



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

**EVALUACIÓN DE LA RESPUESTA A FACTORES DE ESTRÉS EN  
LOS CORALES HERMATÍPICOS Y EN LOS GRUPOS MORFO-  
FUNCIONALES ASOCIADOS EN EL PARQUE NACIONAL ISLAS  
MARIETAS, NAYARIT, MÉXICO.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**BIOL. ROBERTO CRUZ GARCÍA**

**TUTORA PRINCIPAL:**

DRA. ALMA PAOLA RODRÍGUEZ TRONCOSO

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA EN EL CENTRO  
UNIVERSITARIO DE LA COSTA

**COMITÉ TUTORAL:**

DR. AMILCAR CUPUL MAGAÑA

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA EN EL CENTRO  
UNIVERSITARIO DE LA COSTA

DR. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL  
MAR Y LIMNOLOGÍA UNIDAD MAZATLÁN

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL  
MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO  
MORELOS

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

UMDI-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y  
LIMNOLOGÍA.

**MÉXICO, CD. MX., ENERO, 2018**



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.



**EVALUACIÓN DE LA RESPUESTA A FACTORES DE ESTRÉS EN  
LOS CORALES HERMATÍPICOS Y EN LOS GRUPOS MORFO-  
FUNCIONALES ASOCIADOS EN EL PARQUE NACIONAL ISLAS  
MARIETAS, NAYARIT, MÉXICO.**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**BIOL. ROBERTO CRUZ GARCÍA.**

**TUTORA PRINCIPAL:**

DRA. ALMA PAOLA RODRÍGUEZ TRONCOSO

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA EN EL CENTRO  
UNIVERSITARIO DE LA COSTA

**COMITÉ TUTOR:**

DR. AMILCAR CUPUL MAGAÑA

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA, CAMPUS PUERTO VALLARTA EN EL CENTRO  
UNIVERSITARIO DE LA COSTA

DR. JUAN JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL  
MAR Y LIMNOLOGÍA UNIDAD MAZATLAN

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL  
MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, PUERTO  
MORELOS

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

UMDI-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y  
LIMNOLOGÍA.

**MÉXICO, CD. MX., ENERO, 2018**

## **Agradecimientos**

Agradezco al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por la oportunidad de realizar mis estudios de maestría, así como el apoyo y las facilidades otorgadas para poder realizar mi trabajo de investigación.

Mi agradecimiento a todos los proyectos y apoyos otorgados para hacer posible mi trabajo de investigación como son el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT por la beca otorgada, al proyecto Restoration of the Mexican Pacific coral reefs using natural remediation techniques (National Geographic-Waite Foundation W-40515), de igual forma el proyecto Evaluación y monitoreo del efecto del Cambio Climático sobre las comunidades coralinas del Pacífico Central Mexicano (PIFI) y por el último al proyecto Implementación del programa de monitoreo de los parques Nacionales Isla Isabel e Islas Marietas, Nayarit, México (PIFI-CONANP).

A la Dra. Alma Paola Rodríguez Troncoso por todo el apoyo brindado, la paciencia con el proceso de investigación, así como por todas las enseñanzas a lo largo del tiempo que duraron mis estudios de maestría, y en especial por ser un apoyo en cuestiones personales que me sirvieron para salir adelante en este proceso de aprendizaje. Así mismo a todos los miembros de mi comité tutorial, empezando con el Dr. Amilcar Cupul Magaña que me aceptó en las instalaciones del laboratorio del que está a cargo y en donde lleve a cabo mis trabajos de investigación, así mismo a los doctores Juan José Luis Carballo Cenizo, Juan Pablo Carricart Ganivet y Joaquín Rodrigo Garza Pérez por sus comentarios, observaciones y correcciones que dieron forma al producto final de tesis.

## **Agradecimientos personales**

Primero que nada, agradecer a mi familia que todo el tiempo han estado detrás de mi apoyándome tanto en lo económico como en lo moral, siempre con la idea de que logre mis metas profesionales. No puedo ni podría describir lo agradecido que estoy con mamá papá y hermana, porque no importa las veces que me he equivocado ni las que me seguiré equivocando, ellos estarán ahí para verme crecer como persona y en este caso como profesional. Dalila, Roberto e Iveth les doy eternamente las gracias por todo.

No puedo olvidarme de dar las gracias a todos y cada uno de los compañeros de laboratorio, que de una u otra forma ayudaron en mi formación de maestría, como Jeymi, Diana, Adolfo, Rosa, Alexa, Violeta, Vladimir, Aldo, Raúl, al Dr. Eric bautista, a todos muchas gracias por hacer el camino mucho mas divertido. Y especialmente a Lucy Coral, que ha sido un apoyo en las buenas y en las malas, y que no me ha dejado rendirme para terminar con este proyecto, gracias Lu por ser un pilar en mi vida.

Agradezco al Dr. Fabian Rodríguez Zaragoza, por compartir sus conocimientos en la parte estadística, los cuales fueron fundamentales para poder llevar a cabo el análisis de los datos de este trabajo.

Finalmente quiero dedicar mi tesis a mi madre, Ma. Dalila García Hernández, que a mitad de este camino perdió la batalla contra su enfermedad, pero que me enseñó que no se debe dejar de pelear hasta el ultimo aliento, y que a pesar de que la vida no es fácil y siempre habrá obstáculos, tenemos que enfréntalos con la cara en alto. A ti madre donde quiera que estés, quiero decirte que parte de lo que soy es gracias a ti y te llevo en mí corazón. Con todo mi amor para ti Dalila.

## Índice general

Introducción.....	1
Antecedentes.....	5
Hipótesis.....	7
Objetivo.....	8
Materiales y métodos.....	8
Área de estudio.....	8
Trabajo de Campo.....	10
Análisis de datos.....	12
Resultados.....	15
Discusión.....	28
Conclusiones.....	35
Material suplementario .....	35
Referencias bibliográficas.....	39

## Índice de Tablas

**Tabla 1.** Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías con factores cruzados (años y temporadas climáticas) para evaluar la variación de la cobertura de coral sano de cada género: *Porites*, *Pocillopora* y *Pavona*. Los números en negritas indican que las diferencias son significativas  $p < 0.05$ . ..... **17**

**Tabla 2.** Resultados PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (Años y Temporadas Climáticas) de la variación de la cobertura de *Porites*, *Pocillopora* y *Pavona*, dentro del Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ . ..... **18**

**Tabla 3.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de la interacción de las temporadas climáticas (F=Fría y C=Cálida) y los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se presenta la cobertura absoluta de corales del género *Porites* y los grupos morfo-funcionales presentes en el sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.). ..... **20**

**Tabla 4.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de la interacción de las temporadas climáticas (F=Fría y C=Cálida) y los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se representa la cobertura absoluta de corales del género *Pocillopora* y los grupos morfo-funcionales asociados al sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.). . **22**

**Tabla 5.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se representa la cobertura absoluta de corales del género *Pavona* y los grupos morfo-funcionales asociados al sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.). . **24**

## Índice Tablas Suplementarias

**Tabla S 1.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (temporadas climáticas y años) de la variación de la cobertura de corales del género *Porites* y los grupos morfo-funcionales analizado en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ . ..... **37**

**Tabla S 2.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (Temporadas Climáticas y Años) de la variación de la cobertura de corales del género *Pocillopora* y los grupos morfo-funcionales analizados en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ . ..... **37**

**Tabla S 3.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA del factor años en la variación de la cobertura de corales del género *Pavona* y los grupos morfo-funcionales analizados en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ . ..... **38**

## Índice de figuras.

**Figura 1.** Área de estudio ubicada en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México. Se marcan los seis sitios de muestreo; tres en la Isla Larga: Cueva del Muerto (CM), Zona de Restauración (ZR), Zona de Restauración Sur (ZRS) y; tres en la Isla Redonda: Plataforma Pavonas (PP), Playa del Amor (PA) y Túnel Amarradero (TA). ..... **10**

**Figura 2.** Esquema representativo del método de toma de muestras mediante cuadrantes a lo largo de un transecto, con el cual se cuantifica la cobertura de corales, así como de otros grupos morfo-funcionales (macroalga, tapete algal, alga coralina y esponjas) que se encuentran sobre el sustrato coralino, sin considerar lo que en el bentos circundante a las colonias. .... **11**

**Figura 3.** Cobertura absoluta ( $\% \pm DS$ ) de cada género de coral sano, a) *Porites*, b) *Pocillopora* y c) *Pavona* en el PNIM del 2011 al 2015 separadas por temporada climática (fría y cálida). .... **16**

**Figura 4.** Ordenaciones NMDS de la cobertura de corales del género a) *Porites*, b) *Pocillopora* y c) *Pavona*. Ordenación a través de las temporadas climáticas y los años (a-b); ordenación a través de los años (c). .... **18**

**Figura 5.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida). Mostrando los porcentajes de cobertura de coral del género *Porites* y la cobertura de los grupos morfo-funcionales: a) sano, b) pálido, c) alga coralina y d) blanqueado. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura. .... **21**

**Figura 6.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida). Mostrando los porcentajes de cobertura de coral del género *Pocillopora* y la cobertura de los grupos morfo-funcionales: a) sano, b) pálido, c) alga coralina, d) blanqueado, e) esponja, f) tapete g) muerto y h) macroalga. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura. .... **23**

**Figura 7.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida) en base a la cobertura de coral del género *Pavona* y la cobertura de los grupos morfo-funcionales: a) sano, b) alga coralina, c) pálido, d) blanqueado. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura. .... **25**

**Figura 8.** Análisis RDA de la variación estacional y anual de los tres géneros de coral estudiados en el Parque Nacional Islas Marietas. Indicando la ordenación de las variables de cada género (*Porites*, *Pocillopora*, y *Pavona*) con códigos de color, en donde se indica la categoría de daño, pálido (PA), blanqueado (BL), muerto (MU) y sano (SA), así como los grupos que se asociaron a cada uno de ellos,

macroalga (MA), tapete algal (TASC), alga coralina (ACSC) y esponja (ES). Las variables predictivas son representadas por flechas rojas sólidas, anomalías térmicas (Anom), temperatura (Tem) y las variables predictivas, cobertura de coral vivo (CCV), alga calcárea sobre el bentos (ACB) y Tapete algal sobre el bentos (TAB)..... **27**

## Resumen

Las recientes mortandades coralinas asociadas al incremento en frecuencia y severidad de eventos de estrés principalmente térmico, han dado lugar al asentamiento de grupos morfo-funcionales como esponjas y algas en el sustrato calcáreo. Hasta el momento, se desconoce la capacidad de colonización, permanencia y efecto sobre la comunidad de coral. Se evaluó el cambio en la cobertura de coral y su asociación con otros grupos morfo-funcionales (macroalga, alga coralina, esponja y tapete algal), así como su relación con variables biológico-ambientales en el Parque Nacional Islas Marietas (PNIM). Se realizaron censos visuales durante el período de 2011 a 2015 en seis sitios, colocando cinco transectos de 25 x 1m, y en cada uno seis cuadrantes de 1m<sup>2</sup> a 4 m de distancia entre ellos, cuantificando la cobertura de coral y la evidencia de estrés: sano, pálido, blanqueado y muerto, y la presencia de grupos morfo-funcionales. Se evidenciaron cambios en la cobertura de coral y la presencia de grupos morfo-funcionales; *Porites* y *Pocillopora* presentaron cambios asociadas a eventos ENOS, en las temporadas climáticas de los años 2011, 2014 y 2015 y *Pavona* en la transición de 2013 a 2014 ( $P < 0.05$ ). Estos cambios se asociaron a la presencia de corales pálidos y blanqueados durante eventos de anomalías térmicas positivas, siendo las algas coralinas el principal colonizador del sustrato calcáreo. *Pavona* fue el género más resistente al estrés térmico, mientras que *Pocillopora* fue el más resiliente y el que domina en el PNIM. Se espera que las comunidades de coral del PNIM sigan siendo afectadas por estrés térmico, sin embargo, la capacidad de respuesta indica que se están aclimatado a cambios constantes, lo que ha aumentado su resistencia, y consecuentemente su resiliencia, contribuyendo a su permanencia en la región.

## Summary

The recent coral mortals associated with the increase in frequency and severity of mainly thermal stress events have given rise to the settlement of morpho-functional groups such as sponges and algae in the calcareous substrate. So far, the capacity for colonization, permanence and effect on the coral community is unknown. We evaluated the change in coral cover and its association with other morpho-functional groups (macroalgae, coral algae, sponge and turf), as well as its relationship with biological-environmental variables in the Islas Marietas National Park (PNIM). Visual censuses were conducted during the period from 2011 to 2015 in six sites, placing five transects of 25 x 1m, and in each one six quadrants of 1m<sup>2</sup> to 4 m distance between them, quantifying the coral cover and evidence of stress: healthy, pale, bleached and dead, and the presence of morpho-functional groups. There were changes in the coral cover and the presence of morpho-functional groups; *Porites* and *Pocillopora* presented changes associated with ENSO events, in the climatic seasons of the years 2011, 2014 and 2015 and *Pavona* in the transition from 2013 to 2014 ( $P < 0.05$ ). These changes were associated with the presence of pale and bleached corals during events of positive thermal anomalies, with coral algae being the main colonizer of the calcareous substrate. *Pavona* was the most resistant to thermal stress, while *Pocillopora* was the most resilient and dominated in the PNIM. It is expected that the coral communities of the PNIM continue to be affected by thermal stress, however, the response capacity indicates that they are acclimated to constant changes, which has increased their resistance, and consequently their resilience, contributing to their permanence in the region.

## **Introducción.**

Los corales son animales coloniales compuestos de pólipos que tienen la capacidad de precipitar carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ) y formar esqueletos calcáreos (Grimsditch y Salm, 2006). Los arrecifes y comunidades coralinas son típicamente tropicales, distribuidos en sitios someros y hasta  $< 70\text{m}$ , en sitios con temperaturas variables que van desde los  $16$  a los  $34.4$  °C (McClanahan *et al.*, 2002; Sheppard *et al.*, 2010). Las comunidades coralinas están consideradas como uno de los ecosistemas más productivos a nivel global, los cuales se caracterizan por ser sitios de alimentación, reproducción y refugio lo cual le permite asociar una alta biodiversidad de organismos, además por las diferentes morfologías que pueden desarrollar, contribuyen a la complejidad estructural del arrecife (Bruno y Bertness, 2001; Idjadi y Edmunds, 2006; Sheppard *et al.*, 2010).

Por lo que, la reducción en la cobertura de coral, puede causar una pérdida de la diversidad asociada a ellas (Jones *et al.*, 2004). En las últimas décadas las comunidades coralinas han sufrido perturbaciones, que pueden ser el resultado de varios factores, tanto bióticos como abióticos, los cuales pueden actuar solos o en conjunto, como el calentamiento global, la sobrepesca, las tormentas, las enfermedades y eventos térmicos anómalos (Glynn, 1993; Lourey *et al.*, 2000; Harvell *et al.*, 2009; Hughes *et al.*, 2003; Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2014). Como consecuencia, se han observado eventos de mortandad masiva y una disminución de su cobertura, lo que ha generado a su vez, cambios en la cobertura de otros grupos bentónicos (Aronson y Precht, 2001; Gardner *et al.*, 2003; Hughes *et al.*, 2003).

Los corales formadores de arrecifes también conocidos como hermatípicos, se caracterizan por tener una relación endosimbiótica con dinoflagelados del género *Symbiodinium* spp. (i.e. zooxantelas) (Muscatine y Porter, 1977). La relación consiste en que los desechos producto de la fotosíntesis de las microalgas son translocados al coral, quien los aprovecha como recursos energéticos permitiéndole al animal llevar a cabo procesos fisiológicos de alto consumo como la calcificación (Muscatine y Porter, 1977; Davies, 1984); mientras que el animal le transloca los desechos inorgánicos generados de su metabolismo, siendo estos insumos básicos para la fotosíntesis del simbiote (Patton *et al.*, 1977).

La densidad de simbioses varía entre especies y por su rango de distribución (Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2010). De manera general, en condiciones normales alojan en el endodermo  $\geq 1 \times 10^6$  células·cm<sup>2</sup> (Glynn, 1996) sin embargo, esta relación puede "romperse" en condiciones de estrés, provocando lo que se conoce como blanqueamiento coralino, que tiene como consecuencia la expulsión del simbiote o la fotoinhibición de la célula (Glynn, 2000), lo que hace visible el esqueleto a través del tejido transparente del coral (Baker *et al.*, 2008).

Debido al estrés por altas temperaturas, se produce un incremento en la actividad metabólica, donde el simbiote, el cual produce un exceso de radicales libres de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés), lo que puede conducir a un estado de estrés oxidativo en el animal, y como mecanismo de defensa la expulsión del simbiote (Lesser, 2006). Para los corales un aumento entre 1-2°C por arriba de su límite térmico, durante periodos de tiempo de entre 5 a 10 semanas, puede inducir la cantidad de estrés suficiente para que se provoque un evento de

blanqueamiento (Coles *et al.*, 1976; Goreau y Hayes, 1994). De igual forma, descensos anómalos en la temperatura entre 2-5°C por periodos de 5 a 20 días provocan blanqueamientos por fotoinhibición, donde a pesar de la pérdida del proveedor energético, los procesos fisiológicos del animal no presentan daños permanentes (Glynn y D'Croz, 1990; Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2014). En los últimos años se ha incrementado la frecuencia y la severidad de eventos de estrés (principalmente térmico) que han afectado a los corales, conllevando a blanqueamientos masivos alrededor del mundo y afectando a la cobertura de coral (Podestá y Glynn, 1997; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Glynn *et al.*, 2017).

El daño provocado por estrés inducido por calor depende de su intensidad y tiempo de exposición, llegando en algunos casos a la necrosis del tejido (Gates *et al.*, 1992), donde el desprendimiento del tejido de coral deja expuesto el esqueleto calcáreo y este es disponible para el reclutamiento de otros grupos bentónicos sésiles (Glynn, 1984, Hughes, 1985). Las algas microscópicas filamentosas, macroalgas, algas coralinas incrustantes y esponjas son algunos de estos grupos, los cuales también son importantes en la estructura del hábitat de las comunidades coralinas (Glynn y D'Croz, 1990; Robinson, 1985; Cortés *et al.*, 1984; Tribollet y Golubic, 2011).

Las macroalgas son consideradas como un grupo con el cual los corales tienen mayor competencia, principalmente por espacio y luz, lo que puede afectar a los corales de manera fisiológica (e.g. crecimiento, fecundidad) e incluso puede influir en su recuperación después de algún evento de estrés (Smith *et al.*, 2006; Rasher y Hay, 2010; Hughes, 1985), lo que puede conllevar a que se dé un cambio de

fase, cambiando la dominancia de corales a macroalgas (Wilkinson, 2002; McClanahan *et al.*, 2002; Gardner *et al.*, 2003; Hughes *et al.*, 2003; Pandolfi *et al.* 2003; Bellwood *et al.* 2004). Existen otros grupos como el tapete algal, el cual se ha observado su presencia después de eventos de estrés sobre los corales. Al presentarse mortandad del tejido coralino y la disponibilidad de sustrato, el tapete algal se asienta casi de inmediato en el sustrato disponible, e incluso es capaz de colonizar colonias con tejido vivo (Robinson, 1985; Smith *et al.*, 2006) afectando en la recuperación de los corales ante eventos de blanqueamiento.

Igualmente, las esponjas son un grupo bentónico que se asocia a los corales, el cual puede colonizar corales con muerte reciente, así mismo, tienen la capacidad de colonizar el tejido vivo de coral, creciendo dentro del esqueleto de la colonia (esponjas bioerosionadoras) (Schönberg y Wilkinson, 2001), de esta manera pueden permanecer el resto de su vida en este sustrato (Sheppard *et al.* 2010) afectando el desarrollo del coral. Otro grupo que utiliza a las colonias de coral como sustrato son las algas coralinas, el cual a pesar de competir por espacio con el coral vivo y asentarse sobre esqueletos de coral muerto, se ha observado que su presencia tiene efectos positivos en el asentamiento de nuevos reclutas de coral (Harrington *et al.*, 2004).

La interacción de los grupos bentónicos sésiles que utilizan el sustrato calcáreo de coral disponible, principalmente después de eventos de estrés (e.g. ENOS) son parte fundamental de la estructura del hábitat coralino (Hughes, 1985), por lo que la manera en cómo fluctúa su composición y como interaccionan con los corales,

podría resultar en la modificación de la estructura bentónica de la comunidad de coral, así como la diversidad de estos grupos sésiles y la cobertura de coral vivo.

### **Antecedentes.**

El Pacífico Mexicano (PM) representa el límite norte de la distribución de los corales formadores de arrecifes distribuidos dentro del Pacífico Oriental Tropical (POT) (Glynn y Ault, 2000), también es una de las regiones más diversas y con mayor abundancia con alrededor de 20 especies (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Cupul-Magaña *et al.*, 2000; López-Pérez *et al.*, 2012; Reyes-Bonilla *et al.*, 2010 y 2013). Las comunidades coralinas se desarrollan en estas localidades en forma de pequeños parches y algunas estructuras arrecifales, la región es dominada principalmente por especies con morfotipos ramificados del género *Pocillopora*, seguidas por especies de corales masivos, submasivos e incrustantes de los géneros *Porites* y *Pavona* (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Glynn y Leyte-Morales, 1997; Reyes-Bonilla *et al.*, 1999; Cupul-Magaña *et al.*, 2000; Medina-Rosas y Cupul-Magaña, 2001-2002; Pérez-Vivar *et al.*, 2006; López-Pérez *et al.*, 2012; Reyes-Bonilla *et al.*, 2013; López-Pérez *et al.* 2016).

La cobertura de coral vivo en el PM alcanzó >50% antes de los eventos El Niño Oscilación del Sur (ENOS) de 1997-1998 (Reyes-Bonilla *et al.*, 2002); históricamente los ecosistemas de coral del POT han sido afectados por eventos ENOS, provocando eventos de blanqueamiento de coral (Podesta' y Glynn, 1997; Glynn y Colley, 2001). Durante el evento ENOS que se presentó en los años 1982-

1983, se observaron blanqueamientos masivos (Glynn y D’Croz, 1990), posteriormente la influencia del ENOS en los años 1997-1998 provocó una pérdida de hasta un 90% de la cobertura de coral en el PM (Reyes–Bonilla *et al.*, 2002; Podestá y Glynn, 1997); y de manera puntual, en Bahía de Banderas afectó el 96% de la cobertura coralina (Carriquiry *et al.*, 2001), donde el género *Pocillopora* fue el menos resistente con el 95% de sus colonias blanqueadas, seguido por *Porites* (54%) y *Pavona* (4%), y posterior a éste suceso, se observó la presencia de algas filamentosas y carnosas, las cuales colonizaron el sustrato de coral disponible de forma temporal (Carriquiry *et al.*, 2001).

A pesar de presentar afectaciones negativas por los eventos de estrés, se ha observado que las comunidades de coral de la región están demostrando ser resilientes, por su capacidad de recuperación y resistencia ante eventos de estrés (Carriquiry *et al.*, 2001; Reyes-Bonilla, 2002; Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2014; López-Pérez *et al.*, 2016). La resiliencia se ha presentado a pesar de la presión de otros grupos sésiles que compiten con los corales por espacio, y que en algunos casos limitan la recuperación e inhiben el reclutamiento del coral (Nava y Carballo, 2013; Corado-Nava *et al.* 2014). Sin embargo, la estructura y función de estos grupos sésiles, así como su abundancia relativa, influye en gran medida como funciona la comunidad arrecifal, y a su vez como responde y se recupera ante perturbaciones (Smith *et al.*, 2006). Existen pocos estudios que analicen la evidencia de cambio en la comunidad bentónica asociada al sustrato coralino posterior a un evento de estrés térmico, y debido a su importancia será de gran interés evaluar no solo como responden los corales ante estos eventos, sino que

también conocer la respuesta de los grupos bentónicos asociados a estas comunidades, lo cual será de gran relevancia para entender la dinámica de la comunidad de coral y evaluar su permanencia en la región.

### **Hipótesis.**

Se espera que las fluctuaciones de variables ambientales, tales como la temperatura y las anomalías térmicas provocadas por eventos ENOS (El Niño y La Niña) afecten a la cobertura de coral, provocando palidez, blanqueamiento y mortandad en las colonias de coral del Parque Nacional Islas Marietas (PNIM).

La mortandad provocada por estrés térmico modificara la presencia de grupos bentónicos sobre el sustrato calcáreo de coral, tales como como esponjas, algas coralinas sobre las colonias de coral (ACSC), macroalgas y tapete algal sobre las colonias de coral (TASC), así mismo también existirán afectación en grupos que no están asentados sobre el coral, como las algas calcáreas sobre el bentos (ACB) y el tapete algas sobre el bentos (TAB)

La mortandad de las colonias de coral modificará la presencia de otros grupos morfo-funcionales sobre el sustrato calcáreo de coral, tales grupos como esponjas, algas coralinas sobre las colonias de coral (ACSC), macroalgas y tapete algal sobre las colonias de coral (TASC), y a su vez la cobertura de las algas calcáreas sobre el bentos (ACB) y el tapete algas sobre el bentos (TAB). Las fluctuaciones en la cobertura de estos grupos bentónicos, podrá disminuir la capacidad de recuperación de las colonias de coral después de una perturbación por estrés térmico.

## **Objetivo.**

Evaluar los cambios en la cobertura de coral y la cobertura de grupos morfo-funcionales asociados al sustrato calcáreo de coral en relación con variables biológicas y ambientales en la comunidad coralina del PNIM.

## **Objetivos particulares.**

- Evaluar la variación de la cobertura de coral en un periodo de cinco años en el PNIM.
- Evaluar los cambios en la cobertura de otros grupos morfo-funcionales (macroalgas, algas coralinas sobre el coral (ACSC), esponja y tapete algal sobre el coral (TASC) presentes directamente al sustrato calcáreo de coral.
- Evaluar diferentes variables biológicas tapete algal en el bentos (TAB), algas calcáreas en el bentos (ACB), así como la cobertura total de coral vivo (CCV) y ambientales (anomalías térmicas, temperatura) para conocer cuál o cuáles de ellas modifican el comportamiento de los grupos morfo-funcionales, así como la capacidad de recuperación de las colonias de coral.

## **Materiales y métodos.**

### **Área de estudio.**

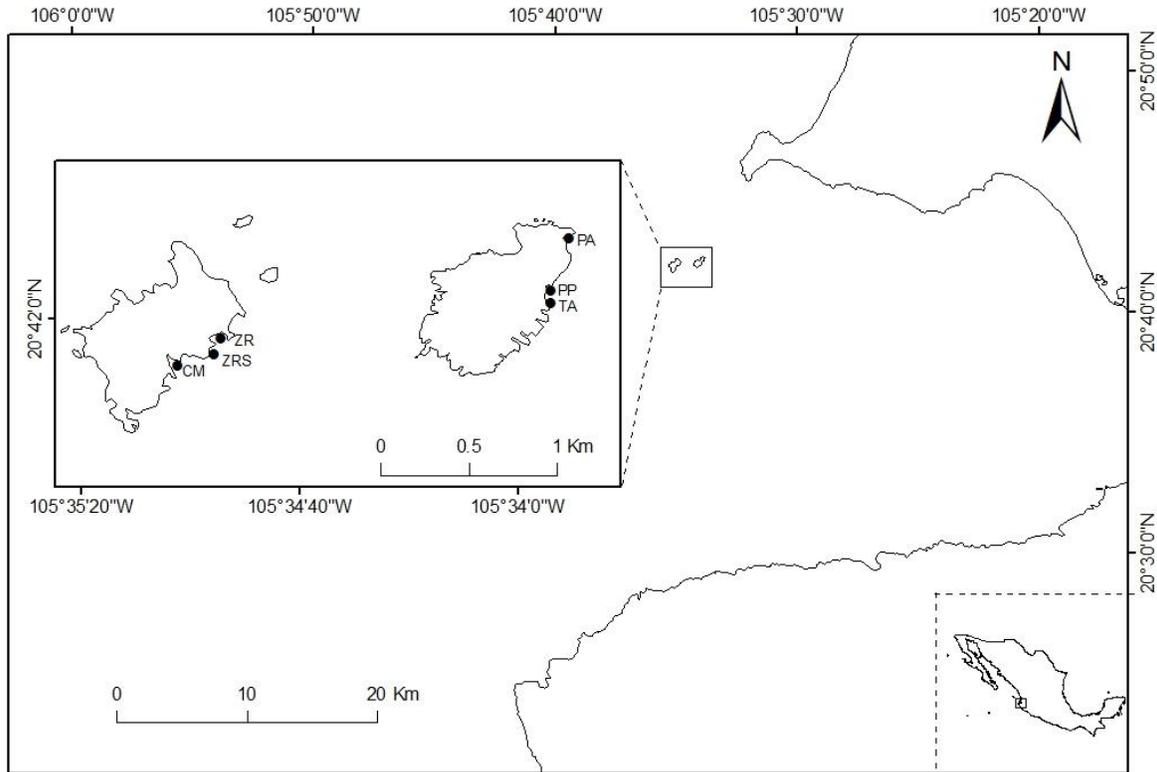
El área de estudio es el PNIM (20°40'35"–20°41'45" N, 105°33'30"–105°38'10" O), localizado dentro de Bahía de Banderas, en la costa Sur del estado de Nayarit,

México (Figura 1). El complejo del PNIM se encuentra aproximadamente a 8 km de la costa y consta de dos pequeñas islas de origen volcánico, Isla Redonda e Isla Larga (CONANP, 2007). El clima es cálido sub húmedo, la temperatura superficial del mar varía entre 21- 31°C, con una media de salinidad en un rango de 32-37‰ (De La Lanza-Espino y Cáceres, 1994). La precipitación promedio de 1200 mm al año, incrementando, en el verano debido a la influencia de fenómenos meteorológicos como ciclones o tormentas tropicales (Reguero y García-Cubas, 1989).

La zona se encuentra bajo la influencia de tres masas de agua, que le dan características oceanográficas mixtas a lo largo del año, tanto de forma interanual como estacional. La corriente de California con aguas frías y de baja salinidad, la Corriente de Costa Rica con aguas cálidas y bajas en nutrientes y por último el agua que fluye del Golfo de California con características cálidas y alta salinidad (Wyrcki, 1965), lo cual provoca que existan cambios en la salinidad, un gradiente de temperatura (Álvarez y Gaitán, 1994). Además de la presencia de surgencias en invierno y ondas internas al inicio del verano (De La Lanza-Espino y Cáceres, 1994).

A pesar de que las condiciones son consideradas como limitantes para el desarrollo de corales hermatípicos (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997), existe un desarrollo de comunidades coralinas en la región, las cuales se caracterizan por ser de tipo franja o parches, y están construidos principalmente por corales hermatípicos, teniendo una riqueza total de 20 especies, las cuales pertenecen a

los géneros *Pocillopora*, *Porites*, *Pavona* y *Psammocora* (Reyes-Bonilla *et al.*, 2010).

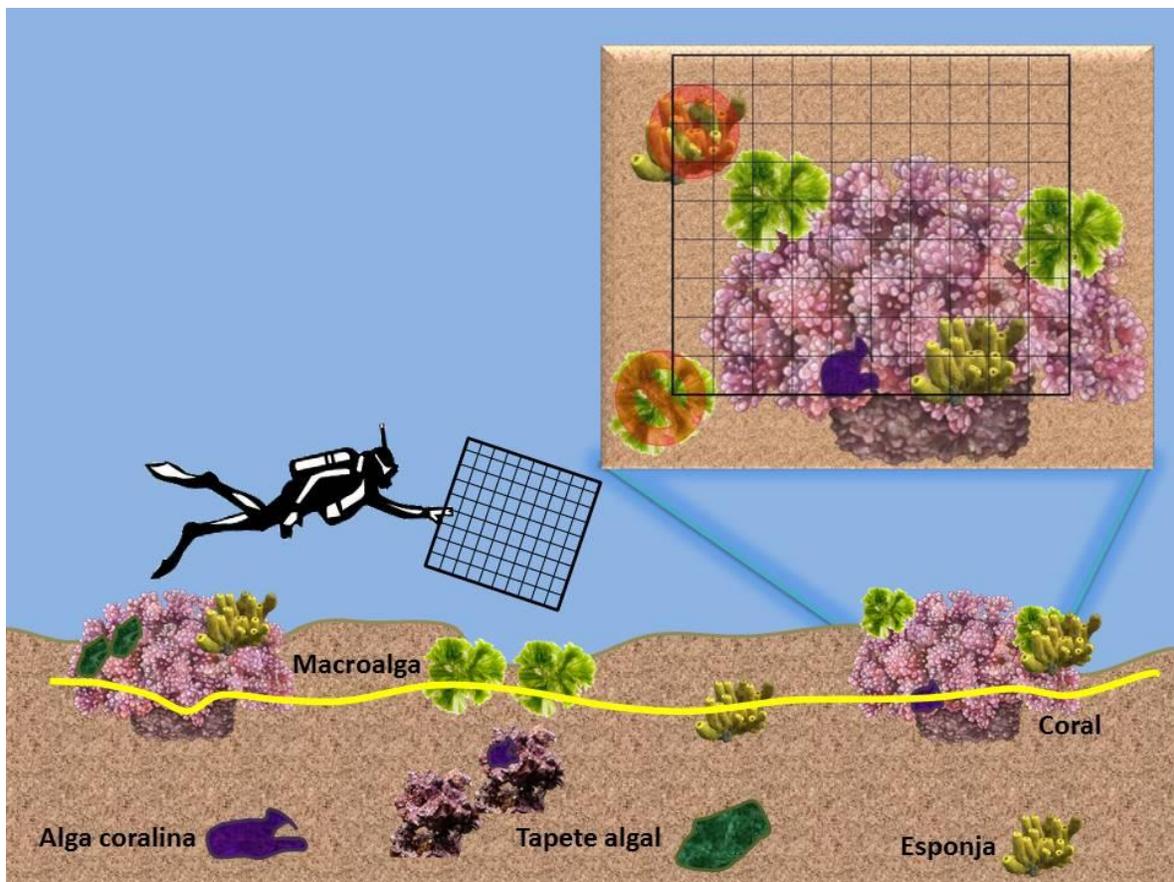


**Figura 1.** Área de estudio ubicada en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México. Se marcan los seis sitios de muestreo; tres en la Isla Larga: Cueva del Muerto (CM), Zona de Restauración (ZR), Zona de Restauración Sur (ZRS) y; tres en la Isla Redonda: Plataforma Pavonas (PP), Playa del Amor (PA) y Túnel Amarradero (TA).

### Trabajo de Campo.

Se realizaron censos visuales para evaluar la cobertura de coral y de los grupos morfo-funcionales asociados, los cuales se llevaron a cabo mediante buceo autónomo con una periodicidad bimensual desde el año 2011 al 2015 en los seis sitios de muestreo (Figura 1). En cada sitio, se realizaron cinco transectos de

banda de 25 x 1m en los cuales se colocó de manera sistemática seis cuadrantes de 1m<sup>2</sup> cada uno, a una distancia de 4m entre ellos. En cada cuadrante se cuantificó la cobertura de coral a nivel de género y se clasificó en: sano, pálido, blanqueado y muerto (coral de muerte reciente, tejido en desprendimiento o presencia de película bacteriana). También se cuantificó la cobertura de macroalgas, algas coralinas sobre el coral (ACSC), esponja y tapete algal sobre el coral (TASC); (Figura 2).



**Figura 2.** Esquema representativo del método de toma de muestras mediante cuadrantes a lo largo de un transecto, con el cual se cuantifica la cobertura de corales, así como de otros grupos morfo-funcionales (macroalga, tapete algal, alga coralina y esponjas) que se encuentran sobre el sustrato coralino, sin considerar lo que se encuentra en el bentos circundante a las colonias.

Para la obtención de las variables biológicas se utilizó el mismo método con el que se recolectaron los datos de cobertura de coral y los grupos morfo-funcionales. Estas variables fueron la cobertura de tapete algal en el bentos (TAB) y algas calcáreas en el bentos (ACB), así como la cobertura total de coral vivo (CCV).

A partir de imágenes satelitales descargadas de la base de datos de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOOA, por sus siglas en inglés) International Research Institute For Climate and Society (<http://iri.columbia.edu/>), se obtuvieron datos de temperatura satelital, con el fin de calcular las anomalías térmicas que se presentaron a lo largo del periodo de estudio. Además, se obtuvieron datos de la temperatura del mar *in situ*, utilizando termógrafos HOBO Pendant® con registros cada 25 minutos a lo largo de los cinco años de muestreo.

### **Análisis de datos.**

El análisis de datos de cobertura absoluta de coral (%) y de los grupos morfo-funcionales presente sobre el sustrato de coral, se realizó para saber si existen variaciones a lo largo de los años (2011-2015), o entre temporadas climáticas (diciembre a mayo = fría; junio a noviembre = cálida) así como en la interacción entre los años y las temporadas climáticas, siguiendo el siguiente modelo lineal:

$$Y = \mu + \text{años de muestreo}_i + \text{temporadas climáticas}_j + \text{años de muestreo}_i \\ * \text{temporadas climáticas}_j + \varepsilon_{ij}$$

Con la finalidad de estudiar los cambios en la cobertura (%) de coral sano a lo largo de los cinco años de estudio, se utilizó una ANOVA de dos vías con factores cruzados: factor año (2011-2015) factor temporada climática (fría y cálida) para cada uno de los géneros de coral presentes en el PNIM, Se aplicaron pruebas a *posteriori* Holm-Sidak para determinar las diferencias significativas ( $p = 0.05$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el software Sigma Plot V.11.0 para Windows.

La cobertura de cada género de coral (*Pocillopora*, *Porites* y *Pavona*) se analizaron por separado. Se realizó un análisis de varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA) para cada género, se analizó la variación de la cobertura absoluta de coral (%) clasificada en sano, pálido, blanqueado o con muerte reciente y la variación de la presencia de los grupos morfo-funcionales (ACSC, TASC, macroalgas y esponjas) que se asentó sobre el sustrato de coral en cada género. Los datos fueron transformados con una raíz cuadrada antes de realizar el análisis PERMANOVA. El análisis PERMANOVA se llevó a cabo mediante la construcción de una matriz Bray-Curtis con base en la cobertura de cada género de coral, basado en el modelo de factores cruzados (año x temporada climática), donde la significancia estadística de los términos y la interacción se evaluó con 10,000 permutaciones.

La contribución de cada categoría de cobertura de coral (sano, pálido, blanqueado y muerto) en cada género, así como la contribución de los grupos morfo-funcionales a la disimilitud (años; años x temporadas climáticas), fue estimada con un análisis de similitud de porcentajes multivariado (SIMPER), basado en matrices

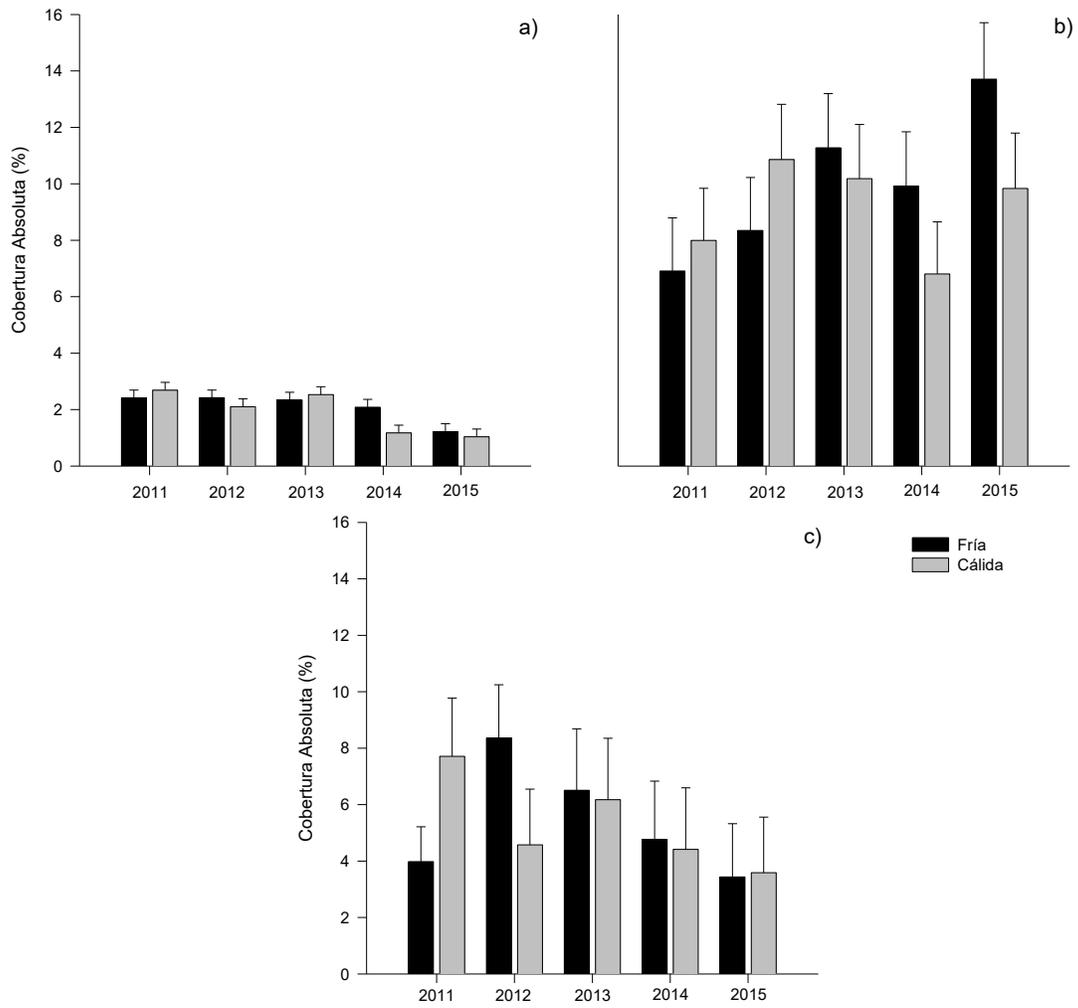
de similitud Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 2001). Asimismo, la similitud entre los años y las interacciones de los años x temporadas climáticas en la cobertura de coral, así como la presencia de los grupos morfo-funcionales en cada género, se estimó con un análisis de escalonamiento no-métrico multidimensional (NMDS). De la misma forma, se realizaron análisis NMDS para observar la contribución de las variables que mostraron disimilitud en cada uno de los géneros analizados. Los análisis se realizaron mediante la construcción de una matriz Bray-Curtis, con datos previamente transformados con una raíz cuadrada. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo usando el software PRIMER 6.1.11 PERMANOVA 1.0 (Clarck *et al*, 2008; Anderson *et al*, 2008).

Se utilizó un análisis de redundancia canónica (RDA) para evaluar si existe una relación de la cobertura de coral (sano, pálido, blanqueado y muerto) y los grupos morfo-funcionales presentes en cada género de coral con las variables biológicas y ambientales, esto a través las temporadas climáticas y de los años de estudio, asumiendo una relación lineal entre las variables. La matriz de variables biológicas fue transformada con una raíz cuadrada para disminuir los datos extremos en las coberturas de coral y los grupos morfo-funcionales. La matriz de variables ambientales se construyó con los valores medios de la CCV, TAB y ACB, así como las variables de temperatura y las anomalías térmicas. Para reducir la multicolinealidad se seleccionaron las variables biológicas y ambientales con valores de correlación de Pearson ( $r$ ) < 0.09, así como un factor de inflación de la varianza (VIF)  $\leq 10$ . El ajuste del modelo RDA se evaluó con el estadístico traza y

su significancia se probó con 9,999 permutaciones. La ordenación RDA se realizó con el programa CANOCO v 4.5 (Ter Braak *et al.*, 2002).

## **Resultados.**

Dentro del PNIM se encontraron tres géneros de coral: *Pocillopora*, coral de tipo ramificado, y corales con crecimiento masivo o sub-masivo del género *Porites* y *Pavona*. El género *Porites* fue el que presentó la menor cobertura, la cual cambió significativamente del año 2013 al 2014 ( $p = 0.004$ ) (Tabla 1; S1). En cambio, *Pocillopora* y *Pavona* no presentaron cambios en su cobertura a lo largo del periodo de muestreo (Figura 3).

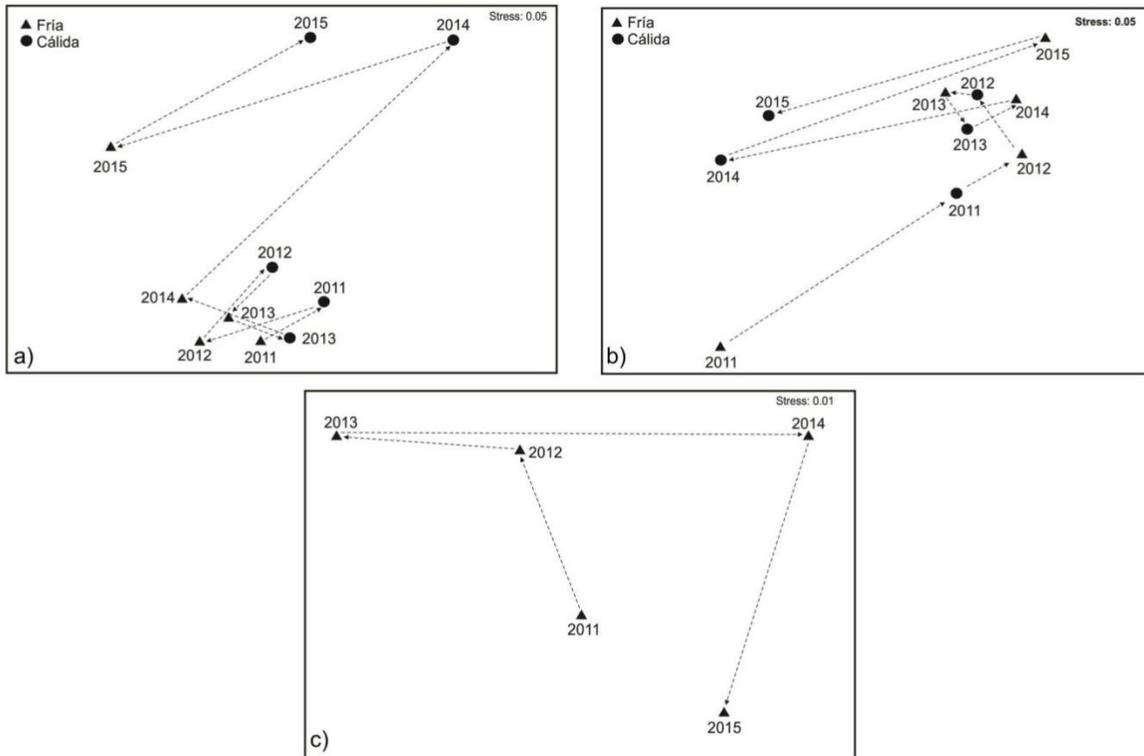


**Figura 3.** Cobertura absoluta (%  $\pm$  DS) de cada género de coral sano, a) *Porites*, b) *Pocillopora* y c) *Pavona* en el PNIM del 2011 al 2015 separadas por temporada climática (fría y cálida).

**Tabla 1.** Resultados del análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías con factores cruzados (años y temporadas climáticas) para evaluar la variación de la cobertura de coral sano de cada género: *Porites*, *Pocillopora* y *Pavona*. Los números en negritas indican que las diferencias son significativas  $p < 0.05$ .

Género	Factor	F	P
<i>Porites</i>	Temporada Climática	1.131	0.288
	Años	9.320	<b>&lt;0.001</b>
	Año X Temporada Climática	1.462	0.214
<i>Pocillopora</i>	Temporada Climática	0.550	0.459
	Años	1.650	0.162
	Año X Temporada Climática	0.992	0.412
<i>Pavona</i>	Temporada Climática	0.00886	0.925
	Años	0.831	0.508
	Año X Temporada Climática	1.086	0.367

El análisis PERMANOVA evidenció diferencias estacionales en la cobertura de *Porites* y *Pocillopora* y en la asociación con los grupos morfo-funcionales (TASC, macroalgas, ACSC y esponjas) (Tabla 2). La cobertura de *Porites* mostró una variación importante entre temporadas climáticas a través de los años, estas diferencias se encontraron dentro de las transiciones de las temporadas frías y cálidas en los años 2011, 2014 y 2015 (Tabla S1). La cobertura del género *Pocillopora* presentó una variación entre las temporadas climáticas a través de los años, en donde las transiciones de las temporadas frías y cálidas en los años 2011, 2014 y 2015 fueron diferentes (Tabla S2). Finalmente, la cobertura del género *Pavona* y su asociación con los grupos morfo-funcionales mostró diferencias en la transición del año 2013 al 2014 (Figura 4; Tabla S3).



**Figura 4.** Ordenaciones NMDS de la cobertura de corales del género a) *Porites*, b) *Pocillopora* y c) *Pavona*. Ordenación a través de las temporadas climáticas y los años (a-b); ordenación a través de los años (c).

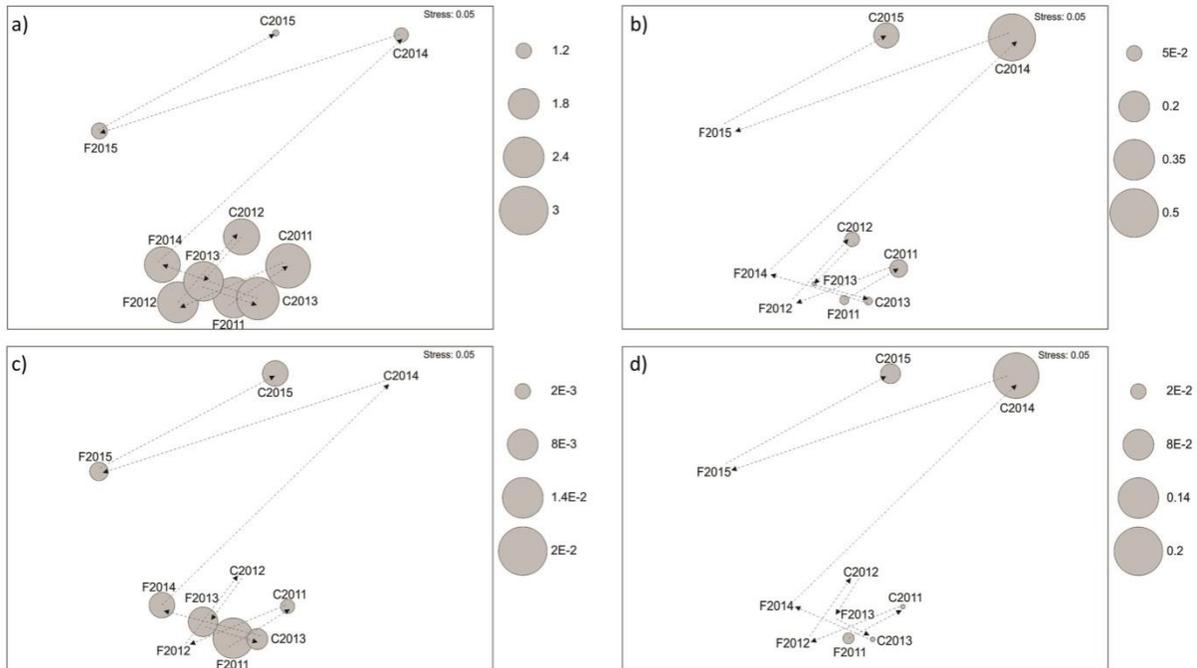
**Tabla 2.** Resultados PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (Años y Temporadas Climáticas) de la variación de la cobertura de *Porites*, *Pocillopora* y *Pavona*, dentro del Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ .

Género	Factor	Pseudo-F	P
<i>Porites</i>	Temporada Climática	24.049	<b>0.0001</b>
	Años	11.5	<b>0.0001</b>
	Año X Temporada Climática	7.5998	<b>0.0001</b>
<i>Pocillopora</i>	Temporada Climática	2.8725	<b>0.0323</b>
	Años	4.7576	<b>0.0001</b>
	Año X Temporada Climática	5.8452	<b>0.0001</b>
<i>Pavona</i>	Temporada Climática	1.5387	0.1969
	Años	2.2837	<b>0.0214</b>
	Año X Temporada Climática	1.3857	0.1866

La contribución de las variables que aportaron mayor disimilitud en la cobertura del género *Porites* está representada por el análisis MDS. El mayor porcentaje de cobertura de coral sano se observó desde la temporada fría 2011 hasta finales de la temporada fría 2014; en la temporada cálida 2014 se registró la mayor cobertura de corales pálidos y blanqueados, correspondiente al inicio del evento El Niño, mientras que la contribución de las ACSC fue mayor en la temporada fría 2011 (Figura 5). El análisis SIMPER evidenció que la disimilitud en la cobertura del género *Porites* y de los grupos asociados, es resultado de las variaciones en coral sano, pálido, ACSC y la cobertura con blanqueamiento, los cuales representan en su conjunto el 90% de la contribución a la disimilitud promedio en este género de coral (Tabla 3).

**Tabla 3.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de la interacción de las temporadas climáticas (F=Fría y C=Cálida) y los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se presenta la cobertura absoluta de corales del género *Porites* y los grupos morfo-funcionales presentes en el sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.).

	CA	CA	%CD	%CAD		CA	CA	%CD	%CAD
<b>Dis. Prom. = 34.48</b>	<b>F2011</b>	<b>C2011</b>			<b>Dis. Prom. = 20.54</b>	<b>C13</b>	<b>F14</b>		
Sano	2.41	2.69	79.73	79.73	Sano	2.53	2.08	82.10	82.10
Pálido	0.02	0.07	15.39	95.12	Alga Coralina	0.00	0.01	4.60	86.69
					Pálido	0.01	0.00	4.24	90.93
<b>Dis. Prom. = 21.89</b>	<b>C2011</b>	<b>F2012</b>			<b>Dis. Prom. = 43.65</b>	<b>F14</b>	<b>C14</b>		
Sano	2.69	2.42	76.73	76.73	Sano	2.08	1.17	40.53	40.53
Pálido	0.07	0.00	20.67	97.40	Pálido	0.00	0.47	39.87	80.40
					Blanqueado	0.00	0.18	17.67	98.07
<b>Dis. Prom. = 20.21</b>	<b>F12</b>	<b>C12</b>			<b>Dis. Prom. = 42.72</b>	<b>C14</b>	<b>F15</b>		
Sano	2.42	2.10	86.38	86.38	Pálido	0.47	0.00	45.22	45.22
Pálido	0.00	0.04	12.41	98.79	Sano	1.17	1.22	33.55	78.78
					Blanqueado	0.18	0.00	19.88	98.66
<b>Dis. Prom. = 22.19</b>	<b>C12</b>	<b>F13</b>			<b>Dis. Prom. = 32.82</b>	<b>F2015</b>	<b>C2015</b>		
Sano	2.10	2.33	82.68	82.68	Sano	1.22	1.03	59.05	59.05
Pálido	0.04	0.00	12.81	95.49	Pálido	0.00	0.13	25.56	84.61
					Blanqueado	0.00	0.03	11.14	95.75
<b>Dis. Prom. = 21.30</b>	<b>F13</b>	<b>C13</b>							
Sano	2.33	2.53	82.02	82.02					
Pálido	0.00	0.01	5.68	87.70					
Alga Coralina	0.01	0.00	4.93	92.63					



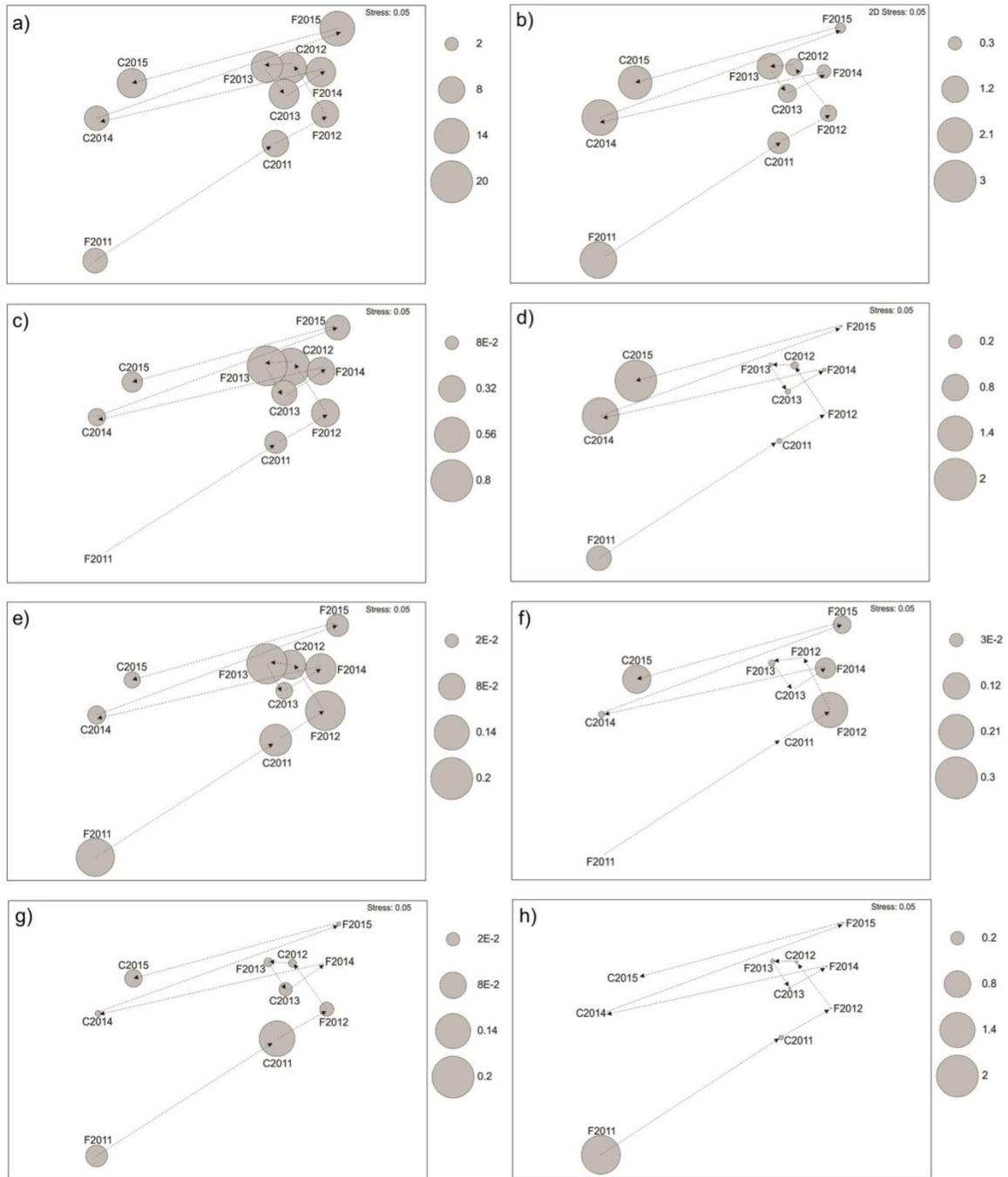
**Figura 5.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida). Mostrando los porcentajes de cobertura de coral del género *Porites* y la cobertura de los grupos morfo-funcionales: a) sano, b) pálido, c) alga coralina y d) blanqueado. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura.

El análisis MDS para el género *Pocillopora* mostró la contribución de la disimilitud, en donde las temporadas frías 2011 así como la cálida 2014 y 2015 presentaron la mayor cobertura de coral pálido y blanqueado, y por consiguiente menor cobertura de coral sano, coincidiendo como se mencionó anteriormente aun evento ENOS en su fase positiva. Las ACSC y las esponjas presentaron mayor cobertura sobre el esqueleto calcáreo en las temporadas cálida 2011 a cálida 2015, y las macroalgas en la temporada fría 2011 (Figura 6). Los análisis SIMPER muestran que todas las categorías (corales sanos, pálidos, blanqueados y muertos) y todos

los grupos (ACSC, TASC, macroalgas y esponjas) representan el 90% de la contribución a la disimilitud promedio en el género *Pocillopora* (Tabla 4).

**Tabla 4.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de la interacción de las temporadas climáticas (F=Fría y C=Cálida) y los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se representa la cobertura absoluta de corales del género *Pocillopora* y los grupos morfo-funcionales asociados al sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.).

	CA	CA	%CD	%CAD		CA	CA	%CD	%CAD
<b>Dis. Prom. = 58.43</b>	<b>F2011</b>	<b>C2011</b>			<b>Dis. Prom. = 43.85</b>	<b>C2013</b>	<b>F2014</b>		
Sano	6.91	7.99	34.02	34.02	Sano	10.18	9.92	58.30	58.30
Pálido	2.27	0.80	18.91	52.94	Pálido	0.55	0.31	14.59	70.44
Macroalga	1.72	0.02	18.28	71.21	Alga Coralina	0.29	0.34	14.18	84.62
Blanqueado	0.69	0.03	11.19	82.41	Esponja	0.03	0.10	7.86	92.47
Muerto	0.05	0.14	6.12	88.52					
Alga Coralina	0.00	0.22	5.88	94.41					
<b>Dis. Prom. = 48.68</b>	<b>C2011</b>	<b>F2012</b>			<b>Dis. Prom. = 55.32</b>	<b>F2014</b>	<b>C2014</b>		
Sano	7.99	8.34	46.57	46.57	Sano	9.92	6.80	44.79	44.79
Pálido	0.80	0.45	15.78	62.35	Pálido	0.31	2.19	21.97	66.76
Alga Coralina	0.22	0.35	11.50	73.85	Blanqueado	0.01	1.51	15.22	81.97
Esponja	0.11	0.18	7.97	81.82	Alga Coralina	0.34	0.14	9.43	91.40
Muerto	0.14	0.02	7.28	89.09					
tapete	0.00	0.21	6.65	95.74					
<b>Dis. Prom. = 49.29</b>	<b>F2012</b>	<b>C2012</b>			<b>Dis. Prom. = 52.90</b>	<b>C2014</b>	<b>F2015</b>		
Sano	8.34	10.86	51.54	51.54	Sano	6.80	13.71	48.59	48.59
Alga Coralina	0.35	0.64	14.39	65.93	Pálido	2.19	0.17	21.23	69.81
Pálido	0.45	0.50	13.25	79.18	Blanqueado	1.51	0.00	14.69	84.50
Esponja	0.18	0.10	7.73	86.91	Alga Coralina	0.14	0.28	8.26	92.75
tapete	0.21	0.00	6.51	93.42					
<b>Dis. Prom. = 47.50</b>	<b>C2012</b>	<b>F2013</b>			<b>Dis. Prom. = 44.38</b>	<b>F2015</b>	<b>C2015</b>		
Sano	10.86	11.28	54.61	54.61	Sano	13.81	9.84	39.56	39.56
Pálido	0.50	1.13	15.79	70.40	Pálido	0.17	1.90	20.92	60.48
Alga Coralina	0.64	0.72	15.24	85.63	Blanqueado	0.00	195	19.67	80.15
Esponja	0.10	0.18	7.78	93.41	Alga Coralina	0.28	0.19	9.20	89.35
					tapete	0.05	0.14	5.23	94.58
<b>Dis. Prom. = 45.27</b>	<b>F2013</b>	<b>C2013</b>							
Sano	11.28	10.18	54.98	54.98					
Pálido	15.79	0.55	16.52	71.50					
Alga Coralina	0.72	0.29	14.25	85.75					
Esponja	0.18	0.03	7.50	93.25					

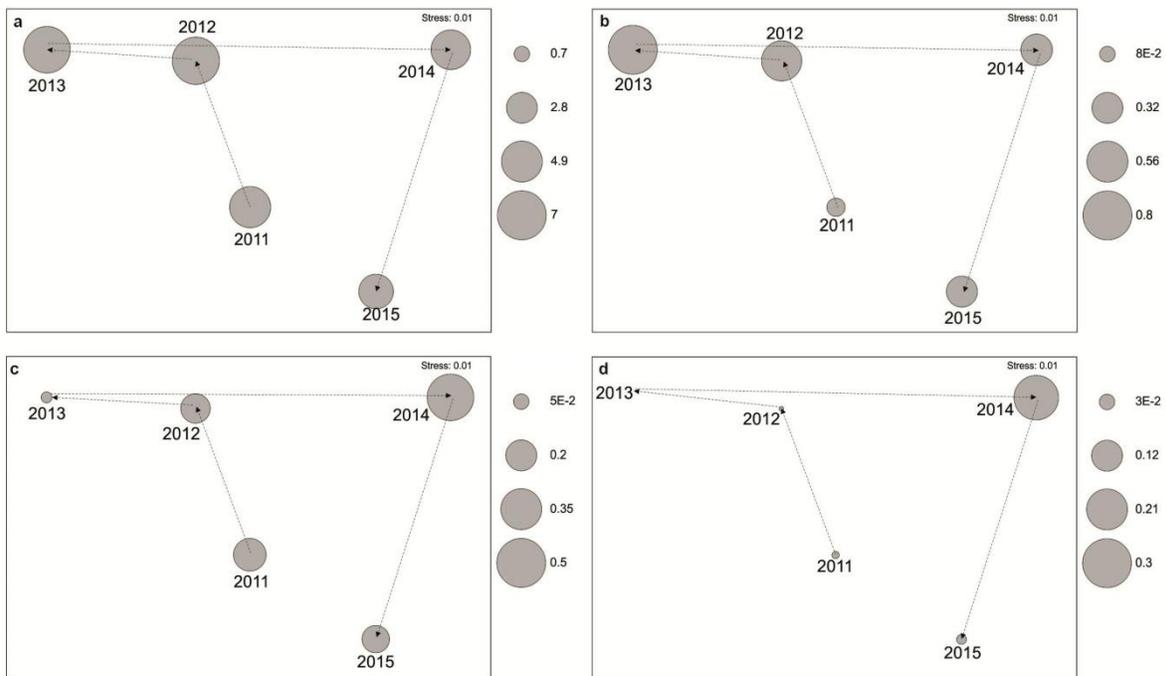


**Figura 6.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida). Mostrando los porcentajes de cobertura de coral del género *Pocillopora* y la cobertura de los grupos morfo-funcionales: a) sano, b) pálido, c) alga coralina, d) blanqueado, e) esponja, f) tapete g) muerto y h) macroalga. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura.

En base al análisis NMDS, se observa el porcentaje de contribución de la asociación de la cobertura del género *Pavona* y de los grupos morfo-funcionales, siendo la cobertura de coral sano, pálido y blanqueado, así como las ACSC, los que contribuyen a la variación. El mayor porcentaje de contribución está dado por la cobertura de coral sano a lo largo de todo el estudio, en el año 2014 se observó un incremento en la cobertura de coral pálido y blanqueado, en cuanto a las ACSC su mayor porcentaje de cobertura se presentó en el año 2013 (Figura 7). El análisis SIMPER, indico que estas variables contribuyeron con el 90% de la disimilitud (Tabla 5).

**Tabla 5.** Análisis de similitud de porcentaje (SIMPER) de los años de muestreo en el Parque Nacional Islas Marietas. Se representa la cobertura absoluta de corales del género *Pavona* y los grupos morfo-funcionales asociados al sustrato calcáreo disponible (CA), porcentaje de contribución de disimilitud (%CD), la contribución acumulada de disimilitud al 90% (%CAD) y la disimilitud promedio (Dis. Prom.).

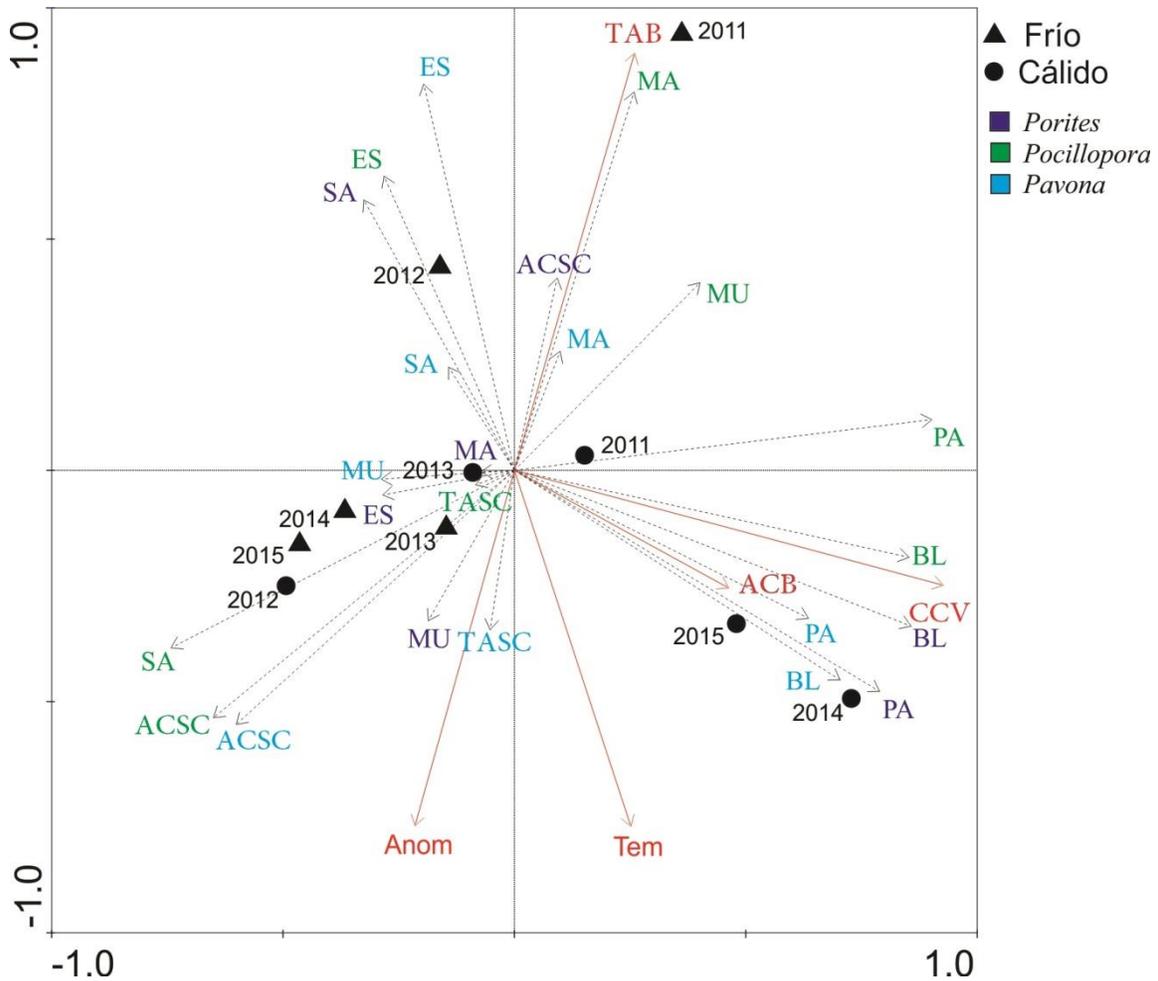
	CA	CA	%CD	%CAD		CA	CA	%CD	%CAD
<b>Dis. Prom. = 46.90</b>	<b>2011</b>	<b>2012</b>			<b>Dis. Prom. = 50.99</b>	<b>2013</b>	<b>2014</b>		
Sano	4.96	6.55	64.25	64.25	Sano	6.34	4.60	56.25	56.25
Alga Coralina	0.11	0.54	18.08	82.33	Alga Coralina	0.80	0.33	23.72	79.97
Pálido	0.22	0.18	8.24	90.58	Pálido	0.02	0.45	10.06	90.03
<b>Dis. Prom. = 41.54</b>	<b>2012</b>	<b>2013</b>			<b>Dis. Prom. = 55.55</b>	<b>2014</b>	<b>2015</b>		
Sano	6.5	6.34	59.22	59.22	Sano	4.60	3.51	55.14	55.14
Alga Coralina	0.54	0.80	26.88	86.09	Alga Coralina	0.33	0.32	18.80	73.93
Pálido	0.18	0.02	5.48	91.57	Pálido	0.45	0.16	12.21	86.14
					Blanqueado	0.25	0.01	6.42	92.57



**Figura 7.** Análisis multidimensional de escalamiento no-métrico (NMDS) de la interacción de las temporadas climáticas y los años (F= fría y C= cálida) en base a la cobertura de coral del género *Pavona* y la cobertura de los grupos morfofuncionales: a) sano, b) alga coralina, c) pálido, d) blanqueado. El tamaño de los círculos grises es proporcional al porcentaje de cobertura.

El análisis de ordenamiento RDA (Trace= 0.743;  $p= 0.0152$ ), mostró una variación estacional y anual importante de la cobertura de coral de los tres géneros analizados, así como de los grupos que se asociaron al sustrato calcáreo en cada género. Se determinó que los aumentos en la temperatura superficial del mar y las anomalías térmicas positivas son variables predictivas de la presencia de signos de palidez y blanqueamiento, por otra parte, la CCV está relacionada con los eventos de blanqueamiento, al tener más CCV existe una mayor cantidad de corales que se blanquean y palidecen, lo que lleva a que las ACB aumenten su presencia en el sistema bentónico.

El análisis mostró que los aumentos en la temperatura del mar no favorecen la presencia de esponjas sobre el sustrato calcáreo de corales *Pocillopora* y *Pavona*. Anomalías térmicas negativas favorecen las condiciones para que las macroalgas se asienten en corales *Pocillopora*, esta misma relación se presentó en el género de coral *Pavona*. El asentamiento de ACSC sobre corales *Pocillopora* y *Pavona* esta relacionando con las anomalías positivas, mientras que en corales *Porites* sucedió lo contrario. Finalmente, la presencia del TASC sobre el esqueleto del género *Pavona* se relacionó con las anomalías térmicas positivas (Figura 8).



**Figura 8.** Análisis RDA de la variación estacional y anual de los tres géneros de coral estudiados en el Parque Nacional Islas Marietas. Indicando la ordenación de las variables de cada género (*Porites*, *Pocillopora*, y *Pavona*) con códigos de color, en donde se indica la categoría de daño, pálido (PA), blanqueado (BL), muerto (MU) y sano (SA), así como los grupos que se asociaron a cada uno de ellos, macroalga (MA), tapete algal (TASC), alga coralina (ACSC) y esponja (ES). Las variables predictivas son representadas por flechas rojas sólidas, anomalías térmicas (Anom), temperatura (Tem) y las variables predictivas, cobertura de coral vivo (CCV), alga calcárea sobre el bentos (ACB) y Tapete algal sobre el bentos (TAB).

## **Discusión.**

Las comunidades coralinas del Pacífico Mexicano han sido afectadas por eventos ENOS. El evento El Niño del 1997 provocó una mortandad del 96% de las colonias de coral de Bahía de Banderas (Carriquiry *et al.*, 2001), en su mayoría del género *Pocillopora*, llevando a una dominancia temporal con respecto al grupo de corales del género *Pavona* (Cupul-Magaña, 2008), para posteriormente registrar una lenta recuperación de la comunidad. Esta recuperación ha avanzado a pesar de que en la última década se han registrado tres eventos ENOS (2011, 2014 y 2015), los cuales han afectado negativamente la comunidad de coral solo de manera estacional, ya que en sitios del PNIM se tienen registros de una alta cobertura de coral del género *Pocillopora*, siendo nuevamente el más abundante en la región. Si bien no se han evidenciado cambios significativos en la cobertura de coral sano después de ser impactados por eventos de estrés térmico, si se observó una respuesta a las condiciones no-óptimas, donde las colonias evidenciaron signos de palidez, blanqueamiento y mortandad total o parcial, lo que permitió el asentamiento de otros grupos sésiles sobre el sustrato calcáreo disponible.

Se han descrito patrones de colonización de grupos bentónicos sobre las colonias de coral, en donde las macroalgas, algas coralinas y principalmente las microalgas filamentosas son los primeros grupos en asentarse sobre las colonias de coral (Cortés *et al.*, 1984; Glynn, 1990; Tribollet y Golubic, 2011), aunque no permanentemente. Algunos otros organismos sésiles como las esponjas (e.g. esponjas perforadoras) pueden colonizar y asociarse a la colonia de coral a largo plazo (Glynn *et al.*, 2017). Sin embargo, la presencia de estos grupos en el PNIM

solo provoco cambios en la estructura bentónica a corto plazo, y las colonias afectadas por el estrés térmico se recuperaron, por lo que no se llegó a afectación en la cobertura de coral vivo.

En la estructura de la comunidad bentónica, se ha considerado a las macroalgas como uno de los grupos más competitivos para los corales, donde su presencia durante condiciones normales puede afectar su crecimiento, fecundidad y reclutamiento, sumado a esto durante eventos de blanqueamiento puede afectar su recuperación (Smith *et al.*, 2006; Rasher y Hay, 2010; Hughes, 1985), llevando incluso a un cambio de fase como se ha observado en sitios del Caribe (Wilkinson, 2002; McClanahan *et al.*, 2002; Gardner *et al.*, 2003; Hughes *et al.*, 2003; Pandolfi *et al* 2003; Bellwood *et al* 2004). Sin embargo, de acuerdo a nuestros resultados, en el PINM, las macroalgas no incrementaron su cobertura después de que las colonias son afectadas por el estrés térmico, aun cuando hubo sustrato disponible, la presencia de las macroalgas es temporal.

Sin embargo, las ACSC es uno de los grupos que contribuyen mayoritariamente a las disimilitudes estacionales en cada género de coral; se encuentra asentó en las colonias de coral a lo largo de todo el año en las colonias de coral del PNIM. En estudios previos, se ha demostrado que la presencia de algas coralinas tiene un efecto positivo en el asentamiento de nuevos reclutas de coral (Harrington *et al.*, 2004); esto siempre y cuando no se asienten sobre una colonia de coral con mortandad parcial o total, ya que en este caso su presencia afecta negativamente la recuperación de ellas después de algún evento de estrés térmico. Sin embargo, a pesar de generar una presión competitiva con los corales, no afectaron en la

recuperación de la cobertura de coral después de los eventos de estrés, además de que no se tiene registro de cambio de fase, cambiando la dominancia de corales por algas coralinas en el PM. Por otro lado, son importantes en la bioconstrucción de la comunidad coralina, incrementando la cementación a través del depósito de aragonita y calcita (Hernández-Zulueta *et al.*, 2017), por lo que su presencia es muy importante en la comunidad arrecifal del PNIM.

La respuesta de las macroalgas y de las algas coralinas puede estar derivada a que los efectos del estrés térmico no son exclusivos de los corales (Lindquist, 1986). Las anomalías térmicas, afectan a los demás grupos morfo-funcionales asociados a los corales, y esto se puede observar evaluando sus cambios estacionales e inter-anales. La evidencia de esto, es la presencia continua de las algas coralinas sobre los corales (ACSC), con incrementos puntuales asociados a los eventos de estrés por altas temperaturas (2014 y 2015), cubriendo el sustrato calcáreo disponible, principalmente el del género *Porites*. Por otro lado, durante el evento La Niña del 2011 (bajas temperaturas), las macroalgas incrementaron su cobertura, principalmente sobre los esqueletos de *Pocillopora*, pero disminuyendo su cobertura al pasar los efectos térmicos derivados de este evento. Las esponjas también tuvieron asentamientos diferenciados, teniendo preferencia por esqueletos de *Pocillopora* y *Pavona* al presentarse anomalías térmicas negativas (2011).

La respuesta de los corales a eventos de estrés térmico también fue diferenciada en cada género. Históricamente *Pocillopora* ha sido considerado el género menos resistente al estrés térmico, pero a su vez tiene una mayor capacidad de

recuperación respecto a los géneros *Pavona* y *Porites* (Carriquiry *et al.*, 2001). La mortandad por tanto es distinta, dando como resultado que exista una variación de sustrato calcáreo disponible entre cada género de coral, y a su vez los patrones de colonización también son distintos. Las formas ramificadas tienen mayor número de grupos que aportan a las disimilitudes estacionales respecto a las formas masivas y submasivas de coral, esto se evidenció con la respuesta de cada género al estrés térmico, así como de los grupos morfo-funcionales que se asocian a cada uno.

Por lo tanto, los cambios en la cobertura de coral y las implicaciones ecológicas como resultado de éstos, depende de la intensidad y la duración del evento de estrés (Cortés *et al.*, 1984), estas variaciones tienen influencia en el proceso de sucesión ecológica y en la biología de cada especie, todo esto como parte del proceso de recuperación de las comunidades de coral después de ser afectadas por eventos de estrés (Connell *et al.*, 1997; Hughes *et al.*, 1999). En la comunidad coralina del PNIM la variación en la cobertura, así como la evidencia de corales pálidos, blanqueados y las ACSC, está relacionada con la presencia de temperaturas anómalas (ENOS 2011, 2014 y 2015) y sus efectos son estacionales. Los grupos morfo-funcionales presentaron variaciones en respuesta al mismo estresor, estas variaciones no fueron evidentes en las colonias de *Porites* y *Pavona*, pero sí en *Pocillopora*, en donde las disimilitudes fueron aportadas por todos los grupos asociados que se analizaron. Cabe resaltar que esta influencia es a corto plazo ya que la presencia “anómala” de los grupos

morfo-funcionales es temporal y conforme los corales presentan una recuperación disminuye su presencia sobre estos.

Además de que los grupos morfo-funcionales mostraron una respuesta diferencial ante el estrés térmico, la preferencia por colonizar algún género de coral en específico no depende sólo de la disponibilidad de sustrato, sino también de la morfología del esqueleto, que podría generar alguna ventaja, debido a la complejidad de sus estructuras. La complejidad estructural puede crear microhábitats, lo que conduce a una mayor diversidad y abundancia de organismos asociados (Crowder y Cooper, 1982). El género *Pocillopora* con morfología de tipo ramificado, presenta formas más complejas, por lo tanto, los organismos pueden encontrar protección en las ramificaciones en relación con géneros masivos y submasivos como *Porites* y *Pavona*, los cuales tienen formas más simples y por consiguiente menos grupos se asientan sobre estos géneros.

Los corales masivos, como las especies del género *Porites* son consideradas como de alta resistencia al estrés térmico, y por tanto son menos susceptibles a la mortandad (Loya *et al.*, 2001; McClanahan, 2004). El evento de El Niño de 1997-1998 resultó en la mortandad solo del 30% de la cobertura del género *Porites* (Carriquiry *et al.*, 2001; Reyes-Bonilla *et al.*, 2002). En el PNIM *Porites* fue el género menos afectado por las anomalías térmicas positivas que se presentaron en 2014 y 2015, y además de la resistencia ante el estrés térmico, la presencia de los grupos morfo-funcionales sobre este género no causó cambios en su cobertura, a excepción de las ACSC. Cabe resaltar que a pesar de que el tapete algal es el primer grupo colonizador del sustrato calcáreo disponible, (Glynn, 1984;

Robinson, 1985), no se registró la presencia de este grupo sobre *Porites* a lo largo de todo nuestro estudio, esto puede ser atribuido a su forma masiva, en donde la superficie está más expuesta, y los grupos asentados pueden ser fácilmente consumidos por otros animales, además de estar más expuestos al oleaje y ser desprendidos del sustrato fácilmente.

Por otra parte, el género *Pocillopora* es el más susceptible al blanqueamiento, y a la mortandad (Baker *et al.*, 2017; Glynn *et al.*, 2017), y al ser más abundante, cuando se presentan eventos de mortandad masiva, el porcentaje de sustrato disponible es mayor. Se ha reportado que al morir por estrés térmico los corales de este género son cubiertos por algas (Cortés *et al.*, 1984), nuestros resultados mostraron que existió un mayor asentamiento de ACSC sobre *Pocillopora*, seguidas por esponjas, TASC y las macroalgas, estas últimas solo tuvieron presencia en 2011 al presentarse el evento la Niña, en donde las bajas temperaturas favorecieron su afloramiento. Todos los grupos analizados contribuyeron a las variaciones estacionales en las colonias de corales *Pocillopora*, que como se ha mencionado tiene preferencia por las formas ramificadas.

Las especies de *Pocillopora* aun siendo más afectadas, son dominantes en el PNIM, quizás se deba a que tienen tasas de crecimiento más altas, proporcionándoles ventajas competitivas por el espacio ante especies de otros géneros (Manzello, 2010). Así mismo su capacidad de recuperación es mayor, dando como resultado que exista un mayor porcentaje de corales ramificados. Las distintas especies de coral presentan diferente capacidad de recuperación y

resiliencia (Baker *et al.*, 2017) como resultado de su historia de vida y forma parte del proceso de aclimatación a las condiciones ambientales locales y a las anomalías térmicas de cada región (McClanahan *et al.*, 2009). Los corales *Pocillopora* están presentando evidencia de mecanismos de aclimatación a las condiciones locales y están adquiriendo una alta capacidad de resiliencia, lo cual favorece a su estadía en la región (Rodríguez-Troncoso *et al.* 2014).

Finalmente, las especies del género *Pavona* son tolerantes a los fenómenos de estrés térmico, tanto de temperaturas positivas como negativas, lo que se refleja en tasas bajas de blanqueamiento y mortandad, posiblemente esto se deba a que los corales masivos y submasivos tienen una mayor capacidad a la aclimatación térmica (McClanahan, 2004). La respuesta al estrés térmico se dio con la presencia de altas temperaturas en 2014-2015, sin embargo, solo causó palidez y blanquimientos en las colonias, dando paso a la recuperación en los meses siguientes de haber sido impactados por el evento de estrés, por lo que las tasas de mortandad no fueron significativas. La resistencia a condiciones anómalas tuvo efectos en los grupos morfo-funcionales, ya que *Pavona* al tener formas submasivas y bajas tasas de mortandad, no fue un sustrato adecuado para que los grupos sésiles lo colonizaran, solo las ACSC tuvieron presencia importante y aportó a las disimilitudes que se presentaron en la transición del año 2013 a 2014 atribuida a temperaturas anómalas positivas (El Niño 2014), pero que tuvo una recuperación en el año siguiente.

Nuestros resultados muestran que la comunidad del PNIM es altamente resiliente ante eventos de estrés térmico, reflejándose en el mantenimiento de la cobertura

de corla vivo, otras comunidades arrecifales de la región, como la que está presente en la Reserva de la Biosfera Islas Marías muestra una menor cobertura de coral (<10%) (López-Pérez *et al.*, 2016), esto es destacable, ya que el PNIM además de ser constantemente afectado por temperaturas anómalas, está sujeto continuamente a la presencia antropogénica, contrario a Islas Marías, en donde estas actividades son escasas por ser zona de una prisión de alta seguridad desde principios del siglo XX. Por lo tanto, el PNIM no solo es resiliente ante eventos de estrés térmico, si no también ante la presión antropogénica que se ejerce sobre él, siendo una zona turística importante.

### **Conclusiones.**

- A pesar que las comunidades de coral han sido afectadas por eventos de estrés térmico, no se han registrado cambios significativos en la cobertura de coral de 2011 a 2015.
- Existen variaciones temporales debido a la respuesta de los corales al estrés térmico, en donde los blanqueamientos conducen a muertes totales o parciales de las colonias de coral, por lo cual grupos bentónicos aprovechan el sustrato disponible para asentarse.
- Las algas coralinas son el grupo más competitivo con los corales después de presentarse un evento de estrés térmico, sin embargo, este grupo no afecta en la recuperación de las colonias de coral.
- Las variaciones estacionales se dan porque la respuesta al estrés térmico no es exclusiva de los corales, sino también de los grupos morfofuncionales asociados.

- La respuesta al estrés térmico es distinta entre cada género de coral, así como entre cada grupo morfo-funcional que coloniza el sustrato calcáreo de coral disponible.
- Porites es el género más resistente al blanqueamiento, y las variaciones estacionales que se presentaron estuvieron dadas por los signos de palidez, blanqueamiento y la presencia de algas coralinas.
- *Pocillopora* es más afectado por eventos de estrés, pero el más resiliente, y debido a su forma ramificada tiene una mayor complejidad estructural, lo que lo hace un sustrato favorable para que todos los grupos aporten a sus variaciones temporales.
- *Pavona* presenta bajo porcentaje de mortandad, lo que se refleja en que no tuviera variaciones inter-anales, solo de forma anual (2013-2014) pero con una recuperación de sus colonias.
- PNIM es más resistente y resiliente que otras comunidades coralinas de la región como la Reserva de la Biosfera Islas Marías, por lo que su permanencia en la región parece favorable en los siguientes años.

## Material suplementario

**Tabla S 1.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (temporadas climáticas y años) de la variación de la cobertura de corales del género *Porites* y los grupos morfo-funcionales analizado en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ .

<i>Porites</i>				
Estación	Año	Pseudo-F	P(perm)	Perms
Fría-Cálida	2011	2.4823	<b>0.0077</b>	9943
Fría-Cálida	2012	0.93908	0.3712	9951
Fría-Cálida	2013	1.2312	0.2065	9945
Fría-Cálida	2014	6.0219	<b>0.0001</b>	9949
Fría-Cálida	2015	2.4023	<b>0.0031</b>	9966
Fría	2011-2012	2.0572	<b>0.0242</b>	9950
Fría	2012-2013	0.94099	0.3584	9955
Fría	2013-2014	0.28873	0.9378	9950
Fría	2014-2015	2.728	<b>0.0037</b>	9943
Cálida	2011-2012	1.4061	0.1435	9950
Cálida	2012-2013	1.0439	0.3044	9961
Cálida	2013-2014	6.1502	<b>0.0001</b>	9957
Cálida	2014-2015	2.7385	<b>0.0007</b>	9960

**Tabla S 2.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA de dos vías con factores cruzados (Temporadas Climáticas y Años) de la variación de la cobertura de corales del género *Pocillopora* y los grupos morfo-funcionales analizados en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ .

<i>Pocillopora</i>				
Estación	Año	Pseudo-F	P(perm)	Perms
Fría-Cálida	2011	3.4055	<b>0.0001</b>	9953

Fría-Cálida	2012	1.2754	0.1683	9945
Fría-Cálida	2013	1.1302	0.2672	9947
Fría-Cálida	2014	2.4463	<b>0.0005</b>	9954
Fría-Cálida	2015	2.4897	<b>0.0009</b>	9939
Fría	2011-2012	3.6998	<b>0.0001</b>	9949
Fría	2012-2013	1.0157	0.3364	9960
Fría	2013-2014	0.71134	0.6244	9945
Fría	2014-2015	1.2716	0.1809	9946
Cálida	2011-2012	1.4695	0.0889	9946
Cálida	2012-2013	0.86185	0.5192	9952
Cálida	2013-2014	2.155	<b>0.0019</b>	9949
Cálida	2014-2015	1.5952	0.0423	9952

**Tabla S 3.** Prueba a *posteriori* PERMANOVA del factor años en la variación de la cobertura de corales del género *Pavona* y los grupos morfo-funcionales analizados en el Parque Nacional Islas Marietas. Los números en negritas corresponden a la significancia estadística  $p < 0.05$ .

Pavona			
Año	Pseudo-F	P(perm)	Perms
2011-2012	1.2027	0.2152	9949
2012-2013	0.95056	0.3917	9946
2013-2014	1.7583	<b>0.0381</b>	9959
2014-2015	1.2466	0.1801	9954

## **Referencias bibliográficas.**

- Álvarez-Arellano, A. D., & Gaitán-Morán, J. (1994). Lagunas costeras y el litoral mexicano: Geología. Lagunas costeras y el litoral mexicano, EG De la Lanza-Espino y C. Cáceres-Martínez (eds.). Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, 13-74.
- Anderson, M.J., Gorley RN., Clarke K.R. (2008) Permanova+ for Primer: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Aronson, R.B., Precht, W.F. (2001) White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiology* 460: 25-38.
- Baker, A.C., Correa, A.M., Cunning, R. (2017) Diversity, Distribution and Stability of Symbiodinium in Reef Corals of the Eastern Tropical Pacific. In: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (eds.) *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*, Vol. 8 of the series *Coral Reefs of the World*. Springer Netherlands, pp. 405-420.
- Baker, A.C., Glynn, P.W., Riegl, B. (2008) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuar Coast Shelf S*, 80(4): 435-471.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C., Nystrom, M. (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827-833.
- Bruno, J.F., Bertness, M.D. (2001) Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E., (eds). *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA. pp. 201–218.

- Carriquiry, D., Reyes-Bonilla, H. (1997) Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit, Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 23(2): 227-248.
- Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F., & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 237-249.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth, UK, pp. 172.
- Coles, S.L., Jokiel, P.L., Lewis, C.R. (1976) Thermal Tolerance in Tropical versus Subtropical Pacific Reef Corals. *Pacific Science*, 30: 159-166.
- CONANP. 2007. Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Islas Marietas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, ISBN 978-968-817-861-5, 155 pp.
- Connell, J. H. (1997). Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral reefs*, 16(1), S101-S113.
- Corado-Nava, N.A., Rodríguez, D., Rivas, G. (2014) Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano. *Rev Mex Biodiv*, 85(4): 1086-1092.
- Cortés, J., Murillo, M.M., Guzmán, H.M., Acuña, J. (1984) Pérdida de zooxantelas y muerte de corales y otros organismos arrecifales en el Caribe y Pacífico de Costa Rica. *Rev Biol Trop*, 32: 227-231.

- Crowder, L. B., & Cooper, W. E. (1982). Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63(6), 1802-1813.
- Cupul-Magaña, A., Calderón-Aguilar, L. (2008) Cold water bleaching at Islas Marietas National Park. Nayarit XV Oceanography National Meeting, Veracruz, Mexico.
- Cupul-Magaña, A.L., Aranda-Mena, O.S., Medina-Rosas, P., Vizcaíno, V. (2000) Comunidades coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Mexicoa*, 2(1): 15-22.
- Davies, S.P. (1984) The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. *Coral Reefs*, 2(4): 181-186.
- De La Lanza-Espino, G., Cáceres-Martínez, C. (1994) Lagunas costeras y el litoral mexicano. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz. 525 p.
- Gardner, T.A., Cote, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R. (2003) Long-term Region-Wide Declines in Caribbean Corals. *Science* 301(5635): 958-960.
- Gates RD, Baghhdasarian G, Muscatine L (1992) Temperature Stress Causes Host Cell Detachment in Symbiotic Cnidarians: Implications for Coral Bleaching. *Biol Bull.* 182(3): 324-332.
- Glynn, P.W. (1984) Widespread Coral Mortality and the 1982-83 El Niño Warming Event. *Environ Conser*, 11(02): 133-146.
- Glynn, P.W. (1993) Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12: 1–17.
- Glynn, P.W. (1996) Coral reefs bleaching: facts, hypotheses and implications. *Glob Change Biol*, 2: 495-509.

- Glynn, P.W. (2000) El Niño-Southern Oscillation mass mortalities of reef corals: a model of high temperature marine extinctions? The Geological Society of London, Special Publications, 178(1): 117-133.
- Glynn, P.W., Ault, J.S. (2000) A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, 19(1): 1-23.
- Glynn, P.W., Colley, S.B. (Eds.), 2001. A collection of studies on the effects of the 1997-98 El Niño Southern Oscillation Event on Corals and Coral Reefs in the Eastern Tropical Pacific. *Bulletin of Marine Science*, 69, pp. 1–288.
- Glynn, P.W., D’Croz, L. (1990) Experimental evidence for high temperature stress as the cause of the El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8(4): 181-191.
- Glynn, P.W., Leyte-Morales, G.E. (1997) Coral reefs of Huatulco, West México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev Biol Trop*, 45(3): 1033-1047.
- Glynn, P.W., Mones, A.B., Podestá, G.P., Colbert, A., Colgan, M.W. (2017) El Niño-Southern Oscillation: Effects on Eastern Pacific Coral Reefs and Associated Biota. *In: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (eds.) Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*, Vol. 8 of the series *Coral Reefs of the World*. Springer Netherlands, pp. 251-290.
- Goreau, T.J., Hayes, R.L. (1994) Coral Bleaching and Ocean “Hot Spots”. *Ambio*, 23: 176-180.
- Grimsditch, G.D., Salm, R.V. (2006) *Coral Reef Resilience and Resistance to Bleaching*. IUCN, Gland, Switzerland. 52pp.

- Harrington, L., Fabricius, K., De'ath, G., Negri, A. (2004) Recognition and selection of settlement substrata determines post-settlement survival in corals. *Ecology*, 85(12): 3428-3437.
- Harvell, C.D., Altizer, S., Cattadori, I.M., Harrington, L., Weil, E. (2009) Climate change and wildlife diseases: when does the host matter the most? *Ecology*, 90:912–920.
- Hernández-Zulueta, J., Rodríguez-Zaragoza, F.A., Araya, R., Vargas-Ponce, O., Rodríguez-Troncoso, A.P., Cupul-Magaña, A.L., Díaz-Pérez, L., Ríos-Jara, E., and Ortiz, M. (2017). Multi-scale analysis of hermatypic coral assemblages at Mexican Central Pacific. *Sci Mar* 81, 000-000.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318(5857): 1737-1742.
- Hughes, T. P., & Connell, J. H. (1999). Multiple stressors on coral reefs: A long-term perspective. *Limnology and oceanography*, 44(3part2), 932-940.
- Hughes, T.P. (1985). Life Histories and Population Dynamics of Early Successional Corals. *Proc 5<sup>th</sup>Int Coral Reef Symp*, 4: 101-106.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B., Roughgarden, J. (2003) Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science*, 301(5635): 929-933.

- Idjadi, J.A., Edmunds, P.J. (2006) Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Mar EcolProgSer*, 319: 117-127.
- Jones, G.P., McCormick, M.I., Srinivasan, M., Eagle, J.V. (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proc Natl AcadSci U S A*, 101(21): 8251-8253.
- Lesser, M.P. (2006) Oxidative stress in marine environments: Biochemistry and physiological ecology. *Ann Rev Physiol*, 68: 253–278.
- Lindquist, S. (1986) The heat-shock response. *Ann Rev Biochem*, 55: 1151-91.
- López-Pérez, A., Guendulain-García, S., Granja-Fernández, R., Hernández-Urraca, V., Galván-Rowland, L., Zepeta-Vilchis, R., López-López, D. (2016) Reef Community Changes Associated with the 2009-2010 El Niño in the Southern Mexican Pacific. *Pac Sci*, 70(2): 175-190.
- López-Pérez, R.A., Calderón-Aguilera, L.E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J.D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A.L., Herrero-Pérezrul, M.D., Hernández-Ramírez, H.A., Ahumada-Sempoal, M.A., Luna-Salguero, B.M. (2012) Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Mar Ecol*, 33(4): 407-416.
- Lourey, M.J., Ryan, D.A.J., Miller, I.R. (2000) Rates of decline and recovery of coral cover on reefs impacted by, recovering from and unaffected by crown-of-thorns starfish *Acanthasterplanci*: a regional perspective of the Great Barrier Reef. *Mar EcolProgSer*, 196: 179-186.
- Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H., & Van Woesik, R. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology letters*, 4(2), 122-131.

- Manzello, D.P. (2010) Coral growth with thermal stress and ocean acidification: lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs*, 29(3): 749-758.
- McClanahan, T. R. (2004). The relationship between bleaching and mortality of common corals. *Marine Biology*, 144(6), 1239-1245.
- McClanahan, T., Polunin, N., Done, T. (2002) Ecological states and the resilience of coral reefs. *ConservEcol*, 6(2): 18.
- McClanahan, T.R., Weil, E., Cortés, J., Baird, A.H., Ateweberhan, M. (2009) Consequences of Coral Bleaching for Sessile Reef Organisms. *In: van Oppen, M.J.H., Lough, J.M. (eds.), Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 121-138.
- Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. (2001-2002) Los corales del área protegida Los Arcos: Sobrevivir a impactos humanos y naturales. *Mexico*, 3(1-2): 86-91.
- Muscantine, L., Porter, J.W. (1977) Reef corals: Mutualistic Symbioses Adapted to Nutrient-Poor Environments. *BioScience* 27(7): 454-460.
- Nava, H., Carballo, J.L. (2013) Environmental factors shaping boring sponge assemblages at Mexican Pacific coral reefs. *Mar Ecol*, 34(3): 269-279.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., McArdle, D., McClanahan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner R.R., Jackson J.B.C. (2003) Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301(5635): 955-958.

- Patton, J.S., Abraham, S., Benson, A.A. (1977) Lipogenesis in the intact coral *Pocillopora capitata* and its isolated zooxanthellae: Evidence for a light-driven carbon cycle between symbiont and host. *Mar Biol*, 44(3): 235-247.
- Pérez-Vivar, T.L., Reyes-Bonilla, H., Padilla, C. (2006) Corales pétreos (Scleractinia) de las Islas Mariás, Pacífico de México. *Cienc Mar*, 32(2): 259-270.
- Podest, G.P., Glynn P.W. (1997) Sea-surface temperature variability in Panamá and Galápagos: Extreme temperatures causing coral bleaching. *J Geophys Res Oceans*, 102(C7): 1549-15759.
- Rasher, D.B., Hay, M.E. (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proc Nat Acad Sci U S A*, 107(21): 9683-9688.
- Reguero, M., García-Cubas, A. (1989) Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: sistemática y ecología (cuatro campañas oceanográficas). *In: Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*. Vol. 16. El Instituto, pp. 33-58.
- Reyes Bonilla, H., Pérez Vivar, T.L., Ketchum-Mejía, J.T. (1999) Distribución geográfica y depredación de *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México. *Rev Biol Trop*, 47(1-2): 273-279.
- Reyes-Bonilla, H., Calderón-Aguilera, L. E., Cruz-Piñón, G., López-Pérez, R. A., Medina-Rosas, P. (2010) Evaluación de la diversidad gama de corales arrecifales (Scleractinia) en el Pacífico de México. *Rev Mex Biodivers*, 81(1): 113-121.

- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J.D., Leyte-Morales G.E., Cupul-Magaña, A.L. (2002) Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coasts of México. *Coral Reefs*, 21: 368-372.
- Reyes-Bonilla, H., Escobosa-González, L.E., Cupul-Magaña, A.L., Medina-Rosas, P., Calderón-Aguilera, L.E. (2013) Estructura comunitaria de corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) en el arrecife coralino de Carrizales, Pacífico mexicano. *Rev Biol Trop*, 61(2): 583-594.
- Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, A. (1998) Biogeografía de los corales pétreos (scleractinia) del Pacífico de México. *Cienc Mar*, 24(2): 211-224.
- Robinson, G. (1985) The influence of the 1982-1983 El Niño on Galápagos Marine life. *In: Robinson, G., Del Pino, E.M. (eds.). El Niño in the Galápagos Island: The 1982-1983 Event.* Charles Darwin Foundation for the Galápagos islands, Quito, Ecuador. pp. 153-190.
- Rodríguez-Troncoso, A.P., Carpizo-Ituarte, E., Cupul-Magaña, A.L. (2010) Differential response to cold and warm water conditions in *Pocillopora* colonies from the Central Mexican Pacific. *J Exp Mar Biol Ecol*, 391(1): 57-64.
- Rodríguez-Troncoso, A.P., Carpizo-Ituarte, E., Pettay, D.T., Warner, M.E., Cupul-Magaña, A.L. (2014) The effects of an abnormal decrease in temperature on the Eastern Pacific reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *Mar Biol*, 161(1): 131-139.
- Sheppard, R.C.C., Davy, S.K., Pilling, G.M. (2010). *The Biology of Coral Reefs.* Oxford University Press, New York, NY. pp. 1-339.

- Smith, J.E., Shaw, M., Edwards, R.A., Obura, D., Pantos, O., Sala, E., Sandin, S.A., Smriga, S., Hataya, M., Rohwer, F.L. (2006) Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecol Lett*, 9(7): 835-845.
- TerBraak, C.J.F., Šmilauer, P. (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5) Microcomputer Power, USA.
- Tribollet, A., Golubic, S. (2011) Reef bioerosion: agents and processes. *In*: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, pp. 435–449.
- Wilkinson C., ed. (2002). Status of Coral Reefs of the World (Townsville, Queensland: Australian Institute of Marine Sciences)
- Wyrki, K. (1965) Corrientes superficiales del Océano Pacífico oriental tropical. *Comisión Interamericana del Atún Tropical*, 9(5): 295-304.