



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

## Facultad de Estudios Superiores Iztacala

### Variabilidad Espacial y Temporal en el Reclutamiento Coralino del Sistema Arrecifal Veracruzano

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Victor Manuel Piñon González



DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Guillermo J. Horta Puga

Los Reyes Iztacala Edo. De México, 2015



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.

# INDICE GENERAL

<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
Objetivo General.....	7
Objetivos Particulares.....	7
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>8</b>
Área de Estudio.....	8
Diseño Metodológico.....	10
Selección de sitios de muestreo.....	11
Caracterización de sitios de muestreo.....	11
Trabajo de campo.....	11
Trabajo de gabinete.....	13
Análisis de datos.....	15
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>16</b>
Densidad de reclutas en los arrecifes del SAV.....	16
Cobertura del espacio disponible para el asentamiento coralino.....	16
Abundancia relativa.....	17
Estrategia reproductiva.....	17
<b>DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....</b>	<b>25</b>
Variación espacial de la densidad de reclutas coralinos.....	25
Relación entre la distribución de la densidad de reclutas y la cobertura de espacio disponible para el asentamiento coralino (algas calcáreas - roca coralina).....	29
Relación entre la distribución de la densidad de reclutas y la abundancia relativa.....	31
Relación entre las estrategias reproductivas y la variación temporal de la densidad de reclutas coralinos.....	37
Cambios naturales y cambios ambientales en relación con la variación de reclutas en el SAV.....	39
Consideraciones finales.....	40
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>40</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>42</b>

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. a) Ciclo general de reproducción en corales hermatípicos. b) Diferentes estrategias reproductivas de los corales hermatípicos.....	2
Figura 2. Asentamiento larval y cambios morfológicos.....	5
Figura 3. Ubicación de los arrecifes y sus principales rasgos geomorfológicos.....	9
Figura 4. a) Zonación característica de un arrecife tipo plataforma. b) Isla de sacrificios, arrecife tipo plataforma típico del SAV.....	10
Figura 5. a) Cuadrante de PVC utilizado para delimitar el área del fotocuadrante. b) Fotografía del sustrato, tomada por el cuadrante de PVC.....	12
Figura 6. a) Tubo de PVC usado para la medición de la longitud de los corales. b) Forma de obtención de datos (especies).....	13
Figura 7. Principales géneros de reclutas que se pueden observar en el SAV.....	14
Figura 8. Muestra el aspecto de los sustratos analizados en los fotocuadrantes.....	14
Figura 9. Dendrograma, agrupación de los arrecifes SAV.....	26
Figura 10. Zonación del SAV de acuerdo a la densidad promedio de reclutas.....	26
Figura 11. Variación de la densidad de reclutas (ind/m <sup>2</sup> ) en los diferentes grupos de arrecifes del SAV.....	27
Figura 12. Cobertura promedio de coral vivo en los diferentes grupos de arrecifes.....	28
Figura 13. Densidad promedio de reclutas coralinos en los diferentes grupos del SAV.....	28
Figura 14. Cobertura promedio del espacio disponible para el reclutamiento coralino en los diferentes grupos de arrecifes formados en el SAV.....	29
Figura 15. a) Cobertura promedio (%) de espacio disponible para el asentamiento coralino. b) Densidad promedio de reclutas.....	30
Figura 16. Relación entre la cobertura de algas calcáreas y la densidad de reclutas.....	31
Figura 17. Abundancia relativa de los reclutas coralinos en los arrecifes del SAV.....	32
Figura 18. Muestra la abundancia relativa de los corales adultos en los arrecifes del SAV.....	32
Figura 19. Proporción total de reclutas coralinos de acuerdo a su estrategia reproductiva.....	36
Figura 20. Patrón de las corrientes marinas superficiales frente a las costas de Veracruz y Antón Lizardo, Golfo de México, en el mes de septiembre.....	37

Figura 21. Variación de la densidad promedio de reclutas del SAV.....	38
---	----

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Atributos obtenidos a partir de los datos obtenidos durante el periodo de muestreo 2009-2014.....	15
Tabla 2. Densidad de reclutas (ind/m <sup>2</sup> ) en los arrecifes del SAV.....	19
Tabla 3. Cobertura de algas calcáreas y roca coralina desnuda.....	20
Tabla 4. Abundancia relativa total de adultos y reclutas coralinos encontrados en el SAV y en los 2 grupos de arrecifes, norte y sur.....	22
Tabla 5. Abundancia relativa total de adultos y reclutas coralinos.....	23
Tabla 6. Estrategias reproductivas de las especies de coral.....	24
Tabla 7. Matriz de similitud, muestra los valores de similitud entre los arrecifes del SAV.....	25
Tabla 8. Principales tipos de estrategias de vida de los corales escleractinios.....	33

## RESUMEN

Los arrecifes de coral, en la actualidad, han sido gravemente alterados y un proceso clave para asegurar la permanencia de los arrecifes es el reclutamiento. El proceso de reclutamiento principia con la reproducción coralina y desarrollo de la larva, posteriormente se produce el asentamiento y la metamorfosis, esta serie de fases necesita de las condiciones ambientales adecuadas para llevarse a cabo con éxito. Deplorablemente el Sistema Arrecifal Veracruzano es considerado como uno de los ecosistemas arrecifales con mayor grado de impacto ambiental, con lo que el proceso de reclutamiento puede verse gravemente afectado. Por lo tanto este trabajo describe la variación temporal y espacial del reclutamiento coralino y los factores que lo influyen, lo cual es importante ya que permite saber la condición en que se encuentra el proceso de reclutamiento y así determinar un marco de referencia del estado y potencial de recuperación de su comunidad coralina. Los datos utilizados en este trabajo, derivan del proyecto CONABIO GM005 "Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo" que tiene como responsable al Dr. Guillermo Horta-Puga, el muestreo abarcó del año 2009 al 2014.

Los resultados muestran que los arrecifes del SAV formaron 3 grupos diferenciados por su densidad de reclutas, su variación a través del tiempo de muestreo y distancia a la costa. Particularmente el arrecife Chopas presentó la mayor densidad con un promedio de  $19.7 \pm 10.1$  ind/m<sup>2</sup>, mientras el arrecife Hornos con  $0.6 \pm 0.4$  ind/m<sup>2</sup> y Cabezo con  $0.6 \pm 0.4$  ind/m<sup>2</sup> presentaron la menor densidad. Finalmente el SAV en general mostró una densidad de  $4.8 \pm 5.4$  ind/m<sup>2</sup>.

Con respecto a la cobertura de espacio disponible para el asentamiento de los reclutas de coral, el arrecife Chopas fue el que presentó el valor más alto con un 60% de cobertura, seguido por el arrecife La Blanca con 45% e Isla de Enmedio con 38.5%, los cuales coinciden con los arrecifes de mayor densidad de reclutas, por lo que el sustrato disponible para el asentamiento coralino tiene una relación directa moderada con la densidad de reclutas. Finalmente el porcentaje obtenido de espacio disponible para el reclutamiento coralino en el SAV, a través del periodo 2009-2014, es de 31.6%.

Los reclutas y adultos más abundantes en los arrecifes del GN del SAV pertenecen al género *Siderastrea* con un promedio de 53.2% y 32.2% respectivamente. Así mismo, en el sur del SAV los reclutas más abundantes son los del género *Agaricia* con un promedio de 57.2%, sin embargo, los corales adultos más abundantes en esta zona pertenecen al Complejo *Montastraea* con un promedio del 35.6%. Lo cual prueba que la abundancia relativa de corales adultos como tal no determina la abundancia relativa de los reclutas de coral, no obstante sus estrategias de vida si influyen claramente en la producción, supervivencia, densidad y abundancia de los reclutas que se encuentran en los arrecifes del SAV. Como se demuestra al encontrar más reclutas del género *Agaricia* en los arrecifes localizados en el GS del SAV, los cuales se encuentran menos influenciados por las actividades de la ciudad y puerto de Veracruz que los arrecifes del GN, los cuales a diferencia de los del GS se caracterizan por presentar más reclutas del género *Siderastrea*, resistente al estrés ambiental.

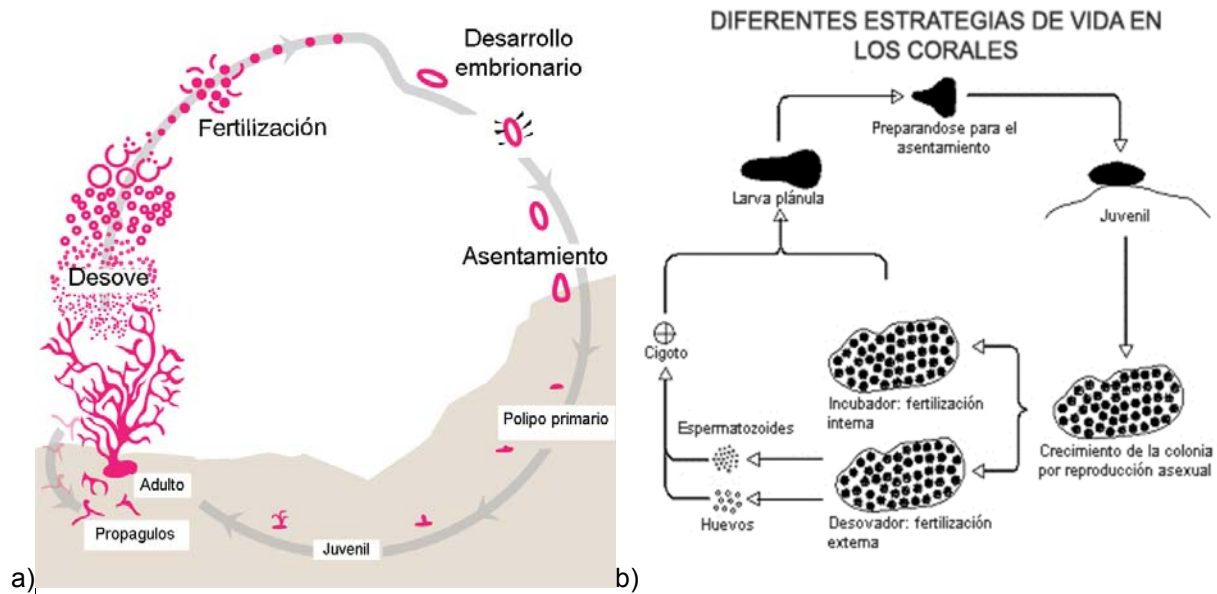
Asimismo las estrategias reproductivas de los corales influyen en la variación de la densidad de reclutas a lo largo del tiempo ya que determina el tiempo y la cantidad de larvas producidas anualmente. Finalmente las disminuciones observadas en la densidad de reclutas a lo largo del tiempo pueden ser un efecto dado por el cambio natural en la producción anual de gametos o podría ser producida por un cambio drástico en el medio marino lo que es muy arriesgado afirmar debido a la poca cantidad de datos y corto periodo de tiempo que abarca este estudio.

# INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral se caracterizan por su complejidad estructural y su alta variedad de hábitats, además de su gran diversidad específica debida a la heterogeneidad de los factores físicos y los procesos biológicos que aquí se realizan (Glynn 1976, Jordán–Dahlgren 2004). Sin embargo, en la actualidad los ecosistemas arrecifales han sido gravemente alterados por la extracción de coral, sobrepesca, contaminación y sedimentación, así también como por el aumento de la temperatura superficial del mar y acidificación del océano (Jordán–Dahlgren 2004, Precht y Robbart 2006), lo cual ha causado la disminución acelerada de la abundancia y cobertura de los corales escleractinios, que son los principales formadores de los arrecifes de coral (Jackson et al. 2001, Sadovy y Vincent 2002). Por lo anterior, un proceso clave para asegurar la permanencia de los arrecifes frente a tales condiciones, es el reclutamiento coralino ya que determina el mantenimiento, renovación y estructura de las futuras comunidades coralinas (Bak y Engel 1979), además de que influye directamente en la continuidad de las especies mediante el reemplazamiento de los individuos que mueren (Harrison y Wallace 1990, Vidal et al. 2005).

El reclutamiento es un proceso que se define como la incorporación de nuevos individuos que sobreviven a las etapas del ciclo de vida sucesivas hasta pasar a formar parte del componente reproductor de las comunidades (Moulding 2005, Vidal et al. 2005), y se representa comúnmente como el número de individuos en un área dada (densidad de reclutamiento) o el número de individuos por un unidad de tiempo (tasa de reclutamiento) (Caley 1996). El proceso de reclutamiento consta de diversas fases para poder llevarse a cabo con éxito, y principia con la reproducción coralina de forma sexual que requiere de la fusión de 2 gametos, femenino y masculino, para formar embriones (Figura 1a) (Stoddart 1983, Richmond 1997). Sin embargo los corales escleractinios cuentan con una gran variedad de estrategias reproductivas para llevar a cabo esta primera fase y la más importante diferencia a los corales en incubadores y desovadores, dependiendo de la forma en que llevan a cabo la fertilización y el desarrollo embriogénico, los cuales pueden ocurrir tanto en el interior como en el exterior de la colonia parental (Figura 1b) (Vermeij et al. 2004).





**Figura 1. a) Ciclo general de reproducción en corales hermatípicos. b) Diferentes estrategias reproductivas de los corales hermatípicos (<http://www.aims.gov.au/pages/reflib/bigbank/pages/bb-09e.html>, [http://www.coexploration.org/bbsr/coral/html/life\\_cycle\\_of\\_coral.html](http://www.coexploration.org/bbsr/coral/html/life_cycle_of_coral.html)).**

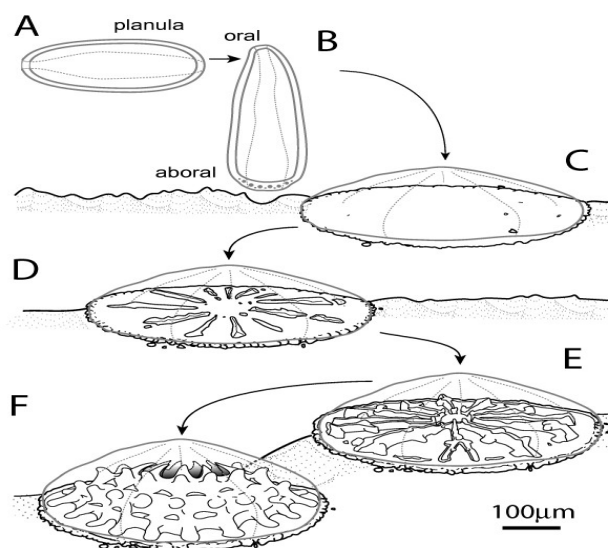
En corales incubadores el proceso de fertilización comienza cuando el espermatozoide es liberado a la columna de agua, donde es transportado por los movimientos de las corrientes para, finalmente, introducirse por la boca del polipo madre donde fertiliza al huevo, una vez fertilizado con éxito este se desarrolla en el interior del polipo (Figura 1b). Las larvas planulas liberadas a partir de este proceso se encuentran totalmente desarrolladas y ya contienen zooxantelas transmitidas por la colonia madre (Richmond 1988), lo cual, incrementa las probabilidades de que se asienten inmediatamente en su arrecife natal. Así mismo los corales incubadores, a diferencia de los desovadores, pueden tener uno o múltiples ciclos reproductivos por año lo que aumenta la cantidad de larvas producidas anualmente (Nozawa y Harrison 2000, Tioho et al. 2001, Harii et al. 2002). No obstante, la capacidad de asentarse inmediatamente y la alta cantidad de larvas producidas podrían ocasionar un entorno de alta competencia por el espacio disponible, lo que produciría una mayor mortalidad en los reclutas recién asentados.

En cuanto a las especies desovadoras la fertilización ocurre en la columna de agua donde los gametos son expulsados de manera sincronizada en una temporada del año (Figura 1b) (Oliver et al. 1988). La sincronización está influenciada por diversos cambios estacionales, dentro de los más importantes están los cambios de la temperatura del mar, la duración del día, los patrones de viento o corrientes, los ciclos de irradiancia lunar y los periodos diarios de luz y

oscuridad, además actualmente con el uso de la bioquímica o la biología molecular se ha demostrado que las temporadas reproductivas están asociadas a capacidades de los corales de detectar la luz de la luna a través de criptocromos fotosensibles, así como procesos bioquímicos dentro del pólipo que influyen el tiempo de desove coralino (Harrison 2011). Los eventos de desove masivo tienen la ventaja de disminuir el riesgo de la depredación de los gametos e incrementar las probabilidades de fertilización, además favorecen al intercambio genético entre las poblaciones (Mendes y Woodley 2002). Sin embargo, en el desove masivo de los corales también existe el riesgo de producir híbridos entre diferentes especies que no sean viables (Hughes et al. 1999), así como la exposición de los gametos a posibles condiciones climatológicas desfavorables o depredación (Mendes y Woodley 2002). Las plánulas de corales desovadores que consiguieron con éxito la fertilización y que lograron desarrollarse, pueden sobrevivir en la columna de agua desde días hasta semanas, tiempo durante el cual se dispersan con la ayuda de las corrientes locales (Harrison y Wallace 1990, Richmond y Hunter 1990, Chiappone y Sullivan 1996). La dispersión larval, por su parte, ayuda a mantener el flujo genético de las poblaciones coralinas entre arrecifes así como la colonización de nuevos sitios (Porter y Tougas 2001).

Posteriormente, una vez que se desarrolló la larva plánula en ambos tipos de corales (desovadores e incubadores), la siguiente fase es el asentamiento (Figura 2), que implica la fijación al arrecife en una superficie dura, donde la larva sobreviva y se desarrolle en un coral juvenil. Los criterios para los sitios de asentamiento de la larva incluyen, movimiento del agua, profundidad, salinidad, luz solar suficiente para las zooxantelas, la oceanografía local (ya que la dispersión y asentamiento de larvas de corales desovadores depende de las corrientes), sedimentación (que en altos niveles causa muerte por ahogamiento de los juveniles), el tipo y orientación del sustrato y el origen del sedimento (determinante para el asentamiento de algas rojas incrustantes o películas biológicas de diatomeas y bacterias; importantes en la detección química del sustrato por las plánulas coralinas) (Wittenberg y Hunte 1992, Torres y Morelock 2002, Webster et al. 2004). Debido a estos requerimientos el asentamiento es una fase compleja que, aunado a perturbaciones como el exceso de nutrientes que favorece a las macroalgas que compiten por el sustrato (Sammarco 1991, Torres y Morelock 2002) o simplemente la competencia con otros invertebrados, elevan el porcentaje de larvas coralinas que no logran

asentarse. Sin embargo, si la larva recién asentada es estresada, puede ser capaz de retraer su tejido esquelético y volver a la vida planctónica hasta que encuentre otro sitio adecuado (Richmond 1985). Finalmente después de que el asentamiento es exitoso, en la última fase se induce la metamorfosis, donde la larva plánula secreta una placa basal calcificada, la boca se abre hacia la cavidad gastrovascular, se desarrollan los tentáculos y se completan con nematocistos y las enzimas digestivas se producen para hacer posible la alimentación heterótrofa. Las larvas que se desarrollan a partir de corales desovadores y que no adquirieron zooxantelas de la colonia madre las incorporarán de fuentes externas (Richmond 1997, Reyes-Bermudez et al. 2009, Hayward et al. 2011). El proceso de asentamiento no es garantía de una metamorfosis segura, para muchos tipos de larvas de invertebrados, la metamorfosis es una cadena compleja de reacciones que comienza sólo en la presencia de un inductor químico (Hadfield y Pennington 1990), que puede ser muy específico, como se ve en las plánulas que se asientan en una sola especie de alga coralina (Pawlik y Hadfield 1990, Morse y Morse 1991). Por esto la calidad del agua y la estabilidad del ambiente son de gran importancia en la metamorfosis ya que si se alteran, afectan la transmisión de las señales químicas que la inducen, además de afectar también en el tiempo de reproducción, la sincronización, la interacción de huevo-esperma y el asentamiento (Richmond 1997). Por ello los ecosistemas arrecifales deben de tener características ambientales óptimas para el desarrollo y asentamiento de las larvas coralinas y poder así tener un proceso de reclutamiento adecuado.



**Figura 2. Asentamiento larval y cambios morfológicos que ocurren en la metamorfosis coralina. (Reyes-Bermudez et al. 2009).**

Deplorablemente el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), es considerado uno de los ecosistemas arrecifales con mayor grado de impacto ambiental (Jordán-Dahlgren 2004, Horta-Puga 2007), debido a su ubicación frente a la ciudad y puerto de Veracruz, el más importante del sur del Golfo de México. Adicionalmente, esta zona se encuentra bajo la influencia de efluentes de por lo menos dos grandes sistemas fluviales, que descargan aguas residuales, municipales e industriales generadas en varias ciudades del interior, así como residuos agrícolas y de fábricas de papel. Además, el SAV naturalmente evolucionó sobre una plataforma continental somera terrígena, donde en la temporada lluviosa (junio a septiembre) aumenta la cantidad de materiales particulados transportados por las aguas fluviales. También los nortes (frentes fríos invernales) afectan en su totalidad al sur del Golfo de México, y provocan un aumento en la turbiedad como consecuencia de las crecidas y acción del oleaje, que también puede mover las cabezas de coral, resuspender sedimentos depositados, aumentar la acción erosiva del agua sobre los corales vivos y muertos y fragmentar las colonias; otras perturbaciones atmosféricas comunes son los huracanes y tormentas, que además de ocasionar los impactos ya mencionados, también ocasionan cambios en la temperatura atmosférica y del mar. Igualmente otras alteraciones naturales son la mortalidad masiva ocurrida en algunas especies de *Acropora* y el erizo *Diadema antillarum*, el blanqueamiento ocasionado como respuesta al estrés por diferentes factores, tales como temperaturas altas o bajas, la baja intensidad luminosa, radiación UV intensa, choque de salinidad y/o cambios en las características químicas del mar (Horta-Puga 2007). Así, estas afectaciones naturales y antropogénicas hacen del SAV un ecosistema especialmente impactado en comparación con otros arrecifes del Atlántico; con lo que el proceso de reclutamiento puede verse gravemente afectado (Negri y Hoogenboom 2011), como ya fue demostrado por Salinas-de-León et al. (2013) donde, al comparar las tasas de reclutamiento coralino en 2 arrecifes de Indonesia con diferente grado de degradación ambiental, encontraron tasas significativamente más bajas de reclutamiento de corales duros en el arrecife más impactado. Asimismo, en un estudio realizado en Barbados, por Wittenberg y Hunte (1992), al comparar la abundancia de corales juveniles en arrecifes con diferentes grados de eutrofización, encontraron que hay una mayor cantidad de estos en los arrecifes menos eutrofizados. Por lo tanto como menciona Kramer (2003) es importante conocer la abundancia y densidad de reclutas de coral para saber la condición en

que se encuentra el proceso de reclutamiento y así determinar el potencial de crecimiento y recuperación de la comunidad coralina en arrecifes impactados o frente a posibles disturbios, por ello en diversos arrecifes distribuidos a lo largo del mundo se ha calculado la densidad de reclutamiento para conocer mejor este proceso. Burt et al. (2008) estimaron, por primera vez, la densidad de reclutas en los arrecifes de Saih Al Shaib, Dubai, Emiratos Árabes Unidos después de 10 años de un evento de blanqueamiento masivo, registrando una densidad considerablemente baja de  $0.8 \pm 0.2$  ind/m<sup>2</sup>; Thompson et al. (2011) realizaron un estudio de monitoreo para los arrecifes centrales de Australia (Burdekin, Whitsunday, Fitzroy y Wet Tropics) y encontraron que la densidad media de las colonias de corales duros juveniles disminuyó de 5.2 ind/m<sup>2</sup> en 2005 a un mínimo de 3.5 ind/m<sup>2</sup> en 2009 y se mantuvo estable en 2010 con 3.7 ind/m<sup>2</sup>; por otra parte García y Aliño (2008) en un estudio realizado en los corredores marinos del Mar de Sulu encontraron que la densidad de reclutas más alta fue de 9.6 ind/m<sup>2</sup> y la más baja de 0.3 ind/m<sup>2</sup>; finalmente Kramer (2003) quien compendia los resultados de diversos estudios de monitoreo para los arrecifes del Atlántico encontró que la densidad promedio de reclutas para las regiones de arrecifes poco profundos es de  $3.3 \pm 2.5$  ind/m<sup>2</sup>, mientras que para arrecifes profundos es de  $4.4 \pm 3.4$  ind/m<sup>2</sup>. En particular, la densidad de reclutas más alta en el atlántico, fue registrada por Kikuchi et al. (2003) en el Archipiélago de Abrolhos, Brasil con 15 ind/m<sup>2</sup>, mientras que las densidades más bajas fueron registradas por Pattengill-Semmens y Gettings (2003) en Flower Gardens con una densidad de 2.3 ind/m<sup>2</sup>; Ruiz-Zárate (2003) en Akumal/Xcalak con 3.2 ind/m<sup>2</sup>, Alcolado (2003) en María la Gorda con 2.4 ind/m<sup>2</sup> y finalmente para el SAV Horta-Puga (2003 y 2014) encontró una densidad promedio de 1.2 ind/m<sup>2</sup>, la cual aumento en 2014 a 4.6 ind/m<sup>2</sup>. No obstante estos estudios sólo realizan una evaluación general de los arrecifes y no explican cómo cambia la densidad de reclutas temporal y espacialmente ni los factores que influyen en estos cambios, por lo tanto el presente trabajo estudiará como varia espacial y temporalmente la densidad de reclutas dentro del SAV y los factores que lo determinan, lo cual es importante ya que permitirá determinar un marco de referencia del estado y potencial de recuperación de su comunidad coralina.

Así, la pregunta relevante a la cual se desea responder en este trabajo es: ¿Cómo varía espacial y temporalmente la densidad de reclutamiento en el SAV y que factores lo determinan? A lo cual se esperaría encontrar que la variación espacial y temporal de la densidad de reclutas

estuviera fuertemente relacionada con la distancia de los arrecifes a las principales fuentes de impacto como son la ciudad y puerto de Veracruz así como a las descargas fluviales de los ríos, y por otro lado a las estrategias reproductivas de los géneros de corales registrados, a la abundancia relativa de los corales adultos y al sustrato disponible para el asentamiento coralino. Con lo que finalmente se contribuirá a entender el comportamiento del reclutamiento en el SAV y que factores lo determinan en mayor grado.

***Objetivo General:***

Determinar la variabilidad espacial y temporal del reclutamiento coralino en el SAV.

***Objetivos particulares:***

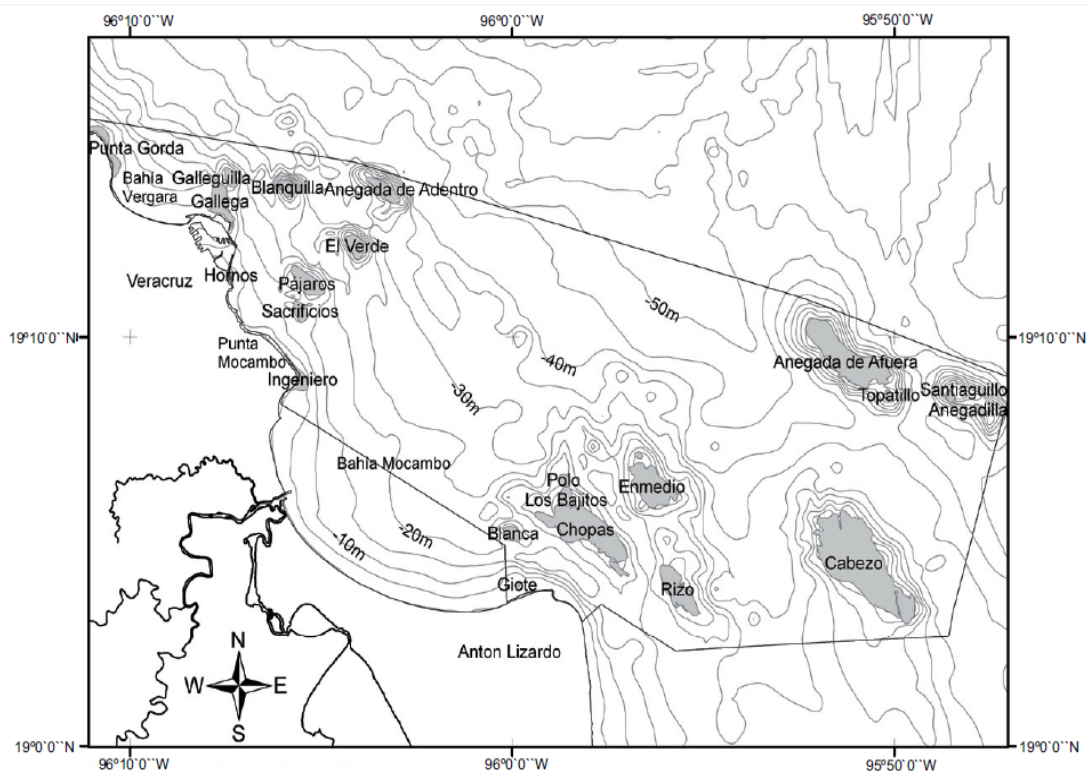
- Determinar la densidad promedio de reclutamiento coralino del SAV, así como para cada arrecife a través de las temporadas de muestreo (2009-2014).
- Determinar el espacio disponible (alga calcárea y roca coralina) para el reclutamiento coralino en cada arrecife del SAV.
- Determinar la relación entre el espacio disponible y la densidad de reclutas.
- Determinar la abundancia relativa de los diferentes géneros de reclutas coralinos para cada arrecife del SAV y comparar con la abundancia relativa de corales adultos.
- Separar a los géneros de reclutas por su estrategia reproductiva y comparar con la abundancia relativa de los reclutas encontrados.
- Determinar la relación entre las corrientes marinas superficiales, en el momento de desove masivo de los corales, con la densidad de reclutas en los arrecifes del SAV.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

***Área de estudio***

El SAV es un complejo arrecifal formado por dos grupos de arrecifes divididos por la desembocadura del Río Jamapa (Figura 3). El Grupo Norte (GN) lo conforman los arrecifes:

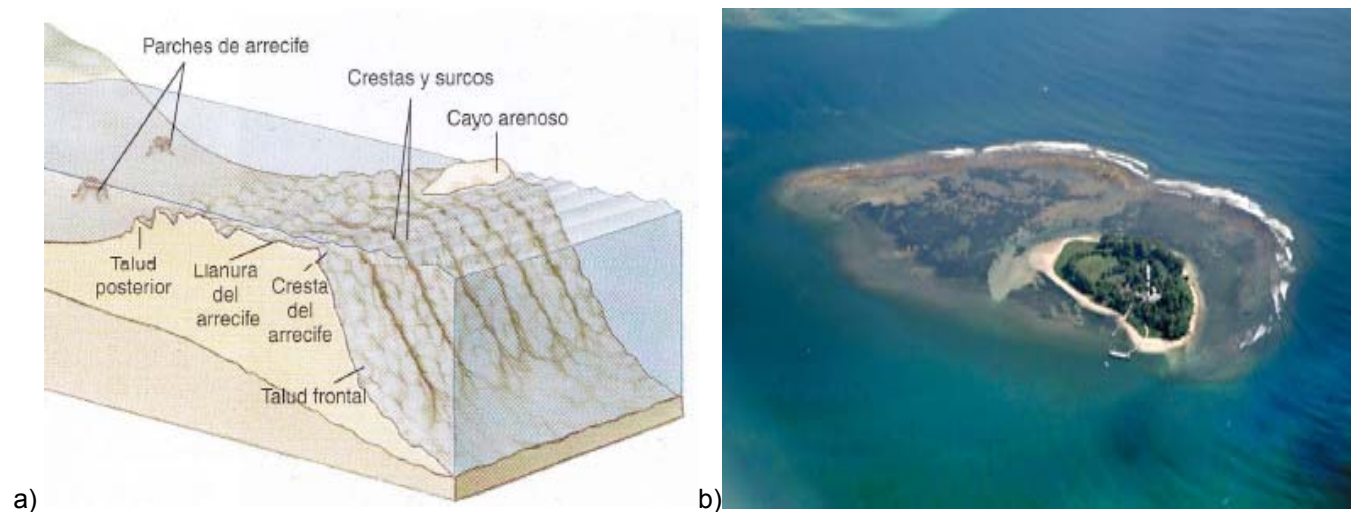
Punta Gorda, Galleguilla, Gallega, Anegada de Adentro, Blanquilla, Pájaros, Isla Verde, Hornos, Isla de Sacrificios y Punta Mocambo. El Grupo Sur (GS) lo conforman los arrecifes: Anegada de Afuera, Topatillo, Santiaguillo, Anegadilla, Polo, Isla de Enmedio, Blanca, Chopas, Rizo y Cabezo. Los arrecifes del SAV son principalmente de tipo plataforma excepto los arrecifes costeros muy poco desarrollados de Punta Gorda, Punta Mocambo y Hornos (Carricart-Ganivet y Horta-Puga 1993, Chávez et al. 2010).



**Figura 3. Muestra la ubicación de los arrecifes y sus principales rasgos geomorfológicos en el SAV, (Salas- Pérez y Granados-Barba 2008).**

Estos arrecifes, excepto el arrecife Hornos que es de tipo costero, presentan un talud arrecifal en todas direcciones, y su eje mayor está orientado en dirección noroeste-sureste, presentando en algunos casos una porción emergida o cayo en la zona sureste (Figura 4a). Cada arrecife se divide en: talud de barlovento o frontal, situado hacia mar abierto (caracterizado por un crecimiento más activo y mayor cobertura coralina), cresta arrecifal, localizada hacia el margen este del arrecife (zona de máxima energía por el constante oleaje que rompe en esta zona, profundidad no mayor de 3 m, afectada por las fluctuaciones de la marea y crecimiento coralino muy restringido), planicie o llanura arrecifal que representa la parte superior del arrecife (con

comunidades de coralinas someras y dispersas, pastos marinos y otras especies, las profundidades fluctúan entre 0.5-2.0 m, las aguas son claras con escaso movimiento) y talud de sotavento o posterior, que se localiza hacia el oeste (es una zona de crecimiento coralino activo, hasta los 20 m de profundidad, generalmente con menor cobertura pero mayor diversidad coralina que el talud de barlovento, aguas con poco movimiento y mucho material sólido en suspensión) (Figura 4b), (Horta-Puga y Tello-Musi 2009).



**Figura 4. a) Muestra la zonación característica de un arrecife tipo plataforma (Tunnell et al. 2007). b) Isla de Sacrificios, arrecife tipo plataforma típico del SAV, se observa talud de sotavento y barlovento, planicie arrecifal y una porción emergida (isla).**

### ***Diseño metodológico***

Los datos del muestreo incluyeron el estudio de la comunidad de reclutas y corales adultos hermatípicos dentro del SAV y derivan del proyecto CONABIO GM005 "Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo" que tiene como responsable al Dr. Guillermo Horta-Puga. El proyecto contempla que el SAV es un ecosistema arrecifal en el que existen múltiples fuentes de estrés ambiental, por lo que se resaltó lo importante de diseñar un programa de muestreo, con la mayor frecuencia posible, cubriendo las 2 temporadas del año más marcadas (secas y lluvias) y así poder conocer los cambios en la comunidad de reclutas coralinos, además se tomó en cuenta los factores de índice económico y de infraestructura material y humana, por lo que decidió que el programa de monitoreo se aplicara semestralmente en dos periodos al año:

1. Marzo-abril (secas).



## 2. Septiembre-octubre (lluvias).

El muestreo de este proyecto de tesis abarcó de 2009 que es la fecha de inicio del programa de monitoreo del SAV, a 2014 que indica el año en que finalizó este trabajo. Durante este lapso de tiempo se realizaron 9 campañas. En 2012 sólo se realizó la campaña del segundo periodo por problemas logísticos.

### ***Selección de sitios de muestreo***

El muestreo incluyó 10 arrecifes del SAV, cinco pertenecientes al GN: Galleguilla, Hornos, Isla Verde, Isla de Sacrificios y Pájaros; y cinco al GS: Blanca, Chopas, Isla de Enmedio, Cabezo y Anegada de Afuera. El criterio de selección de los arrecifes fue: 1) que se contara con información sobre la comunidad coralina; 2) el grado de perturbación; 3) se consideró que los arrecifes más cercanos a la costa, son los más susceptibles a estar impactados, y los más lejanos se encuentran poco o moderadamente perturbados; 4) la presencia de una fuente potencial de impacto; y 5) que estuviera representado homogéneamente el SAV.

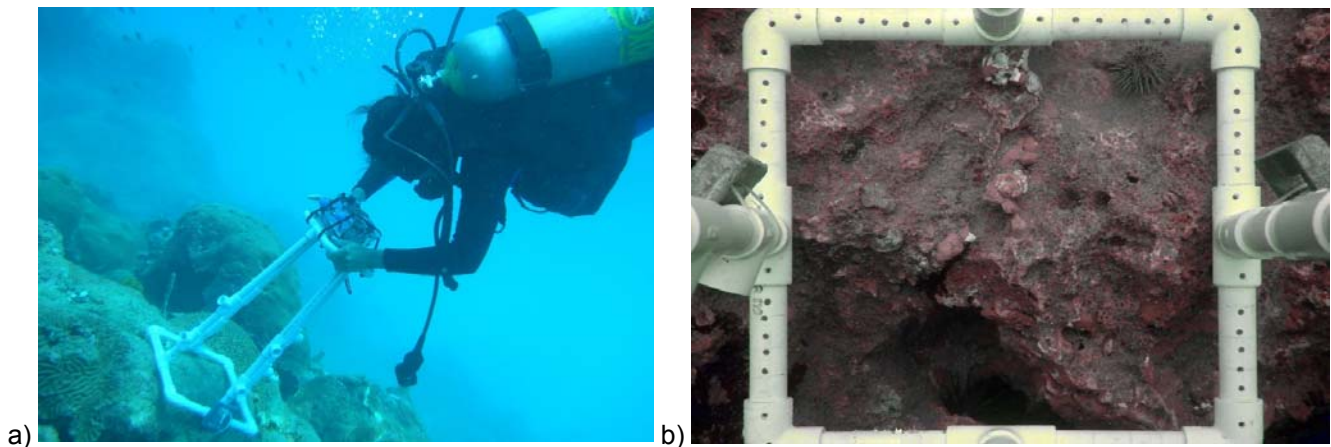
### ***Caracterización del sitio de muestreo***

En cada arrecife se ubicó una estación de muestreo entre 9-12 m de profundidad en Talud de Sotavento, la cual se consideró es representativa debido a que es una de las zonas arrecifales en el SAV con mayor riqueza específica de corales hermatípicos (23 especies), presenta la mayor cobertura coralina, contiene los corales de mayor talla promedio y alta cobertura algal. Esto la identifica como la zona más representativa en el espectro de variación de la estructura de la comunidad coralina en el SAV (Horta-Puga y Tello-Musi 2009). Sin embargo, el arrecife Hornos es de tipo costero, por lo cual de manera natural no presenta Talud de Sotavento. Los arrecifes Blanca y Chopas, por su ubicación (norte) y orientación (este-oeste) con respecto a la línea de costa, tampoco presentan Talud de Sotavento. Debido a esto el muestreo en estos arrecifes se realizó en Talud de Barlovento.

### ***Trabajo de campo***

Para la estimación de la densidad y abundancia de se utilizó el método del cuadrante, el cual consistió en una fotografía tomada con una cámara digital submarina, en un área delimitada por

un cuadrado construido con tubo de PVC de 25x25 cm (Figura 5a). El cuadrante se colocó en el fondo sobre un sustrato rocoso en áreas carentes de invertebrados sésiles grandes (> 25 cm) (Figura 5b). En cada estación de muestreo se tomaron al menos 120 cuadrantes, lo que corresponde a un área total de 7.5 m<sup>2</sup> por estación (Horta-Puga y Tello-Musi 2009). Para la estimación los grupos algas calcareas y roca coralina desnuda, se utilizó el mismo método de muestreo realizado para la evaluación del reclutamiento y abundancia coralina, así en cada cuadrante, además de contar el número de reclutas y determinar su género, se evaluó la cobertura en unidades porcentuales de cada grupo algal y área desnuda (Horta-Puga y Tello-Musi 2009).



**Figura 5. a) Muestra el cuadrante de PVC utilizado para delimitar el área del fotocadrante. b) Muestra una fotografía del sustrato, tomada por el cuadrante de PVC, carente de invertebrados sésiles.**

Para la evaluación de la abundancia de corales hermatípicos adultos se utilizó el método del transecto el cual ha sido de amplia utilización para la determinación de parámetros comunitarios de corales hermatípicos (Horta-Puga y Tello-Musi 2009). Cada transecto contaba con 10 m de longitud, y se utilizaron tantos transectos por estación como fue necesario para muestrear al menos 100 colonias de coral, número mínimo considerado representativo para estudios de comunidades coralinas (Horta-Puga y Tello-Musi 2009). Los transectos se ubicaron en posición paralela a la línea de la cresta y/o al contorno del talud arrecifal y para cada año fueron colocados en la misma área, la cual se ubicó con ayuda de un geoposicionador satelital. En cada transecto se procedió a registrar la especie de cada individuo/colonia de coral hermatípico que intersectó la línea, los datos fueron anotados utilizando una hoja de película de polietileno y lápiz (Figura 6a y b).

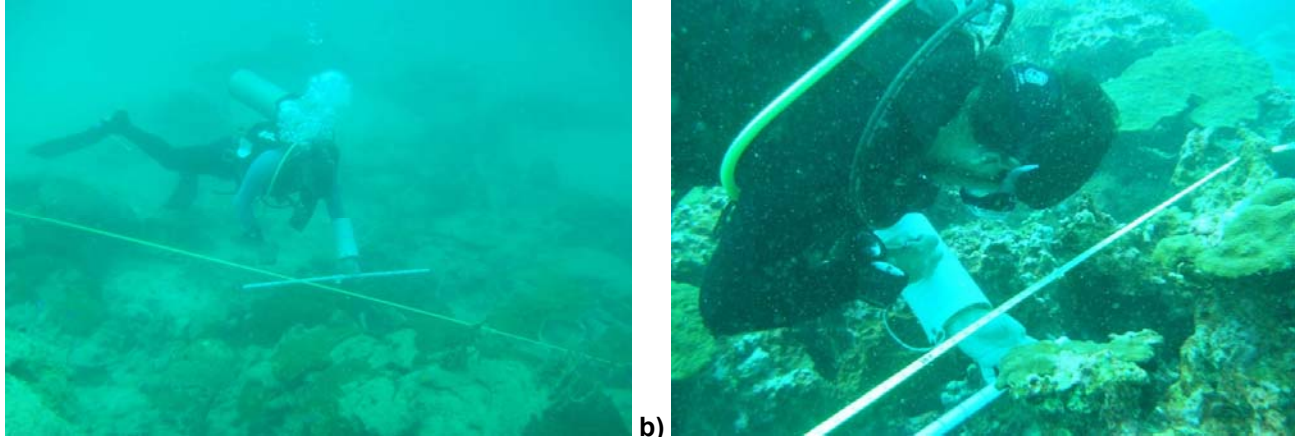


Figura 6. a) Muestra el tubo de PVC usado para la medición de la longitud de los corales en el método de transecto. b) Muestra la forma de obtención de datos (especies), utilizando una hoja de papel vegetal

***Trabajo de gabinete.***

La imagen digital de cada cuadrante se analizó visualmente en la pantalla de una computadora. Así, se determinó el número de reclutas y el género al que pertenece cada uno, tomando como recluta a todos los individuos con un tamaño menor a 2 cm (Horta-Puga y Tello-Musí 2009) (Figura 7). Además en el mismo cuadrante se estimó, en unidades porcentuales, la cobertura de roca coralina y algas calcáreas (Figura 8).

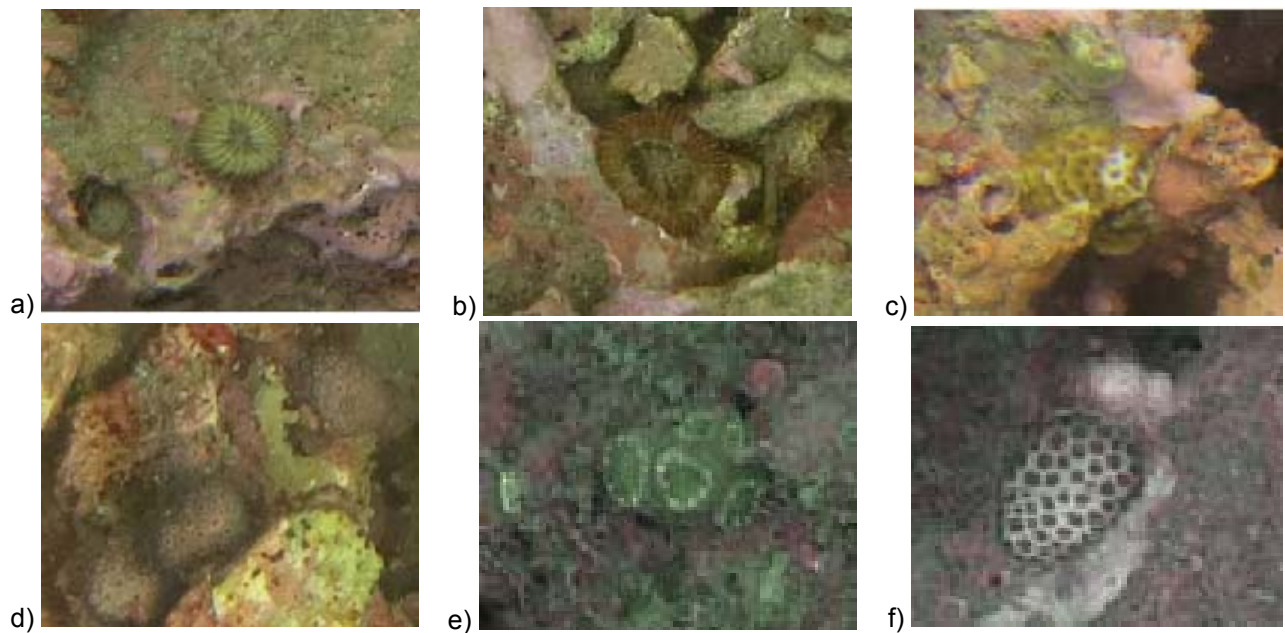




Figura 7. Principales géneros de reclutas que se pueden observar en el SAV. a) *Colpophyllia*. b) *Scolymia*. c) *Agaricia*. d) *Madracis*. e) *Montastraea*. f) *Stephanocoenia*. g) *Mycetophyllia*. h) *Millepora*. i) *Siderastrea*.

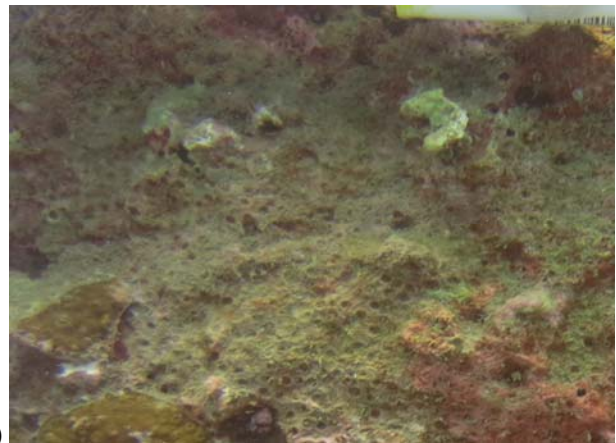
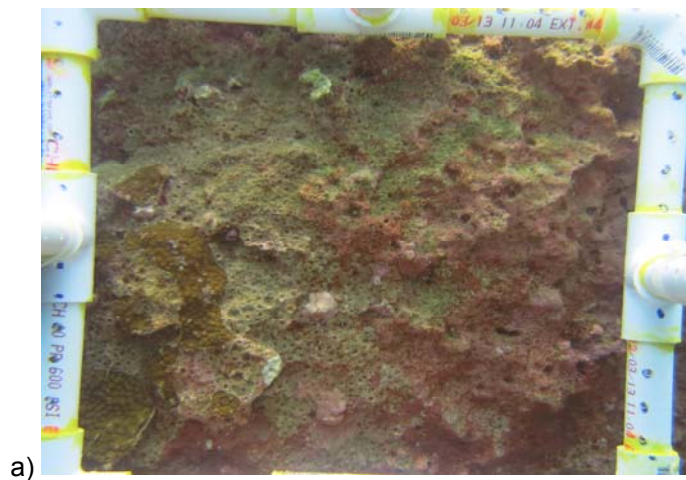


Figura 8. Muestra el aspecto de los sustratos analizados en los fotocuatrantes. a) Fotocuatrante donde se observa roca coralina (gris) y alga calcárea (rojo) creciendo sobre la roca. b) aspecto de general del alga calcárea. c) aspecto general de la roca coralina desnuda.

Los datos obtenidos de los transectos fueron procesados en una base de datos en la computadora y separados por arrecife y campaña, posteriormente se presentaron mediante tablas que incluyeron los siguientes atributos:

**Tabla 1**  
**Atributos obtenidos a partir de los datos obtenidos durante el periodo de muestreo 2009-2014.**

<b>Atributo</b>	<b>Forma de obtención</b>
<b>Densidad</b>	Numero de reclutas entre unidad de área.
<b>Abundancia relativa de adultos</b>	Porcentaje de individuos de cada género de corales adultos encontrados por arrecife y campaña.
<b>Abundancia relativa de reclutas</b>	Porcentaje de individuos de cada género de reclutas presentes, por arrecife y campaña.
<b>Cobertura (%)</b>	Promedio del porcentaje del área ocupada por roca coralina y alga calcárea.

***Análisis de datos.***

Se realizó una matriz de similitud, utilizando la densidad de reclutas en los arrecifes del SAV a lo largo del periodo 2009-2014, por medio del paquete estadístico SPSS IBM Statistics (versión 22.0.0), para dicha matriz se empleó como índice de similitud el coeficiente de correlación de Pearson; posteriormente a partir de ella se construyó un dendrograma utilizando la técnica de ligamiento promedio (<http://genomes.urv.cat/UPGMA/>), el que ejemplifica la similitud entre los distintos arrecifes y determinará si existe un patrón de distribución espacial en el reclutamiento coralino del SAV.

Además con ayuda del paquete estadístico SPSS IBM se realizó una prueba estadística de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias significativas en la densidad de reclutas entre los arrecifes del SAV, y una prueba de correlación de Spearman para saber si existe una relación directa entre el espacio disponible para el asentamiento coralino (algas calcáreas y roca coralina) con la densidad de reclutas a lo largo de las campañas 2009-2014.

Posteriormente, se realizaron gráficas de abundancia relativa de corales adultos y reclutas coralinos en los arrecifes del SAV, utilizando el paquete estadístico y de graficación avanzada SigmaPlot (versión 12.0); para determinar visualmente si existe alguna relación en cuanto a los géneros presentes y cantidad de corales.

Finalmente se efectuó un análisis bibliográfico sobre las estrategias reproductivas de los corales escleractinios del SAV que posteriormente fue comparado con la variación temporal del reclutamiento coralino.

## RESULTADOS

### ***Densidad de reclutas en los arrecifes del SAV***

La Tabla 2 muestra la densidad de reclutas coralinos (ind/m<sup>2</sup>) registrada en los arrecifes del SAV, en las nueve campañas de muestreo realizadas durante el periodo 2009-2014, donde se puede destacar al arrecife Chopas, perteneciente al GS del SAV y que presenta la mayor densidad de reclutas, con un promedio de 19.7±10.1 ind/m<sup>2</sup>, en contraste con el arrecife Hornos localizado en el GN del SAV con 0.6±0.4 ind/m<sup>2</sup> y Cabezo, del GS, con 0.6±0.4 ind/m<sup>2</sup>. Asimismo se puede observar que la densidad de reclutas más alta se encontró en la campaña C-09 con una densidad promedio de 7.4±11.8 ind/m<sup>2</sup>, mientras que la densidad de reclutas más baja se dio en la campaña C-05 con un promedio de 2.2±2.6 ind/m<sup>2</sup>. Además se puede apreciar la densidad de reclutas promedio de los dos grupos de arrecifes (formados de manera natural en el SAV), norte y sur, donde la densidad promedio de reclutas más alta corresponde al GS con 7.5±3.6 ind/m<sup>2</sup>, mientras que para el GN se obtuvo una densidad de 2.1±1.0 ind/m<sup>2</sup>.

Finalmente es importante destacar que la densidad promedio de reclutamiento coralino en el SAV es de 4.8±5.4 ind/m<sup>2</sup>.

### ***Cobertura del espacio disponible para el asentamiento coralino***

La Tabla 3 muestra el promedio de la cobertura (%) de espacio disponible para el asentamiento de los reclutas de coral (alga calcárea y roca coralina), encontrada en los arrecifes del SAV, donde se observa que el arrecife Chopas fue el que presentó el mayor porcentaje promedio en la cobertura del espacio disponible para el reclutamiento coralino (60%) en contraste con el arrecife Isla Verde que presentó la menor cobertura de espacio disponible (10.5%). En cuanto a las campañas de muestreo se puede observar que el porcentaje de espacio disponible más bajo corresponde a la C-08 con un valor de 19.3%, mientras que la campaña C-09 muestra el porcentaje más alto con un valor registrado de 37.7%. El porcentaje obtenido de espacio disponible para el reclutamiento coralino en el SAV, a través del periodo 2009-2014, es de 31.6%. Las campañas con datos faltantes en algunos arrecifes son debido a problemas climáticos que impidieron la toma de datos.

### **Abundancia relativa**

La Tabla 4 muestra el promedio de la abundancia relativa (%) de los adultos y reclutas coralinos encontrados en el SAV en el GN y GS, donde se muestra que los reclutas y adultos más abundantes del GN pertenecen al género *Siderastrea* con un promedio de 53.2% y 32.2% respectivamente.

Así mismo, en el GS del SAV los reclutas más abundantes son los del género *Agaricia* con un promedio de 57.2%; sin embargo, los corales adultos más abundantes en esta zona pertenecen al Complejo *Montastraea* con un promedio del 35.6%.

En general, para el SAV los reclutas más abundantes son los del género *Siderastrea* con un promedio del 33.7% seguidos de cerca por los de género *Agaricia* con un promedio del 31.2%; en contraste con los corales adultos donde los más abundantes pertenecen al Complejo *Montastraea* con un promedio de 29.6%.

La Tabla 5 muestra la abundancia relativa (%) de los reclutas coralinos y corales adultos que se encontraron en cada arrecife del SAV durante el periodo 2009-2014, de esta manera se busca encontrar, de forma más particular, si existe alguna relación entre adultos y reclutas coralinos dentro del SAV. Donde se puede notar que en la mayoría de los arrecifes, del GN del SAV, predominan los reclutas y adultos de corales del género *Siderastrea*, *Colpophyllia* y *Stephanocoenia*, mientras que en el GS predominan los corales del Complejo *Montastraea* y del género *Agaricia*.

### **Estrategias reproductivas**

La Tabla 6 es una recopilación de toda la información existente sobre las estrategias reproductivas de los corales Escleractinios registrados en el SAV, con lo cual se pudo definir que los reclutas más abundantes en los arrecifes del GS del SAV (*Siderastrea*, *Colpophyllia* y *Stephanocoenia*) provienen de corales desovadores con un periodo de reproducción entre finales de Verano y principios de Otoño, siendo solo la especie *Siderastrea radians* incubadora y con reproducción durante todo el año, mientras que el género de reclutas más dominante en los arrecifes del GS (*Agaricia*) proviene de corales incubadores que se reproducen en Primavera y solo la especie *Agaricia humilis* presenta reproducción durante todo el año.

**Tabla 2**  
**Densidad de reclutas (ind/m<sup>2</sup>) en los arrecifes del SAV en el periodo 2009-2014**

	C-01	C-02	C-03	C-04	C-05	C-06	C-07	C-08	C-09	DP ( $\pm 1\sigma$ )
<b>GL</b>	1.4	1.4	0.9	1.6	0.9	0.6	1.8	1.2	1.2	1.2 $\pm$ 0.4
<b>HO</b>	0.5	0.1	0.1	0.9	0.9	0.5	1.3	0.6	0.6	0.6 $\pm$ 0.4
<b>IS</b>	1.8	2.1	0.9	5.3	1.0	1.0	2.0	1.3	0.9	1.8 $\pm$ 1.4
<b>IV</b>	1.3	3.2	4.8	2.8	0.6	0.2	3.3	1.0	0.1	1.9 $\pm$ 1.7
<b>PJ</b>	8.5	8.0	8.4	5.7	1.6	2.5	2.4	2.0	3.6	4.7 $\pm$ 2.9
<b>GN</b>	<b>2.7<math>\pm</math>3.3</b>	<b>3.0<math>\pm</math>3.0</b>	<b>3.0<math>\pm</math>3.5</b>	<b>3.3<math>\pm</math>2.2</b>	<b>1.0<math>\pm</math>0.4</b>	<b>1.0<math>\pm</math>0.9</b>	<b>2.2<math>\pm</math>0.8</b>	<b>1.2<math>\pm</math>0.5</b>	<b>1.3<math>\pm</math>1.4</b>	<b>2.1<math>\pm</math>1.0</b>
<b>AF</b>	0.1	3.2	0.5	0.1	0.5	0.5	1.0	0.2	1.2	0.8 $\pm$ 1
<b>CA</b>	0.9	1.3	0.1	0.4	0.9	0.9	0.2	0.2	1.2	0.7 $\pm$ 0.5
<b>CH</b>	21	33.8	14.4	28.0	7.4	10.2	17.6	11.2	33.7	19.7 $\pm$ 10.1
<b>IE</b>	2.0	9.4	10.0	8.6	1.3	1.4	8.9	11.2	24.4	8.6 $\pm$ 7.1
<b>BL</b>	3.6	9.6	5.4	16.9	7.2	8.4	6.1	3.4	7.3	7.5 $\pm$ 4.1
<b>GS</b>	<b>5.5<math>\pm</math>8.8</b>	<b>11.5<math>\pm</math>13.0</b>	<b>6.1<math>\pm</math>6.2</b>	<b>10.8<math>\pm</math>11.8</b>	<b>3.5<math>\pm</math>3.5</b>	<b>4.3<math>\pm</math>4.6</b>	<b>6.8<math>\pm</math>7.0</b>	<b>5.2<math>\pm</math>5.6</b>	<b>13.6<math>\pm</math>14.7</b>	<b>7.5<math>\pm</math>3.6</b>
<b>SAV</b>	<b>4.1<math>\pm</math>6.4</b>	<b>7.2<math>\pm</math>10.0</b>	<b>4.6<math>\pm</math>5.0</b>	<b>7.0<math>\pm</math>9.0</b>	<b>2.2<math>\pm</math>2.62</b>	<b>2.6<math>\pm</math>3.6</b>	<b>4.5<math>\pm</math>5.3</b>	<b>3.2<math>\pm</math>4.3</b>	<b>7.4<math>\pm</math>11.8</b>	<b>4.8<math>\pm</math>2.0</b>

C-01= SEP/09. C-02= ABR/10. C-03= OCT/10. C-04= JUN/11. C-05= OCT/11. C-06= OCT/12. C-07= MAR/2013. C-08= OCT/13. C-09= MAR/14. DP= Densidad promedio.  $\pm\Sigma$ = Desviación estándar. GN= Grupo norte. GS= Grupo sur. GL= Galleguilla. HO= Hornos. IS= Isla de Sacrificios. IV= Isla Verde. PJ= Pájaros. AF= Anegada de Afuera. CA= Cabezo. CH= Chopas. IE= Isla de Enmedio. BL= La blanca.



**Tabla 3**  
**Cobertura de algas calcáreas y roca coralina desnuda (%±1σ) en los arrecifes del SAV**

	Cobertura	C-01	C-02	C-03	C-04	C-05	C-06	C-07	C-08	C-09	Promedio
GL	AC	30±13.7	28.7±15.1	43.0±23.7	50.7±18.5	30.6±19.4	27.9±26.1	11.9±11.6	13.6±11.0	9.9±8.0	27.4±13.9
	RC	2.1±6.2	3.9±9.8	5.1±10.6	7.1±9.7	12.8±13.6	1.8±4.7	1.6±3.2	3.6±4.7	0±0	4.2±3.8
	SD Total	32.1	32.6	48.1	57.8	43.4	29.7	13.5	17.2	9.9	<b>31.6±16.2</b>
HO	AC	21.8±11.2	25.4±9.9	15.0±12.7	0±0		36.5±23.0	14.8±14.9	37.4±22.6		16.8±14.9
	RC	34.2±18.8	19.5±11.5	11.6±10.6	17.6±15.3		0.2±1.1	0.7±2.7	16.5±16.3		11.1±12.0
	SD Total	56	44.9	26.6	17.6		36.7	15.5	53.9		<b>27.9±16.6</b>
IS	AC	14.1±11.5	7.3±8.1	8.3±11.0	3.1±4.9	0.5±2.5	4.4±7.9	5.0±6.8	7.4±7.9	9.2±7.8	6.6±3.9
	RC	7.2±13.9	11.5±16.0	14.2±12.9	8.4±6.2	13.3±18.5	3.5±6.2	2.0±8.7	5.4±4.9	0.1±0.9	7.3±5.0
	SD Total	21.3	18.8	22.5	11.5	13.8	7.9	7.0	12.8	9.3	<b>13.9±5.7</b>
IV	AC	11.0±8.0	5.5±8.9	1.7±4.1	2.1±7.4	0.2±2.1	3.2±4.1	9.0±10.9	11.0±11.0	5.5±6.8	5.5±4.1
	RC	5.1±15.0	4.2±9.8	6.1±4.6	8.6±8.2	12.7±9.3	1.9±5.4	1.4±3.6	3.2±6.7	1.7±4.7	5.0±3.7
	SD Total	16.1	9.7	7.8	10.7	12.9	5.1	10.4	14.2	7.2	<b>10.5±3.5</b>
PJ	AC	16.0±13.3	12.4±14.6	15.3±15.3	23.0±20.1	29.5±17.5	31±19.7	23.5±19.2	39.0±22.5	16.8±17.7	22.9±8.8
	RC	3.7±10.6	12.8±19.8	11.1±8.3	12.7±12.8	37.3±14.6	14.8±12.6	15.8±17.0	19.4±13.0	1.2±2.2	14.3±10.3
	SD Total	19.7	25.2	26.4	35.7	66.8	45.8	39.3	58.4	18	<b>37.2±17.1</b>
GN	AC	19.7±13.7	15.9±15.6	16.7±20.5	15.8±23.3	14.9±19.8	21.1±23.1	12.8±14.1	21.7±21.2	11.2±12.2	19.1±19.1
	RC	12.0±19.2	10.4±15	9.6±10.5	10.9±11.6	17.8±17.1	4.5±8.9	4.3±10.6	9.7±12.4	0.6±2.1	10.0±13.6
	SD Total	31.7	26.3	26.3	26.7	32.7	25.6	17.1	31.4	11.8	<b>29.1±6.9</b>
AF	AC	16.2±14.4	10.6±7.3	11.7±13.5	8.1±6.5	19.7±17.4	9.7±15.9	9.0±14.4	15.5±13.6	13.3±4.5	13.3±4.5
	RC	0.3±2.5	11.7±14.4	4.9±13.1	25.5±16.4	1.1±5.4	3.4±10.8	18.7±21.6	11.0±11.5	8.5±8.9	8.5±8.9
	SD Total	16.5	22.3	16.6	33.6	20.8	13.1	27.7	26.5	21.8	<b>21.8±6.4</b>
CA	AC	16.2±13.9	13.0±11.7	8.9±12.9	10.1±10.7	8.8±18.4	14.4±18.6	30.1±20.3	13.5±8.1	12.7±13.7	14.2±6.5
	RC	4.7±9.1	7.6±11.6	4.1±7.8	4.8±6.2	5.7±11.9	0±0	1.5±2.7	6.0±5.3	0.1±0.8	3.8±2.7
	SD Total	20.9	20.6	13	14.9	14.5	14.4	31.6	19.5	12.8	<b>18±6.0</b>
CH	AC	38.9±16.4	29.4±12.5	29.8±14.9	13.3±13.6	14.7±15.4	30.7±19.0	41.8±19.9	60.7±21.7	38.5±20.0	33.1±14.4
	RC	26.9±14.8	23.2±12.5	40.4±17.9	38.4±23.8	54.6±24.5	22.1±11.5	18.2±11.8	15.8±16.2	2.9±6.1	26.9±15.4
	SD Total	65.8	52.6	70.2	51.7	69.3	52.8	60	76.5	41.4	<b>60±11.3</b>
IE	AC	24.7±14.6	25.3±13.7	23.7±18.3	4.9±12.0	4.8±7.0	19.5±12.9	31.7±16.2	36.4±15.0	27.3±18.6	22.0±10.9
	RC	25.6±18.6	17.7±12.5	26.9±18.0	45.8±27.3	25.0±16.9	1.2±3.1	0.1±0.9	5.2±4.6	1.1±3.2	16.5±15.8
	SD Total	50.3	43	50.6	50.7	29.8	20.7	31.8	41.6	28.4	<b>38.5±11.2</b>

Continuación Tabla 3

Cobertura de algas calcáreas y roca coralina desnuda ( $\% \pm 1\sigma$ ) en los arrecifes del SAV

	Cobertura	C-01	C-02	C-03	C-04	C-05	C-06	C-07	C-08	C-09	Promedio
BL	AC	31.0±18.1	26.9±15.6	18.1±19.8	26.1±15.1	19.6±18.2	26.8±16.0	25.4±20.1	30.8±15.5	19±15.4	24.8±4.9
	RC	20.8±18.0	23.0±13.2	37.1±16.9	29.7±18.0	34.9±21.7	9.5±10.7	0.5±2.1	25.0±15.5	0.9±2.7	20.2±13.7
	SD Total	51.8	49.9	55.2	55.8	54.5	36.3	25.9	55.8	19.9	<b>45±14.0</b>
GS	AC	25.1±18.0	20.9±14.8	18.5±17.8	12.6±14.1	15.1±16.8	20.3±18.3	27.6±21.2	31.4±23.0	23.4±19.3	21.7±19.2
	RC	14.6±17.5	16.6±14.4	22.5±21.7	29.7±24.1	24.8±25.9	4.5±11.9	7.8±14.1	12.6±13.7	1.0±3.5	15.2±19.6
	SD Total	39.7	37.5	41.0	42.3	39.9	24.8	35.4	44	24.4	<b>36.9±7.2</b>
SAV	AC	22.5±16.3	18.4±15.4	17.6±19.2	14.2±19.4	15.0±18.1	20.7±20.8	20.2±19.7	26.6±22.6	18.5±17.8	19.4±19.3
	RC	13.3±18.4	13.5±15.1	16.1±18.3	20.2±21.1	21.9±23.0	5.9±10.6	6.1±12.6	11.1±13.2	0.8±3.1	12.2±17.3
	SD Total	35.8	31.9	33.7	34.4	36.9	26.6	26.3	37.7	19.3	<b>31.6±6.1</b>

HO= Hornos. CA= Cabezo. A= Anegada de Afuera. G= Galleguilla. IS= Isla de Sacrificios. IV= Isla Verde. P= Pájaros. IE= Isla de Enmedio. B= La Blanca. CH= Chopas. Espacio disponible: AC= Algas calcáreas. RC= Roca coralina.  $\pm 1\sigma$ = Desviación estándar. SD= Sustrato disponible.

**Tabla 4**  
**Abundancia relativa total de adultos ( $\% \pm 1\sigma$ ) y reclutas coralinos ( $\% \pm 1\sigma$ ) encontrados en el SAV y en los 2 grupos de arrecifes, norte y sur. Durante las 9 campañas de muestreo, del periodo 2009-2014.**

Género	Grupo Norte		Grupo Sur		SAV	
	R	A	R	A	R	A
<i>Acropora</i>	0.5±1.0	0±0	0±0	0.1±0.1	0.3±0.7	0.1±0.1
<i>Agaricia</i>	5.2±4.8	1.5±0.9	57.2±28.4	21.1±18.1	31.2±33.5	11.3±17.8
<i>Montastraea (c)</i>	1.2±1.0	23.5±16.7	4.2±5.7	35.6±19.1	2.7±4.2	29.6±18.1
<i>Colpophyllia</i>	12.6±6.2	10.9±7.8	11.6±12.5	17.2±6.9	12.1±0.4	14.1±7.7
<i>Leptoseris</i>	0±0	0.2±0.2	0±0	0.6±0.3	0±0	0.3±0.3
<i>Madracis</i>	0±0	2.6±2.6	0.8±1.5	2.7±2.3	0.5±1.1	2.7±2.3
<i>Manicina</i>	0.6±1.0	1.0±0.9	0.1±0.2	1.4±1.2	0.4±0.7	1.2±1.0
<i>Millepora</i>	1.0±1.7	7.2±14.8	1.6±2.7	1.0±0.7	1.3±2.1	4.1±10.4
<i>Mycetophyllia</i>	0±0	0.3±0.3	1.1±1.2	1.1±0.9	0.6±1.0	0.7±0.7
<i>Oculina</i>	12.1±8.2	9.2±9.5	0.3±0.7	0.3±0.6	6.2±8.3	4.7±7.9
<i>Porites</i>	1.9±1.3	3.3±3.3	5.9±4.7	5.7±3.5	3.9±3.9	4.5±3.5
<i>Pseudodiploria</i>	0±0	0.9±0.6	0±0	3.6±5.4	0±0	2.2±3.9
<i>Scolymia</i>	0.2±0.3	0.2±0.2	1.5±1.7	0.4±0.4	0.8±1.3	0.3±0.3
<i>Siderastrea</i>	53.2±14.3	32.2±16.3	14.3±17.3	7.5±8.3	33.7±25.4	19.9±17.8
<i>Stephanocoenia</i>	11.3±7.0	7.0±3.0	1.2±1.8	1.7±1.5	6.2±7.2	4.4±3.6

R=Recluta. A=Adulto. Montastraea (c) = Complejo Montastraea  $\pm 1\sigma$  = Desviación estándar.

**Tabla 5**  
**Abundancia relativa total de adultos (%) y reclutas coralinos (%) encontrada en los diferentes arrecifes del SAV, durante las 9 campañas de muestreo, del periodo 2009-1014**

Género	IV		PJ		GL		IS		HO		BL		CH		IE		CA		AF	
	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A	R	A
<i>Acropora</i>	0.0	0.0	0.3	0.0	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2	0.0	0.1
<i>Agaricia</i>	5.3	2.4	5.3	1.8	2.4	1.2	12.8	2.1	0.0	0.0	68.2	28.8	87.8	42.0	73.1	30.6	16.7	2.5	40.4	1.6
<i>Montastraea (c)</i>	0.8	51.6	2.2	11.4	2.4	15.2	0.8	26.0	0.0	13.3	0.0	13.0	0.0	23.0	0.0	33.3	10.4	48.1	10.5	60.7
<i>Colpophyllia</i>	17.4	13.3	12.8	16.3	11.9	5.1	18.4	19.4	2.7	0.6	10.4	12.6	4.5	14.5	7.7	12.3	2.1	17.4	33.3	29.1
<i>Leptoseris</i>	0.0	0.1	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4	0.0	0.6	0.0	1.0	0.0	0.5
<i>Madracis</i>	0.0	4.4	0.9	2.2	0.0	0.6	0.0	6.1	0.0	0.0	0.2	2.2	0.6	2.3	3.4	6.7	0.0	1.3	0.0	0.9
<i>Manicina</i>	0.0	0.6	0.6	2.5	0.0	0.9	2.4	0.7	0.0	0.3	0.4	3.2	0.2	1.9	0.2	1.2	0.0	0.2	0.0	0.5
<i>Millepora</i>	0.8	0.1	0.0	0.8	0.0	1.1	4.0	0.3	0.0	33.5	0.2	0.4	0.2	1.4	1.5	1.4	6.3	1.4	0.0	0.1
<i>Mycetophyllia</i>	0.0	0.4	0.0	0.3	0.0	0.2	0.0	0.7	0.0	0.0	1.0	1.1	1.9	1.8	2.8	2.1	0.0	0.1	0.0	0.3
<i>Oculina</i>	0.0	0.2	7.5	6.3	19.0	9.1	15.2	4.9	18.9	25.2	1.6	1.5	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Porites</i>	3.0	1.9	3.1	9.0	1.2	2.1	2.4	3.0	0.0	0.6	5.7	9.6	3.5	7.9	7.7	6.6	12.5	4.2	0.0	0.4
<i>Pseudodiploria</i>	0.0	0.4	0.0	1.1	0.0	0.3	0.0	1.6	0.0	0.9	0.2	0.7	0.0	0.9	0.0	0.8	0.0	13.1	0.0	2.6
<i>Scolymia</i>	0.8	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.2	0.2	1.1	0.2	0.1	1.0	0.3	4.2	0.3	1.8	0.2
<i>Siderastrea</i>	50.0	15.7	62.0	39.7	56.0	56.9	30.4	25.3	67.6	23.5	10.2	21.9	1.1	2.7	2.4	2.6	43.8	7.7	14.0	2.8
<i>Stephanocoenia</i>	22.0	8.9	5.3	8.1	4.8	7.4	13.6	9.0	10.8	1.9	1.6	3.8	0.2	0.4	0.0	1.4	4.2	2.4	0.0	0.3

HO= Hornos. CA= Cabezo. AF= Anegada de Afuera. GL= Galleguilla. IS= Isla de Sacrificios. IV= Isla Verde. PJ= Pájaros. IE= Isla de Enmedio. BL= La Blanca. CH= Chopas. R=Recluta. A=Adulto. Montastraea (c) = Complejo Montastraea.

**Tabla 6**  
**Estrategias reproductivas de las especies de coral encontradas en el SAV.**

Espece	Modo de sexualidad	Tipo de reproducción	Periodo de reproducción	Veces que desova o libera plánulas al año
<i>Acropora cervicornis</i> <sup>1</sup>	H	D	Agosto	1
<i>Acropora palmata</i> <sup>1</sup>	H	D	Agosto	1
<i>Colpophyllia natans</i> <sup>6</sup>	H	D	Julio-septiembre	1
<i>Pseudodiploria clivosa</i> <sup>2</sup>	H	D	Julio-septiembre	1
<i>Pseudodiploria strigosa</i> <sup>2</sup>	H	D	Julio-septiembre	1
<i>Oculina diffusa</i> <sup>5</sup>	G	D	Agosto	1
<i>Orbicella annularis</i> <sup>1</sup>	H	D	Mediados de agosto a Mediados de septiembre	1
<i>Orbicella faveolata</i> <sup>6</sup>	H	D	Julio-septiembre	1
<i>Orbicella franksi</i> <sup>6</sup>	H	D	Mediados de agosto	1
<i>Montastraea cavernosa</i> <sup>1</sup>	G	D	Finales de agosto	1
<i>Siderastrea sidérea</i> <sup>1</sup>	G	D	Julio-septiembre	1
<i>Stephanocoenia intersepta</i> <sup>6</sup>	G	D	Agosto-septiembre	1
<i>Agaricia agaricites</i> <sup>3</sup>	H	In	Marzo-mayo	
<i>Agaricia fragilis</i> <sup>4</sup>	?	In	Marzo-mayo	
<i>Agaricia humilis</i> <sup>3</sup>	H	In	Todo el año	
<i>Manicina areolata</i> <sup>4</sup>	H	In	Junio-julio	
<i>Porites astreoides</i> <sup>1</sup>	H	In	Enero-septiembre	9
<i>Porites porites</i> <sup>3</sup>	G	In	Noviembre-febrero /todo el año	
<i>Siderastrea radians</i> <sup>3</sup>	G	In	Todo el año	
<i>Mycetophyllia ferox</i> <sup>1</sup>	H	In	Desove= diciembre-enero Incubación= febrero- marzo	1 a 2

G= Gonocorica H= Hermafrodita. D= Desovador In= Incubador 1= Szmant 1986. 2= Weil y Vargas 2010. 3= Richmond y Hunter 1990. 4= Fadlallah 1983. 5= Broke y Young 2003. 6= Vinze et al. 2005.

# DISCUSIÓN DE RESULTADOS

## 1. Variación espacial de la densidad de reclutas coralinos

Para determinar si existe un patrón de variación espacial en el reclutamiento coralino dentro del SAV, se elaboró un análisis de agrupamiento (Figura 9), a partir de la matriz de similitud (Tabla 7) la cual deriva de los datos de densidad promedio de la Tabla 2; el análisis mostró que los arrecifes más parecidos entre sí, en cuanto a la variación en la densidad del reclutamiento en los diferentes años de muestreo (2009-2014) son: La Blanca e Isla de Sacrificios que a su vez forman un grupo (GA) con los arrecifes Galleguilla y Hornos todos pertenecientes al GN del SAV y caracterizados por su cercanía a la costa y, en su mayoría, por su baja densidad de reclutas. Otro grupo (GB) está formado por Pájaros e Isla Verde moderadamente alejados de la costa, localizados en el GN del SAV y distinguidos por presentar la más alta densidad de reclutas para esta zona. Finalmente, Chopas e Isla Enmedio son arrecifes moderadamente alejados de la costa los cuales forman un grupo (GC) junto con los arrecifes Cabezo y Anegada de Afuera que son los arrecifes más externos del SAV, todos pertenecientes al GS, y caracterizados, dos de ellos, por presentar los valores de densidad de reclutas más altos de la zona y de todo el SAV (Figura 10).

**Tabla 7**  
**Matriz de similitud, muestra los valores de similitud entre los arrecifes del SAV**  
**utilizando el coeficiente de correlación de Pearson ( $r=0 \Rightarrow 1$ )**

	CH	IE	BL	PJ	IV	IS	GL	AF	CA	HO
CH	1.000	0.612	0.439	0.474	0.16	0.416	0.531	0.581	0.47	-0.201
IE		1.000	0.026	-0.023	0.005	-0.061	0.238	0.275	0.071	-0.077
BL			1.000	0.076	0.156	0.814	0.223	0.118	0.114	0.163
PJ				1.000	0.585	0.223	0.178	0.253	0.105	-0.656
IV					1.000	0.308	0.376	0.236	-0.512	-0.199
IS						1.000	0.611	-0.092	-0.186	0.309
GL							1.000	0.183	-0.185	0.463
AF								1.000	0.554	-0.37
CA									1.000	-0.296
HO										1.000

HO= Hornos. CA= Cabezo. AF= Anegada de Afuera. GL= Galleguilla. IS= Isla de Sacrificios. IV= Isla Verde. PJ= Pájaros. IE= Isla de Enmedio. BL= La Blanca. CH= Chopas

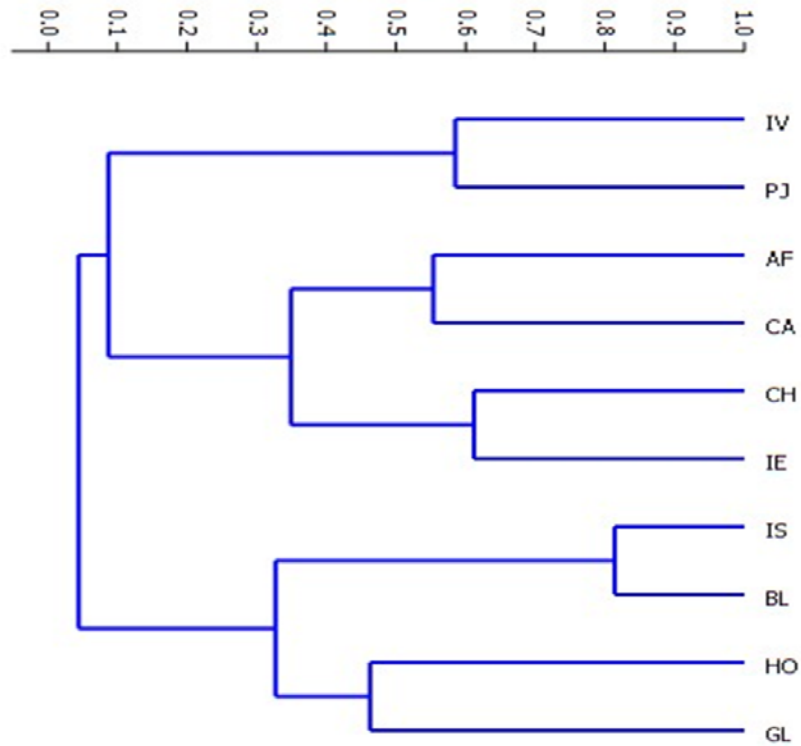
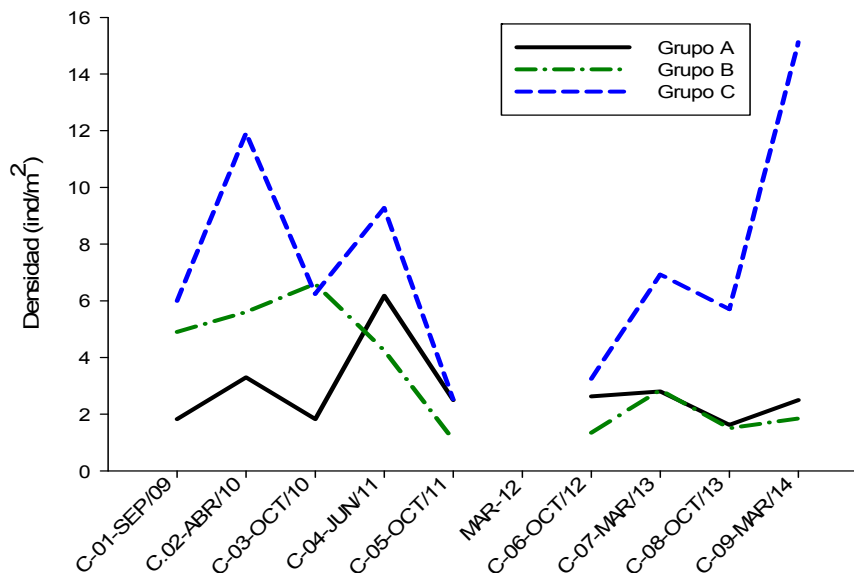


Figura 9. Dendrograma, agrupación de los arrecifes SAV de acuerdo a su similitud en la densidad de reclutas.



Figura 10. Zonación del SAV de acuerdo a la densidad promedio de reclutas

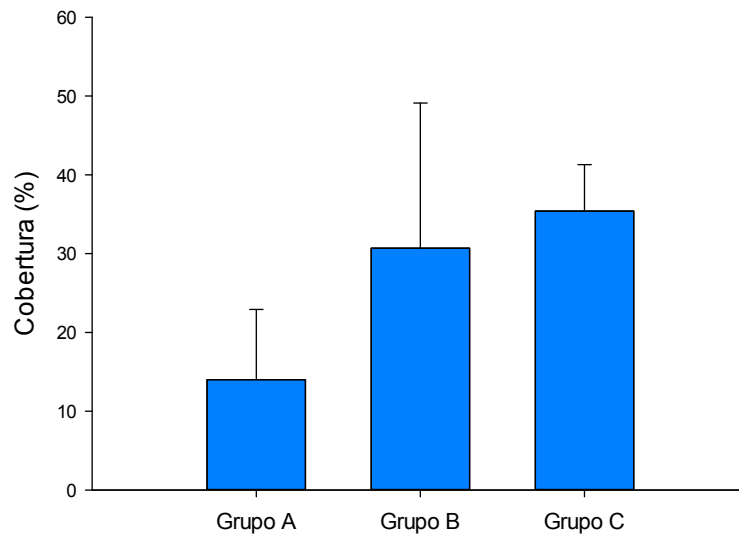


**Figura 11. Variación de la densidad de reclutas (ind/m<sup>2</sup>) en los diferentes grupos de arrecifes del SAV derivados del análisis de agrupamiento**

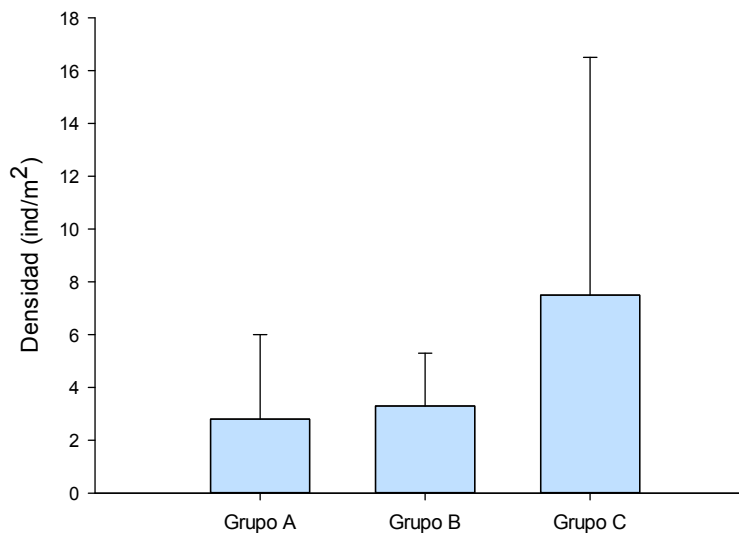
En cuanto a la variación en la densidad de reclutas, en los diferentes grupos de arrecifes formados, se puede observar (Figura 11) que en GA y GC hay una tendencia a encontrar más reclutas en los meses de primavera que en los de otoño, sin embargo, la densidad de GC es más alta y su variación es similar a lo largo del tiempo en comparación con la de GA. En cuanto a GB no se observa una variación constante, en la densidad de reclutas a lo largo de los meses en los diferentes años.

Igualmente, en el estudio de monitoreo del SAV realizado por Horta-Puga y Tello-Musi en 2014 se encontró que los arrecifes del GC presentan la mayor cobertura de coral vivo ( $35.4 \pm 5.9$  %) seguidos por los de GB ( $30.7 \pm 18.4$  %) (Figura 12), lo cual es importante debido a que corresponde con la distribución de la densidad de reclutas en los arrecifes del SAV (Figura 13). Por lo tanto, se puede pensar que la cobertura de corales adultos es un factor importante para la distribución de la densidad en los arrecifes del SAV.





**Figura 12. Cobertura promedio y desviación estándar ( $\% \pm 1\sigma$ ) de coral vivo en los diferentes grupos de arrecifes formados en el SAV**



**Figura 13. Densidad promedio y desviación estándar ( $\% \pm 1\sigma$ ) de reclutas coralinos en los diferentes grupos del SAV derivados del análisis de agrupamiento**

Finalmente, se puede observar que en la Figura 13 las diferencias en la densidad promedio de reclutas en los tres grupos de arrecifes formados, donde los del GC son los que presentan la mayor densidad promedio ( $7.5 \pm 9.0$  ind/m<sup>2</sup>) y además una mayor cobertura de espacio disponible para el reclutamiento coralino ( $34.6 \pm 19.1$  %) (Figura 14); mientras los del GB, aunque con una densidad de reclutas más alta que los arrecifes del GA ( $3.3 \pm 2.0$  ind/m<sup>2</sup>), presentan la

menor cobertura de espacio disponible ( $23.9 \pm 18.9$  %), aunque esta no es muy marcada, quizá debido a que el GB sólo es representado por dos arrecifes mientras el GA lo representan cuatro arrecifes.

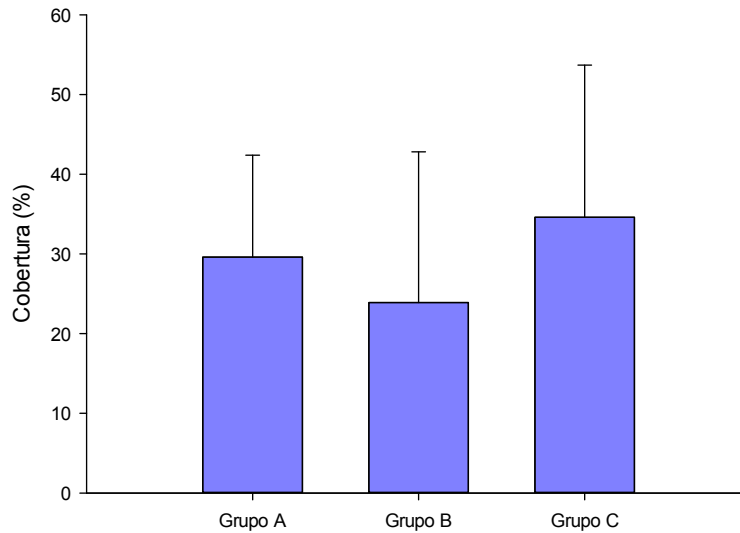
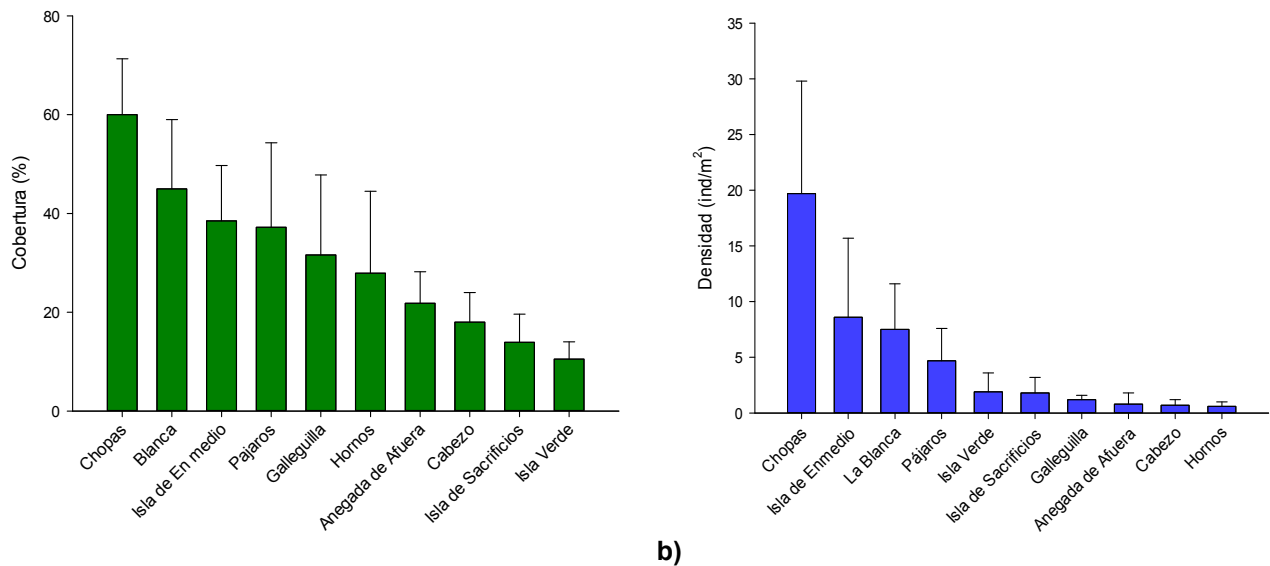


Figura 14. Cobertura promedio y desviación estándar ( $\% \pm 1\sigma$ ) del espacio disponible (algas calcáreas y roca coralina) para el reclutamiento coralino en los diferentes grupos de arrecifes formados en el SAV.

## ***2. Relación entre la distribución de la densidad de reclutas y la cobertura de espacio disponible para el asentamiento coralino (algas calcáreas- roca coralina)***

La zonación, en cuanto a la densidad de reclutas anteriormente observada en el SAV (Figura 10), y las diferencias significativas encontradas en la densidad de reclutas entre los arrecifes, (Kruskal-wallis  $H= 65.8$ ,  $p= 9.7 \times 10^{-11}$ ), pueden atribuirse a diversas variables que presentan los arrecifes y que influyen directamente en el reclutamiento coralino; una de las más importantes es el espacio cubierto por algas calcáreas y roca coralina, ya que es el sustrato utilizado regularmente por las larvas de coral para su asentamiento y posterior metamorfosis a pólipo (Morse et al. 1988, Richmond 1997, Harrington et al. 2004).



**a) b)**  
**Figura 15. a) Cobertura promedio y desviación estándar ( $\% \pm 1\sigma$ ) de espacio disponible para el asentamiento coralino en los arrecifes del SAV. b) Densidad promedio y desviación estándar ( $\text{ind}/\text{m}^2 \pm 1\sigma$ ) de reclutas en los diferentes arrecifes del SAV.**

El sustrato disponible para el asentamiento coralino es distinto entre los arrecifes del SAV y se puede observar en la Figura 15a que el arrecife Chopas es el que presentó la mayor cobertura de algas calcáreas y roca coralina (60%), seguido por los arrecifes La Blanca (45%), Isla de En medio (38.5%) y Pájaros (37.2%). Además, es importante destacar que como se observa en la Figura 15b, estos mismos cuatro arrecifes son los que presentan la mayor densidad de reclutas, lo cual hace suponer una importante relación, entre el espacio disponible para el asentamiento coralino, con la densidad de reclutamiento en el SAV, que como ya se ha demostrado ocurre en diversos arrecifes del mundo, debido al vínculo de las larvas de algunas especies de coral con estos sustratos (Morse et al. 1988); no obstante, para los demás arrecifes del SAV no se puede ver una relación sustrato-densidad evidente, por lo que al aplicar la prueba de correlación de Spearman se encontró que la relación sustrato-densidad es moderada ( $r = 0.434$ ,  $p = 5.7 \times 10^{-5}$ ) (Figura 16), por lo tanto la cobertura de algas calcáreas y roca coralina, si bien interviene en el reclutamiento coralino en los arrecifes del SAV, no es el único factor determinante, lo cual se debe a que las larvas de algunas especies de corales, a falta de estos sustratos, tienen la capacidad de asentarse en cualquier superficie dura cubierta con una película biológica tal como las plánulas los corales de *Pocillopora damicornis* (Harrigan 1972), o las larvas de *Porites Porites* y *Favia fragum* que muestran poca especificidad del sustrato para su asentamiento

(Lewis 1974, Goreau et al. 1981), lo cual podría suceder con algunas especies del SAV debido a la baja cantidad de espacio disponible en algunos arrecifes, ya que está demostrado que factores como la sedimentación y la falta de luz afectan el desarrollo de las algas calcáreas o tapan las zonas de roca coralina necesarias para el asentamiento de las larvas (Wittenberg y Hunte 1992, Torres y Morelock 2002); sin embargo, no existen estudios que hablen de esta capacidad en la mayoría de los corales en el SAV.

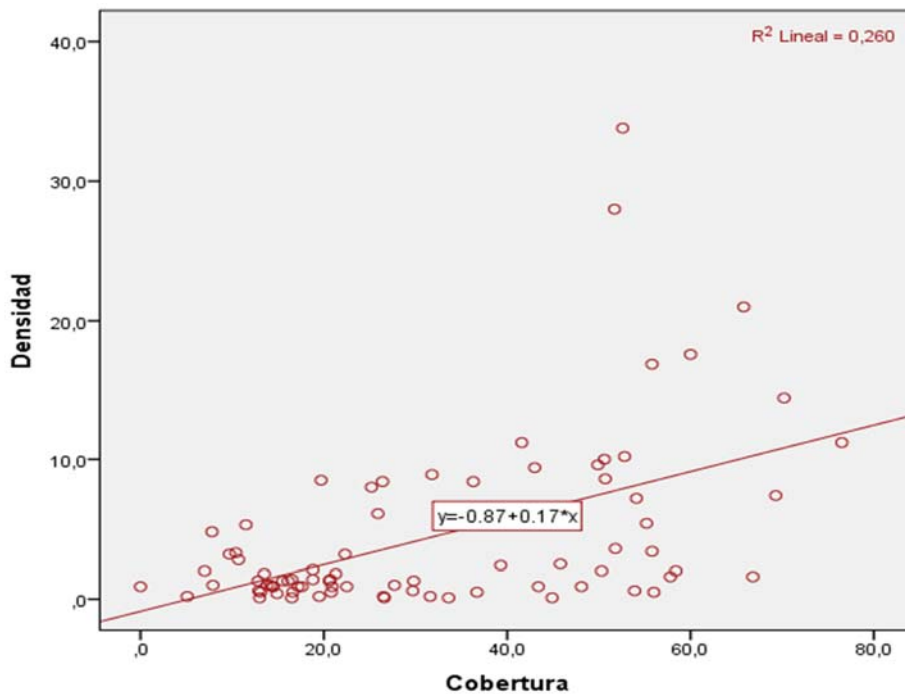
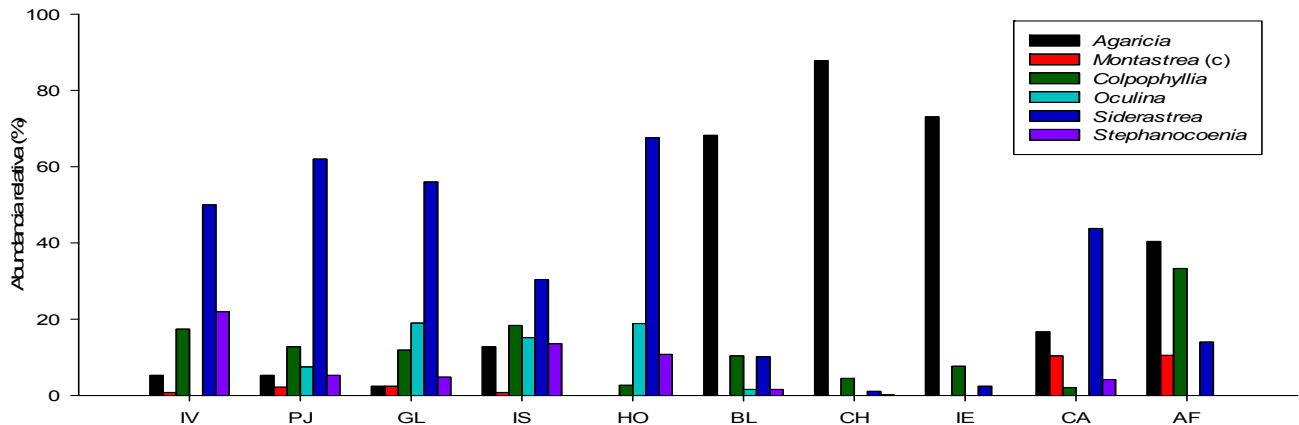


Figura 16. Muestra la relación entre la cobertura de algas calcáreas y la densidad de reclutas coralinos

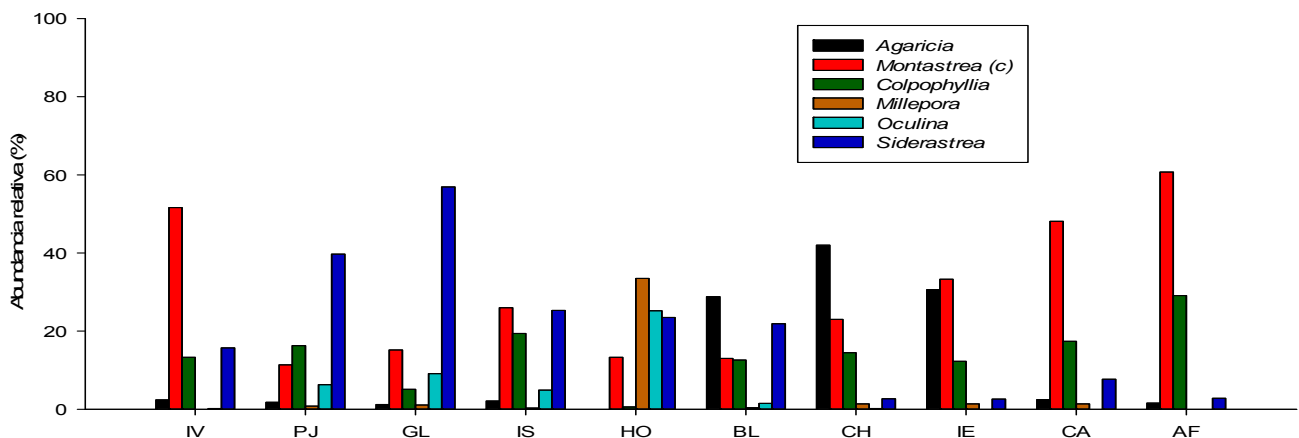
### 3. Relación entre la distribución de la densidad de reclutas y la abundancia relativa

En cuanto a la abundancia relativa de los reclutas del SAV se encontró que la mayoría de los géneros están representados por pocos individuos, excepto las especies de corales incubadores del género *Agaricia* en el GS y del género *Siderastrea* (uno incubador y uno desovador) en el GN (Figura 17), lo cual coincide con diversos estudios donde describen que en la mayoría de los arrecifes del Caribe las poblaciones de corales juveniles son frecuentemente dominadas por especies de corales incubadores con altas tasas de reclutamiento (Smith 1997, Carlon 2001, Edmunds 2004, Vermeij y Sandin 2008).



**Figura 17. Muestra la abundancia relativa de los reclutas coralinos en los arrecifes del SAV a través de las campañas de muestreo (2009-2014).**

En lo que respecta a los resultados de abundancia relativa de corales adultos se puede apreciar, que en la mayoría de los arrecifes, el género *Agaricia* como el género *Siderastrea*, disminuyen su abundancia como reclutas o simplemente son sustituidos por otros géneros de corales masivos desovadores, igual o más abundantes, en estado adulto (Figura 18), estos resultados se asemejan con el estudio realizado por Vermeij et al. (2007), donde encontró que la cobertura y abundancia de corales adultos nunca es dominada por especies incubadoras, aunque son numerosas en la etapa juvenil.



**Figura 18. Muestra la abundancia relativa de los corales adultos en los arrecifes del SAV a través de las campañas de muestreo (2009-2014).**

Por lo tanto, con lo mencionado anteriormente se puede pensar que las estrategias durante la historia de vida de los corales adultos, juegan un papel fundamental en la producción, abundancia y supervivencia de los reclutas coralinos; así como en el patrón de distribución ya que como se observa en la Tabla 8 los corales difieren en los ambientes que pueden habitar y la forma en que seleccionan y colonizan nuevos sitios (López-Londoño et al. 2011), por consiguiente, se puede asumir que la distribución espacial y cambio de la abundancia relativa de los corales, que ocurre en el SAV, está influenciado por el proceso natural de las estrategias de vida y la interacción entre los corales, como se ha demostrado que ocurre normalmente en las comunidades coralinas (Bak y Engel 1979, López-Londoño et al. 2011).

**Tabla 8**  
**Principales tipos de estrategias de vida de los corales escleractinios presentes en el SAV**

	<b>Tipo 1</b>	<b>Tipo 2</b>	<b>Tipo 3</b>
<b>Principal representante</b>	<i>Agaricia</i> <sup>1</sup>	<i>Montastraea (c)</i> <sup>1</sup>	<i>Siderastrea radians</i> <sup>4,3,2</sup>
<b>Tasa de reclutamiento</b>	Alta	Baja	Alta
<b>Agresividad hacia otros corales</b>	Baja	Alta	Baja
<b>Susceptibilidad al daño físico y estrés ambiental</b>	Alta	Baja	Alta
<b>Capacidad de remover sedimentos</b>	Baja	Alta	Moderada
<b>Tallas</b>	Pequeñas (cm)	Grandes (m)	Medianas (cm)
<b>Tiempo en alcanzar la madurez</b>	Meses	Años	Meses
<b>Tiempo de vida</b>	Corto	Largo	Moderado
<b>Tipo de reproducción</b>	Incubador (principalmente)	Desovador (principalmente)	Incubador

1= Bak y Engel 1979. 2= Lewis 1989a. 3= Vermeij 2005. 4= Vermeij y Sandin 2008.

Por lo tanto se puede pensar que la alta densidad de reclutas del género *Agaricia* en los arrecifes Chopas, Isla de Enmedio y La Blanca del GS (Figura 17) es probablemente debida a la alta abundancia relativa de *Agaricia* como adulto en estos arrecifes y a la gran cobertura de algas coralinas y roca calcárea (Figura 15a), lo que debe de favorecer positivamente el desarrollo de *Agaricia*, poco competitivo y resistente pero muy prolifero, que por el contrario en arrecifes con alta competencia presenta alta mortalidad (Wittenberg y Hunte 1992); sin

embargo, como se puede observar en la Figura 17, los reclutas del género *Agaricia* no son dominantes en todos los arrecifes del sur, esto puede ser explicado ya que los arrecifes Cabezo y Anegada de Afuera tienen una baja cobertura de espacio disponible para el reclutamiento coralino (Figura 15a), y alta cobertura algal (Horta-Puga y Tello-Musi 2009) que compite por el sustrato, finalmente estos arrecifes contienen una alta cobertura de corales masivos ( $\pm 32\%$ ), en su mayoría dominada por el Complejo *Montastraea*, y caracterizan por presentar las mayores tallas de la zona (37-56cm) (Horta-Puga y Tello-Musi 2014), lo cual podría afectar al asentamiento de las larvas de coral ya que de acuerdo a lo descrito por Van Moorsel (1985), Maida et al. (2001), Paul y Puglisi (2004) y Vermeij et al. (2009) los corales adultos liberan sustancias químicas que impiden el asentamiento de las larvas en la zona circundante a la colonia o simplemente agreden a los juveniles cercanos, más vulnerables en las primeras etapas de vida, provocando altas tasas de mortalidad sobre los reclutas; por estas razones y sumando la agresividad distintiva de los corales del Complejo *Montastraea* (Ferriz-Domínguez y Horta-Puga 2001), se refuerza la teoría de que los reclutas en los arrecifes Cabezo y Anegada de Afuera tienen poca posibilidad de sobrevivir debido a un entorno de alta competencia por el sustrato donde solo sobreviven los reclutas de géneros más resistentes y competitivos como los son *Siderastrea*, *Colphyllia* y el Complejo *Montastraea* (Figura 18).

En cuanto a los arrecifes Pájaros y Galleguilla cercanos a la ciudad y puerto de Veracruz, los reclutas del género *Siderastrea* son los más abundantes ( $53.2 \pm 14.3$  ind/m<sup>2</sup>) probablemente debido a su capacidad de soportar ambientes impactados y con altas tasas de sedimentación, como son caracterizados a los arrecifes ubicados en el GN del SAV (Horta-Puga y Tello-Musi 2009); además la alta producción de reclutas, las variadas estrategias reproductivas y la capacidad de una especie del género *Siderastrea* de reproducirse durante todo el año (Lewis 1989a, Richmond y Hunter 1990, Vermeij 2005, Vermeij y Sandin 2008), hacen de los corales de este género especies muy abundantes y resistentes a entornos estresantes. Sin embargo, su agresividad hacia otros corales no es muy alta y se ha demostrado que su resistencia es baja, en etapa juvenil, y aumenta con la talla (Ferriz-Domínguez y Horta-Puga 2001, Vermeij y Sandin 2008) por lo que en los corales recién asentados se esperaría una elevada tasa de mortalidad, en arrecifes de alta competencia por el sustrato como pueden ser Isla Verde e Isla de Sacrificios debido su gran cantidad de corales masivos de grandes tallas (Horta-Puga y Tello-

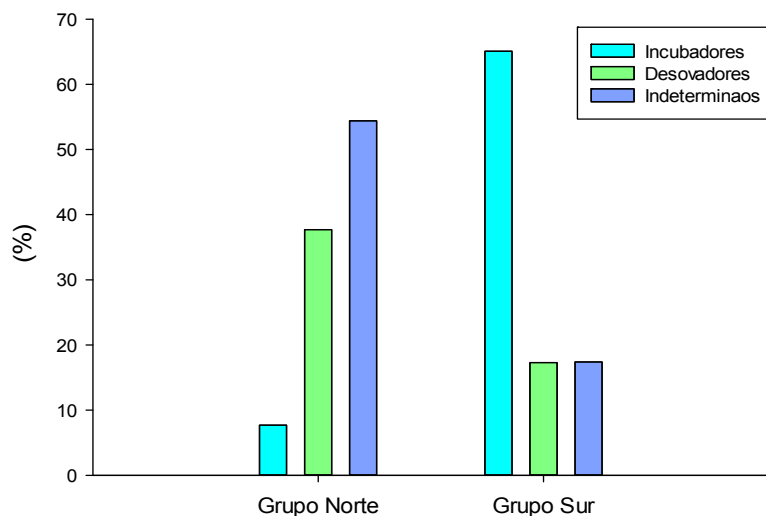
Musi 2009) y baja cantidad de espacio disponible para el asentamiento; o en arrecifes con condiciones adversas para su desarrollo como ocurre en el arrecife Hornos que se caracteriza por ser el arrecife más afectado del SAV debido al impacto antropogénico provocado por su accesibilidad y cercanía a la costa, lo que ha causado la pérdida de gran parte de su comunidad coralina (Horta-Puga 2007), y reducido su densidad de reclutas ( $0.6 \pm 0.4$  ind/m<sup>2</sup>), quedando la comunidad adulta en su mayoría dominada por los géneros *Millepora* y *Oculina*, los cuales están caracterizados por ser corales oportunistas, resistentes a la depredación, a las enfermedades, a los daños físicos y por su facilidad de proliferar en arrecifes altamente perturbados con elevadas tasas de sedimentación (Lewis 1989b, Rogers 1990, Reed 2002, Garzón-Ferreira et al. 2004).

Como se vio anteriormente la abundancia relativa de los corales adultos y sus estrategias de vida influyen mucho en la densidad y distribución de sus reclutas. Sin embargo, otros factores también intervienen en el proceso de reproducción y reclutamiento coralino en el SAV, como las corrientes marinas, que se dan al momento del desove y durante el desarrollo de las larvas de coral, ya que producen la dispersión larval (Vidal et al 2005). No obstante, como se mostró en los resultados, los reclutas más abundantes pertenecientes a los géneros *Siderastrea* y *Agaricia* contienen especies incubadoras las cuales producen una alta cantidad de larvas capaces de asentarse inmediatamente (Richmond 1987 y 1988) y así, originar un gran número de reclutas de manera local, con lo cual las corrientes marinas podrían no influir mucho en la dispersión de las larvas, si no dependería más de la abundancia relativa de los géneros incubadores presentes en estado adulto (Szmant 1986, Caley et al 1996, Chiappone y Sullivan 1996), lo cual puede estar sucediendo en los arrecifes del GS del SAV o en los del GN con el género incubador de *Siderastrea*, debido a la gran cantidad de reclutas de géneros incubadores (Figura 19).

En cuanto a los corales masivos como los del género *Colpophyllia* o el Complejo *Montastraea* (Bak y Engel 1979), se podría pensar que su abundancia de reclutas es baja debido a su estrategia de reproducción que conlleva una serie de riesgos como lo son el éxito de fertilización de los gametos, el desarrollo del huevo y la larva hasta llegar a obtener la capacidad de asentarse y del riesgo que implica el transporte por las fuertes corrientes marinas (Oliver et al.



1988, Veron 1995, Wolanski y Sarsenski 1997). Por otra parte, como fue descrito en un estudio realizado por Harrison y Wallace (1990) este proceso también ofrece beneficios a las larvas de los corales desovadores ya que pueden desplazarse a través de las corrientes marinas y colonizar sitios más alejados de su origen, a diferencia de un coral incubador. Esta capacidad de transporte que tienen las larvas de los corales desovadores puede ser la explicación de porqué en los arrecifes del GS del SAV la cantidad de reclutas provenientes de corales de este tipo es más es baja (Figura 19), a comparación con los del GN, ya que como diversos estudios han demostrado el desove coralino en el caribe ocurre entre los meses de julio a septiembre (Szmant 1986, Broke y Young 2003, Beaver et al. 2004, Vinze et al. 2005, Weil y Vargas 2010), y las corrientes marinas que se dan en ese periodo del año frente a las costas de SAV se dirigen hacia el norte (Caballero-Rosas 1990, Zavala-Hidalgo et al. 2003, Salas-Pérez y Granados-Barba 2008) (Figura 20), por lo que se puede afirmar que las larvas producidas en estos meses se desplazan del sur hacia el norte del SAV.



**Figura 19. Proporción total de reclutas coralinos de acuerdo a su estrategia reproductiva**

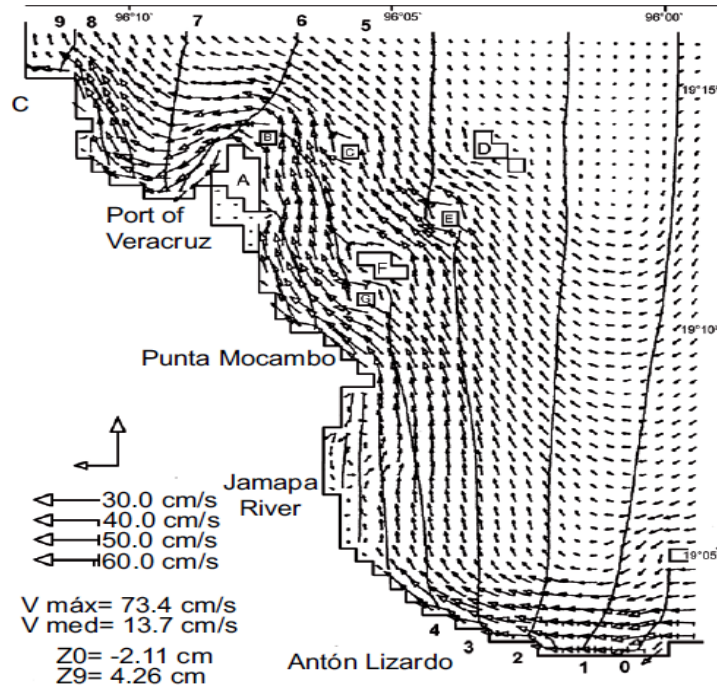


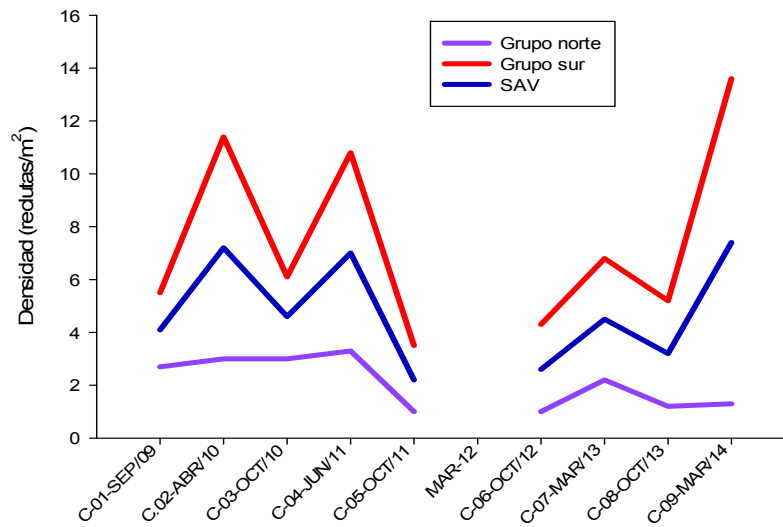
Figura 20. Patrón de las corrientes marinas superficiales frente a las costas de Veracruz y Antón Lizardo, Golfo de México, en el mes de septiembre (Salas-Pérez y Granados-Barba 2008).

#### **4. Relación entre las estrategias reproductivas y la variación temporal de la densidad de reclutas coralinos**

La variación temporal de la densidad de reclutas depende en gran medida de estrategias reproductivas de los corales, que dependiendo de los géneros varía el número de veces se reproducen, el número de reclutas que producen y el periodo del año en que lo hacen (Szmant 1986, Oliver et al. 1988).

Los géneros desovadores presentes en el SAV se caracterizan por tener sólo un periodo de reproducción al año, normalmente en los meses julio a septiembre (Tabla 6); sin embargo, como ya se vio anteriormente los reclutas que provienen de corales desovadores tienen que pasar por varias etapas de desarrollo antes de poder asentarse en el sustrato (Richmond 1997), por esta razón se esperaría que las larvas producidas en un año, en los meses de julio a septiembre, fueran reclutas visibles hasta un tiempo después; es por ello, que sería razonable encontrar más reclutas de corales desovadores en la campaña de los meses de marzo a abril y menos en las de septiembre a octubre, ya que en estos meses apenas acaba o está por empezar el

desove de los corales masivos del SAV; no obstante, al analizar la Figura 21 se puede notar que este comportamiento no se observa en el GN, lo cual puede ser explicado debido a que la abundancia relativa de reclutas coralinos está dominada por el género *Siderastrea* que contiene una especie incubadora (*Siderastrea radians*) caracterizada por producir una alta cantidad de reclutas y reproducirse varias veces al año (Richmond y Hunter 1990). Por lo tanto, es posible que la gran cantidad de reclutas del género *Siderastrea* del GN provenga de esta especie, y que al reproducirse a lo largo de todo el año (siendo encubierto el comportamiento de los reclutas de corales desovadores por su baja densidad), no se esperaría observar una variación periódica, en la densidad de reclutas, a lo largo del año.



**Figura 21. Variación de la densidad promedio de reclutas del SAV en las diferentes temporadas de muestreo (2009-2014).**

En cuanto al GS se puede observar en la Tabla 4 que el género de reclutas más abundante es *Agaricia*, donde las tres especies de este género presentes en el SAV son desovadoras y que además se reproducen dos de ellas (*Agaricia agaricites* y *Agaricia fragilis*) en los meses de marzo a mayo y una (*Agaricia humilis*) durante todo el año Tabla 6. consiguientemente al observar la Figura 13 se puede notar una variación constante a lo largo de todos los periodos de muestreo, siendo mayor la densidad en los meses de marzo a mayo que en los de septiembre a octubre; por esto, es posible afirmar que la mayoría de los reclutas del género *Agaricia*, del GS, provienen de las especies *Agaricia agaricites* y *Agaricia fragilis* que además

de reproducirse en los meses de marzo a mayo, las larvas producidas pueden asentarse inmediatamente por ser corales incubadores.

Es por estas razones que es factible sugerir que la variación del reclutamiento en el SAV no está determinada por los géneros de corales desovadores, si no por las especies dominantes que son incubadoras, lo cual coincide con lo encontrado por Richmond y Hunter (1990) donde demuestran que la estrategia reproductiva de forma incubadora es la que predomina en todo el Caribe, al contrario de lo que pasa en las regiones del Pacífico y el Mar Rojo donde predomina la estrategia desovadora.

#### ***4.1 Cambios naturales y cambios ambientales en relación con la variación de reclutas en el SAV***

Se puede observar que la densidad de reclutas varía en los mismos meses de los diferentes años de estudio (Figura 21), y en particular a finales de 2011 se puede apreciar que la densidad decae, teniendo un valor más bajo que en otras temporadas. Sin embargo, es posible que estos cambios en la densidad sean causados por un cambio natural en la producción anual de gametos, ya que es imposible que se produzcan todos los años en la misma cantidad. No obstante como ya ha sido demostrado la reproducción coralina es particularmente sensible al estrés (Harrison y Wallace 1990), por lo que es posible que la baja densidad observada en 2011 haya sido provocada por un cambio drástico en el medio físico, aunque el único cambio notable en las condiciones del agua marina del SAV en el 2011, fue un aumento de la temperatura superficial que varió desde los 30°C a 30.4°C durante todo el mes de septiembre (Avendaño 2013) y además fue considerado como el segundo año más caluroso solo después del 2006 (CONAGUA 2011). Aunque es muy arriesgado afirmar que existe relación entre la disminución de la densidad de reclutas y la temperatura observada a finales de 2011 debido al corto periodo de tiempo que abarca este estudio, por lo que se sería importante continuar monitoreando la densidad de los reclutas de coral para poder determinar si los cambios como el observado a finales de 2011 provienen de variaciones naturales en la reproducción coralina o derivan de un cambio drástico que afecta finalmente a la densidad de reclutas.

## **5. Consideraciones finales**

Conocer el proceso de reproducción y reclutamiento en corales, es fundamental si se quiere proteger a los arrecifes frente a las condiciones actuales, propiciadas por el aumento de la población humana que demanda una mayor cantidad de recursos para subsistir, explotando los ecosistemas de manera insostenible, liberando gases de efecto invernadero que elevan la temperatura, construyendo ciudades cercanas a las costas y que vierten sus desechos al mar, etc.; así, los arrecifes de coral que son ecosistemas frágiles susceptibles a los cambios drásticos están siendo afectados, lo cual se refleja en una pérdida de la cobertura coralina, escenario que se observa a lo largo de todos los arrecifes del mundo.

Por lo anterior, este trabajo contribuye a conocer la variación espacial y temporal en el proceso de reclutamiento del SAV (un ecosistema especialmente afectado por impactos antropogénicos y naturales), lo cual es de gran importancia debido a que permite conocer el potencial de recuperación de un arrecife por medio del reemplazamiento de los organismos que mueren. No obstante el periodo de tiempo que abarco este trabajo y las limitaciones económicas no permitieron determinar de la manera deseada una mayor cantidad de factores, también importantes en el proceso de reclutamiento coralino como los son la sedimentación, la temperatura del agua marina, la salinidad, etc.; así como los posibles factores que influyen en la variación temporal del reclutamiento en el SAV. Por ello, sería fundamental continuar este tipo de trabajos por una mayor cantidad de tiempo y abarcando la mayor cantidad de factores posibles, lo cual ayudaría a comprender de manera más adecuada como se reproducen y reclutan los corales y de esta forma poder proponer medidas que mitiguen el daño hacia estos ecosistemas, así como un manejo adecuado para evitar su sobreexplotación.

## CONCLUSIONES

1. Los arrecifes del SAV formaron 3 grupos diferenciados por su densidad de reclutas, su variación a través del tiempo de muestreo y distancia a la costa.
2. El sustrato disponible para el asentamiento coralino tiene una relación directa moderada con la densidad de reclutas coralinos.
3. La abundancia relativa de corales adultos como tal no determina claramente la abundancia relativa de los reclutas de coral. No obstante sus estrategias de vida si influyen claramente en la producción, supervivencia, densidad y abundancia de los reclutas que se encuentran en los arrecifes del SAV.
4. Las estrategias reproductivas de los corales influyen en la variación de la densidad de reclutas a lo largo del tiempo.
5. Los reclutas de géneros desovadores se encuentran en mayor cantidad en el norte del SAV y los de corales incubadores se encuentran en mayor cantidad donde hay mayor abundancia de corales adultos con esta estrategia reproductiva.
6. Finalmente, las disminuciones observadas en la densidad de reclutas a lo largo del tiempo pueden ser un efecto dado por el cambio natural en la producción anual de gametos o podría ser producida por un cambio drástico en el medio marino lo que es muy arriesgado afirmar debido a la poca cantidad de datos y corto periodo de tiempo que abarca este estudio.

## LITERATURA CITADA

- AIMS. 2008. Big Bank Shoals of the Timor Sea: An environmental resource atlas. <http://www.aims.gov.au/pages/reflib/bigbank/pages/bb-09e.html>, Consultado 4/02/2015.
- Alcolado P. M., B. Martinez-Daranas, G. Mendez-Macia, R. del Valle, M. Hernandez y T Garcia. 2003. Rapid assessment of coral communities of Maria La Gorda, southeast Ensenada de Corrientes, Cuba (Part 1: stony corals and algae) 269-278p. En: Land J. C. (ed.) Status of coral reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program. Atoll research bulletin 496p.
- Avedaño A. M. J. O. 2013. Variación hidrológica intermensual del Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis de Maestria, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana 89p.
- Bak R. P. M. y M. S. Engel. 1979. Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology* 54: 341-352.
- BBSR. 1999. Bermuda's coral reefs. Life cycle story. [http://www.coexploration.org/bbsr/coral/html/life\\_cycle\\_of\\_coral.html](http://www.coexploration.org/bbsr/coral/html/life_cycle_of_coral.html), Consultado 4/02/2015.
- Beaver C. R., S. A. Earle y J. W. Tunnell. 2004. Mass spawning of reef corals within the Veracruz Reef System, Veracruz, Mexico. *Coral Reefs* 23: 324.
- Broke S. y C. M. Young. 2003. Reproductive ecology of a deep-water scleractinian coral, *Oculina varicose*, from the southeast Florida shelf. *Continental Shelf Research* 23: 847-858.
- Burt J., A. Bartholomew y P. Usseglio. 2008. Recovery of coral a decade after a bleaching event in Dubai, United Arab Emirates. *Marine Biology* 154: 27-36.
- Caballero-Rosas A. E. 1990. Modelación hidrodinámica numérica de la circulación por movimiento en la zona costera del Puerto de Veracruz y sus proximidades. Tesis de Maestria, Instituto de ingeniería, Universidad Veracruzana, Veracruz 37p.
- Caley M. J., M. H. Carr, M. A. Hixon, T. P. Hughes, G. P. Jones y B. A. Menge. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 477-500.

- Carlson D. B. 2001. Depth-related patterns of coral recruitment and cryptic suspension-feeding invertebrates on Guana Island, British Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science* 68: 525-541.
- Carricart-Ganivet J. P. y G. Horta-Puga. 1993. Arrecifes de Coral en México. En: Salazar-Vallejo S. I. y N. E. González (Eds). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO/CIQRO, México, DF. 80-90.
- Chávez E. A., J. W. Tunnell y K. Withers. 2010. Zonación y ecología de los arrecifes: Plataforma veracruzana y Banco de Campeche. 60-100p. En: Tunnell J. W., E. A. Chávez, K. Withers (Eds.). *Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México*. Texas A&M Press 293p.
- Chiappone M. y K. M. Sullivan. 1996. Distribution, abundance and species composition of juvenile scleractinian corals in the Florida Reef tract. *Bulletin of Marine Science* 58: 55-569.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). 2011. Reporte anual del clima en México. Sistema Meteorológico Nacional (SMN), México. 16p.
- Edmunds P. J. 2004. Juvenile coral population dynamics track rising seawater temperature on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series* 269: 111-119.
- Fadlallah Y. H. 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in Scleractinian corals. *Coral Reefs* 2: 129-150.
- Ferriz-Domínguez N. y G. Horta-Puga. 2001. Short-term aggressive behavior in scleractinian corals from La Blanquilla reef, Veracruz Reef System. *Revista de Biología Tropical* 49: 67-75.
- García J. R. y P. M. Aliño. 2008. Factors influencing coral recruitment patterns in the Sulo sea marine corridors. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft Lauderdale, Florida 10: 7-11.
- Garzón-Ferreira J., M. Moreno-Bonilla y J. M. V. Valderrama. 2004. Condición actual de las formaciones coralinas de *Acropora palmata* y *A. cervicornis* en el Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 33: 117-136.
- Glynn P. W., 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs* 46:431-456.



- Goreau N. I., T. J. Goreau y A. L. Hayes. 1981. Settling, survivorship and spatial aggregation in planulae and juveniles of the coral *Porites porites* (Pallas). *Bulletin of Marine Science* 31: 424–435.
- Hadfield M. G. y J. T. Pennington. 1990. Nature of the metamorphic signal and its internal transduction in larvae of the nudibranch *Phestilla sibogae*. *Bulletin of Marine Science* 46: 455-464.
- Harii S., H. Kayanne, H. Takigawa, T. Hayashibara y M. Yamamoto. 2002. Larval survivorship, competency periodis and settlement of two brooding coral, *Heliopora coerulea* and *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology* 141: 39-46.
- Harrigan J. S. 1972. The planulae larvae of *Pocillopora damicornis*, lunar periodicity of swarming and substratum selection behavior. Tesis de Doctorado. University of Hawaii, Hawaii 319p.
- Harrington L., K. Fabricius, G. De`ath y A. Negri. 2004. Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. *Ecology* 85: 3428-3437.
- Harrison P. L. 2011. Sexual reproduction of scleractinian coral. 59-85p. En: Dubinsky Z. y N. Stambler (Eds.). *Coral reefs: An ecosystem in transition*. Springer Science 552p.
- Harrison P. L. y C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. 133–207p. En: Dubinsky Z. (Ed.). *Ecosystems of the world: coral reefs*. Elsevier, Amsterdam 550p.
- Hayward D. C., S. Hetherington, C. A. Behm, L. C. Grasso, S. Forêt, D. J. Miller y E. E. Ball. 2011. Differential gene expression at coral settlement and metamorphosis – A subtractive hybridization study. *PLoS ONE* 6: e26411.
- Horta-Puga G. 2003. Condition of selected reef sites in the Veracruz Reef System (stony corals and algae) 361-370p. En: Land J. C. (ed.) *Status of coral reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program*. *Atoll research bulletin* 496p.
- Horta-Puga G. 2007. Impactos ambientales. 183-205p. En: Tunnell J. W., E. A. Chávez y K. Withers (Eds.). *Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México*. Texas A&M Press 279p.
- Horta-Puga G. y J. L. Tello-Musi. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de

- México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005. México D. F.
- Horta-Puga G., J. L. Tello-Musi, A. Córdova-Morales, J. F. Gutiérrez-Martínez, A. Morales-Aranda. 2014. Reporte de las campañas de monitoreo C-09 y H-10. Proyecto Sistema Arrecifal Veracruzano, condición actual y programa permanente de monitoreo: II Etapa. CONABIO, GM005. México, D.F. 133p.
- Hughes T. P., A. H. Baird, E. A. Dinsdale, N. A. Moltschaniwskyj, M. S. Pratchett, J. E. Tanner y B. L. Willis. 1999. Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature* 397: 59-63.
- Jackson B. C., M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Botsford, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C. B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, C. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner y R. R. Warner. 2001. Historical overshooting and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-637.
- Jordán-Dahlgren E. 2004. Arrecifes coralinos del Golfo de México: caracterización y diagnóstico. 555-572p. En: Caso M., I. Pisanty y E. Ezcurra (Eds.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. INE-SEMARNAT, México 1047p.
- Kikuchi R. K. P., Z. M. A. N. Leao, V. Testa, L. X. C. Dutra y S. Spanó. 2003. Rapid assessment of the Abrolhos reef, eastern Brazil (Part. 1: Stony corals and algae). 173-188p. En: Land J. C. (ed.) Status of coral reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program. Atoll research bulletin 496p.
- Kramer P. A. 2003. Synthesis of coral reef health indicators for the western atlantic: results of the AGRRA program (1997-2000). 1-58p. En: Land J. C. (ed.). Status of coral reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program. Atoll research bulletin 496p.
- Lewis J. B. 1974. The settlement behavior of planulae larvae of the hermatypic coral *Favia fragum* (Esper). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 15: 165-172.
- Lewis J. B. 1989a. Spherical growth in the Caribbean coral *Siderastrea radians* (Pallas) and its survival in disturbed habitats. *Coral Reefs* 7: 161-167.
- Lewis J. B. 1989b. The ecology of *Millepora*. *Coral Reefs* 8: 99-107.

- López-Londoño T., R. Navas-Camacho y D. L. Gil-Aguledo. 2011. Juvenile scleractinian coral mortality at Nuestra Señora Del Rosario Archipelago, Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 40: 419-424.
- Maida M., P. W. Sammarco y J. C. Coll. 2001. Effects of soft corals on scleractinian coral recruitment. II: Allelopathy, spat survivorship and reef community structure. *Marine Ecology Progress Series* 22: 397-414.
- Mendes J. M. y J. D. Woodley. 2002. Timing of reproduction in *Montastraea annularis*: relationship to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 227: 241-251.
- Morse D. E. y A. N. C. Morse. 1991. Enzymatic characterization of the morphogen recognized by *Agaricia humilis* (Scleractinia coral) larvae. *Biological Bulletin* 181: 104-122.
- Morse D. E., N. Hooker, A. N. C. Morse y R. A. Jensen. 1988. Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116: 193-217.
- Moulding A. L. 2005. Coral recruitment patterns in the Florida Keys. *Revista de Biología Tropical* 53: 75-82.
- Negri A. P. y M. O. Hoogenboom. 2011. Water contamination reduces the tolerance of coral larvae to thermal stress. *PLoS ONE* 6: e19703.
- Nozawa Y. y P. L. Harrison. 2000. Larval settlement patterns, dispersal potential, and the effect of temperature on settlement of larvae of the reef coral, *Platygyra deadelea*, from the Great Barrier Reef. *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia* 23-27.
- Oliver J. K., R. C. Babcock, P. L. Harrison y B. L. Willis. 1988. Geographic extent of mass coral spawning: clues to ultimate causal factors. *Proceedings of 6th International Coral Reef Symposium, Australia* 2: 803-810.
- Pattengill-Semmens C. V. y S. R. Gettings. 2003. Rapid assessment of the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary (stony corals, algae and fishes). 501-512p. En: Land J. C. (ed.) *Status of coral reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program*. *Atoll research bulletin* 496p.
- Paul V. J. y M. P. Puglisi. 2004. Chemical mediation of interactions among marine organisms. *Natural Product Reports* 21: 189-209.

- Pawlik J. R. y M. G. Hadfield. 1990. A symposium on chemical factors that influence the settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae: introduction and perspective. *Bulletin of Marine Science* 46: 450-454.
- Porter J. W. y J. I. Tougas. 2001. Reef ecosystems: Threats to their biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 5: 73-95.
- Precht W. F. y M. Robbart 2006. Coral Reef Restoration: The rehabilitation of an ecosystem under siege. 1-25p. En: Pretch W. F. (Ed.). *Coral Reef Restoration Handbook*. CRC Press 371p.
- Reed J. K. 2002. Deep-water *Oculina* coral reefs of Florida: biology, impacts, and management. *Hydrobiologia* 471: 43-55.
- Reyes-Bermudez A., Z. Lin, D. C. Hayward, D. J. Miller y E. E. Ball. 2009. Differential expression of three galaxin-related genes during settlement and metamorphosis in the scleractinian coral *Acropora millepora*. *Evolutionary Biology* 9: 178.
- Richmond R. H. 1985. Reversible metamorphosis in coral planula larvae. *Marine Ecology Progress Series* 22: 181-185.
- Richmond R. H. 1987. Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology* 93: 527-533.
- Richmond R. H. 1988. Competency and dispersal potential of planula larvae of a spawning versus a brooding coral. *Proceedings of the 6th international coral reef symposium, Australia* 2: 827-831.
- Richmond R. H. 1997. Reproduction and recruitment in corals: Critical links in the persistence of reefs. 175-197p. En: Birkeland C. *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, New York 539p.
- Richmond R. H. y C. L. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series* 60: 185-203.
- Rogers C. S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* 62: 185-202.
- Ruiz-Zarate M. A., R. C. Hernández-Landa, C. González-Salas, E. Núñez-Lara y E. Arias-González. 2003. Condition of coral reef ecosystems in central- southern Quintana Roo, México (Part. 1: stony corals and algae) 319-338p. En Land J. C. (ed.) *Status of coral*

- reefs in the western atlantic: Results of initial surveys, atlantic and gulf rapid reef assessment (AGRRA) program. Atoll research bulletin 496p.
- Sadovy Y. J. y A. C. J. Vincent. 2002. Ecological issues and the trades in live reef fishes. 391-420p. En: Sale P. F. (Ed.). Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem. Elsevier Science, USA 549p.
- Salas-Perez J. J. y A. Granados-Barba. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reef system. *Atmósfera* 21: 281-301.
- Salinas-de-León P., C. Dryden, D. J. Smith y J. J. Bell. 2013. Temporal and spatial variability in coral recruitment on two Indonesian coral reefs: consistently lower recruitment to a degraded reef. *Marine Biology* 160: 97-105.
- Sammarco P. W. 1991. Geographically specific recruitment and postsettlement mortality as influences on coral communities: The croo-continental shelf transplant experiment. *Limnology and Oceanography* 36: 496-514.
- Smith S. R. 1997. Patterns of coral settlement, recruitment and juvenile mortality with depth at conch reef, Florida. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* 2: 1197-1002.
- Stoddart J. A. 1983. Asexual production of planulae in the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology* 76: 279–284.
- Szmant A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5: 43-54.
- Thompson A., J. Davidson, S. Uthicke, B. Schaffelke, F. Patel y H. Sweatman. 2011. Reef Rescue Marine Monitoring Program. Report of AIMS Activities – Inshore coral reef monitoring 2010. Report for Reef and Rainforest Research Centre. Australian Institute of Marine Science, Townsville 123p.
- Tioho H., M. Tokeshi y S. Nojima. 2001. Experimental analysis of recruitment in a scleractinian coral at high latitude. *Marine Ecology Progress Series* 213: 79-86.
- Torres J. L. y J. Morelock. 2002. Effect of terrigenous sediment influx on coral cover and linear extension rates of three Caribbean massive coral species. *Caribbean Journal of Science* 38: 222-229.
- Tunnell J. W., E. A. Chávez y K. Withers. 2007. Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México. Texas A&M Press 279p.

- Van Moorsel G. W. N. M. 1985. Disturbance and growth of juvenile corals (*Agaricia humilis* and *Agaricia agaricites*, Scleractinia) in natural habitats on the reef of Curacao. *Marine Ecology Progress series* 24: 99-112.
- Vermeij M. J. A. 2005. Substrate composition and adult distribution determine recruitment patterns in a Caribbean brooding coral. *Marine Ecology Progress Series* 295: 123-133.
- Vermeij M. J. A. y Sandin S. A. 2008. Density-dependent settlement and mortality structure the earliest life phases of a coral population. *Ecology* 89: 1994-2004.
- Vermeij M. J. A., E. Sampayo, K. Bröker, R. P. M. Bak. 2004. The reproductive biology of closely related coral species: Gametogenesis in *Madracis* from the southern Caribbean. *Coral Reefs* 23: 206-214.
- Vermeij M. J. A., J. E. Smith, C. M. Smith, R. T. Vega y S. A. Sandin. 2009. Survival and settlement success of coral planulae: independent and synergistic effects of macroalgae and microbes. *Oecologia* 159: 325-336.
- Vermeij M. J. A., P. R. Frade, R. I. R. Jacinto, A. O. Debrot y R. P. M. Bak. 2007. Effects of reproductive mode on habitat-related differences in the population structure of eight Caribbean coral species. *Marine Ecology Progress Series* 351: 91-102.
- Veron J. E. N. 1995. Corals in space and time. The biogeography and evolution of the Scleractinia. University of New South Wales Press, Sydney 321p.
- Vidal A. M., C. M. Villamil y A. Acosta. 2005. Composición y densidad de corales juveniles en dos arrecifes profundos de San Andres Isla, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 34: 211-225.
- Vinze P. D., J. A. Embesi, M. Nickell, D. P. Brown y D. K. Hagman. 2005. Tight temporal consistency of coral mass spawning at the Flower Garden Banks, Gulf of México, from 1997-2003. *Gulf of Mexico Science* 1: 107-114.
- Webster N. S., L. D. Smith, A. J. Heyward, J. E. M. Watts, R. I. Webb, L. L. Blackall, y A. P. Negri. 2004. Metamorphosis of a scleractinian coral in response to microbial biofilms. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 1213-1221.
- Weil E. y W. L. Vargas. 2010. Comparative aspects of sexual reproduction in the Caribbean coral genus *Diploria* (Scleractinia: Faviidae). *Marine Biology* 157:413-426.
- Wittenberg M. y W. Hunte. 1992. Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals: I. Abundance, mortality, and community structure. *Marine Biology* 112: 131-138.

Wolanski E. y J. Sarsenski. 1997. Larvae dispersion in coral reefs and mangroves. *American Scientist* 85: 236-243.

Zavala-Hidalgo J., S. L. Morey y J. J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of México using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108: 1-19.