



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

RELACIÓN ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO Y LOS
DISEPIMENTOS EN *Orbicella faveolata* CRECIENDO EN UN GRADIENTE
LUMÍNICO

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

PRESENTA:
GABRIELA GUTIÉRREZ ESTRADA

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

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:
DR. GUILLERMO JAVIER HORTA PUGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL
DR. PAUL BLANCHON
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL
DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP
UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, ICMyL

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX. ENERO 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

**“Relación entre las características de crecimiento y los disepimentos en
Orbicella faveolata creciendo en un gradiente lumínico”.**

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:

Gabriela Gutiérrez Estrada

Director de tesis: Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet

Comité tutorial: Dr. Guillermo Javier Horta Puga

Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dr. Paul A. Blanchon

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

A los que siempre me han apoyado incondicionalmente; mi familia.

Agradecimientos

Al Dr. Juan Pablo Carricart por el apoyo académico y la confianza.

A los miembros del comité: Dr. Roberto Iglesias, Dr. Lorenzo Álvarez, Dr. Guillermo Horta y Dr. Paul Blanchon por sus valiosos comentarios para el desarrollo de este proyecto.

Al M. en C. Fernando Negrete Soto por el apoyo en las salidas al campo.

A Luis, Mac, Tatiana, Tomás, Alí, Roberto, Alexis, Adolfo y Tim también por el apoyo en campo.

A la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales Puerto Morelos

A CONACyT por la beca

A PAPIT por la otra beca y por el financiamiento para el proyecto “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” (IN209014).

A mi familia: Lofó, Don Roge, Kirris, Gladys, Emma, Shay, Karin, Lupitiña, Lufur, Teri, Chita, Abrora, James, Niky, Nadia, Fersace, Luz, Fany, Chio, Saúl, Oly, Ramsés, Boris, Irma, Manuel, Tere, Javier, Kikin, Miguel, Alex, Pancho, Paty y Elba,

A Mac por la amistad incondicional que me ha brindado desde el día en que llegué al lab.

A los miembros de los laboratorios de Esclerocronología y al BarcoLab, por hacerme la estancia más placentera y sabrosa: Mac, Lizcano, Alexis, Javi, Esme, Ere, Nuri, Ary, Iza, Paco, Alexander, Serguei, Sac y Axa.

A mis amigos: Mac, Ana, Adrien, Pepe, Hazel, Alí, Maicol, Amanda, Wendy, Selene, Chesko, Yatziri, Beto, Marlene, Kelly, Elpistachón, Elsapato, Tomás, Lucho, Eliot, Andrea, Román, Darren, Iza, las mosquis, Lizcano, Carlos, Parme, Transi, Alfredo, Roberto, Chorizo, Albinha y Lluvia.

A los compas de la UASA, trabajadores, administrativos, técnicos e investigadores

A Luis...ya tu sabeeee

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	6
HIPÓTESIS.....	8
OBJETIVO GENERAL.....	8
OBJETIVOS PARTICULARES.....	8
SITIO DE MUESTREO.....	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
RESULTADOS.....	14
DISCUSIÓN.....	19
BIBLIOGRAFÍA.....	26
ANEXOS.....	32

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

FIG.1. Sitio de muestreo, Akumal, Quintana Roo. Google Earth, noviembre 2105.....	9
FIG.2. Patrones teóricos de irradiación que afectan la radiografía. La escala de color, de azul a rojo, muestra la atenuación de la irradiación (modificado de Duprey <i>et al.</i> 2012).....	12
FIG.3. Valores de densidad vs. Distancia correspondientes a la muestra de <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a 28 m de profundidad en Akumal, Q. Roo.....	12
FIG.4. Disepimientos Endotecales (D. End) y exotecales (D. Exo) de una colonia de <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a 5 m de profundidad en Akumal, Q. Roo. Barra de escala 1cm.....	13
FIG.5. Perfil de luz en un gradiente de profundidad de 0 a 42 metros en Akumal, Q.Roo.....	14
FIG.6. Características de crecimiento de <i>Orbicella faveolata</i> en un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo A) Densidad, B) tasa de extensión y C) tasa de calcificación anual (barras de error corresponden a error estándar de la media).....	15
FIG.7. A) Número de disepimientos exotecales por año y B) número de disepimientos endotecales por año en <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. Las barras de error corresponden a error estándar de la media.....	17
FIG.8. A) Distancia entre disepimientos exotecales y B) grosor de disepimientos Exotecales en <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. Barras de error corresponden a error estándar de la media.....	18
FIG.9. Tasas de extensiones esqueléticas estimadas por el número y distancia De disepimientos exotecales (línea roja) y la calculada por Densidad Óptica (línea negra), en <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo.....	23
Fig.10. Correlación entre la tasa de extensión esquelética y el número de disepimientos exotecales de <i>Orbicella faveolata</i> creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo.....	24
TABLA 1. Número de ejemplares de <i>Orbicella faveolata</i> correspondientes a cada profundidad, colectados en Akumal, Q. Roo.....	10

Anexos

Anexo 1. Valores de irradiancia en el gradiente de profundidad (5 a 42m) en Akumal, Q. Roo.....	32
Anexo 2. Valores correspondientes al promedio anual de densidad y tasas de extensión y calcificación en <i>Orbicella faveolata</i> creciendo en un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. En paréntesis, errores estándar de las medias y número de bandas por laja que se tomaron en cuenta para la densitometría).....	33

Resumen

El crecimiento esquelético de los corales escleractínios hermatípicos están directamente influenciados por la luz, debido a la relación simbiótica que mantienen con algas del género *Symbiodinium*. En estudios previos se ha observado que en gradientes verticales la cantidad de luz que reciben se ve reflejada en los cambios en la morfología y en las características del crecimiento: densidad, tasas de extensión y calcificación. Sin embargo, no se han realizado estudios en gradientes lumínicos que aporten más información acerca de las estructuras esqueléticas internas responsables del bandeo de distinta densidad: los diseamientos exotecales. El objetivo del presente trabajo fue estudiar las características de crecimiento esquelético y los cambios en el número, distancia y grosor de los diseamientos exotecales en un gradiente lumínico en el coral *Orbicella faveolata* abarcando de 5 a 38 m profundidad. Con radiografías de las lajas de las colonias, se aplicó la técnica de densitometría óptica para obtener los parámetros de crecimiento. Con imágenes escaneadas se midió el grosor, distancia y número de diseamientos depositados en un año. Los resultados mostraron que a medida que la luz disminuye, la densidad aumenta, causada por el incremento del grosor de los diseamientos exotecales. La tasa de extensión y el número de diseamientos exotecales depositados en un año de crecimiento disminuyen exponencialmente a partir de los 9 metros. Se mostró una correlación positiva entre la tasa de extensión, lo que indica que este parámetro de crecimiento está en función del número de diseamientos exotecales depositados al año. La tasa de calcificación se incrementa de 5 a 9 metros y a partir de esta profundidad decae exponencialmente. Los resultados que se reportan en el presente trabajo aportan información importante acerca de la influencia de la luz en las características de crecimiento y en los diseamientos exotecales de *O. faveolata*. Estos resultados tienen implicaciones en la esclerocronología y en el uso de los esqueletos de los corales como registros ambientales.

Introducción

Algunos organismos son capaces de registrar y guardar las condiciones climáticas y ambientales de los sitios donde se llevó a cabo su crecimiento ya que poseen alta sensibilidad a las fluctuaciones que se dan en diferentes escalas de tiempo, estos organismos son utilizados como proxies ambientales y climáticos. En este sentido, los parámetros de crecimiento y el bandeo de distinta densidad de los corales escleractínios hermatípicos han sido fuente de información ambiental ya que son capaces de registrar un rango amplio y diverso de información dentro de su esqueleto formado de carbonato de calcio (Barnes & Lough, 1996). Las altas tasas de calcificación de los corales, les permiten contrarrestar la erosión física de los arrecifes de coral, los cuales han sido nombrados como las estructuras biogénicas más grandes del planeta (Allemand *et al.* 2004).

Al mismo tiempo que se lleva a cabo su crecimiento, se van formando bandas de alta y baja densidad de manera periódica dentro de su esqueleto (Knutson *et al.* 1972). A partir del descubrimiento de este bandeo, los corales constructores de arrecife han sido fuente de información ambiental y climática de los sitios donde se desarrollaron (Buddemeier *et al.* 1974). El estudio del origen y la naturaleza de las bandas de distinta densidad ha permitido avanzar en el conocimiento de la biología de los corales constructores de arrecifes (Buddemeier *et al.* 1974). La correlación de este bandeo con parámetros ambientales, físicos y biológicos ha permitido obtener información acerca de las variables que influyen en su crecimiento (Lough & Barnes, 1990).

Gracias a la construcción modular de su esqueleto, los corales constructores de arrecife presentan flexibilidad en la forma de crecimiento que les permite adaptarse a los cambios en el ambiente (p.ej. cambios en la irradiancia y oleaje; Hughes, 1983). Uno de los parámetros que influye en la producción del carbonato de calcio, es la luz (Goreau, 1959), debido a que estos organismos mantienen una simbiosis mutualista con algas dinoflageladas del género *Symbiodinium* (Kawaguti & Sakumoto, 1948; Goreau, 1959; Muscatine, 1990; Trench, 1997; Stat *et al.* 2006). Esta relación conforma una de las unidades funcionales más exitosas en los

arrecifes de coral, denominada holosimbionte u holobionte (Iglesias-Prieto & Trench, 1997; Rowan, 1998).

En esta simbiosis, el coral se ve favorecido gracias al aporte de los productos derivados de la fotosíntesis del alga (p.ej., glicerol y oxígeno), los cuales cubren los requerimientos energéticos y metabólicos del coral para asistir el proceso de calcificación (Colombo-Pallotta *et al.* 2010). A su vez, el coral provee de nitrógeno a las algas simbiotas a partir de los desechos metabólicos (Wang & Douglas, 1998). Además, le modula el campo lumínico al alga gracias la dispersión múltiple que provoca la arquitectura del esqueleto, mejorando la eficiencia para coleccionar luz (Enríquez *et al.* 2005). En este sentido, la luz es un factor clave en la diversificación del nicho, abundancia y distribución de los corales escleractínios hermatípicos (Iglesias-Prieto *et al.* 2004).

Dada la fotodependencia, el crecimiento de los corales escleractínios hermatípicos se ve afectado por la disponibilidad de la luz en gradientes verticales, tanto por la cantidad (número de fotones) como por la calidad de luz (espectro; Tambutté & Ferrier-Pagès, 2008; Roth, 2014). Esta disponibilidad de luz está en función de las propiedades inherentes (procesos de absorción y dispersión) y de la química del agua, los cuales influyen en la transparencia del agua (Kirk, 2011). El K_d es el coeficiente de atenuación vertical del agua, es un descriptor utilizado para medir la variación en la cantidad de luz en un gradiente vertical, en donde, valores pequeños de K_d indican mayor claridad en el agua, mientras que valores altos indican mayor turbidez (Kirk, 2011).

Considerando la variación con respecto a la cantidad y calidad de luz en un gradiente vertical, existen mecanismos fisiológicos en respuesta a estos cambios por parte del holobionte (Chalker *et al.* 1983; Dubinsky *et al.* 1984; Muscatine, 1990; Muko *et al.* 2000; Iglesias-Prieto *et al.* 2004; López-Londoño, 2015). *Symbiodinium* (huésped) por su parte, ha desarrollado cierta especificidad a distintos regímenes de luz; demostrando una alta plasticidad fenotípica en términos del ajuste del aparato fotosintético: foto-aclimatación, permitiéndole vivir en condiciones extremas de luz (p. ej., cambios en la densidad de clorofila *a*, modificaciones en el número y tamaño de las antenas colectoras de luz por unidad de pigmentos fotosintéticos y

densidad de simbioses; Muscatine, 1990; Dustan, 1982; Dubinsky *et al.* 1984; Porter *et al.* 1984; Iglesias-Prieto & Trench, 1994; Falkowsky & Raven, 1997; Iglesias-Prieto *et al.* 2004; López-Londoño, 2015).

El coral (hospedero) por su parte, modifica sus requerimientos energéticos y metabólicos en respuesta a la luz (p.ej., la tasa de respiración; Davies, 1980; Porter *et al.* 1984). Así mismo, los cambios en la morfología de las colonias (polimorfismo) han sido reportados como parte de las adaptaciones que les confiere mayor eficiencia al momento de capturar luz (Grauss & Macintyre, 1976, 1982; Hoogenboom *et al.* 2008; Muko *et al.* 2000). Estos cambios morfológicos conllevan cambios en las características de crecimiento del esqueleto: promedio de densidad y tasas de extensión y calcificación (Dodge & Brass, 1984).

Este crecimiento es posible estimarlo a partir del patrón de bandeo anual de distinta densidad (g cm^{-3}), en donde se forman anualmente dos bandas, una de alta densidad y otra de baja densidad. De este patrón se obtiene las tasas de extensión anual, i.e., el crecimiento lineal por año (cm año^{-1}) y la tasa de calcificación esquelética anual que es la cantidad de CaCO_3 depositado por área en un año de crecimiento ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$); este último parámetro se obtiene de la multiplicación de la densidad por la extensión esquelética (Dodge & Brass, 1984).

Se ha reportado que en especies del género *Orbicella* el patrón de bandeo anual de distinta densidad está relacionado con estructuras internas del esqueleto: disepimentos exotecales, los cuales se sabe que son estructuras calcáreas horizontales que forman parte de la arquitectura interna del esqueleto y que se depositan de manera periódica, el engrosamiento de las mismas provoca el bandeo de distinta densidad (Dodge *et al.* 1992). En cuanto a la extensión, se ha relacionado con el número de disepimentos exotecales depositados en un año de crecimiento, aunque aún no se conocen todos los mecanismos involucrados en la formación de estas estructuras calcáreas, se ha encontrado coincidencia entre el número de disepimentos exotecales y el número de ciclos lunares durante un año (Dávalos-Dehullu *et al.* 2008; Winter & Sammarco, 2010).

Orbicella faveolata es una de las especies constructoras de arrecife más importante del Caribe (Álvarez-Filip *et al.* 2013; Manzello *et al.* 2015). Su aporte de CaCO_3

ayuda a mantener la estructura tridimensional de los arrecifes de coral (Perry et al. 2015), es una especie que invierte los recursos de la calcificación en formar esqueletos más densos (Carricart-Ganivet & Merino, 2001). Puede presentar morfotipos diferentes, de acuerdo a la cantidad de luz que recibe en la columna de agua (esférica, columnar y platiforme; Macintyre, 1976,1982), denotando su alta plasticidad fenotípica (Davy *et al.* 2012). Presenta coralitos plocoides y diseipimentos individuales (Veron, 2000). *O. faveolata* ha sido una especie muy usada para fines esclerocronológicos y a pesar de su importancia en el mantenimiento y construcción de las estructuras arrecifales, en las últimas décadas se ha reportado una disminución en su cobertura, teniendo como consecuencia la pérdida de la estructura y la funcionalidad de los arrecifes de coral (Álvarez-Filip *et al.* 2013).

Los trabajos de crecimiento esquelético en gradientes lumínicos específicamente hablando de los reportados para especies masivas, coinciden en que la extensión esquelética responde a la disponibilidad de luz en la columna de agua y que este parámetro de crecimiento disminuye conforme disminuye la disponibilidad de luz (Bosscher, 1993). Sin embargo, de los diseipimentos exotecales, responsables del bandeo y probablemente responsables de la extensión esquelética no se ha estudiado como varían a lo largo de un gradiente lumínico.

A pesar de que existen varios trabajos que han descrito las características de crecimiento de *O. faveolata* en gradientes verticales (p. ej., Baker & Weber, 1975; Grauss & Macintyre, 1976, 1982; Huston, 1985; Bosscher, 1993; Carricart-Ganivet *et al.* 2007)., no se han llevado a cabo estudios acerca de los cambios en las estructuras internas del esqueleto como los diseipimentos exotecales a lo largo de un gradiente lumínico. Dada la importancia de estas estructuras esqueléticas en el bandeo, el presente trabajo pretende evaluar el efecto de la disminución de la luz tanto en las características del crecimiento esquelético (densidad, tasas de extensión y calcificación), como en el grosor, distancia y número de diseipimentos exotecales depositados por año.

Antecedentes

El crecimiento y polimorfismo de los corales escleractínios hermatípicos en gradientes de profundidad ha sido estudiado desde la década de los 70's. En lo que respecta a las especies del género *Orbicella*, se ha resaltado la alta plasticidad fenotípica de las colonias, que responden a las condiciones lumínicas de los sitios donde se lleva a cabo su desarrollo ya que son capaces de presentar diferentes morfologías y al mismo tiempo presentan cambios en su crecimiento (densidad, extensión y calcificación; Baker & Weber, 1975; Grauss & Macintyre, 1976, 1982; Huston, 1985; Bosscher, 1993; Carricart-Ganivet *et al.* 2007).

Baker & Weber (1975), encontraron que en especies del género *Orbicella* que tanto la extensión como la calcificación era mayor en las colonias de profundidades intermedias. Por otro lado, estos autores observaron que el promedio de densidad se incrementaba con el aumento de la profundidad, presentándose mayor densidad en colonias de morfología "platiforme" (27m). Debido a que las diferencias en la morfología eran entre las someras y las profundas, propusieron que se trataba de dos poblaciones diferentes, sus conclusiones también fueron basadas en el trabajo previo de Dustan (1974), en el que reportaba además de los cambios morfológicos, diferencias en la fisiología de colonias trasplantadas.

Grauss & Macintyre (1976,1982), en sus modelos corroboraron que la intensidad de la luz y la distribución de la misma es el control ecológico de la morfología esquelética, manejan tres morfotipos de acuerdo a la profundidad o cantidad de luz que reciben: 1) colonias con morfotipo hemisférico, creciendo en ambientes con mayor irradiancia (1 m de profundidad); 2) Morfotipo columnar, desarrollándose a profundidades de 20 m; 3) Morfología plato, las cuales se desarrollan en ambientes con poca disponibilidad de luz (>30 m).

Bosscher (1993), también reportó el incremento de la densidad con el aumento de la profundidad y un patrón opuesto con la extensión esquelética, reportando así mismo los cambios abruptos en estos parámetros a profundidades intermedias (15-20m). Con los resultados de estos dos parámetros, Carricart-Ganivet *et al.* (2007) calcularon la tasa de calcificación esquelética y observaron el mismo patrón que se observó en la extensión esquelética.

Únicamente se han realizado dos trabajos que proponen que la extensión esquelética está dada por el número de disepimentos exotecales. Dávalos-Dehullu *et al.* (2008) y Winter & Sammarco (2010), encontraron la coincidencia en el número de estas estructuras esqueléticas y el número de lunas llenas en un año de crecimiento. Sin embargo, estos trabajos fueron realizados en colonias creciendo a la misma profundidad, i.e., bajo las mismas condiciones lumínicas. Partiendo de estos antecedentes, el presente estudio pretende evaluar el crecimiento esquelético y el número y grosor de los disepimentos exotecales en un gradiente lumínico.

Hipótesis

Utilizando al coral hermatípico *Orbicella faveolata* como modelo, debido a la disminución en la intensidad de la luz con el aumento de la profundidad y con ello a cambios en las características de crecimiento, i.e., disminución en las tasas de extensión esquelética y calcificación e incremento de la densidad esquelética, se espera que el número de diseptos disminuya y su grosor aumente de manera directamente relacionada a dichos cambios en el gradiente vertical.

Objetivo General

Evaluar el efecto de la disminución de la luz en un gradiente de profundidad en el número, distancia y grosor de diseptos exotocales y características de crecimiento, en el coral *Orbicella faveolata*.

Objetivos particulares

1. Evaluar las variaciones en las características de crecimiento (densidad y tasas de extensión esquelética y calcificación) de *O. faveolata* creciendo en un gradiente de profundidad.
2. Evaluar la variación en el número, grosor y distancia entre los diseptos exotocales en *O. faveolata* en un gradiente de profundidad.
3. Establecer posibles relaciones entre las características de crecimiento y los diseptos de *O. faveolata* creciendo en un gradiente de profundidad.

Sitio de muestreo

Las muestras se obtuvieron en Akumal, Quintana Roo (Fig.1), en una zona de macizos y canales (20° 24' 07.5"N, 87° 17' 54.8"O). Estas estructuras se caracterizan por tener forma de canales alargados de pocos metros de ancho, profundos y separados por crestas (Maxwell, 1968; Shinn,1963). Los canales generalmente están tapizados de escombros de coral o arenas carbonatadas (Shinn, 1963). Esta morfología permitió tener un gradiente continuo vertical al momento de tomar las muestras, las cuáles se tomaron de la cresta del macizo.

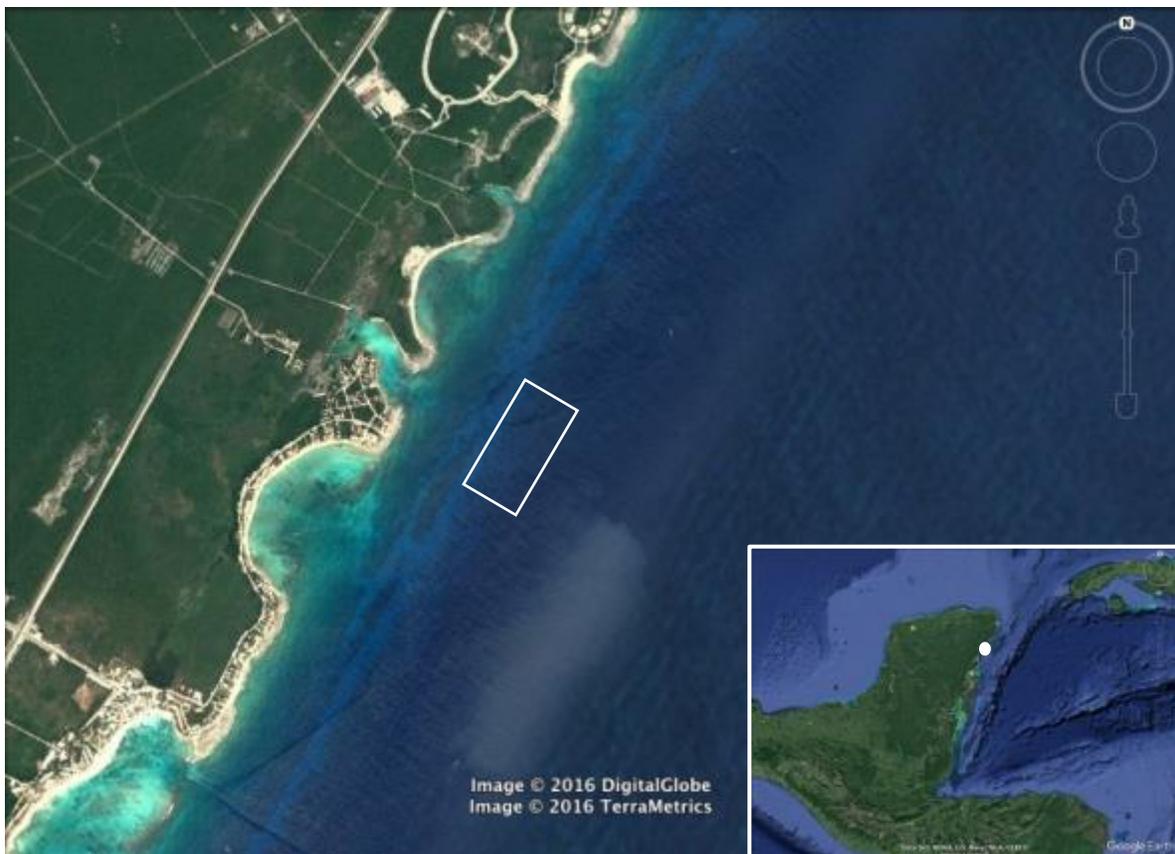


Fig. 1. Sitio de muestreo, Akumal, Quintana Roo. Google Earth, noviembre 2016.

Materiales y Métodos

Con la ayuda de cincel y martillo, se colectaron 28 muestras del coral *O. faveolata* a lo largo de un gradiente de profundidad (5 a 38 metros) en Akumal, Quintana Roo (Tabla 1).

Tabla 1. Número de ejemplares de *Orbicella faveolata* correspondientes a cada profundidad, colectados en Akumal, Q. Roo.

Profundidad (m)	No. de ejemplares
5	1
7	1
8	1
9	1
13	1
16	1
20	2
21	3
23	1
24	1
25	2
27	1
28	1
32	2
35	1
37	2
38	1
Total de muestras	23

Al mismo tiempo se realizó un perfil de luz del sitio con un sensor plano de luz, conectado a un Fluorómetro sumergible de Pulso de Amplitud Modulada (PAM), se midió la luz cada metro a lo largo de gradiente de profundidad. A partir de los datos obtenidos de éste perfil se calculó el coeficiente de extinción de la luz bajo la ecuación:

$$E_z = E_0 \text{Exp}^{-k_d z} \quad (1)$$

donde:

E_z = es la luz correspondiente al PAR en cada profundidad (z ; $\mu \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

E_0 = luz incidente en la superficie,

K_d = coeficiente de extinción vertical

z = profundidad.

Con una sierra con filo diamantado para cortar roca lubricada con agua, se obtuvieron lascas de cada muestra de ~5-7 mm de grosor. Las lascas fueron lavadas con agua dulce y secadas a 80°C en un horno convencional durante 4 horas.

Posteriormente las lascas fueron radiografiadas con equipo de rayos X convencional (GE HungayRt. Medical Systems), en las cuales se incluyó una cuña de aragonita pura de concha de *Tridacna máxima* como estándar para obtener de valores de densidad absoluta en las radiografías (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007).

Las radiografías se digitalizaron a 75 dpi (Kodak Direct View Classic Cr System) y estas fueron corregidas de dos errores relacionados con los cambios en la intensidad de la radiación sobre la placa de rayos-X usando la técnica propuesta por Duprey *et al.* (2012). Dichos errores, provocan que la imagen sea heterogénea con respecto a la irradiación: por un lado, se genera un gradiente de atenuación de ánodo a cátodo, presentándose una mayor irradiación del lado del ánodo que va disminuyendo conforme se acerca al cátodo, a esto se le conoce como “el efecto tacón”. Por otro lado, el efecto de atenuación causado por la ley del inverso cuadrado de la distancia, por el que ocurre mayor irradiación en el centro de la placa de rayos-X, disminuyendo al acercarse a las periferias (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007; Marín-Naranjo, 2009; Fig.2).

Patrones teóricos de irradiación

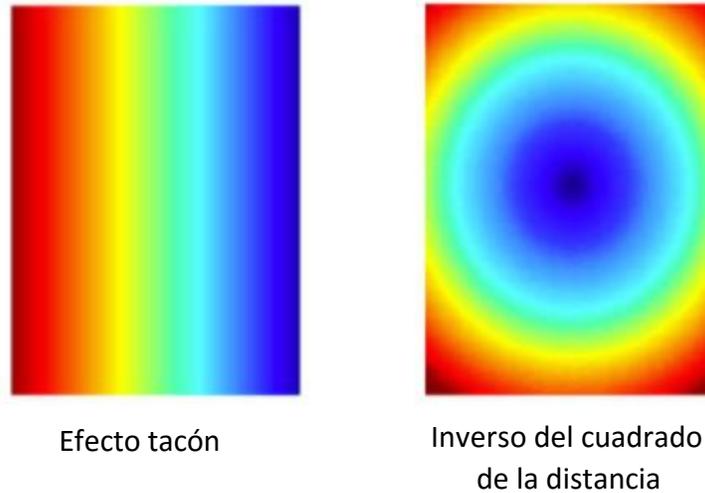


Fig.2. Patrones teóricos de irradiación que afectan la radiografía. La escala de color, de azul a rojo, muestra la atenuación de la irradiación (modificado de Duprey *et al.* 2012).

Una vez corregidos los errores relacionados con los cambios de intensidad de la radiación sobre la placa de rayos-X, con el programa ImageJ versión 1.46 (<http://imagej.softonic.com/>) se marcaron líneas perpendiculares a las bandas de distinta densidad siguiendo el eje de máximo crecimiento para obtener los valores de densidad en cada una de las lajas, esto para aplicar la técnica de Densitometría Óptica para imágenes digitalizadas (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007).

Ésta técnica de Densitometría Óptica (Carricart-Ganivet & Barnes, 2007) consiste en obtener valores de densidad, de manera que al graficarlos se obtenga un patrón de picos y valles, donde, cada pico representa el valor de máxima densidad y el valle el de menor densidad (Fig.3). Una vez obtenidos los valores de densidad se calcula el promedio de densidad.

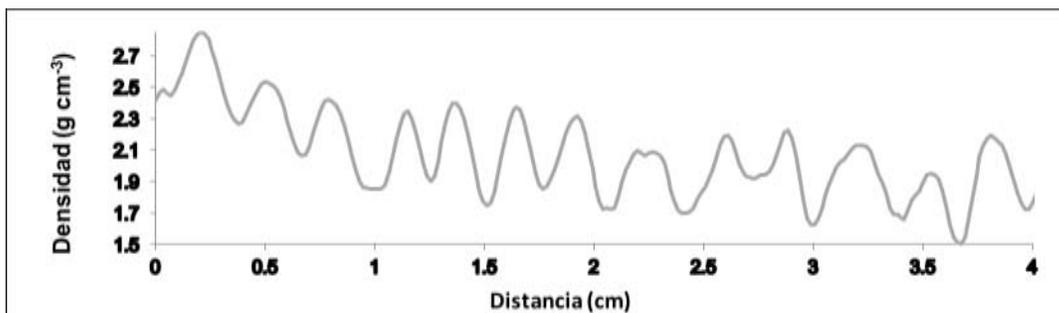


Fig. 3. Valores de densidad vs. distancia correspondientes a la muestra de *Orbicella faveolata* creciendo a 28 m de profundidad en Akumal, Q. Roo.

A continuación, en cada laja, se procedió a medir la tasa de extensión esquelética anual (cm año^{-1}), como la distancia que hay entre picos de máxima densidad adyacentes. La tasa de calcificación esquelética anual ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), se calculó multiplicando el promedio de densidad para cada año por la tasa de extensión esquelética anual para cada laja.

Para la medición de diseptos, se escanearon imágenes con una resolución de 1200 *ppp* utilizando un escáner (EPSON Perfection V330 Photo; Fig.4). Una vez escaneadas las lajas, con el programa *Image J* se hizo un track sobre la imagen escaneada tomando en cuenta el promedio de la tasa de extensión esquelética y se contó el número de diseptos tanto exotocales como endotocales. Posteriormente se midió la distancia entre diseptos exotocales, para ello se tomó en cuenta el punto medio de un disepto al punto medio del siguiente disepto y a continuación se prosiguió a medir el grosor de los diseptos exotocales (Dávalos-Dehullu *et al.*, 2008).

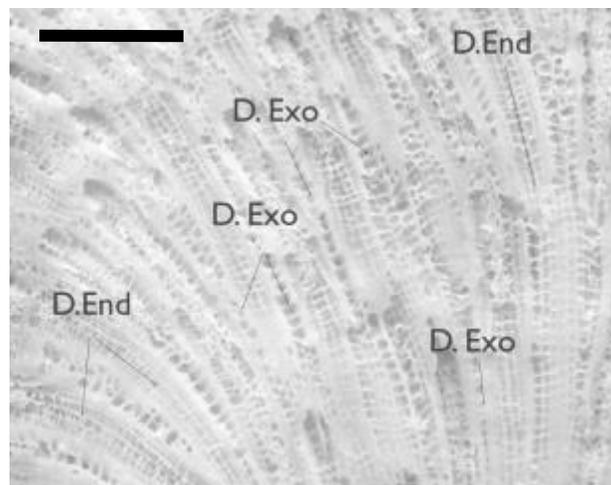


Fig. 4. Diseptos endotocales (D. End) y exotocales (D. Exo) de colonia de *Orbicella faveolata* creciendo 5m de profundidad en Akumal, Q. Roo. Barra de escala 1 cm.

Los valores de la distancia y grosor de los diseptos exotocales se multiplicaron entre sí, el resultado se graficó con la profundidad agregandole los datos de la tasa de extensión esquelética que se obtuvo de la Densitometría Óptica, se agregó el error estándar de la media. Por último se calculó el error estándar en todas las gráficas.

Resultados

El coeficiente de extinción vertical para las aguas de Akumal, Q. Roo, durante el estudio fue de 0.07 m^{-1} (Fig.5). A partir de estos resultados se sabe que la muestra más somera 4.5 m recibe un 44.4% de la irradiancia disponible en la superficie, mientras que la más profunda a 38.3m recibe el 3% (Anexo1).

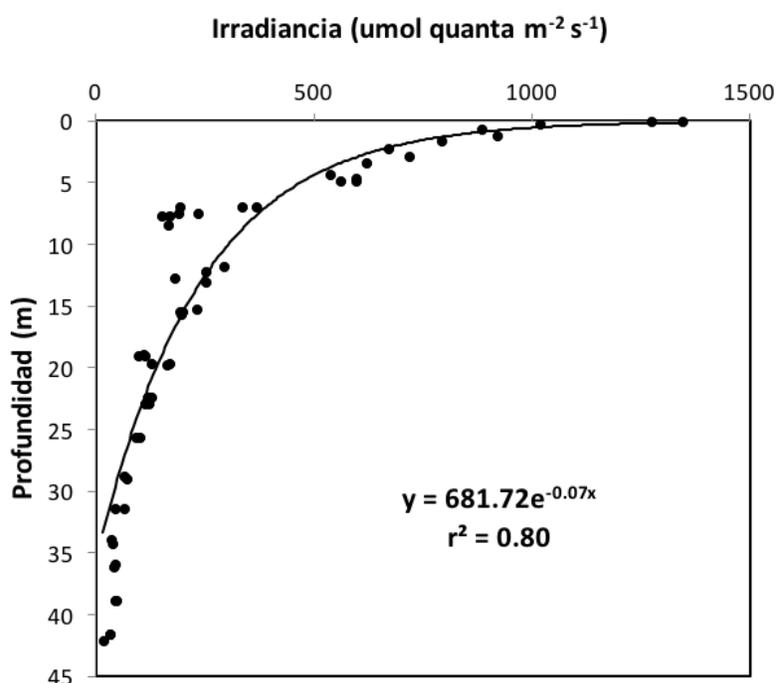


Fig. 5. Perfil de luz, en un gradiente de profundidad de 0 a 42 metros en Akumal, Q.Roo, septiembre, 2014.

Los valores de la densidad mostraron que esta aumenta conforme se incrementa la profundidad. El promedio de densidad más alto se observó a los 38 m de profundidad, el cuál fue de $2.20 \text{ g cm}^{-3} (\pm 0.04)$, mientras que el valor mínimo fue de $1.12 \text{ g cm}^{-3} \text{ año}^{-1} (\pm 0.04)$ a 5 m (Fig. 6A).

Tanto la tasa de extensión (Fig.6B), como la de calcificación anual (Fig.6C), mostraron una disminución exponencial a partir de 9 m de profundidad, sin embargo, la tasa de calcificación muestra un incremento que corresponden a las profundidades de 5 a 9 m, mientras que en esas profundidades los resultados no presentaron ninguna relación con la profundidad respecto a la tasa de extensión esquelética.

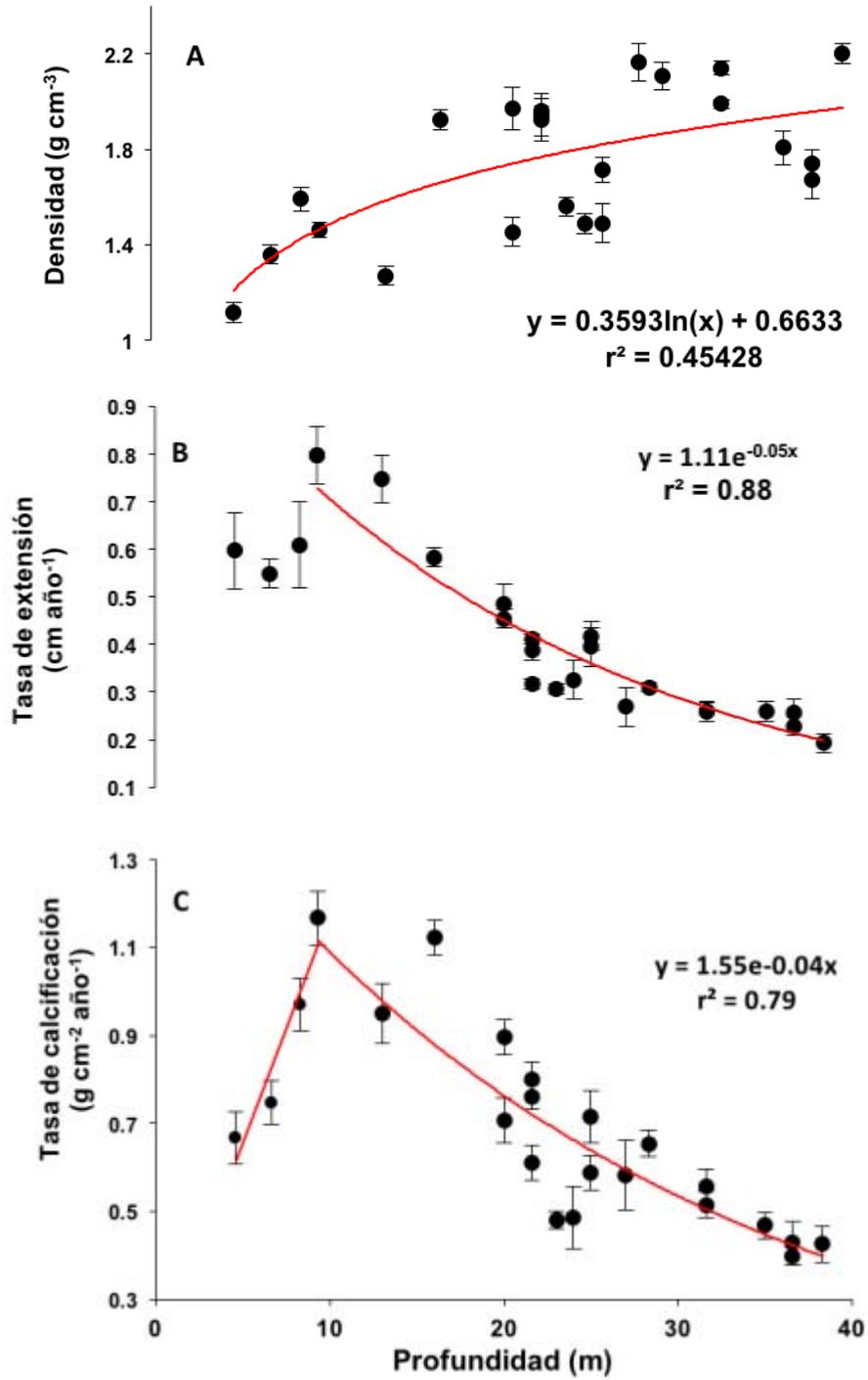


Fig. 6. Características de crecimiento de *Orbicella faveolata* en un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. A) Densidad. B) tasa de extensión y C) tasa de calcificación anual (barras de error corresponden a error estándar de la media).

En los resultados del conteo de disepimentos exotecales (Fig. 7A), se muestra un patrón similar al que se observó con los valores graficados de la tasa de extensión esquelética anual y la profundidad (Fig.6B), en donde, a 9 m se observa el mayor número de disepimentos exotecales depositados por año 12.7 (± 0.18) y a partir de esa profundidad el número de disepimentos depositados van disminuyendo de manera exponencial a medida que la profundidad aumenta.

Tanto el grosor como la distancia de los disepimentos exotecales mostraron un ligero incremento a medida que aumenta la profundidad (Fig. 7A y 7B), este patrón es similar al observado con los valores de la gráfica de densidad y la profundidad (Fig. 6A).

Los resultados del conteo de los disepimentos endotecales muestran que hay mayor número de estos con respecto a los disepimentos exotecales, siendo en la mayoría de los resultados el doble. El patrón observado en el número de disepimentos endotecales es similar a los observados en los exotecales (Fig. 7A y 7B), al mismo tiempo, concuerdan con los de la tasa de calcificación. En todos los parámetros mencionados se observó la disminución exponencial a partir de los 9m de profundidad.

De los resultados del número de disepimentos depositados por año calculado por medio de la división de los disepimentos endotecales entre dos, se obtuvo que a 38 m hay 3.2 disepimentos exotecales depositados. Este resultado coincidió con el que se calculó por medio de la división de la tasa de extensión esquelética (Densitometría óptica) entre 0.06 (distancia entre disepimentos exotecales (Ver Fig. 8A.).

Como en la laja correspondiente a los 38 m no se observaban de manera clara los disepimentos exotecales, éstos se calcularon de la siguiente manera: 1) tomando en cuenta lo propuesto por Dávalos-Dehullu *et al.* (2008), quienes observaron que el número de disepimentos endotecales es el doble de los exotecales, por lo tanto, en el presente trabajo se dividió el número de los disepimentos endotecales de esa laja (38m) entre dos. 2) Se dividió la extensión esquelética anual que se obtuvo de la Densitometría Óptica entre 0.06 que es la distancia entre disepimentos exotecales (inferida para esa profundidad) encontrada a partir de la profundidad de 22 m.

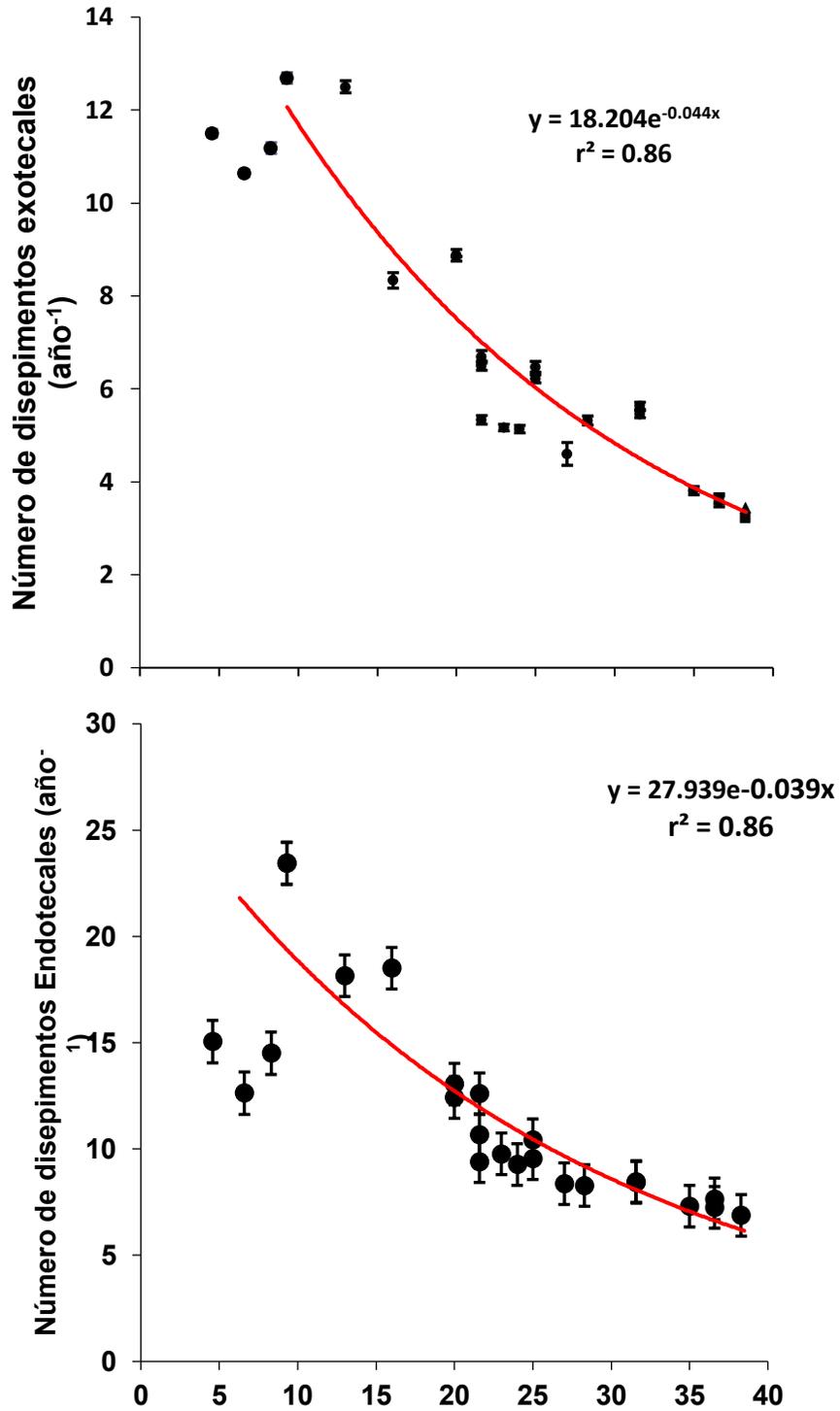


Fig. 7. A) Número de disepimentos exotenciales por año y B) número de disepimentos endotenciales por año en *Orbicella faveolata* creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. Las barras de error corresponden a error estándar de la media.

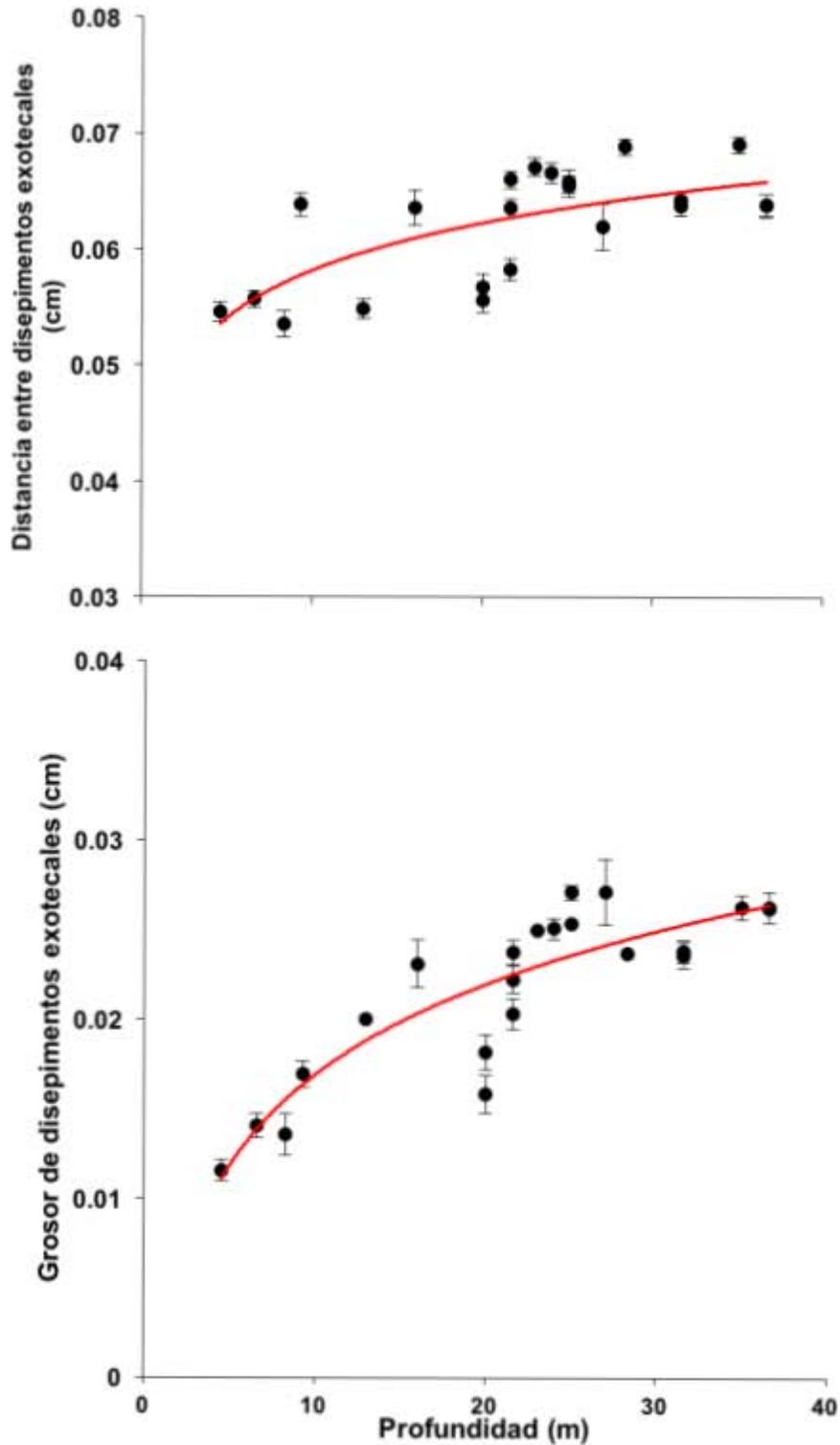


Fig.8. A) Distancia entre disepimentos exotecales y B) grosor de disepimentos exotecales en *Orbicella faveolata* creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. Las barras de error corresponden a error estándar de la media.

Discusión

El efecto de la profundidad en las características del crecimiento esquelético y la morfología de las colonias de los corales escleractínios hermatípicos, ha sido estudiada anteriormente (Grauss & Macintyre, 1976,1982; Dustan, 1979; Bosscher, 1992; Carricart-Ganivet *et al.* 2007; Todd, 2008), sin embargo, las estructuras exotecales que son las responsables del bandeado en especies del género *Orbicella*, i.e., los disepimientos exotecales (Dodge *et al.* 1992; Dávalos-Dehullu *et al.* 2008), no han sido estudiadas en gradientes de profundidad. El presente trabajo muestra por primera vez el número, grosor y distancia de los disepimientos exotecales del coral *Orbicella faveolata* en un gradiente de profundidad.

El crecimiento modular y la alta plasticidad fenotípica de los corales les permite modificar la morfología de esqueleto y su crecimiento en respuesta a los cambios en el ambiente (Hughes, 1983), especialmente respecto a los cambios lumínicos que se presentan en un gradiente de profundidad (Grauss & Macintyre,1982; Hubbard & Scaturo, 1985; Hutson, 1985; Bosscher, 1993; Bosscher & Meesters, 1993; Carricart-Ganivet *et al.* 2007; Todd, 2008).

A lo largo de un gradiente de profundidad, los parámetros de crecimiento esquelético responden de acuerdo a las características intrínsecas de la especie y a los factores exógenos que influyen en su crecimiento, ya sea invirtiendo el material calcáreo disponible en densidad o en extensión (Carricart-Ganivet & Merino, 2001). Los resultados del presente estudio mostraron que las colonias analizadas incrementaron su densidad a medida que aumentó la profundidad (Fig. 6A), coincidiendo con estudios previos realizados en gradientes de profundidad (Grauss & Macintyre,1982; Hubbard & Scaturo, 1985; Hutson, 1985; Bosscher, 1993; Bosscher & Meesters, 1993; Carricart-Ganivet *et al.* 2007; Todd, 2008). El incremento más notorio en la densidad fue a partir de los 9m de profundidad, a diferencia de los resultados reportados por Bosscher (1993), quien observó este evidente incremento entre los 15 y 20 m, él atribuyó este incremento abrupto de la densidad a la disminución de la tasa fotosintética provocado por la poca disponibilidad de luz. Las diferencias a las cuales se observa el incremento de la

densidad, podrían responder al cambio en la disponibilidad de luz, las cuales varían entre sitios.

Contrario al patrón observado en la densidad, la tasa de extensión esquelética disminuyó de manera exponencial con el incremento de la profundidad (Fig.6B), estos resultados coinciden con los reportados por anteriores estudios (Baker & Weber, 1975; Graus & Macintyre, 1982; Huston, 1985; Bosscher, 1993). La disminución exponencial se observó de manera clara a partir de los 9 m de profundidad, mientras que en las colonias más someras (de 5 a 8 m), no se observó ninguna tendencia, esto podría reflejar que bajo condiciones de luz saturante, la extensión se mantiene constante, mientras que cuando el ambiente lumínico es subsaturante, la extensión esquelética decae.

La caída abrupta de la extensión, fue también reportada por Baker & Weber (1975), Dustan (1975) y Huston (1985), sin embargo, ellos reportaron que la caída de este parámetro fue a partir de los 20m de profundidad, sugirieron que se debía también a las condiciones lumínicas subsaturantes, las cuales también provocaban cambios en la morfología de columnar a platiforme (Grauss & Macintyre, 1976, 1982; Todd, 2008). Debido a que las condiciones ópticas del agua varían entre sitios (Kirk, 2011), la caída abrupta de la extensión en este estudio puede deberse a que en el sitio de muestreo hay menor claridad en el agua, por lo que los corales perciben este cambio los 9 m.

La tasa de calcificación es el parámetro que mejor refleja las variables que afectan el crecimiento de los corales constructores de arrecife, se espera que la máxima tasa de calcificación se presente cuando las condiciones ambientales sean las más favorables (Carricart-Ganivet, 2007). Este parámetro resulta de la multiplicación de la densidad por la extensión esquelética, por lo que muestra el total de CaCO_3 que logró depositarse en un año de crecimiento (Dodge & Brass, 1984). Al mismo tiempo, la cantidad de CaCO_3 que se deposita, está relacionada con la energía trasladada al coral proveniente de la fotosíntesis, por lo que la disponibilidad de luz en la columna de agua influye en la cantidad de CaCO_3 depositado (Kawaguti & Sakumoto, 1948; Goreau, 1959; Muscatine, 1990; Colombo-Pallota *et al.* 2010) y de

la fotoaclimatación del simbiote a los diferentes regímenes de luz (Porter *et al.* 1984; Iglesias-Prieto *et al.* 2004; López-Londoño, 2015).

En el presente estudio la tasa de calcificación mostró dos tendencias (Fig.6C): por un lado, se observó el incremento de los valores con el aumento de la profundidad, este patrón se observó en las colonias someras correspondientes a las profundidades de 4.5 a 9m, las cuales reciben entre 44% y 12% de la luz disponible que hay en la superficie, de acuerdo al perfil de luz realizado en el sitio de muestreo (Fig.5). Por otro lado, se observó la disminución exponencial con el incremento de la profundidad de los 9 m hasta los 38 m, en donde el porcentaje de luz es de 12% a 3%. La mayor tasa de calcificación se observó a los 9m (1.17 ± 0.06 , $\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) a esta profundidad los corales reciben el 12% de la luz disponible en la superficie. Estos resultados son coincidentes con los reportados por Carricart-Ganivet *et al.* (2007), los cuales muestran el mismo patrón y la misma caída exponencial de la tasa de calcificación a partir de los 9 m.

Aunque en el presente trabajo no se realizaron estudios con descriptores fisiológicos, en estudios previos han descrito las respuestas fisiológicas en diferentes ambientes de luz, los cuales podrían explicar las tendencias de la tasa de calcificación encontradas en el presente estudio (Falkowski & Dubinsky, 1981; Chalker *et al.* 1983; Anthony & Hoegh-Guldberg, 2003*b*; Iglesias-Prieto *et al.* 2004; López-Londoño, 2015). En estos trabajos, se han descrito las estrategias y mecanismos de aclimatación del holobionte a distintas condiciones de luz, los cuales les han permitido crecer en condiciones extremas, ya sea en exceso o con poca luz; en donde, en ambos casos la tasa de calcificación se ve comprometida (Falkowski & Dubinsky, 1981; Chalker *et al.* 1983; Anthony & Hoegh-Guldberg, 2003*b*; Iglesias-Prieto *et al.* 2004; López-Londoño, 2015). En condiciones de exceso de luz, se ha reportado una menor densidad de células, menos clorofila *a* por célula, una disminución en el número y tamaño de las antenas colectoras de fotones y de los centros de reacción del Fotosistema II (Falkowski & Dubinsky, 1981), así como una disminución en la máxima eficiencia fotoquímica (López-Londoño, 2015).

En el extremo opuesto; viviendo en condiciones de poca luz, se ha observado la reducción de los requerimientos energéticos del coral, disminuyendo sus tasas de respiración, traslocación y crecimiento (Davies, 1980; Anthony & Hoegh-Guldberg, 2003b; Colombo-Pallota *et al.* 2010; Roth, 2014). En cuanto a las respuestas de fotoaclimatación de las algas simbiotas, presentan una mayor eficiencia fotosintética y mayor concentración de clorofila *a* como estrategia para contrarrestar la limitación de la luz, mayor número de centros de reacción de fotosistema II y mayor número y tamaño en la antena colectora de fotones (Davies, 1980; López-Londoño, 2015).

La colonia analizada en este estudio correspondiente a los 9 m de profundidad, podría estar reflejando que la cantidad de luz que recibe (12%) es favorable para tener un balance positivo de los procesos metabólicos del holobionte que permiten la optimización de los recursos energéticos, este sería un punto intermedio entre los corales que viven en condiciones extremas ya sea en exceso o falta de disponibilidad de luz, lo que es consistente con los resultados obtenidos de manera experimental por López-Londoño (2015). Así mismo, este resultado coincide con lo que Davies (1980) reportó, que el cambio más drástico en la tasa de respiración en las especies hermanas del género *Orbicella* fue de 3m a 10m, esta última profundidad marcaba el cambio en las respuestas fisiológicas entre las colonias viviendo en exceso y con poca luz.

Los resultados observados en el número de disepimentos exotocales depositados en un año, se mostró similar al observado en la tasa de extensión esqueletal; ambos, se propone que debido a que ambos presentan el mismo patrón con la disminución exponencial de la luz, ambos pueden tomarse como indicadores de las condiciones ópticas del agua en los sitios donde se lleva a cabo su crecimiento (Fig.9).

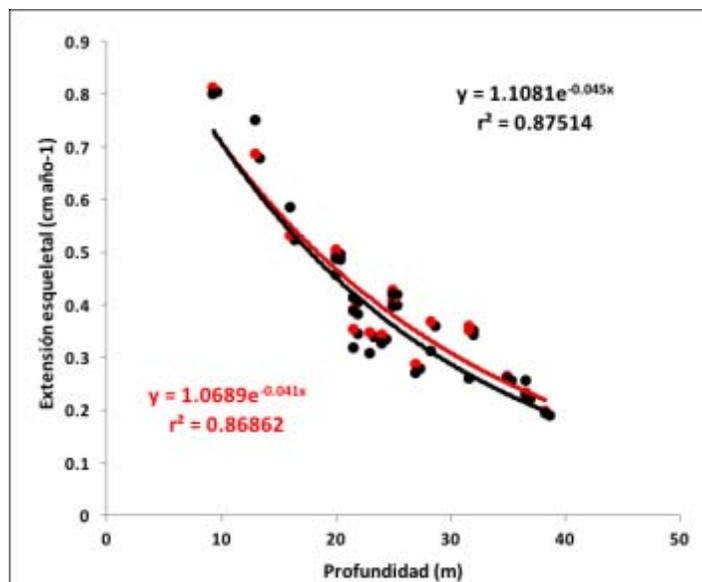


Fig. 9. Tasas de extensiones esqueléticas estimadas por el número y distancia de disepimiento exotenciales (línea roja) y la calculada por Densidad Óptica (línea negra), en *Orbicella faveolata* creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo.

Además de tener el mismo patrón, la tasa de extensión esquelética y el número de disepimientos exotenciales depositados en un año, se observó una relación positiva significativa ($p < 0.005$; Fig.10). Este resultado podría indicar que la disminución en la tasa de extensión esquelética con la profundidad provocada por la disminución en el número de disepimientos exotenciales. A su vez, estos resultados apoyan la hipótesis propuesta por Dávalos-Dehullu et al. (2008) y Winter & Sammarco (2010), quienes propusieron que la tasa de extensión está relacionada con el número de disepimientos exotenciales y que estos a su vez están influenciados por variables como la luz y la temperatura.

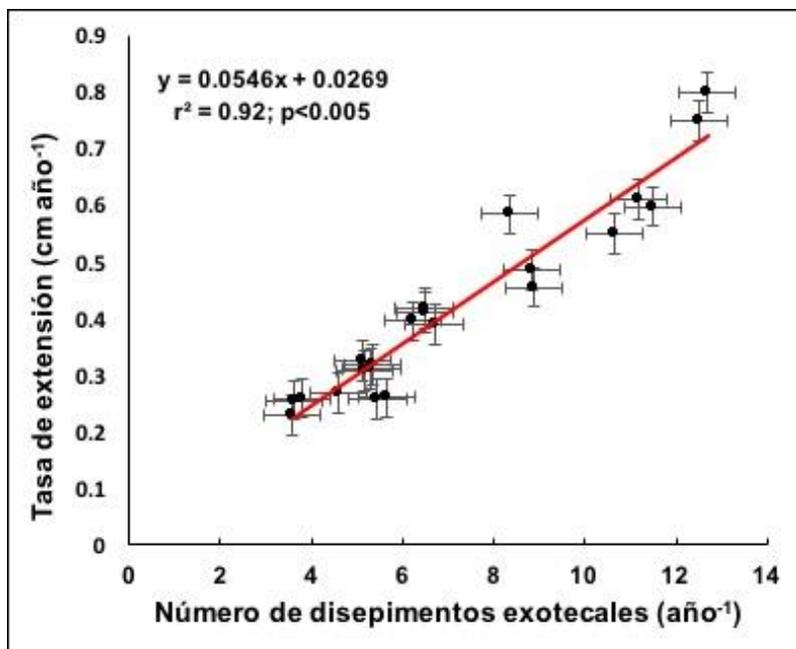


Fig.10. Correlación entre la tasa de extensión esquelética y el número de disepimentos exotecales de *Orbicella faveolata* creciendo a lo largo de un gradiente de profundidad en Akumal, Q. Roo. Las barras de error corresponden a error estándar de la media de los disepimentos exotecales y de la tasa de extensión esquelética.

Por otro lado, el grosor de los disepimentos exotecales mostró un incremento con la profundidad (Fig.8B), este patrón fue correspondiente con el observado en la densidad esquelética, por lo que se corroboraría lo propuesto por Dodge *et al.* (1992) y Dávalos-Dehullu *et al.* (2008), quienes demostraron que el bandeo de distinta densidad es provocado por el engrosamiento de los disepimentos exotecales en corales del género *Orbicella*.

El número de disepimentos endotecales (Fig.7B), mostró un patrón similar al de los disepimentos exotecales y a la tasa de extensión esquelética. En estudios previos se reportó que el número de estas estructuras depositadas por año es el doble que los disepimentos exotecales (Dávalos-Dehullu *et al.* 2008); coincidiendo con los resultados que en el presente trabajo se reportan.

Los resultados que se reportan en el presente trabajo aportan información importante acerca de la influencia de la luz en las características de crecimiento y en los disepimentos exotecales de *O. faveolata*; resultados muy probablemente extensivos a otras especies de corales de crecimiento masivo. Así mismo, estos resultados tienen implicaciones en la esclerocronología y en el uso de los

esqueletos de los corales como registros ambientales. Por ejemplo, Lough (2008), utilizando núcleos obtenidos a principios de este siglo de colonias del género *Porites* creciendo en la Gran Barrera Australiana (GBA), con un registro desde el año 1572, indicó que con el tiempo estos corales tienden a aumentar su extensión esqueletal y disminuir su densidad, y que este fenómeno seguramente está ligado a la edad de la colonia. La media de crecimiento de las especies del género *Porites* en la GBA es de 1.3 cm al año (Lough & Barnes, 2000), por lo que un coral de casi 500 años tendría más de 5 m de altura y habría visto distintas cantidades de luz con el pasar de los años, durante su crecimiento, reflejándose dicha condición en la extensión esqueletal y la densidad. Así mismo, el gradiente lumínico en el que el coral se desarrolló, no sólo a nivel espacial, si no durante el tiempo de su vida, debe de ser tomado en cuenta cuando se hacen reconstrucciones paleoambientales o cuando se comparan crecimientos de corales actuales con fósiles (v.g., Brachert *et al.*, 2016).

Concluyendo, como se muestra en los resultados aquí encontrados, en *Orbicella faveolata* la extensión esqueletal está en función del número de disepimentos exotecales depositados al año y la densidad en función del grosor de los mismos, factores influenciados directamente por la luz que recibe el coral. Por lo tanto, de no tomarse en cuenta la contribución de la luz en el proceso de crecimiento y formación del esqueleto de los corales, puede caer en adjudicaciones erróneas a distintos fenómenos, procesos y variables al momento de hacer reconstrucciones climáticas y ambientales.

Bibliografía

- Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puvarel, S., Reynaud, S., ... & Zoccola, D. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*, 3:6, 453-467.
- 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. *Scientific reports*, 3, 3486.
- Anthony, K. R., & Hoegh-Guldberg, O. 2003. Kinetics of photoacclimation in corals. *Oecologia*, 134:1, 23-31.
- Barnes, D. J., & Lough, J. M. 1996. Coral skeletons: storage and recovery of environmental information. *Global Change Biology*, 2:6, 569-582.
- Baker P.A., & J. N. Weber. 1975. Coral Growth Rate: Variation with Depth. *Earth and Planetary Science Letters* 27: 57-61
- Buddemeier RW., Maragos JE & Knutson DW. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J Exp Mar Biol Ecol*, 14: 179-199.
- Bosscher H. 1993. Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*, 12:97-103.
- Bosscher, H., & Meesters, E. H. 1992. Depth related changes in the growth rate of *Montastrea annularis*. In *Proc 7th Int Coral Reef Symp* 1: 507-512.
- Brachert, T. C., Klaus, J. S., & Lough, J. M. 2016. Low Florida coral calcification rates in the Plio-Pleistocene. *Biogeosciences*, 13:15, 4513.
- Carricart-Ganivet, J. P., & Merino, M. 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastrea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 68(1), 133-146.
- Carricart-Ganivet, J. P., Lough, J. M., & Barnes, D. J. 2007. Growth and luminescence characteristics in skeletons of massive *Porites* from a depth gradient in the central Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351:1, 27-36.

- Carricart-Ganivet J.P. & Barnes D.J. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: methodology for measurement of coral skeletal density. *J Exp Mar Biol Ecol*, 344:67-72.
- Chalker, B. E., Dunlap, W. C., & Oliver, J. K. 1983. Bathymetric adaptations of reef-building corals at Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. II. Light saturation curves for photosynthesis and respiration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 73:1, 37-56.
- Colombo-Pallotta MF, Rodríguez-Román A, Iglesias-Prieto R. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glicerol. *Coral Reefs*, 29:899-907.
- Dávalos-Dehullu E., Hernández-Arana H. & Carricart-Ganivet J.P.. 2008. On the causes of density banding in skeletons of corals of genus *Montastraea* . *J Exp Biol Ecol*, 365:142-147.
- Davies, P. S. 1980. Respiration in some Atlantic reef corals in relation to vertical distribution and growth form. *The Biological Bulletin*, 158:2, 187-194.
- Davy, S. K., Allemand, D., & Weis, V. M. 2012. Cell biology of cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 76:2, 229-261.
- Dodge R.E. & Brass G. W. 1984. Skeletal extension, density and calcification of the reef coral, *Montastraea annularis*: St. Croix, U.S. Virgin Islands. *Bull. Mar. Sci.* 34:288-307.
- Dodge R.E., Szmant A.M., García R., Swart P.K., Forester A. & Leder J.J. 1992. Skeletal structural basis of density banding in the reef coral *Montastrea annularis*, vol 1. In: *Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium*, pp. 186–195
- Dubinsky, Z., Falkowski, P. G., Porter, J. W., & Muscatine L. 1984. Absorption and utilization of radiant energy by light-and shade-adapted colonies of the hermatypic coral *Stylophora pistillata*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 222:1227, 203-214.
- Duprey N., H. Bouscher, Jiménez C. 2012. Digital correction of computed X-radiographs for coral densitometry. *Jour Exp Mar Biol Ecol.* 438:84-92.
- Dustan, P. 1974. Coral Reef Newsletter. In: Talbot, F.H. & Russell, B. C. Edit. Australian Museum, Sydney, N.S.W., p.27.
- Dustan, P. 1979. Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander

in relation to depth on a West Indian coral reef. *Bulletin of Marine Science*, 29:1, 79-95.

- Dustan P. 1982. Depth-Dependent Photoadaptation by Zoxanthellae of the Reef Coral *Montastraea annularis*. *Marine Biology* 68:253-264
- Enríquez S., E. R. Méndez & R. Iglesias-Prieto. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol. Oceanogr.* 50:4, 1025-1032.
- Falkowski, P. G., & Dubinsky, Z. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. *Nature*, 289:5794, 172-174.
- Goreau, T. F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology*, 40:1, 67-90.
- Grauss, R. R., & I. G. Macintyre. 1976. Light control of growth form in colonial reef corals: a computer simulation. *Science* 193:895-897.
- Grauss, R.R. & I.G. Macintyre. Variation in forms of the Reef Coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander): A quantitative evaluation of growth response to light distribution using computer simulation. En: *The Atlantic barrier ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, I Structure and communities*.pp 441-464. Smithsonian Institution. Washington. 1982.
- Hoogenboom, M. O., Connolly, S. R., & Anthony, K. 2008. Interactions between morphological and physiological plasticity optimize energy acquisition in corals. *Ecology*, 89:4, 1144-1154.
- Hubbard, D. K., & Scaturo, D. 1985. Growth rates of seven species of scleractinean corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI. *Bulletin of Marine Science*, 36:2, 325-338.
- Hughes, R. N. 1983. Evolutionary ecology of colonial reef-organisms, with reference to corals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20:1, 39-58.
- Huston M. 1985. Variation in coral growth rates with depth at Discovery Bay, Jamaica. *Coral Reefs*, 4:19-25.
- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R. K. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 113:1, 163-175.

- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R. K. 1997. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. II. Response of chlorophyll–protein complexes to different photon-flux densities. *Marine Biology*, 130:1, 23-33.
- Iglesias-Prieto, R., & Trench, R. K. 1997. Photoadaptation, photoacclimation and niche diversification in invertebrate-dinoflagellate symbioses. In *Proc 8th int coral Reef Symp*, 2: 1319-1324.
- Iglesias-Prieto, R., Beltran, V. H., LaJeunesse, T. C., Reyes-Bonilla, H., & Thome, P. E. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271:1549, 1757-1763.
- Kawaguti, S., & Sakumoto, D. 1948. The effect of light on the calcium deposition of corals. *Bull. Oceanogr. Inst. Taiwan*, 4: 65-70.
- Kirk, J. T. 2011. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge university press.
- Knutson DW, Buddemeier RW, Smith SV. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science*, 177:270-272.
- López-Londoño T. 2015. *Procesos fotosintéticos asociados a gradientes lumínicos intracoloniales en el coral *orbicella faveolata**. Tesis de Maestría. 45p.
- Lough, J. M. 2008. Coral calcification from skeletal records revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 373: 257-264.
- Lough, J. & Barnes D.J.1990. Possible relationships between environmental variables and skeletal density in a coral colony from the central Great Barrier Reef. *Exp. Mar. Biol. Ecol.*134: 221-241.
- Lough, J. M., & Barnes, D. J. 2000. Environmental controls on growth of the massive coral *Porites*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245:2, 225-243.
- Manzello, D. P., Enochs, I. C., Kolodziej, G., & Carlton, R. (2015). Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: An Inshore-Offshore Comparison. *Marine Ecology Progress Series*, 521: 81-89.
- Marín-Naranjo L.D. 2009. Análisis de la ley de cuadrado inverso para la medición práctica de iluminancia. *Revista Ingeniería-Engineering Research* 19:1
- Maxwell, W. G. H. 1968. *Atlas of the great barrier reef*.

- Muscatine L. 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Ecosystems of the world*.25: 75-87.
- Muko S., K. Kawasaki, K. Sakai, F. Takasu & Shigesada N. 2000. Morphological plasticity in the coral *Porites sillimaniani* and its adaptive significance. *Bulletin of Marine Science* 66: 225-239.
- Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., & Mumby, P. J. (2013). Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature communications*, 4, 1402.
- Porter, J. W., Muscatine, L., Dubinsky, Z., & Falkowski, P. G.1984. Primary production and photoadaptation in light-and shade-adapted colonies of the symbiotic coral, *Stylophora pistillata*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 222:1227, 161-180.
- Roth, M. S. 2014. The engine of the reef: photobiology of the coral–algal symbiosis. *Frontiers in microbiology*, 5.
- Rowan, R. 1998. Review—diversity and ecology of zooxanthellae on coral reefs. *Journal of Phycology*, 34:3, 407-417.
- Shinn, E.A. 2006. Spur and Grooves en: *Encyclopedia of coastal science*. Pp. 1032 - 1034. Springer Science & Business Media.Netherlands 2005.
- Stat, M., Carter, D., & Hoegh-Guldberg, O. (2006). The evolutionary history of Symbiodinium and scleractinian hosts—symbiosis, diversity, and the effect of climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8:1, 23-43.
- Tambutté, S. & Ferrier-Pagès, C. 2008. Effect of light and feeding on coral calcification. *Public Aquarium Husbandry Series*, 2: 27-29.
- Trench, R. K.1997. Diversity of symbiotic dinoflagellates and the evolution of microalgal-invertebrate symbioses. En: *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 2: 1275-1286.
- Todd, P. A. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biological Reviews*, 83:3, 315-337.
- Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World*,. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1:3295.

- Wang, J., & Douglas, A. E. 1998. Nitrogen recycling or nitrogen conservation in an alga-invertebrate symbiosis?. *Journal of Experimental Biology*, 201:16, 2445-2453.
- Winter, A., & Sammarco, P. W. 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine- scale structure and influence of temperature. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 115.

Anexos

Anexo 1. Valores de irradiancia en el gradiente de profundidad (5 a 42m) en Akumal, Quintana Roo.

Profundidad (m)	Irradiancia ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Profundidad (m)	Irradiancia ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
42.2	21	15.6	202
41.7	35	15.3	234
41.7	36	13.1	253
39	48	12.8	182
39	46	12.3	253
36	47	11.9	297
36.2	43	7.6	192
34	37	7.6	238
34.3	40	7.8	172
31.5	47	8.5	168
31.5	67	7.8	152
29.1	73	7.1	195
28.9	68	4.4	541
25.7	93	7.1	370
25.7	103	7.1	338
22.5	124	4.7	598
22.5	122	5	599
22.5	130	5	562
23	114	3.5	623
23	125	3	722
19.7	131	2.3	673
19.9	164	1.7	796
19.7	170	1.3	922
19.1	101	0.8	887
19.1	114	0.3	1020
19	113	0.1	1275
15.8	198	0.1	1347
15.6	194		

Anexo 2. Valores correspondientes al promedio anual de densidad, tasa de extensión y tasa de calcificación en el gradiente de profundidad (errores estándar de las medias y número de bandas por laja que se tomaron en cuenta para la densitometría).

Profundidad (m)	Promedio de Densidad anual (g cm⁻³)	Tasa de Extensión (cm año⁻¹)	Tasa de Calcificación (g cm⁻² año⁻¹)
5	1.12 (±0.04; n=9)	0.60 (±0.08)	0.67 (±0.06)
7	1.36 (±0.04; n=11)	0.55 (±0.03)	0.75 (±0.05)
8	1.60 (±0.05; n=5)	0.61 (±0.09)	0.97 (±0.06)
9	1.46 (±0.03; n=7)	0.80 (±0.06)	1.17 (±0.06)
13	1.27 (±0.04; n=10)	0.75 (±0.05)	0.95 (±0.07)
16	1.92 (±0.04; n=7)	0.58 (±0.02)	1.12 (±0.04)
20	1.45 (±0.06; n=15)	0.49 (±0.04)	0.70 (±0.05)
20	1.97 (±0.09; n=15)	0.45 (±0.02)	0.90 (±0.04)
22	1.96 (±0.02; n=12)	0.39 (±0.02)	0.76 (±0.03)
22	1.92 (±0.09; n=7)	0.32 (±0.01)	0.61 (±0.04)
22	1.94 (±0.09; n=3)	0.41 (±0.01)	0.80 (±0.04)
23	1.56 (±0.04; n=14)	0.31 (±0.01)	0.48 (±0.02)
24	1.49 (±0.04; n=7)	0.33 (±0.04)	0.49 (±0.07)
25	1.49 (±0.08; n=4)	0.39 (±0.04)	0.59 (±0.04)
25	1.71 (±0.05; n=5)	0.42 (±0.03)	0.72 (±0.06)
27	2.17 (±0.08; n=7)	0.27 (±0.04)	0.58 (±0.08)
28	2.11 (±0.06; n=15)	0.31 (±0.01)	0.65 (±0.03)
32	1.99 (±0.02; n=16)	0.26 (±0.02)	0.51 (±0.03)
32	2.14 (±0.03; n=12)	0.26 (±0.02)	0.56 (±0.04)
35	1.81 (±0.07; n=10)	0.26 (±0.02)	0.47 (±0.03)
37	1.67 (±0.08; n=9)	0.26 (±0.03)	0.43 (±0.05)
37	1.74 (±0.06; n=6)	0.23 (±0.02)	0.40 (±0.02)
38	2.20 (±0.04; n=4)	0.19 (±0.02)	0.42 (±0.04)