47
1998	0.40	0.59	0.24	0.37	1.35	0.50	0.39	0.57	0.22	0.42	1.10	0.46	0.55	0.74	0.41
1997	0.22	0.71	0.15	0.35	1.12	0.40	0.39	0.44	0.17	0.47	1.10	0.52	0.44	0.57	0.25
1996	0.45	0.78	0.35	0.45	0.99	0.45	0.32	0.29	0.09	0.50	0.84	0.42	0.44	0.35	0.15
1995	0.28	0.89	0.25							0.44	0.76	0.33	0.47	0.73	0.34
1994	0.28	1.11	0.32							0.59	1.00	0.59	0.44	0.78	0.34
1993	0.30	1.12	0.34							0.47	1.22	0.57	0.42	0.96	0.40
1992	0.44	1.05	0.46							0.44	0.87	0.38	0.30	0.97	0.29
1991	0.34	1.16	0.39							0.45	0.76	0.34	0.28	1.14	0.33
1990	0.34	1.22	0.41							0.60	0.97	0.59	0.44	1.39	0.61
1989	0.15	1.06	0.16												
1988	0.44	1.48	0.65												
promedio	0.32	0.91	0.29	0.48	0.98	0.46	0.48	0.80	0.40	0.48	0.94	0.46	0.46	1.03	0.48
desvest	0.08	0.25	0.11	0.14	0.18	0.14	0.12	0.26	0.21	0.15	0.21	0.19	0.10	0.31	0.22
CVA%	24.93	27.15	39.44	30.09	18.52	29.72	25.11	32.73	51.25	30.46	22.34	42.54	21.43	30.44	44.78

Tabla 4. Valores de extensión lineal promedio, densidad y tasas de calcificación anual promedio obtenidos mediante densitometría y siguiendo a Carricart (2007), por sitio para *Porites astreoides* en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y la desviación estándar del promedio de los datos. Se aporta el coeficiente de variación para cada parámetro y sitio.

Los valores promedio de las variables de crecimiento obtenidos mediante la metodología de Carricart- Ganivet (2007) para *P. astreoides* en los sitios de estudio durante el período 1985 – 2010 se muestran en la tabla 5. Para esta especie se contó con muestras de los tres sitios de estudio y el número total de muestras fue de n= 5.

Sitio	Años	Extensión Lineal Promedio (± D. Estándar)	Densidad Esqueletal Promedio (± D. Estándar)	Calcificación Promedio (± D. Estándar)
Glover	1988 - 2010	0.32 (0.08)	0.92 (0.24)	0.29 (0.11)
Turneffe	1996 - 2010	0.47 (0.14)	0.97 (0.17)	0.45 (0.13)
Plascencia	1990 - 2010	0.46 (0.07)	0.95 (0.18)	0.45 (0.13)

Tabla 5. Extensión lineal promedio (cm año^{-1}), densidad esquelética (g cm^{-3}) y tasa de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) por sitio para *Porites astreoides* en las plataformas carbonatadas de Glover y Turneffe y el arrecife costero en Plascencia. Se muestra la desviación estándar de los datos.

De forma general, la variación presente en las tasas de crecimiento resultó alta, sin una tendencia temporal aparente. Para determinar si se presenta alguna tendencia, se calcularon los índices cronológicos maestros (promedio de calcificación durante el período entre la media corrida del promedio de tres años), los que se muestran en la figura 5.

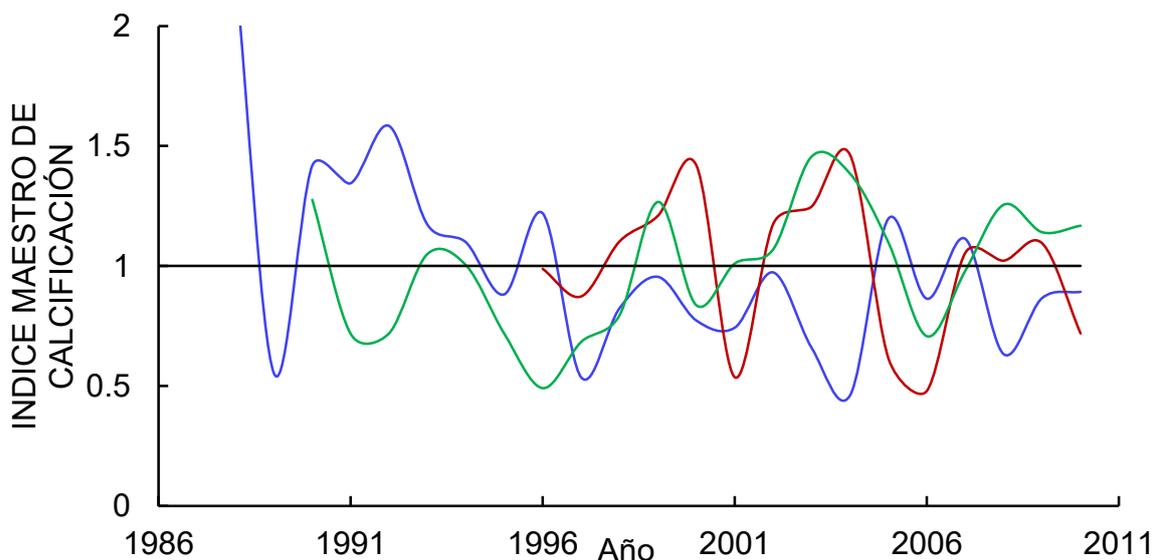


Fig. 5. Índice maestro cronológico (IMC) para calcificación anual en el período desde 1985 hasta 2010 para *Porites astreoides* (B). Línea azul: Glover (n= 1), línea roja: Turneffe (n=1) y línea verde: Plascencia (n=3).

La tendencia de los índices maestros de calcificación para el caso de las muestras de Plascencia resultó positiva mientras que en el caso de las muestras de las plataformas carbonatadas aisladas esta tendencia resultó menos evidente.

Relación entre las variables de crecimiento de las especies.

El análisis de comportamiento entre variables de crecimiento en *O. faveolata*, para la relación entre calcificación y densidad mostró una relación estadísticamente significativa con un nivel de confianza del 95% ($F_{1,128} = 827.65$; $p < 0.0001$). El modelo ajustado explica el 86.6 % de la variabilidad en calcificación para esta especie (fig. 6). Esta relación se sostuvo para cada muestra de *O. faveolata* y cada sitio (Glover y Turneffe).

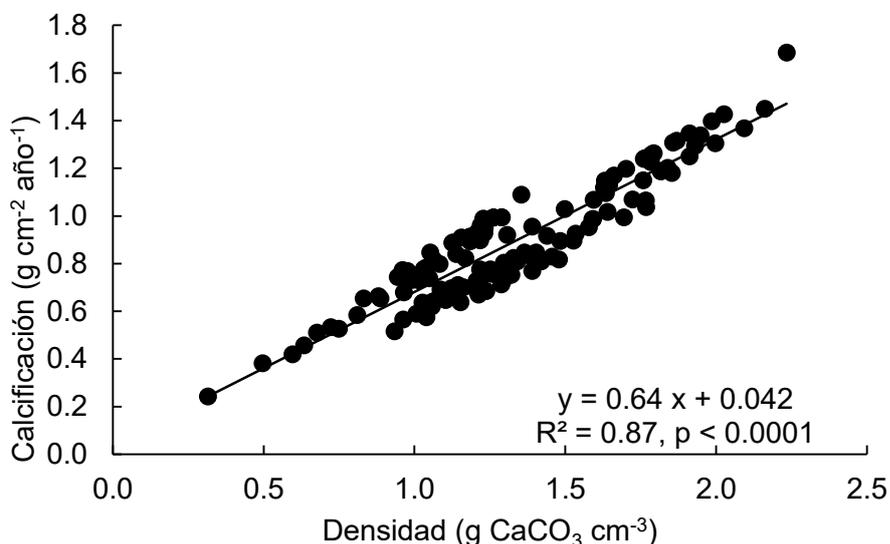


Fig. 6. Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de calcificación con la densidad esquelética para *Orbicella faveolata* durante el período estudiado (todos los datos del análisis).

El modelo de correlación reveló también una correlación significativa con un nivel de confianza del 95% para la relación entre densidad y extensión esquelética ($F_{1,128} = 5.89$, $p < 0.02$) aunque para este caso solo se pudo explicar un 4.39 % de los datos y la relación entre las variables fue débil (coeficiente de correlación igual a -0.21). Esta correlación no se sostuvo para algunas de las lajas. No se encontró relación alguna entre calcificación y extensión (Fig. 7).

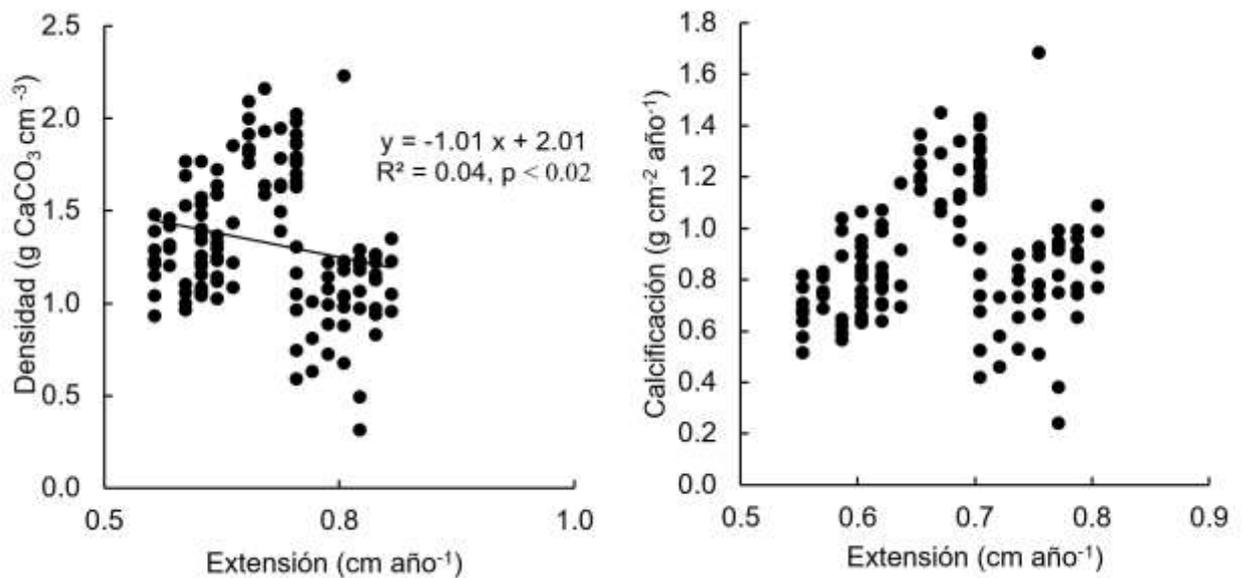


Fig. 7 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo entre la densidad esquelética y las tasas de extensión para *Orbicella faveolata* durante el período estudiado (todos los datos del análisis) y el gráfico de dispersión de valores dominante en la relación calcificación / extensión para esta especie.

En el caso de la especie *P. astreoides*, se encontró una correlación lineal entre los parámetros calcificación y extensión ($F_{1,93} = 167.42$, $p < 0.0001$). El modelo ajustado explica el 64.28 % de la variabilidad en calcificación para esta especie (fig. 8) con una relación entre las variables moderadamente fuerte (coeficiente de correlación igual a 0.80).

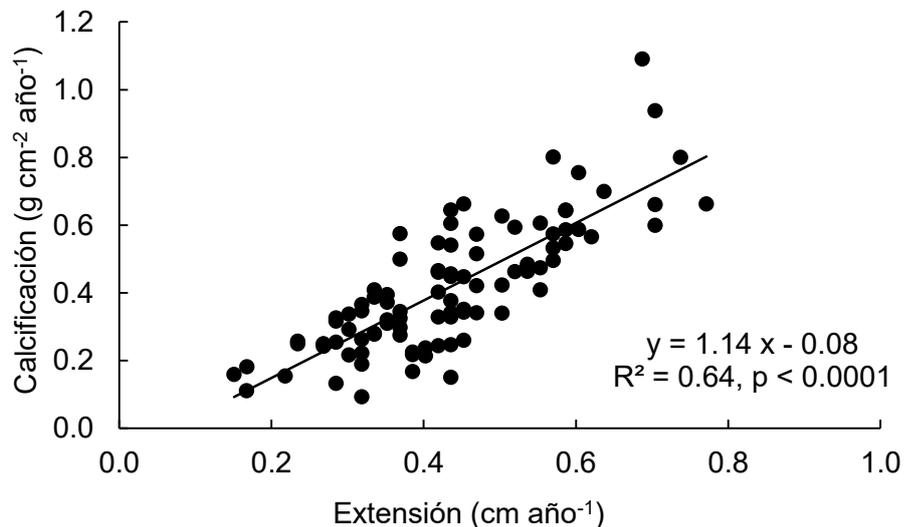


Fig.8. Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de calcificación con las tasas de extensión esquelética para *Porites astreoides* durante el período estudiado (todos los datos del análisis).

El modelo estadístico para esta especie también fue capaz de demostrar una relación estadísticamente significativa (95%) entre calcificación y densidad ($F_{1,93} = 95.88$, $p < 0.0001$) para el 50.76% de los datos cuando estos fueron analizados de manera conjunta para todas las muestras y sitios (Fig. 9) y se mantuvo a nivel individual mostrando una relación moderadamente fuerte entre las variables (coeficiente de correlación igual a 0.71).

Para la relación entre densidad esquelética y tasas de extensión esquelética en esta especie, predominó una dispersión aleatoria de los datos y no se encontró ninguna relación estadística (Fig.10).

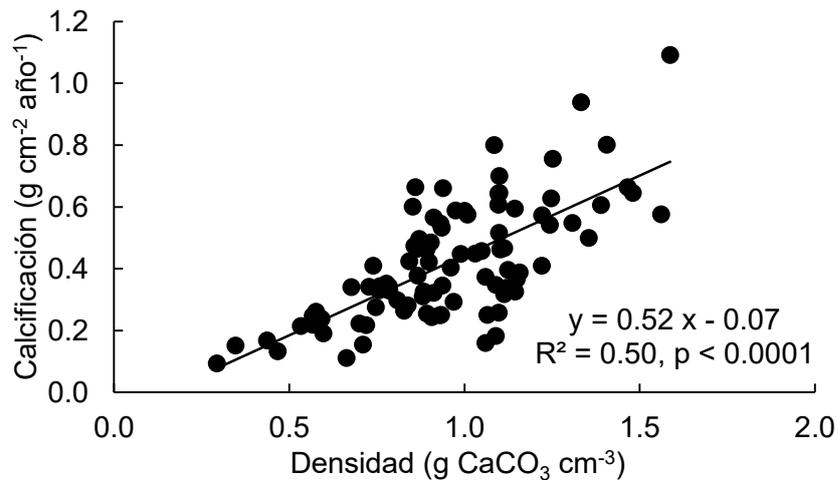


Fig.9 Modelo de correlación lineal mostrando el vínculo de las tasas de calcificación con la densidad esquelética para *Porites astreoides* durante el período estudiado (todos los datos del análisis).

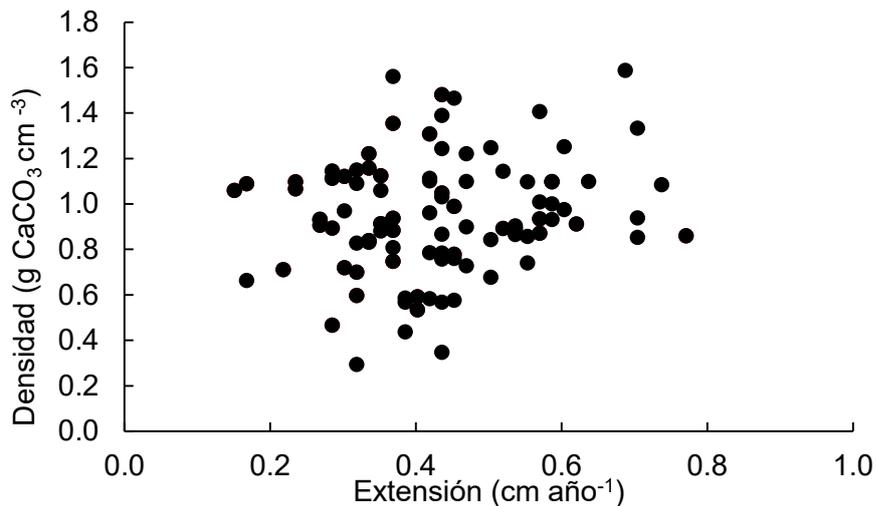


Fig.10 Gráfico representativo de la dispersión de datos dominante en la relación entre la densidad esquelética y las tasas de extensión para *Porites astreoides* durante el período estudiado (todos los datos del análisis).

Relaciones entre las variables de crecimiento y temperatura.

El análisis correspondiente al comportamiento de las series de temperatura superficial del mar (SST) para los sitios de estudio se muestra en la tabla 6 y la figura 11. Para el período analizado el menor promedio de temperatura correspondió a Glover con 28.00 ± 0.18 °C (DESVEST) mientras que el mayor valor promedio fue para Plascencia con 28.09 ± 0.16 °C (DESVEST). La variación entre los valores máximo y mínimo de temperatura para los sitios osciló entre 0.31 y 0.43 °C.

SITIO	Promedio anual (°C, SST, \pm D.E)	Δ SST (1985-2010)	Intercepto	Pendiente	R ²
Glover	28.00 (0.18)	0.43	-2.66	0.015	0.67
Turneffe	27.97 (0.21)	0.39	-2.26	0.015	0.61
Plascencia	28.09 (0.16)	0.31	2.40	0.012	0.72

Tabla 6. Valores promedio de la temperatura superficial del agua de mar (°C, SST) y su desviación estándar para los tres sitios durante el período analizado. Se muestran los intervalos de variación entre los valores mínimos y máximos para el período y los valores de la pendiente e intercepto del modelo estadístico utilizado para el análisis comparativo.

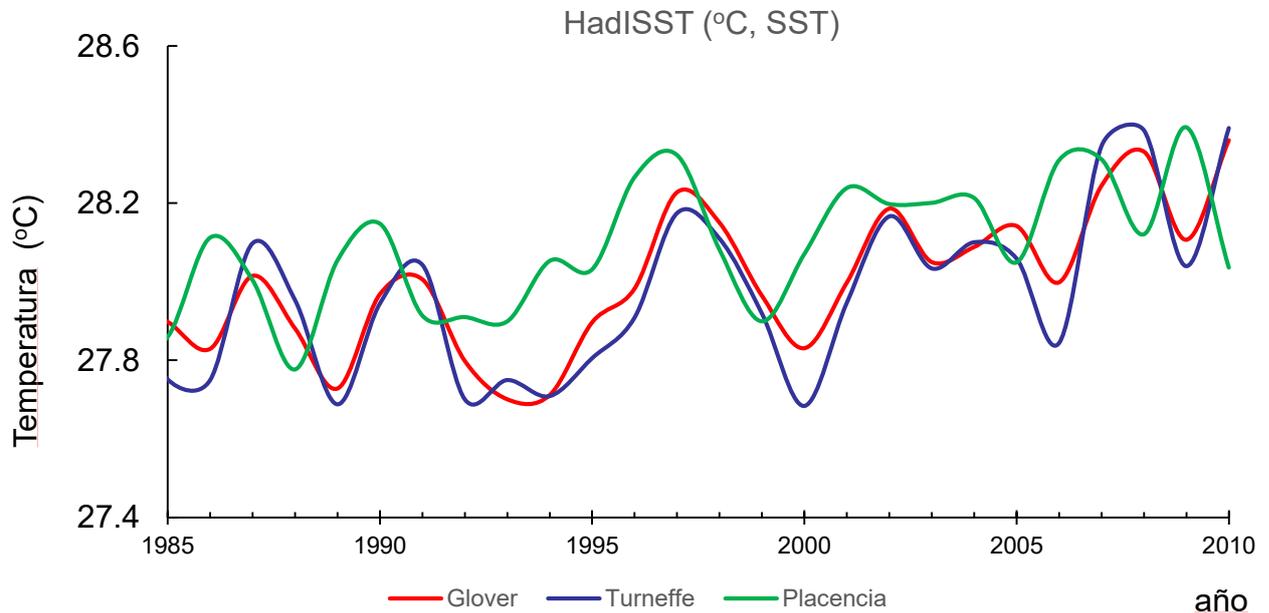


Fig. 11. Comportamiento de la temperatura del agua superficial del mar (SST) en el período del análisis. Los datos muestran series de medias corridas de tres meses para cada sitio a partir de las hojas de datos de la base de datos desarrollada por la Oficina Meteorológica Hadley (Centre para la Predicción e Investigación del Clima HadISST1).

El análisis de la temperatura del agua superficial del mar (SST) por sitio demostró que no existen diferencias significativas (intervalo de confianza del 95%) entre los tres sitios en términos de temperatura ($F_{5,72} = 34.24$, $p < 0.0001$) explicando un 70.39 % de los datos con el modelo ajustado. Una prueba F realizada para comparar las líneas de regresión del modelo mostró que no existen diferencias significativas en la pendiente de las correlaciones ($F_{1,2} = 0.41$, $p = 0.6622$), indicativo de una misma sensibilidad térmica de los tres sitios, pero existen diferencias significativas entre los interceptos ($F_{1,2} = 16.97$, $p < 0.0001$) indicando un comienzo del incremento temprano de las temperaturas para el sitio de Plascencia.

Dado que se sabe que la temperatura del agua superficial del mar (SST) es un agente de forzamiento positivo en la tasa de extensión y la tasa de calcificación de los corales estudiados (Dodge & Lang 1983; Lough & Barnes 1997, 2000), se investigó la relación entre las tasas de calcificación y la SST. El análisis estadístico de correlación para la relación entre las tasas de calcificación y temperatura (Fig. 12), muestra que no existe una relación estadística entre estos parámetros para ninguna de las dos especies en el período analizado.

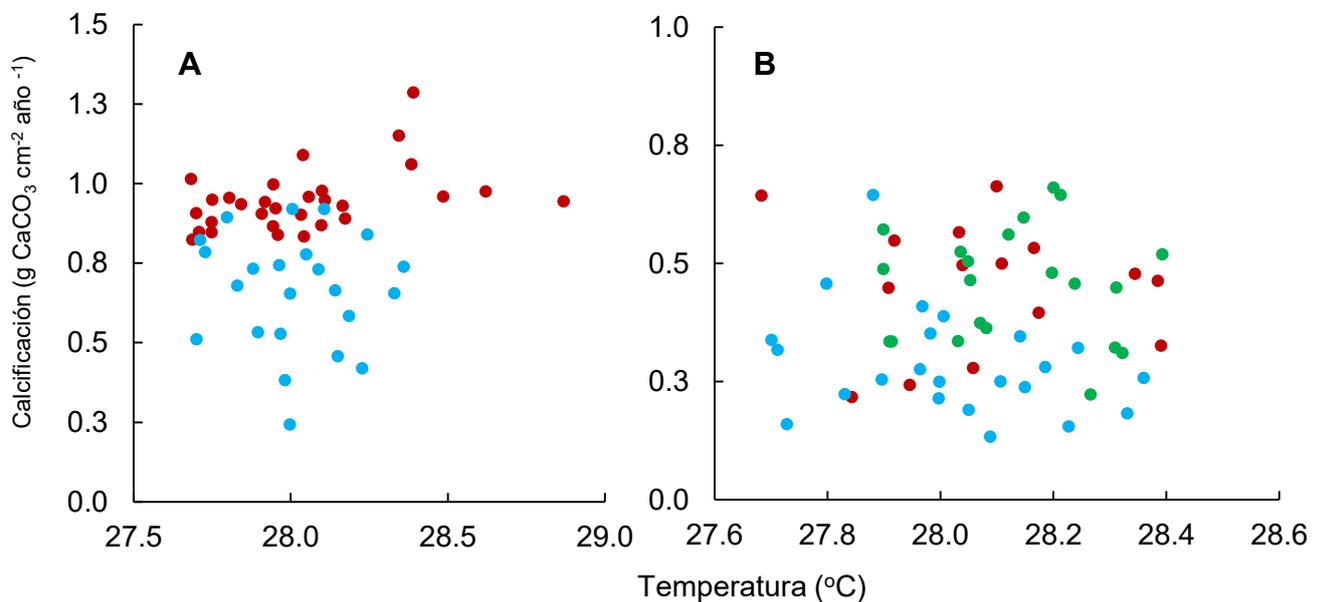


Figura 12. Dispersión de las tasas de calcificación en función del incremento de temperatura (°C, SST) para *Orbicella faveolata* (A) y para *Porites astreoides* (B) por sitio (Glover (azul) Turneffe (rojo) y Plascencia (verde)).

Discusión

El análisis de los coeficientes de variación (CVA%) para los parámetros de crecimiento obtenidos por ambos métodos para *O. faveolata* (tablas 1 y 2) en los sitios Glover y Turneffe, mostró que los promedios de los valores de tasas de extensión, densidad y tasas de calcificación anual obtenidos por ambos métodos no presentaron diferencias en los valores promedio, pero sí se redujeron los valores de desviación estándar y presentaron coeficientes de variación diferentes en dependencia de la técnica utilizada para el cálculo de las tasas promedio anual de extensión esquelética. Los resultados obtenidos muestran una reducción de la variación intrínseca de las tasas de extensión esquelética promedio anual de un orden de magnitud en todas las muestras analizadas cuando se aplica el método propuesto por Carricart- Ganivet 2011.

El coeficiente de variación (CVA%), para el caso de los valores de las tasas de calcificación anual promedio se redujo aproximadamente en un 30 % con el método propuesto en Carricart-Ganivet (2011) en tanto los coeficientes de variación de las densidades promedio no sufrieron prácticamente ninguna variación. En correspondencia con la exactitud de cada método, los valores utilizados para establecer las relaciones entre parámetros de crecimiento y para describir esta especie en particular, son los obtenidos mediante el método Carricart-Ganivet (2011).

Las diferencias en los coeficientes de variación resultante del uso de un método u otro (Carricart-Ganivet & Barnes., 2007 y Carricart-Ganivet., 2011) para el análisis de los valores de las variables de crecimiento obtenidos mediante densitometría óptica mostraron una mayor similitud en el caso de *O. faveolata* en la variante propuesta en 2011. Este método alternativo, con un coeficiente de variación menor para la extensión esquelética (2.52%), coincide con lo esperado para ese parámetro en esta especie. En tanto la falta de variación en el espaciamiento entre diseptos y el vínculo entre su formación y los ciclos lunares reportados para *O. faveolata* son evidencia de que la tasa de extensión de este género no cambia con el tiempo para un ciclo anual (Cruz - Piñón et al. 2003; Winter & Sammarco 2010). Lo esperado sería entonces, precisamente una menor variación de este parámetro como la observada con el método propuesto en 2011 por Carricart-Ganivet.

El método propuesto en 2011 se basa en el supuesto teórico de que la mayor tasa de calcificación anual se corresponde con la mayor temperatura local, este hecho debe ser considerado para este tipo de análisis pues existen evidencias de que los eventos de estrés térmico pueden afectar la fisiología de los corales y reducir las tasas de calcificación (Worum et al. 2007; Manzello et al. 2015) alterando el vínculo usual descrito en la literatura científica de que a mayor SST, mayor tasa de calcificación. En el período analizado, sin embargo, no se reporta ninguna anomalía y por tanto se puede asumir esta aseveración sin ninguna incertidumbre.

El comportamiento de las variables de crecimiento dentro de este género es conservativo (Carricart- Ganivet 2004; Carricart -Ganivet et al. 2000; Carricart-Ganivet & González- Díaz 2009; Carricart- Ganivet- & Merino 2001; Dodge & Brass 1984). Las tendencias encontradas en los parámetros generales (extensión, densidad y calcificación) de la especie *Orbicella faveolata* para el período analizado, 1985- 2010 es similar al comportamiento en las tendencias observadas por Carricart-Ganivet et al. (2000) para otra especie del mismo género (*O. annularis*) creciendo en otros arrecifes dentro del SAM (Puerto Morelos y Xahuayxol) durante el período desde 1980 y hasta 1995 si bien la técnica de análisis no eliminó en ese estudio la variación en el parámetro de extensión esquelética. La coincidencia de los valores promedio de las tasas de extensión obtenidos por ambos métodos sugieren, sin embargo, que, en una aproximación rústica (alto coeficiente de variación del parámetro tasas de extensión esquelética), el método propuesto en 2007 también aporta valores promedio similares de las variables de crecimiento (tablas 1 y 2).

Carricart - Ganivet (2004) y Lough & Barnes 2000 plantean que, geográficamente, las tasas de calcificación aumentan con el incremento de la temperatura mientras que experimentos evaluando la calcificación durante períodos cortos de tiempo han demostrado que los corales se adaptan a regímenes específicos de SST (Marshall and Clode, 2004). Los valores promedio de los tres parámetros de crecimiento para *Porites astreoides* observados en este estudio son congruentes con los obtenidos por Elizalde - Rendón et al. (2010), en términos de tasas anuales de calcificación para la misma especie en arrecifes del Golfo de México (Anegada de Adentro, Anegada de Afuera y Chopas), aunque difieren de aquellos como era esperado en base a lo descrito en la literatura sobre

el carácter local de comportamiento de las variables y resultan ligeramente inferiores a otros sitios dentro del SAM (Mahahual y Chinchorro).

Los resultados obtenidos en este estudio referidos a las relaciones entre variables de crecimiento en *Orbicella*, difieren de estudios anteriores (Dodge & Brass 1984 y Carricart- Ganivet & Merino 2001). Esos estudios señalaban una correlación fuerte entre calcificación extensión para el género *Orbicella*, pero en ellos, no se tuvo en cuenta el efecto de los coeficientes de variación que una vez depurado con el método de Carricart- Ganivet (2011) revela la relación más directa entre calcificación densidad en tanto la extensión se mantiene prácticamente invariable. Esto se ajusta con resultados de estudios recientes sobre la estrategia de crecimiento para este género, donde ha sido documentado que las diferencias en la densidad esquelética ejercen el mayor control sobre las tasas de calcificación (Davalos-Dehullu et al. 2008; Carilli et al. 2010; Lough & Cooper 2011). En este trabajo, se demostró una relación fuerte entre calcificación y densidad en correspondencia con esa estrategia, similar a lo encontrado por Carricart-Ganivet (2004) para el Caribe y el Golfo de México en otra especie del mismo género (*O. annularis*).

El análisis del comportamiento de las variables de crecimiento en el tiempo para *P. astreoides*, no posibilita determinar los errores de medición de la extensión esquelética debido a la estrategia de crecimiento de esta especie sustentada precisamente en invertir los recursos de calcificación en incrementos de la extensión esquelética por lo que este parámetro resulta variable a lo largo de un año. Los altos valores del coeficiente de variación para los tres parámetros de crecimiento en las muestras y el período analizado (21.58% a 39.89% en extensión y 30.23% a 50.47% en calcificación) son superiores a los reportados por Elizalde Rendón et al. (2010) y pudieran tener su explicación en un número significativamente menor de muestras de análisis en este estudio. En la literatura sin embargo, ya se había reportado altos coeficientes de variación para la extensión anual y la calcificación (30.5% y 30.3% respectivamente), analizando similar cantidad de años y una mayor muestra de ejemplares de este género creciendo en la Gran Barrera Arrecifal (Cooper et al. 2008).

Para *Porites astreoides*, las variaciones en las tasas de calcificación son afectadas por las variaciones en las tasas de extensión (Elizalde-Rendón et al. 2010). Los análisis de correlación estadística entre parámetros para las relaciones entre variables de crecimiento presentaron en el caso de la relación entre calcificación y extensión para *P.*

astreoides una relación positiva similar a lo encontrado bajo diferentes condiciones ambientales en el Caribe Occidental por el artículo citado, pero en nuestro caso el modelo solo fue capaz de explicar el 64.28 % de la variación en los datos comparado con el 89% que se logró en el otro estudio. Los resultados obtenidos por nosotros muestran además, una relación estadística entre calcificación y densidad, que en el artículo citado no se logró demostrar para todas las muestras, pero sí de manera individual en algunas de ellas. La falta de relación estadística entre extensión y densidad, como se discute en el artículo citado, podría ser indicativo también en este caso de un control sobre la densidad esquelética en los arrecifes, probablemente, vinculado a otros controles ambientales.

En cuanto al efecto de los controles ambientales, los arrecifes cercanos a la costa son considerados como muy variables térmicamente y se caracterizan por temperaturas más altas y de mayor variabilidad que los arrecifes exteriores, estos últimos de menor variación y temperaturas inferiores, más estables. Los sitios del presente estudio presentan características similares con los sitios estudiados por Castillo et al. (2011) y en términos de su clasificación, siguiendo a esos autores, los sitios de este estudio se corresponderían con ambiente de barlovento similar a las zonas de arrecife frontal (las dos plataformas carbonatadas) y una zona caracterizada por un ambiente de sotavento en el arrecife costero (Placencia). Esta distribución podría explicar los resultados obtenidos. Los resultados del comportamiento diferente de un mismo parámetro dentro de una misma especie para estos dos ambientes arrecifales, concuerdan a su vez con el comportamiento de las tasas de extensión de otra especie de coral hermatípico (*S. siderea*) en la zona durante el período estudiado. Se ha sugerido que la alta variabilidad de la temperatura en los arrecifes costeros puede haber llevado a una aclimatación térmica y/o adaptación, lo que resulta en una mayor resistencia al estrés térmico (Lirman & Fong 2007; Soto et al. 2011). Al respecto, coincidimos con el criterio de Castillo et al. 2011 que al menos una línea base de estrés ambiental común compartida por las especies subyace en estos comportamientos similares.

Porites astreoides es una especie que ha sido identificada como más susceptible al aumento de la temperatura (Carricart-Ganivet et al. 2012) pero en este estudio, aunque para un período relativamente pequeño de tiempo, con un incremento pequeño de temperatura, no se observa una relación entre la tasa de calcificación anual y la temperatura con un valor elevado de significancia estadística. Los resultados obtenidos de

las series de tiempo, sin embargo, muestran un deterioro en las tendencias de las tasas de calcificación en el ambiente de barlovento en la plataforma carbonatada de Glover para *P. astreoides* mientras que la misma especie, creciendo en el ambiente de sotavento en el arrecife costero de Placencia, resulta menos sensible a la variabilidad térmica y aún mantiene tendencias positivas en sus tasas de calcificación.

En este trabajo, la distribución espacial compleja de las variables físico químicas (Chollett et al. 2012), unido a la complejidad geomorfológica del área (Gischler & Hudson 1998) parecen dominar sobre el efecto aislado de la temperatura. El efecto concurrente de la acción de otros conductores ambientales (energía de oleaje, corrientes marinas, nutrientes y materias en suspensión), además de las peculiaridades del comportamiento de la temperatura a nivel local, con valores promedio menores a otras zonas de latitudes más altas, podrían ser la causa de un incremento o atenuación del efecto particular de la temperatura sobre las tasas de calcificación o de las correlaciones observadas entre los parámetros de crecimiento. La complejidad estructural presente en los ecosistemas arrecifales locales y del ambiente físico, en nuestro criterio, influyó en que la hipótesis de una relación directa entre temperatura y variables de crecimiento para estas especies en particular, no resultara confirmada en los análisis de relación. Para muchos ecosistemas arrecifales, adicionalmente, las variaciones en la estructura de la comunidad arrecifal están vinculados a un gradiente de proximidad a la tierra o al océano abierto (Done 1982). Otros autores han propuesto que la elevada turbulencia en la costa puede conducir a una alimentación más heterotrófica y al dominio de comunidades de este tipo en ambientes cercanos a la costa, en tanto los ambientes oceánicos son dominados por comunidades fundamentalmente fototróficas (Cooper et al. 2008).

De manera general, los resultados de este trabajo permiten tener una idea del comportamiento de las variables de crecimiento de dos especies de corales hermatípicos de interés para el monitoreo de los sistemas arrecifales del complejo arrecifal de barrera de Belice y muestran tendencias similares pero diferentes a las descritas en la literatura. En particular, se sugiere realizar estudios posteriores que permitan validar estadísticamente el comportamiento de las tasas de calcificación en el tiempo y la presencia de una base ecofisiológica o genética en el comportamiento diferente de la calcificación para misma especie en hábitats diferentes.

Conclusiones

1. Los parámetros de crecimiento obtenidos (tasas de extensión esquelética anual, densidad y tasas anuales de calcificación) para los corales hermatípicos *O. faveolata* y *P. astreoides* creciendo en hábitats del complejo arrecifal de barrera de Belice, presentan valores dentro del rango estimado como probable en la literatura científica, similares a los obtenidos para esas mismas especies en otras áreas del SAM, pero son ligeramente menores, presumiblemente debido a su exposición a un régimen térmico de menores temperaturas.
2. La variación en las tasas de extensión anual para *O. faveolata* calculadas en base a la metodología propuesta para su cálculo por Carricart Ganivet (2011), se ajusta con mayor exactitud a lo expuesto en otros trabajos respecto a la estrategia de crecimiento para esta especie, comparados con los valores obtenidos de la densitometría óptica según Carricart-Ganivet & Barnes (2007).
3. Los coeficientes de variabilidad de extensión esquelética, con el método de Carricart-Ganivet, (2011) se reducen en un orden de magnitud, la tasa de calcificación anual reduce su variación en un tercio mientras que la densidad mantiene la misma variabilidad para *O. Faveolata* respecto al método propuesto por Carricart-Ganivet & Barnes, (2007).
4. Las relaciones entre las variables de crecimiento para el coral hermatípico *O. faveolata* creciendo en hábitats del complejo arrecifal de barrera de Belice, presentan un comportamiento similar a las encontradas en otros sitios. Consecuentemente se identificó una mayor correlación calcificación / densidad respecto a la relación calcificación / extensión una vez corregido este parámetro. Para el caso de *P. astreoides* se encontró mayor relación entre calcificación y densidad, pero contrario a estudios previos mostró significancia estadística en la relación calcificación/ extensión.
5. El incremento de los valores de temperatura (HadIISSST) en un rango desde 0.31°C (Placencia) hasta 0.43 °C (Glover) durante el período 1986- 2010 aparenta tener muy poco efecto sobre las especies *O. faveolata* y *P. astreoides* creciendo en hábitats del arrecife de Belice. Se evidenció una mayor afectación, aunque no estadísticamente probada para la especie *P. astreoides*.
6. El comportamiento de las tasas de calcificación de *P. astreoides* creciendo en hábitats del arrecife de Belice durante el período 1986-2010 pudiera estar relacionado con

interacciones complejas de un grupo de conductores ambientales (temperatura y otros) que en su conjunto provocaron un comportamiento diferente para la especie creciendo en un ambiente de arrecife costero (Placencia), respecto a la misma especie creciendo en a (Glover y Turneffe).

Bibliografía.

- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J.P., Horta-Puga, G., Iglesias-Prieto, R., 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Sci. Rep.* 3, 3486. doi:10.1038/srep03486
- Barnes, D.J., Lough, J.M., 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 167, 91–108. doi:10.1016/0022-0981(93)90186-R
- Carilli, J.E., Norris, R.D., Black, B., Walsh, S.M., Mcfield, M., 2010. Century-scale records of coral growth rates indicate that local stressors reduce coral thermal tolerance threshold. *Glob. Chang. Biol.* 16, 1247–1257. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02043.x
- Carricart-Ganivet, J.P., 2011. Coral skeletal extension rate: An environmental signal or a subject to inaccuracies? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 405, 73–79. doi:10.1016/j.jembe.2011.05.020
- 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. doi:10.1007/s00227-007-0780-3
- Carricart-Ganivet, J.P., 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 302, 249–260. doi:10.1016/j.jembe.2003.10.015
- Carricart-Ganivet, J.P., Beltrán-Torres, A.U., Merino, M., Ruiz-Zárata, M. a., 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 66, 215–224.
- Carricart-Ganivet, J.P., Cabanillas-Terán, N., Cruz-Ortega, I., Blanchon, P., 2012. Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive reef-building corals. *PLoS One* 7, 1–8. doi:10.1371/journal.pone.0032859
- Carricart-Ganivet, J.P., González-Díaz, P., 2009. Growth characteristics of skeletons of *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) from the northwest coast of Cuba. *Ciencias Mar.* 35, 237.
- Carricart-Ganivet, J.P., Merino, M., 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 68, 133–146.

- Castillo, K.D., Ries, J.B., Weiss, J.M., 2011. Declining coral skeletal extension for forereef colonies of *Siderastrea siderea* on the Mesoamerican barrier reef system, Southern Belize. *PLoS One* 6. doi:10.1371/journal.pone.0014615
- Chollett, I., Mumby, P.J., Müller-Karger, F.E., Hu, C., 2012. Physical environments of the Caribbean Sea. *Limnol. Oceanogr.* 57, 1233–1244. doi:10.4319/lo.2012.57.4.1233
- Coles, S.L., Jokiel, P.L., 1977. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals. *Mar. Biol.* 43, 209–216. doi:10.1007/BF00402313
- Colombo-Pallotta, M.F., Rodríguez-Román, a., Iglesias-Prieto, R., 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: Evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs* 29, 899–907. doi:10.1007/s00338-010-0638-x
- Cooper, T.F., De'ath, G., Fabricius, K.E., Lough, J.M., 2008. Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Glob. Chang. Biol.* 14, 529–538. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01520.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. doi:10.1007/s00227-003-1127-3
- 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. Bio. Ecol.* 365, 142–147. doi:10.1016/j.jembe.2008.08.008
- Dodge, R.E., Lang, J.C., 1983. Environmental correlates of hermatypic coral (*Montastrea annularis*) growth on the East Flower Garden Bank, northwest Gulf of Mexico. *Limnol. Oceanogr.* 28, 228–240. doi:10.4319/lo.1983.28.2.0228
- Done, T. J. 2011. Corals: environmental controls on growth. Pp. 281– 293 in *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*, D. Hopley, ed. Springer, Dordrecht. [WWW Document], n.d. URL http://www.researchgate.net/profile/Jody_Webster/publication/225480346_Diversity_of_Scleractinia_and_Octocorallia_in_the_mesophotic_zone_of_the_Great_Barrier_Reef_Australia/links/02e7e519b55ac1e1ac000000.pdf (accessed 5.15.15).
- Dubinsky, Z., Stambler, N., 2011. Coral reefs: An ecosystem in transition, *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. doi:10.1007/978-94-007-0114-4
- Duprey, N., Boucher, H., Jiménez, C., 2012. Digital correction of computed X-radiographs

- for coral densitometry. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 438, 84–92.
doi:10.1016/j.jembe.2012.09.007
- Elizalde-Rendón, E.M., Horta-Puga, G., González-Díaz, P., Carricart-Ganivet, J.P., 2010. Growth characteristics of the reef-building coral *Porites astreoides* under different environmental conditions in the Western Atlantic. *Coral Reefs* 29, 607–614.
doi:10.1007/s00338-010-0604-7
- G Horta-Puga, J.C., 2008. Research Note Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System Crecimiento del coral hermatípico *Montastraea cavernosa* en el Sistema Arrecifal Veracruzano, *Ciencias Marinas*.
- Gischler, E., Hudson, J.H., 2004. Holocene development of the Belize Barrier Reef. *Sediment. Geol.* 164, 223–236. doi:10.1016/j.sedgeo.2003.10.006
- Gischler, E., Hudson, J.H., 1998. Holocene development of three isolated carbonate platforms, Belize, Central America. *Mar. Geol.* 144, 333–347. doi:10.1016/S0025-3227(97)00102-3
- Goreau, T.J., Trench, R.K., Hayes, R.L., n.d. Calcification Rates in Corals.
- Green, D.H., Edmunds, P.J., Carpenter, R.C., 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. doi:10.3354/meps07454
- Knowlton, W.&, 1994. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (gregory, 1895)) and its two sibling species , *M. faveolata* (ellis an. *Bull. Mar. Sci.* 55, 151–175.
- Knutson, D.W., Buddemeier, R.W., Smith, S. V, 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177, 270–272.
doi:10.1126/science.177.4045.270
- Kramer P., Mc Field M. Álvarez Filip L., D.I., 2015. 2015 Report Card for the Mesoamerican Reef.
- Lough, J.M., Barnes, D.J., 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 245, 225–243. doi:10.1016/S0022-0981(99)00168-9
- Lough, J.M., Cooper, T.F., 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth-Science Rev.* 108, 170–184.
doi:10.1016/j.earscirev.2011.07.001

- Manzello, D., Enochs, I., Kolodziej, G., Carlton, R., 2015. Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: an inshore-offshore comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 521, 81–89. doi:10.3354/meps11085
- Mumby, P.J., Flower, J., Chollett, I., Box, S.J., Bozec, Y.-M., Forster, J., Gill, D., Griffith-mumby, R., Oxenford, H.A., Peterson, A.M., Stead, S.M., Turner, R.A., Townsley, P., Van, P.J.H., Booker, F., Brocke, H.J., Cabañillas-terán, N., Steven, W.J., Haan, J. Den, Iglesias-prieto, R., Kennedy, E. V., Mahon, R., Osinga, R., Paris, C.B., Petersen, D., Polunin, N.V.C., 2014. Hacia la Resiliencia del Arrecife y Medios de Vida Sustentables: Un manual para los administradores de arrecifes de coral del caribe 172.
- Pandolfi, J.M., Connolly, S.R., Marshall, D.J., Cohen, A.L., 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* 333, 418–22. doi:10.1126/science.1204794
- Taylor, R.B., Barnes, D.J., Lough, J.M., 1993. Simple-Models of Density Band Formation in Massive Corals. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 167, 109–125. doi:10.1016/0022-0981(93)90187-s
- Tomascik, T., 1990. Growth rates of two morphotypes of *Montastrea annularis* along a eutrophication gradient, Barbados, W.I. *Mar. Pollut. Bull.* 21, 376–381. doi:10.1016/0025-326X(90)90645-O
- van Oppen, M.J.H., Oliver, J.K., Putnam, H.M., Gates, R.D., 2015. Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 1–7. doi:10.1073/pnas.1422301112
- Wooldridge, S. a., 2012. A new conceptual model of coral biomineralisation: hypoxia as the physiological driver of skeletal extension. *Biogeosciences Discuss.* 9, 12627–12666. doi:10.5194/bgd-9-12627-2012
- 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. doi:10.4319/lo.2007.52.5.2317

Anexo I. Valores de SST promedio mensual y anual de temperaturas (°C).

Tabla 4. Promedio mensual y anual de temperaturas (°C). Valores de SST correspondientes a la plataforma carbonatada Glover (16.5N 87.5W) disponibles en las bases de datos proporcionadas por Hadley Center Sea ice and SST.

Año	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Promedio	Desv. Estándar
1985	26.64	26.49	26.77	27.56	28.11	28.43	28.96	28.90	29.26	28.61	27.63	27.38	27.90	± 0.96
1986	26.60	26.50	26.68	27.48	27.93	28.45	28.71	28.72	29.03	28.66	28.12	27.39	27.86	± 0.91
1987	26.89	26.78	27.06	27.69	28.11	28.70	28.78	28.97	29.18	28.57	27.68	27.45	27.99	± 0.85
1988	26.57	26.52	26.85	27.71	27.86	28.40	28.65	29.13	29.40	28.54	27.69	27.17	27.87	± 0.97
1989	26.43	26.49	26.42	27.27	27.72	28.32	28.50	28.79	28.97	28.54	27.96	27.44	27.74	± 0.93
1990	26.82	26.70	26.83	27.64	27.97	28.78	28.92	29.05	29.19	28.88	27.89	27.30	28.00	± 0.95
1991	26.77	26.82	26.99	27.65	28.23	28.65	28.70	29.00	29.06	28.71	27.84	27.10	27.96	± 0.88
1992	26.38	26.64	26.74	27.55	27.85	28.81	28.44	28.46	28.71	28.23	27.60	27.17	27.72	± 0.84
1993	26.71	26.55	26.63	27.48	27.99	28.23	28.46	28.65	29.06	28.60	27.77	27.22	27.78	± 0.86
1994	26.54	26.51	26.52	27.46	27.95	28.28	28.34	28.29	28.91	28.76	27.85	27.28	27.72	± 0.86
1995	26.71	26.28	26.67	27.51	28.02	28.63	28.97	29.17	29.52	28.87	28.23	27.48	28.01	± 1.08
1996	26.82	26.45	26.89	27.28	28.13	28.68	28.69	28.75	29.55	28.91	27.92	27.65	27.98	± 0.97
1997	27.16	27.06	27.08	28.09	28.59	28.74	28.91	29.07	29.42	28.89	28.14	27.37	28.21	± 0.85
1998	26.82	26.90	26.94	27.69	28.34	28.80	29.11	29.38	29.56	29.01	28.23	27.48	28.19	± 1.00
1999	26.90	26.82	26.78	27.64	28.01	28.32	28.48	28.34	29.23	28.83	28.03	26.83	27.85	± 0.85
2000	26.38	26.28	26.70	27.46	28.04	28.49	28.89	28.81	29.34	28.84	28.05	27.44	27.89	± 1.04
2001	26.73	26.63	26.81	27.52	27.91	28.74	28.73	29.23	29.60	29.12	28.22	27.72	28.08	± 1.03
2002	27.09	26.94	26.93	27.88	28.33	28.96	28.66	28.78	29.34	29.14	28.24	27.51	28.15	± 0.87
2003	26.59	26.65	26.94	27.63	28.07	28.58	28.78	29.13	29.48	29.03	28.22	27.36	28.04	± 1.00
2004	26.97	26.60	26.89	27.73	28.15	28.48	28.86	29.29	29.45	29.08	28.22	27.47	28.10	± 0.98
2005	26.81	26.75	26.82	27.95	28.50	28.53	28.97	29.15	29.57	28.93	28.07	27.20	28.10	± 1.00
2006	26.96	26.47	26.69	27.55	28.32	28.10	28.85	29.27	29.24	28.88	28.21	27.66	28.02	± 0.97
2007	27.04	27.18	27.20	28.01	28.36	29.29	28.81	29.05	29.41	29.39	28.41	28.04	28.35	± 0.87
2008	27.06	27.27	27.53	28.16	27.94	28.57	28.76	29.43	29.39	28.99	28.12	27.22	28.20	± 0.83
2009	26.73	26.63	26.80	27.75	28.12	28.85	29.19	29.49	29.59	28.96	28.61	27.74	28.21	± 1.08
2010	27.07	27.08	26.80	27.88	28.71	29.20	29.27	29.41	30.04	29.06	28.22	27.15	28.32	± 1.11

Tabla 5. Promedio mensual y anual de temperaturas (°C). Valores de SST correspondientes a la plataforma carbonatada Turneffe (17.5N 87.5W) disponibles en las bases de datos proporcionadas por Hadley Center Sea ice and SST.

Año	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Promedio	Desv. Estándar
1985	26.45	26.28	26.52	27.20	27.89	28.61	28.77	28.95	29.26	28.61	27.55	27.30	27.78	± 1.05
1986	26.58	26.50	26.49	27.29	27.76	28.34	28.56	28.75	29.08	28.73	28.27	27.52	27.82	± 0.94
1987	26.99	26.75	26.95	27.62	28.20	28.63	29.23	29.20	29.32	28.80	27.86	27.53	28.09	± 0.94
1988	26.67	26.38	26.75	27.40	27.78	28.58	29.03	29.33	29.37	28.59	27.76	27.24	27.91	± 1.06
1989	26.45	26.22	26.26	27.10	27.64	28.23	28.55	28.84	28.88	28.72	28.25	27.61	27.73	± 1.01
1990	26.77	26.59	26.59	27.52	27.79	28.54	28.92	29.15	29.27	29.07	27.86	27.20	27.94	± 1.03
1991	27.03	26.99	27.07	27.52	28.10	28.65	28.67	29.08	29.13	28.73	27.98	27.05	28.00	± 0.84
1992	26.24	26.54	26.58	27.37	27.62	28.36	28.35	28.45	28.80	28.45	27.81	27.31	27.66	± 0.86
1993	26.85	26.59	26.57	27.25	27.82	28.23	28.44	28.87	29.16	28.83	28.00	27.15	27.81	± 0.92
1994	26.64	26.39	26.46	27.29	27.82	28.29	28.10	28.37	28.74	28.71	27.95	27.28	27.67	± 0.84
1995	26.05	25.90	26.71	27.50	28.05	28.73	29.00	29.04	29.42	28.83	28.46	27.78	27.96	± 1.19
1996	26.70	26.34	26.71	27.00	27.82	28.45	28.56	28.83	29.34	28.88	27.91	27.41	27.83	± 1.00
1997	27.35	27.13	26.92	27.70	28.58	28.71	28.97	29.19	28.92	28.72	28.18	27.85	28.19	± 0.78
1998	27.02	27.10	26.73	27.42	27.87	28.74	29.10	29.66	29.59	29.04	28.09	27.62	28.17	± 1.03
1999	26.75	26.57	26.63	27.76	28.09	28.51	28.06	28.31	29.34	28.80	27.71	26.71	27.77	± 0.93
2000	26.01	25.97	26.42	27.19	27.63	28.42	28.97	29.03	29.36	28.79	27.96	27.37	27.76	± 1.20
2001	26.61	26.61	26.66	27.06	27.85	29.04	28.61	29.43	29.47	29.35	28.31	27.84	28.07	± 1.13
2002	27.19	26.83	26.82	27.79	28.11	28.82	28.66	28.80	29.41	29.55	28.37	27.57	28.16	± 0.94
2003	26.47	26.51	26.79	27.41	27.95	28.49	28.71	29.17	29.72	29.15	28.59	27.51	28.04	± 1.10
2004	26.75	26.66	26.64	27.43	27.88	28.68	28.87	29.32	29.57	29.08	28.42	27.42	28.06	± 1.07
2005	26.45	26.46	26.46	27.40	28.32	28.79	29.05	29.28	29.47	28.86	27.84	27.20	27.97	± 1.15
2006	26.34	26.48	26.37	27.32	27.95	28.11	28.81	29.37	29.44	29.15	28.26	27.66	27.94	± 1.14
2007	27.09	27.21	27.09	27.77	28.60	29.26	29.05	29.56	29.34	29.57	28.63	28.19	28.45	± 0.96
2008	27.25	27.36	27.65	27.93	27.92	28.56	28.77	29.45	29.71	29.09	28.03	27.05	28.23	± 0.88
2009	26.50	26.41	26.49	27.34	28.19	28.99	29.28	29.39	29.86	29.61	28.58	27.63	28.19	± 1.29
2010	26.95	26.67	26.43	27.74	28.59	29.70	29.43	29.50	30.24	29.35	28.17	27.02	28.32	± 1.33

Tabla 6. Promedio mensual y anual de temperaturas (°C). Valores de SST correspondientes al sitio de Plascencia (17.5N 87.5W) disponibles en las bases de datos proporcionadas por Hadley Center Sea ice and SST.

Año	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Promedio	Desv. Estándar
1985	26.15	26.14	26.56	27.46	28.23	28.62	28.83	28.91	29.15	28.64	27.58	27.17	27.79	± 1.10
1986	26.35	26.32	26.54	27.40	27.95	28.48	28.72	28.84	29.04	28.68	28.07	27.31	27.81	± 1.00
1987	26.53	26.53	26.93	27.68	28.32	28.76	29.05	29.22	29.34	28.73	27.81	27.40	28.03	± 1.03
1988	26.43	26.32	26.77	27.57	28.07	28.58	28.80	29.16	29.07	28.41	27.69	26.95	27.82	± 1.02
1989	26.30	26.17	26.35	27.32	27.89	28.41	28.65	28.88	28.92	28.54	27.99	27.31	27.73	± 1.02
1990	26.56	26.52	26.76	27.68	28.14	28.85	29.03	29.17	29.24	28.92	27.79	27.10	27.98	± 1.06
1991	26.72	26.68	27.04	27.79	28.48	28.90	28.92	29.19	29.15	28.67	27.77	26.99	28.03	± 0.98
1992	26.24	26.45	26.78	27.66	28.02	28.79	28.72	28.75	28.85	28.38	27.72	27.12	27.79	± 0.95
1993	26.63	26.49	26.67	27.50	28.19	28.51	28.70	28.95	29.12	28.71	27.89	27.13	27.87	± 0.96
1994	26.46	26.41	26.57	27.56	28.25	28.58	28.51	28.58	28.92	28.72	27.90	27.27	27.81	± 0.93
1995	26.36	26.17	26.75	27.73	28.28	28.84	29.09	29.23	29.43	28.80	28.17	27.42	28.02	± 1.14
1996	26.47	26.24	26.73	27.32	28.14	28.70	28.73	28.88	29.38	28.77	27.78	27.25	27.87	± 1.05
1997	26.87	26.80	27.07	27.96	28.74	28.94	29.17	29.37	29.36	28.90	28.16	27.50	28.24	± 0.98
1998	26.80	26.90	26.94	27.78	28.44	29.03	29.27	29.58	29.52	28.96	28.05	27.41	28.22	± 1.05
1999	26.63	26.60	26.80	27.79	28.28	28.60	28.53	28.63	29.20	28.66	27.77	26.72	27.85	± 0.94
2000	26.07	26.07	26.64	27.54	28.17	28.62	28.98	28.99	29.26	28.72	27.91	27.25	27.85	± 1.14
2001	26.38	26.45	26.77	27.50	28.10	28.94	28.85	29.38	29.41	29.02	28.04	27.53	28.03	± 1.11
2002	26.82	26.71	26.93	28.00	28.49	28.95	28.84	28.99	29.37	29.27	28.22	27.41	28.17	± 0.98
2003	26.39	26.50	27.02	27.71	28.32	28.74	28.89	29.24	29.49	29.01	28.24	27.27	28.07	± 1.07
2004	26.63	26.51	26.83	27.75	28.26	28.73	29.03	29.39	29.47	29.02	28.18	27.34	28.10	± 1.07
2005	26.49	26.44	26.75	27.77	28.54	28.85	29.13	29.32	29.47	28.77	27.86	27.08	28.04	± 1.13
2006	26.45	26.31	26.62	27.63	28.35	28.39	28.98	29.37	29.36	28.98	28.11	27.45	28.00	± 1.11
2007	26.84	26.97	27.08	27.93	28.56	29.17	28.97	29.28	29.31	29.23	28.18	27.77	28.27	± 0.95
2008	26.74	26.96	27.33	28.00	28.14	28.69	28.86	29.41	29.43	28.85	27.80	26.94	28.10	± 0.96
2009	26.38	26.23	26.58	27.58	28.33	29.05	29.28	29.49	29.63	29.20	28.30	27.52	28.13	± 1.25
2010	26.62	26.68	26.58	27.92	28.80	29.38	29.26	29.42	29.80	28.91	27.89	26.76	28.17	± 1.25

Anexo II. Variables de crecimiento para Orbicella faveolata según metodología aplicada.

Tabla 7. Series de densidad, extensión y calcificación modeladas y obtenidas de mediante densitometría óptica contra la distancia para el período septiembre 1986 hasta septiembre 2010 para la muestra Glover 2 de *O. faveolata*.

Mes/Año	Glover 2 (Valores Calculados)			Glover 2 (Densitometría)			Δ Calcificación	
	Distancia (cm)	Densidad (g cm ⁻³)	Extensión (cm año ⁻¹)	Calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)	Densidad (g cm ⁻³)	Extensión (cm año ⁻¹)		Calcificación (g cm ⁻² año ⁻¹)
sep-10	0.47	1.49	0.75	1.12	1.26	0.92	1.16	0.04
sep-09	1.22	1.33	0.76	1.01	1.21	0.92	1.11	0.10
sep-08	1.98	1.19	0.79	0.94	1.23	0.77	0.95	0.01
sep-07	2.77	1.22	0.80	0.98	1.23	0.70	0.87	-0.11
sep-06	3.57	1.15	0.76	0.87	1.24	0.92	1.14	0.27
sep-05	4.33	1.23	0.78	0.96	1.29	0.55	0.72	-0.24
sep-04	5.11	1.28	0.77	0.99	1.15	0.96	1.09	0.11
sep-03	5.88	0.93	0.79	0.73	1.11	0.92	1.02	0.29
sep-02	6.67	1.22	0.76	0.93	1.03	0.55	0.57	-0.36
sep-01	7.43	1.06	0.75	0.80	1.11	0.82	0.92	0.12
sep-00	8.18	1.14	0.81	0.92	1.18	1.01	1.19	0.27
sep-99	8.99	1.21	0.78	0.94	1.11	0.70	0.78	-0.17
sep-98	9.77	1.14	0.76	0.87	0.93	0.30	0.28	-0.59
sep-97	10.53	1.05	0.80	0.84	1.16	0.79	0.92	0.08
sep-96	11.33	1.59	0.77	1.22	1.37	0.79	1.08	-0.14
sep-95	12.10	1.43	0.77	1.10	1.32	0.69	0.91	-0.20
sep-94	12.87	1.27	0.74	0.94	1.25	0.82	1.03	0.09
sep-93	13.61	1.53	0.82	1.25	1.26	0.80	1.01	-0.24
sep-92	14.43	1.31	0.77	1.01	1.21	0.80	0.97	-0.04
sep-91	15.20	1.37	0.79	1.08	1.10	1.04	1.15	0.07
sep-90	15.99	0.81	0.77	0.62	1.05	0.60	0.63	0.01
sep-89	16.76	0.97	0.79	0.77	0.98	0.86	0.84	0.07
sep-88	17.55	0.97	0.77	0.75	0.94	0.70	0.66	-0.08
sep-87	18.32	1.19	0.77	0.92	1.07	0.84	0.90	-0.02
sep-86	19.09	1.03			1.11	0.64	0.71	

Anexo V Permiso 2564 CITES Respaldo legal de las muestras.

CITES PERMIT - היתר על פי האמנה

CONVENTION ON INTERNATIONAL TRADE IN ENDANGERED SPECIES OF WILD FAUNA AND FLORA

PERMIT No. 2564

EXPORT RE-EXPORT IMPORT OTHER

24/05/2012

3. Issuance (name and address):
Dr. Nancy Cabanillas Teran
Unidad Academica de Sistemas
Domicilio conocido Puerto Morelos 77580

4. Exporter (name, address and country):
Ofar Ben Izvi
The Inter-University Institute for Marine Sciences
P.O.Box 400, ELAT
ISRAEL

5. Country of import: MEXICO

6. Name, address, country and stamp of management authority:
Israel Nature and National Parks Protection Authority
3 Am VeChana St
Jerusalem, 25643
ISRAEL
Tel: (972) 2-6509444 Fax: (972) 2-6509459

7. Purpose of the transaction:

8. Scientific name, genus, species and authority, and common name of animal or plant.

9. Description of specimens, including identifying numbers (tagging or other).

10. Appendix No. and number.

11. Quantity (including units) and sex assigned, if any.

12. Country of origin.

13a. Country of re-export.

13b. No. of the operation and date of execution.

14. Country in which the specimens were taken from the wild, bred in captivity or artificially propagated (only in case of re-export).

15. Only for specimens of Appendix I species bred in captivity or artificially propagated for commercial purposes.

16. For pre-convention specimens.

17. This permit is issued by:

Jerusalem 24/11/2011 Roni Malka Director, Enforcement Division

18. EXPORT EXHIBITION / BILL OF LADING / AIR WAY BILL No.

19. Bill of Lading / Air Way Bill No.

20. Part of Export Date Signature Official stamp and title

PERMIT No. 2564