



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

**EL EFECTO DE LAS ALTERACIONES HIDROLÓGICAS HISTÓRICAS DE LOS
EVERGLADES EN EL CRECIMIENTO Y LA MICROESTRUCTURA DEL CORAL
Orbicella annularis EN ARRECIFES DEL CONDADO DE BROWARD,
FLORIDA, USA**

T E S I S

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
LUIS DAVID LIZCANO SANDOVAL

TUTOR PRINCIPAL
Dr. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL

COMITÉ TUTOR
Dr. GUILLERMO HORTA PUGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
Dr. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL
Dra. SUSANA ENRÍQUEZ
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL
Dr. PAUL BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, 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.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



**EL EFECTO DE LAS ALTERACIONES HIDROLÓGICAS HISTÓRICAS DE LOS
EVERGLADES EN EL CRECIMIENTO Y LA MICROESTRUCTURA DEL CORAL
Orbicella annularis EN ARRECIFES DEL CONDADO DE BROWARD,
FLORIDA, USA**

TESIS

QUE OPTA POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
(Biología marina)**

PRESENTA:
LUIS DAVID LIZCANO SANDOVAL

TUTOR PRINCIPAL:
Dr. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

COMITÉ TUTOR:
**Dr. GUILLERMO HORTA PUGA
Dr. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
Dra. SUSANA ENRÍQUEZ
Dr. PAUL BLANCHON**

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, ENERO 2017

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de esta comunidad con importante trayectoria nacional e internacional.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por la colaboración brindada durante todo este proceso, por sus instalaciones y por su apoyo económico que me permitió desarrollar una estancia académica en el exterior.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), quienes me otorgaron una beca para poder realizar mis estudios de maestría en México (Becario No. 593220).

Al Dr. Juan Pablo Carricart, quien me abrió las puertas en su laboratorio, me permitió enriquecerme con su conocimiento, y me deja muchas preguntas que me encantaría resolver a través de la esclerocronología.

Al Dr. Richard E. Dodge y su estudiante Darren Marshall, por recibirme amablemente en su laboratorio en Nova Southeastern University, y por el préstamo de las muestras de coral con las que desarrollé esta tesis.

Al proyecto PAPIIT “Efecto de la luz azul de la luna y el sexo en las bandas de distinta densidad y parámetros de crecimiento en esqueletos de corales hermatípicos” (clave IN209014).

A cada uno de los miembros de mi comité tutorial: el Dr. Roberto Iglesias, el Dr. Guillermo Horta, la Dra. Susana Enríquez, el Dr. Paul Blanchon, por su conocimiento y valiosos aportes para el mejoramiento de este manuscrito. Al Dr. Roberto Iglesias le agradezco por su tiempo y todas las enriquecedoras conversaciones, de las cuales siempre aprendí algo nuevo. A la Dra. Enríquez por darme pistas clave para comprender procesos fisiológicos. Al Dr. Blanchon por darme “tips” en la elaboración del manuscrito. Al Dr. Horta por ser un motivo más para poder obtener los mejores argumentos para defender esta tesis.

A todos mis compañeros de laboratorio, en especial Israel “Mac” Cruz, Gabriela “Pecas” Gutiérrez, Alexis “el cubano” Medina, e Isabel Martínez con quienes tuvimos muchas, y en ocasiones, largas conversaciones, las cuales aprecio mucho porque me daban “ladrillos” para edificar poco a poco la torre del conocimiento.

A todos mis compañeros de la UASA, con quienes compartí muchos buenos momentos, e hicieron de esta, una alegre estadía en México.

Al M. en C. Francisco Ruíz, el M. en C. Edgar Escalante y el técnico académico Miguel Gómez, responsables del Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico de la UNAM, por los datos de PAR diurno en Puerto Morelos.

A la UASA en general, a cada uno de los investigadores y a su personal administrativo.

Por último, y no menos importante, a mi familia y allegados. Les agradezco tanto que podría escribir otra tesis agradeciéndoles y me quedo corto.

Tabla de contenido

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	7
OBJETIVO.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Muestras de estudio	9
Densitometría óptica y características de crecimiento	9
Microestructura esquelética.....	11
Datos históricos de variables ambientales.....	11
Análisis de datos.....	12
RESULTADOS.....	12
Crecimiento de <i>O. annularis</i> en Broward, Florida	12
Microestructura esquelética.....	14
Variables ambientales	16
DISCUSIÓN	17
CONCLUSIONES.....	24
REFERENCIAS.....	24
ANEXOS	30

Índice de figuras y tablas

Figuras:

FIGURA 1. MAPA DEL SUR DE FLORIDA.....	4
FIGURA 2. ESQUEMA DE UNA SECCIÓN VERTICAL DE UN ESQUELETO DE CORAL	6
FIGURA 3. EJEMPLO DE UNA TÍPICA CURVA FOTOSÍNTESIS VS. IRRADIANCIA (<i>P-I</i>).....	7
FIGURA 4. APROXIMACIÓN DE LOS SITIOS DE RECOLECTA DE LAS COLONIAS DEL CORAL <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> , EN LA COSTA DEL CONDADO DE BROWARD.....	10
FIGURA 5. PROMEDIOS TOTALES DE CADA CARACTERÍSTICA DE CRECIMIENTO DEL CORAL <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> EN EL SURESTE DE FLORIDA DURANTE LOS PERIODOS ANTES, 1947-1970 Y DESPUÉS....	14
FIGURA 6. PROMEDIOS TOTALES DE CADA MEDICIÓN EN LOS DISEPIMENTOS EXOTECALES DEL CORAL <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> DURANTE LOS PERIODOS ANTES, 1947-1970 Y DESPUÉS	17
FIGURA 7. PROMEDIOS POR PERIODO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN EL SURESTE DE FLORIDA.....	18
FIGURA 8. TASAS DE CALCIFICACIÓN ANUAL DE <i>O. ANNULARIS</i> VS PROMEDIOS MÁXIMOS DE TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR EN DIFERENTES LOCALIDADES DEL ATLÁNTICO	20
FIGURA 9. A) CAMBIOS EN LA INTENSIDAD DE LUZ DEL PAR Y A 480 NM EN DIFERENTES PROFUNDIDADES EN AGUA DE MAR LIMPIA Y CON UNA CAPA DE 0.5 CM DE TANINOS	21
FIGURA 10. IRRADIACIÓN SATURANTE (Ek) (LÍNEA PUNTEADA) DE LA FOTOSÍNTESIS DE <i>O. FAVEOLATA</i> , EN AGUAS LIMPIAS (LÍNEA NEGRA) Y AGUAS CON UNA CAPA DE 0.5 CM DE TANINOS (LÍNEA ROJA).....	22

Tablas:

TABLA 1. DATOS DE LOS ESPECÍMENES DEL CORAL <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> , EN ARRECIFES DEL CONDADO DE BROWARD, FLORIDA.	9
TABLA 2. DENSIDADES ESQUELETALES, EXTENSIONES LINEALES Y CALCIFICACIONES EN LOS PERIODOS ANTES, DURANTE Y DESPUÉS DE 1947-1970, DE LOS ESPECÍMENES DE <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> RECOLECTADOS EN DIFERENTES SITIOS Y PROFUNDIDADES A LO LARGO DE LA COSTA DEL CONDADO DE BROWARD, FLORIDA.	13
TABLA 3. NÚMERO POR AÑO, GROSOR Y DISTANCIA DE DISEPIMENTOS EXOTECALES EN LOS PERIODOS ANTES, DURANTE Y DESPUÉS DE 1947-1970, DE LOS ESPECÍMENES DE <i>O. ANNULARIS</i> RECOLECTADOS EN DIFERENTES SITIOS Y PROFUNDIDADES A LO LARGO DE LA COSTA DEL CONDADO DE BROWARD, FLORIDA.	15
TABLA 4. PROMEDIOS DE EXTENSIÓN LINEAL, DENSIDAD ESQUELETAL Y CALCIFICACIÓN DE <i>O. ANNULARIS</i> EN DIFERENTES LOCALIDADES DEL ATLÁNTICO.	19

Anexos:

ANEXO 1. CAMBIOS HIDROLÓGICOS EN LOS EVERGLADES.....	30
ANEXO 2. EFECTOS QUE ALTERAN EL COLOR DE PÍXEL EN RADIOGRAFÍAS	31
ANEXO 3. EVOLUCIÓN DEL SISTEMA DE CANALES DEL SUR DE FLORIDA A LO LARGO DEL SIGLO XX.....	32
ANEXO 4. MEDICIONES DE LOS DISEPIMENTOS EXOTECALES POR PERIODO, SOBRE UNA LAJA DE CORAL ESCANEADA A 1200 DPI.	33
ANEXO 5. RESULTADOS DE DENSIDAD ESQUELETAL POR AÑO, DE CADA UNO DE LOS ESPECÍMENES DE ESTE ESTUDIO.	34
ANEXO 6. RESULTADOS DE EXTENSIÓN LINEAL POR AÑO, DE CADA UNO DE LOS ESPECÍMENES DE ESTE ESTUDIO.	35
ANEXO 7. RESULTADOS DE EXTENSIÓN LINEAL POR AÑO, DE CADA UNO DE LOS ESPECÍMENES DE ESTE ESTUDIO.	36
ANEXO 8. RESULTADOS DE LAS CORRELACIONES ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO DE <i>ORBICELLA ANNULARIS</i> Y LAS VARIABLES AMBIENTALES POR PERIODOS.....	37
ANEXO 9. ANOMALÍAS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN EL SURESTE DE FLORIDA.....	38
ANEXO 10. TURBIDEZ DEL AGUA EN LA COSTA DE BROWARD, PRODUCTO DE LA DESCARGA DE AGUA DE LOS CANALES.....	39

EL EFECTO DE LAS ALTERACIONES HIDROLÓGICAS HISTÓRICAS DE LOS EVERGLADES EN EL CRECIMIENTO Y LA MICROESTRUCTURA DEL CORAL *Orbicella annularis* EN ARRECIFES DEL CONDADO DE BROWARD, FLORIDA, USA

RESUMEN

Desde 1912 la región de los Everglades ha sufrido grandes alteraciones hidrológicas hechas por el hombre. En algunos estudios se ha tratado de relacionar el posible efecto de las altas descargas de agua provenientes de los Everglades, con el crecimiento de los corales de la costa sureste de Florida. Sin embargo, estos estudios no han sido conclusivos. En este estudio se evaluó el efecto de las alteraciones hidrológicas de los Everglades y los concomitantes cambios en las propiedades ópticas de la columna de agua, en las características de crecimiento y la microestructura esquelética en especímenes del coral *Orbicella annularis*, que crecieron en las costas del condado de Broward, Florida. Para este fin, se estimaron la densidad esquelética, la tasa extensión lineal y de calcificación. Se realizaron conteos de diseamientos exotocales por año, y se midió el grosor y la distancia entre ellos, para evaluar un posible efecto de las alteraciones en las propiedades ópticas del agua en la sensibilidad de los corales, de acuerdo a la hipótesis de la formación de diseamientos mediada por un ciclo lunar (Dávalos-Dehullu et al. 2008). Se encontró que durante el periodo 1947-1970 la densidad esquelética aumentó, la tasa de extensión lineal decreció, pero la tasa de calcificación permaneció constante. Además, durante ese periodo el número de diseamientos por año decreció y su grosor aumentó, pero la distancia entre diseamientos fue relativamente constante. Dichas anomalías coinciden con un periodo de ampliaciones y altas descargas de agua de los canales del sur de Florida. Estos resultados sugieren que, pudieron existir cambios drásticos en las propiedades ópticas del agua que llegaba a los corales. Esto confirma la importancia de la calidad del agua y sus propiedades ópticas, para organismos dependientes de la luz como los corales, los cuales responden a estímulos lumínicos para realizar importantes procesos fisiológicos y biológicos.

Palabras clave: descarga de agua, MODC, propiedades ópticas del agua, fotosensibilidad, ritmos lunares, diseamientos exotocales.

EFFECT OF HISTORICAL-HYDROLOGICAL ALTERATIONS OF THE EVERGLADES ON THE GROWTH AND THE SKELETAL MICROSTRUCTURE OF THE CORAL *Orbicella annularis* IN BROWARD COUNTY, FLORIDA, USA

ABSTRACT

Ever since 1912, the Everglades has undergone major man-made hydrological alterations. Some studies have attempted to relate the possible effect of high water discharges from the Everglades with the coral growth on the coast of Southeast Florida. However, these studies have not been conclusive. This study evaluated the effect of the Everglades hydrological alterations and the concomitant changes in the optical properties of the water column, growth characteristics and skeletal microstructure in specimens of the coral *Orbicella annularis*, which grew on the coasts of Broward County, Florida. For this purpose, skeletal density, linear extension and calcification rates were estimated. Were performed counts of exothecal dissepiments per year, and measured the thickness and the distance between them, to evaluate a possible effect of the alterations in the optical properties of the water on the sensitivity of the corals, according to the hypothesis of the formation of dissepiments mediated by a lunar cycle (Dávalos-Dehullu et al., 2008). Were found that during the period 1947-1970 the skeletal density increased, the linear extension rate decreased, but the calcification rate remained constant. Similarly, the skeletal microstructure of the coral changed drastically during this same period. The number of exothecal dissepiments per year was low and its thickness increased, but the distance between exothecal dissepiments was relatively constant. These anomalies coincide with a period of expansions and high water discharges from the channels of South Florida. These results suggest that there may have been drastic changes in the optical properties of water reaching corals. This confirms the importance of water quality and its optical properties for light-dependent organisms such as scleractinian corals, which respond to light stimuli to perform important physiological and biological processes.

Key words: water discharge, CDOM, optical properties of water, photosensitivity, lunar rhythms, exothecal dissepiments.

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral se desarrollan principalmente en aguas marinas tropicales, claras, oligotróficas y cálidas (Kleypas et al. 1999). Sin embargo, en el sureste de Florida existen formaciones arrecifales hasta una latitud de 27°N, con corales que han crecido bajo continuas descargas de agua proveniente de los Everglades desde principios del siglo XIX (Fig. 1) (Blake 1980, Sklar et al. 2002). La región de humedales que conforma a los Everglades, ha sido drenada por la construcción de un sistema de canales que conecta al lago Okeechobee con la costa sureste de Florida (Chimney & Goforth 2001, Steinman et al. 2002, Clarke & Dalrymple 2003). El drástico deterioro del ecosistema y de la calidad del agua, debido a los cambios en el uso del suelo y el rápido incremento de la población (McPherson & Halley 1996, Steinman et al. 2002, Perry 2008, Aiken et al. 2011), condujo a la elaboración del más grande y costoso plan de restauración ecológica de la historia, conocido como el “Comprehensive Everglades Restoration Plan” (Anexo 1) (Tibbetts 2000, Sklar et al. 2001, Clarke & Dalrymple 2003, Perry 2004, 2008).

La reducción de luz en la columna de agua, causada por efectos de la sedimentación y turbidez, conduce a cambios en la morfología y los patrones de crecimiento (densidad esquelética, extensión lineal, calcificación) de los corales escleractíneos (Dodge et al. 1974, Dodge & Vaisnys 1977, Hudson 1981, Kirk 1985, Carricart-Ganivet & Merino 2001, Anthony & Hoegh-Guldberg 2003, Crabbe & Smith 2005, Todd 2008, Storlazzi et al. 2015), similares a los corales de zonas profundas (Baker & Weber 1975, Huston 1985, Bosscher 1993, Carricart-Ganivet et al. 2007). La sensibilidad de los corales frente a variables ambientales como esta, permite que puedan ser usados como indicadores ambientales (Barnes & Lough 1996). Por lo tanto, la información ambiental contenida en el esqueleto de los corales pueda ser reconstruida a partir de cambios en los patrones de crecimiento, estimados a través de técnicas usadas en la esclerocronología (Knutson et al. 1972, Dodge & Brass 1984, Carricart-Ganivet & Barnes 2007), ciencia hermana de la dendrocronología y dendroclimatología.

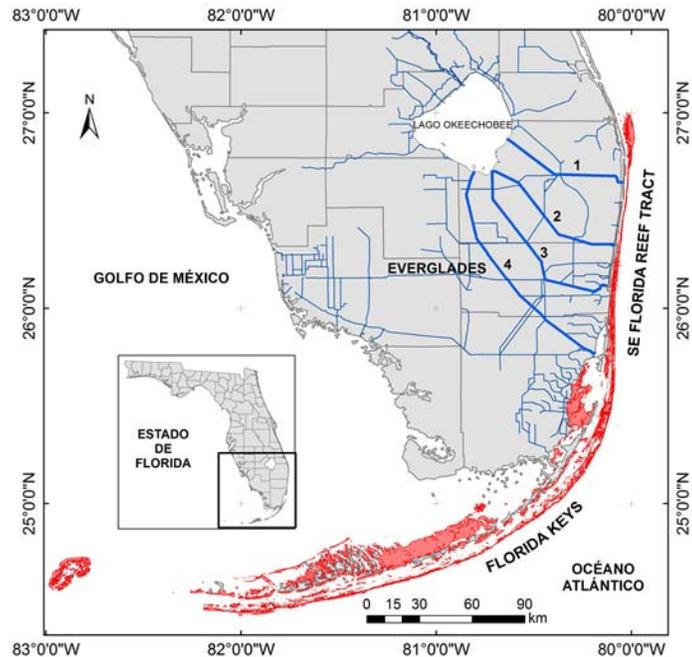


Figura 1. Mapa del sur de Florida. Se muestran los canales (líneas azules) que drenan agua de los Everglades hacia la costa sureste de Florida (condados de Palm Beach, Broward y Miami-Dade), e interrumpen su flujo natural. Los primeros y más grandes canales construidos (líneas azules más gruesas) son: 1. West Palm Beach, 2. Hillsboro, 3. North New River, 4. Miami; abiertos desde 1912. En rojo se muestran las áreas con formaciones coralinas. Capas obtenidas de Florida Geographic Data Library (www.fgdl.org).

Las estrategias de crecimiento pueden variar de acuerdo a la especie y las condiciones ambientales (Dodge & Brass 1984, Barnes & Lough 1993, Lough & Barnes 1997, Carricart-Ganivet & Merino 2001, Carricart-Ganivet 2007, Carricart-Ganivet et al. 2013). Por ejemplo, en los corales de la especie *Orbicella annularis*, la formación anual de bandas de alta y baja densidad esquelética se asocian al verano e invierno, respectivamente (Hudson et al. 1976, Hudson 1981), y sus recursos de calcificación se invierten en hacer esqueletos más o menos densos, mientras que su extensión permanece relativamente constante a lo largo del año (Cruz-Piñón et al. 2003, Carricart-Ganivet 2004, 2007). Sin embargo, se han reportado estrategias de crecimiento anómalas donde la densidad esquelética aumenta y la extensión lineal disminuye, mientras la calcificación parece no cambiar, atribuidas a periodos de altas descargas de agua continental en el sureste

de Florida, entre 1940 y 1970 (Helmle et al. 2007, Helmle com. pers.). Estas anomalías de crecimiento pueden ser explicadas desde una perspectiva microestructural.

Las bandas de alta y baja densidad esquelética en *O. annularis* se diferencian por el grosor de los diseptos exotecales y de la costa (Fig. 2) (Dodge et al. 1992, Dávalos-Dehullu et al. 2008). Estos diseptos son microestructuras esqueléticas que se forman justo por debajo del tejido vivo del coral a medida que este calcifica y crece verticalmente (Dávalos-Dehullu et al. 2008). En *Orbicella faveolata* se ha observado que el número de diseptos por año y la tasa de extensión lineal se reducen en un gradiente de profundidad, mientras que el grosor de estas microestructuras y la densidad esquelética aumentan, respondiendo a la caída exponencial de la luz (Gutiérrez-Estrada en prep.). Aunque no está claro el proceso de su formación, se cree que su formación es cíclica. Algunos autores sugieren que la formación de diseptos exotecales en los corales puede seguir un ritmo lunar (Dávalos-Dehullu et al. 2008, Winter & Sammarco 2010). Debido a la gran sensibilidad que tienen a la luz, los corales pueden responder a ciclos diarios, lunares y anuales (Gorbunov & Falkowski 2002, Sorek et al. 2014). Esta fotosensibilidad se debe a las proteínas fotorreceptoras (*cry1* y *cry2*) que poseen los corales en su ectodermo (Levy et al. 2007), las cuales también son comunes en otros organismos (Panda et al. 2002). Este parece ser uno de los principales mecanismos mediante el cual los corales responden a los cambios de luz, esencial para llevar a cabo procesos como el desove sincronizado luego de una luna llena (Harrison et al. 1984) o la contracción/expansión de los pólipos durante el día y la noche (Sorek et al. 2014). Además, el espectro de luz puede jugar un papel muy importante en la sensibilidad del coral, ya que la luz azul ha demostrado ser la región en la que algunos corales son más sensibles y pueden responder de manera más efectiva que en otras regiones del espectro de luz (Gorbunov & Falkowski 2002, D'Angelo et al. 2008).

Las descargas de agua continental son capaces de transportar grandes cantidades de materia orgánica disuelta coloreada (MODC), que absorben principalmente luz azul (Coble et al. 1998, Wózniaak & Dera 2007, Kirk 2011), la misma en la que el coral es más sensible. Si bien la MODC puede alterar las propiedades ópticas del agua, es importante destacar que los corales estudiados por Helmle et al. (2007) siempre crecieron expuestos a las continuas y variables descargas de agua provenientes de los Everglades desde 1912, es decir, crecieron bajo fluctuantes calidades de luz a lo largo del tiempo. Sin embargo, la calidad espectral puede no ser tan importante en los procesos fotosintéticos, así como lo es la cantidad de la luz (Falkowski & LaRoche 1991). La mayoría de estudios fotosíntesis-irradiancia (P-I) indican que la saturación de la fotosíntesis puede ocurrir entre 100 y 400 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en diversas algas y pastos marinos (Iglesias-Prieto & Trench 1994, Cayabyab & Enríquez 2007, Lee et al. 2007, Hennige et al. 2008, Kirk 2011, Tait et al. 2014), esto quiere decir que siempre que haya niveles de irradiancia por encima del punto saturante (E_k), las algas endosimbiontes del coral pueden realizar fotosíntesis máxima (P_{max}) y proveerle energía suficiente al coral para mantener su proceso de calcificación (Fig. 3) (Iglesias-Prieto & Trench 1994, Anthony & Hoegh-Guldberg 2003).

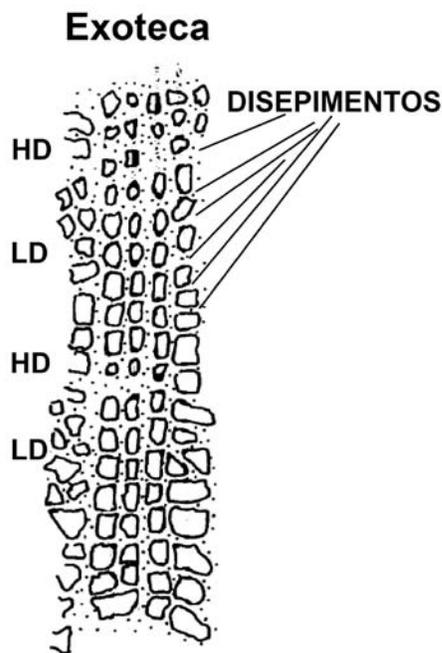


Figura 2. Esquema de una sección vertical de un esqueleto de coral. Áreas punteadas representan el esqueleto, y las áreas blancas representan espacio vacío. Las bandas de alta y baja densidad se denotan como HD y LD, respectivamente. Cada estructura horizontal es un disepeimento exotecal. Modificado de Dodge et al. (1992).

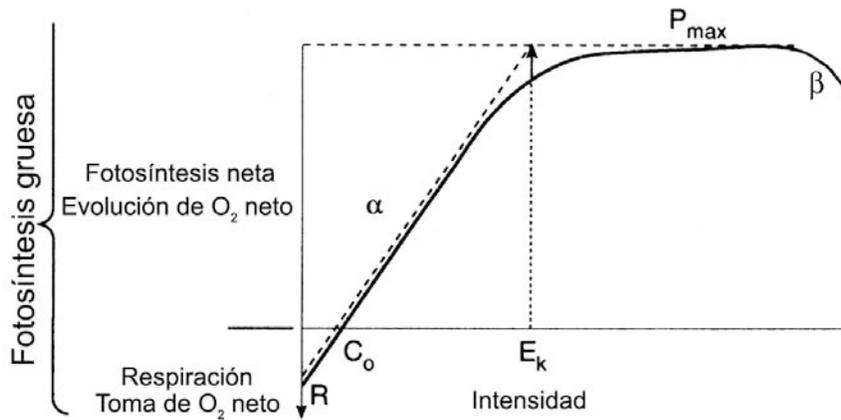


Figura 3. Ejemplo de una típica curva fotosíntesis vs. irradiancia ($P-I$). En oscuridad, hay un consumo neto de oxígeno como consecuencia de la respiración (R). A bajos niveles de irradiancia, la evolución de oxígeno es aproximadamente una función lineal de la irradiancia, mientras la proporción entre fotosíntesis e irradiancia en esa pendiente del perfil $P-I$ es denotado con el símbolo α . A una misma irradiancia, la tasa fotosintética es plana. La tasa saturada por luz es denotada P_{max} . La irradiancia saturante (E_k) es obtenida del intercepto entre α y P_{max} . A niveles súper óptimos de irradiancia, las tasas fotosintéticas frecuentemente disminuyen. La tasa de disminución (β) es análoga a la pendiente inicial α , pero con signo opuesto. Modificado de Falkowski & Raven (2007).

En este estudio se evalúa el efecto de las alteraciones hidrológicas de los Everglades sobre las características de crecimiento (densidad, extensión lineal y calcificación) y la microestructura esquelética (disepimientos exotecales) de corales *O. annularis* que crecieron en arrecifes del condado de Broward, Florida, entre los periodos antes, durante y después de la anomalía de crecimiento coralino reportada por Helmle et al. (2007).

HIPÓTESIS

Como consecuencia de los cambios en las propiedades ópticas del agua y la calidad de la luz, por efecto de las descargas de origen antropogénico desde los Everglades hasta la costa sureste de la península de Florida, *Orbicella annularis* creciendo en la costa del Condado de Broward respondió disminuyendo el número de disepimientos exotecales por año y aumentado el grosor de estos, afectando la tasa de extensión lineal y la densidad esquelética del coral, pero no su tasa de calcificación.

OBJETIVO

Principal

Evaluar el efecto de las alteraciones hidrológicas históricas de los Everglades sobre las características de crecimiento y la microestructura esquelética del coral *O. annularis* creciendo en arrecifes del condado de Broward, Florida.

Particulares

- Identificar el periodo anómalo reportado por Helmle et al. (2007), con base a literatura histórica del lugar.
- Obtener promedios de cada una de las características de crecimiento, en los periodos antes, durante y después del periodo anómalo.
- Medir y promediar el número anual, grosor y distancia de los disepimentos exotocales del esqueleto de *O. annularis*, dentro de los periodos antes, durante y después.
- Analizar datos históricos de variables ambientales disponibles para el sureste de Florida, que se puedan correlacionar con los cambios en el crecimiento coralino.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Cuando se habla de arrecifes en el sur de Florida generalmente se habla de aquellos en los Florida Keys, pero en las costas del sureste de Florida existen arrecifes coralinos relictos del Holoceno conocidos como SE Florida Reef Tract, que aún conservan algunas comunidades coralinas y otras asociadas (Lighty et al. 1978, Moyer et al. 2003, Banks et al. 2007). Estas formaciones coralinas pasan por las costas de Miami-Dade, Broward y Palm Beach, siendo una continuación de 126 km hacia el norte, de los Florida Keys (Fig. 1). Cercano a los 27°N, es uno de los sitios con formaciones coralinas más al norte de Estados Unidos y del mundo (Moyer et al. 2003). El sureste de Florida presenta una temperatura anual del agua alrededor de 26°C, precipitaciones todo el año, y eventualmente sufre la llegada de huracanes (Banks et al. 2008). Además, se descargan continuamente las aguas provenientes de los Everglades desde 1912, cuando los primeros canales fueron abiertos.

Muestras de estudio

Para este estudio se usaron seis lajas del coral *O. annularis* de la colección de corales del Nova Southeastern University Oceanographic Center. El espesor de las lajas varía de 3 a 5 mm, y su altura no sobrepasa los 30 cm. Los especímenes fueron recolectados en 1986 por Richard E. Dodge, en diferentes sitios y profundidades, a lo largo de la costa del condado de Broward, Florida (Tabla 1). Las coordenadas geográficas exactas de donde los especímenes fueron recolectados son desconocidas, pero los sitios se localizan aproximadamente a 1 km de distancia de la costa (Dodge com. per.) (Fig. 4).

Tabla 1. Datos de los especímenes del coral *Orbicella annularis*, recolectados Richard E. Dodge en arrecifes del condado de Broward, Florida.

Código de espécimen	Código de laja	Sitio	Profundidad (m)	Fecha
FM3	S2	Fort Lauderdale	10	22-abr-1986
FM11	S2	Fort Lauderdale	10	22-abr-1986
PD16	S8	Pompano	18	24-jul-1986
PM2	S3	Pompano	9	06-ago-1986
DS4	S2	Deerfield	7	06-ago-1986
DS5	S8	Deerfield	7	06-ago-1986

Densitometría óptica y características de crecimiento

Cada laja de coral se radiografió usando una máquina de rayos-X (GE Hungay Rt. Medical Systems) con las siguientes condiciones: 70 kV, 32 mA y 0.1 s de exposición, a una distancia de 1 m entre la fuente de radiación y la muestra. De esta manera, fue revelado claramente el patrón de densidad esquelética del coral. En cada radiografía se colocó una cuña de aragonita sólida, obtenida de la concha de la almeja gigante *Tridacna maxima*, como referencia de densidad conocida ($2.82 \text{ gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$). Las radiografías se digitalizaron a 75 dpi a través de una máquina digitalizadora Kodak DirectView Classic CR System, y almacenadas en un CD-ROM, para luego ser procesadas en el computador.

Los efectos tación y del inverso del cuadrado de la distancia, que alteran el color de píxel de la radiografía debido a gradientes de irradiación (Chalker et al. 1985, Carricart-Ganivet & Barnes 2007), fueron corregidos utilizando la metodología descrita por Duprey et al. (2012) (Anexo 2). Posteriormente, se siguió la metodología de densitometría óptica en imágenes digitalizadas propuesta por Carricart-Ganivet & Barnes (2007), para convertir los valores de color de píxel de la radiografía digitalizada, que vienen dados en escala de grises entre 0 y 255, a valores de densidad absoluta ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$), y observar las variaciones de alta y baja densidad esquelética del coral. Los valores de color de píxel se obtuvieron haciendo transeptos lineales, a lo largo del eje máximo de crecimiento, sobre cada radiografía digitalizada en formato .jpeg y a 8-bits, usando el programa ImageJ 1.5 (www.imagej.nih.gov/ij/).

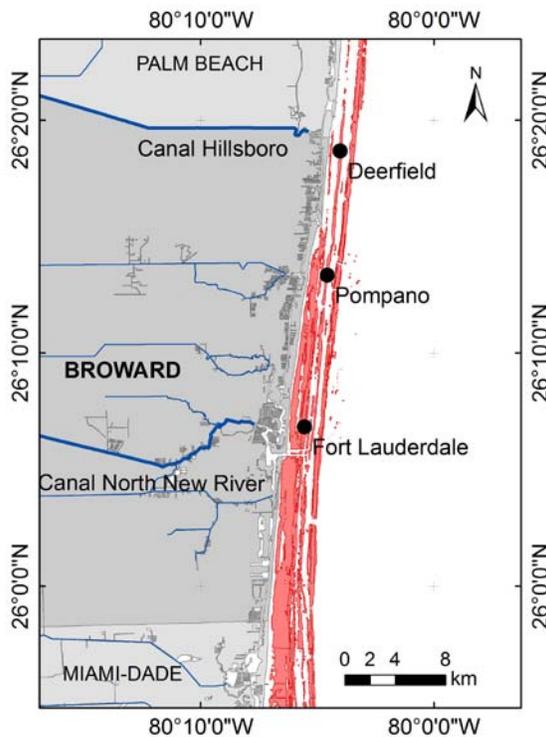


Figura 4. Aproximación de los sitios de recolecta de las colonias del coral *Orbicella annularis*, en la costa del condado de Broward, por Richard E. Dodge en 1986. Canales de descarga de agua (líneas azules) en costas del condado de Broward y formaciones arrecifales (en rojo).

Se identificaron los años desde el pico máximo de densidad hasta el pico máximo de densidad contiguo, de manera retrospectiva. Se midió la distancia entre estos picos máximos de densidad para obtener la extensión lineal por año (cm año^{-1}). El

año más reciente (1986) no se incluyó en la densitometría, ya que fue un año incompleto. La calcificación ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) se obtuvo como el producto de la densidad esquelética y la extensión lineal. Finalmente se promediaron la densidad, la extensión lineal y la calcificación de cada laja en los periodos *antes*, *durante* y *después* de la anomalía. Se estableció el periodo 1947-1970 como el periodo anómalo. Este contrastante periodo se caracterizó por el fuerte huracán que golpeó a Fort Lauderdale en 1947, y las altas y descontroladas descargas de agua provenientes de los Everglades, producidas por la construcción de canales, diques y bombas de agua en la costa sureste de Florida entre 1948 y 1970 (Anexo 3) (Blake 1980, Sklar et al. 2001, 2002).

Microestructura esquelética

Se obtuvieron imágenes escaneadas de alta resolución (1200 dpi) que permitieron diferenciar la microestructura esquelética en cada laja de coral. Sobre la imagen de cada laja de coral se realizaron 40 mediciones, por periodo (antes, durante y después), del número de diseptos exotécnicos por año, su grosor y la distancia entre ellos (ver Dávalos-Dehullu et al. 2008). Todas las mediciones fueron hechas al azar, dentro de las áreas del esqueleto donde existiera continuidad de los diseptos exotécnicos, ya que estos cambian de trayectoria a lo largo de la laja. Las mediciones se realizaron en el programa Adobe Photoshop® CC2014. Se trazaron transectos lineales, de longitud correspondiente al promedio de la extensión lineal del periodo respectivo, para contar el número de diseptos. Las distancias entre diseptos se midieron desde el punto medio de un disepto al punto medio del disepto contiguo (Anexo 4) (Dodge et al. 1992, Dávalos-Dehullu et al. 2008).

Datos históricos de variables ambientales

Promedios anuales de temperatura superficial del mar de la costa sureste de Florida (grilla $1^\circ \times 1^\circ$, entre $25-27^\circ \text{N}$ y $79-81^\circ \text{W}$) fueron extraídos del conjunto de datos GISST2.2 (www.irdl.ideo.columbia.edu/SOURCES/.GOSTA/.gisst22) producidos por el Met Office Hadley Centre (Rayner et al. 1996). La precipitación anual para la

costa sureste de Florida (División Climática 6, Lower East Coast) fue obtenida del National Climate Data Center de la NOAA (www.ncdc.noaa.gov). Los promedios anuales de flujo de descarga de los canales North New River y Hillsboro, fueron descargados del National Water Information System del USGS (www.waterdata.usgs.gov), donde son identificados con los códigos de sitio 02285000 (North New River) y 02281500 (Hillsboro). Como los canales North New River y Hillsboro no fueron diferentes significativamente ($p < 0.05$, t de Welch), se promediaron los valores de ambos canales para ser usados en los posteriores análisis. Los datos de temperatura superficial del mar y de precipitación estuvieron disponibles para todos los años de crecimiento coralino registrado, pero los datos de descarga de agua de los canales de Broward solo estuvieron disponibles a partir del año 1940. Datos de salinidad, nutrientes, sedimentos y otras variables, no estuvieron disponibles en series completas de tiempo.

Análisis de datos

Se obtuvieron los promedios de cada una de las características de crecimiento por periodo correspondiente. Se realizaron ANOVA's de una vía ($\alpha = 0.05$) para encontrar si existían diferencias significativas entre los tres periodos. Posteriormente, se aplicó la prueba de Tukey HSD para saber cuáles periodos eran significativamente diferentes. Los mismos procedimientos fueron aplicados para las diferentes mediciones de disepimentos exotocales y las variables ambientales. Los datos que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, requeridos para los ANOVA's (Zar 2010), fueron transformados con la función de Box-Cox (Box & Cox 1964). Por último, se realizaron correlaciones múltiples entre las variables ambientales y las características de crecimiento, por periodo.

RESULTADOS

Crecimiento de *O. annularis* en Broward, Florida

Los especímenes proveyeron información entre los años 1914 y 1985. La mayoría de los especímenes evidenciaron aumentos de densidad esquelética y reducciones

de la extensión lineal, durante el periodo 1947-1970 (Tabla 2). Los resultados de cada una de las características de crecimiento por año, pueden encontrarse en la sección de anexos (Anexos 5, 6, 7). Además, los promedios de densidad, extensión lineal y calcificación, por periodos, en el espécimen de 18 m de profundidad (PD16 S8), fueron mayores a las de especímenes de menos profundidad en este estudio. Sin embargo, este espécimen también presentó la anomalía de crecimiento relacionada con el periodo 1947-1970.

Tabla 2. Densidades esqueléticas, extensiones lineales y calcificaciones en los periodos antes, durante y después de 1947-1970, de los especímenes de *Orbicella annularis* recolectados en diferentes sitios y profundidades a lo largo de la costa del condado de Broward, Florida. Los sitios Fort Lauderdale, Pompano y Deerfield, son reconocidos por la primera letra del código de espécimen. DE = desviación estándar

Especímen	Prof. (m)	Periodo	n (años)	Densidad (gCaCO ₃ cm ⁻³)		Extensión lineal (cm año ⁻¹)		Calcificación (gCaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)	
				Media	DE	Media	DE	Media	DE
FM3 S2	10	Antes	15	1.01	0.18	0.42	0.13	0.40	0.09
		1947-1970	24	1.12	0.29	0.43	0.12	0.46	0.12
		Después	15	0.87	0.14	0.40	0.05	0.35	0.04
FM11 S2	10	Antes	10	0.85	0.13	0.37	0.04	0.31	0.05
		1947-1970	24	1.20	0.31	0.29	0.08	0.34	0.07
		Después	13*	0.97	0.17	0.30	0.08	0.29	0.07
PD16 S8	18	Antes	13	1.06	0.26	0.57	0.17	0.56	0.09
		1947-1970	24	1.71	0.22	0.31	0.07	0.52	0.08
		Después	15	1.43	0.24	0.41	0.08	0.57	0.12
PM2 S3	9	Antes	22	0.56	0.11	0.37	0.08	0.20	0.04
		1947-1970	24	0.95	0.16	0.29	0.08	0.27	0.06
		Después	13*	0.79	0.11	0.36	0.09	0.28	0.05
DS4 S2	7	Antes	33	1.25	0.22	0.40	0.11	0.48	0.11
		1947-1970	24	1.67	0.35	0.29	0.07	0.49	0.10
		Después	15	1.43	0.25	0.40	0.08	0.57	0.17
DS5 S8	7	Antes	4	0.58	0.07	0.39	0.05	0.23	0.02
		1947-1970	24	0.83	0.17	0.38	0.07	0.31	0.05
		Después	15	0.79	0.10	0.37	0.07	0.29	0.05

*No se incluyen los años 1984 y 1985, debido a un dramático aumento de la densidad esquelética y una disminución de la extensión lineal del coral, similar a lo observado en el periodo 1947-1970.

Se obtuvieron de los seis especímenes 327 años, de los cuales 97 corresponden al periodo *antes*, 144 al periodo 1947-1970, y 86 al periodo *después*. La comparación

de los promedios de crecimiento por periodo mostró que durante 1947-1970, el incremento de la densidad esquelética de los corales fue tan significativo ($p < 0.001$, Tukey HSD) como la disminución de la tasa de extensión lineal ($p < 0.001$, Tukey HSD). Por otra parte, la tasa de calcificación fue relativamente constante durante los tres periodos ($p = 0.92$, $F = 0.08$, ANOVA una vía) (Fig. 5).

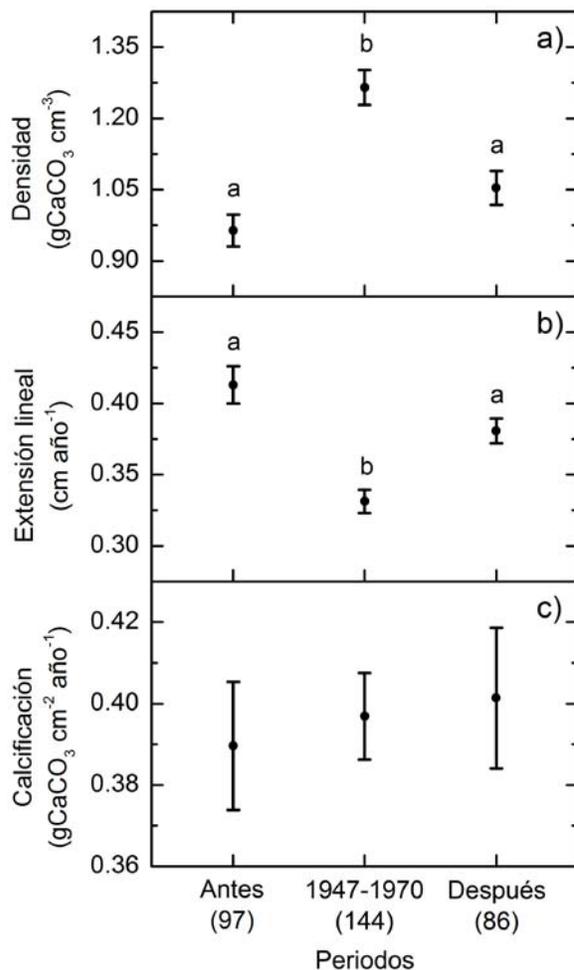


Figura 5. Promedios totales de cada característica de crecimiento del coral *Orbicella annularis* en el sureste de Florida durante los periodos *antes*, 1947-1970 y *después*. **a)** Densidad esquelética. **b)** Tasa de extensión lineal. **c)** Tasa de calcificación. Las barras de error indican el error estándar. Barras de error con distinta letra indica diferencias significativas entre periodos ($p < 0.001$, Tukey HSD). La calcificación no presentó diferencias significativas entre periodos ($p = 0.92$, $F = 0.08$, ANOVA una vía). En paréntesis se muestra el n de cada periodo correspondiente.

Microestructura esquelética

El número de disepimentos exotecales por año estuvo entre 5-7 en la mayoría de especímenes, a excepción del espécimen PD16 S8, el cual presentó entre 6-10. Durante el periodo 1947-1970 los corales presentaron una reducción en el número de disepimentos exotecales por año y un aumento en su grosor, sin importar sitio o

profundidad, mientras que la distancia entre disepimentos fue relativamente constante y poco variable entre periodos (Tabla 3).

Tabla 3. Número por año, grosor y distancia de disepimentos exotecales en los periodos antes, durante y después de 1947-1970, de los especímenes de *O. annularis* recolectados en diferentes sitios y profundidades a lo largo de la costa del condado de Broward, Florida. Los sitios Fort Lauderdale, Pompano y Deerfield, son reconocidos por la primera letra del código de espécimen. DE = desviación estándar

Especimen	Profundidad (m)	Periodo	n (mediciones)	Número de disepimentos año ⁻¹		Grosor de disepimento (mm)		Distancia entre disepimentos (mm)	
				Media	DE	Media	DE	Media	DE
FM3 S2	10	Antes	40	6.5	0.6	0.19	0.05	0.63	0.11
		1947-1970	40	6.8	0.6	0.21	0.06	0.60	0.10
		Después	40	6.9	0.7	0.18	0.05	0.59	0.08
FM11 S2	10	Antes	40	5.7	0.8	0.16	0.04	0.66	0.10
		1947-1970	40	4.8	0.6	0.20	0.05	0.66	0.13
		Después	40	5.5	0.6	0.19	0.05	0.63	0.11
PD16 S8	18	Antes	40	10.4	0.8	0.17	0.04	0.61	0.09
		1947-1970	40	6.3	0.8	0.21	0.06	0.57	0.08
		Después	40	8.0	0.8	0.18	0.04	0.57	0.08
PM2 S3	9	Antes	40	7.6	0.7	0.16	0.03	0.59	0.09
		1947-1970	40	5.5	0.6	0.21	0.06	0.59	0.08
		Después	40	7.5	0.9	0.17	0.04	0.57	0.09
DS4 S2	7	Antes	40	7.1	0.7	0.18	0.04	0.63	0.09
		1947-1970	40	5.3	0.6	0.27	0.09	0.63	0.08
		Después	40	7.3	0.6	0.18	0.04	0.61	0.09
DS5 S8	7	Antes	40*	7.4	0.7	0.19	0.05	0.59	0.08
		1947-1970	40*	6.9	1.0	0.22	0.06	0.61	0.09
		Después	40*	7.3	0.8	0.18	0.06	0.58	0.09

*El número promedio de disepimentos se determinó con n = 20.

Se realizaron 700 mediciones de cada uno de los parámetros evaluados (número de disepimentos por año, grosor de disepimento, distancia entre disepimentos) sobre todos los especímenes. Al periodo *antes* corresponden 220 mediciones, mientras que los periodos *1947-1970* y *después* comprenden 240 mediciones, cada uno. La comparación de promedios por periodo, de cada uno de los parámetros evaluados mostraron un número de disepimentos exotecales por año significativamente más bajo durante el periodo *1947-1970*, comparado a los

periodos *antes* y *después* ($p < 0.05$, Tukey HSD). También, el grosor de los disepimentos exotecales cambió significativamente durante este periodo ($p < 0.05$, Tukey HSD). Los corales formaron disepimentos exotecales más gruesos durante 1947-1970. Por otra parte, la distancia entre disepimentos fue diferente únicamente en el periodo *después* de 1947-1970 ($p < 0.05$, Tukey HSD). La diferencia entre la distancia de disepimentos exotecales por periodos se observó en orden de centésimas de milímetro (Fig. 6).

Variables ambientales

La temperatura anual de la superficie del mar en costas del sureste de Florida entre los años 1914 y 1985 fue de 26.7 ± 0.22 °C (Media \pm DE). El promedio de las precipitaciones anuales para la costa sureste de Florida en estos mismos años fue de 1448.4 ± 247.4 mm. Por otra parte, las descargas de agua de los canales de Broward fueron 8.41 ± 5.12 m⁻³ s⁻¹ entre los años 1940 y 1985. La comparación entre los periodos *antes*, 1947-1970 y *después*, de cada una de estas tres variables, indicó cambios significativos en la temperatura ($p < 0.01$, $F = 6$, ANOVA una vía) y la descarga de agua ($p < 0.001$, $F = 9.2$, ANOVA una vía), pero no entre los periodos de precipitación ($p = 0.45$, $F = 0.8$, ANOVA una vía) (Fig.7). La temperatura superficial del mar aumentó significativamente a partir del periodo 1947-1970 ($p < 0.01$, Tukey HSD), mientras que, la descarga de agua en costas de Broward disminuyó significativamente después del periodo 1947-1970 ($p < 0.001$, Tukey HSD) (Fig. 6). Por otro lado, las correlaciones de las variables ambientales contra las variables de crecimiento del coral durante los diferentes periodos, no mostraron resultados significativos que indicaran una relación entre estas variables, principalmente en el periodo 1947-1970 (Anexo 8). Las series completas (anomalías) de las variables ambientales pueden observarse en el anexo 9.

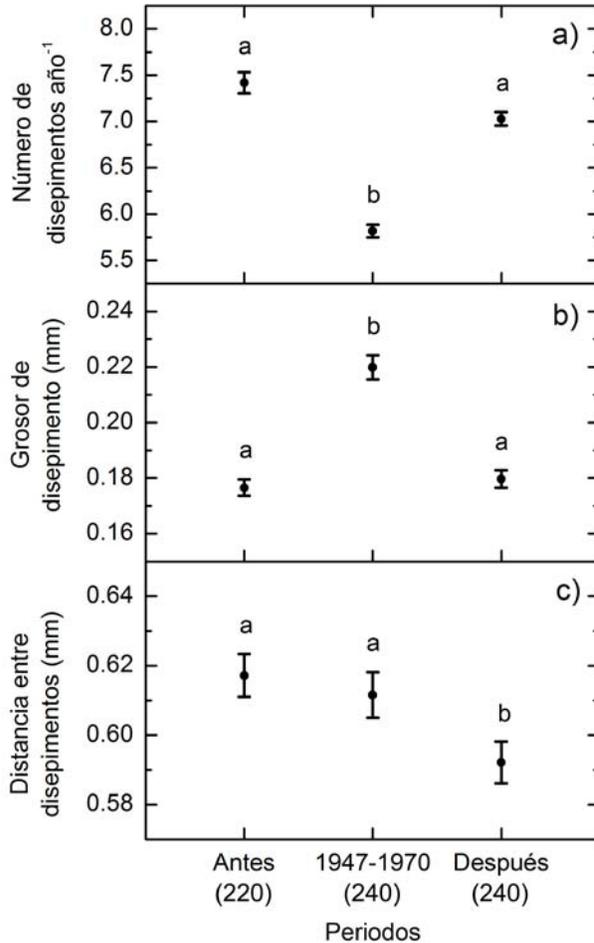


Figura 6. Promedios totales de cada medición en los disepimentos exotecales del coral *Orbicella annularis* durante los periodos *antes*, 1947-1970 y *después*. **a)** Numero de disepimentos por año. **b)** Grosor de disepimentos. **c)** Distancia entre disepimentos. Las barras de error indican el error estándar. Barras de error con distinta letra indica diferencias significativas entre periodos ($p < 0.05$, Tukey HSD). En paréntesis se muestra el n de cada periodo usado para cada variable correspondiente.

DISCUSIÓN

Los corales de este estudio estuvieron expuestos a las descargas de agua provenientes de los Everglades, desde la apertura de los primeros canales del sureste de Florida en 1912 (Sklar et al. 2002). Pero, durante el periodo 1947-1970 los corales experimentaron drásticos cambios en su crecimiento y en la microestructura de su esqueleto. Las tasas de extensión lineal encontradas aquí son consistentes con otras tasas reportadas anteriormente para *O. annularis* en costas de Broward, las cuales no son mayores a 0.5 cm año^{-1} (Dodge 1987, Dodge & Helmle 2003). De igual forma, aquí se encontraron esqueletos menos densos y bajas tasas de calcificación. Como contraste, las características de crecimiento del coral *O. annularis* en Broward permanecen por debajo de los promedios reportados para esta misma especie en otras partes del Atlántico (Tabla 4) (Hudson 1981,

Dodge & Brass 1984, Hubbard & Scaturro 1985, Carricart-Ganivet et al. 2000, Carricart-Ganivet & Merino 2001, Carricart-Ganivet 2004, Carricart-Ganivet & González-Díaz 2009). Al sobreponer los promedios de calcificación obtenidos aquí con los promedios de Carricart-Ganivet (2004) y Carricart-Ganivet & González-Díaz (2009) se observa que la calcificación puede ser afectada principalmente por la temperatura del agua (Fig. 8). Sin embargo, a pesar de su posición latitudinal y la temperatura del agua, los corales en Broward podrían haber crecido bajo un conjunto de diversas condiciones poco favorables, al menos durante los últimos 100 años.

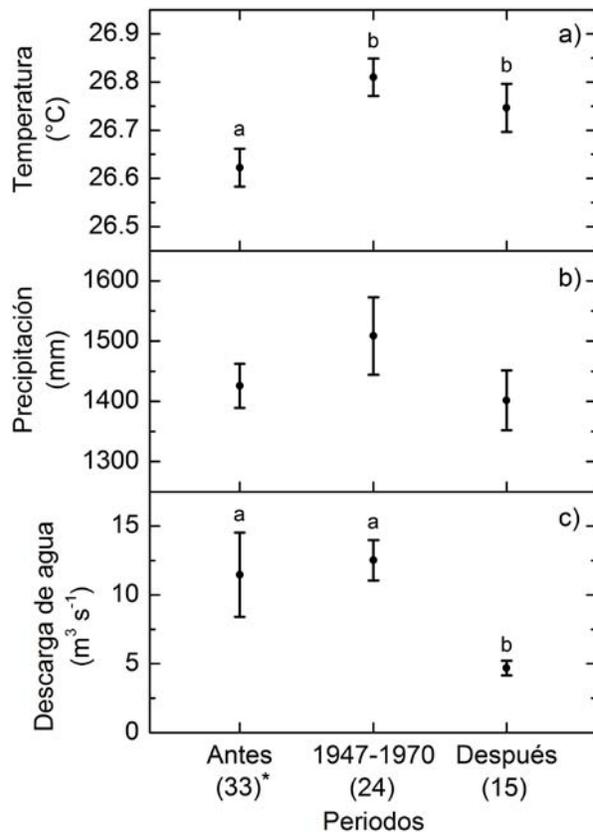


Figura 7. Promedios por periodo de las variables ambientales en el sureste de Florida. **a-b)** Temperatura superficial del mar y precipitación en la costa sureste de Florida entre los años 1914 y 1985. **c)** Descarga de agua y color del agua, de los canales North New River y Hillsboro en costas de Broward, entre los años 1940 y 1985. Las barras de error indican el error estándar. Diferente letra sobre las barras de error indica diferencias significativas entre periodos ($p < 0.05$, Tukey HSD). En paréntesis se muestra el número de años correspondiente a cada periodo. *El número de años en el periodo antes para la descarga de agua fue 7.

Tabla 4. Promedios de extensión lineal, densidad esquelética y calcificación de *O. annularis* en diferentes localidades del Atlántico.

Localidad	Prof. (m)	Extensión (cm año ⁻¹)	Densidad (gCaCO ₃ cm ³)	Calcificación (gCaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)	Referencias
Broward	7-18	0.37	1.06	0.38	Este estudio
Broward	9-18	0.33-0.49	-	-	Dodge (1987), Dodge & Helmle (2003)
Florida Keys	1.5-4.5	0.6-1.2	-	-	Hudson (1981)
Cuba	10	0.76	1.65	1.26	Carricart-Ganivet & González (2009)
Caribe mexicano	1.5-10	0.87	1.74	1.50	Carricart-Ganivet et al. (2000)
Golfo de México	10	0.87	1.61	1.39	Carricart-Ganivet & Merino (2001)
Islas Vírgenes	3-8	0.79-1.16	1.02-1.43	1.04-1.44	Dodge & Brass (1984)
Islas Vírgenes	3-15	0.39-1.19	-	-	Hubbard & Scaturro (1985)

Las bajas tasas de crecimiento de *O. annularis* y otras especies en costas de Broward, han sido atribuidas anteriormente a las descargas de agua proveniente de los Everglades (Dodge & Helmle 2003, Helmle et al. 2007). Pero, estos estudios son escasos. Aquí se demostró que existió un periodo anómalo de crecimiento durante el periodo 1947-1970, donde la densidad esquelética y la tasa de extensión lineal cambiaron significativamente, pero no así la tasa de calcificación. Además, este periodo coincide con una serie de eventos que tuvieron lugar en el sureste de Florida, y fueron causantes de altas precipitaciones y descargas de agua de los canales en el sureste de Florida. El huracán que golpeó a Fort Lauderdale en 1947 produjo fuertes lluvias, inundaciones y descargas de agua incontrolables. A causa de esta devastación fue establecido un plan de mejoramiento del sistema de canales denominado “Central and South Florida For Flood Control and Other Purposes (C&SF)”, que se llevó a cabo entre 1948 y 1970 (Anexo 3) (Blake 1980, Sklar et al. 2001, 2002), para controlar el flujo de agua. Sin embargo, este patrón anómalo de crecimiento observado en los corales no fue explicado por ninguna de las variables

ambientales disponibles para esa época. No obstante, la información histórica y ambiental provee pistas para inferir que la calidad del agua (i.e., turbidez) durante el periodo 1947-1970 fue totalmente diferente a otros periodos, debido a la capacidad que tiene el agua para transportar partículas.

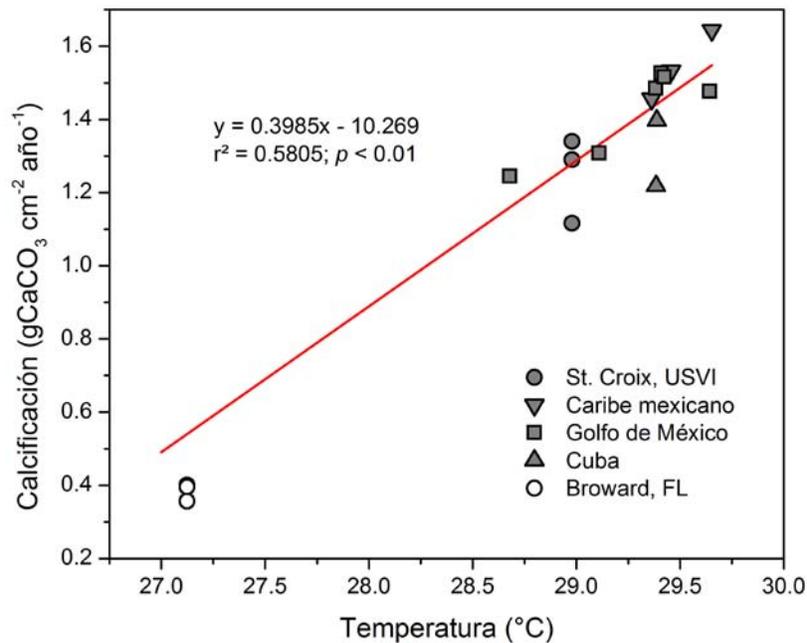


Figura 8. Tasas de calcificación anual de *O. annularis* vs promedios de temperatura superficial del mar durante los seis meses más cálidos del año, en diferentes localidades del Atlántico. La regresión lineal está hecha en base a los datos de calcificación (puntos rellenos de gris) extraídos de Carricart-Ganivet (2004) y Carricart-Ganivet & González-Díaz (2009). Los valores de calcificación promedio para los corales de Broward fueron sobrepuestos en la gráfica para mostrar la posible correlación con la temperatura.

La respuesta a las anomalías de crecimiento en *O. annularis* durante 1947-1970, y en especial la constante tasa de calcificación, podrían estar asociadas la cantidad de materia orgánica disuelta coloreada (MODC), conocida también como la sustancia amarilla o gelbstoff, y a los cambios que origina en el espectro de luz. Este tipo de materia orgánica se puede encontrar en la tierra y el agua gracias a la descomposición de materia vegetal y animal (i.e., ácidos húmicos), y se transporta fácilmente por el agua (Susic et al. 1991, Coble et al. 2004, Aiken et al. 2011). Además, es posible encontrarla como taninos disueltos en el agua, producto de las

raíces y hojas del mangle rojo *Rhizophora mangle* (Maie et al. 2008), el cual es muy abundante en las costas del sur de Florida (U.S. Fish and Wildlife Service 1999, Aiken et al. 2011), y es considerado como la mayor fuente de MODC hacia aguas costeras de Florida (Jaffé et al. 2004). La MODC absorbe rápidamente las longitudes de onda de la región azul del espectro de luz (Coble et al. 1998, Wóznik & Dera 2007, Kirk 2011), y transmite las longitudes de onda superiores. La pérdida de luz en el PAR, en aguas con una capa superficial de 0.5 cm de taninos (agua de manglar), no es tan grande como lo puede ser a 480 nm en los primeros metros de la columna de agua (Fig. 9).

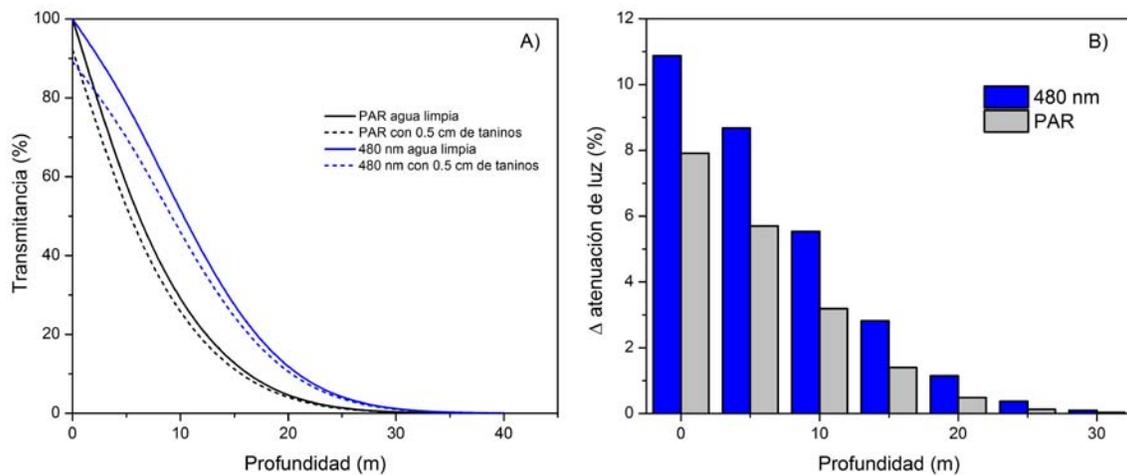


Figura 9. A) Cambios en la intensidad de luz del PAR y a 480 nm en diferentes profundidades en agua de mar limpia y con una capa de 0.5 cm de taninos. **B)** Diferencias en la atenuación de luz entre aguas limpias y con taninos de la figura A, en el PAR y a 480 nm. Las gráficas fueron construidas a partir de datos de irradiancia espectral y K_{dPAR} (0.239 m^{-1}) de las Bahamas (agua limpia), tomados y modificados de Lesser et al. (2007).

Como la fotosíntesis del alga y la calcificación del coral están estrechamente relacionados (Gattuso et al. 1999, Iglesias-Prieto com. per.), se podría asumir que la tasa de calcificación observada en *O. annularis*, es el reflejo de una tasa fotosintética que no fue afectada drásticamente por los eventos del periodo 1947-1970. Esto sugiere que estos corales fueron capaces de realizar fotosíntesis a niveles de irradiancia saturante durante el día. Lesser (2000), observó que en *Orbicella faveolata*, especie fisiológicamente similar a *O. annularis* (Enríquez com.

per.), los niveles de irradiancia para lograr tasas fotosintéticas máximas son relativamente bajos, a diferentes profundidades (Fig. 10). Esto es posible, ya que las algas endosimbiontes del coral son capaces de adaptarse a los cambios de la cantidad de luz (Iglesias-Prieto & Trench 1994, Anthony & Hoegh-Guldberg 2003, Winters et al. 2009, Roth 2014), lo que sugiere que los cambios espectrales de luz no necesariamente podrían implicar deficiencia fotosintética, ya que la energía puede ser obtenida de varias longitudes de onda (i.e., región roja del espectro de luz), y ser usada en el centro de reacción de la fotosíntesis (fotosistemas I y II) (Zeinalov & Maslenkova 2000, Dove et al. 2008, Hennige et al. 2009).

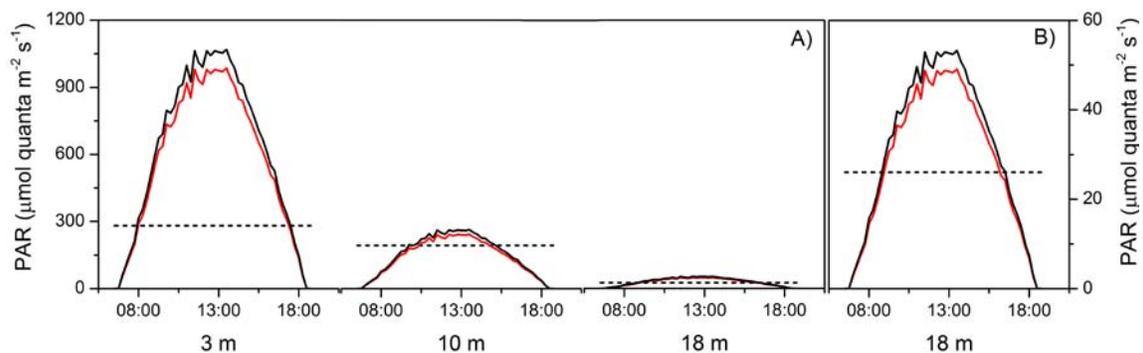


Figura 10. Irradiación saturante (E_k) (línea punteada) de la fotosíntesis de *O. faveolata*, en aguas limpias (línea negra) y aguas con una capa de 0.5 cm de taninos (línea roja). **A)** E_k en diferentes profundidades. **B)** E_k a 18 m de profundidad. Los datos de irradiancia diurna obtenidos por el Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, en un día soleado de marzo de 2011. El K_d usado fue de 0.2 m^{-1} , correspondiente al observado en Puerto Morelos, Caribe mexicano. Los datos de E_k para *O. faveolata* fueron tomados de Lesser (2000).

Por otra parte, los cambios observados en la tasa de extensión lineal y la densidad esquelética de *O. annularis* durante 1947-1970, pueden ser una respuesta de los cambios microestructurales del esqueleto. Por un lado, los cambios de densidad en *Orbicella* spp., se asocian al grosor de los disepimientos exotocales (Dodge et al. 1992), mientras que, si la formación de disepimientos exotocales responde a un ciclo lunar (Dávalos-Dehullu et al. 2008, Winter & Sammarco 2010), el número de

disepimentos por año podría controlar la tasa de extensión lineal del coral. Los corales han demostrado responder a cambios lumínicos (Levy et al. 2003, 2007), y principalmente a las longitudes de onda azul (Gorbunov & Falkowski 2002, Levy et al. 2003, D'Angelo et al. 2008). Además, pueden percibir niveles tan bajos de luz ($1.99 \times 10^{-3} \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ver Gorbunov & Falkowski 2002), que se comparan a los de la luna llena ($\sim 2.99 \times 10^{-3} \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ver Winter & Sammarco 2010) y son casi un millón de veces menores a la irradiancia solar en aguas someras ($\sim 2000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ver Jimenez et al. 2012). Esto significa que, pequeños cambios en las propiedades ópticas del agua (i.e., aumento de MODC) por tiempos prolongados podrían afectar la fotosensibilidad del coral. Esto sugiere que ciertas respuestas del coral dependientes de la calidad de luz, como lo podría ser la formación de disepimentos exotocales, estarían limitadas. De este modo, si la calidad de la luz disponible para los corales de Broward fue baja, debida al incremento de MODC transportada por las altas descargas de aguas provenientes de los Everglades (Anexo 10), se podría explicar la drástica disminución en el número de disepimentos exotocales por año durante el periodo 1947-1970, causando también una reducción de la tasa de extensión lineal de *O. annularis*. Por otra parte, al parecer el espécimen PD16, aunque sigue el mismo patrón en el tiempo al resto de los especímenes, fue mal etiquetado y realmente no fue colectado a 18 m de profundidad. En este espécimen las tasas de extensión y calcificación, así como el número de disepimentos por año fueron mayores, y la densidad y el grosor de los disepimentos resultaron menores a las de los otros especímenes. Esta respuesta en las características de crecimiento y número y grosor de disepimentos corresponden a corales de aguas más someras (Gutiérrez-Estrada en prep.).

La forma en que los corales “modulan” su crecimiento puede ser afectada a nivel microestructural, y debería ser tomada en cuenta en los estudios relacionados con las estrategias de crecimiento de las diferentes especies de coral. Esto convierte a la microestructura esquelética de los corales en una poderosa herramienta que podría ser usada como indicador ambiental. Con los resultados obtenidos aquí se sugiere que los corales de costa sureste de Florida pudieron tener mayores tasas

de crecimiento y mayor cantidad en el número de diseptos por año antes de la construcción de los canales que drenaron la región de los Everglades (i.e., antes del siglo XX). Por lo tanto, el plan de restauración de los Everglades, podría traer beneficios para los corales del sur de Florida, ya que demostraron ser muy sensibles a los cambios de la hidrología del lugar y a las implicaciones que esto conlleva. Por otra parte, aun se requieren más estudios, que demuestren los mecanismos y los procesos a niveles fisiológicos, genéticos y moleculares, de la formación de microestructuras tan básicas y tan importantes en la matriz esquelética como son los diseptos exotécnicos.

CONCLUSIONES

- La calidad de la luz es importante a nivel fisiológico y biológico, tanto para las algas endosimbiontes como para el coral mismo.
- Los cambios en la microestructura esquelética del coral explican las anomalías de crecimiento en los corales de los arrecifes del condado de Broward.
- El periodo 1947-1970 del sureste de Florida, es una muestra que refleja la posible situación actual de muchos arrecifes de coral del mundo, los cuales deberían ser observados por la comunidad científica.
- Altas implicaciones en futuros estudios esclerocronológicos, debido a que el efecto de las propiedades ópticas del agua y la calidad de la luz en el crecimiento de los corales podría observarse en otras especies y en otras localidades.

REFERENCIAS

- Aiken GR, Gilmour CC, Krabbenhoft DP, Orem W (2011) Dissolved organic matter in the Florida Everglades: Implications for ecosystem restoration. *Crit Rev Environ Sci Technol* 41:217–248
- Anthony KRN, Hoegh-Guldberg O (2003) Kinetics of photoacclimation in corals. *Oecologia* 134:23–31
- Baker PA, Weber JN (1975) Coral growth rate: Variation with depth. *Earth Planet Sci Lett* 27:57–61
- Banks KW, Riegl BM, Shinn EA, Piller WE, Dodge RE (2007) Geomorphology of the Southeast Florida continental reef tract (Miami-Dade, Broward, and Palm Beach

- Counties, USA). *Coral Reefs* 26:617–633
- Banks KW, Riegl BM, Richards VP, Walker BK, Helmle KP, Jordan LKB, Phipps J, Shivji MS, Spieler RE, Dodge RE (2008) The reef tract of continental Southeast Florida (Miami-Dade, Broward and Palm Beach Counties, USA). In: Riegl B, Dodge RE (eds) *Coral reefs of the USA*. Springer Science+Business Media, Dania, FL, USA, p 175-220
- Barnes DJ, Lough JM (1993) On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J Exp Mar Bio Ecol* 167:91–108
- Barnes DJ, Lough JM (1996) Coral skeletons: Storage and recovery of environmental information. *Glob Chang Biol* 2:569–582
- Blake NM (1980) *Land into water-water into land: A history of water management in Florida*. University Press of Florida, Gainesville, Florida, USA
- Bosscher H (1993) Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs* 12:97–103
- Box GEP, Cox DR (1964) An analysis of transformations. *J R Stat Soc Ser B* 26:211–252
- Carricart-Ganivet JP (2004) Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J Exp Mar Bio Ecol* 302:249–260
- Carricart-Ganivet JP (2007) Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Mar Biol* 153:1–5
- Carricart-Ganivet JP, Barnes DJ (2007) Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *J Exp Mar Bio Ecol* 344:67–72
- Carricart-Ganivet JP, Beltrán-Torres AU, Merino M, Ruiz-Zárata MA (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 JP, González-Díaz P (2009) Características del crecimiento de los esqueletos de *Montastraea annularis* (Cnidaria: Scleractinia) de la costa noroccidental de Cuba. *Ciencias Mar* 35:237–243
- Carricart-Ganivet JP, Lough JM, Barnes DJ (2007) Growth and luminescence characteristics in skeletons of massive *Porites* from a depth gradient in the central Great Barrier Reef. *J Exp Mar Bio Ecol* 351:27–36
- Carricart-Ganivet JP, 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
- Carricart-Ganivet JP, Vásquez-Bedoya LF, Cabanillas-Terán N, Blanchon P (2013) Gender-related differences in the apparent timing of skeletal density bands in the reef-building coral *Siderastrea siderea*. *Coral Reefs* 32:769–777
- Cayabyab NM, Enríquez S (2007) Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: A mechanistic scaling-up study. *New Phytol* 176:108–123
- Chalker B, Barnes D, Isdale P (1985) Calibration of x-ray densitometry for the measurement of coral skeletal density. *Coral Reefs* 4:95–100
- Chimney MJ, Goforth G (2001) Environmental impacts to the Everglades ecosystem:

- A historical perspective and restoration strategies. *Water Sci Technol* 44:93–100
- Clarke AL, Dalrymple GH (2003) \$7.8 billion for Everglades restoration: Why do environmentalists look so worried? *Popul Environ* 24:541–569
- Coble PG, Castillo C Del, Avril B (1998) Distribution and optical properties of CDOM in the Arabian Sea during the 1995 southwest monsoon. *Deep Sea Res Part II* 45:2195–2223
- Coble P, Hu C, Gould RWJ, Chang G, Wood AM (2004) Colored dissolved organic in the coastal ocean: An optical tool for coastal zone environmental assessment and management. *Oceanography* 17:50–59
- Crabbe MJC, Smith DJ (2005) Sediment impacts on growth rates of *Acropora* and *Porites* corals from fringing reefs of Sulawesi, Indonesia. *Coral Reefs* 24:437–441
- Cruz-Piñón G, Carricart-Ganivet JP, 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
- D'Angelo C, Denzel A, Vogt A, Matz M V., Oswald F, Salih A, Nienhaus GU, Wiedenmann J (2008) Blue light regulation of host pigment in reef-building corals. *Mar Ecol Prog Ser* 364:97–106
- Dávalos-Dehullu E, Hernández-Arana H, Carricart-Ganivet JP (2008) On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*. *J Exp Mar Bio Ecol* 365:142–147
- Dodge RE (1987) Growth rate of stony corals of Broward County, Florida: Effects from past beach renourishment projects. Dania, Florida, USA
- Dodge RE, Aller RC, Thomson J (1974) Coral growth related to resuspension of bottom sediments. *Nature* 247:574–577
- Dodge RE, Brass GW (1984) Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastrea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull Mar Sci* 34:288–307
- Dodge RE, Helmle KP (2003) Past stony coral growth (Extension) rates on reefs of Broward County, Florida: Possible relationships with Everglades drainage. In: Joint Conference on the Science and Restoration of the Greater Everglades and Florida Bay Ecosystem. Palm Harbor, Florida, USA, p 142–143
- Dodge RE, Szmant AM, Garcia R, Swart PK, Forester A, Leder JJ (1992) Skeletal structural basis of density banding in the reef coral *Montastrea annularis*. In: Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium. Guam, p 186–195
- Dodge RE, Vaisnys JR (1977) Coral populations and growth patterns: Responses to sedimentation and turbidity associated with dredging. *J Mar Res* 35:715–730
- Dove SG, Lovell C, Fine M, Deckenback J, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R, Anthony KRN (2008) Host pigments: Potential facilitators of photosynthesis in coral symbioses. *Plant, Cell Environ* 31:1523–1533
- Duprey N, Boucher H, Jiménez C (2012) Digital correction of computed X-radiographs for coral densitometry. *J Exp Mar Bio Ecol* 438:84–92
- Falkowski PG, LaRoche J (1991) Acclimation to spectral irradiance in algae. *J Phycol* 27:8–14

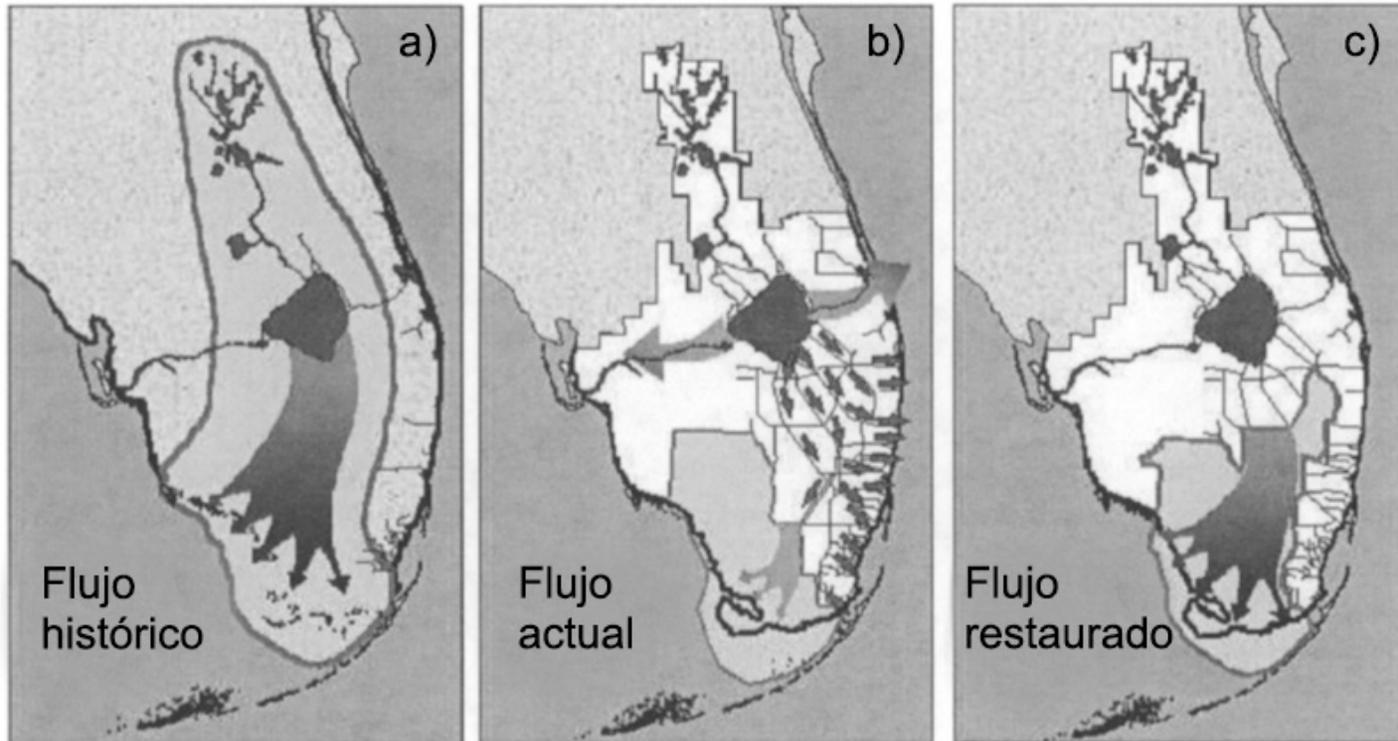
- Falkowski PG, Raven JA (2007) Aquatic photosynthesis, 2nd edn. Princeton University Press, New Jersey, USA
- Gattuso J-P, Allemand D, Frankignoulle M (1999) Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: A review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am Zool* 39:160–183
- Gorbunov MY, Falkowski PG (2002) Photoreceptors in the cnidarian hosts allow symbiotic corals to sense blue moonlight. *Limnol Oceanogr* 47:309–315
- Gutiérrez-Estrada G (En preparación) Relación entre las características de crecimiento y los diseppimentos en *Orbicella faveolata* creciendo en un gradiente lumínico. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Puerto Morelos, Q. Roo, México.
- Harrison PL, Babcock RC, Bull GD, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1984) Mass spawning in tropical reef corals. *Science* 223:1186–1189
- Helmle KP, Dodge RE, Swart PK (2007) Coral growth records and the relationship to freshwater discharge in Southeast Florida. In: 1st International Sclerochronology Conference. St. Petersburg, Florida, USA, p 43
- Hennige SJ, Smith DJ, Perkins R, Consalvey M, Paterson DM, Suggett DJ (2008) Photoacclimation, growth and distribution of massive coral species in clear and turbid waters. *Mar Ecol Prog Ser* 369:77–88
- Hennige SJ, Suggett DJ, Warner ME, McDougall KE, Smith DJ (2009) Photobiology of *Symbiodinium* revisited: Bio-physical and bio-optical signatures. *Coral Reefs* 28:179–195
- Hubbard DK, Scaturo D (1985) Growth rates of seven species of scleractinean corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI. *Bull Mar Sci* 36:325–338
- Hudson JH (1981) Growth rates in *Montastrea annularis*: A record of environmental change in Key Largo Reef Marine Sanctuary, Florida. *Bull Mar Sci* 31:444–459
- Hudson JH, Shinn EA, Halley RB, Lidz B (1976) Sclerochronology: A tool for interpreting past environments. *Geology* 4:361–364
- Huston M (1985) Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs* 4:19–25
- Iglesias-Prieto R, Trench RK (1994) Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Mar Ecol Prog Ser* 113:163–176
- Jaffé R, Boyer JN, Lu X, Maie N, Yang C, Scully NM, Mock S (2004) Source characterization of dissolved organic matter in a subtropical mangrove-dominated estuary by fluorescence analysis. *Mar Chem* 84:195–210
- Jimenez IM, Larkum AWD, Ralph PJ, Kühl M (2012) In situ thermal dynamics of shallow water corals is affected by tidal patterns and irradiance. *Mar Biol* 159:1773–1782
- Kirk JTO (1985) Effects of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems. *Hydrobiologia* 125:195–208
- Kirk JTO (2011) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems (JTO Kirk, Ed.), 3rd edn. Cambridge University Press, New York, NY, USA
- Kleypas JA, McManus JW, Meñez LAB (1999) Environmental limits to coral reef development: Where do we draw the line? *Am Zool* 39:146–159
- Knutson DW, Buddemeier RW, Smith S V. (1972) Coral chronometers: Seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177:270–272

- Lee KS, Park SR, Kim YK (2007) Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:144–175
- Lesser MP (2000) Depth-dependant photoacclimatization to solar ultraviolet radiation in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Mar Ecol Prog Ser* 192:137–151
- Lesser MP, Falcón LI, Rodríguez-Román A, Enríquez S, Hoegh-Guldberg O, Iglesias-Prieto R (2007) Nitrogen fixation by symbiotic cyanobacteria provides a source of nitrogen for the scleractinian coral *Montastraea cavernosa*. *Mar Ecol Prog Ser* 346:143–152
- Levy O, Appelbaum L, Leggat W, Gothlif Y, Hayward DC, Miller DJ (2007) Light-responsive cryptochromes from a simple multicellular animal, the coral *Acropora millepora*. *Science* 318:467–470
- Levy O, Dubinsky Z, Achituv Y (2003) Photobehavior of stony corals: Responses to light spectra and intensity. *J Exp Biol* 206:4041–4049
- Lighty RG, Macintyre IG, Stuckenrath R (1978) Submerged early Holocene barrier reef south-east Florida shelf. *Nature* 276:59–60
- Lough JM, Barnes DJ (1997) Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change. *J Exp Mar Bio Ecol* 211:29–67
- Maie N, Pisani O, Jaffé R (2008) Mangrove tannins in aquatic ecosystems: Their fate and possible influence on dissolved organic carbon and nitrogen cycling. *Limnol Oceanogr* 53:160–171
- McPherson BF, Halley RB (1996) The South Florida environment: A region under stress. U.S. Geological Survey, Denver, USA
- Moyer RP, Riegl B, Banks K, Dodge RE (2003) Spatial patterns and ecology of benthic communities on a high-latitude South Florida (Broward County, USA) reef system. *Coral Reefs* 22:447–464
- Panda S, Hogenesch JB, Kay SA (2002) Circadian rhythms from flies to human. *Nature* 417:329–335
- Perry W (2004) Elements of South Florida's Comprehensive Everglades Restoration Plan. *Ecotoxicology* 13:185–193
- Perry WB (2008) Everglades restoration and water quality challenges in south Florida. *Ecotoxicology* 17:569–578
- Rayner NA, Horton EB, Parker DE, Folland CK, Hackett RB (1996) Version 2.2 of the global sea ice and sea surface temperature data set, 1903–1994. *Clim. Res. Tech. Note CRTN74*, Hadley Cent., Met Office, Bracknell, UK
- Roth MS (2014) The engine of the reef: photobiology of the coral-algal symbiosis. *Front Microbiol* 5:422
- Sklar FH, Fitz HC, Wu Y, Zee R, McVoy C (2001) The design of ecological landscape models for Everglades restoration. *Ecol Econ* 37:379–401
- Sklar F, McVoy C, Zee R Van, Gawlik DE, Tarboton K, Rudnick D, Miao S (2002) The effects of altered hidrology on the ecology of the Everglades. In: Porter JW, Porter KG (eds) *The Everglades, Florida Bay and Coral Reefs of the Florida Keys*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, p 40–82
- Sorek M, Díaz-Almeyda EM, Medina M, Levy O (2014) Circadian clocks in symbiotic corals: The duet between *Symbiodinium* algae and their coral host. *Mar*

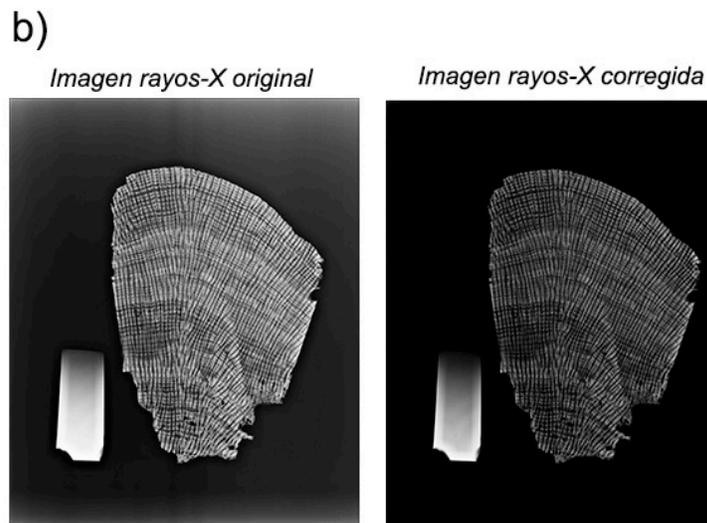
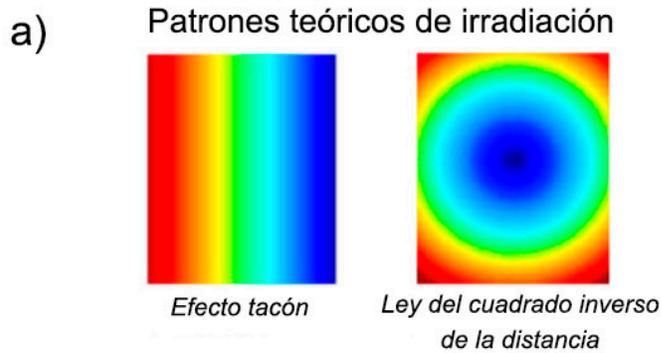
Genomics 14:47–57

- Steinman AD, Havens KE, Carrick HJ, VanZee R (2002) The past, present, and future hydrology and ecology of Lake Okeechobee and its watersheds. In: Porter JW, Porter KG (eds) *The Everglades, Florida Bay, and Coral Reefs of the Florida Keys: An Ecosystem Sourcebook*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, p 19–37
- Storlazzi CD, Norris BK, Rosenberger KJ (2015) The influence of grain size, grain color, and suspended-sediment concentration on light attenuation: Why fine-grained terrestrial sediment is bad for coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 34:967–975
- Susic M, Boto K, Isdale P (1991) Fluorescent humic acid bands in coral skeletons originate from terrestrial runoff. *Mar Chem* 33:91–104
- Tait LW, Hawes I, Schiel DR (2014) Shining light on benthic macroalgae: Mechanisms of complementarity in layered macroalgal assemblages. *PLoS One* 9:1–19
- Tibbetts J (2000) Making amends: Ecological restoration in the United States. *Environ Health Perspect* 108:A356–A361
- Todd PA (2008) Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev* 83:315–337
- U.S. Fish and Wildlife Service (1999) *South Florida Multi-Species Recovery Plan*. U.S. Fish and Wildlife Service, Atlanta, Georgia, USA
- Winter A, Sammarco PW (2010) Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature. *J Geophys Res* 115:1–12
- Winters G, Beer S, Zvi B Ben, Brickner I, Loya Y (2009) Spatial and temporal photoacclimation of *Stylophora pistillata*: Zooxanthella size, pigmentation, location and clade. *Mar Ecol Prog Ser* 384:107–119
- Wóznia B, Dera J (2007) *Light absorption in sea water* (LA Mysak and K Hamilton, Eds.). Springer Science+Business Media, New York, NY, USA
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th edn. Pearson Education, New Jersey, USA
- Zeinalov Y, Maslenkova L (2000) On the action spectra of photosynthesis and spectral dependence of the quantum efficiency. *Bulg J Plant Physiol* 26:58–69

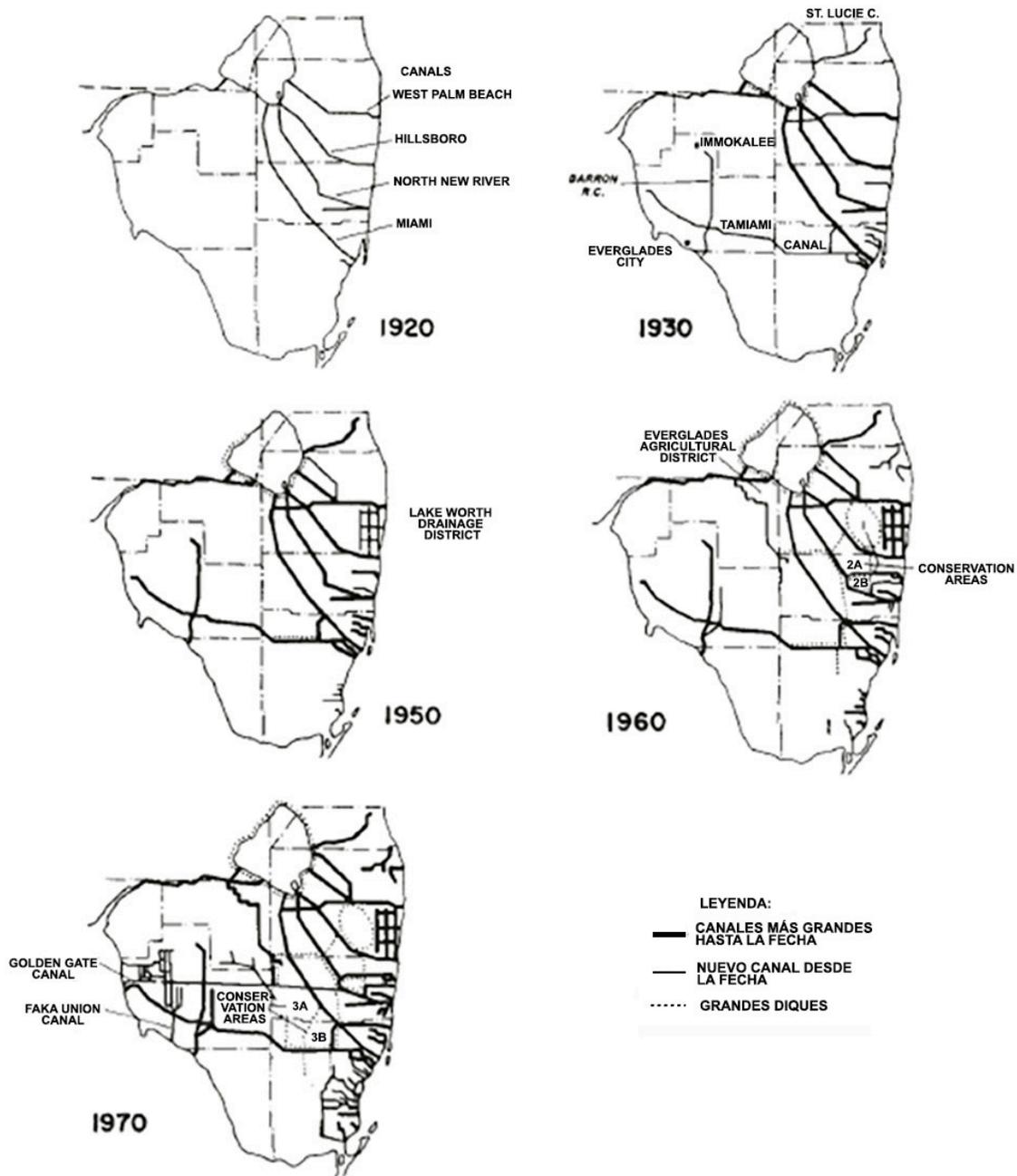
ANEXOS



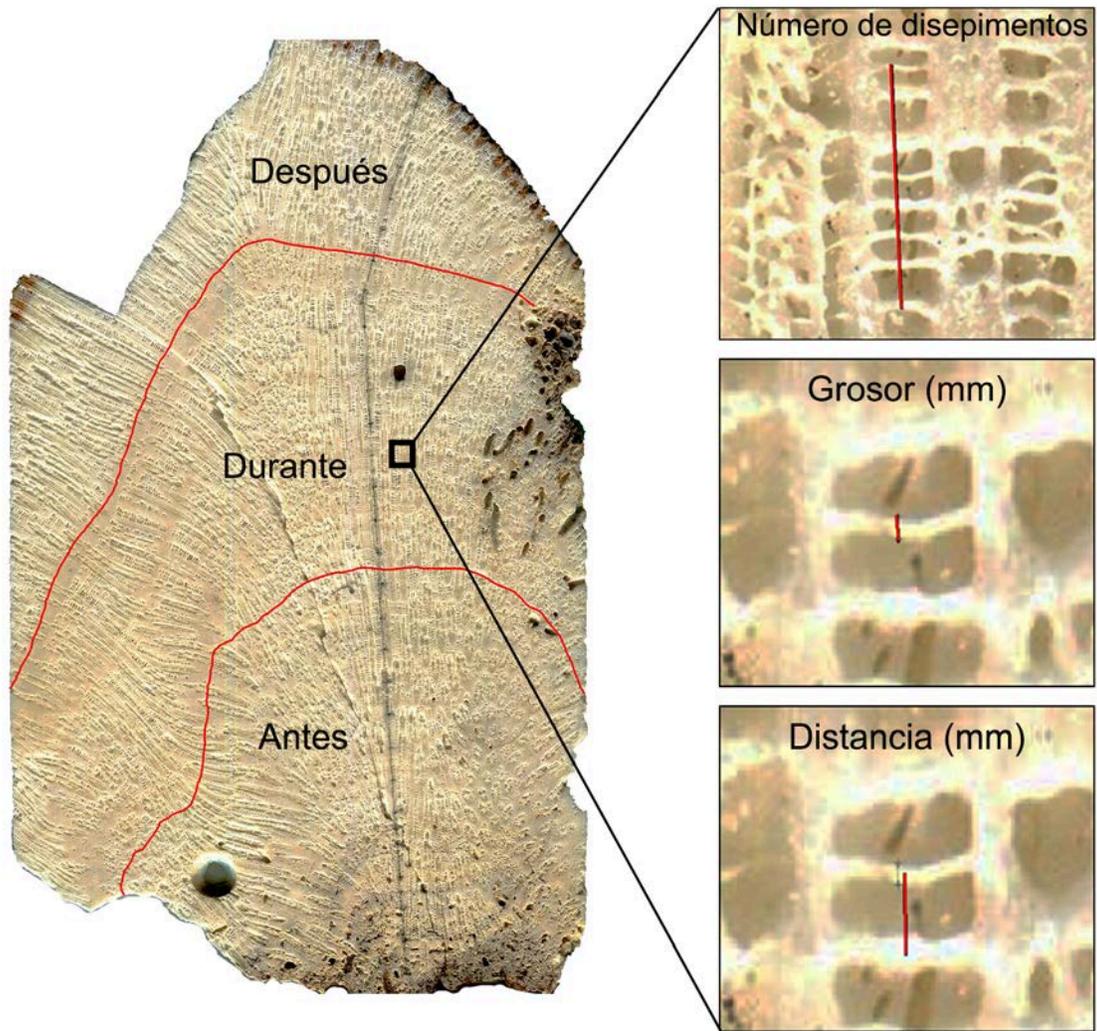
Anexo 1. Cambios hidrológicos en los Everglades. **a)** Flujo de agua que alguna vez existió en los Everglades, desde el norte del lago Okeechobee hacia el sur de Florida. **b)** Flujo actual, totalmente alterado por el sistema de canales construidos por el CS&F. **c)** Flujo de agua esperado después de llevar a cabo el plan de restauración hidrológica en los Everglades (CERP). Modificado de Clarke & Dalrymple (2003).



Anexo 2. Efectos que alteran el color de píxel en radiografías. **a)** Patrones teóricos de irradiación sobre una superficie. La irradiación es más intensa en la zona de color azul y se atenúa hacia a la zona de color rojo. El efecto tacón es el gradiente de irradiación entre el ánodo y el cátodo de la máquina de rayos X. La ley del cuadrado inverso de la distancia provoca que la irradiación sea mayor en el centro de la placa de rayos X, atenuándose hacia las periferias. Imagen tomada y modificada de Duprey et al. (2012). **b)** Comparación de una radiografía común (izquierda) y una radiografía corregida digitalmente (derecha) con el método de Duprey et al. (2012). La radiografía corresponde al espécimen de *O. annularis* (DS4), recolectado en el arrecife de Deerfield, Florida a 7 m de profundidad.



Anexo 3. Evolución del sistema de canales del sur de Florida a lo largo del siglo XX. En 1950 se observan las primeras ampliaciones hechas por el CS&F, las cuales continuaron hasta 1970. Modificado de Blake (1980).



Anexo 4. Mediciones de los disepimentos exotecales por periodo sobre una laja de *O. annularis* (DS4) recolectada a 7 m de profundidad en el arrecife de Deerfield, Florida, escaneada a 1200 dpi.

Anexo 5. Resultados de densidad esquelética por año, de cada uno de los especímenes de este estudio.

Densidad (gCaCO ₃ cm ³)							Continuación de tabla						
Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3	Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3
1985	1.82	0.75	0.96	1.45	1.65	1.09	1949	2.42	0.91	0.76	1.05	1.74	1.20
1984	1.56	0.72	0.95	1.35	1.72	1.44	1948	1.69	0.65	0.95	1.33	2.08	1.18
1983	1.33	0.81	1.08	1.11	1.79	0.96	1947	0.99	0.61	0.92	1.19	1.51	0.73
1982	1.38	0.71	0.93	1.25	1.38	0.87	1946	1.23	0.66	1.09	1.04	1.54	0.53
1981	1.31	0.68	0.84	0.75	1.58	0.83	1945	1.38	0.48	1.18	0.98	0.84	0.47
1980	1.76	0.69	0.81	0.79	1.63	0.92	1944	1.43	0.59	0.85	0.97	0.96	0.47
1979	1.38	0.67	0.73	0.75	1.61	0.89	1943	1.03	0.59	0.87	0.71	1.26	0.39
1978	1.38	0.79	0.78	1.03	1.33	0.81	1942	1.13		1.27	0.78	1.17	0.46
1977	1.48	0.72	0.81	1.19	1.00	0.58	1941	0.97		1.03	0.75	0.97	0.55
1976	1.24	0.78	0.85	1.00	1.03	0.63	1940	1.07		0.94	0.78	0.95	0.64
1975	1.17	0.85	0.78	1.08	1.16	0.68	1939	0.89		0.85	0.67	0.83	0.51
1974	1.39	0.87	0.83	0.77	1.27	0.75	1938	1.54		1.01	0.81	0.93	0.78
1973	1.04	0.98	0.68	0.84	1.41	0.82	1937	1.89		0.80	1.00	0.98	0.80
1972	1.25	0.97	0.81	0.96	1.42	0.71	1936	1.55		0.75		0.83	0.55
1971	1.93	0.90	1.23	1.02	1.42	0.85	1935	1.47		1.17		0.91	0.57
1970	1.96	0.98	1.55	0.91	1.91	1.08	1934	1.48		1.35		1.61	0.69
1969	1.86	1.20	1.49	1.59	2.03	1.33	1933	1.17		0.97			0.59
1968	1.82	0.97	1.63	1.55	1.86	1.07	1932	1.27		0.96			0.65
1967	1.48	0.76	1.35	1.75	1.63	0.86	1931	1.51					0.47
1966	1.28	0.69	0.96	1.80	1.84	1.05	1930	1.32					0.55
1965	1.73	0.55	0.92	1.95	1.66	0.88	1929	1.65					0.45
1964	1.81	0.69	0.99	1.35	1.51	0.91	1928	1.28					0.53
1963	1.32	0.88	0.97	1.17	1.50	0.72	1927	1.27					0.45
1962	1.64	1.08	1.14	0.97	1.62	0.67	1926	1.26					0.54
1961	1.72	0.89	1.79	1.08	1.70	0.85	1925	1.09					0.69
1960	1.75	0.75	1.21	1.10	1.54	0.90	1924	1.06					
1959	2.22	0.77	1.30	0.84	1.65	0.95	1923	1.03					
1958	2.24	1.13	0.91	0.74	2.10	1.06	1922	1.08					
1957	1.72	0.89	0.95	1.03	1.71	0.92	1921	1.28					
1956	1.29	0.69	0.89	1.05	1.41	0.75	1920	0.97					
1955	1.50	0.69	0.95	1.05	1.53	0.91	1919	1.05					
1954	1.70	0.87	0.75	0.97	1.96	1.03	1918	1.47					
1953	1.97	0.91	1.21	1.01	1.68	0.90	1917	1.22					
1952	2.14	0.97	1.15	1.09	1.40	0.97	1916	1.12					
1951	2.00	0.80	1.44	1.20	1.47	0.94	1915	1.17					
1950	2.22	0.61	0.81	1.06	2.10	0.97	1914	1.19					

Anexo 6. Resultados de extensión lineal por año, de cada uno de los especímenes de este estudio.

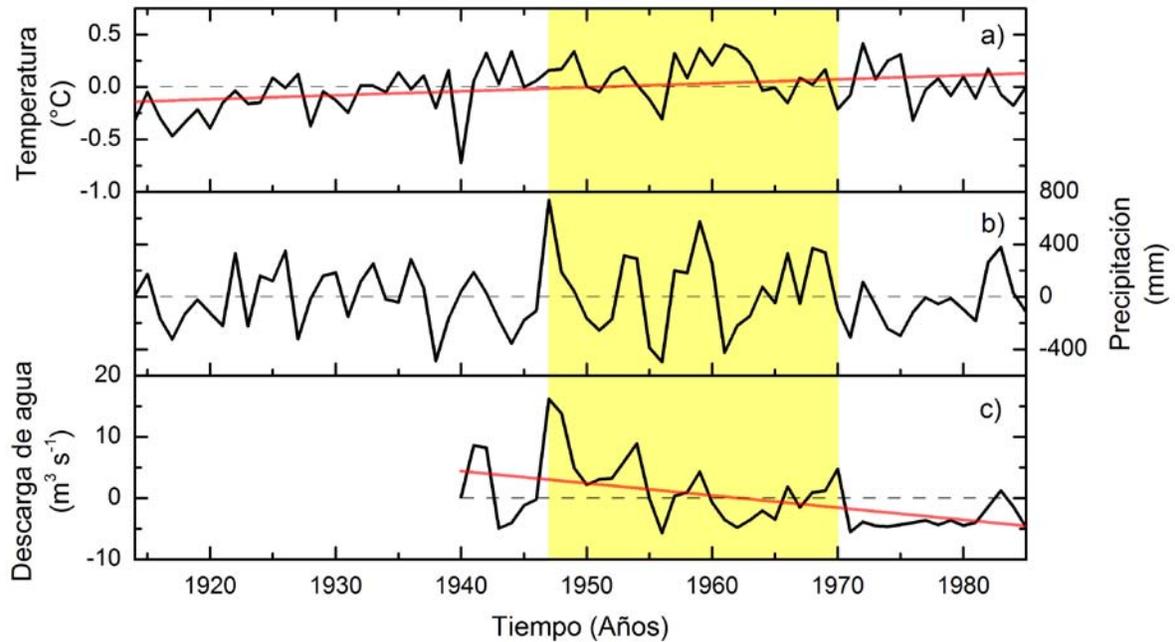
Extensión lineal (cm año ⁻¹)							Continuación de tabla						
Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3	Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3
1985	0.32	0.25	0.39	0.27	0.59	0.32	1949	0.12	0.29	0.58	0.30	0.35	0.35
1984	0.30	0.29	0.33	0.20	0.38	0.18	1948	0.37	0.37	0.42	0.25	0.17	0.17
1983	0.37	0.34	0.33	0.20	0.28	0.28	1947	0.39	0.40	0.58	0.24	0.37	0.43
1982	0.42	0.37	0.40	0.32	0.43	0.37	1946	0.47	0.37	0.30	0.32	0.30	0.38
1981	0.50	0.49	0.40	0.47	0.40	0.37	1945	0.50	0.45	0.25	0.37	0.70	0.48
1980	0.30	0.37	0.45	0.29	0.33	0.25	1944	0.42	0.42	0.45	0.34	0.65	0.45
1979	0.40	0.40	0.42	0.22	0.32	0.25	1943	0.37	0.34	0.75	0.44	0.48	0.47
1978	0.40	0.40	0.45	0.18	0.40	0.43	1942	0.40		0.30	0.35	0.37	0.33
1977	0.37	0.44	0.40	0.27	0.50	0.42	1941	0.49		0.42	0.34	0.55	0.23
1976	0.47	0.37	0.40	0.39	0.53	0.57	1940	0.54		0.45	0.30	0.62	0.32
1975	0.42	0.45	0.45	0.30	0.42	0.42	1939	0.57		0.53	0.42	0.94	0.52
1974	0.32	0.40	0.44	0.37	0.38	0.37	1938	0.32		0.42	0.40	0.65	0.30
1973	0.45	0.29	0.50	0.32	0.35	0.37	1937	0.25		0.42	0.39	0.55	0.35
1972	0.39	0.35	0.32	0.32	0.40	0.37	1936	0.42		0.53		0.53	0.37
1971	0.59	0.34	0.35	0.30	0.37	0.23	1935	0.35		0.25		0.68	0.38
1970	0.28	0.25	0.20	0.25	0.22	0.20	1934	0.22		0.30		0.32	0.32
1969	0.27	0.32	0.54	0.13	0.25	0.18	1933	0.32		0.45			0.42
1968	0.23	0.35	0.32	0.17	0.28	0.28	1932	0.54		0.42			0.38
1967	0.30	0.40	0.37	0.22	0.30	0.32	1931	0.23					0.45
1966	0.35	0.39	0.54	0.30	0.28	0.23	1930	0.27					0.37
1965	0.25	0.49	0.55	0.17	0.30	0.25	1929	0.20					0.37
1964	0.34	0.35	0.43	0.32	0.33	0.33	1928	0.34					0.40
1963	0.44	0.49	0.52	0.34	0.38	0.45	1927	0.27					0.37
1962	0.30	0.34	0.57	0.42	0.43	0.38	1926	0.32					0.30
1961	0.23	0.42	0.13	0.37	0.25	0.32	1925	0.35					0.17
1960	0.32	0.40	0.43	0.32	0.30	0.23	1924	0.47					
1959	0.18	0.40	0.48	0.44	0.30	0.28	1923	0.49					
1958	0.28	0.27	0.45	0.37	0.20	0.20	1922	0.34					
1957	0.34	0.37	0.42	0.25	0.27	0.42	1921	0.32					
1956	0.34	0.49	0.48	0.32	0.45	0.32	1920	0.62					
1955	0.23	0.45	0.38	0.34	0.37	0.23	1919	0.40					
1954	0.35	0.27	0.40	0.37	0.28	0.22	1918	0.30					
1953	0.23	0.39	0.23	0.30	0.33	0.23	1917	0.45					
1952	0.27	0.30	0.40	0.32	0.40	0.28	1916	0.50					
1951	0.32	0.45	0.28	0.27	0.35	0.33	1915	0.45					
1950	0.20	0.44	0.52	0.27	0.27	0.28	1914	0.62					

Anexo 7. Resultados de extensión lineal por año, de cada uno de los especímenes de este estudio.

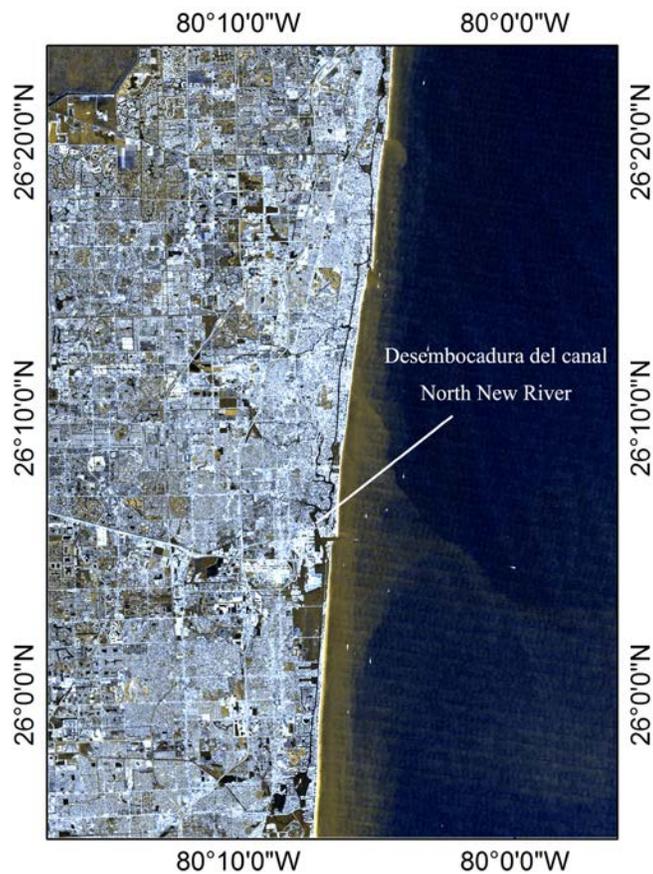
Calcificación (gCaCO ₃ cm ⁻² año ⁻¹)							Continuación de tabla						
Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3	Año	DS4 S2	DS5 S8	FM3 S2	FM1 1 S2	PD1 6 S8	PM2 S3
1985	0.58	0.19	0.37	0.39	0.97	0.35	1949	0.28	0.26	0.45	0.32	0.61	0.42
1984	0.47	0.21	0.32	0.27	0.66	0.26	1948	0.62	0.24	0.40	0.34	0.35	0.20
1983	0.49	0.27	0.36	0.22	0.51	0.27	1947	0.38	0.25	0.54	0.28	0.56	0.32
1982	0.58	0.26	0.37	0.40	0.60	0.32	1946	0.58	0.24	0.33	0.33	0.46	0.20
1981	0.66	0.33	0.34	0.35	0.63	0.31	1945	0.69	0.22	0.30	0.36	0.59	0.23
1980	0.53	0.25	0.37	0.23	0.54	0.23	1944	0.60	0.25	0.38	0.33	0.62	0.21
1979	0.55	0.27	0.31	0.16	0.51	0.22	1943	0.38	0.20	0.65	0.31	0.61	0.18
1978	0.55	0.32	0.35	0.19	0.53	0.35	1942	0.45		0.38	0.28	0.43	0.15
1977	0.55	0.31	0.33	0.32	0.50	0.24	1941	0.47		0.43	0.25	0.54	0.13
1976	0.58	0.29	0.34	0.39	0.55	0.36	1940	0.58		0.42	0.24	0.59	0.20
1975	0.49	0.38	0.35	0.33	0.49	0.28	1939	0.51		0.45	0.28	0.78	0.26
1974	0.44	0.35	0.36	0.28	0.49	0.28	1938	0.49		0.42	0.33	0.61	0.23
1973	0.47	0.28	0.34	0.27	0.49	0.30	1937	0.48		0.33	0.39	0.54	0.28
1972	0.48	0.34	0.26	0.31	0.57	0.26	1936	0.65		0.40		0.44	0.20
1971	1.13	0.30	0.43	0.31	0.52	0.20	1935	0.52		0.29		0.62	0.22
1970	0.56	0.25	0.31	0.23	0.42	0.22	1934	0.32		0.41		0.51	0.22
1969	0.50	0.38	0.80	0.21	0.51	0.24	1933	0.37		0.44			0.25
1968	0.43	0.34	0.52	0.26	0.53	0.30	1932	0.68		0.40			0.25
1967	0.45	0.31	0.50	0.38	0.49	0.27	1931	0.36					0.21
1966	0.45	0.27	0.51	0.55	0.52	0.24	1930	0.35					0.20
1965	0.43	0.27	0.51	0.33	0.50	0.22	1929	0.33					0.16
1964	0.61	0.24	0.43	0.43	0.51	0.30	1928	0.43					0.21
1963	0.58	0.43	0.50	0.39	0.58	0.33	1927	0.34					0.17
1962	0.50	0.36	0.64	0.41	0.70	0.26	1926	0.40					0.16
1961	0.40	0.37	0.24	0.40	0.43	0.27	1925	0.38					0.11
1960	0.56	0.30	0.53	0.35	0.46	0.21	1924	0.50					
1959	0.41	0.31	0.63	0.36	0.50	0.27	1923	0.50					
1958	0.64	0.30	0.41	0.27	0.42	0.21	1922	0.36					
1957	0.58	0.33	0.40	0.26	0.46	0.39	1921	0.41					
1956	0.43	0.34	0.43	0.33	0.64	0.24	1920	0.60					
1955	0.35	0.31	0.37	0.35	0.56	0.21	1919	0.42					
1954	0.60	0.23	0.30	0.36	0.56	0.22	1918	0.44					
1953	0.46	0.35	0.28	0.31	0.56	0.21	1917	0.55					
1952	0.57	0.29	0.46	0.35	0.56	0.27	1916	0.56					
1951	0.64	0.36	0.41	0.32	0.52	0.31	1915	0.53					
1950	0.45	0.27	0.42	0.28	0.56	0.27	1914	0.74					

Anexo 8. Resultados de las correlaciones entre las características de crecimiento de *Orbicella annularis* y las variables ambientales por periodos. En negrita se resaltan los valores significativos ($p < 0.05$).

Variables ambientales	Periodos	n	Densidad esquelética			Extensión lineal			Calcificación		
			r	r ²	p	r	r ²	p	r	r ²	p
Temperatura	1914-1946	33	0.36	0.13	0.04	0.21	0.04	0.25	0.40	0.16	0.02
	1947-1970	24	0.12	0.02	0.56	0.11	0.01	0.62	0.23	0.05	0.27
	1971-1985	15	0.21	0.05	0.45	0.11	0.01	0.71	0.27	0.08	0.32
Precipitación	1914-1946	33	0.12	0.02	0.49	0.23	0.02	0.20	0.23	0.05	0.20
	1947-1970	24	0.16	0.03	0.45	0.11	0.01	0.61	0.02	0.00	0.94
	1971-1985	15	0.20	0.04	0.48	0.49	0.24	0.06	0.31	0.10	0.26
Descarga de agua	1940-1946	7	0.14	0.02	0.77	0.56	0.31	0.19	0.54	0.30	0.21
	1947-1970	24	0.00	0.00	0.99	0.23	0.05	0.28	0.39	0.15	0.06
	1971-1985	15	0.25	0.07	0.36	0.59	0.35	0.02	0.39	0.15	0.15



Anexo 9. Anomalías de las variables ambientales en el sureste de Florida (líneas negras). **a-b)** Temperatura superficial del mar y precipitación en la costa sureste de Florida durante 1914-1985. **c)** Promedio de descarga de agua de los canales North New River y Hillsboro en costas de Broward, durante 1940-1985. El área amarilla representa el periodo 1947-1970. La línea roja indica una tendencia significativa ($p < 0.05$). La línea rayada es el promedio del periodo base de cada variable, que fue 26.7°C de temperatura, 1448.4 mm de precipitación y $8.41\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ de descarga de agua (ver más detalles en la sección de resultados).



Anexo 10. Turbidez del agua en la costa de Broward, producto de la descarga de agua de los canales. La imagen satelital fue tomada por la NASA el 10 de noviembre de 2011 (www.modis.gsfc.nasa.gov/gallery/). A la imagen original le fueron modificados los filtros de color RGB en Adobe Photoshop para evidenciar la turbidez del agua.