



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

**CRECIMIENTO EN EL CORAL HERMATÍPICO *Pseudodiploria strigosa*:
RELACIÓN CON LOS CICLOS LUNARES E IMPLICACIONES
ESCLEROCRONOLÓGICAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

BIOL. GABRIELA ANG MONTES DE OCA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

COMITÉ TUTORAL:

DRA. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

DR. GUILLERMO HORTA PUGA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA)

DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)

DR. PAUL BLANCHON
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(UNIDAD ACADÉMICA DE PUERTO MORELOS)



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México en especial al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por el apoyo para realizar mis estudios de maestría.

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

A Juan Pablo, por todo lo que me enseñó, por su apoyo y confianza durante el proyecto. Por ser un excelente tutor.

A todo mi comité tutorial: Susana, Guillermo, Roberto y Paul por sus comentarios y aportaciones que mejoraron notablemente al trabajo.

Al Servicio Académico de Meteorología y Oceanografía de la UASA del ICML de la UNAM, M. en C. Francisco Gerardo Ruiz Rentería y M. en C. José Edgar Escalante Mancera, por los datos de temperatura histórica de la laguna de Puerto Morelos.

A todos los integrantes del laboratorio de Esclerocronología: Mac, Blanca, Gaby Pecas, Nancy, Lorenzo, Alba, Aurora por su colaboración en distintos momentos de la tesis.

A las personas que me apoyaron en el trabajo de campo: Amauri, Luis, Roxane, Pepe y en especial a Guendo.

A mis compañeros de maestría que en su momento dieron alguna idea o sugerencias respecto a mi tema y con quien tuve la fortuna de compartir momentos maravillosos durante el posgrado (Alí, Hazel, Inti, Juan Barcenas, Maritza, Nadine, Nancy, Parme, Raúl, Rodrigo, Roger, Rosy ... y los que me falten)

A Miguel Ángel por lo que me has enseñado y por la simbiosis tan eficiente pero sobre todo por tu amor y apoyo tan valiosos.

A mi familia por todo lo que me enseñaron en la vida y que me hizo la persona que soy ahora.

Porque sin todos ustedes este trabajo no hubiera sido posible:

¡Muchas gracias!

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	5
ÍNDICE DE TABLAS	7
RESUMEN	8
INTRODUCCIÓN	10
Esqueleto coralino y bandeo de distinta densidad	10
Parámetros de crecimiento y errores de medición	11
Organismos modulares clonales	13
Esqueleto de coral y ciclos lunares	13
Características específicas de <i>Pseudodiploria strigosa</i>	15
OBJETIVO GENERAL.....	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
Muestreo	18
Temperatura del mar superficial (TMS)	19
Densitometría óptica: parámetros de crecimiento.....	19
Determinación del número de disepimentos por año y distancia entre ellos: parámetros de crecimiento.	20
Sub o sobrestimación de la tasa de calcificación	24
Extensión esquelética ligada a ciclos lunares	24
RESULTADOS	27
Muestreo.....	27
Temperatura del mar superficial (TMS)	27
Densitometría óptica: parámetros de crecimiento.....	29
Determinación del número de disepimentos por año y distancia entre ellos: parámetros de crecimiento.	32

Sub o sobrestimación de la tasa de calcificación.....	37
Extensión esquelética ligada a ciclos lunares	40
DISCUSIÓN.....	42
Disepimentos y ciclos lunares por año.....	42
Tasa de extensión esquelética.....	43
Distancia entre disepimentos.....	43
Disepimentos y ciclos lunares: escala de tiempo más exacta para obtener la tasa de extensión...	44
Medidas de colonias mantenidas en la laguna arrecifal	44
Tasa de calcificación: Sub o sobreestimaciones.....	45
Ciclos lunares e implicaciones esclerocronológicas.....	46
CONCLUSIONES	48
REFERENCIAS.....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. I Sección vertical del esqueleto de <i>Pseudodiploria strigosa</i> . Se observan los diseppimentos como placas horizontales depositadas en el esqueleto a medida que este se extiende verticalmente.	16
Fig. II Lajas de núcleos de <i>P. strigosa</i> del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, (PNAPM).	18
Fig. III Contacto fotográfico de radiografía de una laja de <i>Pseudodiploria strigosa</i> colectada en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo.	19
Fig. IV Gráfica de densidad vs distancia acoplada a su correspondiente imagen radiográfica de una laja de <i>Pseudodiploria strigosa</i>	20
Fig. V A) Laja de <i>Pseudodiploria strigosa</i> con su correspondiente radiografía. B) Bandas de alta densidad (HD) en negro y bandas de baja densidad (LD) en azul. La línea roja punteada indica el conteo de diseppimentos entre años C) Las líneas amarillas indican la medición de diseppimentos contiguos en una banda de alta densidad. Las flechas indican el giro que se hizo en la imagen para hacer la medición.	22
Fig. VI. Gráficas superpuestas de temperatura (TMS) y densidad esquelética para medir la extensión esquelética.	23
Fig. VII A) Muestras insertadas en tubos de PVC y mantenidas en condiciones ambientales naturales con su correspondiente aguja para mediciones posteriores. B) Placa de acrílico perforada en el centro, con una marca de referencia sobre la superficie de la colonia. C) Medición de las agujas asociada a lunas llenas y nuevas.	26
Fig. VIII Temperatura del Mar Superficial (°C) de enero de 1984 a mayo de 2011 de la laguna arrecifal del PNAPM	27
Fig. IX Número de meses más cálidos y fríos en Puerto Morelos en 28 años (1984-2011).	28
Fig. X Esquema del esqueleto de <i>Pseudodiploria strigosa</i> . Se observan los diseppimentos como espacios en blanco entre el espacio ocupado anteriormente por tejido (azul).	32
Fig. XI Medias de distancia entre diseppimentos en mm entre bandas de alta (HD) y baja densidad (LD) por laja de <i>Pseudodiploria strigosa</i> . Barras de error muestran la desviación estándar.	33
Fig. XII Medias de la tasa de calcificación anual ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) de <i>P. strigosa</i> utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO).	38
Fig. XIII. Tasa de calcificación media anual ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) de <i>P. strigosa</i> por laja, utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO).	39

Fig XIV Crecimiento lunar en mm de <i>Pseudodiploria strigosa</i> por fase lunar.....	40
Fig. XV Crecimiento lunar en mm de <i>Pseudodiploria strigosa</i> por muestra considerando ambas fases.	40
Fig. XVI Crecimiento lunar en mm de <i>Pseudodiploria strigosa</i> en meses de luna llena y meses de luna nueva.....	41

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Tasa de extensión esquelética media anual (cm año ⁻¹) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.	29
Tabla II. Densidad esquelética media anual (g cm ⁻³) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.	30
Tabla III. Tasa de calcificación media anual (g cm ⁻² año ⁻¹) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.	31
Tabla IV. Distancia media entre diseppimentos contiguos (en mm), entre bandas de alta (HD) y baja densidad (LD) por laja de <i>Pseudodiploria strigosa</i> . Desviación estándar (DS). Coeficiente de variación (CV).	32
Tabla V. Tasa de extensión esquelética media anual (cm año ⁻¹) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseppimentos por laja. Desviación estándar entre paréntesis.	34
Tabla VI. Densidad esquelética media anual (g cm ⁻³) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseppimentos por laja. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.	35
Tabla VII. Tasa de calcificación media anual (g cm ⁻² año ⁻¹) por laja en <i>Pseudodiploria strigosa</i> de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseppimentos por laja. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.	36
Tabla VIII. Porcentaje de sobre o sub estimación de la tasa de calcificación media anual (g cm ⁻² año ⁻¹) de <i>P. strigosa</i> utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO). Máximos y mínimos en negrillas.	37
Tabla IX. Porcentaje de sobre o sub estimación de la tasa de calcificación media anual (g cm ⁻² año ⁻¹) por laja de <i>P. strigosa</i> utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO). Máximos y mínimos en negrillas.	38

RESUMEN

Los esqueletos de corales masivos presentan un patrón de bandeo de distinta densidad ($\text{g CaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) que permite fecharlos y utilizarlos como indicadores paleoambientales. Con el análisis de dicho patrón se pueden estimar dos parámetros de crecimiento anuales: las tasas de extensión (cm año^{-1}) y de calcificación ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Dado que la tasa de calcificación es reflejo de un proceso metabólico que requiere de energía, es la que mejor refleja las variaciones ambientales a las que está sujeto el organismo. Esta se calcula multiplicando dos determinaciones que se hacen de manera directa sobre el patrón de bandeo de distinta densidad: la tasa de extensión esquelética anual y la media de la densidad del esqueleto para cada año en particular. Recientemente se ha reportado que la determinación de la extensión esquelética mediante densitometría óptica no se ajusta necesariamente a los 12 meses del año, por lo que no refleja una escala de tiempo anual, dando como resultado sub- o sobreestimaciones de las tasas de calcificación. Así mismo, en especies del género *Orbicella* se ha sugerido que la formación de disepimentos (placas horizontales que se depositan en el esqueleto a medida que este se extiende verticalmente) está relacionada con los ciclos lunares y que el número y distancia entre estas estructuras reflejan una escala de tiempo más exacta. El objetivo del presente trabajo fue analizar si la tasa de extensión esquelética en *Pseudodiploria strigosa*, es constante durante el transcurso del año y si la formación de sus disepimentos está ligada a los ciclos lunares. Para ello se siguió la formación de los disepimentos a lo largo de un año, se determinó el número de ellos formados y se midió la distancia entre disepimentos contiguos y su variabilidad usando radiografías y fotografías de lajas de *P. strigosa* obtenidas de ejemplares colectados en el arrecife de Puerto Morelos, Caribe mexicano. Así mismo, se midió el crecimiento vertical del pólipos en la especie de manera periódica ligado a ciclos lunares en fragmentos mantenidos en condiciones ambientales naturales. Los resultados indican que el número de disepimentos en *P. strigosa* (12.37 ± 0.62) y el número de lunas llenas por año coincide (12.60 ± 0.49). La distancia entre disepimentos presenta baja variabilidad para cada colonia estudiada (Coeficiente de Variación entre 0% y 5%), sin diferencias significativas durante la formación de las bandas de alta y de baja densidad (0.75 y 0.73 mm, respectivamente; $t = 2.18$, $p = 0.24$), por lo que se puede considerar una constante a lo largo del año. Por otro lado, el crecimiento en condiciones naturales no fue significativamente diferente entre ciclos lunares (ANOVA de una vía, $p > 0.05$). Los resultados obtenidos validan la hipótesis planteada, por lo que se concluye que la tasa anual de extensión esquelética en *P. strigosa* es una constante determinada por la formación de sus disepimentos, cada uno de ellos en un ciclo lunar. Este análisis ha identificado el proceso biológico que determina el crecimiento vertical del esqueleto de coral, la formación de disepimentos, y su fuerte asociación con los ciclos lunares. Estos resultados suponen una mejora notable en el análisis esclerocronológico del

esqueleto de coral, pues se puede fechar con mucha mayor precisión la variabilidad anual de la densidad de CaCO_3 y, por tanto, de la calcificación del coral, a partir de la determinación del crecimiento neto anual vertical del pólipo según el número de ciclos lunares transcurridos y la distancia entre cada disepimento. Comparando estas nuevas estimas con la técnica radiográfica y densitometría óptica se determinó que este método, comúnmente usado, sobreestima la tasa de calcificación. Se concluye por tanto que la determinación del número de disepimentos como estructuras modulares repetitivas del esqueleto de coral y ligadas a un ciclo lunar (28 días aproximadamente), brinda una mayor fortaleza a la determinación del crecimiento vertical del coral y, en consecuencia, al análisis esclerocronológico de su esqueleto. Estimas erróneas de la producción anual de carbonatos pueden ser corregidas con una mayor precisión en la delimitación de cada año (12-13 ciclos lunares o número de disepimentos).

INTRODUCCIÓN

Esqueleto coralino y bandeo de distinta densidad

Los corales escleractínios hermatípicos construyen su esqueleto a partir de la precipitación controlada de un mineral de carbonato de calcio (CaCO_3) en forma cristalina de aragonita. Éste esqueleto es importante en términos esclerocronológicos ya que nos permite determinar la edad de la colonia y utilizarlo como indicador paleoambiental; ya que se forman bandas de densidad diferenciadas de manera análoga a los anillos de crecimiento de los árboles (Dodge y Thomson, 1974; Goreau et al., 1979; Dodge et al., 1992; Barnes y Lough, 1993). Éstas bandas fueron inicialmente descritas por Knutson et al. (1972) como un patrón de crecimiento anual en el esqueleto de algunos corales escleractínios, las cuáles podían ser identificadas y medidas en pares de bandas de alta y baja densidad mediante técnicas radiográficas.

Debido al lento crecimiento coralino (Helmle et al., 2000), y a la fuerte dependencia ambiental de la formación de las bandas de densidad, la variación del patrón de bandas es un poderoso indicador ambiental que nos permite obtener registros continuos de resolución temporal tanto a escala mensual como interanual, con series temporales de hasta cientos de años (Lough y Barnes, 1990; Cruz-Piñon, 2003; Gill et al., 2006; Carricart-Ganivet, 2007; Wórum, 2007; Saenger et al., 2009; Carricart-Ganivet, 2011). Así pues, el bandeo de distinta densidad en corales ha sido considerado como una herramienta muy valiosa para reconstruir el pasado ambiental y las condiciones climáticas en distintas zonas geográficas durante largos períodos de tiempo ya que pueden relacionarse con eventos cíclicos anuales al registrar la variación de una o más condiciones ambientales proporcionando así un marco contextual cronológico (Bradley, 1999) y permitiendo evaluar la influencia de estas condiciones en los mecanismos e historia de crecimiento del esqueleto coralino y sus respectivas tasas de crecimiento (Weber et al., 1975; Helmle et al., 2000; Wórum et al., 2007; Carricart-Ganivet, 2007). La obtención de información ambiental a través del análisis esclerocronológico de los esqueletos de coral, es de gran importancia en el entorno marino en general y en particular el de los trópicos, ya que estos ambientes

están pobremente representados por otro tipo de indicadores (Dodge et al., 1992; Barnes y Lough, 1993, 1996).

Parámetros de crecimiento y errores de medición

Del análisis del patrón de bandeo de distinta densidad en el esqueleto de coral se obtienen dos parámetros de crecimiento anuales, el primero al incremento en el tamaño de la colonia debido a la extensión lineal medida como tasa de extensión (cm año^{-1}), es decir al incremento en el crecimiento vertical del pólip, y el segundo al incremento en masa del esqueleto debido a la calcificación anual ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) es decir la producción anual de carbonato. (Carricart-Ganivet, 2011). Esta última se calcula multiplicando la densidad media anual ($\text{gCaCO}_3 \text{ cm}^{-3}$) por la tasa de extensión anual (Dodge y Brass, 1984):

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

Estos parámetros de crecimiento nos brindan información respecto al crecimiento del esqueleto coralino que tienen distintas especies de corales. Las variaciones en el esqueleto coralino son controladas por la disponibilidad de energía en la depositación activa del carbonato de calcio (tasa de calcificación) (Fang et al., 1989; Colombo-Pallotta et al., 2010) y por la manera en que este material es usado para construir el esqueleto de coral (Carricart-Ganivet y Merino, 2001), dando como resultado dos diferentes estrategias de crecimiento. La primera, como en el caso de los corales del género *Porites*, consiste en derivar los recursos extra de calcificación en incrementar la extensión esqueletal, lo que le permite ocupar un mayor espacio tan rápido como sea posible. En la segunda, representada por los corales pertenecientes al complejo de especies hermanas del género *Orbicella* (*O. annularis*, *O. faveolata* y *O. franksi* = *Montastraea annularis*, *M. faveolata* y *M. franksi*, sensu Budd et al., 2012) y a *Montastraea cavernosa*, la inversión de recursos extras de calcificación es para construir esqueletos más densos (Carricart-Ganivet, 2004; Carricart-Ganivet, 2007).

La tasa de extensión esqueletal es el parámetro de crecimiento más comúnmente reportado y uno de los más usados tanto como indicador climático, como para evaluar las características del crecimiento coralino a través de gradientes

ambientales (Dodge y Vaišnys, 1975; Hudson, 1981; Huston, 1985; Tomascik y Sander, 1985; Carilli et al., 2010).

Dependiendo de la arquitectura esquelética (i.e. forma de crecimiento adoptada por cada especie de coral en particular), el crecimiento vertical neto anual (la tasa de extensión anual) y la densidad esquelética media anual pueden variar aunque el coral presente producciones anuales de carbonato similares (tasa de calcificación anual) (Carricart-Ganivet, 2007, 2011). Dado que la calcificación coralina es un proceso fisiológico que requiere energía para la depositación de carbonato de calcio en el esqueleto coralino (Colombo-Pallotta et al., 2010), se espera que ésta última sea más alta cuando las condiciones ambientales son óptimas para la acreción de CaCO_3 (Carricart-Ganivet, 2007). Así, la tasa de calificación anual es un proceso regulado fisiológicamente en los corales simbióticos por lo que exhibe mejor las condiciones ambientales a las que está sujeto el organismo, por lo que esta debería ser utilizada como un indicador ambiental ya que es el parámetro de crecimiento que parece reflejar mejor el registro ambiental dándonos información acerca de cómo los corales “sienten” su ambiente (Carricart-Ganivet, 2011).

El patrón de bandas de distinta densidad ha sido utilizado en diversos estudios como registros ambientales anuales (Knutson et al., 1972, Dodge y Thomson, 1974; Dodge et al., 1992; Barnes y Lough, 1993), sin embargo, se ha reportado que la medición de la extensión esquelética mediante densitometría óptica puede registrar variaciones en el número de meses por año, es decir que cada supuesto año medido contenga más o menos de 12 meses (“soft years”, ver Lough y Barnes, 1990). Por lo que cualquier error asociado con la medición de la tasa de extensión, como en el caso de *Orbicella* spp, podría resultar en una sobre o subestimación de los valores de la tasa de calcificación (Carricart-Ganivet, 2011). Así, la utilidad del análisis esclerocronológico para estimar la tasa de calcificación anual, y su fortaleza como indicador ambiental podrían resultar fuertemente afectadas, con severas consecuencias para la descripción de patrones climáticos en los trópicos.

Para obtener una reconstrucción más detallada y confiable sobre el clima en el pasado a partir de los esqueletos de coral es necesario primero entender la forma en

que éstos crecen e incorporan la información (Barnes et al., 1995). Es por ello que identificar las bases de la formación de bandas de densidad del esqueleto de los corales es un paso necesario y esencial para interpretar con exactitud el registro cronológico (Barnes y Lough, 1993; Barnes y Devereux, 1988; Helmle et al., 2000).

Organismos modulares clonales

El proceso de calcificación del esqueleto coralino muestra una tendencia de crecimiento de organismos modulares clonales, es decir el crecimiento de un individuo viene dado por la repetición de unidades morfológicas iterativas, como ocurre en los organismos fotosintéticos pluricelulares, desde las algas, plantas terrestres y pastos marinos que crecen por la reiteración de un conjunto limitado de módulos (Duarte et al., 1994). El intervalo de aparición de cada módulo se conoce como intervalo de plastocrono (IP) y puede servir como unidad fundamental de tiempo para conocer la edad de un organismo (Erikson y Michelini, 1957; Duarte et al., 1994). La descripción de la edad de una población ha permitido trasladar el análisis demográfico de poblaciones humanas a las comunidades vegetales tanto terrestres (Sarukán 1978) como acuáticas (Duarte et al., 1994).

En base a esta aproximación metodológica se infirió que los disepimentos, bloques básicos de construcción horizontal que ayudan a formar el “piso” de cada coralito (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010), pueden considerarse como la unidad modular de crecimiento vertical básica del pólipo. Los disepimentos se depositan de manera continua lo que permite asociar la aparición de un módulo estructural del coral a un intervalo de tiempo conocido y constante (i.e. intervalo de plastocrono, Erikson y Michelini, 1957) análogo al crecimiento modular de las especies vegetales. Por ello, la información básica que se debe obtener para realizar este análisis es el intervalo de tiempo transcurrido entre la generación de dos disepimentos consecutivos, así como la distancia entre ellos.

Esqueleto de coral y ciclos lunares

Las relaciones entre las bandas de densidad, las estructuras esqueléticas y los ciclos lunares han sido reportadas con anterioridad en diferentes géneros

(**Montastraea**: Dávalos-Dehullu et al., 2008; **Orbicella**: Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010; Carricart-Ganivet, 2011; **Porites**: Reuter, 2005; Barnes and Lough 1993; Taylor et al., 1993; **Pseudodiploria**: Helmle et al., 2000). Así, los ciclos lunares ejercen una influencia física y biológica en la vida del planeta a diferentes escalas y han sido relacionados con distintos procesos y ritmos biológicos en organismos marinos a distintos niveles, etapas reproductivas y de reclutamiento, así como en su crecimiento y comportamiento los cuáles se asocian con una fase lunar en particular principalmente alrededor de la luna llena (para datos completos ver Tabla I de Rotman, 2004).

Este bandeo de distinta densidad así como el crecimiento rítmico de ciertas estructuras ha sido ampliamente considerado como reflejo de una variación cíclica en la depositación del carbonato de calcio por el pólipos del coral en respuesta a distintos eventos medioambientales de distinta duración.

Así en 1974 Buddemeier especuló que las finas bandas encontradas dentro del bandeo de crecimiento anual eran formadas bajo un control lunar. Por otro lado Barnes y Lough (1989, 1990) señalaron que los diseamientos (placas horizontales depositadas en el esqueleto a medida que este se extiende verticalmente) mostraron una agrupación periódica dentro de un bandeo de densidad anual en *Porites lobata*. Mientras que Taylor et al., (1993) asociaron los diseamientos de *Porites* a una periodicidad lunar. Así mismo, Winter et. al. (2000), sugirieron que la formación de diseamientos en *O. faveolata* del Atlántico podría estar relacionada a ciclo lunares. Adicionalmente, desde la década de los 60's algunos autores señalan que los corales fósiles contienen patrones de crecimiento sincronizados con ciclos diarios, meses lunares y ciclos solares anuales (Wells, 1963 y Runcorn, 1966, Scrutton, 1970 y Reuter et al., 2005).

En 2006 Gill et al. propusieron una segunda fase de formación esquelética en *O. faveolata*, un bandeo a microescala que podría reflejar ciclos diarios de secreción de carbonato de calcio, regulado por un ciclo externo diurno (temperatura, luz, mareas) o semidiurno (mareas). Además en algunos corales ha sido reportado que la máxima extensión esquelética a lo largo del eje de crecimiento primario toma lugar en la noche

(Vago et al., 1997); de este modo, los estudios mencionados anteriormente hacen referencia a otros periodos de formación de bandeos dentro del patrón de bandeos de densidad anual lo cual sugiere la posibilidad de que otros factores además de la temperatura y la luz puedan influir en el proceso de calcificación.

En 1993 Barnes y Lough propusieron que la formación de diseptos en especies masivas del género *Porites* estaba asociado a un tipo de bandeos fino en el esqueleto y sugirieron que el levantamiento del tejido era alrededor de la luna llena. Así mismo, Rotman (2004) evaluó las tasas de cambio en el grosor del tejido de *Porites* masivos sobre meses lunares y sus resultados mostraron que la formación de diseptos en este género se da alrededor de la luna llena.

En especies del género *Orbicella*, Dodge et al., (1992) analizaron el bandeos de densidad en *O. annularis* del Sur de Florida y Golfo de México sin encontrar variaciones significativas en la distancia entre diseptos. Esto concuerda con datos reportados para las tres especies hermanas de *Orbicella* y *M. cavernosa* (Dávalos-Dehullu et al., 2008) creciendo a la misma profundidad en Mahahual, Caribe mexicano, en las cuales el espacio entre los diseptos de la endo y exoteca resultó sin cambios a lo largo de las bandas de alta y baja densidad. Así mismo se ha sugerido que la formación rítmica de diseptos está relacionada con los ciclos lunares y que el número y distancia entre estos es una mejor escala de tiempo que permite obtener un registro de crecimiento más exacto. (Dávalos-Dehullu et al., 2008; Winter y Sammarco, 2010; Carricart-Ganivet, 2011).

Características específicas de *Pseudodiploria strigosa*

Pseudodiploria strigosa (= *Diploria strigosa*, *sensu* Budd et al., 2012) es un coral arrecifal común perteneciente a la Familia Faviidae, de gran relevancia ecológica en el Atlántico Occidental (Goreau, 1959). Habita preferentemente aguas someras desarrollando esqueletos masivos con pólipos en series lineales de forma meandroide, separados por un muro llamado teca. Los pólipos adyacentes comparten una teca en común, por lo que no presentan estructuras exotocales (Veron, 2000). Su esqueleto presenta el patrón de bandeos de distinta densidad por lo que es

potencialmente una especie de interés para el análisis esclerocronológico. Helmle et al., (2000), realizaron un análisis de la arquitectura del esqueleto y las bandas de densidad en esta especie, encontrando que el patrón de bandeo de distinta densidad se debe fundamentalmente a cambios en el grosor de la columela y los septos. Al igual que las especies del género *Orbicella*, durante el crecimiento vertical de *P. strigosa* el tejido de los pólipos no penetra las estructuras esqueléticas por lo que la formación de la banda de alta densidad es inmediata. No se trata de una especie de esqueleto poroso por lo que es además muy probable que esta especie tenga la misma estrategia de crecimiento que las del género *Orbicella* y *M. cavernosa* (Carricart-Ganivet, 2007) (Fig. I).

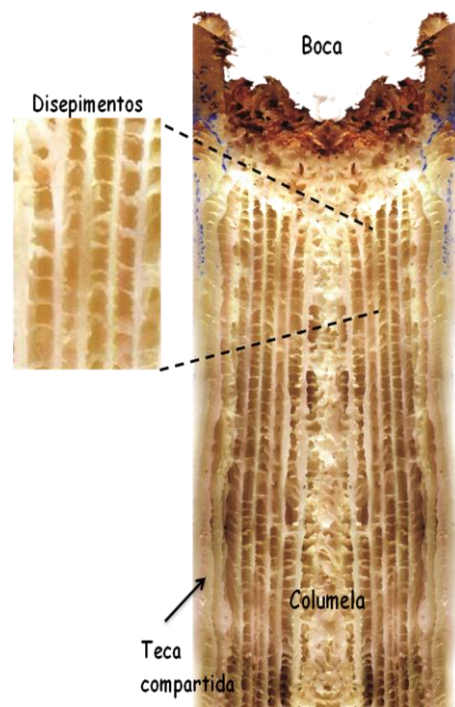


Fig. I Sección vertical del esqueleto de *Pseudodiploria strigosa*. Se observan los disepimentos como placas horizontales depositadas en el esqueleto a medida que este se extiende verticalmente.

HIPÓTESIS

La formación de diseamientos en *Pseudodiploria strigosa* está ligada a los ciclos lunares y la distancia entre estas estructuras es constante durante el año, similar a lo descrito para *Orbicella* spp. y *M. cavernosa* ya que esta especie forma la banda de alta densidad de forma inmediata, tiene un esqueleto sólido y que sus recursos extra de calcificación son usados para aumentar la densidad del esqueleto.

OBJETIVO GENERAL

Investigar si la tasa de extensión esquelética en *P.strigosa* es constante durante el transcurso del año y si la formación de sus diseamientos está ligada a ciclos lunares.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener núcleos de *P.strigosa* en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos de una profundidad de ~3 m.
- Obtener las tasas de extensión y calcificación a través del patrón anual de distinta densidad en el esqueleto mediante la técnica radiográfica convencional y densitometría óptica.
- Medir la distancia entre diseamientos contiguos y relacionar el número de diseamientos formados anualmente con los ciclos lunares anuales.
- Medir las tasas de extensión esquelética anual de los núcleos de *P. strigosa* colectados, a partir de medidas indirectas, utilizando la relación entre el número de diseamientos y el número de ciclos lunares por año y calcular las tasas de calcificación, apoyándose en la densitometría óptica.
- Medir a partir de medidas directas la extensión esquelética de manera periódica ligada a ciclos lunares en muestras del coral *P. strigosa* mantenidas en condiciones ambientales naturales durante el verano y el invierno.
- Contrastar los valores de tasa de calcificación anual obtenidos a partir de la técnica de densitometría óptica y la técnica del número de diseamientos y el número de ciclos lunares por año.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Entre septiembre de 2010 y enero de 2011, se obtuvieron 10 núcleos de colonias de *P. strigosa* creciendo a una profundidad de ~3 m en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, PNAPM (20° 52' N y 86° 51' W), el cual pertenece al Sistema Arrecifal Mesoamericano, que se extiende de manera discontinua desde Isla Contoy, al norte del estado de Quintana Roo, hasta el Golfo de Honduras.

Cada núcleo, de 3 cm de diámetro y 38 cm de largo, se obtuvo en dirección del eje máximo de crecimiento usando un barril con filo diamantado integrado a un taladro neumático de mano. Una bola de polietileno fue insertada dentro del hoyo producido por la extracción del núcleo para prevenir la bioerosión por organismos perforadores de rocas y proveer un sustrato duro sobre el cual el coral pudiera seguir creciendo (Wórum et al., 2007).

De cada núcleo, se obtuvo una laja de ~ 7 mm de grosor con la ayuda de una sierra con filo diamantado para cortar roca, la cual se lubrica con agua. Posteriormente, las lajas fueron lavadas con agua dulce a chorro, blanqueadas en una solución de hipoclorito de sodio al 10% (cloro comercial) por 24 h y secadas a 80 °C por 48 h en un horno de laboratorio (Fig. II).



Fig. II Lajas de núcleos de *P. strigosa* del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, (PNAPM).

Temperatura del mar superficial (TMS)

Se utilizaron registros de la variación de la temperatura superficial del agua (TMS) de la laguna realizados por el Servicio Académico de Meteorología y Oceanografía de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA), ICMYL, UNAM. Este servicio nos facilitó una base de datos de medias mensuales y anuales de TMS de enero de 1984 a mayo de 2011. Los registros se tomaron siguiendo el protocolo Nivel I de CARICOMP (Rodríguez-Martínez et al., 2010) y midiendo diariamente la temperatura del agua de la laguna arrecifal del PNAPM a una profundidad de ~ 2.5 m.

Densitometría óptica: parámetros de crecimiento.

Para revelar las bandas de densidad esquelética, una vez secas las lajas fueron radiografiadas usando una máquina convencional de rayos-X (GE Hungay Rt. Medical Systems). Se eligieron aquellas condiciones de exposición con las que se obtuvieron radiografías con el mayor contraste y con la reproducción más exacta de las variaciones internas en densidad: 63 kilovoltaje, 12.5 miliamperaje, a una altura de 1.93 m (Fig. III). Las radiografías fueron digitalizadas a 75 dpi mediante un digitalizador Kodak DirectView Classic CR System. En cada radiografía se incluyó una barra de aluminio para corregir el efecto tacón, causado por una variación en intensidad de los rayos-X a lo largo del eje cátodo-ánodo, se usó también una cuña de aragonita (*Tridacna máxima*) como estándar para obtener series de densidad absoluta (g cm^{-3}) vs distancia en las lajas del coral siguiendo la técnica de densitometría óptica para imágenes digitalizadas propuesta por Carricart-Ganivet y Barnes (2007). Las radiografías digitalizadas fueron analizadas mediante el programa de procesamiento de imágenes : Image J 1.46 (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>).

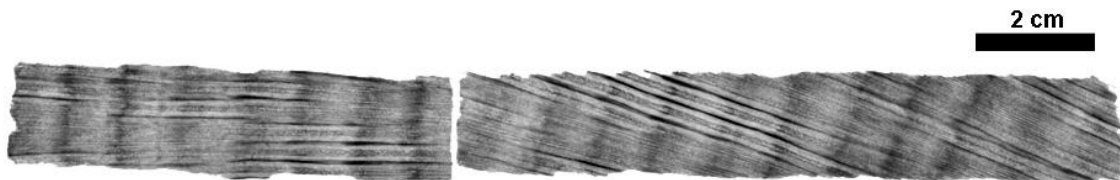


Fig. III Contacto fotográfico de radiografía de una laja de *Pseudodiploria strigosa* colectada en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo.

Fechado de muestras

Conociendo la fecha de colecta, cada laja fue fechada de manera retrospectiva con las series de densidad absoluta vs distancia, asumiendo que el año corresponde a un pico de máxima densidad (verano) y un valle de mínima (invierno) (Dodge y Brass, 1984). De acuerdo a la técnica de densitometría óptica (Carricart-Ganivet y Barnes, 2007) se obtuvieron las tasas de extensión esqueletal anual midiendo la distancia de pico a pico contiguo de densidad en cada serie y las tasas de calcificación fueron calculadas para cada año multiplicando la tasa de extensión por la media de densidad correspondiente (entre pico y pico) (Fig. IV).

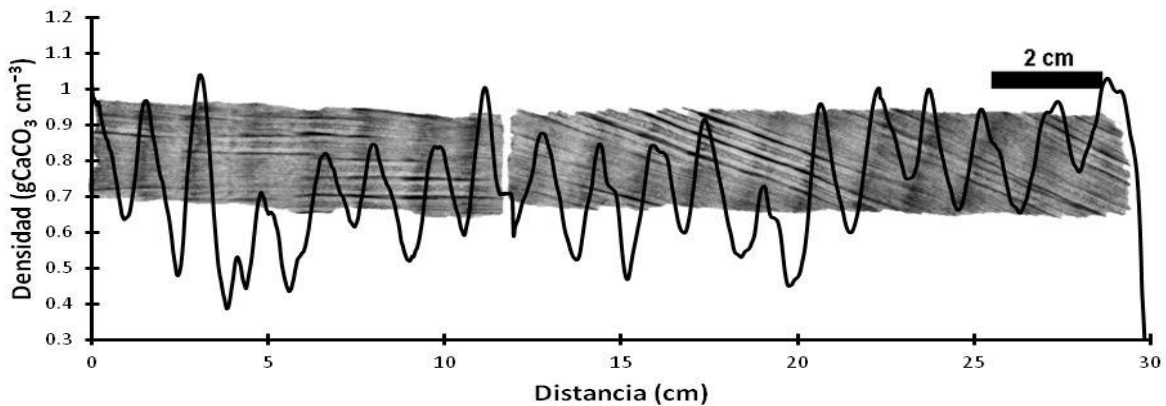


Fig. IV Gráfica de densidad vs distancia acoplada a su correspondiente imagen radiográfica de una laja de *Pseudodiploria strigosa*.

Determinación del número de disepimentos por año y distancia entre ellos: parámetros de crecimiento.

Cada laja se escaneo para obtener una serie de imágenes que fueron acopladas con su correspondiente imagen radiográfica con ayuda del programa Adobe Photoshop CS3. Así, una vez ubicadas las bandas de distinta densidad e identificados los años en las imágenes escaneadas, se procedió a contar el número de disepimentos por año y a medir la distancia entre ellos en zonas de banda de alta densidad y de banda de baja densidad. Para contar el número de disepimentos por año, se seleccionaron transectos que mostraron los componentes de la estructura

esqueletal de la manera más clara y, en el caso de las lajas donde las líneas de diseppimentos no estaban claras, se utilizó un mini taladro Dremel Multipro Cordless para desgastar parte de las estructuras y dejar expuestos los diseppimentos para su conteo. La distancia entre diseppimentos en zonas banda de alta y baja densidad se midió con ayuda del programa Image J. Dichas distancias se midieron del punto medio de un diseppimento al punto medio del diseppimento contiguo (Fig. V).

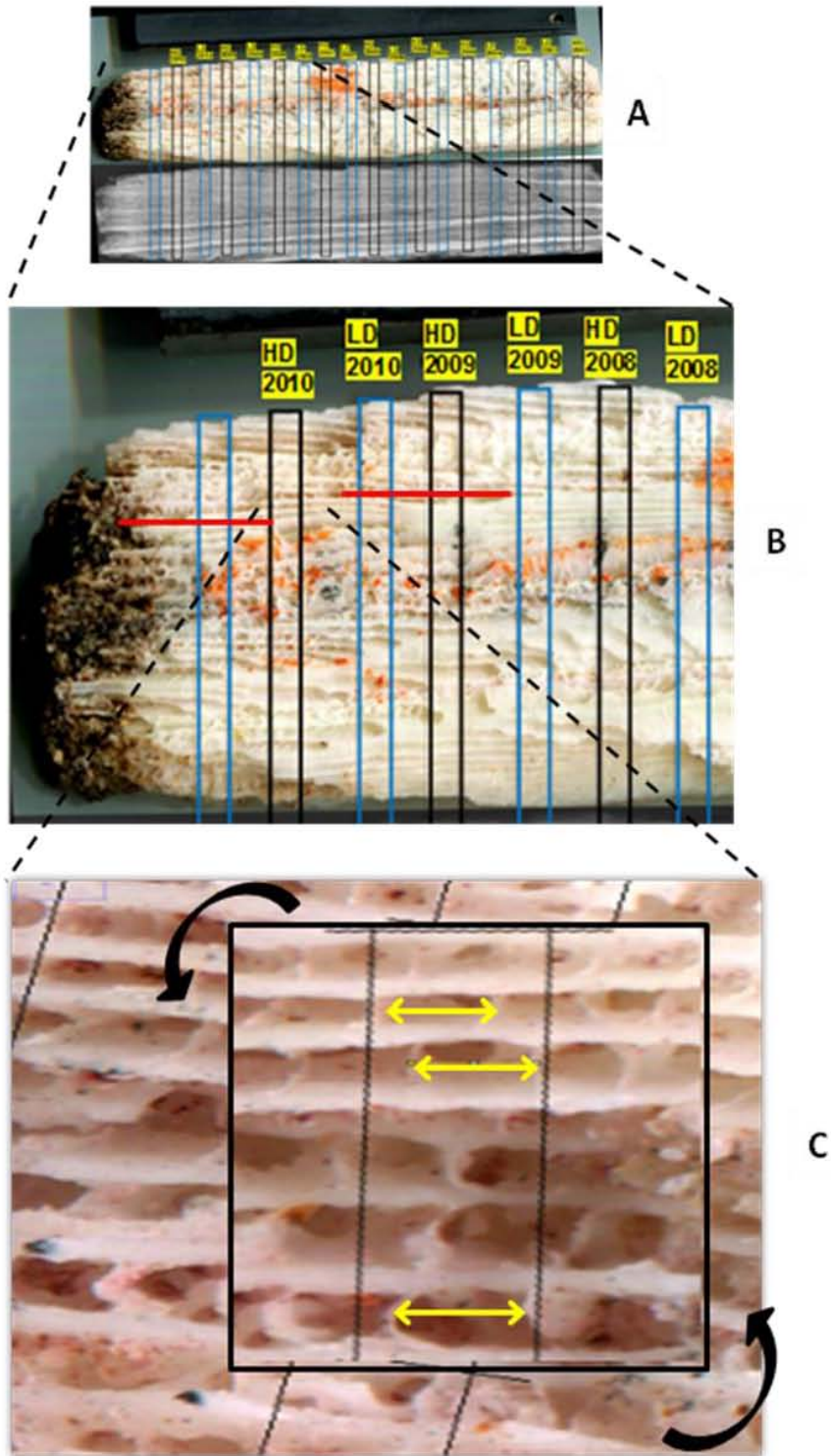


Fig. V A) Laja de *Pseudodiploria strigosa* con su correspondiente radiografía. B) Bandas de alta densidad (HD) en negro y bandas de baja densidad (LD) en azul. La línea roja punteada indica el conteo de disepimientos entre años C) Las líneas amarillas indican la medición de disepimientos contiguos en una banda de alta densidad. Las flechas indican el giro que se hizo en la imagen para hacer la medición.

La tasa de extensión esquelética anual se obtuvo utilizando la distancia media de los disepimentos por laja y el número de lunas llenas para cada año, el cual resultó equivalente al número de disepimentos (ver resultados). Se asumió que la máxima densidad en el año corresponde a la media mensual de temperatura más alta durante el mismo (agosto en el PNAPM). Así, la serie mensual de TMS se sobrepuso con las series de densidad absoluta vs distancia de cada laja haciendo coincidir el mayor número de picos anuales de densidad con el mayor número de agostos. De tal forma que fue posible obtener medias de densidad anuales entre agostos para cada serie (Fig. VI). La tasa de calcificación para cada año fue obtenida utilizando la media de densidad y la extensión esquelética correspondientes.

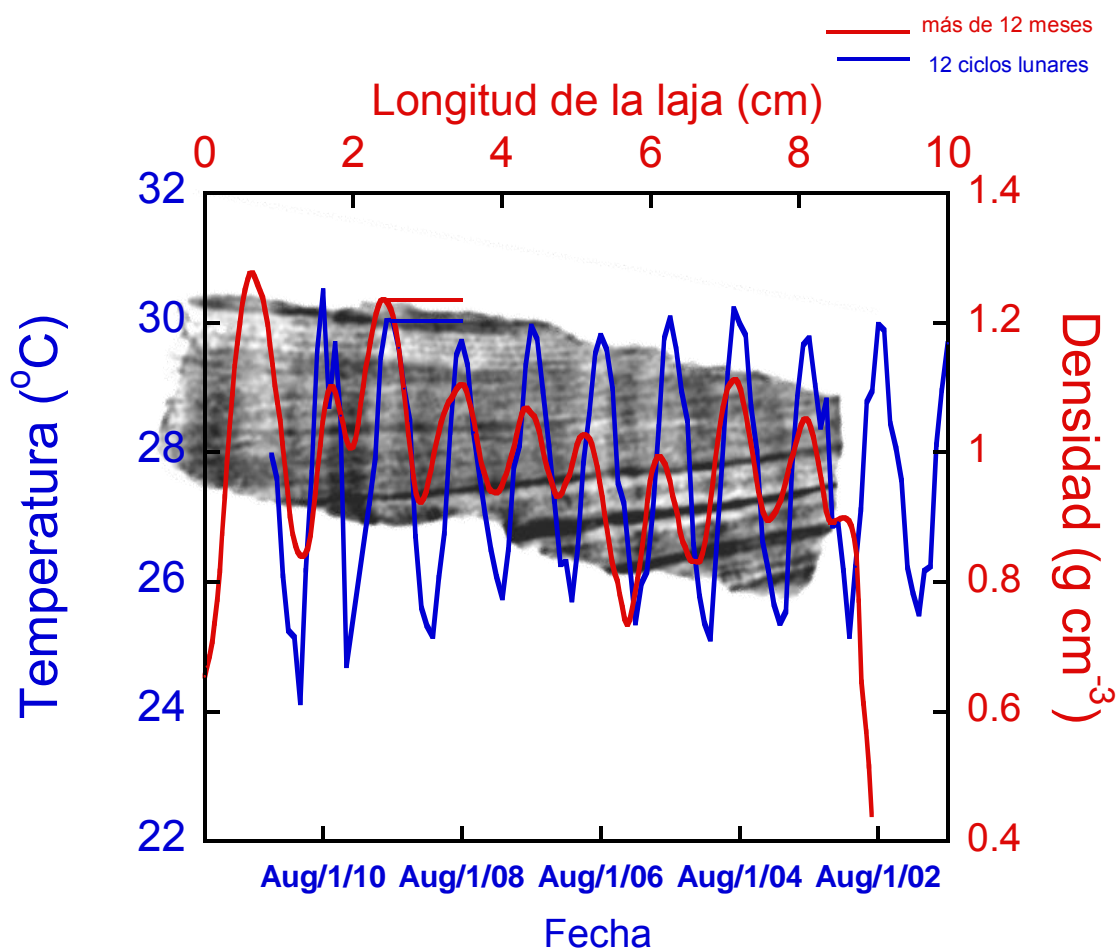


Fig. VI. Gráficas superpuestas de temperatura (TMS) y densidad esquelética para medir la extensión esquelética.

Sub o sobrestimación de la tasa de calcificación

El porcentaje de sub o sobrestimación de la tasa de calcificación obtenida mediante densitometría óptica con respecto a la obtenida utilizando el número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$S = (CDO / CDI - 1) \times 100$$

En donde,

S = porcentaje de sub o sobrestimación de la tasa de calcificación.

CDO = tasa de calcificación obtenida mediante densitometría óptica.

CDI = tasa de calcificación obtenida mediante número y distancia de diseppimentos.

Extensión esqueletal ligada a ciclos lunares

En mayo de 2012, la misma zona y a la misma profundidad donde fueron muestreados los núcleos para las lajas, usando un sacabocado integrado a un taladro neumático de mano, se obtuvieron núcleos de ~ 5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad a lo largo del eje máximo de crecimiento en cinco colonias de *P. strigosa*. Como en el caso de los núcleos para las lajas, también se colocó una bola de polietileno en los hoyos producidos por la extracción.

En el centro de cada núcleo, a lo largo del eje máximo de crecimiento, se clavó una aguja de acero quirúrgico de 70 mm de largo. Cada núcleo fue insertado y adherido con pegamento epóxico en un tubo de PVC para delimitar su crecimiento lateral. Las muestras fueron trasladadas al "SPA", zona con ~4 m de profundidad dentro de la laguna arrecifal, en donde el grupo de fotobiología de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos (UASA-UNAM) tiene distintas especies de corales creciendo en condiciones ambientales naturales o recuperándose de un tratamiento experimental en los mesocosmos. Para iniciar con las medidas de crecimiento, se esperaron dos meses para permitir la recuperación del tejido en los núcleos.

De manera asociada a lunas llenas y nuevas, de julio de 2012 a marzo de 2013, el extremo libre de cada aguja fue medido desde la punta de la misma hasta el borde de la colonia de coral con un vernier digital (0.01 mm de precisión; Mitutoyo[®], Mod. CD-6" CS). Para evitar que la punta del vernier dañara el tejido coralino, así como para que todas las mediciones fueran realizadas en el mismo lugar, se utilizó una placa de acrílico perforada en el centro y con una marca de referencia sobre la superficie de la colonia (Fig. VII).

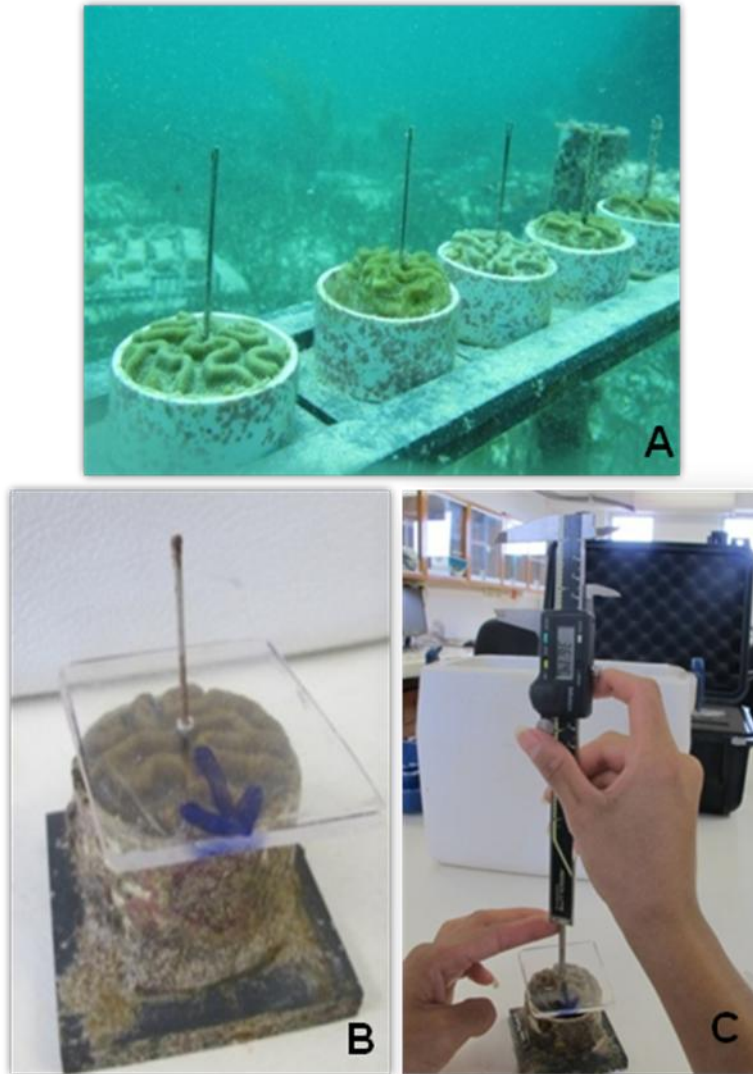


Fig. IV.7 A) Muestras insertadas en tubos de PVC y mantenidas en condiciones ambientales naturales con su correspondiente aguja para mediciones posteriores. B) Placa de acrílico perforada en el centro, con una marca de referencia sobre la superficie de la colonia. C) Medición de las agujas asociada a lunas llenas y nuevas.

RESULTADOS

Muestreo

Sólo seis radiografías de las lajas de los 10 núcleos obtenidos mostraron un claro patrón de bandeo de densidad (contraste entre las bandas de alta y baja densidad y sin cambio de dirección evidente del crecimiento a lo largo del eje máximo). El número de años registrado en las lajas fue de entre siete y 27 (Tablas I, II y III).

Temperatura del mar superficial (TMS)

Con la base de datos del registro de temperatura del agua superficial de la laguna, se obtuvo una descripción de la variación estacional de enero de 1984 a mayo de 2011. La media de temperatura para este periodo de 28 años es de $21.58 \pm 1.51^{\circ}\text{C}$ siendo los meses de agosto (16 agostos) y septiembre (siete septiembreres) los más cálidos y los meses de enero (11 eneros) y febrero (13 febreros) los de menores temperaturas (Fig. VIII y Fig. IX).

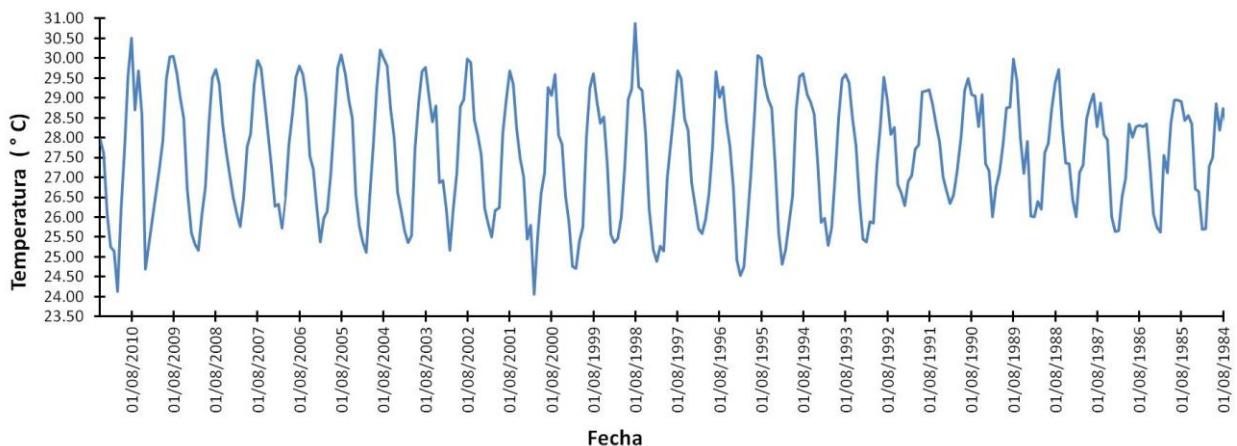


Fig. VIII Temperatura del Mar Superficial (°C) de enero de 1984 a mayo de 2011 de la laguna arrecifal del PNAPM

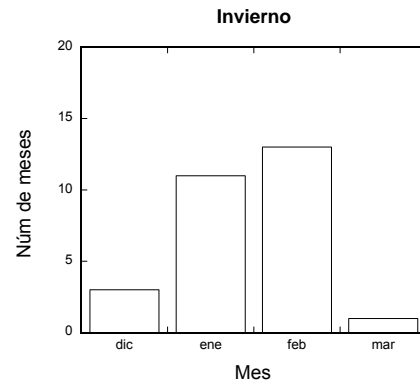
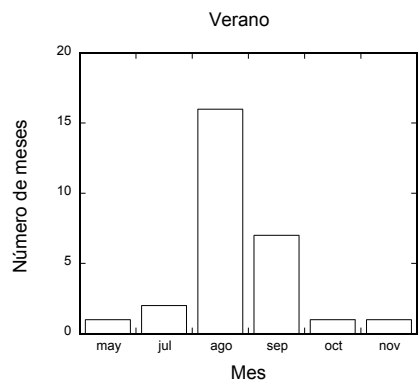


Fig. IX Número de meses más cálidos y fríos en Puerto Morelos en 28 años (1984-2011).

Densitometría óptica: parámetros de crecimiento.

La tasa de extensión esquelética obtenida mediante la técnica de densitometría óptica mostró una media anual para todas las lajas de 1.21 ± 0.23 cm año⁻¹. La extensión esquelética menor fue de 0.64 cm año⁻¹ para la laja P7 en 1993 y la extensión esquelética mayor fue de 2.17 cm año⁻¹ para la laja P6 en 1995. El valor medio de la tasa de extensión esquelética por laja varió entre 0.91 ± 0.13 cm año⁻¹, en la laja P12, y 1.60 ± 0.21 cm año⁻¹, en la laja P6 (Tabla I).

Tabla I. Tasa de extensión esquelética media anual (cm año⁻¹) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2011	1.22					1.22	1.05 (0.29)
2010	1.46	1.35	1.56	1.05		1.05	1.25 (0.23)
2009	1.29	0.95	1.73	1.56		1.22	1.27 (0.33)
2008	1.39	1.12	1.79	1.02		1.08	1.20 (0.35)
2007	0.91	1.02	1.39	1.25		0.98	1.09 (0.19)
2006	1.39	1.32	1.86	1.22		1.15	1.33 (0.29)
2005	0.95	1.08	1.29	1.08		1.05	1.07 (0.12)
2004	1.32	1.32	1.63	1.32		1.32	1.38 (0.14)
2003	1.15		1.63	1.22		1.32	1.33 (0.21)
2002	1.32		1.52	1.22			1.35 (0.16)
2001	1.08	1.05	1.46	1.19			1.19 (0.18)
2000	1.52	1.22	1.69	1.66	1.08		1.44 (0.27)
1999	0.98	1.42	1.59	1.05	0.91		1.19 (0.30)
1998	1.08	1.29	1.66	1.22	1.02		1.25 (0.25)
1997	1.15	1.15	1.42	1.12	0.88		1.14 (0.19)
1996	1.19	1.12	1.46	1.25	1.02		1.21 (0.17)
1995	1.35	1.39	2.17	1.69	1.08		1.54 (0.41)
1994	1.15	1.15	1.42	1.52	1.08		1.27 (0.19)
1993		1.49		0.64	0.98		1.04 (0.43)
1992		1.56		1.49	1.12		1.39 (0.24)
1991				1.19	0.91		1.05 (0.19)
1990				1.42	1.12		1.27 (0.22)
1989				0.95	0.71		0.83 (0.17)
1988				1.08	0.91		1.00 (0.12)
1987				1.15	0.81		0.98 (0.24)
1986				1.25	1.02		1.13 (0.17)
1985				1.42	1.05		1.24 (0.26)
1984				1.02	1.42		1.22 (0.29)
1983					1.02		1.02
Media	1.22(0.18)	1.24 (0.18)	1.60 (0.21)	1.23 (0.23)	1.06 (0.16)	0.91 (0.13)	1.21 (0.16)

La densidad esquelética mediante la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica mostró una media para todas las lajas de $0.91 \pm 0.11 \text{ g cm}^{-3}$. La densidad menor fue 0.60 g cm^{-3} para la laja P6 en el 2009 mientras que la densidad mayor fue de 1.20 g cm^{-3} para la laja P11 en 1983. La densidad esquelética fue de 0.73 g cm^{-3} para la laja P6, mientras que el mayor valor de este parámetro fue de 1.00 g cm^{-3} en las lajas P5 y P12 (Tabla II).

Tabla II. Densidad esquelética media anual (g cm^{-3}) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2011	0.80						0.96(0.15)
2010	0.72						0.91(0.17)
2009	0.91	1.18	0.60	0.66	0.92	1.01	0.88(0.22)
2008	1.06	1.13	0.61	0.73	0.96	1.00	0.91(0.20)
2007	0.93	1.08	0.73	0.77	1.06	0.88	0.91(0.15)
2006	0.92	0.96	0.69	0.61	0.97	0.94	0.85(0.15)
2005	0.91	0.99	0.76	0.65	0.96	0.99	0.88(0.14)
2004	0.85	0.93	0.76	0.70	0.89		0.83(0.09)
2003	0.92		0.69	0.70	0.91		0.81(0.13)
2002	0.91		0.68	0.68			0.75(0.13)
2001	0.84	1.03	0.75	0.77			0.85(0.13)
2000	0.88	1.05	0.67	0.61	0.80		0.80(0.17)
1999	0.98	0.96	0.63	0.79	0.85		0.84(0.14)
1998	1.07	0.87	0.78	0.84	0.92		0.90(0.11)
1997	1.00	0.93	0.86	0.72	0.99		0.90(0.11)
1996	1.03	1.01	0.80	0.77	1.02		0.93(0.13)
1995	0.93	0.98	0.82	0.87	0.95		0.91(0.07)
1994	0.98	0.93	0.88	0.75	0.93		0.90(0.09)
1993		0.93		0.72	0.95		0.87(0.13)
1992		1.01		0.78	0.94		0.91(0.12)
1991				0.91	0.95		0.93(0.03)
1990				0.96	0.99		0.97(0.02)
1989				1.05	1.03		1.04(0.01)
1988				0.99	1.06		1.02(0.05)
1987				0.98	1.04		1.01(0.04)
1986				0.91	1.05		0.98(0.10)
1985				0.86	0.94		0.90(0.05)
1984				1.03	0.87		0.95(0.11)
1983					1.20		1.20
Media	0.92(0.09)	1.00(0.08)	0.73(0.08)	0.80(0.13)	0.97(0.08)	1.00(0.07)	0.91(0.05)

La tasa de calcificación esquelética mediante la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica mostró una media para todas las lajas de $1.07 \pm 0.12 \text{ g cm}^{-2}\text{año}^{-1}$. La tasa de calcificación menor fue de $0.73 \text{ g cm}^{-2}\text{año}^{-1}$ para la laja P11 en 1989 y la tasa de calcificación mayor fue de $1.77 \text{ g cm}^{-2}\text{año}^{-1}$ para la laja P6 en 1995. El valor medio de la tasa de calcificación por laja varió entre $0.91 \pm 0.12 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, en la laja P12, y $1.23 \pm 0.16 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, en la laja P5 (Tabla III).

Tabla III. Tasa de calcificación media anual ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos obtenidas por la técnica de densitometría óptica. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2011	0.97				1.21	0.79	0.99(0.21)
2010	1.06	1.53	1.19	0.85	1.01	1.12	1.12(0.23)
2009	1.17	1.12	1.04	1.03	1.12	0.89	1.06(0.10)
2008	1.48	1.26	1.10	0.74	1.04	0.78	1.07(0.28)
2007	0.85	1.09	1.01	0.96	1.05	0.87	0.97(0.10)
2006	1.28	1.26	1.29	0.75	1.11	0.96	1.11(0.22)
2005	0.86	1.07	0.98	0.70	1.01	0.97	0.93(0.13)
2004	1.13	1.22	1.24	0.93	1.17		1.14(0.13)
2003	1.06		1.13	0.86	1.21		1.06(0.15)
2002	1.20		1.03	0.82			0.76(0.19)
2001	0.91	1.08	1.10	0.92			1.00(0.10)
2000	1.34	1.28	1.14	1.01	0.87		1.13(0.19)
1999	0.96	1.37	1.00	0.83	0.78		0.99(0.23)
1998	1.16	1.12	1.30	1.02	0.93		1.11(0.14)
1997	1.15	1.07	1.23	0.81	0.87		1.03(0.18)
1996	1.22	1.13	1.17	0.97	1.04		1.10(0.10)
1995	1.25	1.35	1.77	1.47	1.03		1.38(0.27)
1994	1.13	1.08	1.26	1.15	1.00		1.12(0.09)
1993		1.39		0.47	0.94		0.93(0.46)
1992		1.57		1.16	1.06		1.26(0.27)
1991				1.08	0.87		0.98(0.15)
1990				1.37	1.10		1.24(0.19)
1989				1.00	0.73		0.86(0.19)
1988				1.07	0.97		1.02(0.08)
1987				1.12	0.84		0.98(0.20)
1986				1.13	1.07		1.10(0.05)
1985				1.23	0.98		1.11(0.17)
1984				1.05	1.24		1.14(0.14)
1983					1.22		1.22
Media	1.12(0.17)	1.23(0.16)	1.17(0.18)	0.98(0.21)	1.02(0.13)	0.91(0.12)	1.07(0.12)

Determinación del número de disepimientos por año y distancia entre ellos: parámetros de crecimiento.

El número de disepimientos determinados fue de 12.37 ± 0.62 por año, coincidente con el número de lunas llenas por año, 12.60 ± 0.49 (Fig. X).

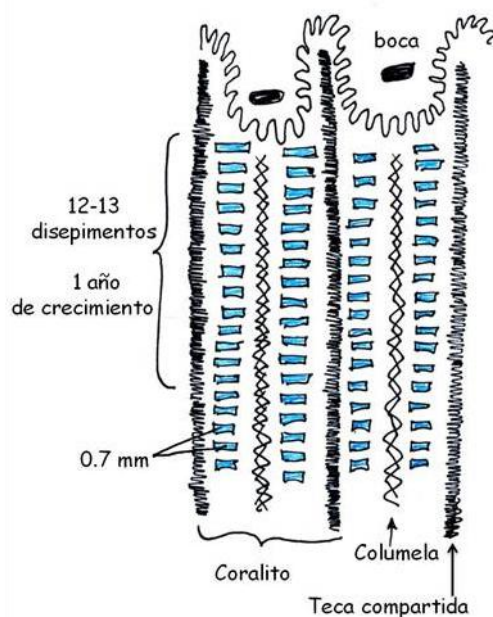


Fig. X Esquema del esqueleto de *Pseudodiploria strigosa*. Se observan los disepimientos como espacios en blanco entre el espacio ocupado anteriormente por tejido (azul).

La media de la distancia entre disepimientos fue de 0.74 ± 0.04 mm. La distancia entre disepimientos resultó sin cambios entre bandas de alta y baja densidad (0.75 ± 0.04 y 0.73 ± 0.04 mm, respectivamente; $t_{10.2} = 2.18$, $p = 0.24$); presentando un coeficiente de variación (%) entre 0% y 5%, con 2% en promedio. (Tabla IV y Fig. XI).

Tabla IV. Distancia media entre disepimientos contiguos (en mm), entre bandas de alta (HD) y baja densidad (LD) por laja de *Pseudodiploria strigosa*. Desviación estándar (DS). Coeficiente de variación (CV).

LAJA	HD	LD	MEDIA	DS	CV%
P4	0.73	0.68	0.71	0.04	5
P5	0.74	0.71	0.72	0.02	3
P6	0.79	0.77	0.78	0.02	2
P7	0.80	0.78	0.79	0.01	1
P11	0.75	0.75	0.75	0.00	0
P12	0.71	0.70	0.71	0.00	0
Media	0.75	0.73	0.74	0.01	2

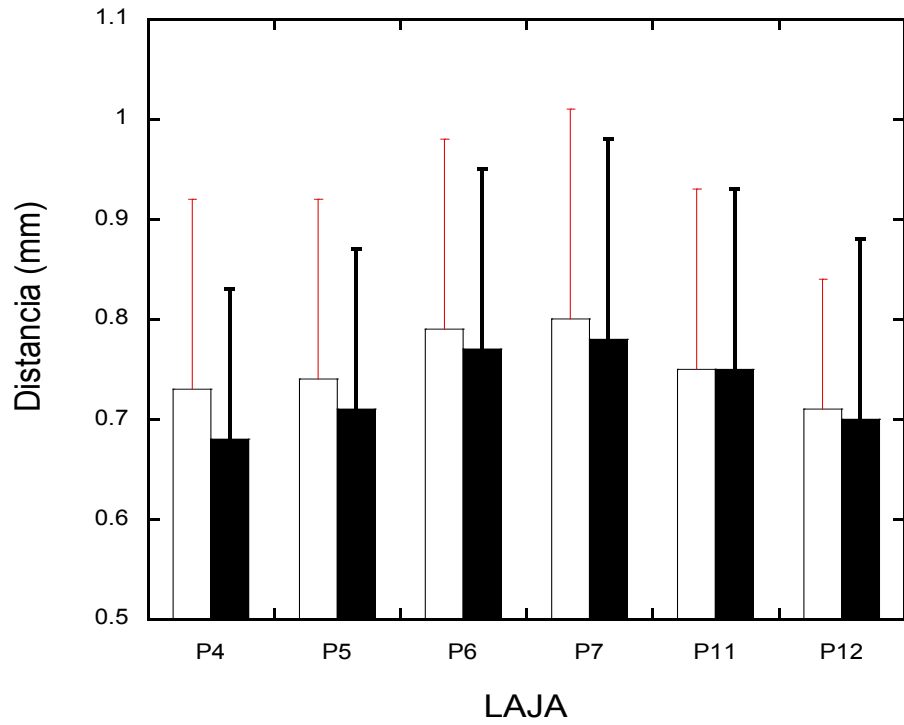


Fig. XI Medias de distancia entre disepimentos en mm entre bandas de alta (HD) y baja densidad (LD) por laja de *Pseudodiploria strigosa*. Barras de error muestran la desviación estándar.

La tasa de extensión esquelética anual utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja mostró una media para todas las lajas de $0.93 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$. La extensión esquelética menor fue de 0.85 cm año^{-1} para la laja P12 y la extensión esquelética mayor fue de 1.03 cm año^{-1} para la laja P7. El valor medio de la tasa de extensión esquelética por laja varió entre 0.87 cm año^{-1} , para la laja P12, y 0.97 cm año^{-1} , para la laja P7 (Tabla V).

Tabla V. Tasa de extensión esquelética media anual (cm año^{-1}) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja. Desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2011	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90	0.85	0.89(0.04)
2010	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97	0.92	0.97(0.04)
2009	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90	0.85	0.89(0.04)
2008	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90	0.85	0.89(0.04)
2007	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97	0.92	0.97(0.04)
2006	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90	0.85	0.89(0.04)
2005	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90	0.85	0.89(0.04)
2004	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.89(0.04)
2003	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
2002	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97		0.98(0.04)
2001	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
2000	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
1999	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97		0.98(0.04)
1998	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
1997	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
1996	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97		0.98(0.04)
1995	0.87	0.87	0.94	0.95	0.90		0.90(0.04)
1994	0.94	0.94	1.01	1.03	0.97		0.98(0.04)
1993		0.87		0.95	0.90		0.90(0.04)
1992		0.87		0.95	0.90		0.90(0.04)
1991				0.95	0.90		0.92(0.04)
1990				0.95	0.90		0.92(0.04)
1989				0.95	0.90		0.92(0.04)
1988				1.03	0.97		1.00(0.04)
1987				0.95	0.90		0.92(0.04)
1986				0.95	0.90		0.92(0.04)
1985				1.03	0.97		1.00(0.04)
1984							
1983							
Media	0.89(0.04)	0.89(0.03)	0.96(0.04)	0.97(0.04)	0.92(0.03)	0.87(0.03)	0.93(0.04)

La densidad esquelética utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja mostró una media para todas las lajas de $0.90 \pm 0.07 \text{ g cm}^{-3}$. La densidad esquelética menor fue de 0.93 g cm^{-3} para la laja P4, mientras que el mayor valor de este parámetro fue de 1.02 g cm^{-3} para la laja P12 (Tabla VI).

Tabla VI. Densidad esquelética media anual (g cm^{-3}) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2010	0.69	1.11	0.77	0.82	0.97	1.12	0.91(0.23)
2009	0.88	1.18	0.60	0.62	0.91	1.04	0.87(0.21)
2008	1.06	1.13	0.59	0.75	0.96	1.01	0.92(0.15)
2007	0.97	1.08	0.73	0.76	1.07	1.00	0.94(0.17)
2006	0.91	0.94	0.67	0.61	0.96	1.02	0.85(0.13)
2005	0.93	0.99	0.77	0.67	0.97	0.91	0.87(0.09)
2004	0.85	0.92	0.76	0.69	0.87		0.82(0.12)
2003	0.92		0.69	0.70	0.90		0.80(0.13)
2002	0.90		0.67	0.68			0.75(0.13)
2001	0.86	1.04	0.76	0.77			0.86(0.19)
2000	0.84	1.04	0.66	0.55	0.80		0.78(0.14)
1999	0.98	0.95	0.62	0.79	0.86		0.84(0.11)
1998	1.07	0.87	0.78	0.84	0.91		0.90(0.12)
1997	1.01	0.94	0.88	0.71	1.00		0.91(0.11)
1996	1.02	1.01	0.81	0.81	1.02		0.94(0.08)
1995	0.89	0.96	0.77	0.85	0.94		0.88(0.07)
1994	0.99	0.93	0.89	0.79	0.92		0.91(0.13)
1993		0.93		0.71	0.95		0.86(0.13)
1992		0.99		0.75	0.94		0.89(0.02)
1991				0.91	0.95		0.93(0.03)
1990				0.94	0.99		0.97(0.02)
1989				1.04	1.02		1.03(0.04)
1988				1.00	1.06		1.03(0.06)
1987				0.97	1.05		1.01(0.09)
1986				0.90	1.04		0.97(0.04)
1985				0.85	0.91		0.88
1984							
1983							
Media	0.93(0.10)	1.00(0.09)	0.73(0.09)	0.79(0.12)	0.96(0.07)	1.02(0.07)	0.90(0.07)

La tasa de calcificación esquelética utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja mostró una media para todas las lajas de 0.83 ± 0.07 g cm⁻² año⁻¹. La tasa de calcificación menor fue de 0.52 g cm⁻² año⁻¹ para la laja P7 en el 2000 y la tasa de calcificación mayor fue de 1.05 g cm⁻² año⁻¹ para la laja P5 en 2010. El valor medio de la tasa de calcificación por laja varió entre 0.70 g cm⁻² año⁻¹, para la laja P6, y 0.89 g cm⁻² año⁻¹, para la laja P5 y P12 (Tabla VII).

Tabla VII. Tasa de calcificación media anual (g cm⁻² año⁻¹) por laja en *Pseudodiploria strigosa* de Puerto Morelos utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseptos por laja. Máximos y mínimos en negrillas, desviación estándar entre paréntesis.

Año	Lajas						Media
	P4	P5	P6	P7	P11	P12	
2011							
2010	0.65	1.05	0.78	0.84	0.94	1.03	0.88(0.16)
2009	0.76	1.03	0.56	0.59	0.81	0.88	0.77 (0.18)
2008	0.92	0.98	0.55	0.71	0.86	0.86	0.81(0.16)
2007	0.91	1.02	0.74	0.78	1.04	0.92	0.90(0.12)
2006	0.79	0.81	0.63	0.58	0.86	0.86	0.76(0.12)
2005	0.80	0.86	0.72	0.63	0.87	0.77	0.78(0.09)
2004	0.74	0.80	0.71	0.66	0.78		0.74(0.05)
2003	0.80		0.65	0.66	0.80		0.73(0.08)
2002	0.85		0.68	0.70			0.75(0.09)
2001	0.74	0.90	0.71	0.73			0.77(0.09)
2000	0.73	0.90	0.62	0.52	0.71		0.70(0.14)
1999	0.92	0.89	0.63	0.81	0.83		0.82(0.12)
1998	0.93	0.76	0.73	0.80	0.82		0.81(0.08)
1997	0.87	0.82	0.82	0.68	0.90		0.82(0.09)
1996	0.96	0.95	0.82	0.84	0.99		0.91(0.08)
1995	0.78	0.84	0.72	0.80	0.84		0.80(0.05)
1994	0.93	0.87	0.90	0.82	0.89		0.88(0.04)
1993		0.81		0.67	0.85		0.78(0.09)
1992		0.86		0.71	0.84		0.80(0.08)
1991				0.87	0.85		0.86(0.01)
1990				0.89	0.89		0.89(0.00)
1989				0.99	0.91		0.95(0.05)
1988				1.03	1.03		1.03 (0.00)
1987				0.92	0.94		0.93(0.02)
1986				0.86	0.93		0.89(0.05)
1985				0.87	0.88		0.87(0.01)
1984							
1983							
Media	0.83(0.09)	0.89(0.09)	0.70(0.09)	0.77(0.13)	0.88(0.08)	0.89(0.08)	0.83(0.08)

Sub o sobrestimación de la tasa de calcificación.

Al comparar los valores de la tasa de calcificación por año para cada laja obtenidos mediante densitometría óptica y utilizando el número de ciclos lunares y la distancia media entre diseptos para cada laja se observó que hubo una sobrestimación de la misma en la mayoría de los casos y que la sobrestimación varió desde un -2.47 hasta un 66.54 % por laja (Tabla VIII).

Tabla VIII. Porcentaje de sobre o sub estimación de la tasa de calcificación media anual ($\text{g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) de *P. strigosa* utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO). Máximos y mínimos en negrillas.

Años	P4			P5			P6			P7			P11			P12		
	CDI	CDO	%	CDI	CDO	%	CDI	CDO	%	CDI	CDO	%	CDI	CDO	%	CDI	CDO	%
2011		0.97												1.21				0.79
2010	0.65	1.06	63.33	1.05	1.53	45.58	0.78	1.19	52.85	0.84	0.85	0.92	0.94	1.01	6.98	1.03	1.12	8.52
2009	0.76	1.17	53.19	1.03	1.12	8.80	0.56	1.04	84.61	0.59	1.03	74.78	0.81	1.12	37.41	0.88	0.89	0.99
2008	0.92	1.48	59.81	0.98	1.26	28.06	0.55	1.10	99.90	0.71	0.74	5.21	0.86	1.04	21.24	0.86	0.78	-9.81
2007	0.91	0.85	-6.84	1.02	1.09	7.23	0.74	1.01	36.27	0.78	0.96	23.36	1.04	1.05	0.73	0.92	0.87	-5.50
2006	0.79	1.28	61.29	0.81	1.26	55.02	0.63	1.29	104.09	0.58	0.75	28.59	0.86	1.11	29.32	0.86	0.96	10.82
2005	0.80	0.86	7.37	0.86	1.07	24.17	0.72	0.98	36.31	0.63	0.70	11.56	0.87	1.01	16.84	0.77	0.97	25.90
2004	0.74	1.13	53.12	0.80	1.22	53.53	0.71	1.24	73.70	0.66	0.93	40.68	0.78	1.17	51.39			
2003	0.80	1.06	32.69				0.65	1.13	73.46	0.66	0.86	29.03	0.80	1.21	50.20			
2002	0.85	1.20	40.79				0.68	1.03	50.42	0.70	0.82	17.40						
2001	0.74	0.91	22.86	0.90	1.08	19.63	0.71	1.10	53.55	0.73	0.92	25.21						
2000	0.73	1.34	82.17	0.90	1.28	41.01	0.62	1.14	83.70	0.52	1.01	92.54	0.71	0.87	21.68			
1999	0.92	0.96	4.54	0.89	1.37	53.94	0.63	1.00	58.85	0.81	0.83	2.72	0.83	0.78	-6.10			
1998	0.93	1.16	24.44	0.76	1.12	47.79	0.73	1.30	77.58	0.80	1.02	28.18	0.82	0.93	13.79			
1997	0.87	1.15	31.61	0.82	1.07	31.35	0.82	1.23	49.98	0.68	0.81	19.49	0.90	0.87	-2.57			
1996	0.96	1.22	26.07	0.95	1.13	18.33	0.82	1.17	43.49	0.84	0.97	15.82	0.99	1.04	4.98			
1995	0.78	1.25	61.53	0.84	1.35	61.53	0.72	1.77	144.66	0.80	1.47	82.21	0.84	1.03	22.50			
1994	0.93	1.13	21.57	0.87	1.08	22.99	0.90	1.26	39.43	0.82	1.15	40.53	0.89	1.00	12.19			
1993				0.81	1.39	72.04				0.67	0.47	-30.48	0.85	0.94	10.13			
1992				0.86	1.57	82.23				0.71	1.16	63.48	0.84	1.06	25.46			
1991										0.87	1.08	25.06	0.85	0.87	2.81			
1990										0.89	1.37	52.90	0.89	1.10	24.47			
1989										0.99	1.00	0.96	0.91	0.73	-19.60			
1988										1.03	1.07	4.57	1.03	0.97	-6.11			
1987										0.92	1.12	22.34	0.94	0.84	-10.39			
1986										0.86	1.13	32.40	0.93	1.07	15.03			
1985										0.87	1.23	41.47	0.88	0.98	11.54			
1984											1.05			1.24				
1983														1.22				
Media	0.83	1.12	35.12	0.89	1.23	38.45	0.70	1.17	66.54	0.77	0.98	27.90	0.88	1.02	15.92	0.89	0.91	2.47

La tasa de calcificación media por laja obtenida mediante la técnica de densitometría óptica varió, con respecto a la obtenida utilizando el número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos de cada laja, entre 2.5 y 66.5 % (Tabla IX). En las graficas de la laja P4, P5, P6, P7 y P11 se observa la sobrestimación de la tasa de calcificación mediante densitometría óptica (Fig. XII). Así mismo se observa una tendencia a la disminución a través de los años en la tasa de calcificación (Fig. XIII).

Tabla IX. Porcentaje de sobre o sub estimación de la tasa de calcificación media anual ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) por laja de *P. strigosa* utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO). Máximos y mínimos en negrillas.

Laja	Tasa de calcificación por técnica esclerocronológica convencional y densitometría óptica	Tasa de calcificación utilizando el número de ciclos lunares por año y la media de la distancia de diseppimentos por laja	Sobre o sub estimación de la tasa de calcificación (%)
P4	1.12	0.83	35.12
P5	1.23	0.89	38.45
P6	1.17	0.70	66.54
P7	0.98	0.77	27.90
P11	1.02	0.88	15.92
P12	0.91	0.89	2.47
Media	1.07	0.83	31.07

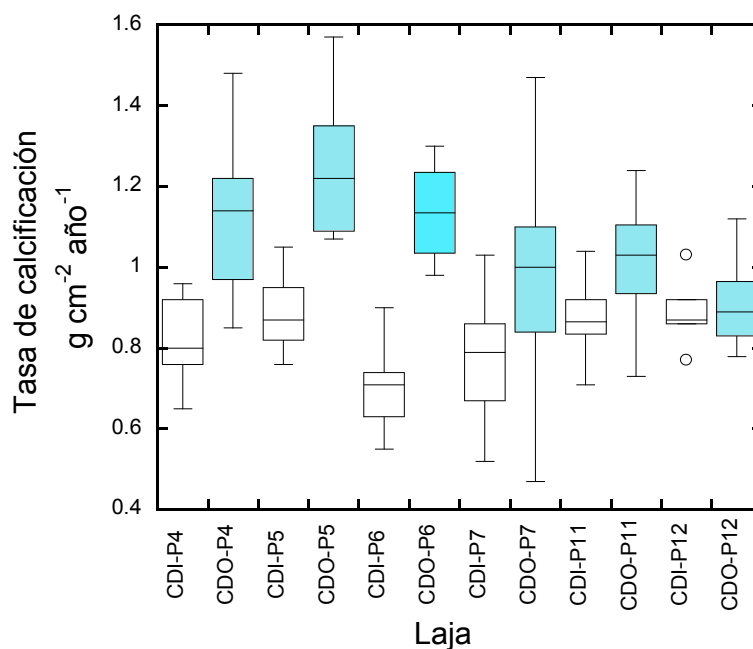


Fig. XII Medias de la tasa de calcificación anual ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) de *P. strigosa* utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO).

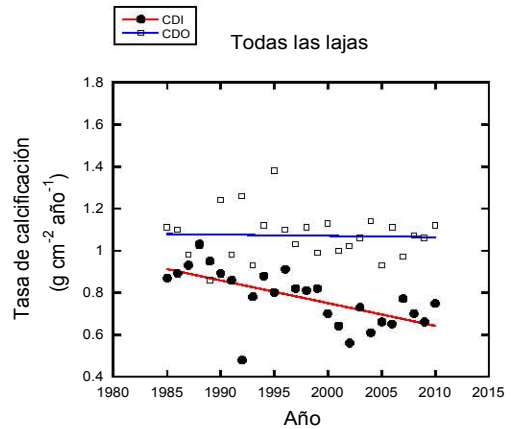
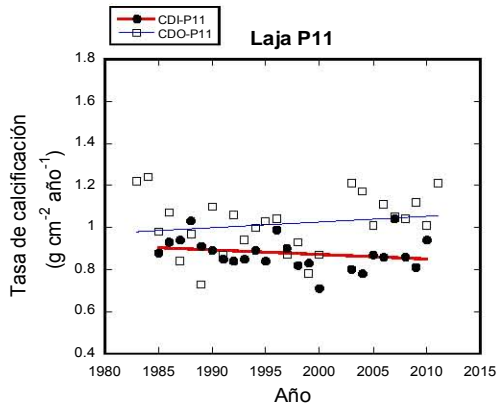
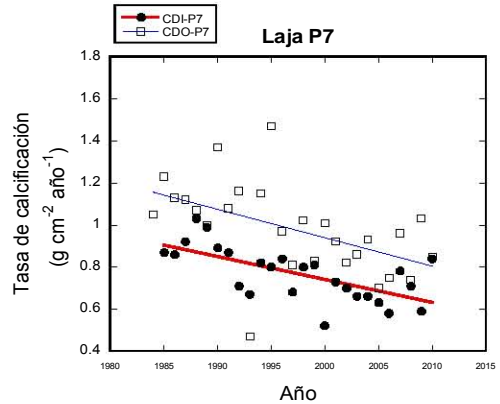
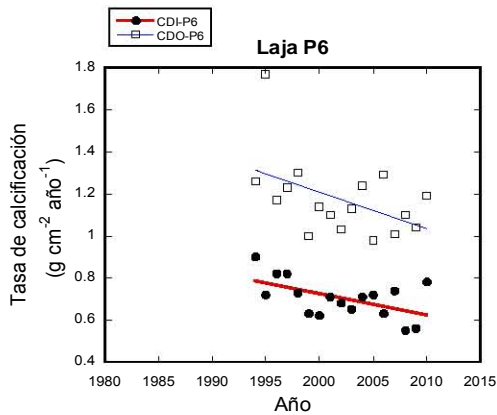
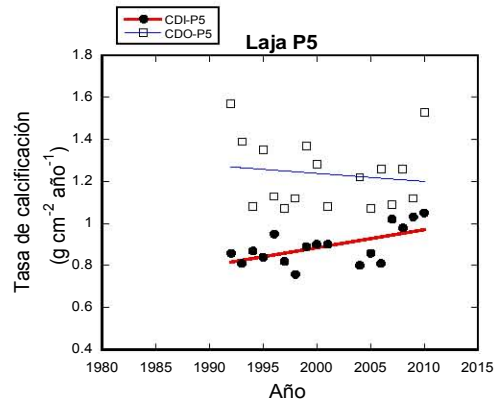
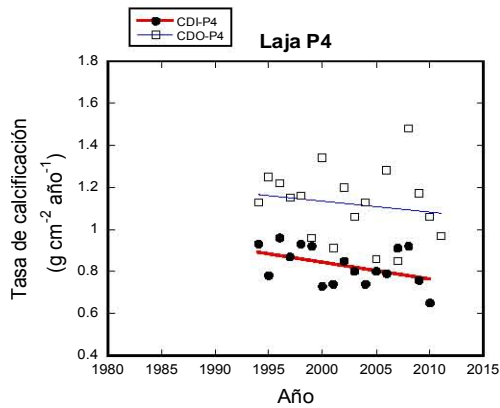


Fig. XIII. Tasa de calcificación media anual ($\text{g cm}^{-2} \text{año}^{-1}$) de *P. strigosa* por laja, utilizando la determinación del número de ciclos lunares por año y media de la distancia entre ellos por laja (CDI) con respecto a la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica (CDO).

Extensión esquelética ligada a ciclos lunares

Se obtuvieron medidas de crecimiento de las cinco muestras de *P. strigosa* mantenidas en condiciones naturales entre siete ciclos lunares para meses de verano y siete ciclos lunares de invierno, tanto lunas llenas como lunas nuevas. La media de crecimiento fue de 0.55 ± 0.35 mm por fase lunar. No se encontró diferencia significativa en el crecimiento entre fases lunares, 0.52 ± 0.34 mm para luna nueva y 0.57 ± 0.35 mm luna llena ($t_{74.25} = 1.98$, $p = 0.20$; Fig. XIV y Fig. XVI); ni entre muestras considerando ambas fases (ANOVA de una vía, $P=0.35$; Fig. XV).

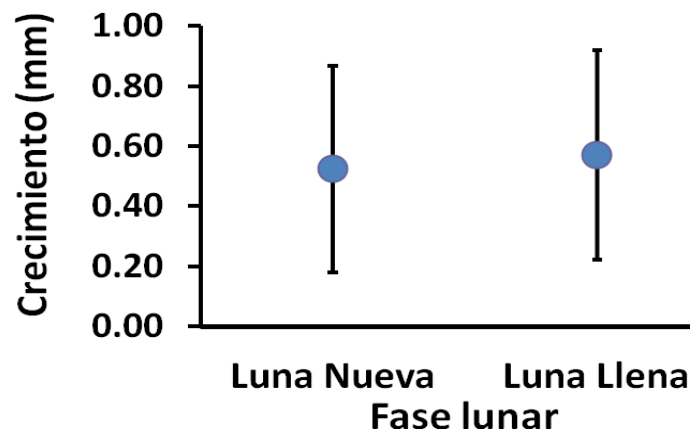


Fig XIV Crecimiento lunar en mm de *Pseudodiploria strigosa* por fase lunar.

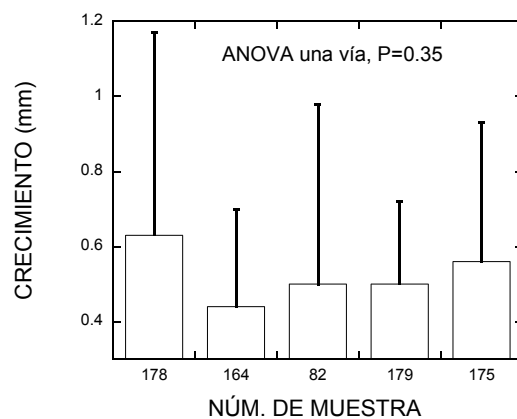


Fig. XV Crecimiento lunar en mm de *Pseudodiploria strigosa* por muestra considerando ambas fases

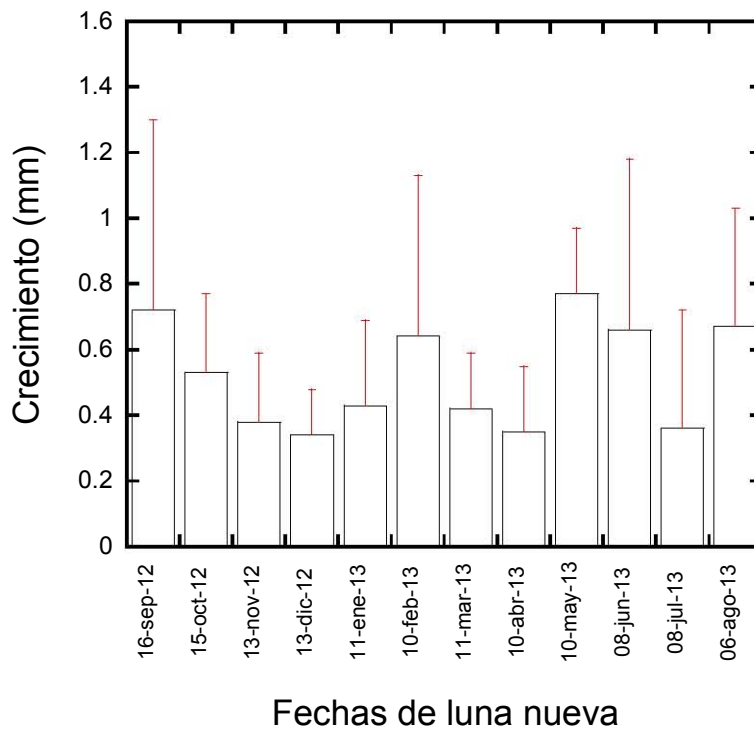
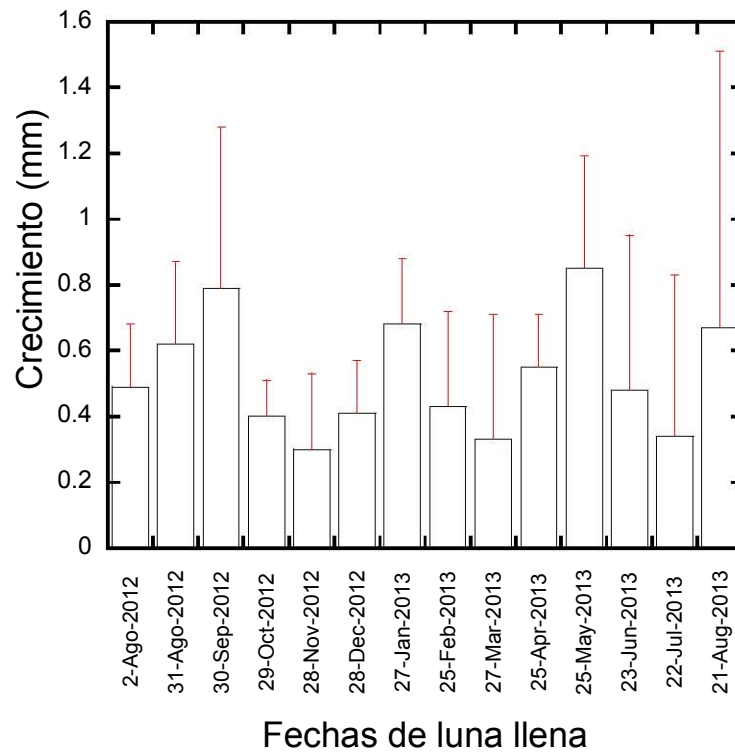


Fig. XVI Crecimiento lunar en mm de *Pseudodiploria strigosa* en meses de luna llena y meses de luna nueva.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos validan la hipótesis planteada: la tasa de extensión esquelética en *P. strigosa* creciendo a una profundidad de ~3 m en el Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, (PNAPM) es constante durante el transcurso del año; y está regulada por la formación de sus diseamientos, los cuáles a su vez están ligados a ciclos lunares.

Normalmente el bandeo de distinta densidad ha sido fechado de manera anual asociado a fluctuaciones en parámetros medioambientales, principalmente la disponibilidad de luz (Knutson et al., 1972; Goreau y Goreau 1979; Allemand et al., 2011) y la temperatura (Knutson et al., 1972, Weber et al., 1975; Lough y Barnes, 1990; Howe y Marshall, 2002; Carricart- Ganivet, 2007). Sin embargo desde la década de los 60's algunos autores señalan que los corales fósiles rugosos contienen patrones de crecimiento sincronizados con ciclos diarios, meses lunares y ciclos solares anuales (Wells, 1963 y Runcorn, 1966). Así mismo diferentes autores en distintas especies de corales hermatípicos actuales, han reportado un patrón regular de bandas finas dentro del patrón de bandeo de densidad anual el cuál es asociado a un ciclo lunar, esto sugiere además que la formación de diseamientos podría de igual forma estar relacionada con los ciclos lunares (Buddemeier, 1974; Buddemeier y Kinzie, 1975; Hudson, 1977; Druffel y Linick, 1978; Wellington y Glynn, 1983; Barnes y Lough, 1989; Barnes y Lough, 1993; Taylor et al., 1993; Helmle et al., 2000; Rotman, 2004; Dávalos-Dehullu, 2008; Winter y Sammarco, 2010).

Diseamientos y ciclos lunares por año

Un año presenta 12 o 13 ciclos lunares. Los resultados de este estudio muestran que la media de diseamientos producidos por año por *P. strigosa* (12.37 ± 0.62) coincide con la media de fases lunares por año (12.60 ± 0.49), lo que sugiere que la formación de diseamientos está mediada por las fases lunares (luna llena). Esto concuerda con lo reportado por Buddemeier (1974) quienes reportan un máximo de 12-13 finas bandas dentro de un año de crecimiento en 47 especies de 12 géneros de corales, así como con los valores reportados por Buddemeier y Kinzie (1975) y Houck (1978) de entre 10-14 pares de bandas finas por año. Así mismo Barnes y

Lough (1989, 1990) señalaron aproximadamente 13 disepimientos dentro de un bandeado de densidad anual en *Porites lobata*, y en 1993 los mismos autores reportaron una frecuencia de 10.2 a 11.9 disepimientos por año, asociado a una periodicidad lunar (30.6-34.1 días). De igual forma, Taylor et al., (1993) encontraron que había 12 capas de disepimientos formadas cada año en *Porites* masivos, mientras que Dávalos-Dehullu et al., (2008) reportan una media anual de aproximadamente 13 disepimientos para *Orbicella annularis*. Winter y Sammarco (2010) también obtuvieron para *O. faveolata* una media de 12.3 disepimientos por año, este valor es el mismo que la media del número de lunas llenas que ocurren por año para el periodo de tiempo analizado.

Tasa de extensión esquelética

Distancia entre disepimientos

Respecto a la distancia entre disepimientos, los resultados obtenidos en este estudio muestran que no hubo diferencias significativas en la distancia entre disepimientos entre bandas de alta y baja densidad (0.75 ± 0.04 y 0.73 ± 0.04 mm, respectivamente; Tabla IV y Fig XI), lo que coincide con lo reportado por Dodge et al. (1992) y Dávalos-Dehullu et al. (2008) para *O. annularis*; Helmet et al. (2000) para *P. strigosa* y Winter y Sammarco (2010) para *O. faveolata*.

La posible relación entre número de disepimientos y ciclos lunares y la ausencia de variación en la distancia entre disepimientos contiguos entre bandas de distinta densidad en las colonias muestreadas, indica una ausencia en la variación de la tasa de extensión, es decir, una periodicidad continua en la formación de disepimientos. Esto sugiere un crecimiento constante a lo largo del año como lo observaron Cruz-Piñón et al. (2003) en *Orbicella faveolata* y *O. annularis*, donde la tasa de extensión esquelética mensual es similar durante un ciclo anual. La distancia de disepimientos entre años tampoco varió significativamente lo cual puede indicar que cambios de distintos parámetros ambientales de carácter anual, no son los factores determinantes en la formación de los disepimientos, siendo así los ciclos lunares un factor probable que influye en dicho crecimiento rítmico.

Disepimentos y ciclos lunares: escala de tiempo más exacta para obtener la tasa de extensión

De los dos parámetros de crecimiento que se obtienen del análisis esclerocronológico, se han reportado errores de la medición en la tasa de extensión esquelética la cual se obtiene al acoplar primeramente las gráficas de densidad y temperatura superficial del mar correspondientes y coincidir los picos y valles de ambas gráficas, para posteriormente medir la distancia entre picos de máxima densidad. Dado que se considera que los picos de alta densidad se forman durante el periodo de máximos valores de temperatura superficial del mar en el año éste periodo puede variar dependiendo de las fluctuaciones de temperatura de cada año (Lough y Barnes, 1990; Carricart-Ganivet, 2011), se pueden presentar errores de más de cuatro meses en el fechado de picos y valles asociados a la variabilidad estacional de la densidad, además de crear falsos picos y valles los cuáles podrían afectar también el fechado inter-anual del perfil de densidad (Barnes y Lough, 1990) (Fig. VI).

Los resultados presentados confirman que la formación de disepimentos está relacionada con los ciclos lunares, y que la distancia entre ellos presenta poca variación, similar a lo que se ha descrito para especies del género *Orbicella* dónde además varios autores han reportado que la extensión esquelética permanece constante durante el transcurso del año y entre años (para una discusión amplia ver Carricart Ganivet et al, 2007, 2011), por ello, la obtención de la tasa de extensión esquelética anual a partir de la cuantificación del número de ciclos lunares por año y conociendo la distancia media entre disepimentos contiguos, brinda una estima más exacta del crecimiento lineal coralino.

Medidas de colonias mantenidas en la laguna arrecifal

Los resultados descritos anteriormente de este estudio confirmaron que la extensión esquelética obtenida siguiendo cada ciclo lunar en muestras del coral *P. strigosa* mantenidas en la laguna de Puerto Morelos en condiciones ambientales naturales, no mostraron diferencia significativa entre luna llena y luna nueva (Fig XIV). El crecimiento del coral tampoco varió durante meses cálidos (verano) y fríos (invierno). De agosto 2012 a agosto 2013 se determinaron 12 meses para la luna llena y 10 meses para la luna nueva. La ausencia de variación entre lunas no permitió

diferenciar en qué fase lunar se inicia la formación de cada diseppimento, o si ocurre antes, durante o después de la luna llena. Así mismo, la ausencia de diferencias significativas entre ciclos lunares en la extensión esqueletal nos indica de nuevo la fuerte regulación genética que puede tener la formación de este módulo estructural del esqueleto del coral, por lo que la extensión se mantiene constante independientemente de la fase lunar que se presente.

Las bandas de alta densidad, se forman cuando la temperatura del agua de mar es estacionalmente más alta (julio-septiembre), las bandas de baja densidad, lo hacen cuando la temperatura del agua de mar es estacionalmente más baja (octubre a junio) en el Caribe mexicano (Fig. IX). La ausencia de este componente estacional en la variación de la tasa de extensión esqueletal concuerda con lo reportado por Cruz-Piñón *et al.* (2003) para *Orbicella* spp.

Tasa de calcificación: Sub o sobreestimaciones

Debido a que las estimas de la producción anual de carbonatos son medidas indirectas a partir de determinaciones de la tasa de extensión esqueletal y de la densidad media anual (Dodge and Brass, 1984), esta cuantificación puede ser sobre o subestimada si hay errores en los valores de la extensión esqueletal como se ha probado para *Orbicella* spp (Carricart-Ganivet, 2011), causando malinterpretaciones al usar de la tasa de calcificación como indicador ambiental.

Los resultados de la tasa de extensión esqueletal, densidad y tasa de calcificación anual son los primeros datos completos de crecimiento esqueletal reportados en el Caribe para *P. strigosa*, una especie constructora arrecifal importante en esta zona (Tabla I, II, III). Además, con éstos datos se pudo calcular el porcentaje sub o sobre estimado de la tasa de calcificación obtenida mediante la técnica radiográfica convencional y densitometría óptica, respecto a las estimas más sólidas utilizando el número de ciclos lunares y la distancia media entre diseppimentos para cada laja.

Los resultados indican que tanto la tasa de extensión esqueletal media anual como la de calcificación obtenidas mediante determinación del número de

diseptos y el número de ciclos lunares por año, mostraron una media menor ($0.93 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$ y $0.83 \pm 0.07 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente) en comparación con la obtenida mediante la técnica esclerocronológica convencional de densitometría óptica ($1.21 \pm 0.23 \text{ cm año}^{-1}$ y $1.07 \pm 0.12 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, respectivamente). Sólo la densidad esquelética anual obtenida mediante ambas técnicas no resultó significativamente diferente ($0.90 \pm 0.07 \text{ g cm}^{-3}$ vs $0.91 \pm 0.11 \text{ g cm}^{-3}$, respectivamente) (Tabla VI, VII, VIII). Así, se encontró que el método mediante la técnica radiográfica convencional y densitometría óptica sobreestimó la calcificación en la mayoría de los casos. (Tabla IX, Fig. XVII).

La tasa de calcificación es el parámetro que puede funcionar mejor como indicador medioambiental ya que está controlado metabólicamente (Colombo-Pallotta et al., 2010) lo que lo convierte en un buen sensor de cómo el coral siente su ambiente y de que tanta energía tiene para su crecimiento, lo que es independiente de la estrategia de crecimiento y por lo tanto un parámetro comparable entre diversas especies.

Ciclos lunares e implicaciones esclerocronológicas.

Muchos organismos poseen relojes internos que les permiten responder a cambios rítmicos en su medio ambiente ajustando así sus procesos biológicos a ciclos anuales, lunares, circadianos (Levy, et al 2007 y Winter y Samarco, 2010). Estos mecanismos permiten a los seres vivos el reconocimiento de las variaciones de factores ambientales que influyen de manera directa o indirecta en los organismos como la luz, la temperatura y las mareas, entre otros. La influencia de la luna en los corales escleractínios ha sido bien estudiada por ejemplo, se ha documentado ampliamente la relación entre el desove masivo sincrónico y las fases lunares (Harrison et al., 1984; Babcock et al., 1986). Así mismo, se ha reportado la presencia de fotorreceptores sensibles a la luz azul en varias especies de corales: los criptocromos (Levy et al, 2007), los cuales son considerados los posibles responsables de la detección de la periodicidad lunar importante para el éxito reproductivo. Así, el espectro azul de la luz de la luna parece ser un importante disparador reproductivo que actúa como señal medioambiental en muchos corales,

tanto para el desove como para la liberación de larvas; además se ha sugerido que la luz de la luna tiene un impacto directo en el estado morfológico de los corales (contracciones en los pólipos), vía los fotoreceptores sensibles a la luz azul en el hospedero invertebrado (Gorbunov y Falkowski, 2002). De esta forma, es posible que los criptocromos participen también en la regulación de la formación de diseptos durante el crecimiento de los corales hermatípicos. Esto sugiere que las fases lunares pueden jugar un papel importante en la vida muchos organismos, incluyendo los corales hermatípicos (Winter y Sammarco, 2010).

Considerando que el ciclo lunar es continuo y no presenta cambios estacionales, utilizar la relación entre el número de diseptos y el número de ciclos lunares por año parece ser un método más preciso que la técnica densitometría óptica (acoplando las gráficas de temperatura y densidad, Fig VI), ya que cuando ocurre un cambio en la temperatura ya sea por aumento o disminución, este puede dar paso a una supresión de la depositación de carbonato de calcio es decir de una banda de densidad, el cuál es visible en cambios en el bandeo de densidad. Esta discontinuidad afecta la determinación de la extensión esqueletal media anual y por ende de la obtención de la calcificación.

La habilidad para determinar la edad de un organismo permite dilucidar su ecología y dinámica de población, como en el caso de los anillos de crecimiento de los árboles (Duarte et al., 1994). Así como el cálculo preciso del índice de plastocrono es indispensable en estudios demográficos y técnicas de reconstrucción de la edad en poblaciones vegetales, la estimación del número de diseptos y la distancia entre ellos proporciona una herramienta útil para los estudios esclerocronológicos, así como para obtener predicciones ambientales más precisas.

Este es el primer trabajo que se enfoca directamente en la relación entre diseptos y las fases lunares por lo que es necesario realizar mayor investigación en esta área para conocer el efecto que tiene la luz azul de la luna en la formación de los diseptos en corales hermatípicos y corroborar estos resultados en otras especies y bajo otras condiciones medio ambientales.

CONCLUSIONES

- Los resultados de este trabajo mostraron coincidencias entre el número de diseamientos por año y el número de ciclos lunares anuales por lo que se sugiere que la formación de diseamientos en *Pseudodiploria strigosa* está ligada a ciclos lunares.
- Se encontró en las lajas de *Pseudodiploria strigosa* que la distancia entre diseamientos es constante por lo que la tasa de extensión esquelética obtenida con dichas estructuras esqueléticas también es constante durante el transcurso del año y entre años para su respectiva laja.
- La tasa de calcificación obtenida mediante la técnica radiográfica convencional y densitometría óptica fue sobreestimada en la mayoría de los casos con respecto a las calculadas utilizando la relación entre el número de diseamientos y el número de ciclos lunares por año para medir la tasa de extensión.
- De acuerdo con la conclusión anterior de la sobreestimación de la calcificación con densitometría óptica, los diseamientos como estructuras periódicas lunares brindan una escala de tiempo más exacta para fechar los corales.
- La tasa de extensión esquelética medida de manera experimental ligada a ciclos lunares en muestras del coral *P. strigosa* mantenidas en condiciones ambientales naturales resultó constante durante el año, tanto en meses de verano como de invierno, lo que corrobora las conclusiones anteriores derivadas de medidas históricas.
- Los resultados de la tasa de extensión esquelética, densidad y tasa de calcificación anual son los primeros datos completos de crecimiento reportados en el Caribe para *P. strigosa*, una especie constructora arrecifal importante en esta zona

REFERENCIAS

- Allemand D, E., Tambutté, D. Zoccola, and S Tambutté. 2011. Coral Calcification, Cells to Reefs. Pp. 119-150 en *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*, Z. Dubinsky y N. Stambler (eds.), Springer Science Business Media B.V. 2011.
- Barnes DJ, Devereux MJ., 1988. Variations in skeletal architecture associated with density banding in the hard coral *Porites*. *J Exp Mar Biol Ecol* 121:37-54.
- Barnes, D.J. y Lough, J.M. 1989. The nature of skeletal density banding in scleractinian corals: fine banding and seasonal patterns. *J Exp Mar Biol Ecol.* 126:119-134
- Barnes, D.J., Lough, J.M., 1993. On the nature and causes of density banding in massive coral skeletons. *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167, 91-108.
- Barnes, D.J., Taylor, R.B., Lough, J.M., 1995. On the inclusion of trace materials into massive coral skeletons. Part II: distortions in skeletal records of annual climate due to growth processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194, 251–275.
- Bradley, R.S. 1999. *Paleoclimatology: reconstructing climates of the Quaternary*. International Geophysics Series (64). Academic Press, San Diego. 613 p.
- Buddemeier RW, Kinzie III RA 1975. The Chronometric Reliability of Contemporary Corals. In: *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, (eds. Rosenberg GD, Runcorn SK), pp. 135-147. John Wiley and Sons, New York.
- Buddemeier, R. W., 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Vol. 2*, Great Barrier Reef Committee, Brisbane, Australia, pp. 259-267.
- 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.
- Carricart-Ganivet J.P., 2011. Coral skeletal extension rate: an environmental signal or a subject to inaccuracies? *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* 405,73-79.
- Carricart-Ganivet, J.P., 2004. Sea surface temperature and the growth of the West Atlantic reef-building coral *Montastraea annularis*. *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* 302, 249–260.

Carricart-Ganivet, J.P., Merino, M., 2001. Growth responses of the reef-building coral *Montastraea annularis* along a gradient of continental influence in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 68, 133–146.

Carricart-Ganivet, J.P., 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity? *Mar. Biol.* Doi: 10.1007/s00227-007-0780-3.

Colombo-Pallotta, M.F., Rodríguez-Román, A., Iglesias-Prieto, R., 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs* 29, 899–907. density banding. *J Exp Mar Biol Ecol* 37:105–125.

Cruz-Piñón, G., Carricart-Ganivet, J.P., Espinoza-Avalos, J., 2003. Monthly skeletal extension rates of the hermatypic corals *Montastraea annularis* and *Montastraea faveolata*: biological and environmental controls. *Mar. Biol.* 143, 491–500.

Dávalos-Dehullu, E., H. Hernandez Arana, and J. P. Carricart Ganivet 2008, On the causes of density banding in skeletons of corals of the genus *Montastraea*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 365,141.

Dodge R.E., A.M., Szmant, R. Garcia, PK Swart, A Forester, J.J Leder 1992, Skeletal structural basis of density banding in the reef coral *Montastraea annularis*. *Proc 7th Int Coral Reef Symp* 1:186-195.

Dodge R.E., Thomson J., 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic to the Caribbean. *Earth Planet Sci* 36:339-356.

Dodge, R.E., Vaisnys, J.R., 1975. Hermatypic coral growth banding as environmental recorder. *Nature* 258, 706–708. No online document

Erickson, R. O. y Michelini, F. J., 1957. The plastochrone index. *Am. J. Bot.* 44:293 - 305.

Fang, L.S., Chen, Y.W.J., Chen, C.S., 1989. Why does the tip of stony coral grow so fast without zooxanthellae? *Mar. Biol.* 103, 359–363.

Gill, I.P., Dickson, J.A.D., Hubbard, D.K., 2006. Daily banding in corals: implications for paleoclimatic reconstruction and skeletonization. *J. Sed. Res.* 76, 683–688.

Goreau T.F., Goreau N.I., Goreau T.J., 1979. *Corals and Coral Reefs*. Scientific American. 124-136.

Goreau TF (1959) The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. Biol Bull 116:59–75.

Helmle, K. P., R.E. Dodge, and R. A. Ketcham 2000, Skeletal architecture and density banding in *Diploria strigosa* by X-ray computed tomography, Proc. 9th Int. Coral Reef Symp., vol. 1, pp. 365-371, Bali, Indonesia.

Howe SA, Marshall AT (2002) Temperature effects on calcification rate and skeletal deposition in the temperate coral, *Plesiastrea versipora* (Lamarck). J Exp Mar Biol Ecol 275:63–81.

Knutson, D.W., Buddemeier, R.W., Smith, S.V., 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. Science 177, 270–272.

Le Tissier MD'AA, Clayton B, Brown BE, Davis PS, 1994. Skeletal correlates of coral density banding and an evaluation of radiography as used in sclerochronology. Mar Ecol Prog Ser 110:29-44

Lough, J. M., and D. J. Barnes, 1990. Intraannual timing of density band formation of *Porites* coral from the central Great Barrier Reef, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 135, 35–57.

Ma T.Y.H. (1937) On the growth rate of reef corals and its relation to seawater temperature, Palaeontol. Smica, XV1, Set. B 426 pp.

Ma (1933) T.Y.H, On the seasonal change of growth in some Paleozoic corals, Proc. Imp Acad., IX, 8 407. Rev., 9: 259-274.

Reuter, M., T. C. Brachert, and K. F. Kroeger (2005), Diagenesis of growth bands in fossil scleractinian corals: Identification and modes of preservation, Facies, 51, 146-159.

Rodríguez-Martínez R.E., Ruíz-Rentería F, van Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordán-Garza G, Jordán-Dahlgren E (2010) Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. Rev Biol Trop 58:23–43

Rotmann, S., 2004. Tissue thickness as a tool to monitor the stress response of massive *Porites* corals to turbidity impact on Lihir Island, Papua New Guinea. PhD Thesis, James Cook University, Townsville, Qld.

Saenger, C.A., Cohen, A.L., Oppo, D.W., Halley, R.B., Carilli, J.E., 2009. Surface temperature trends and variability in the low-latitude North Atlantic since 1552. Nat. Geosci. 2, 492–495.

Sarukhan, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P. B., Zimmermann, H. (eds.) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Cambridge, p. 163-184.

Scrutton, C. T. 1970. Evidence for a monthly periodicity in the growth of some corals, in Paleogeophysics, edited by S. K. Runcorn, pp 11-16, Academic, London.

Scrutton, C.T. and Hipkin, R.G., 1973. Long-term changes in the rotation rate of the Earth. *Earth-Sci.*

Taylor R. B., Barnes, D.J. and Lough, J.M.(1993). Simple models of density band formation in massive corals. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*167: 109-125.

Veron J. E. N., 2000 Corals of the World, vol. 3. Australian Institute of Marine Science & CRR Qld Pty Ltd, Australia.

Watanabe T., A. Winter, T. Oba, R. Anzai y H. Ishioroshi. 2002. Evaluation of the fidelity of isotope records as an environmental proxy in the coral *Montastraea*. *Coral reefs* 21: 169-178.

Weber, J. N., E. W. White, and P. H. Weber. 1975. Correlation of density banding in reef coral skeletons with environmental parameters: the basis for interpretation of chronological records preserved in the coralla of corals. *Paleobiology* 1: 137–149.

Winter A,y P.W.Sammarco, 2010. Lunar banding in the scleractinian coral *Montastraea faveolata*: Fine-scale structure and influence of temperature, *J. Geophys. Res.*, 115,G04007,doi:10.1029/2009JG001264.

Winter, A., R. Appeldoorn, W. Berger, K. Johnson, A. Paul, and H. R. Thierstein 2000, Lunar banding in *Montastrea faveolata*, *EOS Trans. AGU Fall Meet. Suppl.*, 81(47), OS11C - 11.

Wórum FP, Carricart-Ganivet JP, Benson L, Golicher D. 2007. Simulation and observations of annual density banding in skeletons of *Montastraea* (Cnidaria: Scleractinia) growing under thermal stress associated with ocean warming. *Limnol. Oceanogr.* 52: 2317–2323.